

**МИНИСТЕРСТВО ВЫШЕГО И СРЕДНОГО СПЕЦИАЛЬНОГО  
ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН**

**МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ  
УЗБЕКИСТАН**

**ТАШКЕНТСКИЙ ФАРМАЦЕВТИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**

**ФАРИДА НУРМАМАТОВНА ПИРАХУНОВА,  
АКМАЛ АБЗАЛОВИЧ АБЗАЛОВ**

**ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

**( учебник по разделу « Физиология лекарственных растений»)**

Ташкент - 2019

**Составители:** доц. Ф.Н. Пирахунова, доц. А.А.Абзалов

**Рецензенты :** Профессор кафедры  
«Неорганической, аналитической,  
физической и коллоидной химии»  
ТашФАРМИ

доктор фармацевтических наук

Н.К. Алимов

Доцент кафедры «Ботаники и физиологии  
растений» ТашГАУ, канд. биол. наук

М.Саъдиев

Учебник «Физиологии и биохимии лекарственных растений» рассчитан для студентов направлений фармации, промышленной фармации, метеорологии и профессионального образования. Настоящий учебник составлен на основании типовой программы утвержденной Министерством высшего и среднего специального образования Республики Узбекистан и соответствуют типовой и рабочей программе и учебному плану, утвержденного Советом **Ташкентского фармацевтического института**



## **Аннотация**

### **Физиология и биохимия лекарственных растений**

В данном учебнике изложены современные представления о физиологических и биохимических процессах, происходящих в растительном организме. Представлены закономерности жизнедеятельности растений, биохимические, молекулярные и генетические основы взаимозаменяемости сложных функций и механизмов, их регуляции в системе целого организма.

Настоящий учебник предназначен для студентов направлений фармации, промышленной фармации (по направлениям), биотехнологии (фармацевтическая биотехнология) и профессионального образования Ташкентского фармацевтического института также он может быть использована широким кругом специалистов фермерами и их специалистами, научными работниками в области физиологии и биохимии лекарственных растений.

## **Annotation**

### **Physiology and biochemistry of medicinal plants**

There have been given up to date views of the physiological and biochemical processes occurring in the plant organism in the textbook. The regulatory of plant life, biochemical, molecular and genetic bases of interchangeability of complex functions and mechanisms of their regulation in the system of the whole organism are presented.

This textbook is intended for students of pharmacy, professional education, industrial pharmacy (by fields), biotechnology (pharmaceutical biotechnology) of the Tashkent Pharmaceutical Institute, but it can also be used by a wide range of farmers and their specialists, researchers in physiology and biochemistry of herbal plants.

## **Annotatsiya**

### **Dorivor o'simliklar fiziologiyasi va biokimyosi**

Ushbu darslik o'simlik organizimida yuzaga keladigan fiziologik va biokimyoviy jarayonlarga oid hozirgi qarashlar bayon etilgan. O'simlikning hayoti, biokimyoviy molekulyar va gen qonunlari, ularni boshqarishining murakkab vazifalari va mexanizmlari asoslari bayon etilgan.

Ushbu darslik biotexnologiya (farmatsevtik biotexnologiya), farmatsiya (turlari bo'yicha), farmatsiya (farmasevtika ishi), sanoat farmatsiyasi (turlar bo'yicha) va kasbiy ta'lim yo'nalishlari bo'yicha Toshkent farmasevtika institute talabalari uchun mo'ljallangan. Shuningdek, ushbu darslikdan biologiya va biokimyosi bilan shug'illanadigan mutaxassislar ham keng ko'lamda foydalanishi mumkin.

Mazkur darslikdan dorivor o'simliklar fiziologiyasi va biokimyosi bilan shug'ullanuvchi ilmiy xodimlar, fermer xo'jaliklari rahbarlari va mutaxassislari ham foydalanishlari mumkin.

## **ВВЕДЕНИЕ**

Одним из главных приоритетов независимого Узбекистана в построении будущего общества с учетом исторических особенностей и интегрированного в мировую культуру, является образование. Решение этой задачи связано с изучением мирового опыта подготовки высококвалифицированных кадров и освоении духовных ценностей, накопленных человечеством.

Предлагаемый курс по физиологии лекарственных растений представляет собой удобный учебник для изучения и освоения данного предмета. Разработана новая национальная модель образования, способная сформировать принципиально нового гармонично развитого человека, вооруженного современными научными знаниями. Только высокообразованные люди, авторитетные научные школы способны обеспечить процветание общества. Государство уделяет большое внимание качеству преподавания, развитию сети библиотек, с целью ознакомления студентов с достижениями мировой науки и техники, познания общечеловеческих ценностей. За последние годы открыты новые высшие учебные заведения и лицей оснащенные техническими средствами обучения и обеспеченные современными учебными пособиями.

В составлении лекций использована литература, учебники, изданные на английском, русском и других языках.

Наряду с этим также использованы методические указания, изданные проф. К. З. Зикиряевым на узбекском языке.

Тексты лекций представлены в сокращенном виде. В связи с этим использование учебников и дополнительной литературы студентам абсолютно необходимо.

В данном учебнике изложены современные представления о физиологических процессах, происходящих в растительном организме. В

В данном отмечены те проблемы, которые предстоит решать нашим молодым талантам.

Предмет физиологии лекарственных растений, биологическая наука, изучает общие закономерности жизнедеятельности растительных организмов. Этот предмет изучает процессы поглощения растительными организмами минеральных веществ и воды, процессы роста и развития, цветения и плодоношения, корневого (минерального) и воздушного (фотосинтез) питания, дыхания, биосинтеза и накопления различных веществ, совокупность которых обеспечивает способность растения строить своё тело и воспроизводить себя в потомстве. Раскрывая зависимость жизненных процессов от внешних условий, создаёт теоретическую основу приёмов и методов повышения общей продуктивности растительных организмов, питательной ценности, технологического качества их тканей и органов. Физиологические исследования служат научной основой рационального размещения растений в почвенно-климатических условиях, наиболее полно соответствующих их потребностям.

Круг вопросов, составляющих предмет физиология растений во многом определяется специфическими особенностями её объекта – зелёного растения. Зелёные растения отличаются от всех других форм живых существ способностью использовать в качестве источника энергии солнечный свет и преобразовывать его энергию в химическую (свободную) энергию органических соединений, то есть осуществлять процесс **фотосинтеза**. Благодаря этому зелёные растения способны использовать для своего питания неорганические соединения, лишённые существенных запасов легко мобилизуемой свободной энергии. В процессе фотосинтеза растения обогащают энергией поглощаемые ими и преобразуемые минеральные соединения, синтезируют различные богатые

энергией органические вещества и тем самым создают основную базу пищи и энергии для существования всех прочих форм жизни на Земле.

Физиология лекарственных растений- это наука о процессах в растительном организме: почвенное, воздушное и гетеротрофное питание, синтез, транспорт и распад веществ, рост и развитие, движение растений, взаимодействие с патогенами, реакции на неблагоприятные факторы внешней среды.

Физиология лекарственных растений занимается процессами, происходящими на разных уровнях организации: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и биоценоотическом. Однако надо всегда иметь в виду, что в растениях все процессы на любом уровне организации взаимосвязаны. Изменение какого-либо процесса сказывается на всей жизнедеятельности организма. Кроме того, надо учитывать следующие факторы:

- растения являются продуктом длительной эволюции, в ходе которой изменялись строение и обмен веществ растений под влиянием изменяющихся условий внешней среды.

- растительный организм неотделим от внешней среды, которая в значительной мере влияет на обмен веществ в растении.

Таким образом, растительный организм развивается в течение всей своей жизни.

# **1. ГЛАВА. ВВЕДЕНИЕ. МЕТОДЫ, ЗАДАЧИ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ФИЗИОЛОГИИ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

## **Предмет, цель, методы и задачи физиологии растений**

Физиология растений, являясь частью ботаники, изучает функцию целых растений, органов и органоидов клетки в процессе их жизнедеятельности.

Физиологическая функция растений включает фотосинтез, водообмен, дыхание, минеральное питание, движение, рост и развитие, устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды.

Задача физиологии растений заключается в раскрытии сущности этих функций с целью управления ими.

Цель физиологии растений:

- а) изучить основные закономерности физиологических процессов растений для повышения их эффективности;
- б) разработать пути повышения урожайности сельскохозяйственных растений.

На основе физиологических исследований разработаны и рекомендованы оптимальные нормы и сроки полива, дозы удобрений для каждого сорта хлопчатника в различных областях республики. Установлены дозы и сроки обработки хлопчатника различными регуляторами роста.

С этой точки зрения физиология растений представляет большой теоретический и практический интерес.

Исследования проводятся в широком диапазоне: начиная от молекулярного и клеточного уровня, кончая целыми растениями и растительными сообществами. Исследованиях используются следующие методы:

- 1) Для выяснения физиологических механизмов на молекулярном уровне используются физические, химические, биохимические и физико-химические методы.
- 2) Для выявления закономерностей физиологии растений на клеточном уровне используется биотехнологический метод, сущность которого сводится к выращиванию клеток и тканей на искусственной среде и получению из них целых растений.
- 3) В условиях вегетационного опыта разрабатываются нормы, сроки водного режима, питания, дозы регуляторов роста, интенсивность освещения и их влияние на рост и развитие растений.
- 4) В условиях полевого опыта разрабатываются различные комплексные агроприемы для внедрения в сельскохозяйственное производство.

### **История развития науки физиологии растений**

Следует отметить, что наука физиология растений возникла и развивалась первоначально как составная часть ботаники, занимающаяся преимущественно проблемой почвенного питания растений. Первые попытки экспериментально решить вопрос о том, за счёт чего строят свои ткани растения, сделал голландский естествоиспытатель Ян ван Гельмонт (1629). Выращивая в течение 5 лет ивовую ветвь в горшке со взвешенной почвой, он установил, что за время опыта вес ветви увеличился в 30 раз, тогда как вес почвы почти не изменился. Гельмонт пришёл к заключению, что основной источник питания растения не почва, а вода. Несмотря на ошибочность такого вывода, этот опыт имел большое значение, так как при изучении растений впервые был применен количественный метод – взвешивание. В конце VII века было установлено наличие у растений пола. В 1727г. англичанин С. Гейлс обнаружил передвижение веществ и воды по тканям растения. Важнейшую роль в последующем развитии физиологии растений и всего естествознания в целом сыграло открытие

английского химика Джозефа Пристли, который установил, что зелёные растения в ходе своей жизнедеятельности изменяют состав воздуха, возвращают ему способность поддерживать горение и сохранять жизнь животных (1771). Это явление получило в дальнейшем название фотосинтеза. Впервые идею о воздушном питании растений высказал в 1753г. М. В. Ломоносов, который отметил, что стучные деревья, растущие на бедном питательными веществами песке, не могут получить через корни необходимого количества питательных веществ, и сделал вывод, что растения получают питание через листья из воздуха. Работы голландского естествоиспытателя Я. Ингенхауза (1779) и особенно швейцарских учёных Ж. Сенебье и Н. Т. Соссюра (конца VII – начала XIX вв.), а позднее немецкого учёного Ю. Р. Майера, французского агрохимика Ж. Б. Буссенго (1868) и другие позволили расшифровать отдельные стороны фотосинтеза как процесса усвоения углекислого газа и воды, происходящего с выделением кислорода при обязательном участии света. Большое влияние на развитие физиологии растений оказали работы французского учёного А. Лавуазье по химии горения и окисления (1774–84). В начале XIX века были отмечены ростовые движения у растений – тропизмы, которые позднее детально исследовал Ч. Дарвин. Особенно бурно развивались работы в области почвенного питания растений. Немецкий учёный А. Тэер сформулировал гумусовую теорию, в которой решающую роль в питании растений отводил органическому веществу почвы. В 40-х гг. XIX века на смену гумусовой теории питания растений пришла минеральная теория немецкого химика Ю. Либиха, в которой подчёркивалась роль минеральных элементов почвы в корневом питании растений. Работы Либиха содействовали развитию физиологических исследований и внедрение минеральных удобрений в сельскохозяйственную практику. Ж. Буссенго использовал разработанный им вегетационный метод для изучения закономерностей поступления азота

и других минеральных элементов в растение. Буссенго и немецкий учёный Г. Гельригель выявили специфические особенности бобовых растений как азотфиксаторов, а русский ботаник М. С. Воронин в 1866г. доказал, что клубеньки, образующиеся на корнях этих растений, имеют бактериальную природу. Большую роль в развитии физиологий растений в XIX веке сыграли немецкие учёные Ю. Сакс, В. Пфеффер, австрийские ботаники Ю. Визнер, Х. Молиш, чешские учёные Б. Немец и Ю. Стокласа, исследователи ряда других стран, 2-я половина XIX века ознаменовалась важными исследованиями К. А. Тимирязева о роли хлорофилла в процессе фотосинтеза. Доказав приложимость к фотосинтезу растений закона сохранения энергии, Тимирязев обосновал и развил представления о космической роли зелёных растений, которые, осуществляя уникальную функцию фотосинтеза, связывают жизнь на Земле с энергией Солнца.

Большой вклад в развитие физиологии растений и, в частности, учения о фотосинтезе внесли ботаники – А. А. Рихтер, открывший явление адаптивных изменений качественного состава пигментов фотосинтеза, Е.Ф. Вотчал, детально изучивший взаимосвязь фотосинтеза с водообменом растений, Ф. Н. Крашенинников, который, используя методы колориметрии, в первые доказал, что наряду с углеводами при фотосинтезе образуются соединения другой химической природы. Е. Ф. Вотчал был одним из основоположников украинской школы физиологов растений, к которой принадлежали В. Р. Заленский, раскрывший роль сосущей силы как решающего регулятора водного баланса растений, В. В. Колкунов, установивший взаимосвязь между анатомическим строением свекловичного корня и его сахаристостью, В. Н. Любименко, доказавший, что хлорофилл в хлоропластах находится не в свободном состоянии, а связан с белками.

Во 2-й половине XIX века и начале XX века были сделаны основополагающие открытия в области изучения обмена веществ и

энергии в растительных организмах. С этого времени связь физиологии и биохимии растений становится особенно тесной. Впервые термин «обмен веществ» применительно к растениям ввёл русский ботаник А. С. Фаминцын (1883). С конца XIX века начались интенсивные исследования природы механизмов дыхания – процессов окисления органических веществ, осуществляющихся в биологических условиях без использования внешних источников энергии. Русский биохимик А. Н. Бах в 1896–97 гг. создал перекисную теорию биологического окисления, являющийся фундаментом современной теории радикалов. Перекисная теория послужила толчком к интенсивному изучению химизма и энзимологии дыхания. В. И. Паллади (1912) обосновал представления о биологическом окислении, в основе которого лежит дегидрирование, как об одном из основных этапов дыхания, что в дальнейшем получило развитие в работах немецкого учёного Г. Виланда. Существенный вклад в изучение дыхания и других процессов внёс С. П. Костычев. Немецкий биохимик О. Варбург открыл роль железа как структурного элемента ферментов, связанных с биологическим окислением. Вскоре после этого английский учёный Д. Кейлин открыл цитохромы – важнейшую группу соединений, участвующих в транспорте электронов как в фотосинтезе, так и в дыхании. Российский физиолог В. О. Таусон первым начал исследовать энергетические параметры дыхания.

Детальным изучением процессов обмена азотистых веществ в растении, результаты которого привели к коренным изменениям в практике применения азотосодержащих удобрений, наука обязана агрохимику Д. Н. Прянишникову. Большое значение имели работы Прянишникова и его школы в области фосфорного и калийного питания растений, известкования почв и во многих других областях физиологии минерального питания. Важную роль сыграли работы его учеников. Г. Г. Петров детально изучил процессы метаболизма азота в растении в

зависимости от условий освещения. И. С. Шулов создал ряд вариантов вегетационного метода (метод текучих растворов, стерильных культур и другие), с помощью которых он доказал способность корней растений ассимилировать органические соединения, в том числе и некоторые белковые соединения. Ф. В. Чириков исследовал физиологические особенности сельскохозяйственных растений, различающихся по способности усваивать труднорастворимые формы фосфатов почвы. В области водообмена и засухоустойчивости растений фундаментальные работы принадлежат Н. А. Максимова. На основе работ в области физиологии микроорганизмов, среди которых особое место принадлежит открытию С. Н. Виноградским хемосинтеза (1887), стали всё более четко вырисовываться закономерности круговорота отдельных элементов в природе, выявляться роль в этом процессе растений и их симбиотических взаимоотношений с микрофлорой почвы.

Исходя из этого история развития физиологии растений делится на несколько этапов:

**1 этап.** В XVII и в начале XVIII века ученые ботаники наряду с изучением морфологии и анатомии растений исследовали отдельные физиологические процессы; представлены отдельные сведения о движении воды и отдельных минеральных элементов в растении.

**2 этап.** В XXI веке сформировались основные направления физиологии растений:

- а) Фотосинтез (Сакс. Ж. Буссенго, К.А. Тимирязев)
- б) Водообмен (В. Гельмонд, Де Фриз)
- в) Минеральное питание (Ю. Либих, А. Тэер, Д.Н. Прянишников)
- г) Дыхание (Л. Пастер, А. Бах, В. И. Палладин)

**3 этап.** В XX веке получило бурное развитие изучение механизмов различных физиологических процессов. Например, некоторые из них перечислены ниже:

изучение механизмов обмена веществ (Курсанов Н.Л.), водообмена растений (Петин Н. С., Жолкевич В. Н.), выявление закономерностей устойчивости растений к засухе (Генгель П. А.), к засолению (Строганов Б. П.), к болезням (Б. А. Рубин., Арциховская Е. В.), механизм дыхания (Д. Кейлин, О. Варбург, О. Кребс, В. П. Скулачев), изучение световой и темновой фазы физиологии фотосинтеза (Д. Арнон, М. Кальвин, Ничипорович А. А.).

В Узбекистане эффективно развивалось самобытное направление по физиологии хлопчатника.

Огромный вклад в становление и развитие физиологии растений в республики сыграли А. Имамалиев, Н. Назиров, Х. Самиев, Р. Азимов, М. Валиханов, А. Касымов, К. Зикрияев и многие другие.

В области физиологии сохранения, всхожести и созревания семян хлопчатника (Х. Х. Енилеев, М. Валиханов), фотосинтеза (Ю.С.Насыров), водообмена (Самиев Х.С.) минеральное питание (Т. Пирахунов), устойчивости к засолению (Азимов Р.А.), к вильту (Губанов Г.Я. Авазходжаев М.Х.), опадения листьев и плодозементам (А. Имамалиев, К. Зикрияев), влияния внешних факторов на рост и развитие хлопчатника (М.В. Мухамеджанов, Н. Назиров, А. Ибрагимов, А. Касымов)

Вопросы и задания для проверки.

1. Каковы цели и задачи физиологии растений?
2. Какие методы используются в физиологии растений?
3. Почему физиология растений имеет практический интерес сельскохозяйственного производства?
4. Каков вклад ученых Узбекистана в развитие физиологии для лекарственных растений?

## **2 ГЛАВА. ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ.**

### **Структура растительной клетки, плазматическая мембрана**

Растение, как и всякий живой организм, состоит из клеток, причем каждая клетка порождается тоже клеткой. Клетка — это простейшая и обязательная единица живого, это его элемент, основа строения, развития и всей жизнедеятельности организма.

Растения, за исключением некоторых низших, состоят из органов, каждый из которых выполняет свою функцию в организме. Например, у цветковых растений органами являются корень, стебель, лист, цветок. Каждый орган обычно построен из нескольких тканей. Ткань — это собрание клеток, сходных по строению и функциям. Клетки каждой ткани имеют свою специальность. Выполняя работу по своей специальности, они вносят вклад в жизнь целого растения, которая состоит в сочетании и взаимодействии разных видов работы различных клеток, органов, тканей. (Табл.1)

Клетка (рис.1) состоит из клеточной оболочки, протопласта и вакуоли. Протопласт состоит из микроскопических структур и цитоплазмы.

Микроскопические структуры - это видимые под световым микроскопом органоиды клеток: ядро, пластиды и митохондрии. Цитоплазма включает органеллы, которые погружены в матрикс цитоплазмы, называемой глалоплазмой.

Органеллы цитоплазмы- это видимые под электронным микроскопом мельчайшие структуры: рибосомы, сферосомы, мезосомы, цитосомы, транслосомы и др.

Таблица 1

## Органоиды клетки их строение функции

№	Признаки	Клетки растений	Клетки животных
1	Способ питания	автотрофы	гетеротрофы
2	Клеточная стенка	Есть. Клетка не меняет своей формы	Нет. Клетка может менять свою форму
3	Пластиды	Хлоропласты, хромопласты, лейкопласты	Нет
4	Вакуоли	Немногочисленные крупные полости, заполненные клеточным соком. Содержат запас питательных веществ. Обеспечивают тургорное давление	Многочисленные мелкие пищеварительные, у некоторых – сократительные. Строение не такое, как у вакуолей растений
5	Синтез АТФ	В пластидах и митохондриях	В митохондриях
6	Запасной углеводов	крахмал	гликоген
7	Способ хранения питательных веществ	Чаще располагаются в клеточном соке вакуоли	Расположены в цитоплазме в виде клеточных включений
8	Центриоли	нет	есть
9	Деление	Образуется перегородка между дочерними клетками	Образуется перетяжка между дочерними клетками



Рис.1 Схема строения растительной клетки

**Клеточная оболочка** отделяет клетку от внешней среды, противостоит высокому осмотическому давлению большой центральной вакуоли растительной клетки и препятствует разрыву клетки под действием осмотических сил.



Рис.2 Схема строения клеточной оболочки.

С одной стороны, клеточная стенка должна обладать большой прочностью, а с другой - способностью к росту (на ранних стадиях). Клеточная стенка построена из эластичных микрофибрилл целлюлозы и пластического компонента протопектина и гемицеллюлоз.

Благодаря тому, что клеточная стенка находится в набухшем состоянии она обладает способностью пропускать в клетку растворенные вещества, т.е. она проницаема.

**Вакуоли** клетки заполнена клеточным соком и отделена от цитоплазмы тонопластом.

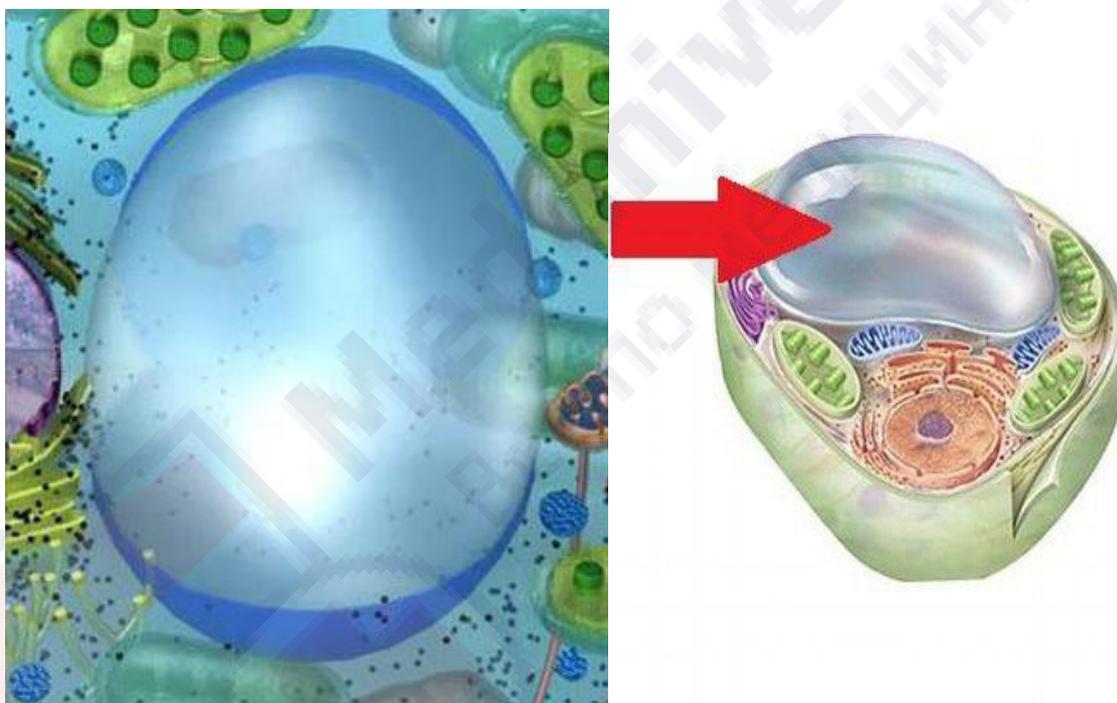


Рис.3. Расположение вакуоли в клетки

Вакуоли способны накапливать высококонцентрированный клеточный сок и является главным осмотическим пространством клетки, играющей решающую роль в водном режиме и поддержанию тургорного давления, а следовательно, определяет прочность тканей. В вакуоли могут накапливается различные продукты обмена веществ: органические кислоты, сахара и другие соединения. Наряду с этим вакуоли являются

вместилищем многих запасных веществ. Согласно принятой в настоящее время точке зрения, вакуоли могут возникать только из предшествующих уже вакуолей или же из каких-то других полостей клетки, ограниченных мембранами, например при разрастании пузыревидных впячиваний эндоплазматической сети или увеличении пузырьков Гольджи.

**Ядро** – это сферическое тело, окружённое оболочкой. Чаще всего ядро расположено ближе к центру. Включает ДНК – содержащее хромосомы и РНК – содержащее ядрышки, (10) погруженные в свободный от нуклеиновых кислот матрикс, называемый нуклеоплазмой.

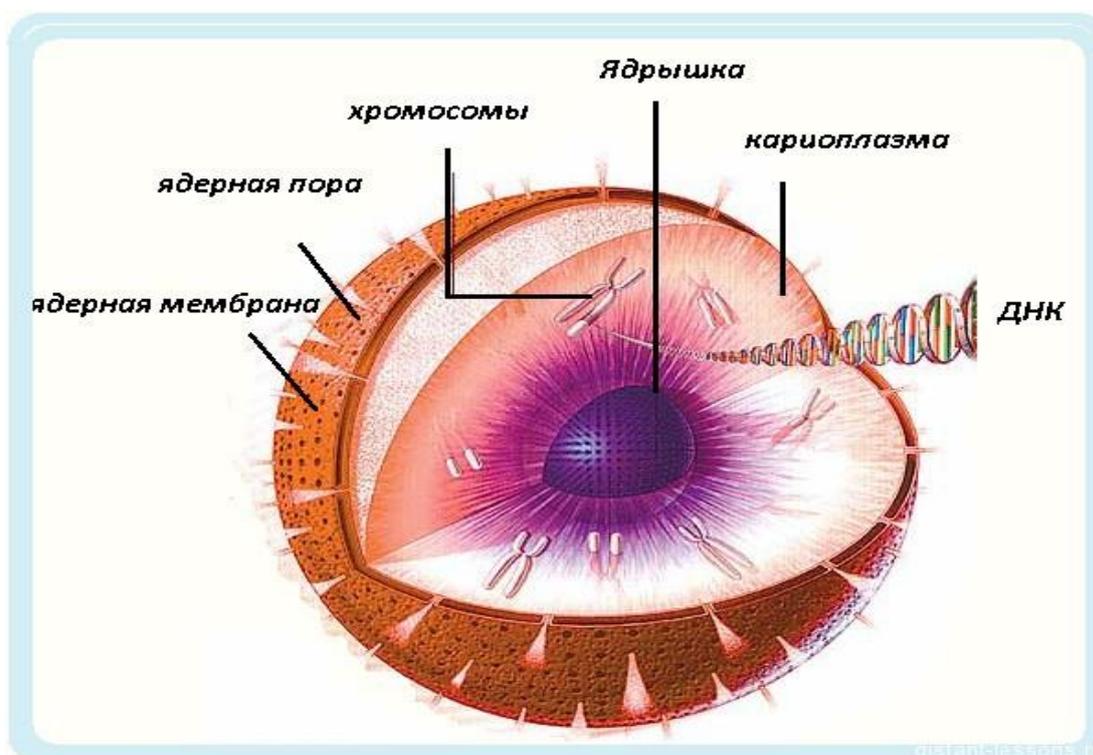


Рис.4 Схема строение ядро

В форме ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) в хромосомах содержится генетическая информация, с помощью которой контролируются все клеточные процессы обмена веществ, роста и развития. Ядро выполняет следующие функции:

- 1) Хранение информации, 2) передача информации от клетки к клетке (деление ядра, клеточное деление, размножение,

наследственность) путём синтеза абсолютно идентичной ДНК, в которой закодирована эта информация, 3) передача информации в цитоплазму путем синтеза информационной РНК.

Регуляция обмена между ядром и цитоплазмой осуществляется через поры ядерной мембраны, которая состоит из двух мембран: внешней и внутренней.

Основная функция ядрышка заключается в синтезе специфических рибосомальных белков.

Белки реагируют с ДНК и образуют дезоксирибонуклеопротеиды.

**Митохондрии** имеют округлую и продолговатую форму длиной 4-7 мкм и диаметром 0,5-2 мкм. Число митохондрий в клетке колеблется от 500 до 2000. Митохондрии имеют двойную мембрану. Толщина мембраны 6-10 нм. Внутренняя структура образована в виде крист или трубочек. Пространство, ограниченное внутренней митохондриальной мембраной, называют внутренним матриксом митохондрии, а пространство между наружной и внутренней мембраной, а также внутри крист и трубочек – наружным матриксом.

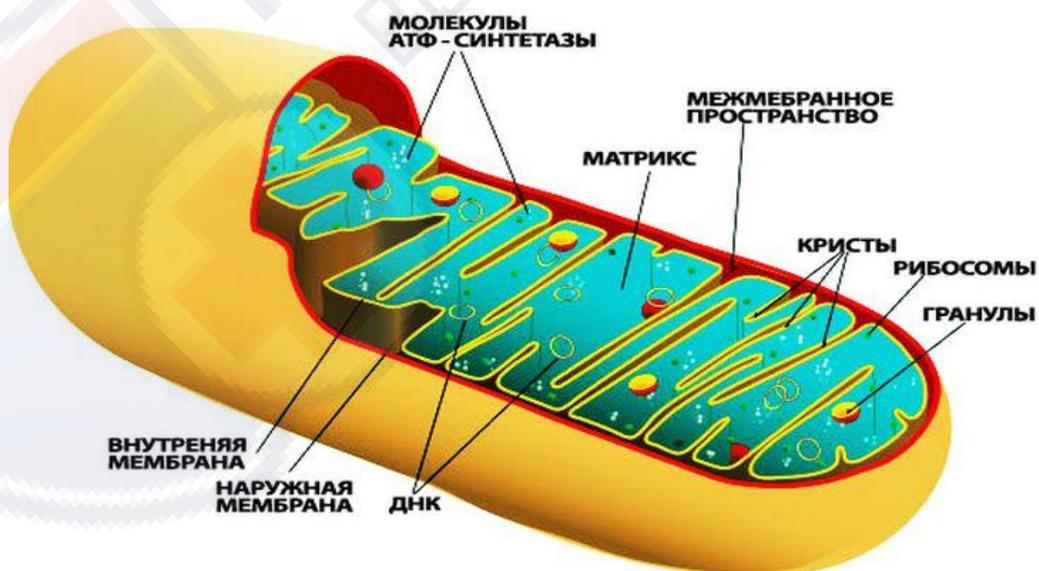


Рис.5 Схема строения митохондрии

Главной функцией митохондрий является обеспечение жизнедеятельности клетки необходимой энергией. При окислении дыхательного субстрата в митохондриях заключенная в нем химическая энергия переходит в легкодоступную энергию определенных связей в молекуле аденозинтрифосфата (АТФ). По структуре и по функции наружная мембрана отличается от внутренней. Наружная мембрана проницаема для ряда веществ ( в том числе для дыхательных субстратов), проходящих через внутреннюю мембрану только при участии механизма активного транспорта.

В матриксе митохондрии сосредоточены те реакции химического превращения дыхательного субстрата, которые непосредственно не сопровождаются высвобождением энергии, например, синтез липидов.

В митохондриях происходит транспорт ионов, а также независимый от ядра белковый синтез; митохондрии располагают локализованной в матриксе собственной генетической системой с ДНК, РНК и рибосомами; ДНК отличается по своему составу и структуре от ядерной ДНК.

Продолжительность жизни митохондрий ограничена несколькими сутками. Обладая собственной генетической системой, митохондрии образуются только из митохондрий путем поперечного деления, а также почкования, при котором образуются промитохондрии (зачатки митохондрий), вырастающие затем в зрелые митохондрии. В процессе полового размножения промитохондрии передаются потомству через яйцеклетку.

**Пластиды.** В эмбриональных растительных клетках имеются пропластиды. Эти образования в зависимости от типа тканей могут развиваться в бесцветные лейкопласты, окрашенные благодаря присутствию каротиноидов хромопласта (окраска от желтой до красной) или зеленые хромопласты, содержащие хлорофилл.

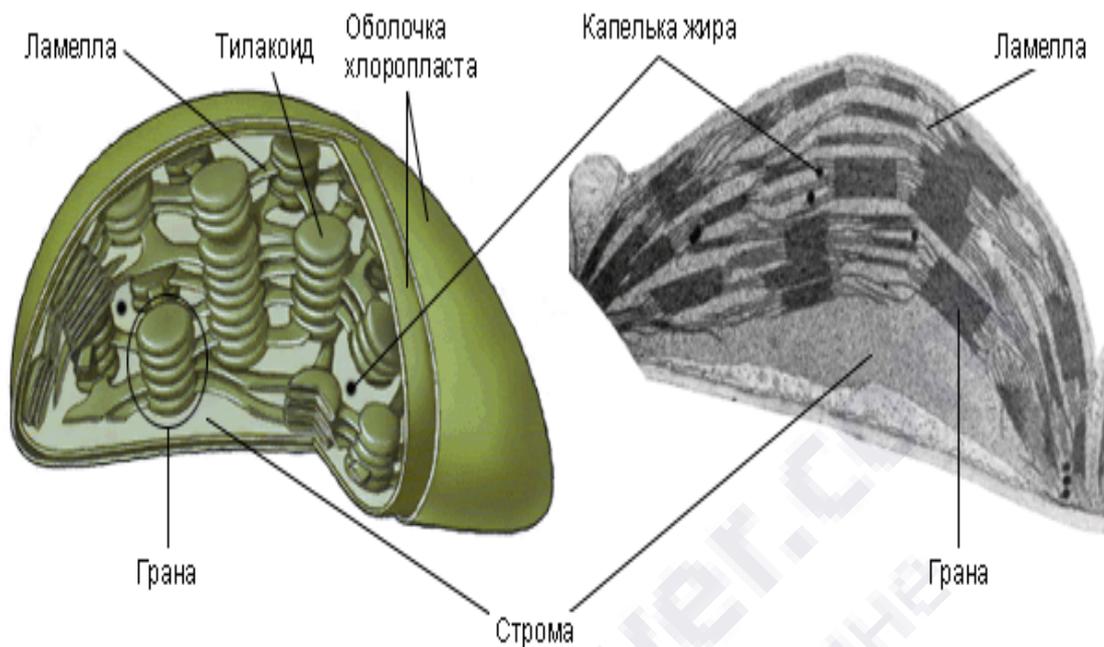


Рис.6 Схема строение пластиды

Хлоропласты имеют шаровидную или дисковидную форму размером от 3 до 8 мкм. В хлоропластах в процессе фотосинтеза лучистая энергия (свет) преобразуется в химическую энергию ассимилянтов (преимущественно углеводов).

Хлоропласты, как и митохондрии, содержат две мембраны. Внутренняя мембрана состоит из тилакоидов. Превращение энергии осуществляется в тилакоидах, а образование углеводов происходит в межтилакоидном пространстве, содержащем матрикс. Тилакоидная мембрана включает функциональные комплексы- квантосомы, в которых происходит весь механизм преобразования энергии.

В хлоропластах происходит также фотолиз воды, выделение кислорода и образование АТФ.

В лейкопластах сахара превращается в крахмал. В хлоропластах происходит образование каротиноидов.

**Цитоплазма** представляет собой комплекс гиалоплазмы и цитоплазматических мембран. Она пронизана системой мембран, которые отходят от ядерной оболочки и соединяются с внешней мембраной клетки.

Эти внутренние клеточные мембраны, образующие густо переплетенную сеть с многочисленными канальцами и полостями, называют эндоплазматической сетью. Функциональное значение ее заключается в том, что она участвует в синтезе ассимилятов. Непосредственно под клеточной оболочкой находится поверхностная цитоплазматическая мембрана толщиной 7-8 нм, которая разобщает метаболические процессы в клетке и является основным элементом структурной организации обмена веществ.

Гиалоплазма представляет собой среду, в которой находятся клеточные органоиды.

Наличие вязкости (состояние «золь-гель») говорит о внутренней структуре, которая характеризуется спирализованными фибриллами диаметром 3-4 нм, прочно соединенными с рибосомами. Таким образом, гиалоплазма является связывающим звеном между органоидами и составной частью структурной системы клетки.

**Рибосомы** размером 10-30 нм, представляют собой молекулы высокополимерной рибосомной РНК с непрерывной полинуклеотидной цепью. Рибосомы находятся на мембранах эндоплазматического ретикулума и гиалоплазме. Функция рибосом- синтез белка.

