

**РЕСПУБЛИКА УЗБЕКИСТАН**  
**МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ, НАУКИ И ИННОВАЦИЙ**  
**УЗБЕКИСТАН - ФИНЛЯНДСКИЙ ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ**  
**ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК**  
**КАФЕДРА БИОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ**

**"УТВЕРЖДАЮ"**

**естественных наук :**  
доцент Н.Х.Мусулмонов

\_\_\_\_\_

" \_\_ " \_\_\_\_\_ 2024- г

<b>ЗНАНИЙ : _</b>	<b>100000 – Образование</b>
<b>ИССЛЕДОВАНИЯ:</b>	<b>11 0000 – Образование</b>
<b>НАПРАВЛЕНИЯ :</b>	<b>60110900 – Биология</b>

**« ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ » .**  
**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС**  
**( на основе типового плана системы)**

( ОЧНОЕ)

<b>Создатель:</b>	Факультет естественных наук биологии и географии асс . М. Толибова
<b>Заведующий кафедрой :</b>	дотц. Хамроева Ф.А.

*Данный комплекс рассмотрен и одобрен на заседании Учебно-методического совета факультета естественных наук « \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2024 года.*

**Самарканд - 2023 год**

## **ОГЛАВЛЕНИЕ**

### **1. ВВЕДЕНИЕ**

.....

### **2. НАУЧНАЯ ПРОГРАММА.....**

### **3. ТЕКСТ ЛЕКЦИИ.....**

### **4. ПРАКТИЧЕСКИЕ ОБУЧАЮЩИЕ ЗАДАЧИ И ПРОЕКТЫ ИЛИ СЕМИНАРЫ, ЛАБОРАТОРНЫЕ ЗАДАЧИ.....**

### **5. ЗАДАЧИ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО ОБУЧЕНИЯ.....**

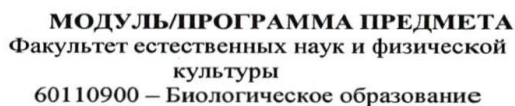
### **6. КОМПЛЕКТ ВОПРОСОВ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЯ ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ НАУКИ..... . . .**

### **7. ИСПОЛЬЗОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА.....**

## ВВЕДЕНИЕ

Реформы, реализуемые в системе образования нашей страны, предъявляют ряд требований к подготовке квалифицированных специалистов. В частности, это тесно связано с созданием новой учебной литературы, которая является одним из факторов, непосредственно влияющих на качество образовательного процесса. Любой учебник, учебное или учебное пособие, направленное на увеличение или укрепление знаний учащихся, важен.

« Физиология растений » — один из важнейших, базовых учебных предметов системы биологических знаний в высшей школе . Изучая этот предмет, студенты получают представление о физиологии и развитии растений, процессах и взаимодействиях, характеристиках растительных клеток, фотосинтезе, транспирации, регуляторах роста и о том, что в них происходит. система, общебиологические законы и их сущность, биологические основы организма и растения. Знания физиологии растений имеют большое значение при подготовке биологов высокой квалификации и в сельском хозяйстве. Взаимоотношения природы и общества с каждым годом становятся все напряженнее, необходимо глубоко знать внутренние процессы организма и растения, а также то, как этот процесс протекает при заболеваниях и физиологических состояниях. Это требует глубоких знаний биологических знаний. При этом они должны были овладеть знаниями о внутренних процессах и деятельности клетки в развитии и росте растения, источниках их изучения, факторах, причинах и последствиях. «Наука физиология растений является основной наукой, дающей столь фундаментальные знания при подготовке специалистов-биологов в высших учебных заведениях .



Самарқанд-2023

<b>Научная цель ( F M)</b>	
<b>Ф М 1</b>	<p>Физиология растений Основная цель преподавания науки – предоставить студентам современные знания о природе основных физиологических процессов в зеленых растениях. В частности, оно состоит в раскрытии механизмов основных закономерностей управления физиологическими процессами и взаимоотношениями организма с внешней средой. Она заключается в том, чтобы дать студентам необходимые знания и умения познать общие закономерности</p>

	жизнедеятельности растений в целостной системе организма, раскрыть молекулярные основы физиологических процессов.
<b>FM2</b>	Физиология растений Другая цель преподавания науки — предоставить возможность проводить эксперименты над физиологическими процессами и их изменениями.

<b>Базовые знания, необходимые для освоения науки</b>	
<b>1</b>	Прежде чем изучать физиологию растений, студенты должны иметь знания по биохимии, ботанике высших растений и ботанике подземных растений.
<b>2</b>	науки студентами заключается в умении обобщить теоретические и практические знания в учебной программе.  физиологии растений компьютерные программы должны использовать аудио-видео методы .

<b>Результаты обучения (TL)</b>	
<b>ТН1</b>	Необходимо иметь достаточные знания об истории науки о физиологии растений, этапах ее развития и методах исследования;
<b>ТН2</b>	Требуется иметь знания о развитии клеточной теории, строении растительной клетки, ее отличии от других организмов и их функциях, химическом составе, физиологических и осмотических свойствах.
<b>ТН3</b>	Получить знания о значении воды в жизни растений, формах воды в почве, поглощении и перемещении воды растениями, транспирации, антиперспирантах, физиологических основах орошения и экологических группах в зависимости от их отношения к воде и механизмах их адаптации;
<b>ТН4</b>	Требуется разработка учения о корневом питании растений, количестве минеральных элементов в организме растения и их группировке, физиологическом значении азота и его усвоении.  Обязательны знания о физиологическом значении макро- и микроэлементов в организме растений, их роли в жизни растений, механизме поглощения минеральных элементов, антагонизме ионов, уравновешенных растворах, видах удобрений, способах, продолжительности и физиологических основах внесения удобрений;
<b>ТН5</b>	Фотосинтез и его значение. Пигменты растений и их функции , Реакции фотосинтеза. Световые стадии фотосинтеза. Поглощение углекислого газа и пути фотосинтеза. Вдыхая свет. Экология фотосинтеза. Фотосинтез и продуктивность. Они должны иметь знания о зависимости продуктивности растений от фотосинтеза.

Содержание предмета/модуля		
Форма обучения: лекция (М)		
3-й семестр		
<b>М1</b>	<p><b>Входить. Цель и задачи науки физиологии растений Физиология растительной клетки Физиологические свойства протоплазмы клетки .</b></p> <p>Цель, методы, основные задачи предмета физиология растений, история развития, объект исследования, структурное строение растительной клетки, плазматическая мембрана.</p>	2
<b>М2</b>	<p><b>Движение хлоропластов, световые реакции фотосинтеза, темновые реакции фотосинтеза .</b></p> <p>Строение хлоропластов.Световые реакции фотосинтеза, орган, осуществляющий фотосинтез, темновые реакции фотосинтеза.Скорость фотосинтеза, суточная и сезонная скорость фотосинтеза, управление процессом фотосинтеза.</p>	2
<b>М3</b>	<p><b>Дыхание растений, виды дыхания.</b></p> <p>Значение дыхания в жизнедеятельности растительного организма, история развития учения о дыхании, выделение энергии при дыхании, окислительно-восстановительный процесс, расходуемые при дыхании вещества, дыхательный коэффициент. Механизмы дыхания. Влияние внешних факторов на дыхание. Типы механизмов дыхания растений, пентозофосфатный цикл, окислительное фосфорилирование, дыхательная цепь.</p>	2
<b>М4</b>	<p><b>Минеральное питание растений. Фитогормоны.</b></p> <p>Минеральное питание растений является важным фактором его жизнедеятельности, основные этапы теории питания, виды питания, необходимые и доступные для растений химические элементы, растения как собиратели химических элементов, физиологическое значение минеральных элементов. Усвоение минеральных элементов растениями. Физиологические основы применения минеральных удобрений. Значение минеральных элементов в растениях, свойства минеральных элементов питания, поглощение минеральных элементов растениями, дефицит минеральных элементов питания и связанные с этим заболевания растений. Экология удобрения. Микроудобрения. Бактериальные удобрения. Местные удобрения. Минеральное питание растений</p>	2
<b>М5</b>	<p><b>Экология водного обмена у растений . Водный режим растений</b></p> <p>Строение и свойства воды, формы воды, свободная вода, связанная вода, корневая система растения, особенности морфологического и анатомического строения корневой системы, водопоглотительная способность надземных органов растения, Градиент водного потенциала в формировании растений. Виды воды в почве. Движение воды по растению.</p>	2
<b>М6</b>		2

	<p><b>Корневое питание растений и значение азота.</b></p> <p>От них требуются знания о физиологическом значении питания растений через корни, видах удобрений, способах внесения удобрений, продолжительности и физиологических основах.</p>	
<b>М7</b>	<p><b>Виды внешних факторов, Биологические факторы, Вирусы, Бактерии, грибы, насекомые, нематоды, болезни растений.</b></p> <p>Устойчивость растений к низким, холодным температурам, гибель растений под воздействием отрицательных температур, устойчивость к холоду, устойчивость растений к соли, причины увядания растений под воздействием солей высокой концентрации, причины засаливания растений, пути повышения устойчивости, галофиты и их виды, виды внешних факторов, биотические и абиотические патологические факторы, заболевания растений под воздействием вирусов, бактерий, грибов, насекомых, нематод, механические процессы, лекарственные препараты, пестициды, дефолианты, действие десикантов, тяжелые соли металлов.</p>	2
	<b>Общее количество часов лекций</b>	14
	<b>Форма обучения: Лабораторное обучение ( Л )</b>	
	3-й семестр	
<b>А1</b>	Наблюдение феномена тургора. Явление гуттации	2
<b>А2</b>	Наблюдение за движением устьиц листьев под микроскопом.	2
<b>А3</b>	Определение водообмена в стволе деревьев	2
<b>А4</b>	Пигменты листьев и их свойства.	2
<b>А5</b>	Определение поглощения кислорода проросшими семенами	2
<b>А6</b>	Определение элементов, содержащихся в золе растений	2
<b>А7</b>	Определение зоны роста корня	2
<b>А8</b>	Изучение влияния фермента амилазы-диастазы на крахмал в тканях растений. Знакомство со свойствами растительных белков.	2
<b>Общее количество часов практического обучения</b>		<b>16</b>