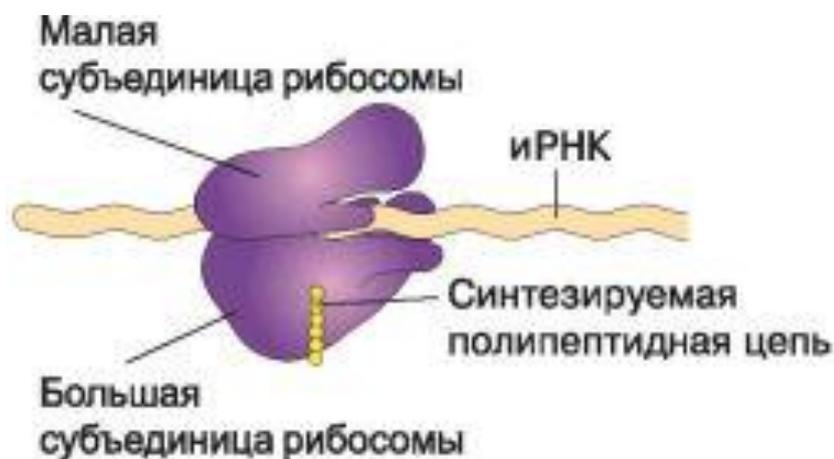


Рис.7 Схема строения рибосомы

**Аппарат Гольджи** состоит из параллельно расположенных уплощенных мешочков, ограниченных мембранами, мелких пузырьков вокруг них и вакуолей, находящихся на периферии зоны аппарата Гольджи. Мембраны имеют трехслойное строение. Аппарат Гольджи принимает участие в секреции высокогидрированного кислого полисахарида, состоящего из глюкозы, галактозы, Галактионовой кислоты, рибозы и ксилозы, а также пектинов, используемых для построения клеточных оболочек.

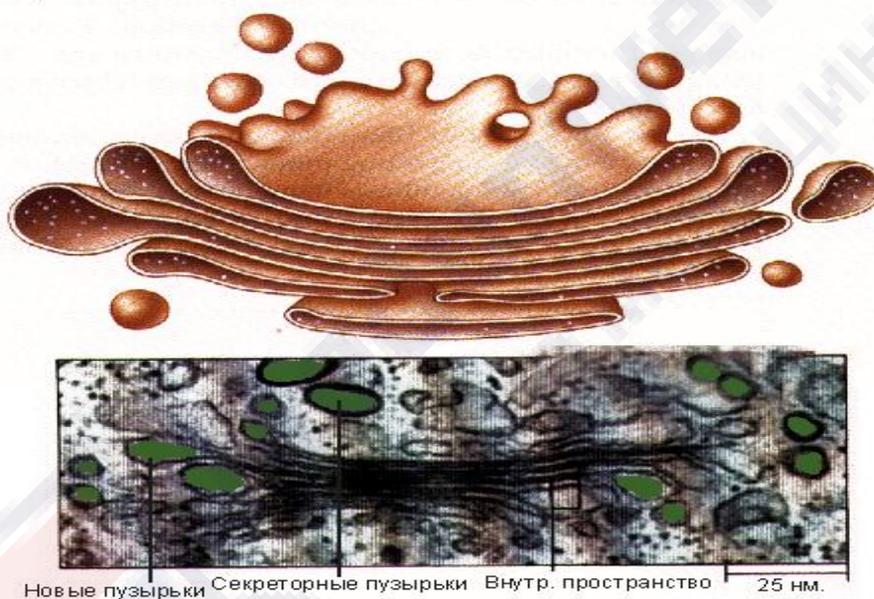


Рис.8 Схема строение Аппарат Гольджи

Субмикроскопическими частицами цитоплазмы являются сферосомы, лизосомы, проксисами, которые осуществляют различные процессы метаболизма. Сферосомы представляющие собой жировую капли, играющие определенную роль в жировом обмене. В них локализируются ферменты расщепляющие жиры и превращающие последние в водорастворимые углеводы.

**Лизосома** (цитосомы) во внутренней полости содержат гидрометические ферменты и в них происходит процесс расщепления, «инактивации» чужеродных веществ клетки. Процесс распада этих

веществ происходит по типу фагцитоза ( для твёрдых) и пиноцитоза ( для жидких) соединений. В пероксисомах происходит процесс фотодыхания.



Рис.9. Схема строение Лизосомы

Вопросы и задания для проверки:

1. Назовите микроскопические и субмикроскопические структуры клетки.
2. В чем различие и сходство функций митохондрий и хлоропластов?
3. Какова функциональная роль цитоплазмы клетки?
4. Расскажите о строении и функции аппарата Гольджи

### **Химический состав клетки**

В состав клеточной оболочки входит целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, липиды и небольшое количество белка.

Клеточная стенка растительных клеток состоит главным образом из полисахаридов. (табл. 2). Все компоненты, входящие в состав клеточной стенки, можно разделить на 4 группы:

- \* *Структурные* компоненты, представленные целлюлозой у большинства автотрофных растений;
- \* Компоненты *матрикса*, т. е. основного вещества, наполнителя оболочки - гемицеллюлозы, белки, липиды;
- \* Компоненты, *инкрустирующие* клеточную стенку, т.е. откладывающиеся и выстилающие ее изнутри - лигнин и суберин;
- \* Компоненты, *адкрустирующие* стенку, т.е. откладывающиеся на ее поверхности, - кутин, воск.

Таблица 2

**Химический состав клеток живых организмов**

1	Неорганические вещества	Количество веществ в %
1	Вода	70
	Минеральные элементы	1-1,5
<b>Органические вещества</b>		
1	белки	10-20
2	углеводы	0,2-2,0
3	жиры	1-5
4	Нуклеиновые кислоты	1-2
5	АТФ, соли и др. вещества	0,1-0,5

Основной структурный компонент оболочки – целлюлоза (клетчатка)  $(C_6H_{10}O_5)_n$  представлена неразветвленными полимерными молекулами, состоящими из 1000-11000 остатков - D глюкозы, соединенных между собой гликозидными связями. Макромолекулы целлюлозы не встречаются

в свободном виде. Длинные и тонкие молекулы целлюлозы объединяются в элементарные фибриллы или мицеллы. Каждая мицелла состоит из 60-100 параллельно расположенных цепей целлюлозы. Мицеллы сотнями группируются в мицеллярные ряды и составляют микрофибриллы диаметром 10-15 нм.

Микрофибриллы, в свою очередь перевиваются между собой как пряжи в канате и объединяются в макрофибриллы.

Макрофибриллы имеют толщину около 0,5 мкм. и могут достигать в длину 4 мкм.

Микрофибрилловые оболочки погружены в аморфный пластичный гель - матрикс.

Матрикс является наполнителем оболочки. В состав матрикса оболочек растений входят гетерогенные группы полисахаридов, называемые гемицеллюлозами и пектиновыми веществами.

Гемицеллюлозы представляют собой ветвящиеся полимерные цепи, состоящие из различных остатков гексоз (D-глюкоза, D-галактоза, манноза), пентоз (L-ксилоза, L-арабиноза) и уриновых кислот (глюкуроновая и галактуроновая).

Цепочки гемицеллюлоз состоят из 150-300 молекул мономеров. Они значительно короче.

Гемицеллюлозы в теле растений играют:

- механическую роль, участвуя наряду с целлюлозой и другими веществами в построении клеточных стенок;
- роль запасных веществ, отлагающихся, а затем расходующихся. При этом функцию запасного материала несут преимущественно гексозы; а гемицеллюлозы с механической функцией обычно состоят из пентоз. В качестве запасных питательных веществ гемицеллюлозы отлагаются также в семенах многих растений.

Белок, входящий в состав клеточной оболочки, придает матриксу оболочку определенной структуры и эластичности.

**Белки** – это основные элементы для построения всех структурных элементов клетки, в том числе они входят в состав ферментов и следовательно являются функциональными элементами клетки.

**Углеводы** – составляют до 85 – 90% веществ, содержащихся в растительном организме. Углеводы являются основным питательным и строительным материалом для клетки. Углеводы подразделяются на моносахариды и полисахариды. К моносахаридам относятся глюкоза, фруктоза, галактоза, манноза, рамноза и другие.

К полисахаридам: дисахариды, трисахариды, тетрасахариды, крахмал, клетчатка, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, агар-агар и другие. Образуюсь при фотосинтезе из С, О и Н, углеводы являются основным строительным материалом и источником химической энергии для синтеза белков, ферментов, жиров, фосфолипидов, витаминов и т. д. Кроме того, углеводы, соединяясь с аминокислотами, образуют РНК и ДНК.

**Жиры** и липоиды объединены в одну группу благодаря их общему свойству – гидрофобности и нерастворимости в воде. В настоящее время они объединены в одну группу – липиды. В этой группе могут быть объединены каротиноиды и хлорофилл, так как растворяются в жирах, а не в воде. Они растворяются в эфире, бензоле, бензине, хлороформе.

Липиды (жироподобные вещества) участвуют в регулировании проницаемости клеток для поступающих в нее веществ.

**Воск** – это высокомолекулярный спирт, который находится на поверхности плодов.

**Фосфатиды** отличаются тем, что содержат фосфорную кислоту и связанное с ней азотистое основание. Располагаясь в клетке на границе раздела двух фаз, играют важную роль в структуре протоплазмы.

**Пигменты** (хлорофилл «а» и «б»), каротиноиды играют большую роль в превращении неорганических веществ (разложение воды) в органические.

**Органические кислоты** – это растительные вещества вторичного происхождения, сюда же относятся глюкозиды, дубильные вещества, эфирные масла и смолы, алкалоиды, и фитогормоны. Это продукты диссимиляции углеводов. В клетке преимущественно находятся в цитоплазме и вакуоле.

**Витамины** – низкомолекулярные органические соединения, объединяются по признаку строгой необходимости для питания животного, человека, растения и микроорганизмов. Синтезируется в растении. Многие витамины, соединяясь с белком образуют ферменты.

**Ферменты** катализируют (стимулируют) обмен веществ в клетке. Ферменты подразделяются на гидролазы, окислительно – восстановительные ферменты (дегидрогеназы, оксидазы, пероксидаза, каталаза), цитохромная система; трансферазы, изомеразы, синтетазы.

В состав клетки входят также неорганические элементы: Na, K, Ca, Mg и другие, которые играют существенную роль в обмене веществ клетки.

Вопросы и задания для проверки:

1. Назовите основные органические вещества клетки.
2. Какие минеральные элементы входят в состав клетки?
3. Где локализованы преимущественно белки, жиры и углеводы клетки?
4. Какова роль ферментов в жизни растений?

## Структура и функции плазматических мембран

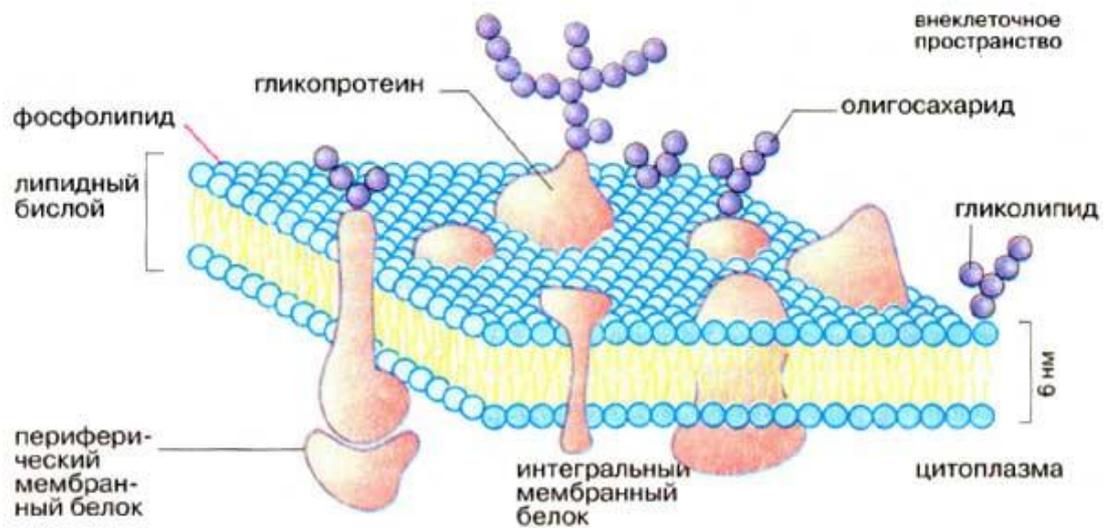
Установлены мембраны протоплазмы (плазмолемма), вакуоли (тонопласт), ядра, митохондрий, пластид, лизосом и субъединиц диктиосом, а также внутренние мембраны цитоплазмы (эндоплазматическая сеть), митохондрии и пластид.

Существует несколько точек зрения о структуре мембран, которые сводятся к тому, что они построены из белков и липидов (жироподобные вещества) и имеют вид трехслойных образований общей толщиной 6-10 нм.

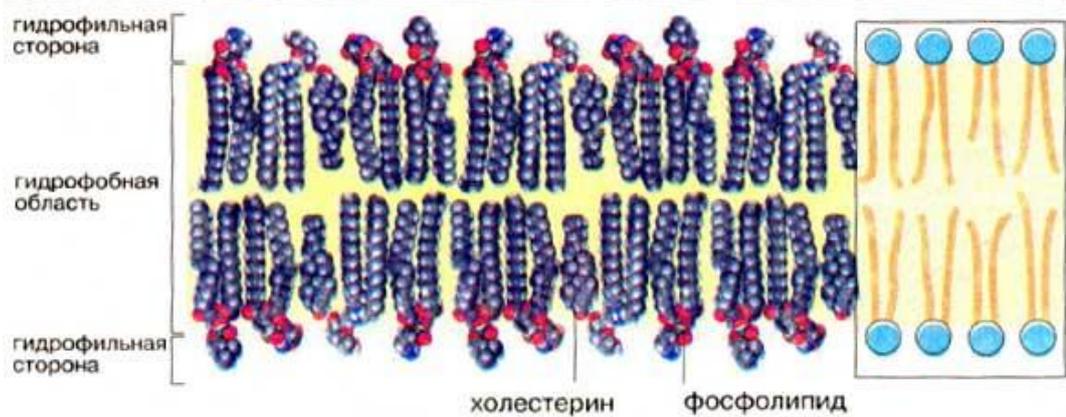
Важный структурный элемент мембраны – липиды:

гидрофильная голова и гидрофобный хвост. Наружный слой мембраны построен из молекул белка, а внутренний - из липидов. (рис.10)

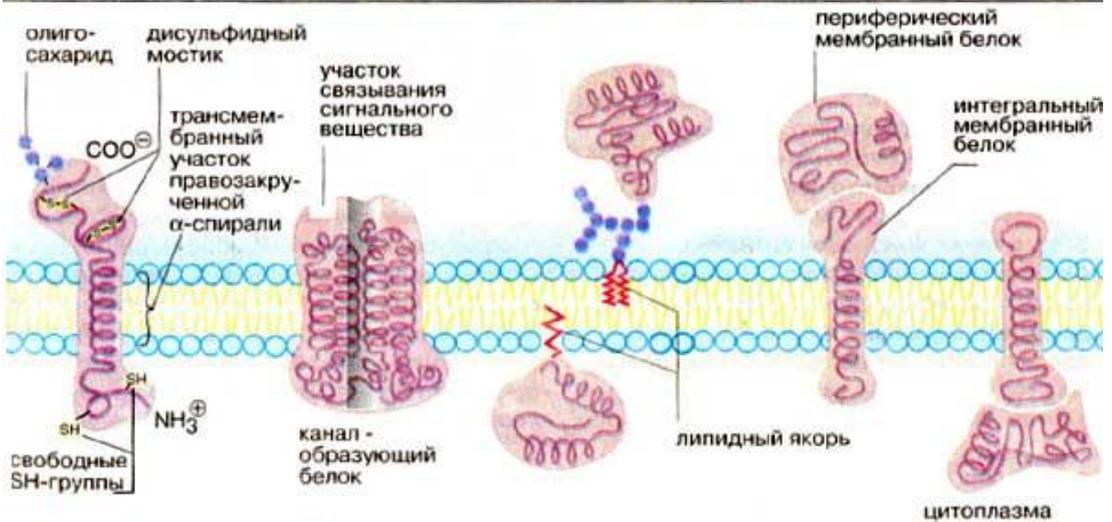
В представленной модели мембраны липидный слой стабилизируется гидрофобными взаимодействиями, тогда как между липидами и белками развиваются преимущественно взаимодействия гидрофильного характера (ионные силы, водородные связи). Это строение элементарной мембраны, которые обладают свойством полупроницаемости. Характерной особенностью мембран является их способность вновь замыкаться после разрыва: благодаря включению новых молекул мембраны могут растягиваться по всей поверхности.



### А. Структура плазматической мембраны



### Б. Мембранные липиды



### В. Мембранные белки

Рис.10. Модели стуктуры элементарной мембраны.

А - Структура плазматической мембраны.

Б - Структура мембранных липидов.

В - Структура мембранных белков.

Представленные на рис.10 схематические модели элементарной мембраны. Несомненно, являются упрощением. Липидный слой «пронизав» белковыми молекулами, образуют как бы поры. Эти белковые молекулы могут быть связаны своими гидрофобными частями молекул липидов; липидные молекулы также могут быть обращены своими гидрофильными головами к этим молекулам белка. Согласно другим представлениям, прочность связи между белками и липидами обуславливаются гидрофильными взаимодействиями. В этом случае предполагают, что молекулы глобулярных белков располагается в центре мембраны либо в виде сплошного слоя, либо в виде сферических субъединиц. Окруженных молекулами липидов (мозаичная структура); гидрофильные головы липидов при этом обращены к поверхности мембраны.

Это свойство хорошо проявляется при поглощении воды путем осмоса. (Рис.11)

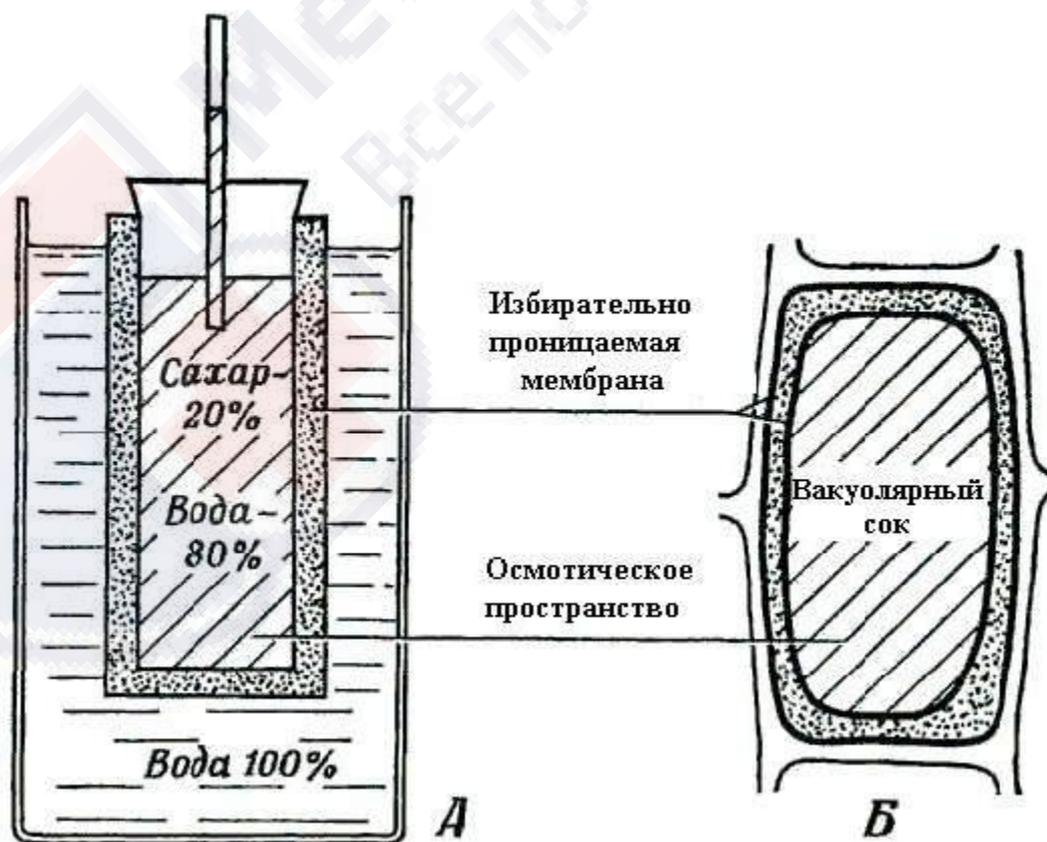


Рис. 11. Осмотическая ячейка

А- Ячейка Пфелфера

Б- Растительная клетка

Осмоз - это диффузия через полупроницаемую мембрану, т.е. такую мембрану, которая хорошо проницаема для воды и непроницаема или плохо проницаема для растворенных в воде веществ. Полупроницаемая мембрана в растительной клетке состоит из плазмолеммы и тонопласта, а в ячейке Пфелфера – она состоит из осадочной пленки, гексоцианоферрата меди в порах мелкопористого глиняного цилиндра. (рис. 11) Осмотический действующий раствор в вакуоли содержит прежде всего сахара, органические кислоты и их соли (общая концентрация чаще всего 0,2 -0,8 мг).

Растворенные вещества не могут выходить через полупроницаемую мембрану или выходят с большим трудом, но поскольку «концентрация воды» (число молей на объем) снаружи больше, чем внутри осмотической ячейки, вода устремляется по градиенту её химического потенциала (она не «всасывается»). Чем выше концентрация растворенных веществ в осмотической ячейке, тем ниже химический потенциал воды в этой ячейке, тем больше разность потенциалов и тем сильнее приток воды.

Поступление воды приводит к увеличению объема – растяжению растительной клетки, поднятию жидкости в манометрической трубке, соединенной с ячейкой Пфелфера – до тех пор пока деление, действующее снаружи не повысится настолько, чтобы воспрепятствовать дальнейшему увеличению объема. Что такое диффузия? Диффузия - это пассивное передвижение молекул, веществ. Причина диффузии - кинетическая энергия молекул и ионов в газах и жидкостях, благодаря которой эти частицы находятся в движении. В состоянии равновесия это движение является хаотичным; через воображаемое поперечное сечение в единицу

времени передвигаются в противоположных направлениях одинаковое количество частиц данного вещества.

Если в газовой смеси или растворе есть разница в концентрации какого-либо вещества, то возникает диффузия. Благодаря этому концентрация растворов выравнивается.

Диффузируют не только растворенные вещества, но и молекулы растворителя, воды. Вода, где ее меньше в растворе, направляется к раствору, где ее больше, таким образом, создается противоположная диффузия навстречу растворенному веществу. Количество вещества, диффузирующего в единицу времени, зависит от величины концентрации, температуры и времени. Пропускную способность мембраны называют проницаемостью.

При этом:

- 1) вещество может транспортироваться через мембрану, которая для этого вещества непроницаема;
- 2) вещество может транспортироваться и аккумулироваться независимо от концентрации.

Метаболический (активный) транспорт требует затраты энергии в форме АТФ.

Независимо от АТФ активный транспорт ионов возможен в митохондриях и хлоропластах.

Поставщиком энергии служит дыхательная цепь в мембранах этих пластид.

Энергия, выделяемая в дыхательной цепи, используется как для накопления в АТФ, так и для активного транспорта веществ в эти пластиды из цитоплазмы.

Плазмолемма принимает участие в образовании клеточных оболочек при дифференциации клеток.

Плазмолеммы соседних клеток связаны между собой через плазмодесмы, которые обеспечивают связь клеток между собой и все процессы обмена веществ, и энергией.

Тонoplast является внешней мембраной вакуоли.

Образование тонoplastа связано с эндоплазматической сетью. Мембрана вакуоли во многом имеет сходство с плазмолеммой. Главное отличие тонoplastа заключается в том, что в ее состав входят фермент пермеаза, который обеспечивает активный перенос и накопление веществ в вакуоли. Активный перенос веществ происходит благодаря энергии АТФ и  $H^+$  помпы. Через помпу осуществляется перенос ионов водорода из цитоплазмы в вакуоль. Таким образом, помпы поддерживают рН цитоплазмы на одном уровне.

Мембрана ядра двухслойная, ее толщина 8 мкм. Между слоями полость, называемая перинуклеаром, соединена с внутренней полостью эндоплазматической сети и таким образом представляет единую цепь. Два слоя ядерной мембраны имеют поры, через которые осуществляется транспорт веществ, таких как ДНК, РНК, рибосомальные белки.

Ядерная мембрана формируется при участии ЭПР.

Вопросы и задания для проверки:

1. Какова структура мембран?
2. Каковы функции мембран?
3. Что такое активный и пассивный перенос ионов через мембраны?
4. Объясните механизм проницаемости мембран.

## Эндоцитоз и экзоцитоз. Обмен ионов через мембрану

Пассивный транспорт солей в клетку подчиняется закону диффузии, когда движение ионов происходит благодаря кинетической энергии молекулы.

Процесс проникновения вещества может происходить путем выпячивания плазмолеммы с последующим отделением этого участка в форме пузырька вместе с его содержимым – жидким (пиноцитоз) и твердым (фагоцитоз).(рис.12) Этот путь поглощения клеткой веществ внутрь клетки называется эндоцитоз, а из клетки экзоцитозом.

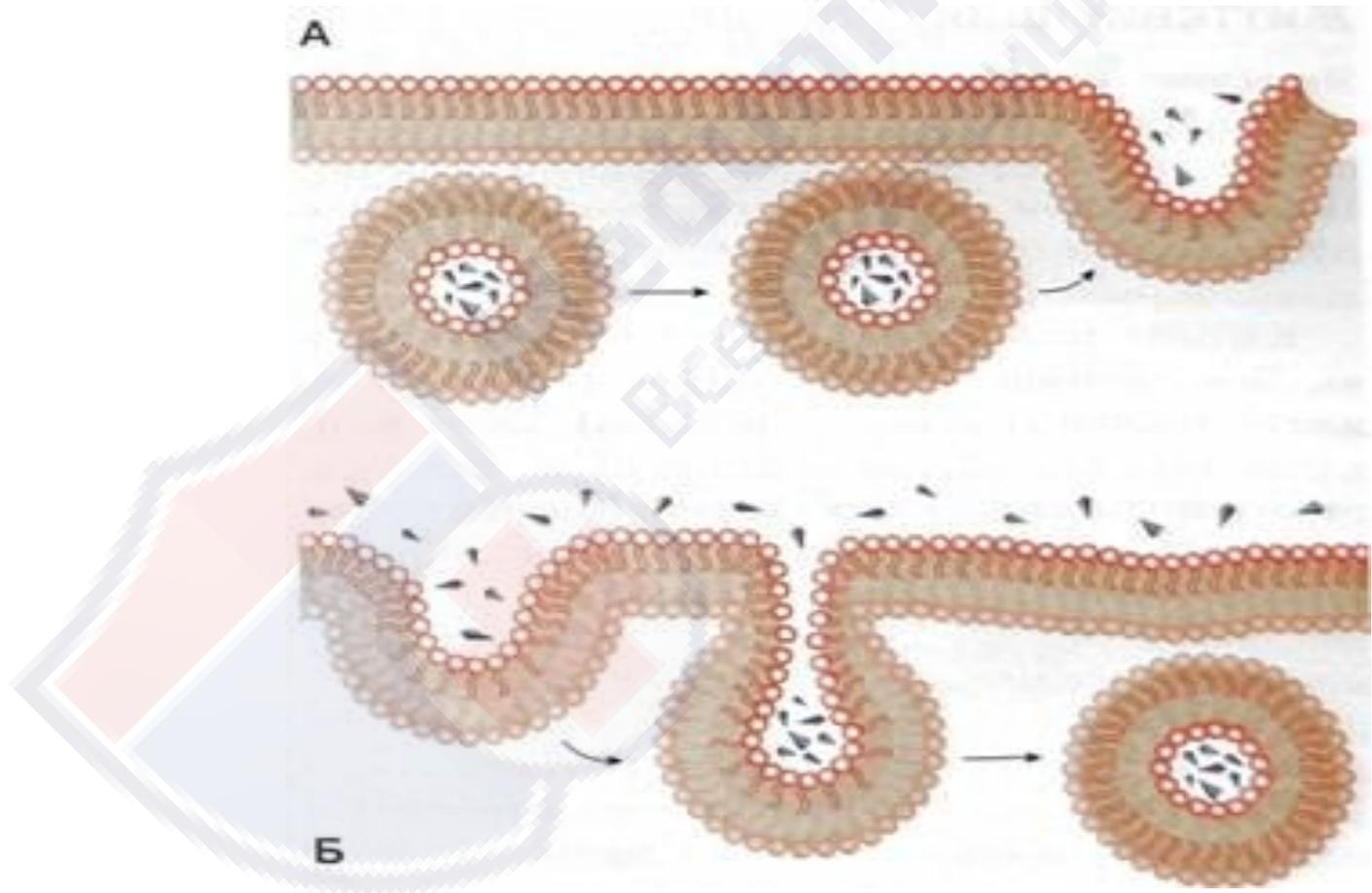


Рис. 12. Схема эндоцитоза и экзоцитоза.

А- последовательность этапов экзоцитоза.

Б- последовательность этапов эндоцитоза

Поглощение воды в клетку происходит в результате осмоса. Вода в клетку поступает до тех пор, пока давление клеточной стенки не повышается настолько, чтобы не воспрепятствовать дальнейшему увеличению объема. Возникшее противодействие осмотическому давлению называется тургорным (состояние упругости клетки.)

Тургорное давление противодействует дальнейшему притоку воды в клетку.

Все неорганические вещества (питательные вещества) почвы поглощаются в форме ионов, содержащихся в водных растворах.

Поглощение ионов подчиняется иному механизму, чем поглощение воды.

Во-первых, мембраны малопроницаемы для ионов.

Во-вторых, ионы поглощаются из внешнего раствора с меньшей концентрацией, в раствор клетки с большей их концентрацией. Например, концентрация  $K^+$  в вакуоле более чем в 100 раз выше, чем в почве. Поэтому поглощение ионов ( $K^+$ ) происходит с затратой энергии. Как только начинается поглощение ионов, наблюдается усиление дыхания (солевое дыхание). Этот механизм поглощения существует только для ионов питательных веществ ( $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $PO_4^-$  и т.д.), т.е. растения поглощают ионы избирательно. Остальные ионы поступают пассивно (как при диффузии).

Первый этап поступления солей в клетку (свободное пространство) – это пассивный процесс.

Свободное пространство клетки - это пространство, в которое ионы могут поступать пассивно, путем диффузии по градиенту концентрации. Свободные пространства – это заполненные водой межфибриллярные пространства в клеточной оболочке, затем это промежутки между клеточной оболочкой и мембраной.

Клеточная оболочка адсорбирует (накапливает) на своей поверхности ионы.

В связи с особенностями строения клеточной оболочки (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества), которые содержат карбоксильные группы при диссоциации заряжают ее отрицательно. В состав клеточной оболочки входят также белки, которые в зависимости от pH, способны сообщать поверхности клеток отрицательный или положительный заряд. В результате этого клеточная оболочка обратимо может связывать как катионы, так и анионы.

На поверхности клеточной оболочки адсорбируются ионы  $H^+$  и  $HCO_3^-$ , которые в эквивалентных количествах меняются на ионы находящиеся в свободном пространстве. Ионы, таким образом, могут накапливать в клеточной оболочке, и она служит их резервуаром.

Для того чтобы поступить в цитоплазму и включиться в метаболизм клетки, ионы должны пройти через мембрану – плазмолемму.

Ионы проникают через мембрану с помощью переносчиков. Происходит обменная реакция.

Переносчики специфичны, поэтому они избирательно переносят ионы в клетку, в цитоплазму.

В цитоплазме вещества аккумулируются на мембранах пластид и включаются в метаболические процессы.

В вакуоль попадают ионы в случае, если протоплазмы уже насыщены ими. Для того чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть тонопласт, проницаемость которого меньше по сравнению с плазмолеммой.

Перенос ионов через тонопласт в вакуоль происходит с помощью переносчиков и с затратой энергии.

Таким образом, проникающие через плазмолемму ионы накапливаются и связываются цитоплазмой, только их избыток

адсорбируется в вакуоль. Именно поэтому между содержанием ионов во внешнем растворе и клеточном соке нет и не может быть равновесия.

Вопросы и задания для проверки:

1. В чем отличия эндоцитоза и экзоцитоза?
2. Что такое активный транспорт ионов и чем он отличается от пассивного?
3. Что такое тургорное давление и его роль в обмене ионов?
4. Расскажите о фагоцитозе.

### 3 ГЛАВА. ФИЗИОЛОГИЯ ВОДНОГО ОБМЕНА РАСТЕНИЙ

#### Общие сведения о водообмене

Вода является основной составной частью растительных организмов. Ее содержание доходит до 95% от массы организма и она участвует прямо или косвенно во всех жизненных процессах. Вода – это внутренняя среда, в которой протекает обмен веществ. Она осуществляет связь органов, координирует их деятельность в целостном растении. Вода входит в состав мембран и клеточных стенок, составляет основную часть цитоплазмы, поддерживает ее структуру, устойчивость входящих в состав цитоплазмы коллоидов, обуславливает определенную конформацию молекул белка. Высокое содержание воды придает содержимому клетки (цитоплазме) подвижный характер. Являясь растворителем, вода обеспечивает транспорт веществ по растению и циркуляцию растворов. Вода – непосредственный участник многих химических реакций. Все реакции гидролиза, многочисленные окислительно-восстановительные реакции (фотосинтез, дыхание) идут с участием воды. Вода защищает растительные ткани от резких колебаний температуры. Обеспечивает упругое состояние растений, с чем связано поддержание формы травянистых растений, ориентация органов в пространстве. (Таблица 3)

Вода является не только средой, но и участником многих физиолого-биохимических процессов, таких как гидролиз, синтез, окислительно-восстановительные реакции. Являясь основной частью цитоплазмы, она поддерживает ее структуру, устойчивость коллоидов клетки.

### Содержание воды в разных органах растения

Растение или орган растения	Содержание воды, %
Водоросли	до 98
Высшие растения	От 70 до 80
Листья деревьев	От 50 до 97
Клубни картофеля	75
Сочные плоды	до 95
Одревесневшие части растения	От 40 до 80
Одревесневшие части растения	От 5 до 15

Водообмен обеспечивает связь между отдельными органами растений: питание, тургор, прочность тканей, структура и положение в пространстве (Рис. 13).



Рис. 13. Схема водообмена и передвижение веществ по растению.

Вода обеспечивает рост клетки растяжением за счет ее накопления в вакуоле; обменные процессы и связь со средой.



Образование водородных связей обеспечивает слабое и подвижное связывание водородных атомов молекул воды с другими атомными группами, несущими слабый отрицательный заряд.

В биологическом отношении особенно важное значение имеет образование водородных связей с атомами азота или кислорода в молекуле белка. Нарушение связей между водой и белками разрушает структуру белков. Именно этим объясняется тот факт, что жизнь возможна в определенных температурных пределах.

При температуре выше  $30^{\circ}\text{C}$  начинается денатурация из-за уменьшения числа водородных связей. При температуре ниже  $0^{\circ}\text{C}$  происходит перестройка молекулы воды и она принимает более устойчивую кристаллическую систему (лед).

Еще одно свойство воды связано с тем, что ее молекулы имеют небольшие размеры, а электрические заряды слишком малы, чтобы передвижение молекул могло осуществиться под действием электростатических сил. В отличие от анионов и катионов вода может легко передвигаться по растению только под действием осмотических сил и сил натяжения.

Силы натяжения играют главную роль в транспирационном токе воды. Эти силы возникают на поверхности листа, в которой происходит испарение. Чем выше температура и интенсивность света, тем выше уровень транспирации.

Транспирация (испарения воды растения) сопровождается понижением температуры транспирующих органов и имеет важное физиологическое значение.

Вода находится в растении в свободном и связанном состоянии. Свободной водой называется вода со всеми свойствами чистой воды. Она легко передвигается, участвует в различных биохимических реакциях, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низких температурах.

Связанная вода находится во взаимодействии с другими веществами и поэтому физические свойства такой воды изменены. Что за взаимодействие?

1) Процесс гидратации: а) притяжение диполей воды к заряженным частицам (к ионам минеральных солей и к заряженным группам белка  $\text{COO}^-$  и  $\text{NH}_2^+$ ); б) образование водородных связей между водородом воды и атомами О или N.

Воду гидратирующую коллоидные частицы (белки) – называют коллоидно – связанной, а растворенные вещества (минеральные соли, сахара, органические кислоты) – осмотически связанной. Вода находится в различных частях клетки:

-клеточной оболочке (30-50%), вакуоле (98%) и протоплазме (95%).

В клеточной оболочке она заполняет промежутки между фибриллами целлюлозы. Часть молекул воды в клеточной оболочке находится в адсорбированном состоянии на поверхности фибрилл.

Формы воды в клетке распределяются различно. В вакуоле присутствует осмотически связанная и свободная вода; в клеточной оболочке коллоидно-связанная, а свободная есть только в капиллярах между фибриллами целлюлозы. В цитоплазме обнаружены все формы воды: свободно коллоидная и осмотически связанная.

Наибольшее количество свободной воды находится в межклетниках листьев и интенсивность физиологических процессов, таких как темпы роста, зависит именно от ее содержания.

Связанная вода обеспечивает устойчивость растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

Содержание воды в процессе жизнедеятельности растений не постоянно и зависит, в том числе и от испарения. Наступление – испарения называется водным режимом или водным балансом растений.

Для нормального роста и развития растений нужно, чтобы не было дефицита испарения. У растений существует развитая корневая система, проводящая система, покровные ткани, устьица, которые регулируют процесс испарения.

Вопросы и задания для проверки:

1. Каково значение воды в жизни растений?
2. Каково биологическое значение физико-химических свойств воды?
3. Как распределена вода в клетке и организме?
4. Какие формы воды существуют в растении?

### **Поступление и передвижение воды по растению**

Основным источником воды для растения является почва, а добытчиком ее корневая система.

Роль корневой системы заключается в том, что благодаря огромной поверхности обеспечивается поступление воды в растение из возможно большего объема почвы.

Рост корневой системы продолжается в течение его жизни и ее общая поверхность в 140-150 раз превышает поверхность надземных органов. Рост корня всегда направлен к влажной зоне (гидротропизм).

С физиологической точки зрения различают несколько зон корня. Кончик корня покрыт корневым чехликом, он служит защитой для точки роста, состоящей из продолговатых клеток. Под чехликом находится меристема, состоящая из делящихся клеток и заполненных протоплазмой. Следующая зона – зона растяжения, в которой формируются ситовидные трубки.

Далее следует зона корневых волосков. В этих двух зонах происходит поглощение воды. Зона корневых волосков покрыта

ризодермой - это однослойная ткань, состоящая из клеток с тонкими стенками, хорошо проницаемыми для воды.

Большую роль для роста корней играют температура, влажность почвы, аэрация и условия питания.

Поглощение воды происходит благодаря корневому давлению. Вода поступает в растение при наличии градиента (разница концентрации) водного потенциала. (рис 14.)

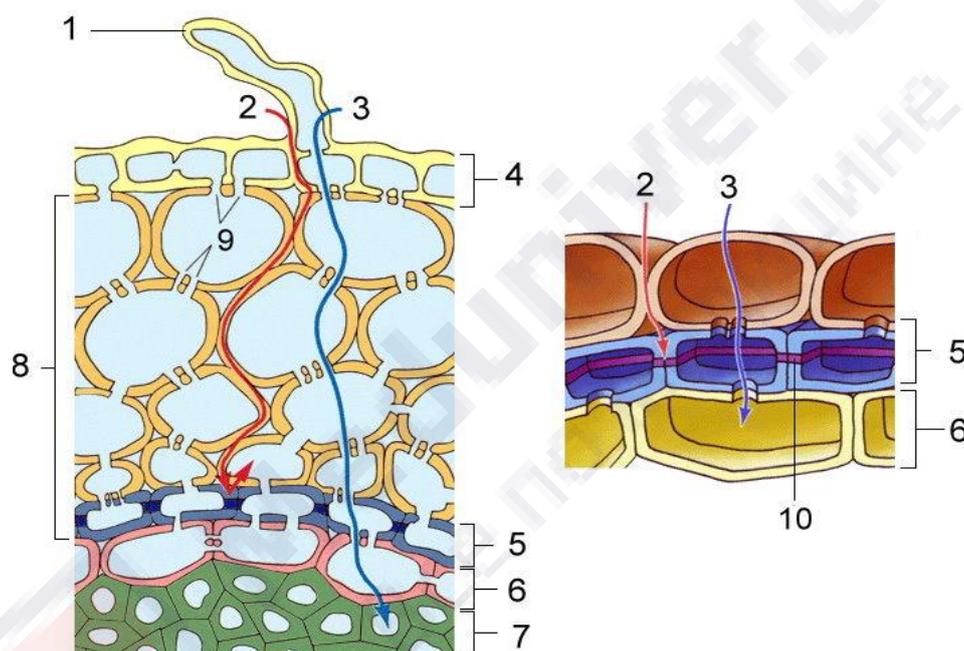


Рис. 14. Горизонтальный транспорт воды.

1 – корневой волосок; 2 – апопластный путь; 3 – симпластный путь; 4 – эпиблема (ризодерма) 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – сосуды ксилемы; 8 – первичная кора; 9 – плазмодесмы; 10 – пояски Каспари. Вода поступает в растение в основном по закону осмоса. Корневые волоски имеют огромную вакуоль, обладающую большим осмотическим потенциалом, который обеспечивает поступление воды из почвенного раствора в корневой волосок.

Что такое водный потенциал? Водный потенциал – это мера энергии, которая используется водой для передвижения. В случае, если осмотическая сила клеточного сока больше осмотической силы

почвенного раствора. При потере воды растением создается ненасыщенность клеток водой и поэтому возникает сосущая сила, (водный потенциал падает). Поступление воды идет в сторону большей сосущей силы и меньшего водного потенциала. Следовательно, поступление воды в клетку идет за счет осмоса.

Нижний концевой двигатель – это корневое давление. Последнее хорошо видно на примере гуттации – выделение капель жидкости листьями (рис.15).

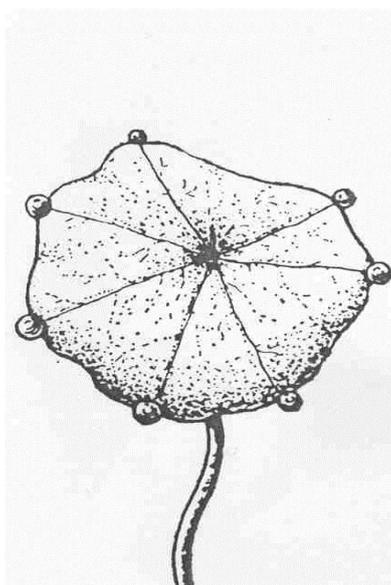


Рис. 15. Гуттация листьев настурции По Ноллю

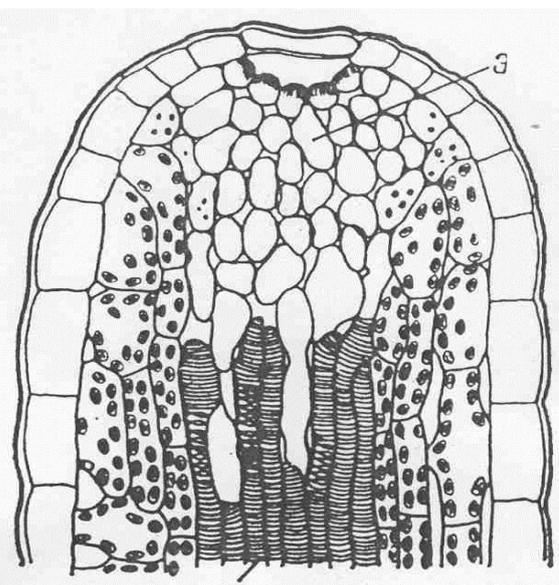


Рис. 16. А Эпитемная гидатода (продольный разрез зубчика листа *Primula sinensis*) По Габерландту. Э- эпитема, Т- трахеиды.



Рис. 16.В. Гуттация

Процесс гуттации – это результат одностороннего тока воды. Показано, что гуттация происходит за счет энергии, возникающей в результате обмена веществ. Гуттация происходит через гидатоды. Активные гидатоды (водные железы) экстрадируют самостоятельно, а пассивные гидатоды (водные устьица) представляют собой отверстия над окончанием трахеид, через которые у небольших растений выделяется ксилемный сок, нагнетаемый корневым давлением. Эпитемные гидатоды (рис.16 А, В) в большинстве случаев активны, благодаря функционированию в качестве водной железы клеток эпитемы, расположенных между окончаниями трахеид и водным устьищем.

Результатом одностороннего тока воды является «плач» растений – выделение пасоки. И «плач», и гуттация – есть результат одностороннего тока воды через корневые системы. Силу, вызывающую односторонний ток воды называют корневым давлением. Два основных процесса обеспечивают перемещения больших количеств веществ в растении: транспирационный ток, т.е. транспорт воды и растворенных в ней питательных веществ от корня к побегам, и ток ассимилятов, т.е. придвижение выработанных при фотосинтезе веществ из листьев к частям растения, расположенным ниже (ось побега, корень) и выше верхушки побегов, плоды). Для этих процессов передвижения веществ на большие расстояния имеются специальные проводящие ткани: сосуды и трахеиды в ксилеме для транспирационного тока и ситовидные трубки во флоэме для тока ассимилянтов (рис.17).

Схема передвижения воды, элементов питания и пластических веществ по растению

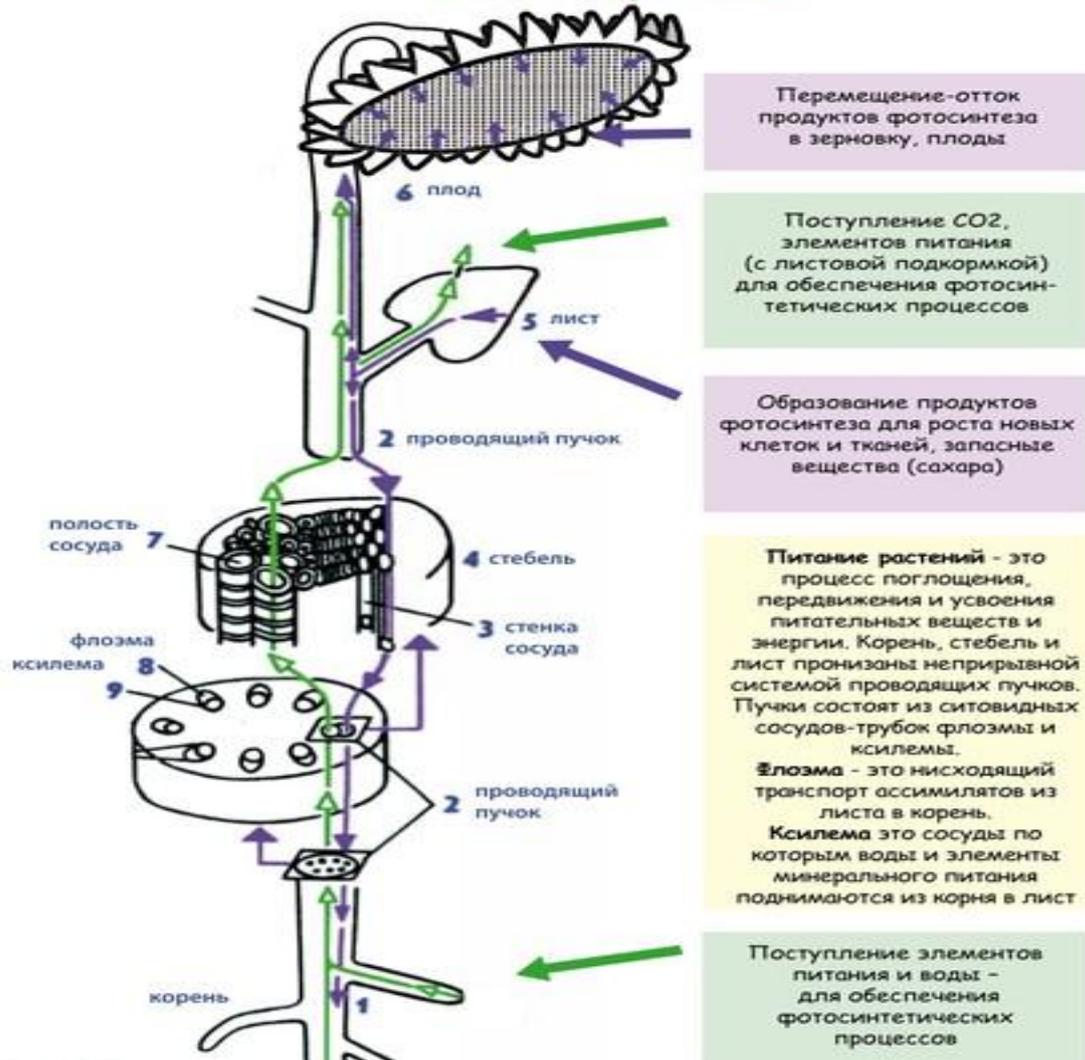


Рис.17. Схематическое изображение главных транспортных путей транспирационного тока ( ) и тока ассимилятов ( ): 1- корень, 2- ось побега, 3- ситовидная трубка, 4- проводящий пучок, 5- лист, 6- плод, 7-сосуд, 8-флоэма, 9- ксилема.

Ближний же транспорт (на короткие расстояния) к проводящим тканям и от них осуществляется через клетки неспециализированных тканей. Последние состоят из трех отграниченных друг от друга систем: симпластов- соединений при помощи плазмодесм протоплазмы всех клеток, апопластов, т.е. взаимосвязанной системы всех клеточных стенок и

межклетников, и дискретной (прерывистой) системы вакуолей. Все три системы могут служить для ближнего транспорта: симпласт для минеральных и органических веществ, апопласт только для воды и неорганических ионов, система вакуолей – исключительно.

### **Влияние внешних условий на поступление воды в растение**

Поступление воды в корневую систему зависит от температуры окружающей среды. С понижением температуры скорость поступления воды резко падает. Особенно в осенний период, когда испарение идет интенсивно, а поступление воды задерживается из-за пониженной температуры, в результате растения погибают от обезвоживания.

Причины, по которым понижение температуры вызывает уменьшение поступления воды, это: 1) повышается вязкость воды и как следствие снижается ее подвижность; 2) уменьшается проницаемость протоплазмы для воды; 3) уменьшается скорость всех метаболических процессов.

Избыток  $\text{CO}_2$ , снижение аэрации, недостаток  $\text{O}_2$ , дыхательные яды уменьшают поступление воды.

Большое значение имеет содержание воды в почве, избыточная концентрация почвенных растворов ингибирует поступление воды в растение.

Вопросы и задания для проверки.

- 1.Опишите строение корня.
2. Что такое водный потенциал?
- 3.В чем значение осмотического давления в поглощении воды?
- 4.Как влияет температура на продвижение воды по растениям ?

## Понятие о транспирации

Транспирация- это осложненный физиолого-анатомическими особенностями процесс испарения воды растительным организмом. Транспирацию называют верхним концевым двигателем, позволяющий подниматься воде вверх по растению.

Роль транспирации заключается в том, что: во- первых, она спасает растение от перегрева, который разрушая хлоропласты, резко снижает фотосинтез; во-вторых, транспирация обеспечивает ток воды из корневой системы к листьям, который связывает все органы растения в единое целое; в- третьих, с транспирационным током передвигаются растворимые минеральные и частично органические питательные вещества; в- четвертых, она способствует распределению воды по органам и, таким образом, обеспечивает растение водой. (рис.17). Транспирация осуществляется в основном через листья. Различают устьичную и кутикулярную транспирацию. Устьица составляют 1-2% площади листа, расположены в эпидермисе листа и в зеленой части одногодичного стебля. Несмотря на это, транспирация листа достигает 50-70% испарения, равной по величине водной поверхности. Объяснение этому даёт так называемый краевой эффект (рис.18).

Испарение через отверстия происходит по тому же принципу, что и выход газа через сопла: скорость этих процессов пропорционально не площади поперечного сечение, а диаметру отверстия.

Кутикулярная транспирация составляет примерно 10% от общей потери листа. Кутикула покрывает эпидермис листа. Транспирация, как испарение – диффузионный процесс, осуществляемый благодаря кинетической энергии молекул воды и определяемый градиентом потенциала воды в системе растение воздух

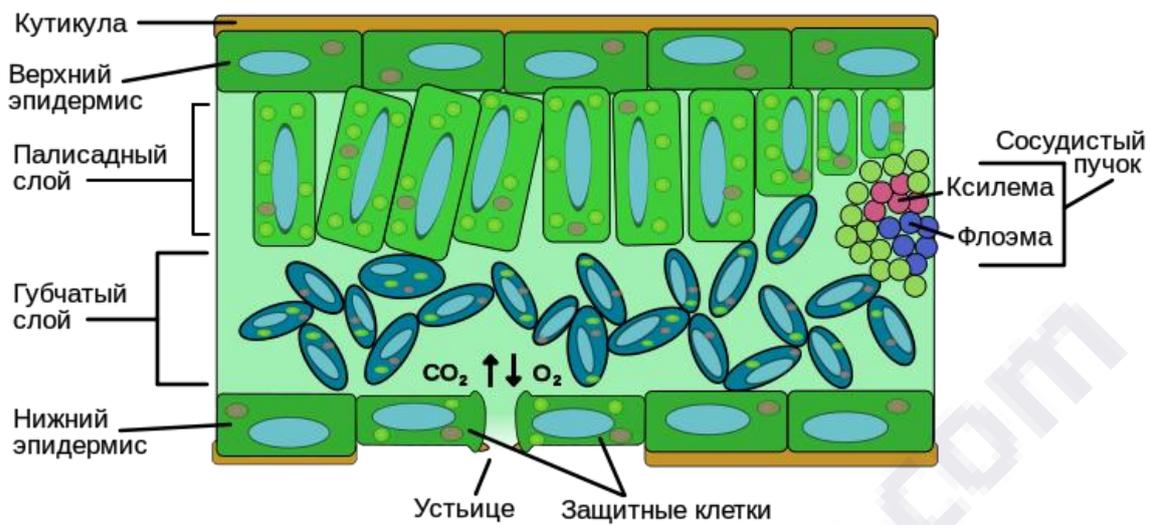


Схема А

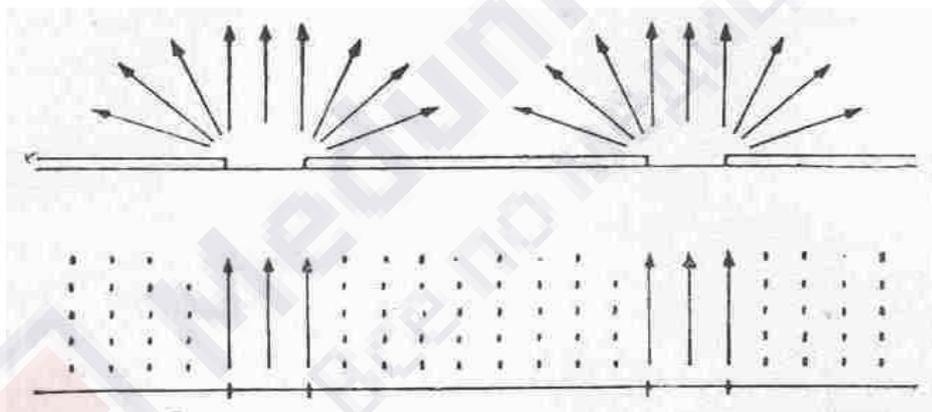


Схема В

Рис. 18. Схемы, А, В объясняющая краевой эффект: маленькое отверстие (вверху), например устьичная щель, имеет большое диффузионное поле, чем равная площадь открытой поверхности.

Установлены единицы, характеризующие транспирацию; интенсивность транспирации, транспирационный коэффициент, продуктивность транспирации, относительная транспирация и экономность транспирации. Наиболее распространены: интенсивность транспирации, транспирационный коэффициент и продуктивность

транспирации, которые часто используются для характеристики этого процесса. ( Рис. 19)

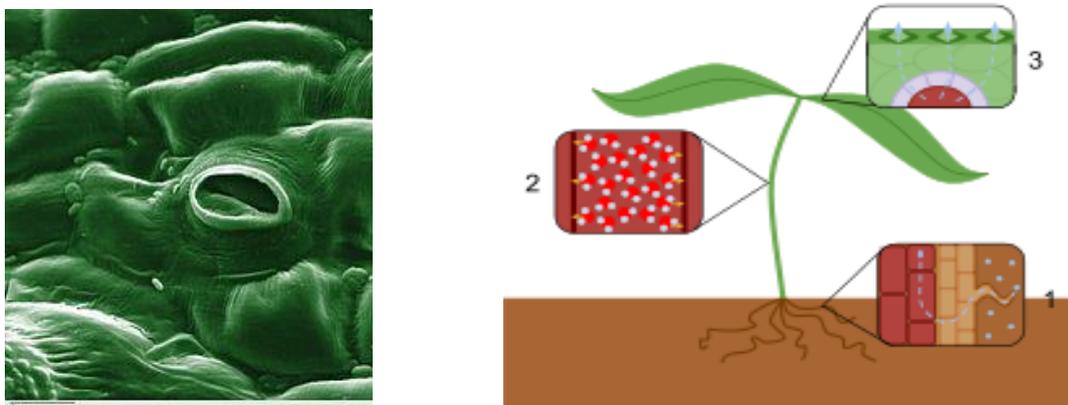


Рис.19. Транспирация. 1- вода всасывается корнями и поступает в ксилему  
2- вода поднимается вверх по ксилеме. 3- из ксилемы вода поступает в мезофильные клетки и испаряется с поверхности растения через устьица

Интенсивность транспирации - это количество воды испаряемой растением (в мг) за единицу времени (ч) единицей поверхности листа (в  $\text{дм}^2$ ). Этот показатель определяет какое количество воды испаряется с площади в один квадратный дециметр или в один квадратный метр за 1 час.

Установлено, что в дневные часы интенсивность транспирации в 15-20 раз больше по сравнению с ночным временем.

Транспирационный коэффициент характеризует количество воды (в гр), испаряемой растением при накоплении 1 гр сухого вещества. Для различных видов растений, произрастающих в одних и тех же условиях этот показатель колеблется в пределах от 300 до 1500. Например, для хлопчатника он составляет от 500 до 1300. На основании транспирационного коэффициента рассчитывают норму полива растения.

Продуктивность транспирации - это величина, обратная транспирационному коэффициенту и характеризует количество сухого вещества (в гр) накопленного растением за период испарения 1 кг воды. На

основании этого показателя можно определить какое количество поглощенной воды испаряется растением.

### **Влияние внешних условий на процесс транспирации**

Процесс транспирации в основном регулируется устьичным аппаратом, который активно реагирует на условия среды. Существует представление о гидропассивной и гидроактивной реакции устьиц. При гидропассивной реакции, устьица закрываются под влиянием излишней влаги. Закрывание устьичных щелей вызвано тем, что окружающие паренхимные клетки переполнены водой и механически сдавливают замыкающие клетки. Такое явление наблюдается после сильных дождей или обильных поливов. Гидроактивная реакция открывания и закрывания устьиц вызывается изменением содержания воды в замыкающих клетках устьиц. Такое явление наблюдается в растениях с усиленной транспирацией и малым поглощением корневой системы.

Установлена фотоактивная реакция устьиц: открывание на свету и закрывание в темноте. Это реакция имеет большое значение для процесса фотосинтеза, так как способствует большей диффузии  $\text{CO}_2$  к хлоропластам.

Показано, что уменьшение содержания калия приводит к закрытию устьичных щелей.

### **Передвижение воды по растению**

Передвижение воды по растению происходит благодаря градиенту свободной энергии, которое возникает под влиянием транспирации и силе корневого давления. Вода передвигается из корня вверх по растению по ксилеме, а органические вещества из листьев вниз - по флоеме.

Из сосудов стебля вода попадает в сосуды листа; через черешок или листовые влагалища в лист. В листовой пластинке вода движется по

водопроводящим сосудам, которые подводят воду практически к каждой клетке.

При транспирации нарушается равновесие насыщенности водой между клетками; внутри клеток и возникает сосущая сила, которая вместе с силой сцепления способна поднять воду на высоту 10м и выше. Скорость передвижения воды наибольшая в дневное время и зависит также от вида, фазы развития растений.

Вопросы и задания для проверки:

1. В чем заключается биологическая роль транспирации?
2. Назовите единицы, характеризующие транспирацию и какое их практическое значение?
3. Как регулируется процесс транспирации?
4. В чем различия транспирации и гуттации ?

## 4 ГЛАВА. ФИЗИОЛОГИЯ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

### Минеральное питание растений

Как при фотосинтезе, дыхании так и в минеральном питании в растениях все процессы тесно взаимосвязаны. Это положение подтверждается тем, что исключение одного какого-либо необходимого элемента быстро вызывает изменение в процессах метаболизма растений. Это относится не только к азоту, роль которого в питании подробно было описано ранее, но и к тем питательным элементам, которые не входят в состав определенных органических веществ, а играют роль регуляторов или стимуляторов в питании. Питание растений это - процесс поглощения и усвоения растениями из окружающей среды химических элементов, необходимых для их жизни; заключается в перемещении веществ из среды в цитоплазму растительных клеток и их химическом превращении в соединения, свойственные данному виду растений.

Поглощение и усвоение питательных веществ (анаболизм) вместе с их распадом выделением (катаболизм) составляют обмен веществ (метаболизм)- основу жизнедеятельности организма.

В составе растений обнаружены почти все существующие на Земле химические элементы. Однако для питания растений необходимы лишь следующие: углерод (С), кислород (О), водород (Н), азот (N), фосфор (P), сера (S), калий (K), кальций (Ca), магний (Mg), железо (Fe) и микроэлементы: бор (B), марганец (Mn), цинк (Zn), мед (Cu), молибден (Mo) и др. Элементы питания поглощаются из воздуха в форме углекислого газа (CO<sub>2</sub>), а из почвы в форме воды (H<sub>2</sub>O) и ионов минеральных солей. У высших наземных растений различают воздушное или листовое, питание. Низшие растения (бактерии, грибы, водоросли) поглощают CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и соли всей поверхностью тела.

Эти элементы или входят в состав биологически важных органических веществ или участвуют в создании рН среды, или входят в состав ферментов. Какова же роль неметаллов в физиологии питания? К неметаллам относятся фосфор и сера. Фосфор используется растениями в виде солей ортофосфорной кислоты ( $H_3PO_4$ ) и пиррофосфорной кислоты, в отличие от соединений азота, которые могут быть усвоены в окисленной ( $NO_3$ ,  $NO_2$ ) и в восстановленной форме ( $NH_3$ ), фосфор усваивается растениями только в окисленной форме. Фосфор внутри растения передается в виде остатка ортофосфорной кислоты, который вступает во взаимосвязь с органическими веществами и образует макроэргические связи.

Таблица 4

**Средний химический состав урожая сельскохозяйственных растений (В %. По Б. П. Плешкову)**

Культура	Вода	Белки	Сырой протеин	Жиры	Др. углеводы	Клетчатка	Зола
Пшеница (зерно)	12	14	16	2,0	65	2,5	1,8
Рожь (зерно)	14	12	13	2,0	68	2,3	1,6
Овес (зерно)	13	11	12	4,2	55	10,0	3,5
Ячмень(зерно)	13	9	10	2,2	65	5,5	3,0
Рис (зерно)	11	7	8	0,8	78	0,6	0,5
Кукуруза (зерно)	15	9	10	4,7	66	2,0	1,5
Гречиха (зерно)	13	9	11	2,8	62	8,8	2,0
Горох (зерно)	13	20	23	1,5	53	5,4	2,5
Фасоль (зерно)	13	18	20	1,2	58	4,0	3,0
Соя (зерно)	11	29	34	16,0	27	7,0	3,5
Подсолнечник (ядра)	8	22	25	50	7	5,0	3,5
Лен (семена)	8	23	26	35	16	8,0	4,0

Картофель (клубни)	78	1,3	2,0	0,1	17	0,8	1,0
Сахарная свекла (корни)	75	1,0	1,6	0,2	19	1,4	0,8
Кормовая свекла (корни)	87	0,8	1,5	0,1	9	0,9	0,9
Морковь (корни)	86	0,7	1,3	0,2	9	1,1	0,9
Лук репчатый	85	2,5	3,0	0,1	8	0,8	0,7
Клевер (зеленая масса)	75	3,0	3,6	0,8	10	6,0	3,0
Ежа сборная (зеленая масса)	70	2,1	3,0	1,2	10	10,5	2,9

Сущность превращения соединений фосфора в организме сводится к тому, что остатки фосфорной кислоты взаимодействуют с органическими веществами в процессе фосфорилирования, а также могут передаваться другим веществам, т.е. происходит перефосфорилирование или трансфосфорилирование.

К соединениям фосфора, встречающимся в растениях относятся нуклеотиды (АМФ, АДФ, АТФ) и их соединения с урацином, гуанозином и цитидином.

Эти соединения принимают участие в биосинтезе углеводов, липидов и белков, а также нуклеиновых кислот.

Другой группой соединений фосфора в живых организмах, играющих важную роль, являются нуклеиновые кислоты и нуклеопротеиды. Эти соединения связаны с процессами роста, размножения и биосинтеза белка.

В растениях сера обнаружена в органической и неорганической форме. Основная роль серосодержащих соединений – участие в энергетических процессах организмов, они являются компонентами

многих биологически активных соединений, таких как аминокислоты: цистеин, цистин, метионин, глутатион; кофермент А (КоА), витамины (биотин и тиамин).

Цистеин и цистин входят в состав белков некоторых ферментов и гормонов.

Активной функциональной частью КоА является сульфгидрильная группа. Этот фермент принимает участие в распаде жирных кислот. В процессе развития растений содержание разных соединений серы в нем существенно меняется в сторону увеличения сульфатной серы и уменьшения белковой.

Накапливающие сульфаты связываются в виде адсорбционных соединений и выключаются из цикла превращения серы. Важной чертой всех превращений серы является связь с общим обменом веществ и прежде всего углеводов.

Калий внутри растительной клетки распределен неравномерно. Его не обнаружили в ядре и хлоропластах. Особенно много калия у молодых растений, т.е. в период, когда у растений идет интенсивное деление клеток и синтезируются органические вещества. Максимум содержания калия отмечен у большинства растений к моменту цветения. Физиологическая роль калия в растениях сводится к тому, что под влиянием этого элемента увеличивается проницаемость клеточных мембран для различных веществ.

Калий оказывает положительное влияние на обмен веществ:

- 1) Большое влияние калий оказывает на углеводный обмен; синтез и передвижение углеводов в растении. При недостатке калия тормозится активность амилазы и инвертазы.
- 2) Калий оказывает влияние на протоплазму клетки. При его наличии увеличивается гидратация коллоидов протоплазмы, в связи

с чем снижается ее вязкость, а водоудерживающие силы возрастают, о чем можно судить по значительному увеличению связанной воды.

3) Обеспеченность растений калием положительно влияет на синтез растением витаминов.

4) Калий положительно влияет на структуру урожая (продуктивная кустистость, озаренность колоса и т.д.).

5) Повышается устойчивость растений к низким температурам, засухоустойчивости, болезнеустойчивости.

6) Калий в числе многих других катионов активизирует ряд ферментов: амилазы, инвертазы, АТФ – азы и др.

7) Недостаток калия замедляет синтез белка, а аммиачный азот не включается в метаболизм, что приводит к снижению синтеза аминокислот.

В отсутствие этих элементов (P,S,K) растение не может завершить свой жизненный цикл и поэтому считаются незаменимыми. Состав зольных элементов у растений также имеет подобные существенные различия.

Для того чтобы установить является ли данное вещество питательным, растение выращивают в водной культуре. В результате было установлено, что кроме С, О, Н необходимы следующие элементы: N, P, S (неметаллы), К, Са, Mg, Fe (металлы) (Табл. 5).

Все вещества относятся к макроэлементам. Кроме них растению необходимы и микроэлементы, которые составляют от 0,001 % - до 0,00001 % сухого вещества. Это: Mn, Cu, Zn, Co, Mo, B, Cl, F, Ni, Rb и другие.

Если полностью исключить какой-либо из этих элементов, то при выращивании в водных культурах нормальных растений получить не удастся.

**Состав зольных элементов у растений (в мг/г)**

Культура	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	CaO	MgO	SO <sub>4</sub>	Na <sub>2</sub> O	SiO <sub>2</sub>
Пшеница							
зерно	48	30	3	12	5	2	2
солома	10	30	20	6	3	3	20
Горох							
зерно	30	40	5	6	10	1	1
солома	8	25	35	8	6	2	10
Картофель							
клубни	16	60	3	5	6	2	2
ботва	8	30	30	12	8	3	2
Сахарная свекла							
корни	15	40	10	10	6	10	2
ботва	8	30	15	12	5	25	2
Подсолнечник							
семена	40	25	7	12	3	3	3
стебли	3	50	15	7	3	2	6

На основании многолетних исследований было установлено, что фосфор, калий также как азот, поступают через корневую систему. Усвоение этих элементов происходит в дневные часы. Поглощенный неорганический фосфат очень быстро включается в нуклеотиды и в дальнейшем расходуется на образование гексозофосфатов, нуклеопротеидов и фосфолипидов.

При недостатке фосфатов в растении замедляется превращение сахаров в кислоты, вследствие чего аммиак, поступающий из почвы, связывается в виде амидов и уридов, не свойственных растениям в нормальных условиях. При недостатке воды, вызывающем завязание растений, нарушается окислительное фосфорилирование. При недостатке азота в растениях наблюдается снижение содержания фосфора, главным образом за счет фосфора нуклеопротеидов и замедление передвижения фосфора из корней в побеги. Недостаток калия мало сказывается на

содержании фосфора в растении, но ограничивается синтез фосфоорганических соединений. При низкой температуре замедляется усвоение и содержание P и K, что приводит к замедлению роста и снижению продуктивности растений.

При практической разработке использования минеральных элементов прежде всего устанавливаются оптимальные сроки и нормы внесения их для каждой культуры отдельно. Исходя из того, что потребление элементов минерального питания неодинаково у разных видов растений и использование этих веществ определяется биологическими особенностями растений, а не только размерами семян определяются нормы внесения питательных элементов в виде удобрений в течение вегетации для каждой культуры.

Минеральные удобрения – вещества промышленного или ископаемого происхождения, обычно содержащие питательные элементы в виде минеральных солей. Один из основных источников пополнения плодородия почвы в условиях интенсивного земледелия.

Часто можно встретить рассуждения о вреде минеральных удобрений и пестицидов для окружающей среды. Однако самые развитые и благополучные в экономическом отношении страны используют их в наибольших количествах. Основные проблемы экологического неблагополучия связаны не столько с химическим загрязнением из-за применения минеральных удобрений, сколько с преобладанием экстенсивной формы хозяйствования и недостаточным или неграмотным применением минеральных удобрений и других средств химизации.

В настоящее время химическими заводами выпускаются различные виды удобрений: азотные, фосфорные, калийные, а также микроудобрения.

**Азотные удобрения** — неорганические и органические азотсодержащие вещества. К минеральным азотным удобрениям относят

амидные, аммиачные и нитратные. Азотные удобрения получают главным образом из синтетического аммиака. Из-за высокой мобильности соединений азота его низкое содержание в почве часто лимитирует развитие культурных растений, поэтому внесение азотных удобрений вызывает большой положительный эффект.(рис. 20)



Рис. 20. Азотные удобрения

**Фосфорные удобрения** - значительно ускоряют цветение растений и завязывание плодов. Фосфор обычно вносят в почву по осени или ранней весной при перекопке. Он плохо растворяется в воде, и период времени от внесения его в почву до достижения корней составляет 1.5-2 месяцев.



Рис.21. Фосфорные удобрения

**Калийные удобрения** - хорошо растворимы в воде. Во взаимодействии с почвенно-поглощающим комплексом калийные удобрения вступают по типу обменного (физико-химического), а частично и необменного поглощения. Эффективность калийных удобрений зависит от почвенно-климатических условий и биологических особенностей культур. Калийные удобрения способствуют не только увеличению урожайности растений, но и повышают их сопротивляемость заболеваниям, увеличивает срок легкости плодов и существенно улучшает их вкусовые качества. Калийные удобрения редко используют в чистом виде, как правило, их комбинируют с азотом, фосфором и микроэлементами (медью, цинком, магнием, железом и т.д.). Все калийные удобрения хорошо растворяются в воде.



Рис. 22. Калийные удобрения

Для лучшего применения их в сельскохозяйственной практике и лекарственном растениеводстве их выпускают в гранулированной форме. Кроме минеральных удобрений применяются органические формы: навоз, торф, зола и др.

**Органические удобрения** (органика) улучшают физико-химические свойства почвы, повышают эффективность применения минеральных удобрений, улучшают водный и воздушный режимы почвы. Они содержат все необходимые для растения элементы питания, в том числе и микроэлементы и являются полными удобрениями, тогда как минеральные

обычно содержат какой-нибудь один элемент. Органические удобрения способствуют формированию и сохранению гумуса. При внесении органики происходит улучшение структуры почвы. Питательные вещества органических удобрений легко доступны растениям. Органические удобрения наилучшим образом соответствуют принципам экологического земледелия. Но необходимо помнить, что неправильная агротехника даже в этом случае может способствовать накоплению вредных веществ и нитратов в плодах и овощах.

Органические удобрения содержат азот, фосфор, калий, кальций и другие элементы питания растений, а также органическое вещество, которое положительно влияет на свойства почвы.



Рис.23. Органические удобрения.

Органические удобрения состоят из веществ животного и растительного происхождения, которые, разлагаясь, образуют минеральные вещества, при этом в приземный слой выделяется диоксид углерода, необходимый для фотосинтеза растений. Кроме того, органические удобрения благотворно влияют на водное и воздушное питание растений, способствуют развитию почвенных бактерий и микроорганизмов, которые живут в симбиозе с корнями овощных культур и помогают им получить доступные питательные элементы.

Стимулирующий эффект органических удобрений значительно повышается, если изготовить из них мелкодисперсный порошок.

Кроме того, выпускаются удобрения с различными добавками микроэлементов и различных бактерий.

**Микроудобрения** – минеральные удобрительные вещества, содержащие микроэлементы. Наиболее распространены борные, марганцевые, молибденовые, медные и цинковые микроудобрения.

Повышение содержания микроэлементов в почве до их оптимального уровня рентабельно только при условии бедности почвы тем или иным микроэлементом. Микроэлементы повышают активность многих ферментов ферментативных систем, окислительно-восстановительных процессов, участвуют в фотосинтезе, углеводном и белковом обмене и других биологических процессах. Вносятся микроэлементы путем обработки семенного материала и при внекорневых подкормках. При избыточном содержании микроэлемента в почве его внесение категорически исключается.

В последние годы питания растений микроэлементами и практике их применения большое влияние уделяется внутрикомплексным соединениям микроэлементов под названием комплексоны, или хелаты.



Рис.24. Борные удобрения



Рис.25. Цинковые удобрения



Рис.26. Медные удобрения



Рис.27. Марганцевые удобрения

Целесообразность использования комплексных соединений микроэлементов под сельскохозяйственные культуры определяется тем, что они характеризуются прочностью связи металла хелатообразователем и трудностью замены его другим металлом, способностью противостоять

микробиологическому воздействию, устойчивостью гидролиза и растворимостью, отсутствием способности к осаждению, хорошей усвояемостью растением.

Кроме этого добавка бактерий в основные удобрения улучшает деятельность почвенных микроорганизмов и активизирует физиологическую деятельность ризосферы по поглощению элементов минерального питания.