Независимое образование				
Т/Р	Название тем	Формованный	Время урока	Присвоенный балл
2-й семестр				
1	<b>История развития физиологии растений, методы исследования</b> ( цели и задачи науки , история развития, классические и современные методы, правила работы в лаборатории, оборудование, используемое в лабораторных условиях физиологии растений )	Самостоятельное обучение, подготовка лекций и презентаций, создание нестандартных тестов.	2	2
	<b>Физиология клетки</b> ( строение клетки, химический состав, функции, осмотические свойства )		2	
	<b>Особенности водного обмена растений</b> (формы воды в почве, водопоглощение, транспирация, физиологические основы орошения)		2	
2	<b>Реакция растений на воду, методы исследования</b> ( группировка растений по реакции на воду, механизмы адаптации, методы исследования )	Самостоятельное освоение, подготовка презентации, создание мультимедийной презентации, рисование картинок, представляющих темы.	2	2
3	<b>Питание растений через корень</b> ( развитие учения, количество в организме растения, механизмы всасывания) .	Самостоятельное обучение, создание глоссария, создание тестовых заданий, создание таблицы «Анализ понятий», работа с источниками.	2	2
	<b>Физиологические основы оплодотворения</b> . ( антоганизм ионов, сбалансированные растворы, удобрения, методы исследования )		2	
	<b>Фотосинтез и его значение</b> ( фотосинтез, фотосинтетический орган, пигменты )		2	
4	<b>Реакции фотосинтеза</b> (реакции на свету, фотолиз воды, фотосинтетическое фосфорилирование, ассимиляция углекислого газа при фотосинтезе)	Самостоятельное обучение, подготовка лекции, составление комплекса проблемных вопросов, составление	2	2
	<b>Экология фотосинтеза</b> (внутренние и внешние факторы, влияющие на фотосинтез, ФСМ, урожайность, скорость фотосинтеза, методы изучения фотосинтеза)		2	



	<b>Основные понятия биоэнергетики</b> (развитие биоэнергетики, энергетический обмен в клетках, донорно-акцепторная система)	теста с несколькими вариантами ответов.	2	
	<b>Дыхание растений</b> (значение дыхания, НОК, теории в изучении химии)		2	
5	<b>Дыхательная химия и экология</b> (Дыхательная химия, влияние внутренних и внешних факторов окружающей среды)	Самостоятельное обучение, подготовка лекции, составление комплекса проблемных вопросов, составление теста с несколькими вариантами ответов.		2
	<b>Перемещение веществ в растениях</b> (дальнее и ближнее перемещение, смена веществ)		2	
	<b>Рост растений</b> (что такое рост, фазы роста клеток, цикл роста, виды роста, методы измерения роста, экология)		2	
	<b>Развитие растений</b> (что такое развитие, его этапы, теории развития)		2	
	<b>Гормоны растений</b> (количество, гормоны роста, ингибиторы, химический состав, физиологические искусственные вещества, их применение на практике)		2	
	История развития физиологии растений.		2	
	Строение и движение хлоропластов		2	
	Процесс фотосинтеза в хлоропластах		2	
	Путь электронов в процессах фотофосфорилирования.		2	
	Клеточные структуры и их функции		2	
7	Структуры клеточных мембран	Самостоятельное исследование, подготовка лекции, составление комплекса проблемных вопросов, тест с несколькими вариантами ответов.	2	2
	Коэффициент дыхания		2	
	Фотосинтез и продуктивность		2	
	Минеральный состав растений		2	
	Химический состав растительной клетки		2	
	Фотосинтетические реакции темноты		2	
8	Виды фитогормонов (природные и синтетические)	Самостоятельное исследование, подготовка лекции, составление комплекса проблемных вопросов, тест с	2	2
	Дыхательный механизм		2	
	Усвоение минеральных элементов растениями		2	
	Влияние микроэлементов на растения		2	
	Органические вещества в растениях (белки, углеводы, липиды, ферменты, фитогормоны)		2	

	Устойчивость растений к неблагоприятным условиям	несколькими вариантами ответов.	2	
<b>Общий</b>			<b>30</b>	<b>20</b>

## КРИТЕРИИ И ПРОЦЕДУРА ПРОВЕРКИ

Баллы для оценки результатов обучения определяются в следующем порядке: Оценка знаний обучающихся осуществляется на основании «Методических указаний о порядке контроля знаний обучающихся и критериях оценки в условиях кредитно-модульной системы образования педагогического института». Узбекистан-Финляндия». *Общий объем кредитов (часов), отведенных на предмет: 5 тыс. (150 с).*

Тип управления	Общее количество начисленных баллов	Форма контроля (назначения)	Распределение очков	Квалификационный балл
Средний Контроль	50 баллов	1. Освоение предметов самостоятельного обучения.	20 очков	30 очков
		2. Активность учащихся на каждом уроке (лекция, практика, семинар, лаборатория).	10 очков	
		Скорость обучения студента (лекция, практика, семинар, лабораторная работа и самостоятельное исследование)	20 очков	

**Рекомендуется следующее:**

**При сборе промежуточных контрольных точек через информационную систему NEMIS:**

1. Постановка заданий исходя из суммы кредитов при освоении предметов самостоятельного образования;
2. Активность учащихся на каждом уроке (выполненная лекция, семинар, практические, лабораторные и домашние задания);
3. Контрольные (или тестовые) вопросы берутся из вопросов обучения аудитории и самостоятельного изучения;

квалификационного балла (30-50) на промежуточном экзамене дает студенту возможность дойти до итогового экзамена.

При оценке учащегося на итоговом тесте баллы, полученные за промежуточный тест, не суммируются.

Итоговая проверка оценивается в следующем порядке:

Тип управления	Общее количество начисленных баллов	Форма контроля (назначения)	Распределение очков	Квалификационный балл
Да, ежедневно контроль	100 баллов	Письменная работа (5 вопросов)	100 баллов ( 20 баллов за вопрос )	60 очков
		Устно (5 вопросов)	100 баллов ( 20 баллов за вопрос )	
		Тест ( 50 вопросов)	100 баллов ( 2 балла за вопрос )	
		В практических направлениях (5 заданий)	100 баллов (каждое задание – 20 баллов)	

**Примечание.** Этот критерий оценки Он имеет право быть изменен по решению Совета Узбекско-Финляндского педагогического института.

- 90-100 баллов – 5 (отлично);
- 71-89 баллов – 4 (хорошо);
- 60-70 баллов – 3 (удовлетворительно);
- 0-59 баллов – 2 (неудовлетворен).

**Итоговый контроль осуществляется в форме письменной работы.** (YN) – распределение 100 очков :

Нет	К какому типу обучения относятся вопросы?	Мяч
1.	Лекционное обучение	0-20 баллов
2.	Лекционное обучение	0-20 баллов

3.	Практические, семинарские, лабораторные занятия	0-20 баллов
4.	Независимое образование (теоретическое)	0-20 баллов
5.	Самостоятельное обучение (практикум, семинар, лаборатория)	0-20 баллов
	<b>ОБЩИЙ</b>	<b>0-100 баллов</b>

**Итоговый контроль проводится в форме *теста*.** Распределение (YN) –100 очков :

<i><b>Н е т</b></i>	<i><b>К какому виду деятельности относятся вопросы?</b></i>	<i><b>Количество вопросов</b></i>	<i><b>Мяч</b></i>
1.	Лекционное обучение	10	0-20 баллов
2.	Лекционное обучение	10	0-20 баллов
3.	Практические, семинарские, лабораторные занятия	10	0-20 баллов
4.	Независимое образование (теоретическое)	10	0-20 баллов
5.	Самостоятельное обучение (практикум, семинар, лаборатория)	10	0-20 баллов
	<b>ОБЩИЙ</b>	<b>50</b>	<b>0-100 баллов</b>

#### **Список учебной литературы и ресурсов электронного обучения.**

##### **Базовые учебники и учебные пособия**

---

Бекназаров В. \_ О. \_ Физиология растений. – Т .: « Алокачи», 2009. – 536 с.

---

Ходжаев Ж.Х. Физиология растений. Ташкент, Труд. 2004. -2 2 4 с.

---

Физиология растений, третье издание, Калифорнийский университет Линкольна Тайза, Санта-Крус, Эдуардо Зингер из Калифорнии, Лос-Анджелес. Sinauer Associates, Ins. ,Издательство Сандерленд, Массачусетс. 2002. 690 с.

---

Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989.
Якушкина Н.И., Бахтенко Е.Ю. Физиология растений. М.: Владос, 2005.
Ходжаев Ж.Х., Ороков С.Х., Авутханов Б.С., Джораева З.Ж., Келдиёрова ХХ, Атаева Ш.С. Лабораторная подготовка по физиологии растений. Методическое пособие. Самарканд : Издание СамДУ , 2019 . - 1 8 0 р.
<b>Рекомендуем дополнительное чтение</b>
Ходжаев Ж.Х., Кабулова Ф.Д., Джораева З.Ж., Атаева Ш.С. Лабораторная подготовка по специальной науке физиологии устойчивости растений. Самарканд. Издание СамДУ . 2005.
Авутханов Б.С. Лабораторные занятия по физиологии устойчивости растений к неблагоприятным факторам.-Самарканд: Издание СамДУ, 2020.-92б.
Сулейманов А.С., Третьяков К.Г. Практика по физиологии растений 1976 г. Ташкент.
Лебедев С.И. Физиология растений. М. «Агропромиздат». 1988. 544 с.
Корягин Ю.В., Корягина Н.В. Завод физиологии и биохимии. Учебное пособие.(курсовая лекция).Пенза, 2017. 265 с.
В.В. Коробко, М.Ю. Касаткин, Большой практик по физиологии растений. Саратов 2017.
Турганбаев Т.А., Сапарова Н.А. Физиологический завод // Учебное пособие Казахстан. 2010. 84 с.

#### **Источники информации**

1. [www.gov.uz](http://www.gov.uz) – правительственный портал Республики Узбекистан.
2. [www.zivonet.uz](http://www.zivonet.uz) – Образовательный портал.
3. [www.natlib.uz](http://www.natlib.uz) – портал Национальной библиотеки Узбекистана.
4. [www.rusplant.ru](http://www.rusplant.ru) – портал журнала «Физиология растений».
5. [www.floranimal.ru](http://www.floranimal.ru) - портал энциклопедии природы.