Ризосферой называют прикорневое пространство растений. Выделяя различные вещества ( $\text{CO}_2$ , аминокислоты, сахара и др.), корень растения изменяет состояние питательных веществ в ризосфере создавая благоприятные условия для ризосферной флоры (бактерий, грибов), которая играет большую роль в превращении почвенных минералов.

Микоризой называют симбиоз гриба и корня высшего растения.

При экзотрофной микоризе гифы гриба в виде плотных сплетений обвивают корни растений и проникают, преимущественно через межклеточное пространство, в корковый слой (рис.28).

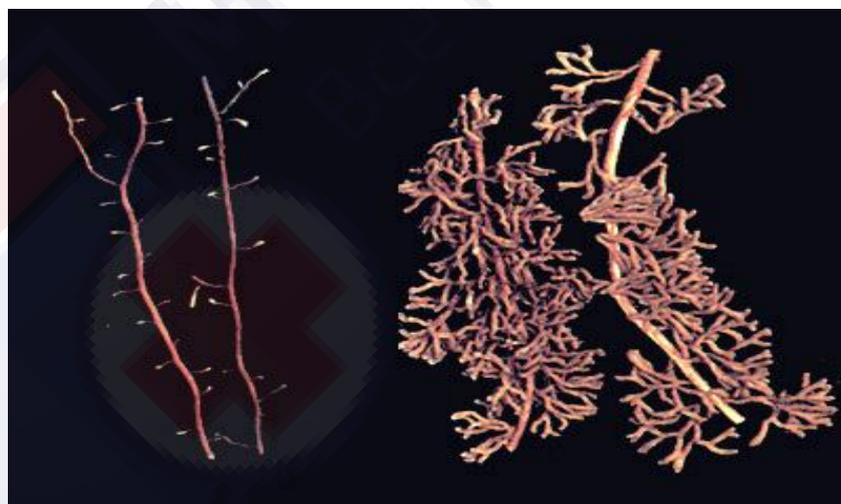


Рис. 28. Экзотрофная микориза на примере сосны. Справа грибокорень, сформированный *Pisolithus*. Слева – корень сосны, не участвующий в симбиозе.

Обтягивая ассимилянты гриб в то же время снабжает неорганическими питательными веществами. Которые он легче поглощает из почвы, чем его мишеный корневых волосков партнёр кроме того, будучи сапрофитом. Гриб способен расщеплять органические вещества почвы (гумус) и утилизировать, например.  $\text{NH}_3$

Вопросы и задания для проверки:

1. Какова роль фосфора в жизни растений?
2. Какова роль калия и серы в метаболизме растительной клетки?
3. Какие виды удобрений вы знаете?
4. Какие удобрения есть в органических удобрениях?

### **Азотное питание растений**

Количество азота в составе сухого вещества растений невелико – оно обычно колеблется от 1 до 3%.

Тем не менее, азот имеет первостепенное значение в жизни растений, как и всего органического мира, являлось составной частью белков и нуклеиновых кислот. Белки в организме выступают в двоякой роли, как жизненно важные структурные компоненты протоплазмы и как ферменты. Нуклеиновые кислоты в виде нуклеопротеидов являются важной составной частью ядра растительной клетки, входят в состав протоплазмы и определяют наследственность организма.

В окружающей среде азот находится в двух формах в виде газообразного свободного азота атмосферы ( $\text{N}_2$ ), который составляет около 80% воздуха и не усваивается зелеными растениями, и в виде различных органических и неорганических соединений азота, большая часть которых сосредоточена в почве. В почве связанный азот представлен в основном тремя видами соединений: ( $\text{NH}_4^+$ ) - азот аммонийных солей, азот нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ) и органический азот белков (в виде еще не распавшихся остатков

растений и животных) и продуктов их расщепления – аминокислот, пептидов и аминов.(Рис 29.)

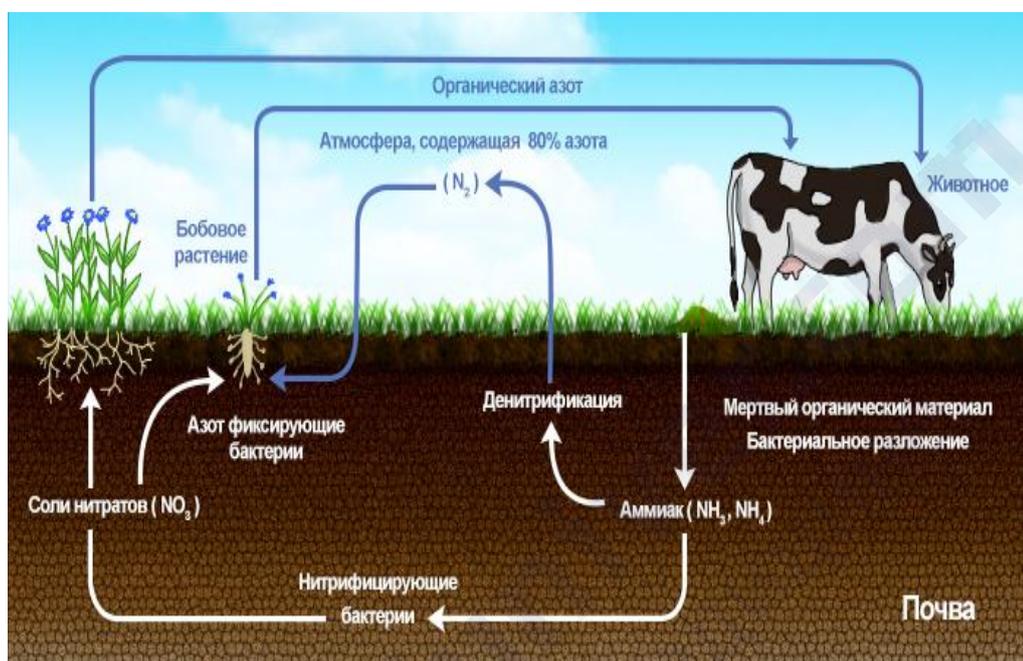


Рис. 29. Круговорот азота в природе

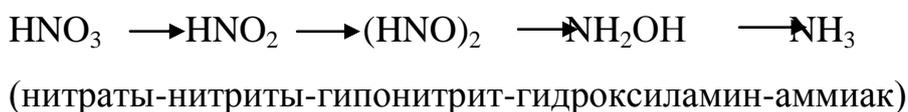
Неорганические формы азота (аммонийный и нитратный азот) лучше усваиваются растениями, чем его органические соединения (за исключением мочевины, аспарагина и глутамина, т.е. соединений, от которых легко отщепляется аммонийный азот). Поэтому в природных условиях большое значение для питания растений азотом имеют почвенные микроорганизмы, которые минерализуют содержащийся в почве органический азот, превращая его, в конечном счете, в аммиак. Другая группа почвенных микроорганизмов способна ассимилировать азот атмосферы. Эти микроорганизмы поселяются в корнях бобовых растений и симбиотически существуют в них, образуя клубеньки.( Рис. 30)



Рис. 30. Симбиоз. Корневые клубеньки на корне гороха.

Бобовые растения накапливают в почве значительные количества азота. Люцерна может накапливать азот в год до 300 кг/га, клевер до 150-200 кг/га, фасоль 80-120кг/га.

Растения содержат азот в виде  $\text{NH}_2$  или  $\text{NH}$  – группы, которые входят в состав аминокислот и белков. Отсюда ясно, что растения вынуждены прежде всего восстанавливать ассимилированные корневой системой нитраты. Восстановление нитратов происходит по следующей схеме:



Эти реакции катализируются соответственно нитратредуктазой, нитритредуктазой, гипонитритредуктазой и гидроксиламинредуктазой. Все эти ферменты являются флавопротеидами, т.е. ферментами, кофакторами которых служит ФАД - флавинадининденуклеотид, а активирующими металлами Mo, Cu, Fe, Mn, Mg. Далее происходит ассимиляция аммонийного азота растениями.

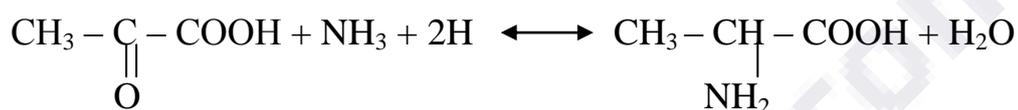
**Первая** реакция – восстановительное аминирование L-кетоглутаровой кислоты



Эта реакция восстановительного аминирования L-кетоглутаровой кислоты аммиаком. Эта реакция протекает с участием фермента

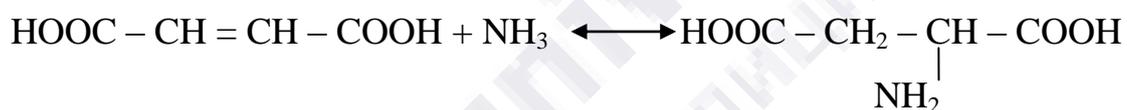
глутаматдегидрогеназы, которая обнаружена в митохондриях и цитоплазме.

**Вторая** важная реакция аминирования органических соединений в клетке - это восстановительное аминирование пировиноградной кислоты и образование аланина:



Эта реакция протекает с участием аланиндегидрогеназы.

**Третья** реакция – образование аспарагиновой кислоты.



**Четвертая** реакция – это аминирование АТФ и перенос образовавшейся –NH<sub>2</sub>– группы –L-кетоглутаровую или пировиноградную кислоту.

Синтез амидов в растениях играет двоякую физиологическую роль: при этом включается неорганический азот аммонийных солей в органические соединения и вместе с тем ядовитый для растений аммиак обезвреживается путем его связывания в виде амидных групп глутамина и аспарагина. Физиологическая роль глутамина и аспарагина в зеленых растениях показана в классических работах Буссенго, Прянишникова и Шульце.

Прянишников впервые показал, что аспарагин в растении может синтезироваться не только в результате распада белков, но и на пути синтеза поглощенных растением аммонийных солей. Точно также синтезируется в растениях и глутамин. Эти амиды содержатся в различных органах растений: в корнях, стеблях, листьях и плодах, не только в свободном виде, но и в составе белков.

Показано, что азот  $\text{NH}_4^+$  уже в корнях подвергается «переработке» в различные органические формы. Наличие глутамина и аспарагина в корневой системе указывает на то, что именно здесь происходит образование аминокислот в результате восстановительного аминирования кетокислот и, поступающие из почвы в корневую систему аммонийные соли ассимилируются и резервируются растениями. Из аминокислот синтезируются белки, которые теснейшим образом связаны с обменом нуклеиновых кислот синтезирующихся в рибосомах.

### **Обмен азота в растительном организме.**

#### **Передвижение соединений азота по органам растений.**

Образующиеся при прорастании семени в результате распада белков и нуклеиновых кислот (аминокислоты, амиды, пептиды, нуклеотиды) перетекают в ростки и в растущие органы; особенно глутамин является активной формой передвижения. Посредством активного (метаболического) транспорта достигается две цели:

1) вещество может транспортироваться через мембрану, которая для этого вещества непроницаема или малопроницаема;

2) вещество может аккумулироваться, то есть транспортироваться против градиента химического потенциала или градиента концентрации. Для активного транспорта существуют переносчики - молекулы. Каждый переносчик обладает субстратной специфичностью – транспортирует лишь немногие химически близкие вещества. Транспорт с участием переносчиков известен, например для различных сахаров, аминокислот и неорганических ионов.

Естественными за субстратную специфичность транспорта с участием переносчиков являются мембранные белки, которые «узнают» субстрат Мембранный белок или катализирует связывание субстрата с

каким-то низкомолекулярным переносчиком, или в качестве «транспортного белка» сам является переносчиком (рис. 31)

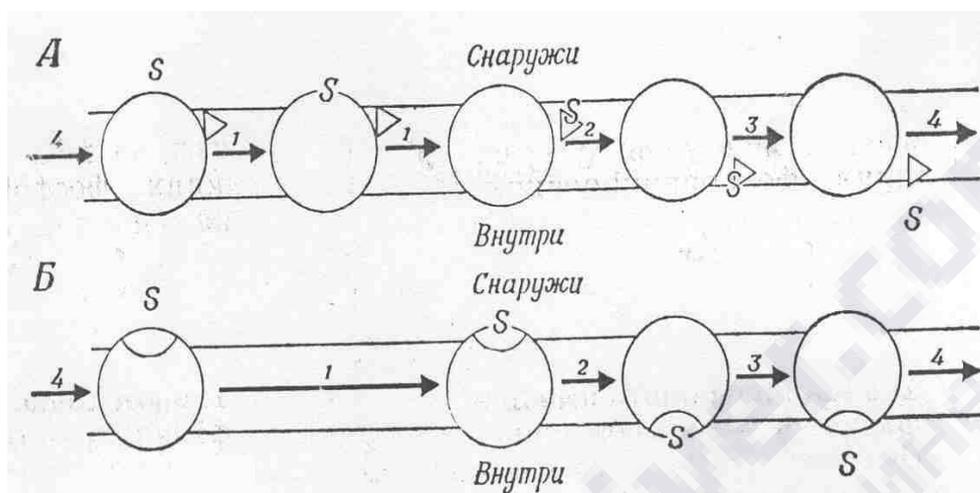


рис.31. Две модели транспорта с участием переносчиков.

Кружки-мембранные белки. А.Транспорт при помощи жирорастворимого низкомолекулярного переносчика (треугольники): 1- связывание субстрата (S) с переносчиком, катализируемое мембранным белком, 2- транспорт жирорастворимого комплекса переносчик-субстрат через мембрану путем диффузии, 3- освобождение субстрата, 4- возвращение переносчика путем диффузии. При активном транспорте имеется экзергонический, благодаря расщеплению АТФ, этап, возможно-изменение сродства переносчика к субстрату путем фосфорилирования переносчика. Б. Транспорт при помощи белка – переносчика(транспортного белка): 1-связывание субстрата с транспортным белком, 2- перенос субстрата транспортным белком,3-освобождения субстрата, 4- возвращение транспортного белка в первоначальное конформационное состояние. При активном транспорте во время этапов. 2.3.или 4 происходит экзергоническая реакция фосфорилирования транспортного белка (транспортной АТФазы) за счет АТФ. Б-Парди.



Возрастает активность протоалитических ферментов. С другой стороны одновременно происходит синтез новых белков и нуклеиновых кислот (Рис.32).

### Превращение соединений азота в растущем организме растений.

Поступившие в растущие органы растений аминокислоты и продукты распада нуклеиновых кислот подвергаются разнообразным превращениям; ведущим процессом является биосинтез белка и нуклеиновых кислот, связанный с ростом и развитием. Происходят процессы также их окислительного дезаминирования, приводящие к образованию соответствующих кетокислот и  $\text{NH}_4^+$ . (Рис.33)

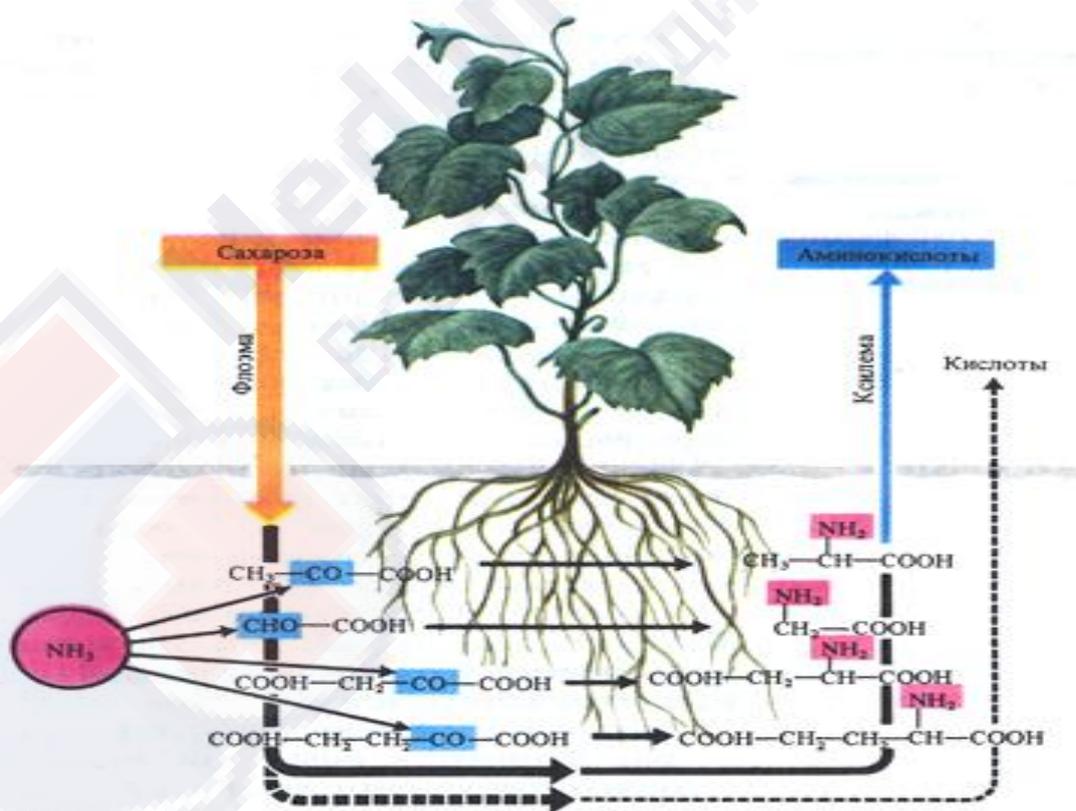


Рис33. Превращение соединений азота в растущем организме растений.

Например, при дезаминировании глутаминовой кислоты образуется L- кетоглутаровая кислота и аммиак.

Образующиеся кетокислоты используются для самых разнообразных процессов, в том числе используются в цикле трикарбоновых кислот.

**В листьях** азотный обмен находится под влиянием фотосинтеза. В хлоропластах образуются безазотистые предшественники аминокислот, в результате в них происходит интенсивный синтез белка, обусловленный наличием рибосом.

**В семенах** синтез белка происходит за счет убыли небелковых азотистых соединений - аминокислот и амидов. В созревающих семенах отмечен синтез аминокислот, глутаминовой кислоты из L-кетоглутаровой кислоты, синтез аланина из пировиноградной кислоты и из щавелевоукусной кислоты.

Вопросы и задания для проверки:

1. В состав каких важнейших соединений растительной клетки входит азот?
2. В какой форме лучше всего усваивается растением азот из почвы? Каково значение азотофиксаторов для усвоения азота?
3. Каким образом происходит ассимиляция аммонийного азота растениями?
4. Каковы особенности азотного обмена в различных органах растений?

### **Значение корневого питания для теории и практики**

Во всех работах о механизме поглощения минеральных элементов корнем вычленяют два качественно различных процесса: пассивный и активный. Под первым обычно понимают проникновение веществ в клетку по градиенту концентрации - это диффузия и осмос (рис.34).



Рис. 34. Проникновение веществ в растительную клетку

Процесс проникновения вещества включает следующие этапы:

- 1) вход в мембранную систему;
- 2) передвижение в мембранной системы;
- 3) выход из нее.

Существует два пути проникновения веществ в клетку:

- а) более крупные липофильные молекулы диффундируют через липидный слой,
- б) мелкие частицы «фильтруются» через мембранные поры.

Ограничивающим скорость процесса в этом является вход веществ в мембрану. Поскольку жирорастворимые вещества поступают особенно легко в липидную фазу мембраны. пропорциональность между жирорастворимостью и скоростью проникновения указывает на диффузию вещества через липидный слой мембраны. Сравнительно

большие нерастворимые в липидах молекулы, например, сахара, проникают через мембраны чрезвычайно плохо.

Через поры вещества проходят также медленнее, чем при свободной диффузии. Вещества, даже молекулы воды задерживаются вследствие различного рода взаимодействий со «стенками пор», а катионы, кроме того, - из-за электрического силового поля отрицательно заряженной мембраны (диссоциация карбоксильных групп мембранных белков и фосфатных групп мембранных липидов). Поступление веществ путём пассивного проникновения может привести к уравниванию концентраций.

В гипертоническом растворе вода осмотически выходит из клетки. Сначала происходит сокращение всей клетки до полного расслабления клеточной стенки

(рис.35 Б), затем, когда деформируется клеточная стенка и которые за сокращающейся вакуолью, наступает плазмолиз (рис.35. В, Г).

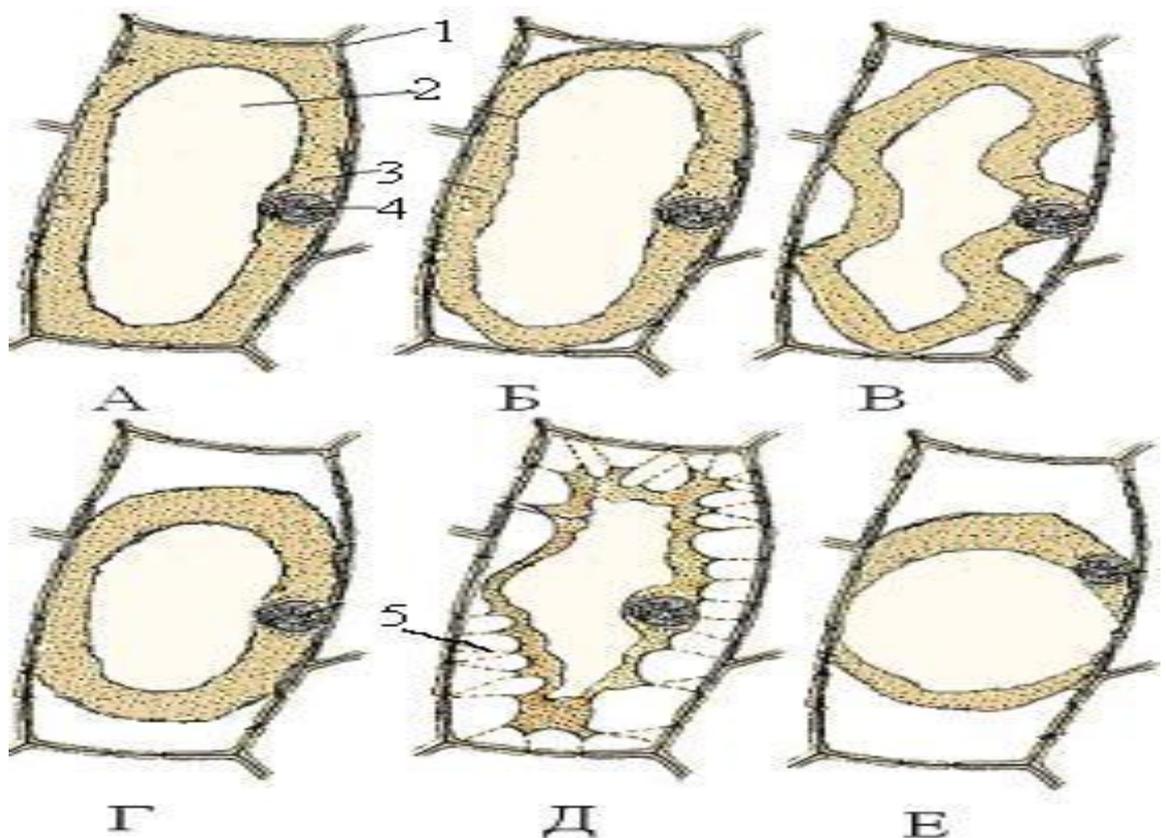


Рис.35 Плазмолиз (схематическое изображение).

А - клетка в состоянии тургора; Б - угловый; В - вогнутый; Г - выпуклый; Д - судорожный; Е - колпачковый.

1 - оболочка, 2 - вакуоль, 3 - цитоплазма, 4 - ядро, 5 - нити Гехта.

Гипертонический раствор (плазмолитик) проникает в промежутки между проницаемой стенкой и полупроницаемой плазмолеммой.

Активное поглощение минеральных элементов определяется обменом веществ поглощающих клеток: так называемый метаболический и неметаболический.

Доказательством существования этих двух путей являются многочисленные работы по поглощению веществ при различной температуре. При низкой температуре обмен веществ ткани или корня сильно подавляется, тогда элементы внешней среды проникают неметаболическим путём. Разница в поглощении веществ при оптимальной для жизнедеятельности органа и низкой температуре даёт представление о значимости метаболического связывания элементов минерального питания. Для этой же цели широко используют данные влияния ингибиторов дыхания, синтеза белка и т.д. на поглотительную деятельность корня. Одним из лучших методов является изучение пасоки, выделяемой срезами растений. В пасоке растений, произрастающих в различных почвенно-климатических условиях изучается, например, содержание органических веществ и минеральных форм азота. Процентное содержание нитратной формы азота от общего количества свидетельствует о наличии неметаболического пути поглощения минеральных элементов корневой системы.

В последнее время больше изучается метаболический путь поглощения. Какие элементы минерального питания необходимы для растения? Это N, P, K. Азот в основном необходим для роста вегетативной

массы, фосфор для формирования, продуктивных органов. Калий необходим для растений, так как нормализует обмен веществ клетки: активизирует ферменты, стимулирует транспорт сахарозы по флоэме и т.д.

К элементам, необходимым для растения, относятся также Ca, Mg, Fe, S. Это было показано в работах Кнопа, который используя метод водной культуры, показал, что если исключить из питательной смеси какой-либо элемент, то в водных культурах нормальных растений вырастить нельзя. Питательные смеси должны иметь также рН, близкое к нейтральному, а элементы минерального питания должны быть определённой концентрации. Кроме макроэлементов (N, P, K, Ca, Mg, Fe, S) растению нужны микроэлементы: Mn, Cu, Zn, Mo, B и другие.

Физиологическая роль микроэлементов в основном сводится к тому, что они участвуют в ферментативных реакциях. Например марганец активирует ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназа яблочной и лимонной кислот).

Медь входит в состав ферментов – оксидаз и играет большую роль в процессе фотосинтеза. Цинк входит в состав ферментов – фосфатаз. Играет большую роль в процессе энергообмена при фотосинтезе и дыхании.

Молибден входит в состав фермента нитратредуктазы и поэтому играет большую роль в азотном обмене растений.

Микроэлементы, оказывая влияние на окислительно - восстановительные процессы, участвуют не только в освобождении энергии, но и в образовании органических кислот, необходимых для синтетических процессов. В этом и заключается большое косвенное значение микроэлементов в синтезе различных органических веществ, в том числе и белков.

Знание механизмов действия и физиологической роли макро- и микроэлементов необходимо для обоснованного их применения в

сельскохозяйственной практике и создания наиболее эффективных агроприёмов.

Поступление минеральных элементов в растение зависит от ряда факторов:

- 1) соотношения различных катионов в окружающей среде;
- 2) общей адсорбирующей поверхности корня;
- 3) рабочей адсорбирующей поверхности;
- 4) содержания  $O_2$  в почве;
- 5) концентрации ионов водорода (рН);
- 6) интенсивности дыхания растений;
- 7) доступности удобрений, внесённых в почву;
- 8) степени усвояемости минеральных веществ растениями.

Рассмотрим значение каждого фактора в отдельности.

1) Чистые растворы солей ( $NaCl$ ,  $KCl$  и другие) являются ядовитыми для растений. Однако смешанные солевые растворы не являются ядовитыми для растений. Вот это смягчающее влияние одного катиона на другой называют антагонизмом ионов. Это смягчающее влияние наблюдается у катионов одной валентности ( $K$ ,  $Na$ ), но может и разной валентности ( $K$ ,  $Ca$ ).

Растворы, благоприятные для роста и развития растений называют уравновешенными. К естественным уравновешенным растворам относят морскую воду, плазму крови.

2) Особенность строения корневой системы различных растений: их физиологические свойства меристематической зоны.

В корне различают зону, участвующую в поглощении веществ (меристематическая зона), и зону, участвующую в поглощении и снабжении питательными веществами надземных органов растений (зона корневых волосков). Поверхность корня, участвующую в адсорбции питательных веществ называют, общей адсорбирующей поверхностью.

3) Поверхность корня, которая адсорбирует питательные вещества и передает в сосуды ксилемы и следовательно в надземные органы называют рабочей адсорбирующей поверхностью.

4) Для интенсивного поступления солей необходим кислород в почве. Если содержание кислорода падает ниже 3%, то интенсивность поступления солей падает в 2 раза.

5) Падение дыхания происходит при той же концентрации кислорода (ниже 3%). Существует тесная взаимосвязь дыхания и поглощения минеральных веществ.

Впервые на эту взаимосвязь обратил внимание Варбург (1920 год). Им было установлено, что при поглощении нитратов дополнительно выделяется углекислота. Механизм этой взаимосвязи определяется существованием активной поверхности протоплазмы, скоростью её обновления, насыщенностью акцепторами минеральных соединений, возможностью взаимодействия с ними. Связанный ион или молекула включается в обмен веществ клетки, становится компонентом её структуры; ряд элементов (как анионов, так и катионов), связанных акцептором, могут стать непосредственными участниками определенного звена дыхательной цепи.

Согласно Курсанову, неорганический фосфор внешней среды через гликолиз и цикл Кребса переносится на АТФ.

6) Большое влияние на интенсивность поглощения минеральных веществ оказывает рН среда. Так, подкисление среды задерживает поступление катионов, а подщелачивание – улучшает доступность ионов фосфорной кислоты. Поглощение ионов зависит также от присутствия других ионов. Так, при наличии в среде иона фосфора ( $PO_4^{3-}$ ) поглощение нитратов ( $NO_3^-$ ) ускоряется.

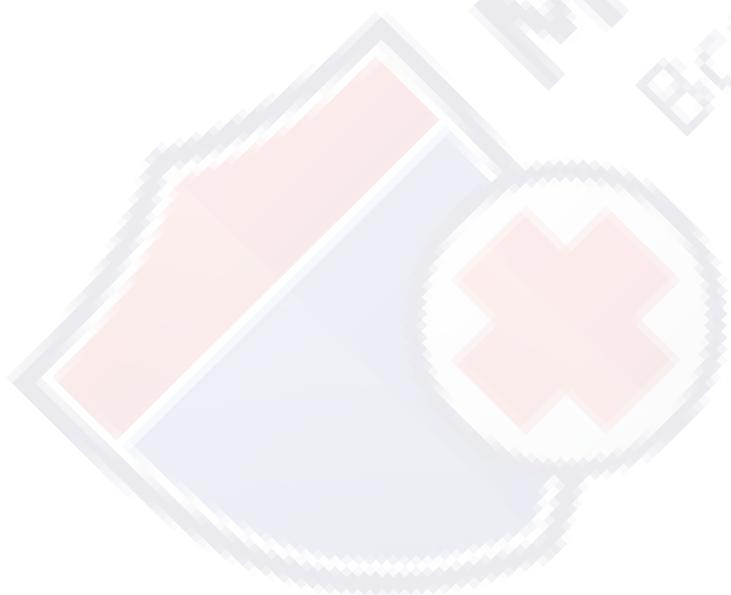
7) доступность удобрений улучшается при использовании гранулированной формы удобрений.

8) Определение сроков внесения удобрений увеличивает степень усвояемости удобрений.

Таким образом, использование теоретических основ корневого питания растений создают основы повышения культуры земледелия.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какие есть механизмы поглощения минеральных элементов?
- 2) Какие минеральные элементы необходимы для роста и развития растений и какова их роль?
- 3) Каким образом используются на практике достижения науки по корневому питанию растений?
- 4) Какова физиологическая роль микроэлементов в растениях?



## **5 ГЛАВА. ФИЗИОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ**

### **Значение земных растений для биосферы**

Фотосинтез – основной источник образования органических соединений, единственный источник свободного кислорода на земле, трансформатор световой энергии Солнца.

За миллиарды лет, с того времени, когда они появились на Земле, зеленые растения, заселившие воду и сушу, внесли в состояние нашей планеты коренные изменения.

В ранние периоды распространения фотосинтезирующих растений в балансе органических веществ преобладали в процессе новообразования. В результате этого атмосфера постоянно обеднялась углекислотой и обогащалась свободным, кислородом. На поверхности Земли всё в большей и большей степени увеличивалось количество органических веществ, которые в течении длительного времени превращались в каменный уголь, нефть, горючие газы, торф, почвенный гумус, ил и т. д. По мере накопления массы органических веществ на Земле стали усиленно развиваться гетеротрофные организмы, питающиеся только готовыми органическими веществами.

Человек появился на Земле в числе наиболее поздних представителей гетеротрофных организмов, целиком зависящий от фотосинтеза растений: он получает пищу только от растений непосредственно, либо через посредство животных (в виде мяса, яиц, молока). Прогресс в развитии человека осуществился только в результате грандиозного по масштабам вмешательства человека в фотосинтетическую деятельность растений земного шара.

Водные и наземные растения естественной флоры ежегодно образуют около 110 млрд. т. органических веществ. Но они мало продуктивны как источник пищи, и человек для питания использует в год всего около 80 млрд.т. Человек нашел, улучшая, размножая и возделывает

специальные пищевые и кормовые растения на площади около 2,5 млрд. га (около 17% поверхности материков, не считая Антарктиды). Общая продукция биомассы этих растений составляет примерно 10 млрд. т. Но человек получает из них в виде растительной или животной пищи около 500 млрд. т., т.е. удовлетворяет около 80% своих потребностей.

Если бы человек не произвел столь грандиозного по масштабам вмешательства в фотосинтетическую деятельность растений, не изменил бы состав и качество растительности, а питался бы только за счет продукции дикорастущей флоры, то он не мог достигнуть современного прогресса и уровень его развития не превышал бы уровня каменного века. Однако, несмотря на грандиозную по размерам работы человека в этом направлении, он не удовлетворяет в настоящее время всех потребностей: половина населения земного шара не имеет полноценного питания, а одна треть – голодает.

Отсюда ясно, что человек должен повышать продуктивность растений путем реорганизации растительного мира и наилучшего управления фотосинтетической деятельностью растений на более высоком уровне знаний природы процесса фотосинтеза.

### **Фотосинтез как основной процесс питания зеленых растений**

Зеленые растения по типу питания относятся к автотрофным организмам, т.е. сами создают в процессе фотосинтеза необходимые для жизни органические вещества из полностью минерализованных соединений углерода, азота, серы и других элементов. Это их характерная и важнейшая особенность.

В процессе фотосинтеза растения усваивают из внешней среды весь углерод, составляющий примерно 42-45% веса их сухой массы, и создают все органические вещества, составляющие 90-95% сухого веса урожая. В

процессе фотосинтеза растения усваивают из потоков солнечной радиации и запасают во вновь образуемых органических веществах всю энергию, которая в дальнейшем является движущей силой всех жизненных процессов не только у зеленых растений, но вообще у всех представителей живого мира (за исключением небольшой группы автотрофов хемосинтетиков).(Рис.36)

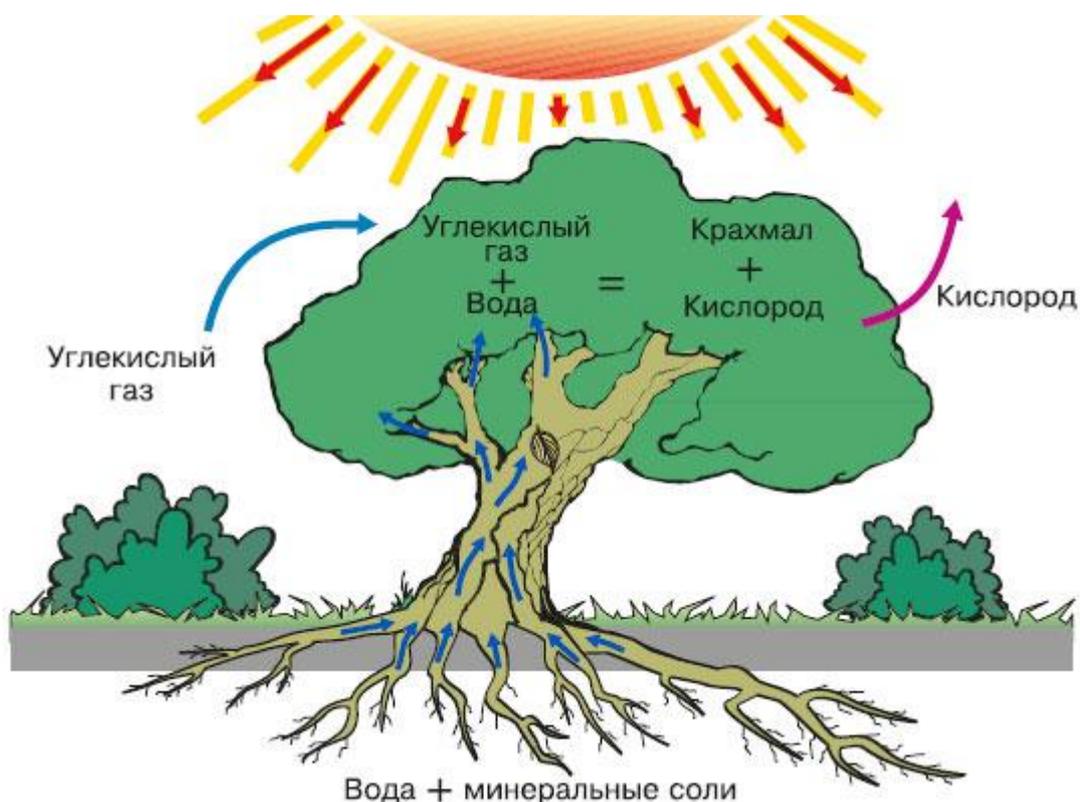


Рис. 36. Схема процесса фотосинтеза

Ведущее значение фотосинтеза в ходе формирования урожаев можно иллюстрировать и следующими данными. В период наиболее интенсивного суточного прироста общей массы на гектар посевов составляют в среднем 90-150 кг, а в лучших случаях достигают 300 и даже 500 кг. При этом в течение суток через корни растения усваивают в виде ионов примерно 1-2 кг азота, 0,25-0,5 кг, фосфора, 2-4 кг калия и 2-4 кг

других элементов в сумме 5-10,5 кг минеральных веществ. В тоже время растения усваивают в течение дня из воздуха через листья 150-300 и 1000 кг углекислого газа, т.е. количество, которые соответствует содержанию CO<sub>2</sub> над гектаром в слое воздуха высотой 30-200 м. При таком колоссальном годовом потреблении углерода весь CO<sub>2</sub> воздуха должен быть израсходован в течение немногих лет. Однако содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере непрерывно пополняется за счет растворенных в воде карбонатов и бикарбонатов. Кроме того углекислый газ выделяется из почвы в росте различных микробиологических процессов, связанных с окислением органических веществ (до 25-30 кг на 1 га в сутки).

Не менее ярко ведущая роль фотосинтеза в создании урожая выявляется при оценке их конечных результатов.

Так, например, среднему урожаю корней сахарной свеклы в 250-300 ц/га соответствует общий урожай сухой массы растений примерно в 80-100ц, т.е. 8-10 т.

При создании такого урожая растения за время вегетационного периода должны усвоить около 100-150 кг азота, 25-30 кг фосфора, 110-160 кг калия и около 4200 кг углерода. Последнее достигается тем, что в процессе фотосинтеза растения за время вегетационного периода усваивают около 20г углекислого газа ( что соответствует содержанию CO<sub>2</sub> в слое воздуха высотой в 4 км. над гектаром). В урожае аккумулируется в растение фотосинтеза около 40 млн.ккал. энергии.

Однако решающая роль фотосинтеза в формировании урожая не умаляет значение и других видов питания растений: азотного, фосфорного, калийного и др.

Растение – целостный организм, и осуществление одной функции его питания ни в какой степени не заменяет и не исключает другой.

Но в большинстве случаев именно условия минерального корневого питания или водоснабжения оказываются в минимуме; их изменение

путём обработки почвы, поливов, внесения удобрений является наиболее эффективным и доступным средством воздействия на формирование урожая (следовательно, на их размеры и качество).

Однако эффект всех остальных видов питания ценен и возможен только в той мере в какой они поддерживают основную функцию растений – фотосинтез и содействуют его осуществлению.

Элементы минерального питания не могли бы использоваться, если бы растения не образовывали в процессе фотосинтеза органических веществ и не запасали бы в них энергию.

Имея все это в виду, можно уточнить представление об основной сущности, цели и задачах земледелия: земледелие представляет систему использования основной функции земельных растений – фотосинтеза.

Все мероприятия системы земледелия направлены на то, чтобы суммарная работа фотосинтетического аппарата растений было наиболее продуктивной.

Значение зелёных растений для биосферы связано ещё и с тем, что жизнь на земле возникла в результате эволюции абиогенно – образованных органических веществ. Путём длительного и одностороннего направленного процесса постепенного усложнения из органических веществ формировались коллоидальные структуры, находившиеся в постоянном взаимодействии с окружающей внешней средой; из них возникли первичные живые существа. Эти организмы были гетеротрофами и нуждались в готовых органических соединениях для построения своего тела. Из-за земной поверхности в этот период основным источником энергии для этих организмов являлись окислительно – восстановительные реакции – реакции переноса водорода (электрона).

Позднее, в процессе отбора и приспособления к новым условиям жизни, возникли автотрофные организмы, для которых углекислота

является единственным источником углерода (они не нуждаются в готовых органических веществах и могут жить на минеральной среде).

Появление фототрофных организмов, благодаря которым на земле возникла возможность использовать дополнительный источник энергии, явилось переломным моментом в развитии жизни на Земле.

Способность фототрофных организмов использовать в своем обмене солнечную энергию неразрывно связана с появлением у них пигментной системы. Роль пигментов могли бы выполнять у первичных организмов норфирина, который является одним из наиболее древних компонентов живой материи. Это подтверждается широким распространением этих веществ в живой природе.

В основе строения хлорофилла лежат норфирины. Железопорфирины являются простатическими группами разнообразных ферментов и найдены почти во всех организмах.

Эволюция организмов при переходе от бактериального фотосинтеза к фотосинтезу высших растений шла по пути изменения и совершенствования ферментативных, темповых реакций, а не фотохимического процесса.

В наш век, век интенсивного развития сельского хозяйства, чрезмерно распахиваются земли, разрушаются естественные ландшафты, что приводит к сложной экологической ситуации. Разработки полезных ископаемых, строительных – заводов с вредным производством приводят к сокращению зеленых насаждений. Бездумная вырубка лесов, пожары по вине человека стремительно приводят к сокращению лесных площадей. В этих условиях особую актуальность приобретает разработка единой комплексной программы воспроизводства лесных ресурсов.

Зелёные растения нашей планеты Земля, обладающие способностью к фотосинтезу, а следовательно являющиеся источником свободного

кислорода и трансформатором световой энергии являются результатом длительной эволюции жизни на нашей планете.

Первые организмы, использующие в своем обмене энергию света должны были быть просто организованные анаэробные организмы. Это микроорганизмы, которые использовали в качестве источника энергии неорганические вещества, как сероводород, молекулярный водород и др. Это такие микроорганизмы, как пурпурные серобактерии, зелёные серобактерии. Это организмы восстанавливающие угольную кислоту на свету, но не выделяется  $O_2$ . Такой процесс получил название бактериального **фотосинтеза** или **фоторедукции**.

То есть фотосинтезирующие организмы прошли огромный путь, тысячи лет, чтобы создать такие прекрасные зелёные растения с абсолютно совершенным фотосинтезирующим аппаратом.

В настоящее время очень актуальны пути гармонизации отношений человека с природой. В народе говорят: чтобы оставить о себе добрую память на земле, человек должен посадить хотя бы одно дерево. И многие следуют этой правилы.

Вопросы и задания для проверки.

- 1) Что является источником кислорода на Земле?
- 2) Что такое биосфера?
- 3) В чем значение зеленых растений для энергоресурсов нашей планеты.
- 4) Роль человеческого фактора в охране растений.

### **Физиологическое значение хлоропластов и фикобиллинов.**

Физиологической особенностью хлоропластов является способность их к движению. Скорость движения хлоропластов в клетке равна 0,12

мкм/с. В клетке хлоропласты меняют свою положение в зависимости от направления и интенсивности света. Хлоропласты всегда располагаются в клетке таким образом, чтобы уловить оптимальное количество света.

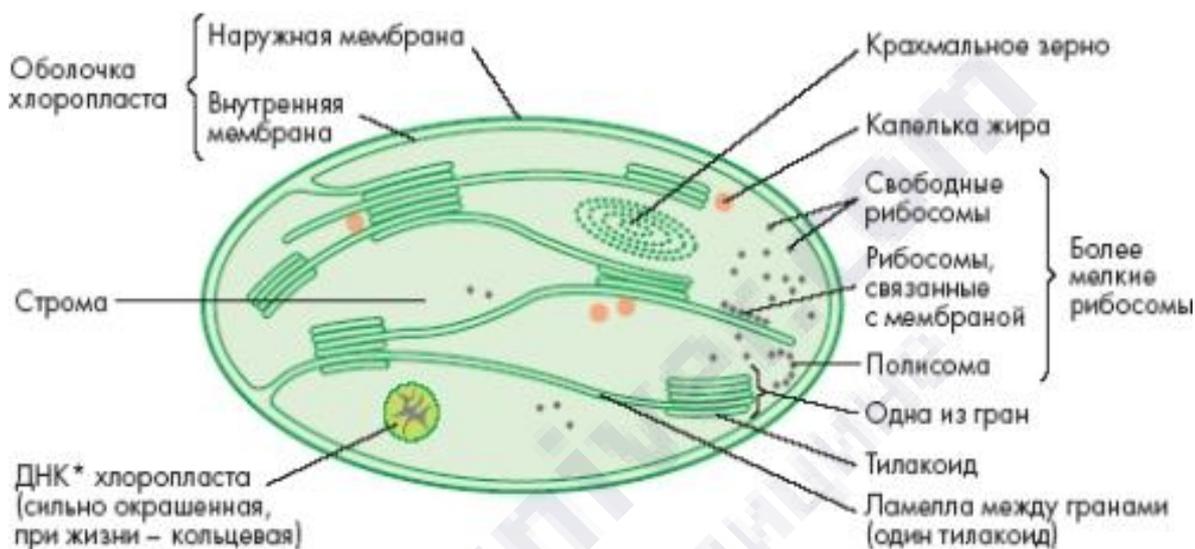


Схема А

Строение хлоропласта

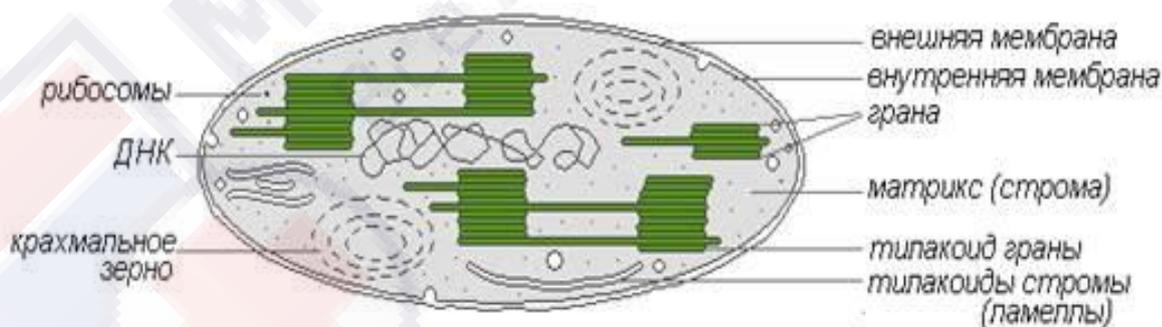


Схема В

Рис.37. Схемы хлоропластов в растительной клетке

Если освещенность небольшая, то они располагаются перпендикулярно к лучам света, а если очень высокая освещенность, то поворачиваются ребром к свету. Освещенность влияет также и на форму хлоропластов: при высокой освещенности хлоропласты принимают округлую форму.

Хлоропласты расположены вдоль клеточной оболочки и вокруг ядра, но очень часто меняют свое местоположение независимо от цитоплазмы.

Обычно движение продолжается до тех пор, пока на клетки воздействует индуцирующий свет. Световое раздражение, индуцирующее движение хлоропластов, воспринимается в первую очередь в периферической протоплазме. В качестве фоторецепторов на слабый свет участвует флавоон, а на сильный флавопротеид. Есть данные о том, что в качестве фоторецепторов может быть и хлорофилл (Рис.37).

Энергию на движение, вызванное слабым освещением, поставляет окислительное фосфорилирование, а сильным освещением - фотосинтез.

Движение хлоропластов может стимулироваться и химическими факторами:  $\text{CO}_2$ , глюкозой, фруктозой, органическими кислотами, сульфатом, аспарагином и пр.

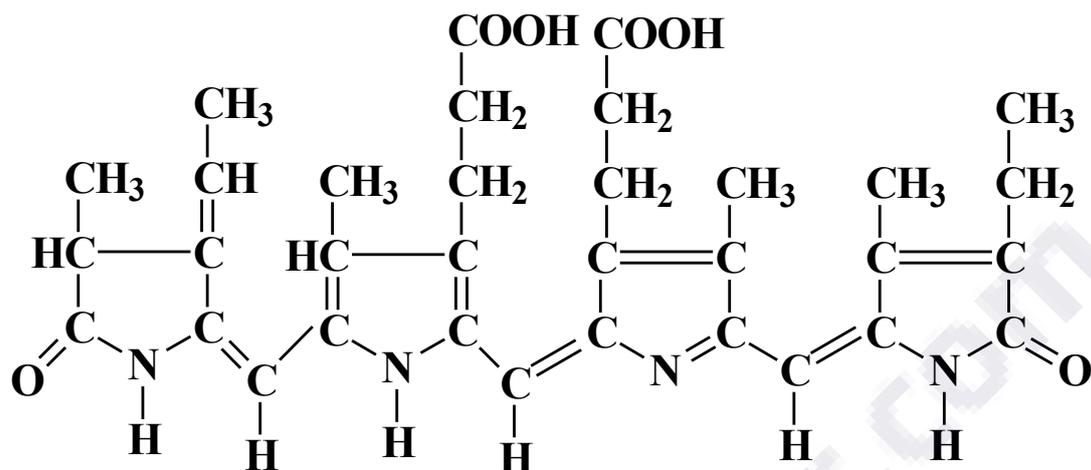
Движение хлоропластов направлено на создание оптимальных условий для процесса фотосинтеза, включающего фотолиз воды, выделение молекулы кислорода, образование соединений, богатых энергией (АТФ) и образование из неорганических элементов органических соединений.

Основной пигмент хлоропластов – хлорофилл зеленого цвета, который поглощает красный и сине-фиолетовые лучи.

Обнаружены другие пигменты, которые поглощают лучи в зеленой и желтой части солнечного спектра.

Известно два вида фикобиллинов: синие фикоцианины и красные фикоэритрины, которые по своей структуре близки к хлорофиллу. Они состоят из четырех пиррольных колец, но расположенных однако последовательно:

Фикобилины образуют с белком комплекс, который называется фикобиллинпротеидом.



Фикоцианобилин

Фикоцианины обнаружены в сине-зеленых водорослях, а фикоэритрин - в красных.

Сине-зеленые водоросли в обычных условиях способны производить обычный фотосинтез с выделением кислорода по следующей реакции:



Установлено, что фикобиллины поглощают энергию света и относительно без потерь передают ее хлорофиллу.

Наличие фикобиллинов у сине-зеленых водорослей способствует поглощению зеленых лучей и позволяет водорослям в процессе фотосинтеза использовать лучи, которые к ним проникают через толщу морской воды.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Чем вызвано движение хлоропластов и какая его физиологическая сущность?
- 2) Перечислите основные функции хлоропластов.
- 3) Какова роль фикобиллинов в эволюции фотосинтеза живых организмов?

## Электронная цепь в процессе фотофосфорилирования.

Фотосинтез- это процесс биологического преобразования электромагнитной (лучистой) энергии в химическую энергию. При фотосинтезе происходит также процесс превращения неорганического вещества в органическое вещество (образование углеводов) при участии световой энергии.

Реакция фотосинтеза (общее уравнение фотосинтеза)

1.  $12\text{H}_2\text{O} \rightarrow 12[\text{H}_2] + 6\text{O}_2$  (превращение энергии - световая реакция)

2.  $6\text{CO}_2 + 12[\text{H}_2] \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O}$  (превращение веществ-темновая реакция).

3.  $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{O}_2 + 686 \text{ ккал/моль}$ .

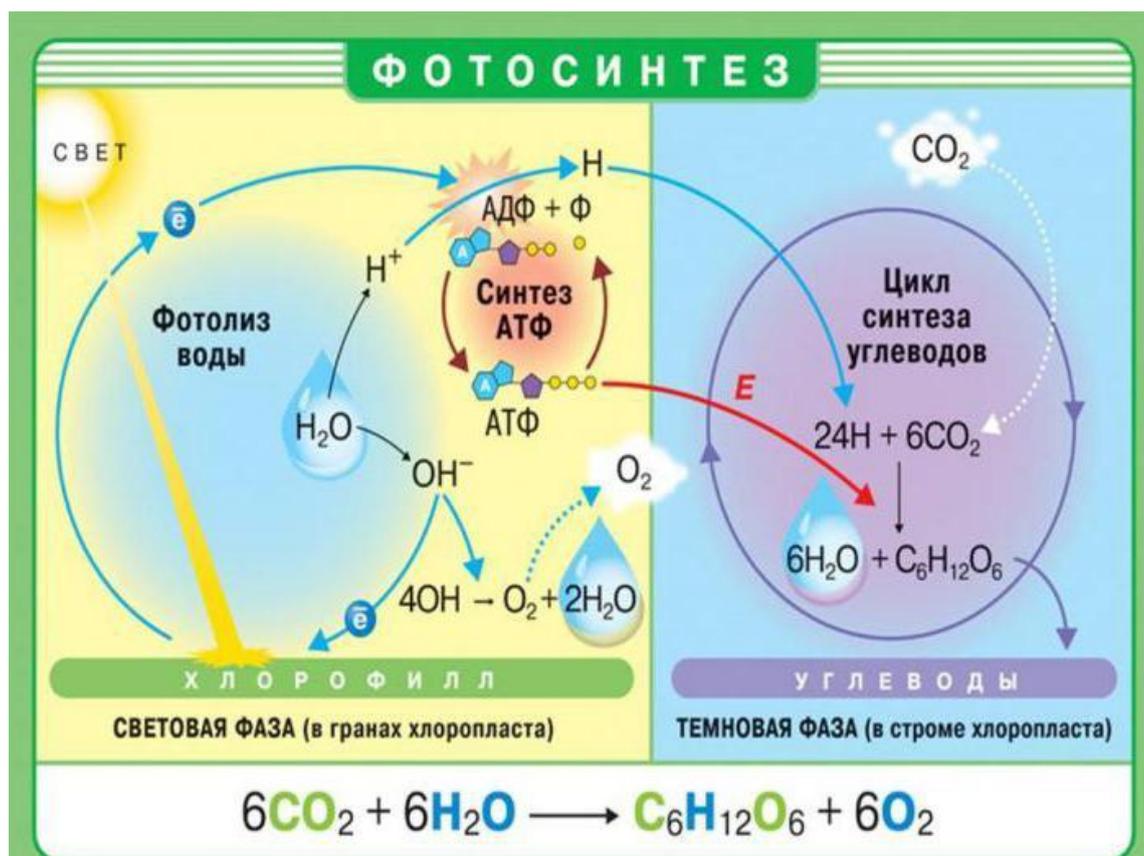


Рис. 38.Схема Световая и темновая реакция фотосинтеза

Две реакции фотосинтеза (1,2) разделены в клетке пространственно и функционально.

“Световая реакция” осуществляется в тилакоидах, а “темновая”- в матриксе хлоропластов (рис. 38 ).

Хлоропласты являются центрами превращение энергии; в процессы фотосинтеза лучистая энергия (свет) преобразуется в химическую энергию ассимилянтов (преимущественно углеводов). Хлоропласты содержат две мембраны. Внутренняя структура хлоропласта образована системой уплощенных двойных мембран-тилакоидов, которые аналогично крестом происходят от внутренней мембраны. Превращение энергии (начиная с поглощения света хлорофиллом) осуществляется в мембранах (тилакоидах), тогда как биохимические реакции синтеза веществ (образование углеводов) происходит в межтилакоидном пространстве, содержащем свободный от хлорофилла матрикс. Тилакоидная мембрана включает функциональные комплексы – квантосомы, в которых локализуется весь механизм преобразования энергии.

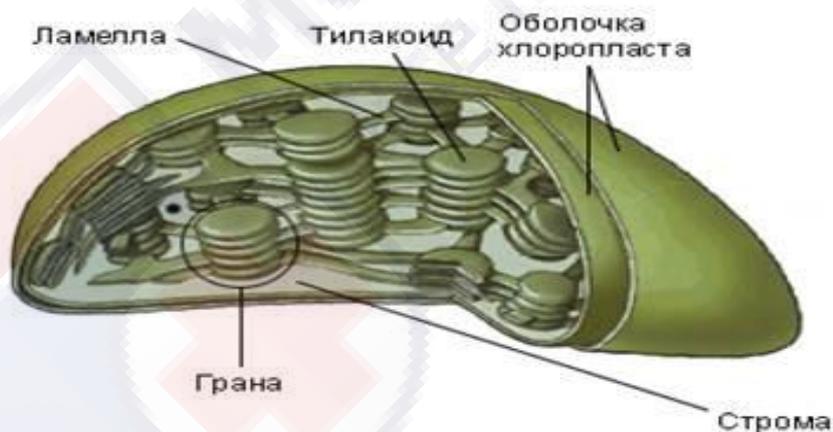


Рис.39. Полусхематическое изображение хлоропласта в разрезе.

Начинается поглощение квантов света хлорофиллом: в результате образуется НАДФ.  $H + H^+$  и энергия в форме АТФ. Процесс преобразования энергии квантов света в АТФ получил название

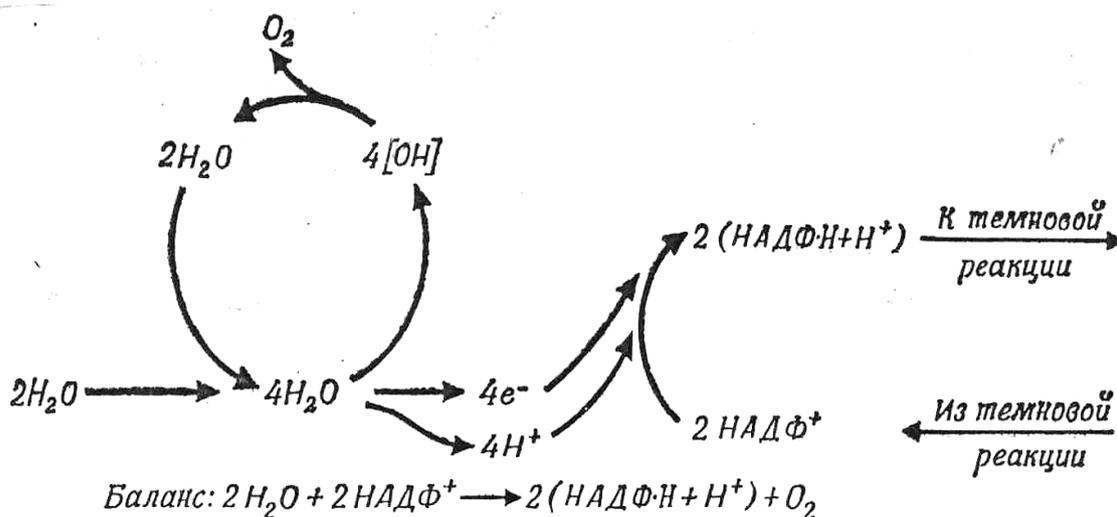
фотосинтетического фосфорилирования (Арнон 1954). Различают два основных типа фотосинтетического фосфорилирования: нециклическое и циклическое (Рис. 39).

При циклическом фотофосфорилировании поток электронов от хлорофилла возвращается обратно. Эта реакция происходит в анаэробных условиях, т.е. не происходит поглощение и выделение кислорода.



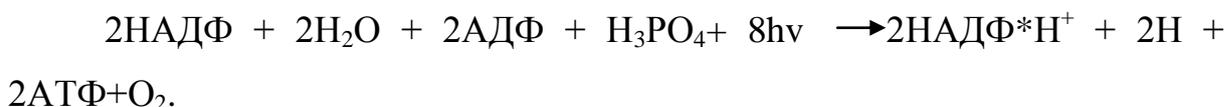
При нециклическом потоке происходит фотоокисление (разложение) воды и передача электрона от воды к НАДФ через электронно-транспортную цепь.

Разложение воды (фотолиз- осуществляется путём отнятия электрона от молекулы воды. В общем виде эти процессы изображены на



Общий ход фотолиза воды в световой реакции фотосинтеза.

Продуктами процесса нециклического фотосфорилирования является восстановленный НАДФ.  $\text{H}_2$  и АТФ, которые в дальнейшем используются в темновой фазе. Одновременно выделяется кислород.



Электронная цепь представляет собой совокупность молекул пигментов совместно с белками–переносчиками: флавиномононуклеотид (ФМН), феназинметасульфат (ФМС), Кз, витамины и др. Такую систему называют фотосистемой.

Установлено, что фотосистема у высших растений включает 200 молекул хлорофилла «а», 50 молекул каротиноидов и 1 молекулу хлорофилла (хлорофилл-ловушка) с длиной волны 700 нм (P<sub>700</sub>).

Фотосистема 2 включает 200 молекул хлорофилла «а», 200 молекул хлорофилла «б» и 1 молекулу хлорофилла с длиной волны 680 нм (P<sub>680</sub>).

При нециклическом фотофосфорилировании принимает участие две фотосистемы, которые являются как бы «светообразующей линзой», которая передает поглощенную энергию фотохимическому центру.

### **Поглощение света и возбуждение хлорофилла**

Поглощение фотона хлорофиллом сопровождается переходом в более богатое энергией, короткоживущее возбужденное состояние, связанное с переходом электрона (хлорофилл свет-» хлорофилл<sup>\*</sup>).

При возвращении в основное состояние поглощенная энергия электронов выделяется различными путями:

- 1) потеря в виде тепла;
- 2) потеря в виде излучения (флуоресценция, фосфоресценция);
- 3) фотохимическая работа;
- 4) возбуждение соседних молекул.

Энергия квантов улавливается молекулами хлорофилла - ловушками (их 200-250).

P<sub>700</sub> передает электрон цитохром f далее P<sub>700</sub> + цитf\*F<sup>2+</sup> → P<sub>700</sub> + цитf\*Fe<sup>3+</sup>

Цитохромы содержат железопорфириновые простетические группы. Атом железа, меняя свою валентность ( $\text{Fe}^{3+} + e \longleftrightarrow \text{Fe}^{2+}$ ), участвует в процессе переноса.

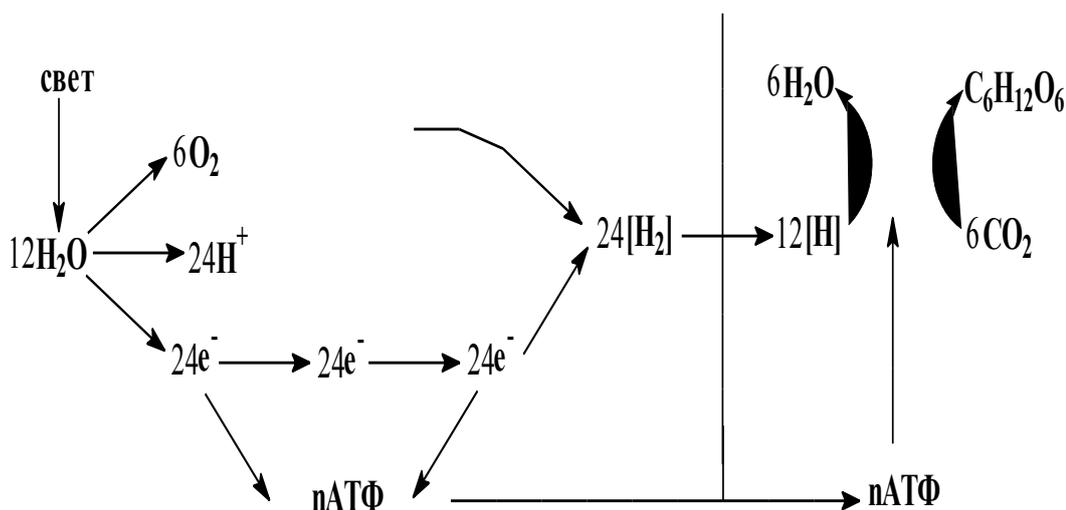
Кроме цитохормов в процессе переноса электронов участвуют металлопротеиды, хиноны, флавопротеиды и теридиннуклеотиды (НАДФ).  $\text{НАДФ}^+ + \text{H}_2\text{O} \longrightarrow \text{НАДФ} \cdot \text{H}_2 + 1/2\text{O}_2$ .

Темновая реакция фотосинтеза.

При темновой реакции происходит образование углеводов и воды.

В хлоропластах образуются не только углеводы, но и липиды, белки, нуклеиновые кислоты.

Ниже представлена схема взаимосвязи световой и темновой реакции при фотосинтезе.



Трансформация энергии  
(световая реакция)

Превращение вещества  
(темновая реакция)

Вопросы и задания для проверки:

1. Назовите реакции фотосинтеза.
2. Чем отличается циклическое фотофосфорилирование от нециклического?
3. Какие пигменты принимают участие в процессе фотосинтеза?
4. В чем разница световой реакции от темновой реакции фотосинтеза?

### **Регуляция процесса фотосинтеза.**

Цель изучения природы и механизма фотосинтеза - воспроизведение и использование его принципов и реакций в искусственных промышленных системах и, что самое главное, разработка путей и способов повышения фотосинтетической продуктивности растений.

Искусственный фотосинтез не обеспечит человека той разнообразной и полноценной пищей, которую человек получает от растений и животных. Однако можно получить за счет искусственного фотосинтеза индивидуального вещества как пищевые, так и другого назначения, например, аминокислоты, белки, компоненты жиров, физиологически активные вещества, целый ряд технических полимеров и т. д.

В результате подбора оптически активных веществ и разнообразных катализаторов в искусственных условиях можно будет проводить любые химические реакции и синтезы любых веществ за счет энергии солнечной радиации (рис. 40).

Другая замечательная особенность фотосинтеза, которую можно воспроизводить в искусственных системах – это запасание энергии.



Физический смысл коэффициента заключается в том, что он показывает, какое количество сухой биомассы образуется растением в течение суток при усвоении в течении дня 1 кг CO<sub>2</sub>.

Обычно все агротехнические мероприятия, включая применение удобрений, поливы и т. д., должны быть направлены на поддержание оптимального значения коэффициента эффективности фотосинтеза.

Повышение эффективности зависит от многих факторов внешней среды, в том числе от минерального питания, водного режима, условия снабжения CO<sub>2</sub> и т. д. Необходимо также создание высокопродуктивных сортов по признаку повышенной фотосинтетической активности. Одним из путей повышения коэффициента полезного действия фотосинтеза является создание полноценных посевов, способных использовать энергию солнца на фотосинтез. А полноценные посевы способны поглощать 70-80% подающей на них солнечной радиации. Это могут быть или посев одного растения, или несколько последовательных посевов в течение вегетационного периода, или специальные уплотненные посевы.

Повышение фотосинтетической продуктивности растений возможно:

А) за счет роста площади листьев в посевах: возрастание площади листьев до 30-40 тыс. м<sup>2</sup>/га значительно увеличивает поглощение солнечной радиации;

Б) при оптимальной длине вегетационного периода, которая составляет у хлопчатника, риса, сахарной свеклы и позднеспелых сортов кукурузы до 120-180 дней, а у яровой пшеницы 75-80 дней;

В) при оптимальной густоте посевов и посадок;

Г) при высокой специализации культур и сортов с максимальной приспособленностью циклов их развития к циклам климатических зон.

Повышению коэффициентов использования солнечной энергии могут служить также приемы, как комбинированные уплотненные посевы

разных растений. Последнее особенно важно в зонах с длинным вегетационным периодом и достаточным обеспечением влаги.

В зонах с коротким вегетационным периодом важное значение может иметь использование культур для наиболее ранних посевов. Важно сочетать увеличение площади листьев в посевах с увеличением интенсивности и чистой продуктивности фотосинтеза и хозяйственной их эффективности. Усвоение растениями элементов минерального питания тесно связано с фотосинтезом: оно идет интенсивно только при его наличии.

По мере снижения освещенности ухудшается процесс фотосинтеза и тогда даже хорошие дозы удобрений не дают положительного эффекта.

Кроме того, по отношению к освещенности растения делятся на светолюбивые и теневыносливые. Следовательно, в структуре посевов должен учитываться этот признак.

Структура посевов создается для каждой культуры отдельно в зависимости от морфологической структуры растения.

Вопросы и задания для проверки:

1. Каковы перспективы использования принципов и механизмов фотосинтеза?
2. Как внешние условия влияют на фотосинтез и как их можно использовать в сельскохозяйственной практике?
3. Каково влияние минеральных удобрений в процесс фотосинтеза?
4. Как можно повышать фотосинтетическую продуктивность растений?

## 6 ГЛАВА. ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

### Значение дыхания в жизнедеятельности растений.

Дыхание представляет собой сложную систему окислительно-восстановительных процессов, сущность которых заключается в преобразовании химической природы органических веществ и использовании содержащихся в них энергии.

Зеленое растение может не только поглощать углекислый газ, выделяя кислород, но и наоборот, выделять углекислый газ, поглощая при этом кислород. Этот процесс определяется деятельностью ферментов - т. к. катализаторов химической реакции и разбивается на ряд последовательных этапов, каждый из которых катализируется соответствующими ферментами.

На рис. 10 на примере фосфофруктокиназы (фруктоза – 6 – фосфат + АТФ  $\longrightarrow$  фруктоза – 1,6 – дифосфат + АДФ) показано многообразие регуляторных воздействий, которым может подвергнуться отдельный фермент. АТФ тормозит фосфофруктокиназу, только будучи в большой концентрации, в то время как в малой он является субстратом этого фермента.

В клетках, способных к дыханию и брожению (дрожжи, растение, животные). сильно уменьшается скорость превращения глюкозы в присутствии кислороде воздуха (эффект Пастера). При этом уменьшается выделение  $\text{CO}_2$ , повышается содержание гексозофосфатов. Причина указанных явлений кроется во внезапном повышении содержания АТФ и соответственном снижении концентрации АДФ связанном с включением процесса дыхания при поступлении кислорода. Указанные сдвиги концентраций вызывают подавление гликолиза путём метаболитной ферментной регуляции (рис. 41).

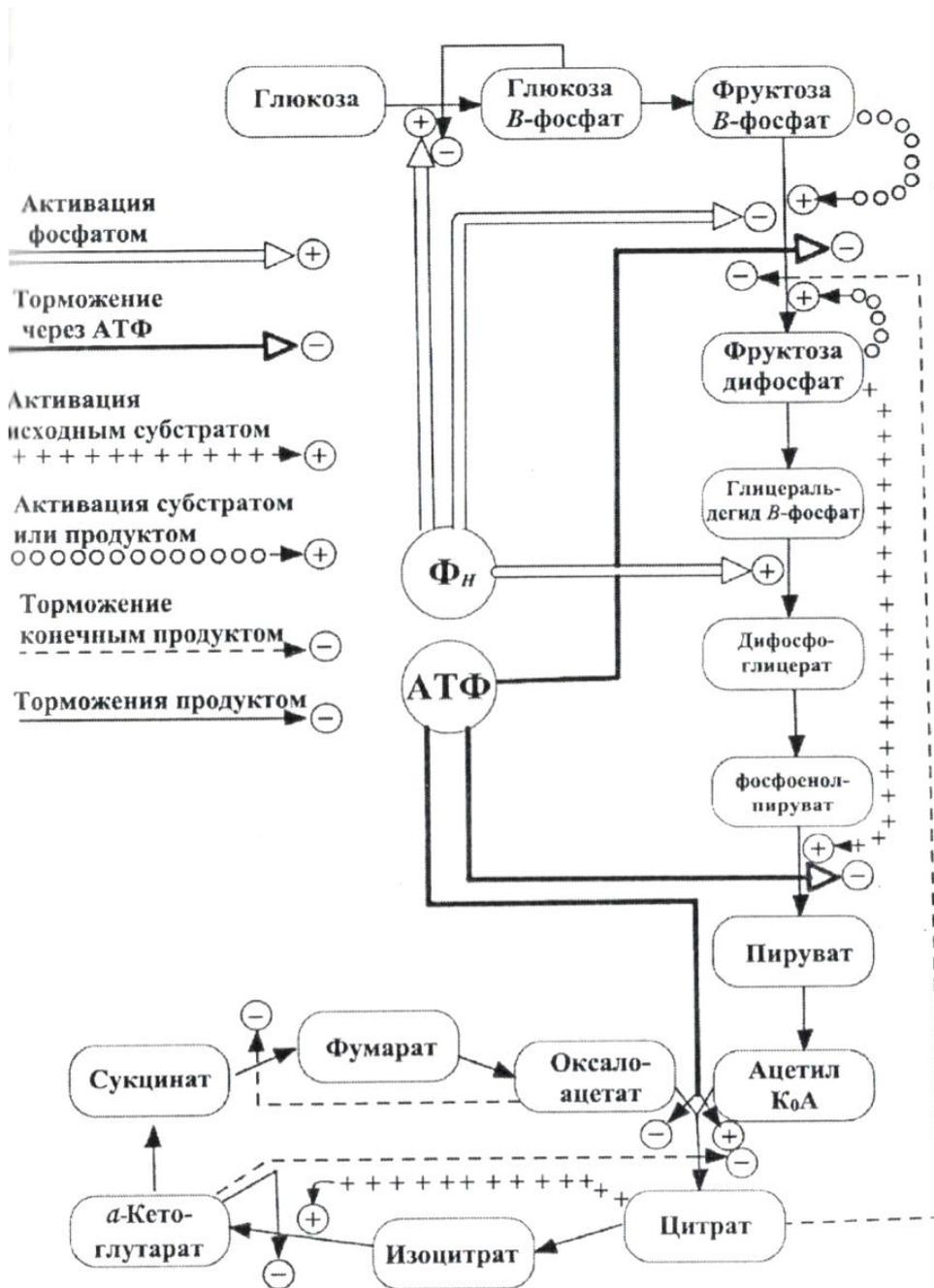
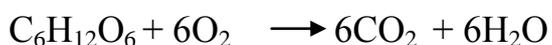


Рис.41. Ферментативная регуляция системы гликолиз - лимоннокислый цикл.

В растениях основными веществами, которые подвергаются окислительному распаду (т.е. субстраты дыхания) являются углеводы (глюкоза, фруктоза)

Это не означает, что такие вещества как белки и жиры, не могут быть использованы в процессе дыхания. Однако, эти вещества используются в качестве субстрата значительно меньше, чем углеводы.

Дыхание происходит по следующему уравнению:



Одновременно с процессами окисления органических соединений происходит выделение энергии, которая используется растениями для биосинтеза белков, жиров, ди- и полисахаридов, а также для поддержания структуры протопласта, процессов деления, поступления и передвижения минеральных веществ и многих других процессов. Однако не все биосинтетические процессы для своего осуществления требуют именно энергии АТФ.

Свободные рибонуклеиновые кислоты также могут быть источником энергии для ряда реакций. Так, в синтезе белка используется энергия как АТФ, так и УТФ (уридинтрифосфат) используется при синтезе ди- и полисахаридов; ЦТФ (цитозинтрифосфат) играет важную роль в липоидном обмене (в частности, в синтезе фосфолипидов).