#### **ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ВОПРОСЫ**

**(лекционное обучение, практическое обучение, семинарское обучение, лабораторное обучение)**

- 1 Рождение растительной клетки
- 2 Вещества вторичного происхождения
- 3 Об энергетике растительной клетки

- 4 Строение и функции биологических мембран
- 5 Нижний механизм, пропускающий воду
- 6 Верхний механизм перемещения воды
- 7 Роль азота в жизни растений
- 8 Фосфорные вещества и их роль в энергетическом обмене
- 9 Микроэлементы и их физиологическое значение
- 10 Роль фотосинтеза в природе
- 11 Пигменты пластид и их роль в фотосинтезе
- 12 Световая стадия фотосинтеза
- 13 Темновая фаза фотосинтеза
- 14 Дыхательные ферменты и их свойства
- 15 Гликолиз и его роль в клеточном метаболизме
- 16 Цикл Кребса и его энергетика
- 17 Окисление глюкозы пентозофосфатом и его сущность
- 18 Физиологическое описание онтогенеза растений
- 19 Фитогормоны являются физиологически активными веществами.
- 20 Природные ингибиторы роста и их физиологическая роль
- 21 Яровизация и фотопериодизм
- 22 Перемещение растений
- 23 Устойчивость растений к засухе
- 24 Засоленность растений
- 25 Устойчивость растений к газам
- 26 Механизм действия фитогормонов
- 27 Устойчивость растений к неблагоприятным условиям
- 28 Значение процесса фотосинтеза и его история
- 29 Влияние внешних факторов на фотосинтез
- 30 Минеральное питание растений. Макро и микроэлементы
- 31 Всасывание минеральных элементов через корни
- 32 Значение почвенных микроорганизмов
- 33 Влияние внешних факторов на рост растений

- 
- 34 Физиология испарения воды растениями
  - 35 Путь S4 фотосинтеза и растения S4
  - 36 Механизмы аэробного дыхания
  - 37 Влияние внешних факторов на дыхание растений
  - 38 Физиологическое значение сухих растений
  - 39 Физиологическое значение орошения
  - 40 Фотосинтетическое фосфорилирование и фотолиз воды
  - 41 Фитохромная система растений
  - 42 Натуральные фитогормоны
  - 43 Фитохром и контроль света в развитии растений
  - 44 Устойчивость растений к внешним факторам
  - 45 Проблема с водой у растений
  - 46 Стрессовое состояние растений
  - 47 Строение и функции митохондрий
  - 48 Биологическое значение и типы воды в растениях
  - 49 Процесс транспирации и его виды
  - 50 Физиология и экология фотосинтеза
  - 51 Дыхание растений
  - 52 учёных, внесших вклад в развитие физиологии растений
  - 53 Развитие науки физиологии растений в Узбекистане
  - 54 Растительная клетка – продукт вторичного симбиоза
  - 55 Мембранные структуры растительных клеток
  - 56 Фотосинтез как основа биоэнергетики
  - 57 Природные фитогормоны
  - 58 Искусственные фитогормоны
  - 59 Тропизм и настиги
  - 60 Управление ростом и развитием растений
  - 61 Роль минеральных элементов в обмене веществ.
  - 62 Дыхание растений.
  - 63 Адаптация растений к временам года.



- 64 Природные фитогормоны.
- 65 Обзор фитогормонов.
- 66 Адаптация растений к засолению.
- 67 Строение и функции хлоропластов.
- 68 Строение растительной клетки.
- 69 Фотосинтез и продуктивность.
- 70 Влияние изменения температуры на растения.
- 71 Движение воды по растению.
- 72 Гербициды.
- 73 Рост и развитие растений.
- 74 Фотосинтез – основа биоэнергетики.
- 75 Экология фотосинтеза.
- 76 Механизм роста веществ в клетке.
- 77 Механизм терморегуляции у растений.
- 78 Холодоустойчивость растений.
- 79 Влияние внешних факторов окружающей среды на рост и развитие.
- 80 Факторов, влияющих на минеральное питание растений

### **ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБЗОРА**

**(лекционное обучение, практическое обучение, семинарское обучение, лабораторное обучение)**

- 1 Рождение растительной клетки
- 2 Вещества вторичного происхождения
- 3 Об энергетике растительной клетки
- 4 Строение и функции биологических мембран
- 5 Нижний механизм, пропускающий воду
- 6 Верхний механизм перемещения воды
- 7 Роль азота в жизни растений
- 8 Фосфорные вещества и их роль в энергетическом обмене
- 9 Микроэлементы и их физиологическое значение

- 
- 10 Роль фотосинтеза в природе
  - 11 Пигменты пластид и их роль в фотосинтезе
  - 12 Световая фаза фотосинтеза
  - 13 Темновая фаза фотосинтеза
  - 14 Дыхательные ферменты и их свойства
  - 15 Гликолиз и его роль в клеточном метаболизме
  - 16 Цикл Кребса и его энергетика
  - 17 Окисление глюкозы пентозофосфатом и его сущность
  - 18 Физиологическое описание онтогенеза растений
  - 19 Фитогормоны являются физиологически активными веществами.
  - 20 Природные ингибиторы роста и их физиологическая роль
  - 21 Яровизация и фотопериодизм
  - 22 Перемещение растений
  - 23 Устойчивость растений к засухе
  - 24 Засоленность растений
  - 25 Устойчивость растений к газам
  - 26 Механизм действия фитогормонов
  - 27 Устойчивость растений к неблагоприятным условиям
  - 28 Значение процесса фотосинтеза и его история
  - 29 Влияние внешних факторов на фотосинтез
  - 30 Минеральное питание растений. Макро и микроэлементы
  - 31 Всасывание минеральных элементов через корни
  - 32 Значение почвенных микроорганизмов
  - 33 Влияние внешних факторов на рост растений
  - 34 Физиология испарения воды растениями
  - 35 Путь  $S_4$  фотосинтеза и растения  $S_4$
  - 36 Механизмы аэробного дыхания
  - 37 Влияние внешних факторов на дыхание растений

- 
- 38 Физиологическое значение сухих растений
  - 39 Физиологическое значение орошения
  - 40 Фотосинтетическое фосфорилирование и фотолиз воды
  - 41 Фитохромная система растений
  - 42 Натуральные фитогормоны
  - 43 Фитохром и контроль света в развитии растений
  - 44 Устойчивость растений к внешним факторам
  - 45 Проблема с водой у растений
  - 46 Стрессовое состояние растений
  - 47 Строение и функции митохондрий
  - 48 Биологическое значение и типы воды в растениях
  - 49 Процесс транспирации и его виды
  - 50 Физиология и экология фотосинтеза
  - 51 Дыхание растений
  - 52 учёных, внесших вклад в развитие физиологии растений
  - 53 Развитие науки физиологии растений в Узбекистане
  - 54 Растительная клетка – продукт вторичного симбиоза
  - 55 Мембранные структуры растительных клеток
  - 56 Фотосинтез как основа биоэнергетики
  - 57 Лекарственные фитогормоны
  - 58 Искусственные фитогормоны
  - 59 Тропизм и Нastiас
  - 60 Управление ростом и развитием растений
  - 61 Роль минеральных элементов в обмене веществ.
  - 62 Дыхание растений.
  - 63 Адаптация растений к временам года.
  - 64 Природные фитогормоны.
  - 65 Обзор фитогормонов.

- 66 Адаптация растений к засолению.
- 67 Строение и функции хлоропластов.
- 68 Строение растительной клетки.
- 69 Фотосинтез и продуктивность.
- 70 Влияние изменения температуры на растения.
- 71 Движение воды по растению.
- 72 Гербициды.
- 73 Рост и развитие растений.
- 74 Фотосинтез – основа биоэнергетики.
- 75 Экология фотосинтеза.
- 76 Механизм роста веществ в клетке.
- 77 Механизм терморегуляции у растений.
- 78 Холодоустойчивость растений.
- 79 Влияние внешних факторов окружающей среды на рост и развитие.
- 80 Факторов, влияющих на минеральное питание растений

<b>Автор программы :</b>	Абдусаломова Зарифа Рашидовна
<b>Электронная почта:</b>	<a href="mailto:abdusalomovazarifa2911@gmail.com">abdusalomovazarifa2911@gmail.com</a> <a href="tel:+998933368429">+998933368429</a>
<b>Организация :</b>	Узбекско-Финляндский педагогический институт , кафедра «Биология и география » .

200. Дыхание растений Коэффициент дыхания. Устойчивость растений к засухе и болезням.

Автор руководства:	Толибова Муниса Журабек кизи
E-mail:	munisatolibova679@mail.com
Название организации:	Кафедра Педагогического института Узбекистана-Финляндии "Естественные науки"

Преподаватель-создатель:

2023 г. " " "



асс. М.Ж.Толибова

Заведующий кафедрой «Биология и География»

2023 г. " " "



доц. Ф.А. Хамроева

Председатель совета факультета

2023 г. " " "

доц. Н.Х. Мусулмонов

Начальник учебно-методического отдела

2023 год " " "



проф. З.Б. Болтаев

86

## ТЕКСТ ПРЕЗЕНТАЦИИ

### 1- Лекция

**Войти . Цель и задачи науки физиологии растений Физиология растительной клетки  
Физиологические свойства протоплазмы клетки .**

### ПЛАН :

1. Наука физиология растений, ее задачи.
2. Становление и развитие науки физиологии растений.  
история.
3. Физиология растительной клетки
4. Физиологические свойства протоплазмы клетки.

#### Основные фразы:

Физиология, тело растения, жизненно важные процессы, фотосинтез, дыхание, водный режим, растениеводство, удобрения, рост и развитие, биологический урожай, выносливость, Тимирязев, теоретический, практический, лабораторный, эксперимент, хроматография, меченые атомы, электрофорез, центрифугирование, спектрофотометрия , клетка, энергия, Костичев, Гейлс, Пристли, Ингенхаус, Сенебе, Соссюр, Фаминсин, Максимов, Эммерсон, Арнон, Хэтч-Слэк, Палладин, Кребс, Курсанов, Назиров, Абаева, Белоусов и другие .

**Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 4-9.

2. Ходжаев Ю.Х. Физиология растений, стр. 3-6.

В данной теме даны сведения о задачах, целях, методах науки физиологии растений, ее связи с другими науками, а также основных задачах, стоящих перед физиологами Узбекистана.

Физиология растений – наука, изучающая процессы жизнедеятельности, сложные законы и цепи событий, происходящих в организме растений. Основная задача этой науки — изучить и проанализировать фотосинтез, дыхание, водный режим и другие жизненные процессы, составляющие основу жизни, и изменить их так, чтобы это было полезно для людей, то есть сосредоточить внимание на получении высоких и качественный урожай. В этом смысле физиология растений является теоретической основой агрономических наук. Потому что каждое достижение, достигнутое в области физиологии, ведет к новым успехам в науке о растениях. Особенно в последние годы в этой области достигнуты положительные результаты: упорядоченное осуществление орошения с целью экономного использования природных вод, эффективное использование минеральных и органических удобрений, управление ростом и развитием, адаптация к неблагоприятным факторам внешних условий. Все работы, например, по повышению устойчивости растений, основаны на достижениях физиологии растений.

Цель физиологии растений К.А.Тирязева — изучить и понять жизненные события в растительном организме и таким образом изменить растительный организм по своей воле, суметь

остановить происходящие в нем события или заставить их происходить дальше. наоборот, вкратце написал, что оно состоит в подчинении растения своей воле.

Основным методом работы в физиологии растений является эксперимент. Физиолог использует лабораторные и полевые методы для того, чтобы получить достаточно ясное и полное представление о жизни растений, выявить присущие ей противоречия, определить их значение в общем развитии растительного организма. Очень важно проводить комплексные наблюдения при изучении закономерностей роста и развития растений в природных условиях, так как жизнь растений невозможно представить без влияния природных факторов. Как говорил К.А.Тирязев, физиолог не может довольствоваться анализом жизненных событий, чтобы получить экспериментальное или теоретическое понимание, он должен изучать также историю организма.

Помимо того, что физиология растений является одной из ботанических наук, она тесно связана с такими науками, как физиология животных, биохимия, биофизика, молекулярная биология, микробиология, химия, физика, использует их достижения и в свою очередь влияет на них. с помощью современных методов химических и физических наук: хроматографии меченых атомов, электронной микроскопии, электрофореза, дифференциального центрифугирования, спектрофотометрии, рентгеноструктурного анализа и др. большие успехи были достигнуты в науке физиологии. Благодаря использованию этих методов подробно изучено сложное строение растительной клетки, строение и физиологические функции клеточных органоидов, значение мембран в процессе поглощения и выделения веществ клетки и др. В частности, расширились представления о накоплении и использовании энергии в организме растений. Потому что преобразование и накопление электромагнитной энергии света в свободную химическую энергию, содержащуюся в органическом веществе, является важнейшим свойством зеленых растений. Этой особенностью зеленые растения отличаются от всех других живых организмов в природе и обеспечивают стабильность жизни на земле. С. П. Костичев (1872-1931) говорил: «Если зеленый лист перестанет работать на несколько лет, все существа на земле, в том числе и человечество, погибнут».

В настоящее время среди различных областей биологии особое место занимает физиология растений. Физиология растений нова — значение этой науки в создании новых сортов, повышении их продуктивности, улучшении качества сельскохозяйственных культур и их сохранении возрастает с каждым годом.

Физиология растений сформировалась как самостоятельная наука в 17-18 веках и в начале 19 века. Первоначально итальянский учёный М. Мальпиги (1675) и англичанин Р. Гук (1665) создали теорию микроскопического строения растений. В 1727 г. инглизский ботаник С. Галес в своем труде «Статика растений» подвел итоги ряда физиологических опытов и подтвердил существование двух типов течения в растениях, т. е. течения воды и питательных веществ снизу вверх. сверху и сверху вниз. Он доказал, что силой, которая перемещает воду в растениях, является корневое давление и транспирация.

Англичанин Д. Пристли (1771), голландец Дж. Ингенхаус (1779), швейцарские учёные Ж. Сенебай (1782) и Т. Соссюр (1804) открыли существование процесса фотосинтеза у растений в результате дополнения друг друга работа. То есть установлено, что на свету зеленые растения поглощают углекислый газ и накапливают соединения углерода.



1800 год считается поворотным моментом в истории физиологии растений. Потому что в этом году вышла в свет 5-томная книга Дж. Сенебая «Физиология растений», положившая начало зарождению и дальнейшему развитию физиологии растений как самостоятельной науки. Ж. Сенебай определил основные задачи, предмет и методы этой науки, не ограничиваясь предложением термина «физиология растений».



В России физиология растений начала развиваться со второй половины XIX века. Ею основали Андрей Сергеевич Фаминсин (1835-1918) и К.А.Тимирязев (1848-1920). А.С.Фаминсин (1867) основал в Петербургском университете самостоятельную кафедру физиологии растений и в 1887 написал первый учебник по физиологии растений. Его основные научные исследования были направлены на определение фотосинтеза и обменных процессов в растениях. В результате экспериментов АСФаминезин показал, что углекислый ангидрит усваивается и образуется крахмал даже при искусственном освещении.

А.С.Фаминсин был также заведующим единственной лабораторией анатомии и физиологии растений в системе Академии наук царской России. В этой же лаборатории в 1892 г. Д. И. Ивановский открыл вирусы. В 1903 году М.С.Свет разработал хроматографический метод разделения растительных пигментов и близких к ним природных соединений. Используя этот метод, он первым разделил хлорофилл на хлорофилл «а» и хлорофилл «б».





К.А.Тимирязев стал координатором Московской школы в области физиологии растений. С 1870 по 1892 год он работал профессором Петровской земледельческой и лесной академии (ныне Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева), а с 1878 по 1911 год — профессором Московского университета. В результате использования новых физических и химических методов он смог определить важные законы фотосинтеза, внес большой вклад в изучение физических и химических свойств хлорофилла. Наглядными экспериментами доказано, что фотосинтез зависит от интенсивности света, спектрального состава и энергии солнечного света. К.А.Тимирязев «Жизнь растений» (1878), «Чарльз Дарвин и его учение » ( 1883), «Столетние итоги физиологии растений» (1901), «Физиология растений и земледелие» (1906) и др. Его труды имеют особое значение в развитие науки физиологии растений.

Н.А.Максимов (1880-1952) — один из учёных, основавших экологическую физиологию растений . Вместе со своими учениками (И.И.Туманов, Ф.Д.Сказкин, В.И.Разумов, Б.С.Машков, Л.И.Джапаридзе, В.Г.Александров, И.В.Красовская и др.) он изучал физиологию устойчивости растений к холоду и засухе, рост и развитие , искусственно разрабатывал теоретические основы таких процессов, как рост в свет.

С первой половины 20 века физиология растений развивалась еще быстрее. Стали изучать биохимические механизмы сложных физиологических процессов. В том числе фотосинтез (МССвет, 1903; Р. Хилл, 1937; М. Кальвин, 1948-1956; Р. Эмерсон, 1943-1957; Д.И.Арнон, 1954; MDXetch и КРСлек, 1966 и др.) и дыхание растений (В.И.Палладин, 1912; С.П.Костичев). , 1912-1927; Г.А.Кребс, 1927; Г.Калкар и В.А.Белисер, 1927-1929; Л.Корнберг, 1957; П.Митчелл, 1961-1966 и др.). Большим достижением явилось открытие и изучение фитогормонов - веществ, управляющих процессами роста и развития растений (М. Г. Холодный и Ф. Вент, 1926-1928; Ф. Кегель, 1934-1935; М. Х. Чайлахян, 1937; Т. Ябута). , 1928; С. Скуг, 1955; Ф. Эддикотт и Ф. Уоринг, 1962-1965).



и физиологии растений (позже биохимии и физиологии растений), созданной под руководством А.С.Фаминсина , был создан Институт физиологии растений. В 1936 году институту было присвоено имя К.А.Тимирязева , и он стал крупнейшим и единственным центром по изучению физиологии растений. С этим институтом связана научная деятельность известных ученых

А.А.Курсанова, М.Х.Чайлахяна, П.А.Генкеля, Ю.В.Ракитина, Р.Б.Бутенко, А.А.Ничипоровича, И.И.Туманова, А.Т.Макроносова и других. В настоящее время институты физиологии и биохимии растений действуют в таких городах, как Киев, Минск, Новосибирск, Кишинев и Душанбе. Во всех университетах имеются кафедры физиологии растений.

В Узбекистане физиология растений стала развиваться как самостоятельная наука после создания в 1920 году Среднеазиатского государственного университета (в Ташкенте). В университете была создана кафедра физиологии и биохимии растений.

Позже, после создания Самаркандского государственного университета, была открыта кафедра физиологии растений и микробиологии. Эти стулья существуют до сих пор. Они внесли большой вклад в развитие науки физиологии растений.

В условиях Узбекистана фитофизиологи (А.В. Благовещенский, Н.Д. Леонов, В.А.Новиков, В.Шардаков, Н.А.Тодоров, М.Х.Ибрагимов, Н.Н.Назирова, С.С.Абаева, М.А.Белоусов, ХХЕнилеев, А.Имомалиев и другие) в первую очередь изучали жизненные процессы хлопчатника и других растений. растения подробно изучили и сделали теоретические и практические выводы. В настоящее время академические профессора научно-исследовательских институтов (экспериментальной биологии, ботаники), Сельскохозяйственной академии и других научных учреждений системы ФА Узбекистана постоянно проводят научные исследования. В целом в нашей республике широко развивается наука о физиологии растений. Ярким тому подтверждением является создание Союза фитофизиологов Узбекистана (1989 г.) и проведение в Ташкенте в 1991 г. первого съезда физиологов Узбекистана.

По предложению физиологов растений Узбекистана, основные жизненные процессы, обсуждаемые на конференции (Фотосинтез, минеральное питание и продуктивность, липиды, иммунитет растений, солеустойчивость, процессы развития и устойчивости к неблагоприятным факторам внешних условий, физиология репродуктивного зоала, действие физиологически активных веществ и др.), разработка теоретических основ получения наивысшего урожая сельскохозяйственных растений является одной из наиболее актуальных задач, стоящих перед наукой физиологии растений.