Однако АТФ считается единственной формой фиксирования энергии.

Перезарядка нуклеозида происходит только при помощи АТФ по следующей схеме:

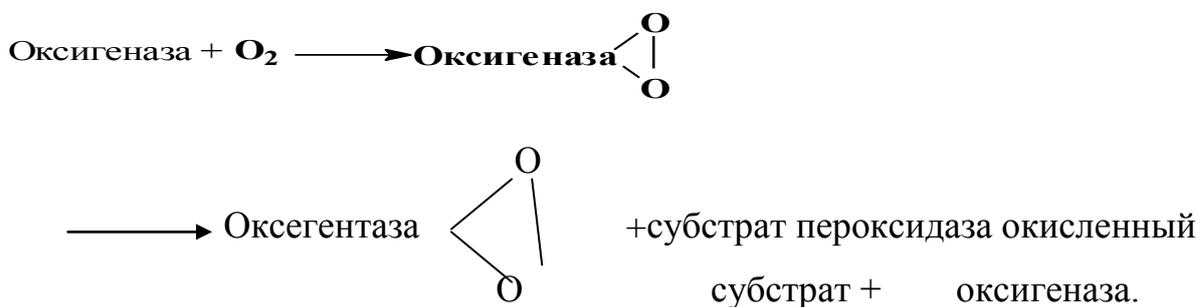


В XVIII веке французский ученый Лавуазье впервые изучил окислительные реакции, происходящие в живых организмах. Он на основе простых экспериментов показал сходство процессов дыхания и горения.

Также, как в процессе дыхания при горении происходит поглощение кислорода воздуха и выделение углекислого газа.

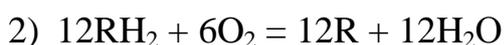
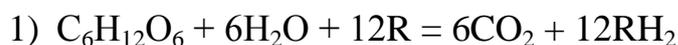
На основе опытов Лавуазье пришел к выводу, что дыхание является процессом медленного горения. Главное отличие этих процессов не только в их скорости, но и в том, что дыхание происходит при низкой температуре благодаря участию окислительно-восстановительных ферментов.

**Перекисная теория Баха.** Согласно теории Баха окислительным процессом, происходящим при дыхании предшествует активация кислорода воздуха специфическими ферментами оксидазами. Он считал, что процесс активации кислорода состоит в том, что происходит образование пероксидных соединений: органических перекисей и перекиси водорода. Органические перекиси образуются при окислении полифенолов и принимают затем непосредственно участие в окислении того или иного органического соединения. В том случае, когда ферменты передают отнятый от окисляемого субстрата водород непосредственно кислороду воздуха, образуется перекись водорода. Она может быть далее использована как источник активного кислорода для окисления различных органических соединений под действием пероксидазы. Ниже приводится схема биологического окисления при участии оксигеназы и пероксидазы



Однако перекисная теория А.Н. Баха объясняет только механизм аэробного окисления.

Она не объясняет механизм анаэробного дыхания, который был позднее открыт В.П. Палладиным. Согласно теории В.И. Палладина в растениях широко распространены дыхательные ферменты, так называемые хромогены. Механизм процесса представлен следующим образом:



Как видно первая реакция осуществляется в анаэробных условиях, без кислорода воздуха. В этой реакции при участии ферментов дегидрогеназ атом водорода передается хромогенам. Во второй реакции при участии молекулярного кислорода и дыхательных ферментов происходит окисление хромогенов, которые снова становятся акцепторами водорода.

В созданной им теории дыхания растений Палладин отводил воде большую роль, указывая, что кислород воды участвует в окислении органического вещества в процессе дыхания.

Таким образом, в настоящее время существует две теории биологического окисления: теория активизации водорода Палладина и теория активизации кислорода Баха, которые в последствие были развиты в работах О. Варбурга, Д.М. Михлина, Х. Виланда и многих других.

Вещества, которые принимают участие в окислительно-восстановительных процессах, обладают способностью отдавать и присоединять электроны. Легкость, с которой электроны отдаются или присоединяются зависит от окислительно-восстановительной способности этих веществ т.е. их окислительно-восстановительного потенциала. Самым низким потенциалом обладает водород, самым высоким – кислород. Остальные по величине своего потенциала занимают промежуточное положение.

В настоящее время известно, что кислород, поглощаемый при дыхании, используется в основном на окисление углерода. При полном окислении одной молекулы гексозы поглощается 6 молекул кислорода и выделяется 6 молекул углекислого газа; это выражается величиной  $\text{CO}_2/\text{O}_6$  и называется дыхательным коэффициентом Д.К. Оптимальная величина ДК равна 1.

$$\text{ДК} = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1$$

Величина дыхательного коэффициента зависит от ряда причин и, в частности, от степени восстановленности или окисленности веществ, используемых в качестве дыхательного субстрата.

Малые величины ДК (меньше 1) свидетельствует о том, что дыхание осуществляется за счет соединений, содержащих меньше кислорода, чем гексоза. Так, при дыхании за счет белков ДК снижается до 0.7-0.8; при окислении одной молекулы жира поглощается 145 молекул  $\text{O}_2$  и выделяется 51 молекул  $\text{CO}_2$  ДК=0,35.

$$\text{ДК} = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} > 1$$

Напротив, высокое значение ДК имеют место при использовании высокоокисленных соединений, например органических кислот. При окислении яблочной и лимонной кислот ДК =1,33, а при окислении щавелевой кислоты – 4,0.

Значение особенностей дыхательного субстрата для величины ДК наглядно проявляется при прорастании семян, имеющих различный химический состав.

У злаков, запасные вещества которых представлены в основном углеводами, ДК на всем протяжении прорастания близок к 1.

$$\text{ДК} = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} < 1$$

При прорастании семян, богатых жирами (подсолнечник, хлопчатник и др.), наблюдается сложная картина. В первую очередь прорастающие масличные семена используют небольшие количества углеводов, содержащихся в них, и ДК в этот период близок к 1. Через 1-2 дня ДК падает до 0.3-0.4, так как значительная часть поглощаемого семенами кислорода используется в этот период на превращение запасных жиров в углеводы.

После завершения этого процесса ДК возрастает до 0.7-0.8.

Вопросы и задания для проверки.

1. Что такое биологическое окисление?
2. Какие существуют теории биологического окисления, в чем их сходство и различие?
3. Как характеризуется окислительно-восстановительный потенциал процесса дыхания у растений?
4. Что такое дыхательный коэффициент, его физиологическое и практическое значение?

## Дополнительные пути дыхания

Процесс дыхания, или процесс биологического окисления в растениях может протекать как в условиях присутствия кислорода (аэробные условия), так и в отсутствии последнего (анаэробные условия). Процесс анаэробного дыхания иначе называется гликолизом. Химизм этого процесса подробно был изучен и описан французским ученым Луи Пастером. Согласно Пастеру анаэробное дыхание может протекать в тканях зеленого растения и в результате выделяется углекислый газ и спирт. Анаэробное дыхание представлено следующей реакцией:

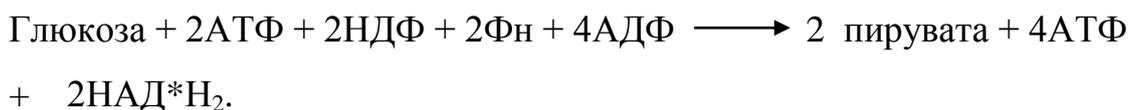


Этот процесс изучался многими учеными, в том числе В.И. Палладиным, С.П. Костычевым, А.Н. Лебедевым и многими другими.

В настоящее время выделены и изучены многие ферменты и промежуточные соединения этого процесса. Гликолиз, достаточно сложный процесс и протекает через ряд этапов:

1. Активация глюкозы путем фосфорилирования шестого углеродного атома путем взаимодействия с АТФ.  
Глюкоза + АТФ  $\longrightarrow$  глюкоза-6-фосфат + АДФ.
2. глюкоза-6-фосфат  $\longrightarrow$  фруктоза-1,6-дифосфат
3. фруктоза-1,6-дифосфат  $\longrightarrow$  3-фосфоглицеринальдегид + 3-фосфодиоксиацетон
4. 3-фосфоглицеринальдегид  $\longrightarrow$  1,3-дифосфолицириновая кислота.
5. 1,3-дифосфоглицеринальдегид + АДФ  $\longrightarrow$   
3-фосфоглицеринальдегид.
6. 3-фосфоглицеринальдегид  $\longrightarrow$  2-фосфоглицеринальдегид.
7. 2-фосфоглицеринальдегид + АДФ  $\longrightarrow$  пировиноградная кислота + АТФ.

Суммарное уравнение гликолиза:



В результате процесса гликолиза образуется 4АТФ, 2НАД\*Н<sub>2</sub>, 2 молекулы пировиноградной кислоты и выделяется 586,6 кДж энергии.

Образовавшийся при окислении глюкозы глюкозо-6-фосфат может подвергаться не гликолитическому распаду, как показано выше, а гексозомонофосфатному или апотомическому окислению и в результате образуется рибулезо-5-фосфат, которой изомереризуется следующим образом: из каждой трех молекул образовавшейся рибулезы две превращаются в ксилозо-5-фосфат и одна в рибозо-5-фосфат.

Общее уравнение можно выразить следующим образом:



Апотомическое окисление было открыто в начале 30-х годов у дрожжей и в тканях животных и такое название этому процессу было дано В.А. Энгельгардом.

Исследования этих процессов у высших растений начались значительно позже. В настоящее время трудно назвать хотя бы одно растение, в тканях которого не удалось бы обнаружить ферменты и промежуточные продукты апотомического окисления. Из числа промежуточных продуктов можно назвать пентозу, поэтому такой вид окисления называют прямым или пентозным шунтом. Апотомическое окисление в организме является единственным поставщиком этого соединения. Пентоза служит обязательной составной частью таких важнейших биологических соединений как нуклеиновые кислоты, входят в состав коферментов дыхания (ди-и трифосфопиридиннуклеотидов, АТФ и коэнзима А), является простетической группой многих флавиновых ферментов.

С другой стороны, пентоза участвует в процессе фотосинтеза. Она является тем соединением которое первично воспринимает  $\text{CO}_2$ .

Согласно Кальвину (1957) схема фотосинтетического цикла представляет собой точное соответствие апотомии, повернутого в обратную сторону.

Единство апотомического распада с фотосинтезом свидетельствует о большой значимости этого окисления.

Окисление пировиноградной кислоты. Аэробное дыхание происходит только в присутствии кислорода. В аэробную фазу дыхания вступает пировиноградная кислота. Общее уравнение процесса:



Указанный процесс состоит из трех стадий:

1. Окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты;
2. Цикл трикарбоновых кислот (цикл кребса);
3. Электронно-транспортная цепь.

Первая стадия проходит как указано ниже:



Вторая стадия цикл Кребса включает процесс окисления углеводов через циклические реакции, в которых происходят преобразования органических кислот. Сущность реакции состоит в том, что ацетил  $\text{K}_\text{O}\text{A}$  конденсируется с щавелево-уксусной кислотой (ЩУК). В дальнейшем происходит превращение ряда ди- и трикарбоновых органических кислот. В результате ЩУК регенерируется в исходном виде. В процессе цикла присоединяются 3 молекулы  $\text{H}_2\text{O}$ , выделяется 2 молекулы  $\text{CO}_2$  и четыре пары водорода, которые восстанавливают коферменты (ФАД и НАД) (Рис.42).

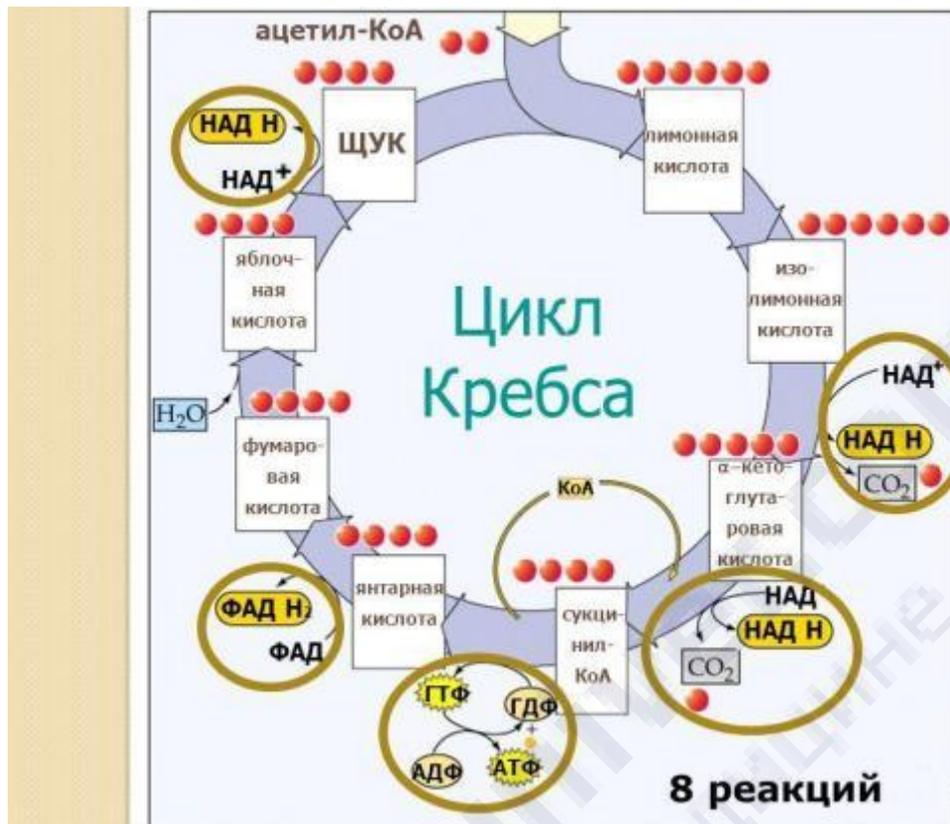
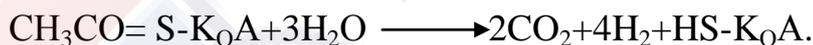


Рис.42. Цикл Кребса

Суммарная реакция процесса представлена уравнением:



Все сказанное относилось к окислительному распаду углеводов, которые являются основным субстратом дыхания в высших растениях. Однако в процессе дыхания могут превращаться не только углеводы. Для большинства соединений растительной клетки открыты пути их прямого окислительного распада без предварительного превращения в углеводы. Окислительным превращением могут подвергаться жиры, белки и другие соединения растительной клетки.

Окисления жиров. Содержание жира в растениях относительно невелико. Однако в семенах масличных и некоторых бобовых культур накапливаются большие количества жира.

Первичный гидролиз жиров осуществляется ферментом липазой, которое разлагает жиры на глицерин и жирные кислоты.



Образуется глицерин, окисляясь, может превращаться в 3 - фосфоглицериновый альдегид и далее в пировиноградную кислоту по схеме гликолиза.

Окислительное превращение аминокислот. Основной путь окисления аминокислот в живом организме это путь их окислительного дезаминирования. Ниже представлена реакция дезаминирования глютаминовой кислоты: глютаминовая кислота + НАД  $\longrightarrow$  глютаминовая кислота + НАД\*H<sub>2</sub>  $\longrightarrow$  глютаминовая кислота + H<sub>2</sub>O  $\longrightarrow$  L-кетоглутаровая кислота + NH<sub>3</sub>. Образовавшаяся L-кетоглутаровая кислота в дальнейшем подвергаясь окислительному декарбоксилированию дает янтарную кислоту и далее по циклу Кребса. Все эти примеры свидетельствует о том, что окислительная система растений представляет сложную, разветвленную, но тем не менее единую цепь процессов.

Вопросы и задания для проверки:

1. Чем отличаются и что общего процесса аэробного и анаэробного дыхания?
2. Каково биологическое значение веществ, образовавшихся в цикле Кребса?
3. Через какое соединение связаны окислительные процессы углеводов, жиров и белков?
4. Как происходит физиология цикла Кребса?

## **Зависимость интенсивности дыхания от внешних и внутренних факторов окружающей среды**

Следует отметить, что интенсивность дыхания растений во многом зависят от количество поглощенного тканью кислорода, либо выделенного углекислого газа.

Величина интенсивности дыхания крайне непостоянная. Она связана не только с видовой спецификой организма, но сильно варьирует также в пределах одного и того же растения, в зависимости от особенности отдельных его органов тканей.

При этом наиболее интенсивно дышат молодые, активно растущие ткани и органы растений. Исключительно высокий уровень дыхания характерен для мицелия грибов и для бактерий. Плесневые грибы, например, используют на дыхание до 5 % своего веса в сутки. В пределах одного и того же растения наибольшая интенсивность дыхания наблюдается у мужских и женских репродуктивных органов. У тычинок особенно активно дышат пыльники. У некоторых представителей семейства ароидных дыхание цветоноса накануне момента распускания цветка активизируется в 25-30 раз. Такая вспышка дыхания продолжается лишь несколько часов, однако и за этот относительно короткий промежуток времени на дыхание расходуется от 15 до 35% содержащихся в тканях цветоноса углеводов.

Следует подчеркнуть, что в период интенсивного дыхания отмечается весьма значительное возрастание температуры цветка, что для обитателей холодных болотных мест, какими являются растения семейства *Araceae* имеет несомненно важное приспособительное значение.

В пределах одного и того же органа наиболее интенсивным дыханием обладают, наружные, периферические ткани, что в значительной степени связано с лучшей обеспеченностью этих тканей кислородом.

## Дыхание и температура

Интенсивность такого важного физиологического показателя как дыхание растений и многие другие процессы, усиливается с повышением температуры, если это повышение не достигает того уровня, который является предельным для нормальной жизнедеятельности организма.

Минимальная и максимальная точки для этого процесса колеблются в зависимости от вида растения, его экологической приспособленности, фазы развития, типа ткани и многих других факторов окружающей среды.

Максимальные температуры, при которых возможно дыхание растительной ткани, довольно близки для различных групп растений и лежат в интервале 45-55°C. Этот максимум определяется разрушающим действием высоких температур на белковую основу живой клетки, ее протоплазму, со структурными свойствами которой дыхание столь тесно связанна.

Кроме уровня температуры, интенсивность дыхания растения весьма сильно зависит от динамики температурной кривой, от колебаний температуры, их амплитуды и т.д. Несмотря на очень незначительные колебания температуры, которые не выходят за пределы нормальных для организма условий, вызывают существенные отклонения в дыхательном газообмене, при этом, как правило, усиливая его величины.

Из многочисленных факторов окружающей среды температура как воздуха, так и почвы изменяет не только интенсивность дыхательного газообмена, но и оказывает на последний более глубокое, качественное действие.

Известно, что выделение тканями  $\text{CO}_2$  активируется при повышении температуры сильнее, чем поглощение  $\text{O}_2$  в связи с чем дыхательный коэффициент в этих условиях повышается. Таким образом причины изменений дыхательного коэффициента могут быть различными. Не

исключено также, что повышенные температуры, усиливающие расходуемый кислорода, могут ускорят наступление в ткани анаэробноза.

## Дыхание и фотосинтез

Следует подчеркнуть, что в настоящее время физиология растений располагает обширным экспериментальным материалом, показывающим, что использование растительными тканями кислорода в процессе дыхания зависит не только (а в ряде случаев – не столько) от содержания последнего в атмосфере, но и от того, как этот фактор сочетается с температурой окружающей среды.

При этом изменения температуры могут резко сказываться на интенсивности поглощения тканями растения кислорода даже и в том случае, если содержание последнего в атмосфере остается без изменения. В месте с этим температура оказывает сильное влияние не только на общую интенсивность дыхания, но и на соотношение между отдельными звеньями этого сложного комплекса процессов. В том числе изменения температуры часто сильно сказываются на соотношении между поглощением кислорода и выделением  $\text{CO}_2$ , т.е. на величине такого показателя, как дыхательного коэффициента.

Известно, что с повышением температуры интенсивность процесса поглощения кислорода возрастает медленнее, чем процесса выделения углекислого газа.

Исходя из выше изложенное уместно вернуться к вопросу об общебиологическом значении дыхания и сопоставить роль последнего и роль фотосинтеза.

Установлено, что влияние на содержание органического вещества и количество химически связанной энергии, а также на состав атмосферы (содержание  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ) и на баланс воды, оказываемое фотосинтезом,

диаметрально противоположено изменениям, вызываемым в этих показателях дыханием.

Внимательный анализ обеих этих функций убеждает нас в том, что у них имеется много сходных, сближающих их черт. В первую очередь обращает на себя внимание исключительно важная роль воды как в воздушном питании, так и в дыхании.

В процессе фотосинтеза вода участвует в качестве донора водорода, с помощью которого осуществляется восстановление  $\text{CO}_2$ , фиксированной той или иной органической молекулой, тогда как кислород воды пополняет запасы этого газа в атмосфере.

В процессе дыхания, как известно, кислород воды служит окислителем углерода дыхательного субстрата, тогда как водород воды участвует вместе с водородом дыхательного субстрата в восстановлении пигментов в хромогены.

Следует отметить, что некоторые из путей новообразования молекулы гексозы при процессе воздушного питания весьма близки по своему характеру к путям расщепления гексозы в процессе дыхания. Все это относится не только основным этапам, через которые проходит каждый из названных процессов, но и к каталитическим механизмам, с участием которых они осуществляются.

Необходимо отметить, что процессы образования органического вещества и накопления химической энергии неотделимы от процессов расщепления вещества и высвобождения энергии, чем лишний раз подчеркивается правильность представлений об обмене как единстве процессов ассимиляции и диссимиляции, процессов образования и распада.

Использование при питании органическими веществами и запасенной в них свободной энергии играет значительную роль в жизни не только гетеротрофов, но и автотрофных организмов, и в том числе

зеленых насаждений. Интересно то, что этот путь является единственным для высших растений в отсутствие света, когда они лишены возможности осуществлять процесса воздушного питания. Данная путь является основным в питании всех лишенных хлорофилла органов и тканей зеленых растений.

Известно, что процесс питания органическими веществами возможен только при условии переработки их организмом при участии всего сложного комплекса ферментативных систем дыхания. Все выше изложенная заставляет нас рассматривать фотосинтез и дыхание как две стороны единого процесса метаболизма и обмен энергии. (Табл.6)

Таблица 6

**Показатели взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием растений**

№	Признаки процесса	Фотосинтез	Дыхание
1	В каких органах и тканях происходит процесс	Только хлорофиллоносных тканях растений	Во всех тканях живых организмах
2	Необходимые продукты	H <sub>2</sub> O и CO <sub>2</sub>	O <sub>2</sub> и органические вещества
3	Энергия	Поглощение световой энергии	Выделение химической энергии из органических веществ
4	Результаты процесса	Образование органических веществ и выделение в атмосферу O <sub>2</sub>	Выделение энергии которые используются в протекании различных реакций

## 7 ГЛАВА. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

### Рост и развития растений, общие понятие

Каждый живой организм подвергается постоянным количественным и качественным изменениям, которые прерываются периодами покоя.

**Рост** – это необратимое новообразование живого тела или объема его частей.

**Развитие** – это качественное изменение компонентов организма, при котором имеющиеся формы или функции превращаются в другие. Например, разрастание ветки благодаря размножению и увеличению клеток является ростовым процессом. Возникновение высокоспециализированной клетки из неспециализированной эмбриональной клетки меристемы, образование проростка из семени, прекращение зимнего периода покоя являются процессами развития.

Рост и развитие нельзя резко отделить друг от друга. Почти любой процесс развития связан с ростом.

Рост органа (или организма) складывается из роста его клеток, а морфогенез, т.е. образование специфических форм организации органа (или организма), является результатом тех путей развития, на которое вступают клетки.

Детерминация (определение) пути развития каждой клетки является основой физиологии развития.

Рост клетки делится на три фазы: эмбриональная, растяжения и дифференцировки.

В эмбриональной фазе клетки состоят только из цитоплазмы, в них отсутствует вакуоль.(Рис. 43)

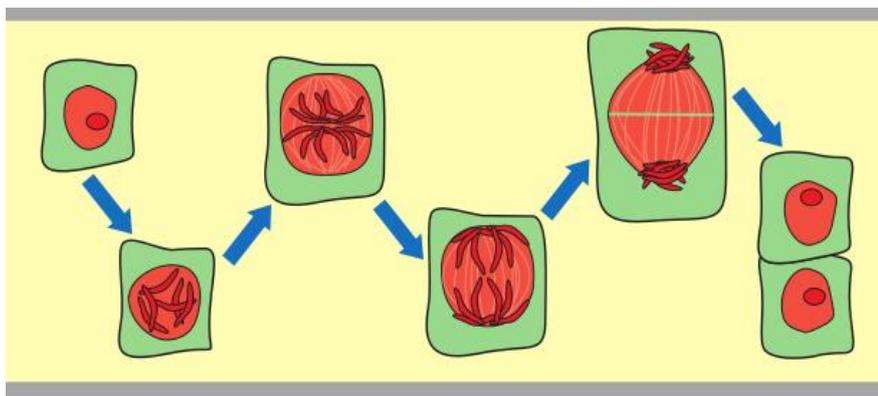


Рис. 43 Эмбриональная фаза роста клеток

В фазе растяжения увеличивается размер клетки за счет роста клеточной стенки и образуется вакуоль. На кончике стебля и корня формируется из молодых эмбриональных клеток конус нарастания, который защищен с внешней стороны молодыми листьями (Рис. 44).

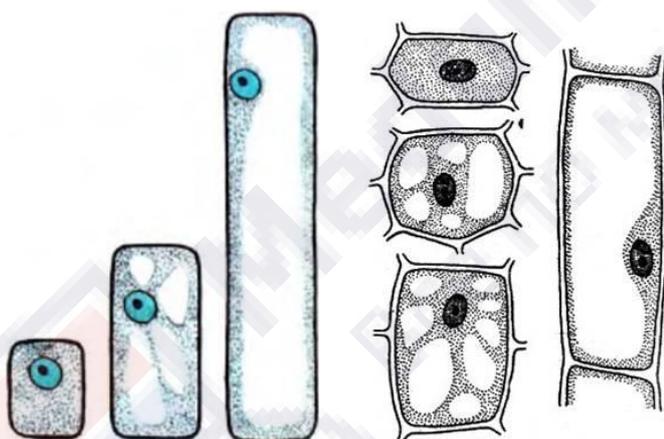


Рис. 44. Фаза растяжения роста клеток

В эмбриональной фазе путем деления из меристемы образуются новые клетки, из которых одна остается всегда меристематической, а другая подвергается дифференцировке. В фазе растяжения клетка прекращает делиться, увеличивается в размере, образуется вакуоль и заполняется клеточным соком.

В период дифференцировки из эмбриональной клетки образуется специализированная. Причиной морфологической дифференцировки является последовательное изменение состава РНК (состав оснований) и

белков при постоянной структуре ДНК. Все физиологические процессы осуществляются под контролем генного аппарата. При этом некоторые клетки, теряя ядро, изменяют форму, а другие остаются в эмбриональной фазе и продолжают делиться (Рис. 45).



Рис. 45. Дифференциальная фаза роста клеток

Процессы роста растений взаимосвязаны с внутренним ритмом и внешней средой. К внутренним ритмам роста относятся:

1. Суточный ритм роста (ночь, день)
2. Годовой ритм роста, который связан со временем года и климатом.

При суточном ритме рост и развитие подвержены ритмическим колебаниям, которые зависят от смены дня и ночи и имеют 24-часовую продолжительность периода. Этот процесс контролируется внутренней хронометрической системой, физиологическими часами, которые можно обнаружить у живых организмов.

В завершение процессов роста и развития растения переходят к покою почек, семян и плодов.

Различают два вида покоя:

1. Вынужденный покой
2. Физиологический покой

Вынужденный покой вызывается различными внешними факторами. Физиологический покой зависит от внутренних факторов и связан с изменениями в эндосперме семян. В естественных условиях покой играет главную роль в сохранении вида. Покоящиеся органы растения характеризуются сниженным метаболизмом, но не прекращается дыхание. В этот период происходит накопление предшественников нуклеиновых кислот, происходит дифференциация клеточных структур, что приводит к стимуляции ростовых процессов.

Вопросы и задания для проверки:

1. Чем отличается рост от развития?
2. Назовите этапы роста клетки.
3. Какие факторы влияют на процессы роста и развития?

### **Фитогормоны.**

Гормоны растений называются фитогормонами. Фитогормоны – это химические факторы, которые вырабатываются в очень малом количестве в одной части растений, транспортируются в другую часть и там в незначительном количестве могут проявлять регулирующее действие на процессы роста и развития.

В отличие от животных гормонов фитогормоны обладают лишь небольшой специфичностью действия; в зависимости от генной модели воспринимающей клетки и от характера и интенсивности (или концентрации) остальных действующих факторов эффект, вызываемый фитогормоном, оказывается различным (Рис.46).

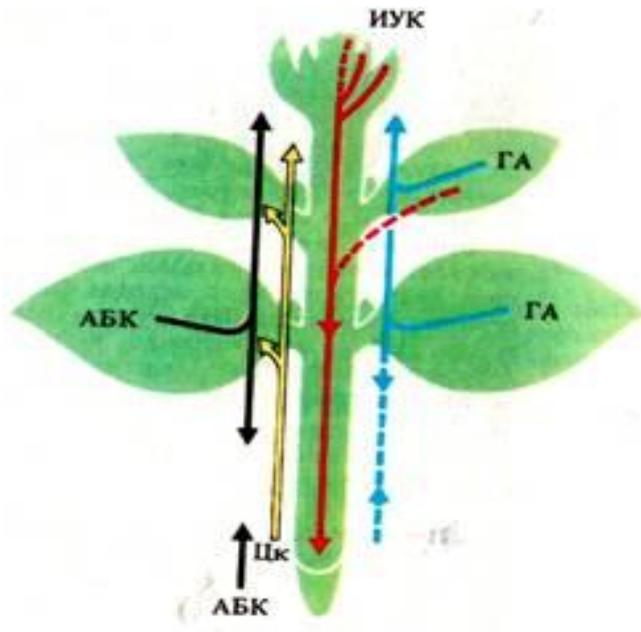
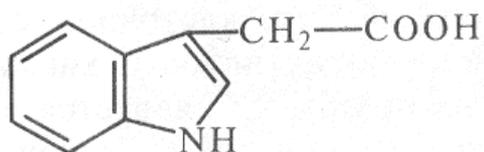


Рис. 46.Схема передвижения фитогормонов.

Известны три класса фитогормонов, действующих по преимуществу как стимуляторы (ауксины, гиббереллины, цитокинины) и два класса фитогормонов, оказывающих главным образом тормозящее действие (абсцизовая кислота и этилен).

### Локализация и распределение фитогормонов.

**Ауксины.** Природный ауксин представляет собой индолил - 3 - уксусную кислоту (ИУК); производятся и синтетические ауксины.



**Ауксин**

ИУК образуется у всех высших растений и прежде всего в быстро растущих меристемах (меристеме побегов, в растущих зародышах и

семяпочках), а также в листьях и семядолях. Обильным источником ауксина является верхушка coleoptили злаков: (рис.47) из 10 000 срезанных верхушек coleoptилей овса можно получить 1мкг ИУК. Такой незначительной концентрации ауксина достаточно для сильной стимуляции роста.

Передвижение ауксина по паренхимным и камбиальным тканям является полярным: ауксин транспортируется базипетально: от верхушки побега к его основанию, со скоростью 5-15 мм/ч., а в противоположном (акропетальном) или поперечном направлении – едва заметно. Транспорт ауксина требует затраты энергии и может быть блокирован недостатком  $O_2$  или наркотиками.

Большинство синтетических ауксинов также транспортируется через паренхиму и камбий полярно, но примерно в десять раз медленнее.

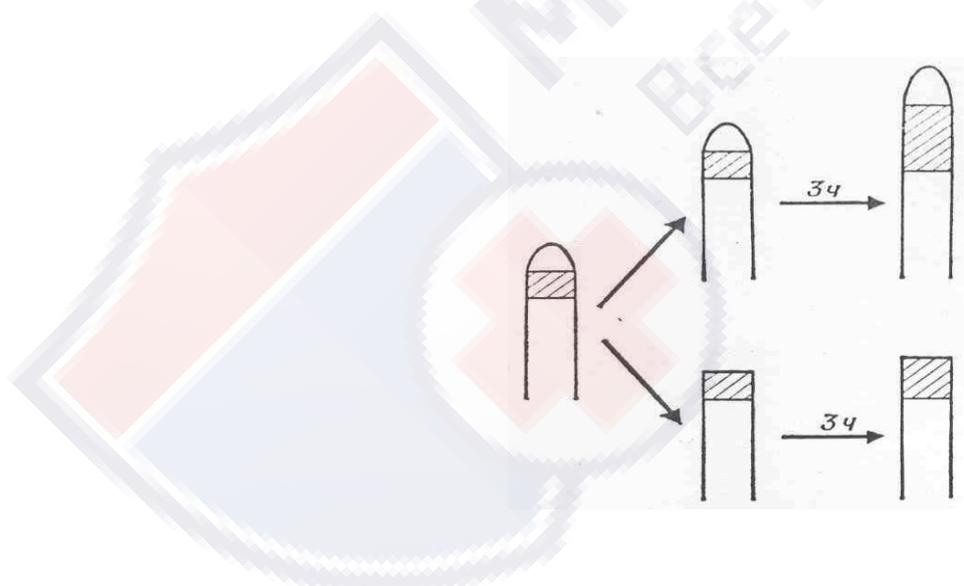


Рис. 47. Схема образования ауксина в верхушке coleoptила.

Колеоптиль (слева) для контрольной серии (вверху) оставлен неповрежденным, для опытной серии (внизу) декапитирован ( декапитация

– удаление верхушки). Рост в длину заштрихованной части зоны растяжения определяется имеющимся количеством ауксина.

Когда место образования гормона не совпадает с местом его действием, то налицо та или иная корреляция. Примером корреляции является ускорение роста в зоне растяжения колеоптила ауксином, поступающим из его верхушки. Известны коррелятивная стимуляция и торможение.

В простейших случаях основной корреляцией является питание. Например, растение с более мощной корневой системой имеет большее поглощение питательных веществ и лучший рост побегов. Наоборот, побеги, снабжая корни ассимилянтами, стимулируют их рост, листья посредством своих ассимилянтов способствуют также росту их собственных пазушных почек.

Известным примером коррелятивного торможения является апикальное доминирование (коррелятивное торможение почек); верхушечный побег растения (или ветки) тормозит боковые (пазушные) побеги.

При подстригании живой изгороди верхушечные побеги срезаются, пазушные почки трогаются в рост. Изгородь становится густой. Изменяется направление роста боковых побегов (рис.48), и их вертикальный рост подавляется.

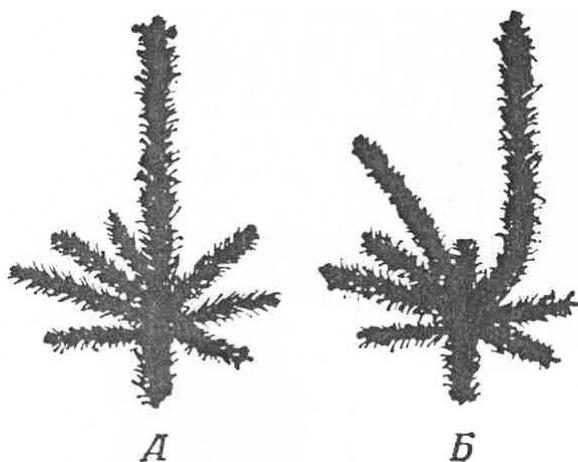


Рис. 48. Апикальное доминирование у ели. По Бюннингу, с изменениями.

А - интактное растение: верхушечный побег препятствует вертикальному росту боковых побегов. Б- декапитированное растение: два боковых побега начали выпрямляться, причем один из них перенял функции верхушечного побега и взял верх над остальными побегами которые он теперь подавляет.

Такой процесс связан с действием коррелятивного ингибитора, который транспортируется апольарно. Коррелятивное торможение почек происходит также акропетально (рис. 49).

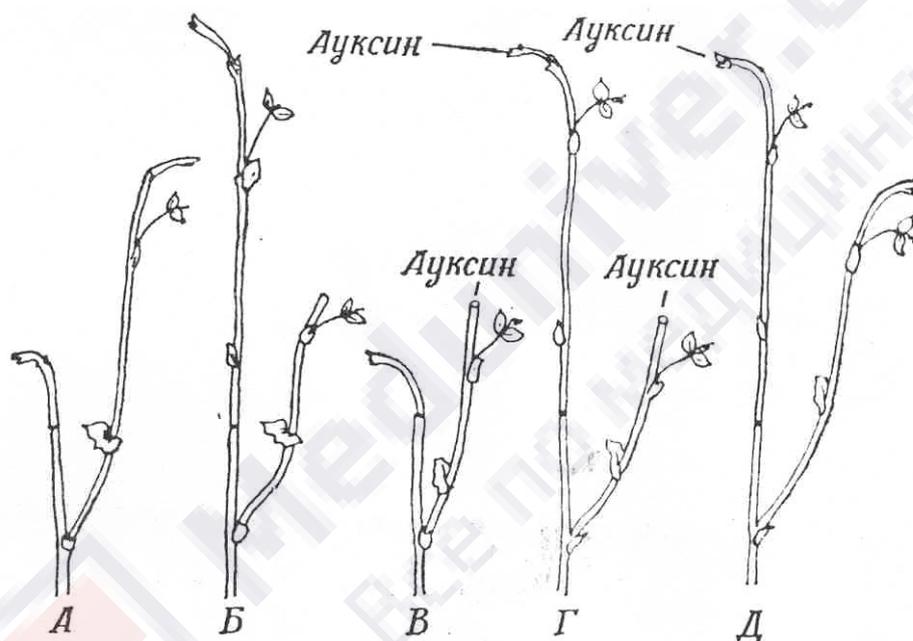
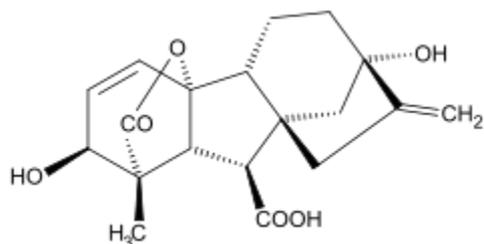


Рис. 49 Апоикальное доминирование у этиолированных растений гороха.

А- верхушечный побег (слева) был срезан и снова привит, а выросший между тем боков побег принял на себя коррелятивное лидерование Б то же, что и А но боковой побег капитирован: коррелятивно заторможенный верхушечный побег растет опять. В То же что и Б, но боковой побег заменен ауксином: верхушечный побег остается коррелятивно торможенным. Г,Д, То же, что и В или А, но коррелятивно заторможенный верхушечный побег непосредственно снабжается ауксином: непосредственно введенный ауксин снимает торможение.

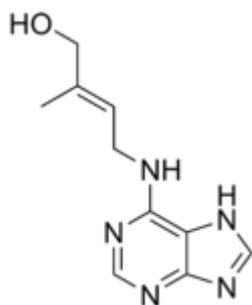
**Гиббереллины** были обнаружены сначала в виде продуктов обмена гриба *Fusarium*, который, паразитируя на растениях риса, выделяет большие количества гиббереллинов, а также они были обнаружены в качестве фитогормонов в высших растениях.



Известно более 30 гиббереллинов (ГК, ГК<sub>2</sub>, ГК<sub>3</sub>, и.т.д.), из которых свыше 20 были найдены в высших растениях, а остальные в грибах. Наиболее известные гибберелловая кислота, принадлежащая к наиболее биологически активным гиббереллинам. Биосинтез гиббереллинов происходит в верхушках побегов и корней, в молодых листьях, а также в растущих зародышах и в других частях незрелых семян наиболее богатым источником гиббереллинов. 100 000 верхушечных почек подсолнечника дают около 1 мкг ГК<sub>3</sub>.

Передвижение гиббереллинов не является полярным.

В паренхиме и камбии его скорость составляет 5-20 мм/ч; этот транспорт нуждается в энергии. По ксилеме транспортируется гиббереллин передвигается в связанной форме. **Цитокинины** представляет собой N – замещенные производные аденина. Кончики корней является центрами синтеза цитокининов, которые передвигаются вверх с транспирационным током.



В 10 мл. пасоки виноградной лозы содержится 0,5 – 1 мкг. цитокинина. Богаты цитокининами семена и плоды, где они также синтезируются. В паренхимных тканях и в камбии кинетин не передвигается; транспорт цитокинина является в одних тканях аполярным, а в других базипетальным и ускоряется ауксином. Этилен является природным регулятором созревания плодов, который вырабатывается в зрелых плодах в таком количестве, что у незрелых плодов, помещенных с ними в ту же камеру, происходит ускорение дозревания. Абсцизовая кислота является ингибитором роста.

Она широко распространена в листьях, почках, клубнях, семенах и плодах высших растений; листья и плоды являются центрами синтеза этого вещества. Абсцизовая кислота быстро транспортируется по флоэме и ксилеме, а также по паренхиме преимущественно базипетально.

### **Действие ауксина на растения.**

Действие ауксина в зависимости от этапа развития, от генов регенерирующих клеток и органов разнообразно (множественное действие).

Под влиянием ауксина у клеток может индуцироваться растяжение, деление (например, клеток, камбия, каллуса) в одревеснение клетки ксилемы. Ауксин может вызвать образование придаточных и боковых корней или луковиц. Ауксин способен задерживать распускание боковых почек и опадание листьев и плодов. Действие ауксина зависит от его

концентрации. Для установления оптимальной концентрации ауксина используют метод биотестов.

### **Действие гиббереллина на растения.**

Гиббереллины, подобны ауксинам, проявляют множественное действие: стимулирует рост в фазе растяжения и деление клеток (например, камбия), а также рост плодов. Специфика действия гиббереллинов заключается в том, что они вызывают вытягивание стеблей растений. Действие гиббериллина зависит от концентрации; оптимальную концентрацию устанавливают с использованием карликовых мутантов гороха или кукурузы (Рис. 50).

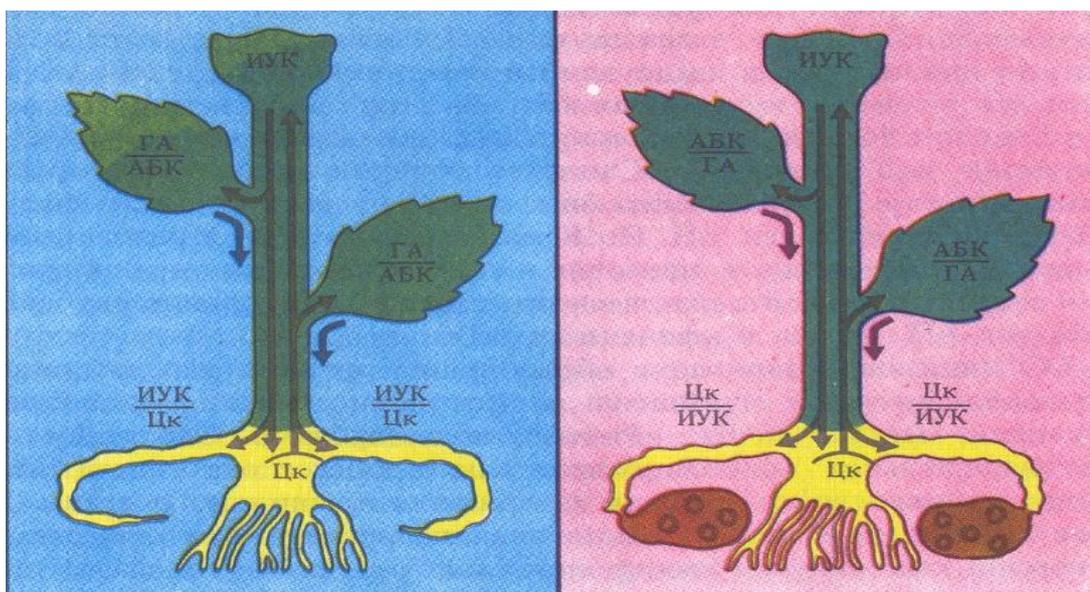


Рис. 50. Передвижение фитогормонов по растению.

### **Действие цитокинина на растения.**

Цитокинины ускоряют клеточные деление и стимулирует синтез ДНК. Цитокинины индуцирует также (в культуре ткани) образование почек. Кроме то, они могут вызвать распускание боковых почек и прорастание семян. Биотестом для цитокининов служит прирост дисков, вырезанных из листьев, или содержание в них хлорофилла. Абсцизовая

кислота задерживает рост в фазе растяжения и деления клеток, не проявляя токсического действия даже в высоких концентрациях. Она вызывает состояние покоя и ускоряет опадание листьев и плодов.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какие вещества относятся к фитогормонам?
- 2) Преимущественно в каких тканях локализованы фитогормоны?
- 3) В чем сходство и различие их действия на растения?
- 4) Приведите примеры коррелятивной стимуляции.
- 5) Объясните явление коррелятивного торможения.

### **Механизм закономерности роста растений**

Рост растений начинается с прорастания семян, которые богаты питательными веществами, ферментами и фитогормонами. Для процесса прорастания семян необходима вода, кислород и оптимальная температура. При прорастании повышается интенсивность дыхания, что приводит к распаду запасных веществ: белков, жиров и полисахаридов.

Крахмал распадается на сахара, белки расщепляются до аминокислот, а последние до органических кислот и аммиака. Жиры расщепляются на жирные кислоты и глицерин.

Таким образом, при прорастании семян растворимые соединения используются или как строительный материал, или их превращение, транспорт и образование новых веществ, которые идут на построение клеток и органов. Энергия для этих процессов поставляется окислительными реакциями при дыхании.

Одновременно в результате прорастания начинаются формообразовательные процессы; корешок, стебель, почечка. (рис. 51).

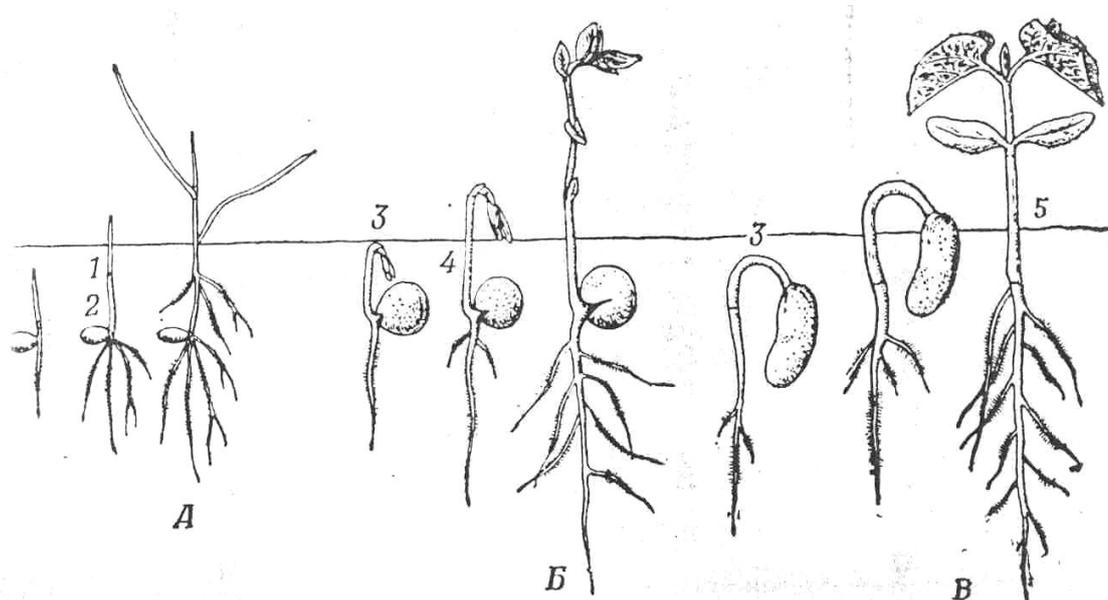


Рис. 51. Этилированные подземные проростки и изменение их формы, индуцирование светом при переходе к надземному образу жизни.

А. Злаки. Б. Двудольные с гипогейным прорастанием. В. Двудольные с эпигейным протанием. 1- coleoptиль, 2- мезокотиль, 3- первичный сложенный лист. 4- эпикотиль, 5- гипокотиль.

Растут мезокотиль, эпикотиль или гипокотиль. Колеоптил или сложный первый лист играют роль органа, пробуравливающего почву: свет индуцирует рост листьев; coleoptиль прорывается, сложный первый лист раскрывается.

Известно, что прорастание семени происходит за счёт готовых органических веществ, а как только появляются первые зелёные листья начинается фотосинтез и растение переходит в ювенильную (молодую) фазу гетеротрофного питания.

На верхушке стебля и корня образуются конуса нарастания, состоящие из меристемы, которые способны к более длительному

делению, и устойчивы к неблагоприятным условиям среды. Кроме того, из этих клеток формируются генеративные органы растений. Орган растения (листья, стебель, корни) состоит из множества клеток, следовательно органообразование включает в себе процессы дифференцировки клеток.

Меристемы верхушечные, расположенные в окончаниях стебля, растущих побегов и корня обеспечивают верхушечный тип роста. Интеркалярные меристемы, расположенные между тканями, обеспечивают рост в ширину. Базальные меристемы, расположенные у основания органа, обеспечивают рост основанием (например листья). В клетках меристемы накапливаются физиолого-биохимические различия, которые обусловлены взаимодействием с другими клетками, а также генетической программой, которая в нее вложена.

С использованием метода культуры тканей показано, что в меристемах сначала возникают зародышевые структуры, которые похожи на зачаточную почечку или корешок. Для их возникновения нужны фитогормоны (ауксины, цитокинины) в определенном соотношении. На изолированных протопластах были получены целые растения путём добавления гормонов в определенном соотношении. Образование органа и его рост – два принципиально различных процесса. Они находятся под разным контролем. Например, образование побегов тормозится гиббереллином, а рост побегов ускоряется этим гормоном; образование корней связано с высокими, а их рост с низкими концентрациями ауксина. Важным свойством процесса роста является полярность, это специфическое свойство растений дифференцировать процессы и структуры в пространстве. При этом физиолого-биохимические и анатомо-морфологические различия изменяются в определенном направлении, в результате один конец отличается от другого. Явление полярности проявляется как на одной клетке, так и на ткани; у них есть верх и низ. Полярность проявляется в том, что верхушка побега заряжена

положительно по отношению к основанию, а сердцевина - по отношению к поверхности.

### **Влияние внешних факторов на рост растений**

Рост растения зависит от света, температуры, воды, минерального питания. Рост растения изображается обычно S - образной кривой, что означает, что темп роста в начале низкий, затем усиливается, и снова замедляется. Оптимальная температура роста растения зависит от географической широты, к которым приспособлены растения. Для каждого вида растения различают три точки: минимальная температура, при которой рост только начинается, оптимальная -наиболее благоприятная для ростовых процессов и максимальная, при которой рост прекращается. Темп роста растения резко возрастает с повышением температуры. Изменения температурного коэффициента ( $Q_{10}$ ) показывает, что скорость роста, например, для хлопчатника, при повышении температуры на  $10^{\circ}\text{C}$  увеличивается в четыре раза.

Влияние света связано с фитохромом - пигментной системой, поглощающей красную часть спектра. Свет может быть эффективным только поглощение пигментом. Действие света на этиоляцию является сложным и включает влияние на рост в фазе растяжения клеток листьев и междоузлий, на образование настоящих листьев. Рост регулируется продолжительностью дневного освещения (длиной дня). Начиная с определенной «критической длины дня» тот или иной процесс происходит или не происходит. Фотопериодическое воздействие влияет на скорость роста в длину междоузлий, на деятельность камбия, форму листьев. (Рис.52)



Рис. 52. Роль света в жизни растений

Ряд процессов обмена веществ, роста подвержен ритмическим колебаниям, которые часто, не всегда следуют смене дня и ночи и имеет в этом случае 24-часовую продолжительность периода. Наиболее известны ритмические движения как ночное закрывание цветков или опускание листьев и открытие днём. В завершении процесса роста наблюдается старение целого растения, опадение органов, созревание плодов, переход к покою почек, семян и плодов.

Вопросы и задания для проверки:

1. Какие физиолого-биохимические процессы происходят при прорастании семян?
2. Каким образом влияет свет на процесс роста?
3. Как влияет температура на рост растения?

## **8 ГЛАВА. РАЗВИТИЕ И ДВИЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ**

### **Движение растений.**

Движение - одно из наиболее заметных проявлений жизни, хотя у растений оно проявляется довольно медленно.

В отличие от животных у растений наблюдается главным образом движения органов путем изгиба, скручивания и т. д.

В процессе роста и развития растения изменяют свое положение в пространстве. Осуществляемые при этом движения иногда почти невозможно отграничить от «истинных движений». Например, разворачивание цветочной почки при распускании цветка рассматривается как ростовой процесс, но если тот же цветок закрывается вечером и вновь раскрывается утром, то это считается движением, несмотря на общность механизмов лежащих в основе обоих явлений. Индуктивные движения вызываются внешним стимулом (свет, сила земного тяготения, температура и др.); эндогенные движения не нуждаются во внешних стимулах.

### **Раздражение и реакция.**

Под раздражением понимают внешнее химическое или физическое воздействие (свет, сила тяжести, температура, прикосновение, сотрясение и т. д.), вызывающее движение, но не дающие необходимой для движения энергии.

Это воздействие может обеспечивать лишь то количество энергии, от которого зависит пусковой механизм реакции движения (начало движения), само же движение происходит за счет собственных энергетических ресурсов клетки.

Индуктивный характер раздражения проявляется, например, в том, что одностороннее освещение затененного растения в течение нескольких долей секунды вызывает движение (изгибы), длящегося в течение многих

часов. Способность протоплазмы активно реагировать на изменения внешних условий считается ответ на раздражение – т.е. раздражимость. Восприятие раздражения включает возбуждение, которое представляет собой изменение состояния клетки; оно начинается с возникновения электрического потенциала (потенциала действия) и приводит к временному отсутствию раздражимости (отсутствие возбудимости в рефрактерный период).

В отсутствие раздражения растительная клетка имеет отрицательный потенциал покоя (от  $-50$  до  $-200$  мВ); протоплазма ее заряжена отрицательно по отношению к наружной поверхности. В результате возникает мембранный потенциал, приводящий к снятию потенциала действия и восстановлению потенциала покоя. Восстановление исходного потенциала называется реституцией, которая следует за раздражением. Реституция связана с затратой энергии, которая тормозится наркотиками, при недостатке  $O_2$  и понижении температуры.

Различают несколько типов движения – это тропизмы, настии и эндогенное движение.

Тропизмы – это изгибы, вызываемые односторонне действующим раздражителем, от которого зависит их направление. Они носят названия, которые определяются характером раздражения: фототропизм (реакция на свет), геотропизм (реакция на земное притяжение), тигмотропизм (реакция на прикосновение), хемотропизм (реакция на воздействие химических веществ) и т.д. При положительных тропизмах движение направлено в сторону раздражающего фактора, при отрицательных от него. При плагиотропизмах поддерживается определенный угол к направлению действия раздражителя; для фототропизмов 2 изгибы в поперечном направлении этот угол составляет  $90^\circ$  (рис 53).

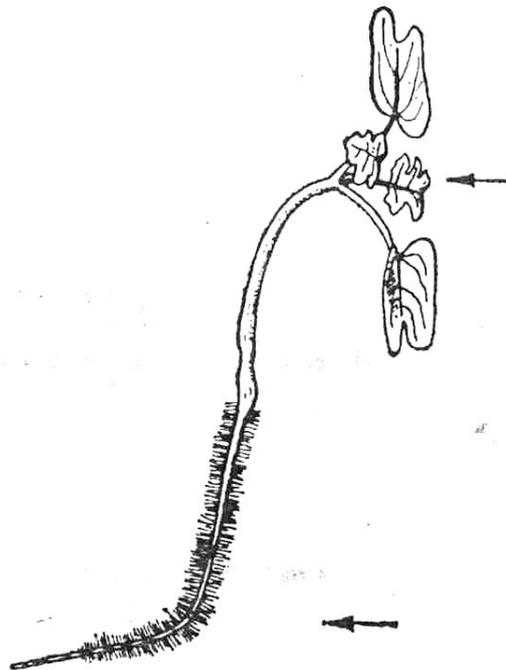


Рис. 53 Фототропизм проростка горчицы (*Sinapis alba*). По Ноллю Стрелками показано направление света. Положительный фототропизм у гипокотыля, отрицательный фототропизм у зародышевого корня, фототропическая ориентация в горизонтальном направлении у листьев.

Настии - это изгибы, вызываемые диффузно действующими раздражителями, отличающиеся от тропизмов тем, что их направление зависит от структуры реагирующего органа. Пример настических движений: вызываемое переменной температурой поднятие и опускание лепестков (открывание и закрывание цветка) у шафрана.

В то время как тропизмы представляют главным образом ростовые движения, настии – это по преимуществу движения тургорные. Подобно тропизмам, настии получают название в зависимости от вызывающего раздражителя: термонастии, тигмонастии, и.т.д. Сейсмонастия - это реакция на сотрясение. Она может возникать при сотрясении всего растения, и может вызывается ветром, дождем или прикосновением. Сейсмонастическая реакция представляет собой исключительно быстрое тургорное движение. Определенные клетки сжимаются при этом с падением тургора; поскольку это происходит лишь на одной стороне органа, например, листового сегмента, движение происходит по принципу шарнира. Пример сейсмонастических движений: движение мимозы, (рис. 54, 55) мухоловки, ряски.



Рис. 54. Сейсмонастические движение растений

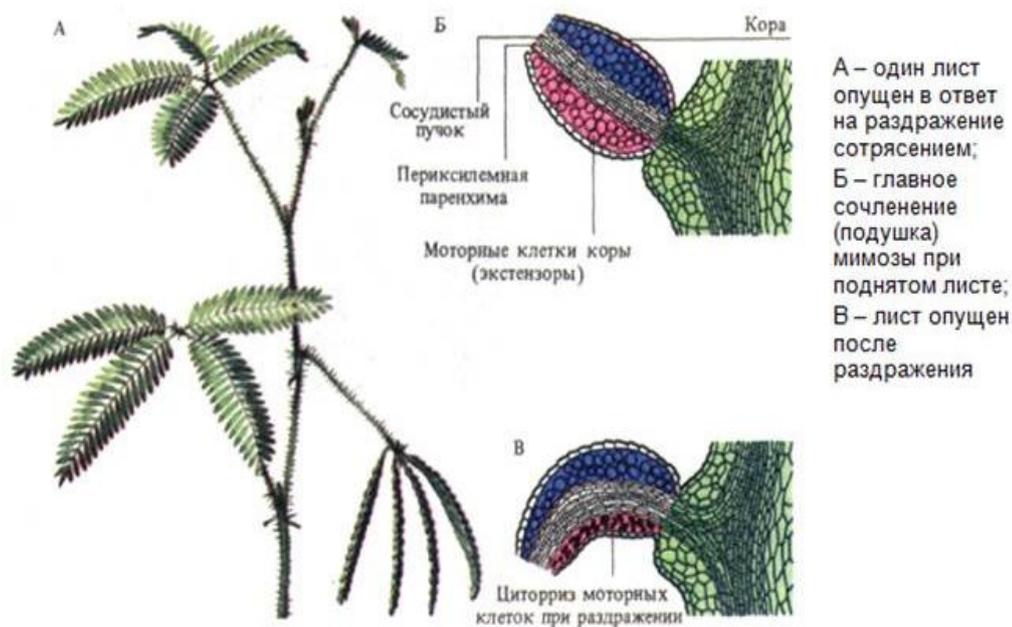


Рис. 55. Схема сейсмонастических движений растений

Механизм движения при сейсмонастических реакциях заключается в следующем: первым результатом раздражения в двигательных клетках является возникновение потенциала действия. При этом, в двигательных клетках мимозы высокая концентрация АТФ во время движения быстро снижается, что приводит к потере тургора.

По окончании движения наступает реституция т.е. обратное движение, восстановление клетки в первоначальное состояние: в двигательных тканях совершается работа по поглощению веществ против градиента концентрации или новообразование осмотически активных веществ и их секреция в вакуоли. Клетка восстанавливается в объеме. Эндогенные круговые движения совершает молодой усик (рис. 56).



Рис. 56. Различные стадии развития усиков у *Bryonia dioica*.

Самый молодой усик благодаря усиленному росту нижней стороны (гипонастия) еще свернут подобно пружине, второй и третий начинают закручиваться, четвертый обвивается вокруг опоры, а на пятом заметно связанное со старением свертывание.

Это круговая нутация представляет, как у лиан, ростовые движения. Если при своем движении усик за что-нибудь задевает, то прикосновение вызывает изгиб. Время реакции колеблется в пределах от 20 секунд до 18 часов. Когда прикосновение оказывается кратковременным, закрученный усик вновь выпрямляется. При закручивании усика происходит потеря тургора с нижней стороны и увеличение в верхней, а также изменение проницаемости клеток и участие в этом процессе АТФ.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Чем отличается механизм движения от процесса роста и развития растений?
- 2) Как происходит реакция растений на внешнее химическое или физическое воздействие?
- 3) Что такое тропизм и чем он отличается от настии и эндогенного движения?

### **Развитие растений.**

Развитие – это качественные изменения растений, которые проходит организм от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

Растения по продолжительности жизни делятся на две группы – монокарпические, или однократно плодоносящие на протяжении жизни, и поликарпические, или многократно плодоносящие в течение жизни. К монокарпическим относятся – однолетние растения, большинство двулетних; к поликарпическим – многолетние растения.

Развитие включает в себя: 1) эмбриональный – от оплодотворения яйцеклетки до прорастания зародыша. Этот этап делится на два периода: а) эмбриогенез – период, в котором эмбрионы находятся в материнском растении; б) покой – период от конца формирования семени до его прорастания; 2) молодости (ювенильный) – от прорастания зародыша до закладки цветочных зачатков (длительность этого этапа колеблется и может продолжаться до 10 лет); 3) возмужания – первые 3-5 лет цветения; 4) взрослого состояния – последующие годы плодоношения; 5) старение.

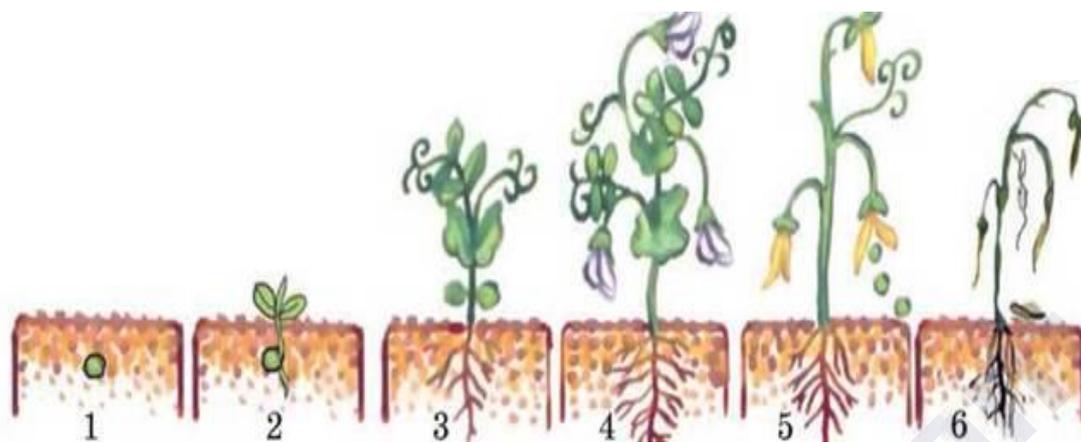


Рис. 57. Этапы развития растений

На протяжении каждого этапа развития возникают новые органы. Процесс формирования этих органов называется органогенезом. Ф.И. Куперман выделила 12 последовательных этапов органогенеза: 1 и 2 – происходит дифференциация вегетативных органов; на 3 и 4 – дифференциация зачаточного соцветия; 5 – 8 – формирование цветков, на 9 – оплодотворение и образование зиготы, на 10 – 12 – рост и формирование семян (Рис.57). На каждом этапе происходит вначале внутриклеточные физиолого – биохимические процессы, а затем морфологические. Вновь образовавшиеся структуры оказывают влияние на метаболизм клетки. Форма органа определяется формообразовательным процессом и является составной частью органогенеза. В детерминации органогенеза реализуется генетическая информация, которая определяет внешнюю и внутреннюю форму органа. Орган состоит из множества клеток, которая многократно дифференцируется в отличие от дифференциации клетки. Эти процессы происходят в условиях взаимосвязи и взаимодействия органов всего растительного организма.

Согласно Чайлахяну М.Х. для передачи морфогенетических сигналов используются неспецифические ростовые вещества, в том числе

ауксины, гиббереллины, цитокинины и др. Теория циклического старения и омоложения предполагает, что организм в целом и его отдельные части непрерывно подвергаются процессам старения, но одновременно каждая вновь образующаяся клетка или орган являются вновь молодыми – в них происходит омоложение организма. Возрастное состояние каждой части растения, по Кренке, определяется собственным возрастом и возрастом всего материнского организма. С возрастом растения прогрессивно уменьшается омоложение новых частей и органов, т.е. старение – это прогрессивно падающее омоложение. Однако изучение физиолого – биохимического механизма развития растений показало, что период молодости (ювенильный), зрелости и начало периода размножения характеризуется постепенным повышением энергетического уровня в молодых тканях, увеличение органических форм фосфора; в верхушечных меристематических клетках накапливается РНК. После цветения вновь наблюдается падение содержания редуцирующих веществ и уменьшение содержания нуклеиновых кислот. Следовательно, метаболические изменения в онтогенезе растений, имеют восходящую и нисходящую ветви возрастности.

### **Влияние внешних факторов на развитие растений.**

Свет влияет не только на рост, но и на развитие растений. От длины светового дня и качества света зависят формообразовательные процессы. Это явление получило название фотоперидизма. Процесс цветения растений зависит от длины дня. С этой точки зрения растения делятся на две группы: короткодневные и длиннодневные.

Короткодневные растения зацветают под влиянием светового периода менее 12 часов. Длиннодневные – цветут при длине дня более 12-ти часов. Такие растения произрастают в основном в северных широтах.

Короткодневные же произрастают в южных широтах, например, хлопчатник, табак, джугара, кукуруза, рис и многие другие. Нейтральные растения не реагируют на длину дня. Процесс развития также зависит и от качества света. Ряд пигментов растений активизируются под влиянием красного или синего цвета, но резко снижается их активность под влиянием красной длинноволновой части спектра. Показано, что действие длины дня и фитохромной системы тесно взаимосвязаны. Активные пигменты – антоцианы, обнаружены в хлоропластах, митохондриях и в цитозоле. Много их обнаружено в меристематической ткани кончика корня и стебля. В ядре и вакуоле эти пигменты не обнаружены. Температура также может индуцировать развитие растений. Для каждого вида растений существует оптимальная температура, при которой лучше всего проходят скорость метаболических процессов. Оптимум дневных температур должны чередоваться и быть переменными с ночным оптимумом 15-20С. Низкие температуры (ниже +8С) могут нарушить покой семян и почек или стимулировать прорастание семян и распускание почек. Индицирование этого процесса называется яровизацией. Яровизация играет большую роль в образовании цветков у озимых; в отсутствии низких температур такие растения в течение нескольких лет остаются в вегетативном состоянии. У большинства нуждающихся в холоде розеточных растений (репы, морковь, капусты) и у проростков (рапса, но не у озимых злаков) обработка гиббереллином заменяют яровизацию; на длинном дне (рис 58).



рис. 58. Обработка гибберелловой кислотой заменяет яровизацию у *Daucus carota*. По Раппапорту. Оба растения выращивались на длинном дне при 15,5 ~ 21°C (ночная / дневная температура). Левое растение получало в течение 8 недель еженедельно по 50 мг/кг гибберелловой кислоты.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Назовите фазы развития растений?
- 2) В чем заключается механизм органогенеза?
- 3) Как влияют условия внешней среды на развитие растений?
- 4) Влияет ли температура на развитие растений?

## **9 ГЛАВА. УСТОЙЧИВОСТЬ И АДАПТАЦИЯ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ**

### **Устойчивость растений к неблагоприятным условиям внешней среды**

Устойчивость растений является актуальной проблемой растениеводства. Взаимоотношение растений со средой носит характер ответной реакции их на неблагоприятные условия внешней среды: это повышенная, пониженная температура, недостаток воды, засоления почвы, загрязнение окружающей среды и т. д.

Перечисленные факторы подразделяются на 3 группы:

- 1) физические: температура, недостаток или избыток влаги, радиация;
- 2) химические: соли, пестициды и газы;
- 3) биологические: вирусы, бактерии, грибы, сорняки.

Устойчивость к неблагоприятным факторам среды зависит от фазы развития растений.

Приспособление растений к неблагоприятным условиям носит физиологический характер в том случае, когда оно осуществляется за счет физиологических механизмов. В то же время существуют отдельные виды растений (например солеросы), которые устойчивы благодаря генетическим механизмам и связаны с генетической адаптацией.

#### **Устойчивость растений к засолению.**

В Средней Азии одной из актуальных проблем является солеустойчивость растений. В поливном земледелии существует постоянная угроза засоления посевных площадей, которая достигает в настоящее время 75%. Скопление даже безвредных солей повышает осмотическое давление почвенного раствора, что затрудняет

водоснабжение растений. Некоторые соли действуют на растение как специфические яды. При этом большое значение имеют и биологические свойства растений.

Растения разделяются на две основные группы по их отношению к засоленности почвы: галофиты и гликофиты. Согласно определению П.А. Генкеля, «галофитами называются растения засоленных местообитаний, легко приспособляющихся в процессе онтогенеза к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования.

Гликофитами называются растения пресных местообитаний, обладающие сравнительно ограниченной способностью приспособляться к засолению в процессе индивидуального развития, так как условия существования их в процессе эволюции не благоприятствовали возникновению данного свойства.»

В природе существуют растения с промежуточными свойствами – факультативные галофиты, как например, хлопчатник.

Галофиты обладают свойством регулировать свой солевой режим: при избыточном накоплении солей могут выделять их при помощи особых железок путем сбрасывания листьев, переполненных солями, и через корневые выделения. При большой сосущей силе корневой системы, превышающей осмотическое давление почвенного раствора, галофиты способны поглощать воду из засоленной воды и не теряют способности к формообразовательным процессам. К гликофитам относятся в основном культурные растения.

### **Устойчивость растений к засухе.**

Засухоустойчивость растений – это способность растений приспособляться к обезвоживанию и недостатку влаги.

Такие растения называются ксерофитами и имеют специфические функции и анатомическое строение у засухоустойчивых растений при неблагоприятных условиях снижается интенсивность дыхания, водообмен, ферментативные реакции, что в итоге способствует их выживаемости. Они имеют мелкие листья толстую кору и мощную корневую систему. Засухоустойчивые и жароустойчивые растения способны к синтезу более жароустойчивых белков-ферментов. Эти растения обладают способностью к усиленной транспирации, что позволяет им снижать температуру.

Морозостойкие растения способны приспосабливаться к низким температурам. Установлено, что воздействие низких температур изменяет в зависимости от оводненности тканей. Основное повреждение растений вызывает льдообразование в клетках и в межклетниках, при этом нарушается структура цитоплазмы и клетка погибает.

Основной метод закаливания растений к низким температурам и недостатку влаги – это изменение вегетационного периода.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какие виды неблагоприятных условий среды вы знаете?
- 2) Что такое адаптация и ее механизм?
- 3) Какие пути повышения устойчивости существуют?

### **Устойчивость растений к низким температурам**

Одна из первых теорий вымерзания и зимостойкость растений была сформулирована Мюллером – Тургау, который считал, что гибель растений при низких температурах происходит в результате обезвоживанием в межклетниках кристаллов льда. Первопричиной гибели растений от низких температур является полное нарушение структуры протоплазмы, обусловленное совместным действием обезвоживания и

механического давления льда. Если тем или иным путем предотвратить кристаллизацию воды в тканях, то последние остаются жизнеспособными и при длительном пребывании в условиях весьма низких температур.

Процессы льдообразования теснейшим образом связаны с физиологическим состоянием клетки и в первую очередь с проницаемостью протоплазмы. От этого свойства протоплазмы зависит скорость прохождения через нее воды, поступления воды в межклетники и наконец скорость замерзания. Обезвоживание протоплазмы вызывает коагуляцию коллоидов и как следствие этого, необратимые смещения в ходе процессов обмена веществ, которые и являются непосредственной причиной гибели клетки. Степень повреждения от низких температур во многом определяется устойчивостью ткани против коагулирующего действия льда.

Иная картина наблюдается при образовании льда внутри клеток. В результате чего пигмент неравномерно распределяется в промежутках между кристаллами льда. В этом случае клетки отмирают.

Исключительно большое значение имеют также условия, в которых происходит оттаивание ткани, подвергшейся действию низкой температуры. Замораживание отнюдь не обязательно влечет за собой полную гибель протоплазмы и может вызывать лишь повреждение ее внутреннего строения. При медленном оттаивании такой ткани жизнедеятельность протоплазмы может быть восстановлена, быстрое же оттаивание поврежденной морозом протоплазмы вызывает ее полное разрушение (Рис. 59).

Степень повреждающего действия низких температур в большой степени зависит от физико-химических особенностей протоплазмы.



Рис.59. Состояние растений при действии резких низких температур

### **Холодостойкость**

К растениям повреждаемым холодом, относятся многие представители растительного мира южных широт из бахчевых и овощных, хлопчатник, рис и многие другие лекарственные растения.

При температуре  $+3^{\circ}\text{C}$  наблюдаются значительные повреждения у огурца, хлопчатника, фасоли, кукурузы, баклажан, гречихи. Различна также устойчивость к холоду сортов одной и той же культуры. Гибель теплолюбивых растений при низких положительных температурах наступает в результате чрезмерно возрастания вязкости протоплазмы и изменения в системе коллоидов.

В этих условиях наблюдается дегенерация хлоропластов, разрушение нормальной структуры в пигментно-липидно-белковом комплексе, которое служит причиной резкого подавления функций запасания энергии этими органоидами.

В агрономической практике используются некоторые приемы, позволяющие увеличить устойчивость теплолюбивых форм растений к пониженным температурам. Например, путем адаптирования молодых растений в условиях пониженной, но не вызывающей повреждений температуры, под влиянием которой, происходит своеобразное

закаливание растений. У закаленных растений увеличение вязкости протоплазмы при пониженных температурах происходит гораздо медленнее.

### **Физиология патологии растений**

Патогенные микроорганизмы (вирусы, бактерии, грибы) попадая на те или иные органы растения, способны вызвать различные заболевания. Обязательным условием для заболевания является способность микроорганизма проникать через неповрежденную, защищенную поверхность во внутренние ткани растения.

Обязательное условие для прорастания спор многих патогенных грибов – присутствие капельной воды.

Важнейшим фактором заражения является температура. Оптимальная температура для заражения колеблется в пределах 15-30°.

Существенным фактором заражения растений является свет. Для большинства фитопатогенных микроорганизмов прямой солнечный свет препятствует проникновению их в растительный организм. Количество проникших микроорганизмов в растение зависит от уровня проницаемости протоплазмы клеток растений.