## **ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК**

Клетки являются основной структурной единицей всех растений. В этих клетках определяются их жизненные характеристики. Поскольку так называемый обмен веществ — процессы ассимиляции и диссимиляции, их единство происходит только в клетке. Единство этих двух процессов определяет форму движения материи, называемую жизнью.

Зеленые растения состоят из совокупности различных органов, которые, в свою очередь, состоят из комбинации тканей и клеток. Каждый растительный организм с более высоким строением состоит из совокупности органов и функций, органически связанных друг с другом как сложная система. Клетки составляют основу этой единицы.

## **ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ КЛЕТОЧНОЙ доктрины**

Создание теории клеточного строения организмов — одно из крупнейших достижений в области биологии.

Сведения о том, что клетка является основной структурной единицей организма, начали появляться в 17 веке. Впервые в 1665 году английский учёный Роберт Гук применил

усовершенствованный им микроскоп для изучения строения растений и в результате изучения строения боба впервые предложил термин клетка. В конце 17 века голландский учёный Антон Левенгук и итальянский учёный М. Мальпи, ещё более усовершенствовавший микроскоп, впервые увидели растительноподобные одноклеточные организмы в результате наблюдения капель грязной воды.

Роберт Браун, изучавший клеточное строение, в 1831 году открыл, что растительная клетка имеет ядро, и предположил, что это ядро является необходимой частью всех живых клеток.

Большую роль в развитии учения о клеточном строении организмов играют также работы русского ботаника П. Ф. Горьянинова (1796-1865). Его работа 1834 года под названием «Система природы» была важным источником в этой области. В этом трактате он в основном выдвинул учение о клеточном строении живой природы, показав, что все животные и растения образуются из набора клеток по одному и тому же закону.

В 1839 году немецкий ботаник Маттиас Шлейден и зоолог Теодор Шванн подняли клеточную теорию на новый, более высокий уровень как общебиологическую теорию. В 1840 г. чешский учёный Я. Пуркенье впервые предложил термин протоплазма.

Сведения об особенностях строения органоидов клетки и их физиологических функциях появились с начала 20 в. Причиной этого стало открытие новых мощных биологических микроскопов, выделение и исследование клеток из живого организма, а также совершенствование методов фиксации клеток.

В частности, создание в нашей стране электронного микроскопа с увеличением в 10 000 раз (под руководством А. А. Лебедева в 1940) открыло новую эпоху в изучении клеточных органоидов и их ультраструктуры. Новое поколение электронного микроскопа и метод дифференциального центрифугирования обогащают преподавание новыми сведениями об использовании достижений физики и химии.

## **СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ КЛЕТКИ**

**МОРФОЛОГИЯ КЛЕТКИ** : Термин «клетка» происходит от греческого слова «цитос» — клетка. Растения делятся на одноклеточных прокариотов и многоклеточных эукариотов.

Примеры одноклеточных организмов включают бактерии и сине-зеленые водоросли. Эти клетки не имеют сформированного ядра. Материал ДНК концентрируется в центре клетки в определенной фазе. У одноклеточных организмов все функции обменных процессов осуществляются в этой одной клетке.

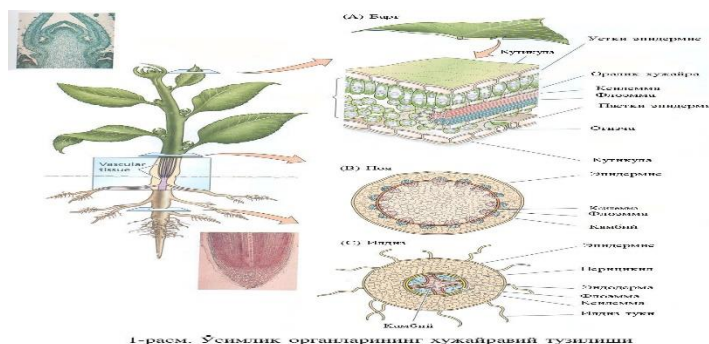
Клеточные растения со сформировавшимся самостоятельным ядром называются эукариотическими организмами. У многоклеточных организмов определенные функции метаболического процесса выполняются в каждой тканеобразующей клетке. Следовательно, многоклеточные организмы состоят не только из клеток, но и из тканей и органов, составляющих целый организм. В результате взаимозависимости их функций реализуется общий обменный процесс.

Растительные клетки по форме делятся на две группы:

1. Паренхимобразные клетки – к ним относятся клетки, не различающиеся по ширине.
2. Клетки прозенхимобразной формы – их длина в несколько раз превышает ширину.

Клетки различаются по размеру. М: клеток паренхимы, составляющих основную ткань, 0,015-0,070 mm, а клетки прозенхимной формы длинные и неодинаковые у разных растений, даже у одного и того же растения - хлопковое волокно 65- 70 mm, крапивное олово может быть волокном коры .80 mm

Хотя клетки различаются по размеру, форме и функциям, они имеют общую структуру. То есть в каждой взрослой клетке имеются: кожа, цитоплазма, вакуоль, ядро, пластиды, митохондрии, рибосомы, пероксисомы, эндоплазматическая сеть, мембраны и т. д. (рис. 1).



1-расс. Схематическое изображение строения хлоропластного тузильника

**КЛЕТОЧНАЯ КОЖА.** Наличие твердой оболочки у клеток растений является одним из признаков, отличающих их от клеток животных. В организме клетки размножаются делением. При делении материнской клетки между образовавшимися из нее двумя молодыми клетками возникает очень тонкий барьер, который сливается со старой кожей материнской клетки. В результате обе клетки покрываются твердой кожей.

Целлюлоза в основном состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. По сухому весу целлюлоза составляет 30%, гемицеллюлоза - 40%, пектиновые вещества - 20-25%. Целлюлозные вещества состоят из мицелл различной длины. Клеточная мембрана утолщается преимущественно изнутри.

Электронно-микроскопические исследования показывают, что клеточная мембрана имеет сетчатую структуру и состоит из трех слоев. Внутренний первичный слой имеет характер постепенного утолщения. В результате формируется средний вторичный слой. Два этажа ламчи по очереди состоят из этажей  $S_1$ ,  $S_2$  и  $S_3$  (рис. 2). Внешний слой называется третичным слоем.

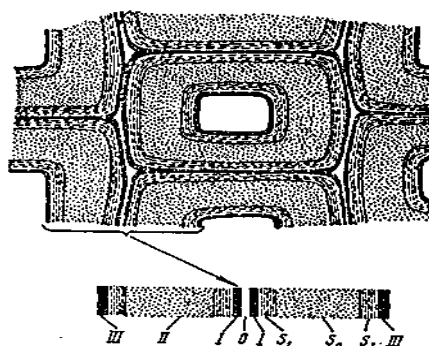


Рис. 2. Схема строения клеточной мембраны

I – первичный слой, II – вторичный (средний) слой и его слои  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ , III – третичный (внешний) слой.

Недавние исследования показали, что клеточная мембрана также ферментативно активна. То есть наличие в коже инвертазы, фосфатазы, аскарбиноксидазы и других ферментов

свидетельствует о ее метаболической активности. Эти ферменты играют особенно большую роль в процессах всасывания и перемещения веществ.

Через клеточную мембрану вода и растворенные в воде низкомолекулярные вещества проходят свободно, без сопротивления и выходят на уровень плазмолеммы. Однако диффузия растворов начинает ограничиваться после увеличения содержания лигнина и суберина в клеточной оболочке и утолщения слоя кутикулы.

**КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА.** Обменные отношения клетки с внешней средой и процессы жизнедеятельности, происходящие внутри протопласта, осуществляются через специальную мембранную систему. Протопласт и его органоиды покрыты мембранным слоем. То есть каждому органоиду свойственна своя мембрана, как и протоплазма. Он отделен от цитоплазмы с помощью этой мембраны.

Мембрана, окружающая протопласт снаружи (слой плазмалеммы), называется клеточной мембраной. Он обладает полупроводниковыми свойствами и легко пропускает через себя воду. Но он действует как высокоселективный барьер для веществ, растворенных в воде. В частности, он действует как барьер для свободного движения различных ионов и молекул против энергетического и осмотического градиента. Кроме того, мембрана является важнейшим метаболическим насосом. То есть активно переносит необходимые клетке ионы против градиента. Такие свойства мембраны имеют несравненное значение для того, чтобы клетка переносила только необходимые вещества, не перенося ненужных веществ внутрь. Итак, мембраны контролируют поток и энергию веществ, которые являются одной из важнейших частей процесса клеточного метаболизма: барьерного, транспортного, осмотического, энергетического, биосинтетического и др. Такие свойства мембраны присущи только живым клеткам.

Основной химический состав мембраны очень сложен и состоит в основном из липидов и белков. Липиды в основном включают фосфо-, сульфо- и гликолипиды. Слой биомембран равен 6-10 нм и состоит преимущественно из молекул липидного бислоя, между его слоями располагаются белковые молекулы. Элементарную структуру мембраны можно показать на основе модели Копи (рис. 3). Согласно этой модели, объем мембраны составляют двухслойные молекулы полярных липидов, а между ее слоями располагаются белковые молекулы.

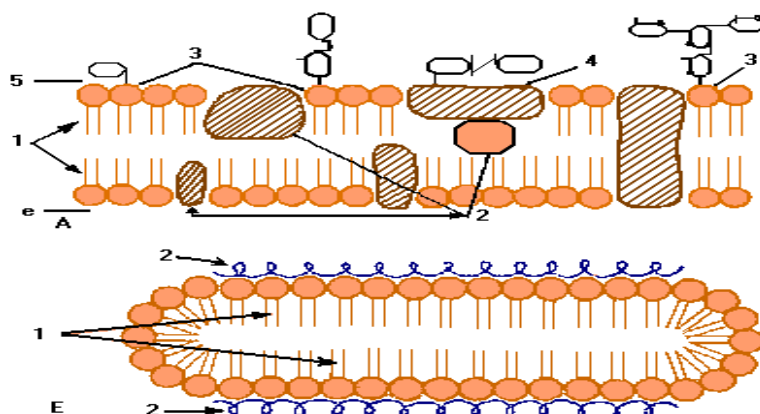


Рисунок 3. Мозаичное и глобулярное строение мембраны

А - схема мозаичного строения, Б - схема глобулярного строения: 1 - липидный бислой, 2 - белковый слой, 3 - гликолипиды, 4 - гликопротеины, 5 - наружная поверхность мембраны, 6 - внутренняя поверхность мембраны.

Основную роль в образовании мембран играют гидрофобные связи: липид — липид, липид — белок, белок — белок. В частности, в состав мембраны входят белки, выполняющие функции структурных

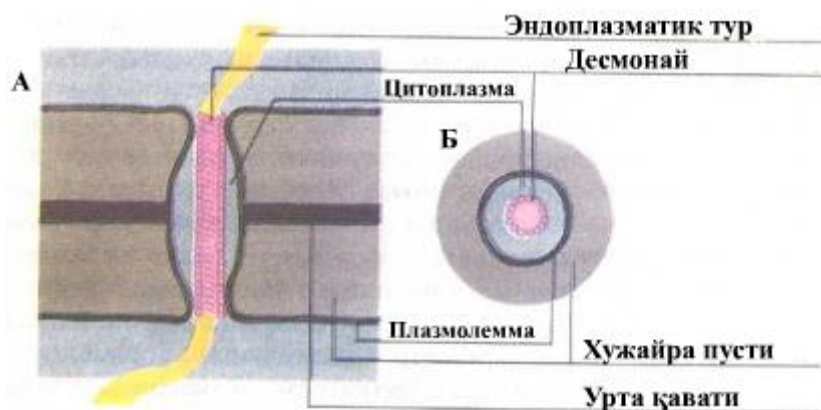
белков, ферментов, насосов, транспортеров и ионных каналов. В результате липиды находятся в постоянном контакте с белками и образуют гидрофобные связи. Между мембранными белками также обнаружены белки, транспортирующие сахара и аминокислоты. Эту задачу в основном выполняют специальные ферменты. Помимо белков мембрана содержит некоторые сложные углеводы и нуклеиновые кислоты. Она также имеет высокочувствительную систему (рецепторы). Через эту систему живая клетка взаимодействует с внешней средой. Органоиды клетки также функционально связаны через эту систему. Одной из важнейших функций мембраны является контроль и обобщение многих процессов, происходящих в протоплазме клетки. В целом мембрана представляет собой не только слой, окружающий и разделяющий протоплазму и органоиды, но и выполняющий важные метаболические функции.

**ЯДРО.** Ядро – один из важнейших органоидов растительной клетки. Оно может быть круглой или овальной формы, а в некоторых случаях может быть пушистым, нитевидным. Средний размер ядра растительной клетки составляет около 10 мкм. Большинство растительных клеток имеют ядро. Ядро окружено мембранным слоем и содержит 1-8 ядрышек. С помощью эндоплазматической сети в протоплазме ядерная мембрана соединяется с мембранами всех органоидов клетки. В результате характеризуется общей метаболической функцией протоплазмы. Основная функция ядра заключается в том, что оно управляет всеми физиологическими и биохимическими процессами, необходимыми для клетки, ткани, органа и всего растения, и считается информационным центром. Ядро характеризуется программой синтеза специфических белков и сохранения генетических признаков. ДНК в ядре играет ключевую роль в этой важной задаче. Нуклеоплазма является основой ядра, а ее состав в основном состоит из белков – ДНК (14%) и РНК (12%). Помимо них в ядре обнаружены липиды, вода, кальций, магний и ряд микроэлементов.

**ЯДРО.** Ядрышко является постоянным спутником ядра и хорошо видно под световым и электронным микроскопом. Его количество, размер и форма постоянны для разных видов растений. Ядро образуется в определенных участках ДНК и его границы нечетко различимы, поскольку оно не окружено мембранным слоем. Оно содержит меньше воды и на 80% состоит из белка и около 15% РНК. Количество РНК в ядре больше, чем в цитоплазме и ядре, поскольку ядро считается основным центром распределения РНК. Ядро участвует в синтезе белка и образовании рибосом. В целом ядро является основным центром хранения генетической информации в клетке.

**ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ.** Этот термин был введен Портером в 1945 году. Установлено, что эндоплазматический ретикулум представляет собой сложную разветвленную сетевую систему, состоящую из взаимосвязей канальцев, пузырьков и цистерн. Это широко распространенная и сложная мембранная структура в цитоплазме, образующая главным образом систему двухмембранных каналов. Толщина мембраны около 5-7 нм, внутренний диаметр каналов до 30-50 нм. Канал эндоплазматической сети заполнен жидкостью. Поверхность мембраны эндоплазматической сети гладкая или зернистая (бугристая). Углеводы, липиды и терпеноиды образуются преимущественно в гладкой мембране. В зернистой мембране синтезируются белки, ферменты и т. д. Рибосомы также расположены в некоторых участках мембраны эндоплазматического ретикулума. Они обеспечивают процесс синтеза белка. Каналы эндоплазматической сети также связаны с ядерными мембранами и плазмолеммой. В результате он обеспечивает движение и распределение веществ внутри протоплазмы.





Эндоплазматическая сеть каждой клетки (через плазмодесмальную нить) связана также с эндоплазматической сетью других клеток, в результате чего реализуется общая система обмена веществ (рис. 4).

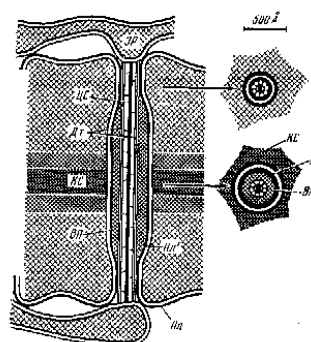


Рисунок 4. Электронно-микроскопическое строение плазмодесм.

схема (Рабарас, 1968).

СС-центральные каналцы, ДТ-десмоциты, ЭР-эндоплазматический ретикулум, ПЛ-плазмалемма, ПЛ-плазмодесма в каналцах, ВП-внутренняя сторона плазмодесм, КС-клеточная оболочка.

**РИБОСОМЫ.** Рибосомы — мельчайшие органеллы эндоплазматической сети. Они были открыты в 1955 году компанией Palada. На изображениях электронного микроскопа рибосомы кажутся круглыми и имеют диаметр 20-30 нм. Каждая из рибосом состоит из двух больших и малых фрагментов. Диаметр большего — 12–15 нм, меньшего — 8–12 нм. Фрагменты рибосомы синтезируются в ядре и перемещаются в цитоплазму. В цитоплазме в матричной молекуле РНК образуются рибосомы. Рибосомы находятся свободно в цитоплазме или прикреплены к мембране эндоплазматической сети.

Рибосомы являются основным источником синтеза белка в клетке. Они содержат 65% всей РНК в клетке, 50-57% белка, 3-4% липидов.

В последующие годы было обнаружено, что рибосомы присутствуют не только в протоплазме, но и в ядре, пластидах и митохондриях и обладают способностью синтезировать специфические белки.

**АППАРАТ ГОЛЬДЖИ.** Везикулярные слои, расположенные в определенных участках эндоплазматической сети, называются аппаратом Гольджи. Они возникают в результате слияния и трансформации везикул, оторвавшихся от эндоплазматической сети. Встречаются различные

дисковые, стержневые и другие формы, их в каждом наборе по несколько (рис. 5). Толщина мембраны составляет 7-8 нм. От нескольких до сотни в каждой растительной клетке



Рисунок 5. Схематическое изображение аппарата Гольджи.

1-дистальная или секреторная часть, 2-основной слой плазмы, 3-поры, 4-нуклеопроотеины, 5-образующая часть, 6-рибосомы

**ПЛАСТИДЫ.** Растительные клетки отличаются от клеток животных наличием пластид. Слово «пластида» происходит от греческого слова «plastikos», что означает «сформированный».

В цитоплазме пластиды отличаются двойной мембраной. Они имеют круглую или овальную форму. В клетках листьев высших растений обнаружено до 20-50 штук. Пластиды бывают бесцветными (протопласты, лейкопласты) или окрашенными (хлоропласты, хромопласты).

В растительной клетке имеется три типа пластид: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты – преимущественно зеленые (от греческого слова «хлорос» – зеленый). Он содержит пигменты, состоящие из хлорофилла и каротиноидов. Основная функция этого органоида заключается в том, что в нем происходит фотосинтез. По этой причине его еще называют органом фотосинтеза (подробнее об этом мы поговорим в разделе фотосинтез).



Хромопласты – (происходит от греческого слова «хрома» – цвет) могут быть желтого, красного и коричневого цвета. Они обнаружены в надземных и подземных органах растений, в протоплазме цветков и плодовых клетках растений. Хромопласты содержат каротиноидные пигменты (каротин-  $C_{40}H_{56}$ , лютеин -  $C_{40}H_{56}O_2$ , виолаксантин -  $C_{40}H_{56}O_4$ ). Их можно найти в листьях дрока, некоторых плодах (цедра апельсина, наматак, арбуз, томат, морковь и др.). Форма хромопластов весьма разнообразна: округлая, эллипсоидная, треугольная, многоугольная, игольчатая, заостренная и др. Биологически важно, что цветы благодаря хромопластам приобретают разную окраску и привлекают насекомых. Потому что насекомые обеспечивают (им) внешнее опыление.

Лейкопласты не содержат пигментов (от греческого слова «лейкос» — белый). Именно поэтому они бесцветны. Форма преимущественно сферическая. Содержит крахмал и белковые



гранулы. Он содержится в формирующихся тканях, подземных органах и семенах растений. Лейкопласты были открыты Крюгером в 1854 году. Они окружены толстой мембраной. На свету структура внутренних пластинок развивается и превращается в зеленые хлоропласты.

**МИТОХОНДРИИ.** Митохондрии — одни из основных органелл протоплазмы клетки и основной источник энергии. В растительной клетке они округлые, гантелевидные, диаметром 0,4-0,5 мкм и длиной 1-5 мкм. В каждой ячейке содержится от нескольких десятков до 2000 ячеек. Митохондрии имеют внешнюю и внутреннюю мембраны толщиной 5-6 нм (рис. 6). Внутренняя мембрана расположена слоями и называется кристами.