Уровень проницаемости коррелирует с устойчивостью к болезням - чем выше уровень проницаемости, тем выше процент заражения растений.

Иногда вещества, образуемые устойчивыми растениями, способны подавлять развитие патогенных микроорганизмов. Так, в растениях хлопчатника развитие фузариозного вилта подавляется госсиполом (фепольное соединение).

Физиолого-биохимические свойства инфицированного организма возникают как, следствие взаимного влияния партнеров: растения – хозяина и паразита.

Характер изменений химических и физиологических свойств растения при заболевании зависит от ряда причин, важнейшими из которых являются:

- 1) биологические особенности, характер питания и вирулентность паразита;
- 2) особенности обмена веществ и степень устойчивости растения – хозяина;
- 3) интенсивность инфекции в фазе развития заболевания;
- 4) условия среды.

У больных растений отмечается увеличение проницаемости пограничных слоев плазмы, увеличение экзоосмоса неорганических солей и органических соединений из клеток.

Показано обезвоживание тканей, усиление транспирации, связанные с повреждением поверхности тканей растения, нарушение поступления воды. Наблюдается подъем транспирации, в результате чего в тканях растения создается водный дефицит.

Значительно ослабляется фотосинтетическая активность, вследствие частичного отмирания листовой ткани. А также снижается содержание хлорофилла, в результате чего снижается содержание углеводов, прежде всего сахарозы и клетчатки.

Наиболее существенные сдвиги в дыхательной системе растений, возникающие под воздействием инфекции, определяется степенью устойчивости растений. Усиление процессов распада, нарушение энергетического обмена преобладают у объектов неустойчивых: наблюдается сначала вспышка, а затем падение интенсивности дыхания вследствие отмирания тканей (Рис. 60).

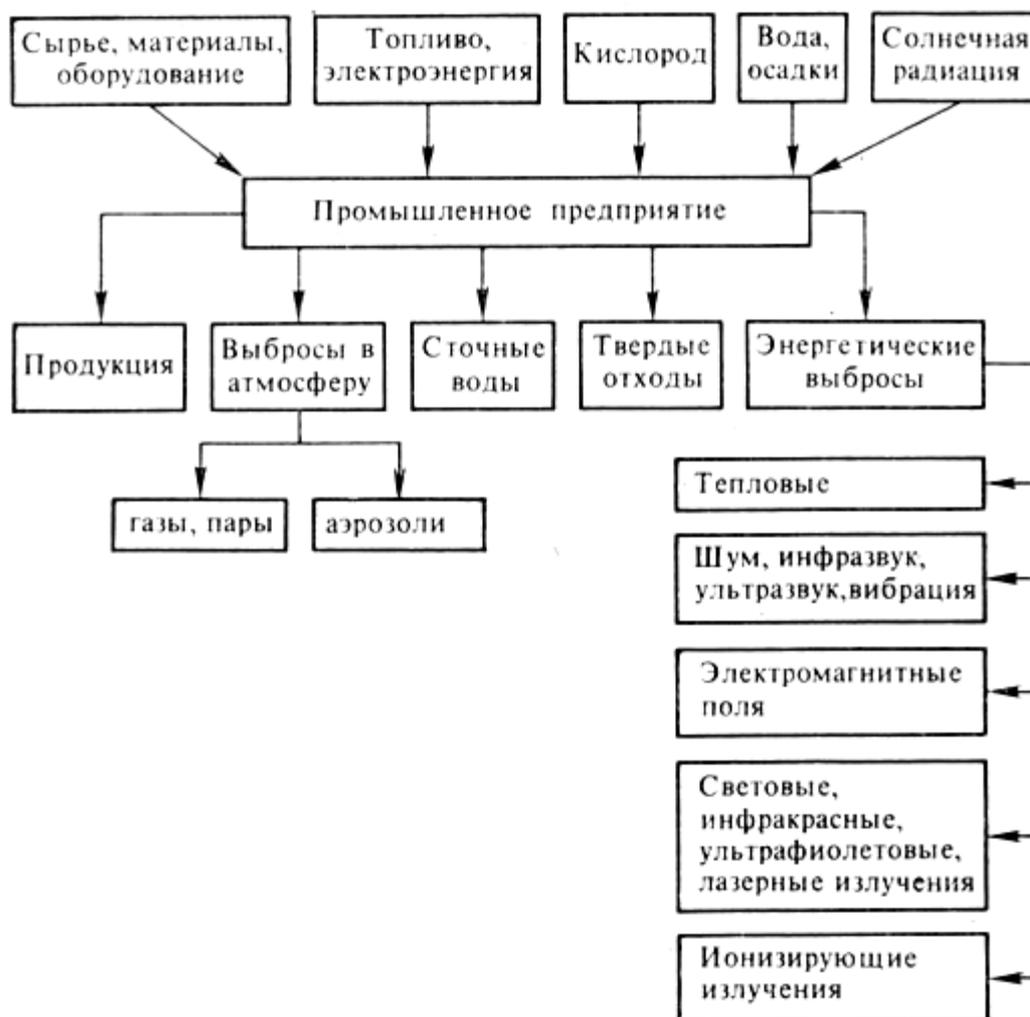


Рис. 60 Падение интенсивности дыхания вследствие отмирания тканей.

**Иммунитет растений.** Иммунитетом называют невосприимчивость к заболеваниям, проявляемую к живым организмом при непосредственном контакте с возбудителем данной болезни. Иммунитет животного организма, как правило, покоится на присутствии крови специфических веществ, являющихся следствием реакции на инфекцию.

Иммунитет же растений – это взаимодействие растения - хозяина и паразита.

Различия между иммунитетом растений и животных в том что, заражение начинается с первой фазы– проникновения паразита внутрь

организма хозяина. У животного микроорганизмы, как правило, попадают внутрь организма пассивно; реакция сопротивления в этих случаях отсутствует.

Напротив, в растениях возбудители болезни проникают в большинстве случаев через покровные ткани, состоящие из слоя кутинизированных клеток.

Значительные группы бактерии, лишенные комплекса цитолитических ферментов, оказываются неспособными паразитировать на растениях, чем определяется менее широкое распространение растительных бактериозов по сравнению с микозами. Условия среды значительно больше влияют на восприимчивость и степень устойчивости растений, чем у животных.

Поэтому условия выращивания существенно влияют на степень сопротивляемости инфекции. В значительной степени устойчивость растений к болезням зависит от агротехники, условий минерального питания, водного режима и т. д.

Степень поражаемости зависит от фазы развития, возраста растений, его анатомо-морфологических особенностей, химического состава растений. Следовательно, проблема иммунитета является категорией физиологической и биохимической.

Вопросы и задания для проверки:

- 1) Какие растения называются ксерофитами?
- 2) В каких условиях наблюдается дегенерация хлоропластов?
- 3) Что такое иммунитет растений?

## **Литература:**

- 1.С.И. Лебедев. Физиология растений. “Колос”, М. 1988 г.
2. Э. Либберт. Физиология растений “Мир” Москва 1976 г.
- 3.Якушкина. Физиология растений “Высшая школа”, М. 1980 г.

### **Дополнительная литература:**

- 1.А.А. Абзалов. Азотное питание хлопчатника и пути его улучшения в различных почвенных условиях. Монография. 2008г. Типография ТашГАУ.
- 2.С.С. Андреев. Физиология сельскохозяйственных растений. Минеральное питание. Рост и развитие. Эмбриогенез и органогенез. Главный редактор Московский университет Москва 1967г. том 2.
4. М.С.Бардинская. Растительные клеточные стенки и их образование “Наука” Москва 1964г.
- 5.Ж. Бернье, Ж-М Кине, Р Сакс.Факторы цветения “Агропромиздат” Москва,1985г.
6. М.Н.Запроментов. Основы биохимии фенольных соединений “Высшая школа”, Москва 1974г.
- 7.А.И.Имамалиев. Дефолианты и их физиологическое действие на хлопчатника “Фан” Ташкент, 1969г.
- 8.А. И Имамалиев др. Гербициды и их действия на растение Ташкент, 1973 г.
- 9.В. И. Кефели. Рост растений “Колос”. Москва 1973г.
- 10.А.Леопольд. Рост и развитие растений “Мир” Москва 1968г.
- 11.Н.Н. Мельникова Успехи в области изучения пестицидов. “Иностранная литература” Москва 1962г.

- 12.Б.П.Строганов. Физиология основы солеустойчивости растений. Академии Наук России. Москва, 1962г.
- 13.В.В. Полевой Физиология растений. Москва 1989 г.
- 14.Б.А.Рубин, Е.В. Арциховская. Биохимия и физиология растений. Академии Наук России, Москва, 1960г.
15. Б.А.Рубин. Курс физиологии растений. Издательство «Высшая школа» М.1971г.
- 16.Б.А. Рубин. Физиология сельскохозяйственных растений. Физиология растительной клетки Фотосинтез. Дыхания. Московский государственный университет Москва. 1967 том 1.
- 17.К. А. Тимирязев. Жизнь растения. Академии Наук России, Москва, 1962г.
18. И.А.Тарчевский, Г. Н. Марченко. Биосинтез и структура целлюлозы “Наука” Москва 1985г.
- 19.М.Х.Чайлахяна и др. Гормональная регуляция онтогенеза растений. Под редакцией. “Наука”, Москва 1984г.

#### **Интернет ресурсы:**

<https://dist-tutor.info/mod/resource/view.php?id>

[https://ru.wikipedia.org/wiki/Растительные\\_клетки](https://ru.wikipedia.org/wiki/Растительные_клетки)

<http://biofile.ru/bio/19208.html>

<http://www.ecosystema.ru/07referats/fiziorast.htm>

<http://www.blgy.ru/biology5/cell-division>

<s://meduniver.com/Medical/gistologia/646.html>

<http://ptri.fdriusal.ru>

## Сокращенные слова

РНК- рибонуклеинова кислота

ДНК- дезоксирибонуклеинова кислота

АТФ- аденозинтрифосфатная кислота

ЭПР – эндоплазматический ретикулум

НАДФ- никотинамидадениндинуклеотидфосфат

АДФ- аденозиндифосфат

ФМИ- флавинмононуклеотид

ФМС- фенозинметасульф

ДК- дыхательный коэффициент

ЩУК – щавелево-уксусная кислота

pH – концентрация ионов водорода

ИУК- индолил-3 -уксусная кислота

ГК- гиббереллин

УТФ- уридинтрифосфат

ЦТФ – цитозинтрифосфат

ГДФ – гуанозиндифосфат

ГТФ – гуанозин-трифосфат

ЦДФ- диациллицерид

ЦТФ-цитидинтрансфераза

ИДФ – инзиндифосфорная кислота

ИТФ – инзитолтрифосфат

УДФ – глюкуронозилтрансфераза

Кэф – коэффициент эффективности фотосинтеза

КоА – кофермент А витамины (биотин и тиамин)

## ГЛОССАРИЙ

№	Термины	На русском	На английском
1	Автотрофы	Организмы, создающие органическое вещество на CO <sub>2</sub> , воды и минеральных солей в результате фотосинтеза или хемосинтеза.	Organisms that create organic matter on CO <sub>2</sub> , water and mineral salts as a result of photosynthesis or chemosynthesis.
2	Автолиз	Самопереваривание, распад содержащихся в растительном материале веществ под действием ферментов, имеющихся в этом материале	Self-digestion, decomposition of substances contained in the plant material under the action of the enzymes present in this material
3	Амфифиты	Земноводные растения	Amphibious plants
4	Анаэробный	Процесс или организм, которые не нуждаются в кислороде (факультативно анаэробный) или не могут существовать в его присутствии (облигатно анаэробный)	A process or an organism that does not need oxygen (optional anaerobic) or can not exist in its presence (obligate anaerobic)
5	Аэробный	Требующий кислорода для нормального обмена веществ	Requiring oxygen for normal metabolism
6	Амфотерность	Свойство вещества образовывать либо	The property of a substance is either

		отрицательные, либо положительные ионы	negative or positive ions
7	Антибиотик	Один из множества различных органических соединений, которые образуются и секретируются различными видами микроорганизмов и растений, являются токсичными для других видов, и, предположительно, имеют защитную функцию	One of many different organic compounds that are formed and secreted by various species of microorganisms and plants, are toxic to other species, and presumably have a defensive function
8	АДФ (аденозина дифосфат)	А рибонуклеозид 59-дифосфат, выступающей в качестве фосфатной группы акцептора в энергетическом клеточного цикла	A ribonucleoside 59-diphosphate serving as phosphate group acceptor in the cell energy cycle
9	АТФ-синтазы	ферментный комплекс, который формирует АТФ из АДФ и фосфата в процессе	An enzyme complex that forms ATP from ADP and phosphate during oxidative
10	Бактерицидный	Фактор, убивающий бактерии	Factor killing bacteria
11	Брожение	Ферментативные разложения органических веществ на более простые соединения, вызываемые бактериями; различают обычно по конечному продукту – спиртовое, уксусное, молочнокислое и т.д. бражение	Enzymatic decomposition of organic substances into simpler compounds caused by bacteria; They are usually distinguished by the end product - alcohol, acetic, lactic acid, etc. scouring
12	Бентос	Совокупность организмов, населяющих дно водоемов. Различают фитобентос и зообентос, пресноводный, морской и т.д.	The totality of organisms inhabiting the bottom of reservoirs. Distinguish phytobenthos and zoobenthos,

			freshwater, marine, etc.
13	Биологическая активность почвы	Проявление жизнедеятельности населяющих почву организмов, а также действия внеклеточных ферментов.	The manifestation of the vital activity of organisms inhabiting the soil, as well as the action of extracellular enzymes.
14	Водопроницаемость почвы	Способность пропускать гравитационную воду; зависит от наличия глинистых частиц, гумуса, плотности и др.	Ability to pass gravitational water; depends on the presence of clay particles, humus, density, etc.
15	Вакуоль	Полость в клетке, заполненная клеточным соком	Cavity in a cell filled with cell sap
16	Всхожесть	Потенциальная способность семян к прорастанию	Potential ability of seeds to germinate
17	Галофиты	Растения засоленных местообитаний	Plants of saline habitats
18	Гольджи аппарат	Высокоспециализированная сетевидная или зернистая структура в клетке	Highly specialized networked or granular structure in the cell
19	Гелофиты	Растения затопляемых водой местообитаний	Plants flooded with water habitats
20	Гигрофиты	Наземные растения, погруженные в воду	Ground plants immersed in water
21	Гравитационная вода	Почвенная вода, которая под действием силы тяжести свободно опускается по крупным промежуткам между частицами почвы	Soil water which is under the influence of gravity falls on large free spaces between the soil particles

22	Гидролиз	Разложение веществ , происходящее с присоединением молекулы воды	Decomposition substances, which occurs with addition of a water molecule
23	Гуттация	Способность растений выделять воду в капельно-жидкой форме из специальных водяных устьиц –гидатод, расположенных на листьях	The ability of plants to separate water in droplet-liquid form from special water stomata-hydattodes, located on the leaves
24	Гликолиз	Катаболический путь, с помощью которого молекула глюкозы распадается на две молекулы пирувата	A catabolic pathway by which a molecule of glucose is broken down into two molecules of pyruvate
25	Гормон	Химическое вещество синтезируется в небольших количествах эндокринной ткани и переносится в крови в другой ткани, где он выступает в качестве мессенджера, чтобы регулировать функцию целевой ткани или органа	A chemical substance synthesized in small amounts by an endocrine tissue and carried in the blood to another tissue, where it acts as a messenger to regulate the function of the target tissue or organ
26	Деплазмолиз	Процесс исчезновения плазмолиза и возвращение клетки в состояние тургора; происходящие при всасывании воды плазмолизированной клеткой	The process of plasmolysis and disappearance of cells return to a state of turgor; occurring during absorption of water by the cell plasmolizirovannoy
27	Диссимиляция (катаболизм)	Распад в живой ткани органических веществ, связанный с образованием необходимой для жизнедеятельности энергии	The decay in living tissue of organic substances, associated with the formation of energy necessary for life
28	Дыхательный коэффициент	Отношение объема углекислого газа,	The ratio of the volume of carbon

		выделяемого при дыхании, к объему поглощенного при этом кислорода	dioxide released during respiration to the volume of oxygen absorbed
29	ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота)	Полинуклеотид с определенной последовательностью дезоксирибонуклеотидных единиц, ковалентно соединенных через 3',5'-фосфодиэфир-облигаций; служит носителем генетической информации	A polynucleotide with a specific sequence of deoxyribonucleotide units covalently joined through 3',5'-phosphodiester bonds; serves as the carrier of genetic information
30	Денатурации	Рефолдинга разложенном (денатурированный) глобулярного белка таким образом, чтобы восстановить свою нативную структуру и функцию	Refolding of an unfolded(denatured) globular protein so as to restore its native structure and function
31	Засуха	По времени наступления различают три типа засухи-весеннюю, летнюю и осеннюю.	According to the time of the offensive, there are three types of drought-spring, summer and autumn.
32	Засухоустойчивость	Способность растений переносить атмосферную и почвенную засуху благодаря наличию физиологических и морфологических механизмов, позволяющих добывать воду и экономно ее расходовать	the ability of plants to tolerate atmospheric and soil drought due to the presence of physiological and morphological mechanisms that allow water to be extracted and used sparingly
33	Зимостойкость	Комплексная устойчивость растений против неблагоприятных факторов зимы	Complex plant resistance against unfavorable winter factors
34	Интродукция	Переселение и внедрение растений в новые для них условия существования	Resettlement and introduction of plants into new conditions for their existence

35	Интенсивность транспирации	Количество воды, испарившееся за единицу времени с единицы площади или веса листовой поверхности	The amount of water evaporated per unit time from a unit area or weight of the leaf surface
36	Капиллярная Вода	Вода, движущаяся в почве с небольшой силой и почти вся доступна для растений	Water moving in the soil with a little force and almost everything is available for plants
37	Ксерофиты	Растения приспособившиеся к жизни в засушливых местообитаниях	Plants adapted to life in arid habitats
38	Камбий	Латеральная , боковая меристема, образующая вторичные проводящие ткани	Lateral, lateral meristem, forming secondary conductive tissue
39	Клетка	Определенным образом дифференцированная отдельность живой протоплазмы	In a certain way, the differentiated individuality of living protoplasm
40	Катаболизм	Фаза посредника обмена веществ связано с рыхлomu деградации энергии питательных молекул	The phase of intermediary metabolism concerned with the energy yielding degradation of nutrient molecules
41	Ксилема	Сосудистая ткань растения, основной элемент проводящей системы, по которой передвигаются вода и минеральные соли	Vascular tissue of the plant, the main element of the conductive system, through which water and mineral salts move
42	Кутикула	Защитный слой на внешней стороне эпидермальных клеток	Protective layer on the outside of the epidermal cells
43	Мезофиты	Растения умеренно	Plants of moderately

		влажных местообитаний	humid habitats
44	Метаболизм	Обмен веществ, совокупность процессов биохимического превращения веществ и энергии в живых организмах	Metabolism, a set of processes of biochemical transformation of substances and energy in living organisms
45	Микросомы	Разнообразны сферические, сильно преломляющие свет плазматические включения размером 0,4- 1,6 мк, состоящие из белковых и липоидных компонентов.	A variety of spherical, strongly refracting light plasma inclusions measuring 0.4 - 1.6 microns, consisting of protein and lipid components.
46	Митохондрии	Клеточные органеллы, имеющие форму нитей, палочек, в них осуществляются основные процессы дыхательного метаболизма	Cellular organelles, which have the form of filaments, rods, they carry out the basic processes of respiratory metabolism
47	Микориза	Грибкорень, совокупность окончаний корней высших растений и мицелия гриба, находящихся симбиозе Грибкорень, совокупность окончаний корней высших растений и мицелия гриба, находящихся симбиозе	Fungus root, a set of endings of the roots of higher plants and mycelium of the fungus, are symbiosis Fungus root, a set of endings of the roots of higher plants and mycelium of the fungus, are symbiosis
48	Наследственность	Появление тех же самых или сходных признаков у предков и потомков и передача специфических наследственных задатков, ответственных за образование признаков при вегетативном и половом размножении организмов	The appearance of the same or similar features in ancestors and offspring and the transfer of specific hereditary predispositions responsible for the formation of signs during vegetative and

			sexual reproduction of organisms
49	Настия	Ненаправленное активное движение органов растений	Non-directional active movement of plant organs
50	НАД, НАДФ (никотинамидадениндинуклеотид, никотинамидадениндинуклеотид фосфат)	Никотинамид, содержащие функционирующие в качестве носителей атомов водорода и электронов в некоторых окислительно-восстановительных реакций коферменты	Nicotinamide-containing coenzymes functioning as carriers of hydrogen atoms and electrons in some oxidation-reduction reactions
51	Орофиты	Растения горных поясов	Plants of mountain belts
52	Онтогенез	Индивидуальное развитие живого организма от зарождения до естественной смерти	Individual development of a living organism from birth to natural death
53	Осмоз	Обмен растворенных частичек между двумя разделенными пористой перегородкой жидкостями	Exchange of dissolved particles between two liquids separated by a porous partition
54	Планктон	Совокупность плавающих мелких организмов (фитопланктон, зоопланктон)	Set of floating small organisms (phytoplankton, zooplankton)
55	Перицикл	Внешняя часть стелы, лежащая между флоемой и корой	
56	Пластиды	Вязкие плазматические тельца в растительной клетке, четко ограниченные от цитоплазмы двойной мембраной и имеющие нередко внутреннюю систему мембран.	Viscous plasma cells in the plant cell, clearly limited by the cytoplasm of the double membrane and often have an internal membrane system.

57	Рибосомы	Плотные сферические цитоплазматические гранулы диаметром около 150-350А являющиеся глобулярными молекулами рибонуклеопротеида и участвующие в синтезе белка	Dense spherical cytoplasmic granules with a diameter of about 150-350A are globular molecules of ribonucleoprotein and involved in protein synthesis
58	РНК-полимераза	фермент, который катализирует образование РНК из рибонуклеозидом 5'-трифосфатов, с использованием цепи ДНК, или РНК в качестве матрицы	An enzyme that catalyzes the formation of RNA from ribonucleoside 5'-triphosphates, using a strand of DNA or RNA as a template
59	Рибосомальный РНК (рРНК)	класс молекул РНК, выступающий в качестве компонентов рибосом	A class of RNA molecules serving as components of ribosomes
60	Ризосфера	Зона, прилегаемая к поверхности корня. Мощность ризосферы определяет дальностью диффузии корневых выделений	Zone attached to the root surface. The power of the rhizosphere determines the range of diffusion of root secretions
61	Строма	Основное вещество пластиды и подобных органелл клетки	The basic substance of plastids and is similar to the cell organelles
62	Сапрофиты	Гетеротрофные организмы, использующие в качестве пищи отмершие остатки. Часто способны переходить к паразитизму на ослабленных растениях	Heterotrophic organisms that use dead residues as food. Often able to switch to parasitism on weakened plants
63	Тонoplast или вакуолярная мембрана	Поверхность, ограничивающая протоплазму от вакуоли	The surface bounding the protoplasm from vacuoles
64	Тропизм	Активное, самостоятельное	Active, independent

		ростовое движение частей растения по направлению к источнику раздражения или от него, вызванное внешним раздражением	growth movement of parts of the plant towards the source of irritation or from it, caused by external irritation
65	Углеводы	полигидрокси aldehydeor кетон, или вещество, которое дает такое соединение на гидролиз. Много углеводов имеют эмпирическую формулу $(CH_2O)_N$ ; некоторые из них также содержат азот, фосфор, серу	A polyhydroxy aldehydeor ketone, or substance that yields such a compound on hydrolysis. Many carbohydrates have the empirical formula $(CH_2O)_N$ ; some also contain nitrogen, phosphorus, or sulfur.
66	Флоэма	Лубяная часть, в общем внешняя часть сосудистого пучка, состоящая из ситовидных трубок и клеток луба	the vascular tissue in plants that conducts sugars and other metabolic products downward from the leaves.
67	Фенология	Раздел биологии, изучающий сезонные явления в живой природе и связь этих явлений с климатическими факторами	the study of cyclic and seasonal natural phenomena, especially in relation to climate and plant and animal life
68	Фосфолипид	Липид, содержащий одну или несколько фосфатных групп	A lipid containing one or more phosphate groups
69	Хромопласты	Пластиды, имеющие продолговатую, лопатную, угловатую, шаровидную форму желтого или оранжевого цвета благодаря включениям каротиноидов	Plastids having an oblong, lobed, angular, spherical shape of yellow or orange color due to the inclusion of carotenoids
70	Хемосинтез	Процесс образования органических веществ из неорганических, при	the synthesis of organic compounds by bacteria or other living

		котором для восстановления углекислоты используется химическая энергия	organisms using energy derived from reactions involving inorganic chemicals, typically in the absence of sunlight
71	Хилла реакция	Фотохимический процесс восстановления акцепторов электрона в присутствии изолированных	хлоропластов на свету Photochemical process of electron acceptor reduction in the presence of isolated chloroplasts in light
72	Хлороз	Желтоватая окраска листьев, обусловленная разными причинами	Yellowish color of leaves, caused by different reasons
73	Цитоплазма	Наименее дифференцированная часть протопласта, окружающая все остальные его компоненты	The least differentiated part of the protoplast surrounding all its other components
74	Эпидермис	Первичная покровная ткань, самый наружный слой клеток, который при дальнейшем росте может быть заменен вторичной тканью- передермой	the outer layer of cells covering an organism, in particular
75	Эпифиты	Автотрофные растения, поселяющиеся в кроне и на коре и на коре других растений и не имеющие связи с почвой. Влагу и минеральные соли получают из осадков и пыли	a plant that grows on another plant but is not parasitic, such as the numerous ferns, bromeliads, air plants, and orchids growing on tree trunks in tropical rain forests

## Физиология и биохимия лекарственных растений

### Содержание

<b>Введение</b>	3-5
<b>1.Глава. Введение. Методы, задачи и история развития физиологии лекарственных растений</b>	6
Предмет, цель, методы и задачи физиологии растений.	6-7
История развития физиологии растений	7-12
<b>2 Глава. Физиология клетки лекарственных растений.</b>	13
Структура растительной клетки, плазматическая мембрана	13-23
Химический состав клетки	23-27
Структура и функции плазматических мембран.	28-33
Эндоцитоз и экзоцитоз. Обмен ионов через мембрану.	34-37
<b>3 Глава. Физиология водного обмена растений.</b>	38
Общие сведения о водообмене	38-43
Поступление и передвижение воды по растению.	43-48
Влияние внешних условий на поступление воды в растение.	48-49
Понятие о транспирации.	49-52
Влияние внешних условий на процесс транспирации.	52
Передвижение воды по растению.	52-53
<b>4 глава. Физиология минерального питания растений.</b>	54
Минерального питания растений.	54-67
Азотное питание растений	67-71
Обмен азота в растительном организме	71-74

Передвижение соединений азота по органам растений.	74-75
Азотный обмен при прорастании семян	73-74
Превращение соединений азота в растущем организме растений.	74-75
Значение корневого питания для теории и практики	75-82
<b>5 Глава. Физиология фотосинтеза растений.</b>	83
Значение земных растений для биосферы	83-84
Фотосинтез как основной процесс питания зеленых растений	84-89
Физиологическое значение хлоропластов и фикобиллинов.	89-92
Электронная цепь в процессе фотофосфорилирования.	93-96
Поглощение света и возбуждение хлорофилл	96-98
Регуляция процесса фотосинтеза.	98-99
Урожай как результат деятельности фотосинтетического аппарата растений	99-101
<b>6 Глава. Физиология дыхания растений.</b>	102
Значение дыхания в жизнедеятельности растений.	102-108
Дополнительные пути дыхания	109-113
Зависимость интенсивности дыхания от внешних и внутренних факторов окружающей среды	114-115
Дыхание и температура.	115-116
Дыхание и фотосинтез.	116-118
<b>7 Глава. Рост и развитие растений.</b>	119
Роста и развитие растений, общие понятие.	119-122
Фитогормоны.	122-123
Локализация и распределение фитогормонов.	123-128
Действие ауксина на растения.	128-129
Действие гиббереллина на растения.	129
Действие цитокинина на растения.	129-130

Механизм закономерности роста растений.	130-133
Влияние внешних факторов на рост растений.	133-134
<b>8 Глава. Развитие и движение растений.</b>	135
Движение растений	135
Раздражение и реакция	135-141
Развитие растений	141-143
Влияние внешних факторов на развитие растений	143-145
<b>9 Глава. Устойчивость и адаптация растений к неблагоприятным факторам.</b>	146
Устойчивость растений к засолению.	146-147
Устойчивость растений к засухе.	147-148
Устойчивость растений к низким температурам.	148-150
Холодостойкость.	150-151
Физиология патологии растений.	151-154
Использованная литература.	155-156
Сокращенные слова.	157
Глоссарий.	158-168

## Physiology and biochemistry of medicinal plants

### Content

<b>Introduction.</b>	3-5
<b>Chapter 1. Introduction. Methods, objectives and history of the development of the physiology of medicinal plants</b>	6
The subject, methods, purpose and objectives of plant physiology.	6-7
The history of the development of plant physiology	7-12
<b>Chapter 2. Physiology of plant cells of plants.</b>	13
Plant cell structure, plasma membrane	13-23
Chemical composition of the cell	23-27

Structure and function of plasma membranes.	28-33
Endocytosis and exocytosis. Ion exchange through the membrane	34-37
<b>Chapter 3. Physiology of plant water metabolism</b>	38
General information about water exchange	38-43
Receipt and movement of water through the plant.	43-48
The influence of external conditions on the flow of water into the plant.	48-49
The concept of transpiration.	49-52
The influence of external conditions on the process of transpiration.	52
Movement of water through the plant.	52-53
<b>Chapter 4. Physiology of plant mineral nutrition</b>	54
Mineral nutrition of plants	54-67
Азотные питание растений Nitrogen nutrition of plants	67-71
Nitrogen metabolism in plant body	71-74
Movement of nitrogen compounds in plant organs	74-75
Nitrogen metabolism during seed germination.	73-74
The transformation of nitrogen compounds in a growing plant organism.	74-75
The value of root nutrition for theory and practice	75-82
<b>Chapter 5. Physiology of plant photosynthesis</b>	83
The value of terrestrial plants for the biosphere	83-84
Photosynthesis as the main process of feeding green plants	84-89
Physiological significance of chloroplasts and phycobilins	89-92
Electronic circuit in the process of photophosphorylation.	93-96
Absorption of light and activation of chlorophyll	96-98
Regulation of photosynthesis process	98-99
Harvest - as a result of plant photosynthesis action	99-101
<b>Chapter 6. Physiology of plant respiration.</b>	102

The value of respiration in plant life.	102-108
Additional breathing paths	109-113
The dependence of breathing on external and internal factors, the intensity of breathing.	114-115
Breath and temperature	115-116
Breath and photosynthesis.	116-118
<b>Chapter 7. Growth and development of plants.</b>	119
Growth and development of plants, a common concept.	119-122
Phytohormones.	122-123
Localization and distribution of phytohormones.	123-128
Effect of auxin on plants.	128-129
Gibberellin action on plants	129
The effect of cytokine on plants.	129-130
The mechanism of plant growth patterns.	130-133
The influence of external factors on plant growth.	133-134
<b>Chapter 8.Plant development and movement</b>	135
Movement of plants	135
Irritation and reaction	135-141
Plant development	141-143
The influence of external factors on the development of plants	143-145
<b>Chapter 9.Resistance and adaptation of plants to adverse factors.</b>	146
Plant resistance to salinization.	146-147
Resistance of plants to drought.	147-148
Resistance of plants to low temperatures.	148-150
Cold resistance.	150-151
Physiology of plant pathology	151-154
References.	155-156
Abbreviations.	157

Glossary.	158-168
-----------	---------

**Dorivor o'simliklar fiziologiyasi va biokimyosi**  
**Mundarija**

<b>KIRISH</b>	3-5
<b>I BOB. Kirish. Dorivor o'simliklar fiziologiyasi fanining uslublari, maqsadlari va rivojlanish tarixi.</b>	6
Dorivor o'simliklar fiziologiyasining predmeti, maqsadi, uslublari va vazifalari	6-7
Dorivor o'simliklar fiziologiyasi fanining rivojlanish tarixi.	7-12
<b>II BOB Dorivor o'simliklar xujayrasi fiziologiyasi</b>	13
O'simlik hujayrasaning strukturasi, plazmatik membrana	13-23
O'simlik hujayrasaning kimyoviy tarkibi	23-27
Plazmatik membranalarning strukturasi va vazifalari.	28-33
Endositoz va ekzositoz ionlarining membranalar orqali almashinuvi	34-37
<b>III BOB. O'simliklardagi suv almashinuvi fiziologiyasi.</b>	38
Suv almashinuvi haqida umumiy tushuncha.	38-43
O'simlik tanasiga suvning shimilishi va uning harakatlanishi	43-48
O'simliklardagi suv almashinuviga tashqi muhit omillarining ta'siri	48-49
O'simlik tanasi bo'ylab suvning harakatlanishi	49-52
<b>IV BOB. O'simliklarning ma'dan oziqlanishi fiziologiyasi.</b>	52
O'simliklarning ma'dan oziqlanishi haqida tushuncha	52-53
O'simliklarni azot bilan oziqlanishi	67-71
O'simlik organizmida azotning almashinuvi	71-74

Azot birikmalarining o'simlik tanasi bo'ylab harakatlanishi	74-75
Urug'larning unishida azot almashinuvining ta'siri	73-74
O'sayotgan o'simlik organizmiga azot birikmalarining o'zgarishi	74-75
Ishlab chiqarish amaliyoti va nazariya uchun o'simliklarning ildiz orqali oziqlanishini ahamiyati	75-82
<b>V BOB. O'simliklarning fotosintez fiziologiyasi.</b>	83
Quruqlikda o'suvchi o'simliklarning biosferadagi ahamiyati	83-84
Fotosintez –yashil o'simliklarning asosiy oziqlanish jarayoni sifatida	84-89
Xloroplastlar va fikobillinlarning fiziologik ahamiyati	89-92
Fotofosforlanish jarayoning electron zanjiri	93-96
Xlorofillarning yorug'likni yutishi va qo'zg'alishi	96-98
Fotosintez jarayonini boshqarish	98-99
Hosil – o'simliklar fotosintezi faoliyati natijasi sifatida	99-101
<b>VI BOB. O'simliklarning nafas olish fiziologiyasi</b>	102
O'simliklar hayotida nafas olish jarayoning ahamiyati	102-108
Nafas olishning qo'shimcha yo'llari	109-113
Nafas olish jadalligi va uning har xil ichki hamda tashqi omillarga bo'g'liqligi	114-115
Nafas olish va harorat	115-116
Nafas olish va fotosintez	116-118
<b>VII BOB. O'simliklarning o'sishi va rivojlanishi</b>	119
O'simliklarni o'sishi va rivojlanishi haqida umumiy tushuncha	119-122
Fitogormonlar	122-123
Fitogormonlarning hosil bo'lishi va taqsimlanishi	123-128
Auksinlarning o'simliklarga ta'siri	128-129
Gibberellinlarning o'simliklarga ta'siri	129
Sitokininlarning o'simliklarga ta'siri	129-130
O'simliklarning o'sish qonuniyatlarining mexanizmi	130-133
O'simliklarning o'sishiga tashqi omillarning ta'siri	133-134

<b>VIII BOB. O'simliklarning o'sishi va harakatlanishi</b>	135
O'simliklarning harakatlanishi.	135
O'simliklarning har xil omillarga ta'sirchanligi va ularga reaksiyasi (qayta javobi)	135-141
O'simliklarni rivojlanishi	141-143
O'simliklarni rivojlanishiga tashqi omillarning ta'siri.	143-145
<b>IX BOB. O'simliklarning har xil tashqi noqulay omillarning ta'siriga chidamliligi va adaptasiyasi (Moslashishi)</b>	146
O'simliklarning tuproq sho'rlanishiga chidamliligi.	146-147
O'simliklarning qurg'oqchilikka chidamliligi	147-148
O'simliklarning juda past haroratning ta'siriga chidamliligi	148-150
O'simliklarning sovuqqa chidamliligi	150-151
O'simliklarning potologiyasi va unga chidamliligi	151-154
Foydalanilgan adabiyotlar.	155-156
Qisqartirilgan so'zlar.	157
Glossariy	158-168



Пирахунова Фарида Нурмаматовна родилась в 1970 году. В 1991 году. Окончила Ташкентский государственный аграрный университет, получила квалификацию ученый агроном и почвовед. После окончания данного высшего учебного заведения, она стала работать в должности ассистента в этом же университете. Начиная с 2005 года она работала доцентом и заместителем декана факультета «Естественных наук» Ташкентского государственного педагогического университета им. Низами. В период 2016-2018 гг. работала деканом Биологического факультета Национального университета Узбекистана имени М.Улугбека. В настоящее время работает доцентом Ташкентского фармацевтического института. Им опубликованы более 45 научных работ, в том числе 2 монографии, 2 учебных пособия.



Абзалов Акмал Абзалович - родился в 1938 году. В 1962 году окончил Ташкентский государственный педагогический университет, получил квалификацию преподавателя по химии и биологии. После окончания данного высшего учебного заведения, он стал работать в должности ассистента в этом же институте. Начиная с 1994 года он стал работать доцентом и деканом факультета агроэкологии и биотехнологии. Им опубликованы более 500 научных работ в том числе 4 монографии, 2 учебника, 2 учебных пособия, 37 рекомендаций на производство, кроме этого им получены 10 патентов. Под его руководством 4 аспиранта защитили кандидатские диссертации. Он награжден почетным званием заслуженный работник народного образования Республики Узбекистан. В данное время он работает профессором Ташкентского фармацевтического института.