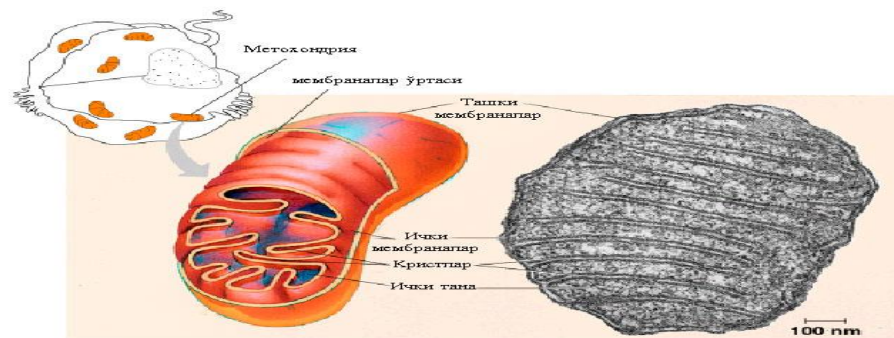
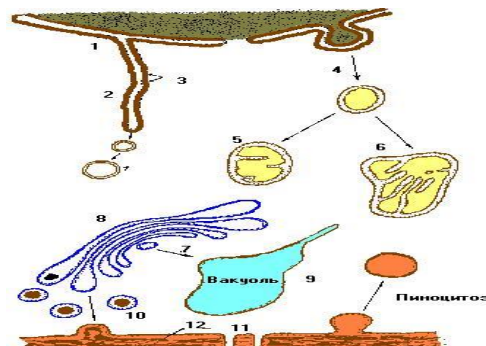


Рисунок 6. Схематическое строение митохондрий

Его роль в процессе обмена веществ очень велика. Они являются источником энергии, поскольку представляют собой дыхательный центр, органоид, вырабатывающий АТФ. Ферменты (сукциноксидаза, цитохромоксидаза) играют ключевую роль в генерации и передаче энергии.

В 1961 году Грин обнаружил, что митохондрии в растительных клетках обновляются каждые 5-10 дней. Митохондрии имеют собственную ДНК, РНК и рибосомы и способны к самостоятельному синтезу белков.

В результате последующих исследований было установлено, что митохондрии и пластиды генетически связаны друг с другом. То есть при участии обеих оболочек ядра клетки образуются выпуклые бугорки. Везикулы, отрывающиеся от ядерной мембраны, называются начальными тельцами. Они развиваются в митохондрии и хлоропласты (рис. 7).



7 – картинка. Онтогенетические взаимоотношения между структурами клеточных мембран

1 - ядерная оболочка, 2 - эндоплазматическая сеть, 3 - рибосомы, 4 - начальные тельца, 5 - митохондрии, 6 - пластида, 7 - сферосома, 8 - аппарат Гольджи, 9 - вакуоль, 10 - плазмалемма, 11 - плазмодесма, 12 - клеточное пальто

**ЛИЗОСОМЫ.** Лизосомы объем равен митохондриям но сравнение масса из них меньше был являются органоидами и являются главным образом источником кислых ферментов. Эти ферменты включают кислую рибонуклеазу, кислую дезоксирибонуклеазу и катепсины. В частности, собраны ферменты, участвующие в гидролизе белков, нуклеиновых кислот и гликозидов. Эти ферменты называются лизосомами, поскольку они способны расщеплять различные вещества в клетке с помощью воды. Это универсальные органоиды для всех живых клеток. Они также считаются органами, которые переваривают питательные вещества в клетке. Аминокислоты и нуклеотиды, образовавшиеся в результате процесса пищеварения внутри лизосомы, диффундируют через лизосомальную мембрану и выходят в цитоплазму. Эти вещества участвуют в процессе клеточного дыхания или биосинтезе макромолекул.

**ПЕРОКСИСОМЫ.** Одними из очень маленьких органелл, открытых в последние годы в протоплазме, являются пероксисомы. Термин пероксисома был впервые предложен Де Дювом в 1965 году на основе исследований клеток животных. Их наличие в растительных клетках было обнаружено Толбертом в 1968 г. Пероксисомы по размерам близки к митохондриям. У растений они преимущественно округлой формы, диаметром 0,2-1,5 мкм. Они окружены мембранным слоем, меньшим, чем митохондрии, и не имеют крист. Пероксисомы содержат больше ферментов дыхания (фотодыхания) на свету. Именно поэтому они обильны в листьях и находятся в постоянном контакте с хлоропластами. По мнению некоторых ученых, пероксисомы возникают на уровне мембраны эндоплазматической сети и отделяются от нее.

**ГЛИОКСИСОМЫ.** Глиоксисомы также относятся к группе пероксисом. Эти органоиды образуются в прорастающих половых клетках. В них сконцентрированы ферменты, участвующие в образовании сахара путем изменения жирных кислот. По размеру они равны пероксисомам и связаны с эндоплазматической сетью.

**СФЕРОСОМЫ.** Эти органоиды были открыты Ганштейном в 1880 году и он назвал их «микросомами». Позже, в зависимости от формы, ее стали называть сферосомой. Форма округлая, способная к сильному поглощению света, диаметр 0,5 – 1 мкм. Он образуется и секретируется из эндоплазматической сети. В организме много липидов. Поэтому их еще называют липидными каплями. В сферосомах обнаружены ферменты липаза, эстераза, протеаза, кислая фосфатаза, РНКаза, ДНКаза. Тот факт, что в них преимущественно содержится много фермента липазы, создает условия для большего синтеза и накопления жиров. Его функции аналогичны функциям лизосом.

**МИКРО ТРУБКИ.** Трубоччатые органоиды расположены во наружном слое цитоплазмы клетки. Их длина составляет 20-30 нм. Толщина стенки составляет 5-14 нм. Микротрубочки — это органеллы, обнаруженные в клетках растений и животных. Их слой не состоит из мембраны, а представляет собой спиральное расположение глобулярных макромолекул. Объясняется, что движение цитоплазмы в клетке связано с микротрубочками, поскольку они участвуют в процессе обмена, который делает возможным движение цитоплазмы.

**ВАКУОЛЫ.** Вакуоли – типичная органелла растительной клетки. Протоплазма растительных клеток отличается от клеток животных тем, что содержит много воды. Поэтому в растительной клетке хорошо развита вакуольная система.

В молодых клетках вместо вакуолей имеются пузырьки, расположенные в каналах эндоплазматической сети. По мере взросления клетки эти пузырьки начинают сливаться друг с другом, становятся крупнее и отделяются от эндоплазматической сети, образуя большую одиночную вакуоль в центре клетки. Окружающая его мембрана называется тонопластом эндоплазматической сети. Жидкость, заполняющая вакуоль, называется клеточным соком. В центре взрослых клеток образуется единственная вакуоль, ее объем может достигать 90% от общего объема клетки.

Клеточный сок на 96-98% состоит из воды, в нем содержатся органические кислоты, белки, аминокислоты, углеводы, алкалоиды, гликозиды, добавки, различные соли, эфирные масла, пигменты и др. Накопление этих веществ в вакуоли увеличивает концентрацию клеточного сока. Клеточный сок представляет собой жидкость с кислой реакцией на азот. В большинстве случаев рН составляет около 5,0-6,5, у лимона — 2, у бегонии — 1. В некоторых случаях может иметь и слабощелочную реакцию (тыква, огурец, дыня).

Основная биологическая роль вакуолей заключается в том, что они приобретают осмотические свойства за счет концентрации собираемого ими клеточного сока. В результате контролируется мощность всасывания, тургорное давление и водный режим клетки. В живых растениях он контролирует поступление, перемещение и распределение воды и минеральных элементов. В этих вакуолях также собираются продукты жизнедеятельности (алкалоиды, полифенолы, стероиды и др.), образующиеся в результате клеточного метаболизма. Углеводы и белки, вырабатываемые растениями, также хранятся в клеточном соке. В целом в зависимости от вида растений и клеток, тканей или органов клеточный сок различается.

**ПРОТОПЛАЗМА.** Протоплазма вместе с цитоплазмой и органоидами внутри клетки образуют единое целое, в котором протекают сложные реакции обменного процесса.

Цитоплазма — это жидкость, составляющая основную часть протоплазмы. Остальные органоиды преимущественно расположены в цитоплазме. Оптимальные условия для их формирования, развития и выполнения своих функциональных задач находятся только внутри цитоплазмы. Цитоплазма, заполняющая растительную клетку, состоит из трех слоев. Слой, прилегающий к клеточной стенке с поверхности, называется плазмолеммой, то есть внешней мембраной. Внутренний слой ограничен вакуолью и образует тонопласт или внутреннюю мембрану. Средний слой цитоплазмы называется мезоплазмой. Все органоиды, участвующие в метаболическом процессе клетки, расположены в мезоплазматическом слое цитоплазмы. Цитоплазма — слизистая, бесцветная, тонкая и полужидкая субстанция. Относительный вес больше единицы равен 1,025 — 1,055. Способность поглощать свет также выше, чем у воды. Она имеет особое структурное строение, т. е. вязкостные и упругие свойства. Химический состав протоплазмы очень сложен и состоит из органических и неорганических соединений. Они коллоидные и растворенные.

На примере капустного листа химический состав цитоплазмы клетки можно показать следующим образом. Белки - 63-64%, жиры - 20-21%, углеводы - 9-10% и минеральные вещества - 6-7%. До 80% протоплазмы живой клетки составляет вода. Семена могут иметь 10-11%. В целом большая часть протоплазмы представляет собой воду, а остальная часть — сухое вещество. Основную часть сухого вещества составляют белки.

**ДВИЖЕНИЕ ЦИТОПЛАЗМЫ.** Одной из его важных особенностей является то, что цитоплазма внутри живой клетки всегда находится в круговом и жидкостном движении. Обычно вовлекается не вся протоплазма. Часть клетки, прикрепленная к коже, — плазмолемма и тонопласт — находится в состоянии покоя. Органоиды в протоплазме движутся пассивно, присоединяясь к цитоплазме. Скорость цитоплазматического движения можно определить путем наблюдения и измерения движения органелл. Вращательное движение обычно наблюдается в клетках, протоплазма которых расположена близко к клеточной мембране, а средняя часть занята крупной вакуолью. Протоплазма движется в одном направлении, как бы вращаясь вокруг центра клетки. Это можно увидеть в клетках водных растений — элодеи или валиснерии (рис. 1).

При проточной (циркуляционной) форме движение протоплазмы направлено во всех направлениях в виде тонких струек. Время от времени каждый ток меняет свое направление и течет в противоположном направлении. Противоположные токи идут бок о бок. Токи в центральной части клеток также меняют свое место. Его также можно увидеть в волосках традесканции на волосках молодых ветвей тыквы.

Движение протоплазмы может быть первичным и вторичным. Естественное движение в неповрежденных и нормальных условиях называется первичным движением. Вторичное движение ускоряется в результате внешнего воздействия на покоящуюся протоплазму, т. е. повреждения соседних клеток (порез, травма), температуры, света, химических веществ, электрического тока и т. д. Также возможно остановить движение, когда эффект сильный. В результате движения цитоплазмы протоплазма и органоиды снабжаются питательными веществами, кислородом, водой и минералами. Органоиды протоплазмы также лучше выполняют свои функциональные задачи в результате пассивного движения.

## **ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КЛЕТКИ**

Химический состав растительной клетки очень сложен и состоит из органических и неорганических соединений. Они коллоидные и растворены в клетке. Это результат их постоянного метаболизма. В результате процесса обмена веществ растения взаимодействуют с окружающей средой и получают большую часть элементов, входящих в периодическую систему. В результате усвоения этих элементов формируется органический и минеральный состав клетки. 19 из этих элементов составляют основу жизненного процесса. 16 из них (фосфор, азот, калий, кальций, сера, магний, железо, марганец, медь, цинк, молибден, бор, хлор, натрий, кремний, кобальт) относятся к группе минеральных элементов. Остальные принимаются как  $(S, N, O)SO_2$ ,  $O_2$  и  $N_2O$ . 4 элемента в составе клетки – S, N, O, N – называются органогенами и составляют 96% от общего количества. То есть по сравнению с сухой массой клетки углерода — 45 %, кислорода — 42 %, водорода — 6,5 % и азота 1,5 %. Все остальные элементы составляют 5%. Роль большинства элементов, находящихся в организме растений, хорошо изучена.

В целом в растительной клетке в среднем 80-85% составляет вода, а 95-96% массы сухого вещества - органическое вещество.

## **2-лекция**

### **Движение хлоропластов, световые реакции фотосинтеза, темновые реакции фотосинтеза.**

#### **ПЛАН:**

1. Фотосинтез и его значение.
2. История изучения фотосинтеза.
3. Адаптация строения листа к фотосинтезу.
4. Пути образования хлоропластов, строение, химический состав.
5. Основной пигмент зеленых растений.

6. Растительные пигменты и их свойства.

7. Основные функции хлорофиллов.

8. Основные функции каротиноидов.

9 Основные функции фикобилинов.

### Основные фразы:

Фотосинтез, энергия света, химическая энергия, схематическое уравнение, этапы обучения, строение листа, функции, хлоропласты, строение, химический состав, образование. Пигменты, хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины, фикозеритрин, фикоцианин, структуры, световые спектры.

**Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 169-174

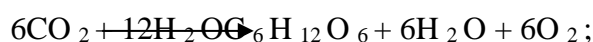
2. Ходжаев Дж. Физиология растений. Страницы 45-58

Жизненные процессы всех живых организмов в природе динамически основаны на энергообеспечении. Единственным источником этой энергии является солнечная энергия, и организмы обладают способностью поглощать ее не напрямую, а только в виде свободной химической энергии. Это энергия химических связей в органическом веществе. Его могут производить только зеленые растения и частично автотрофные микроорганизмы.

Образование органических веществ из неорганических веществ ( $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ) в организме зеленых растений под действием солнечного света называется фотосинтезом. Фотосинтез — единственный процесс на Земле, преобразующий солнечную энергию в химическую энергию. Образующиеся органические вещества являются источником энергии для всех организмов, основой жизни в целом. В то же время фотосинтез — единственный источник кислорода в природе.

Процесс фотосинтеза можно представить следующим схематическим уравнением:

свет



хлорофилл

**Жизнь зеленых растений характеризуется непрерывным накоплением органического вещества и выделением молекулярного кислорода в природу. Вот почему от фотосинтеза растений зависит жизнь других организмов в природе, в том числе животных и человека.**

**Потому что эти организмы получают готовые органические вещества только через растения.**

### ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Первый эксперимент по изучению фотосинтеза провел английский химик Дж. Пристли в 1771 году. Он поместил веточку мяты под стеклянный колпак, воздух которого был «испорчен» горением свечи или отравлением мышью, и через несколько дней обнаружил, что воздух в нем улучшился. То есть под колпаком, где хранилась мята, свеча долго горела, не гаснув, и мышь жила.

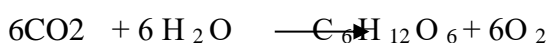


Позже Пристли повторил опыт Пристли и пришел к выводу, что растения очищают воздух только на свету, а в темноте разрушают воздух, как животные. Таким образом, Пристли и Ингенхаус открыли, что в растениях происходят два противоположных процесса. Но они не понимали, что это значит для растений.

Швейцарский учёный Ж. Сенебай в 1782 году в результате опытов растения выделяют на свету кислород, а вместе с тем и испорченный воздух (т.е.  $\text{CO}_2$  и т.п.) победит.

В 1804 году швейцарский учёный Т. Соссюр обнаружил, что он накапливает углерод в своем организме, потребляя  $\text{CO}_2$  в свете растений. Он впервые на основе экспериментов показал, что соотношения поглощенной углекислоты и выделяемого кислорода равны друг другу, что в процессе образования органического вещества наряду с углекислотой участвует вода.

В 1840 году французский агрохимик Ж.Б.Бюссенго всесторонне рассмотрел результаты работ в области фотосинтеза и подтвердил выводы Соссюра, впервые создавшего схематическое уравнение фотосинтеза:



**Проблемой определения роли света в процессе фотосинтеза занимались также американский физик Дж. У. Дрейпер, позднее Ю. Сакс и В. Пфедфер. Они пришли к выводу, что процесс фотосинтеза лучше всего протекает в желтых лучах светового спектра. Но в 1875 г. великий физиолог К. А. Т. Мирязев обнаружил, что этот вывод ошибочен.**

На основе экспериментов он показал, что наиболее мощный процесс фотосинтеза происходит в красном свете, поглощаемом молекулой хлорофилла. Работы Тимирязева в этой области обобщены в его докторской диссертации на тему «Поглощение света растениями» (1875) и в книге «Солнце, жизнь и хлорофилл» (1920).

Так , в XVIII и XIX веках были определены процесс фотосинтеза, происходящий у зеленых растений, и его основные стороны: поглощение углекислого газа, выделение молекулярного кислорода, потребность в свете, участие хлорофилла и образование органических веществ.

В XIX веке изучение фотосинтеза шло более интенсивно. Основные эксперименты были направлены на изучение фотосинтетических органов — хлоропластов, пигментов и главным образом механизма фотосинтеза. Велики на этом поприще заслуги М.С.Света, В.Н.Любименко, А.А.Иванова, А.А.Рихтера, С.П.Костичева, Т.Н.Годнева , О.Варбурга, М.Кальвина, Е.И.Рабиновича и других. В настоящее время над изучением этого процесса работают такие учёные, как А.А.Красновский, А.А.Ничипорович, Ю.Тарчевский, А.Л.Курсанов, А.Т.Макроносов, Ю.Носиров.

## **ЛИСТ – ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ ОРГАН**

Лист зеленых растений — один из важнейших органов, в котором происходит процесс фотосинтеза. Именно поэтому лист называют главным фотосинтезирующим органом. Его клеточная структура приспособлена к транспирации, дыханию и главным образом фотосинтезу (рис. 1). Верхняя и нижняя стороны листовой пластины покрыты корой. Покровная ткань эпидермиса состоит из множества плотно упакованных клеток. Эти клетки имеют тонкую кожу, бесцветны и прозрачны, хорошо пропускают свет. Роль мундштуков выполняют специальные пары клеток, расположенные между клетками кожи. Их тургорное состояние может меняться (соответственно открывается или закрывается отверстие между ними). У большинства растений ротовой аппарат находится на нижней стороне листа, а у некоторых — на верхней. В процессе фотосинтеза через эти устьица поглощается углекислый газ и выделяется молекулярный кислород.

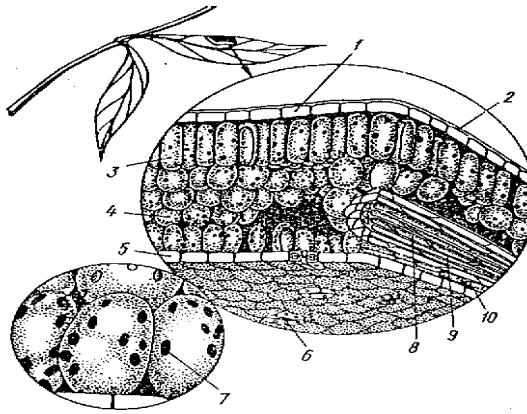


Рисунок 1. Структура листа

1 — верхний эпидермис, 2 — кутикула, 3 — продолговатые клетки, плотно расположенные друг к другу, 4 — округлые клетки, образующие промежутки между собой, 5 — нижний эпидермис, 6 — устьица, 7 — хлоропласты, 8 — ксилема, 9 — флоэма, 10 — выстилающие клетки

Между верхней и нижней кожей расположены клетки, образующие мякоть листа (мезофилл). В листьях большинства наземных растений он состоит из двух слоев. Слой под верхней корой состоит из плотно расположенных палочковидных, продолговатых клеток. Эти клетки имеют большое количество хлоропластов. Они являются основным слоем, синтезирующим органические вещества. Клетки под ним часто имеют круглую форму и располагаются в промежутках друг с другом. Полости соединены мундштуками. Это создает благоприятные условия для газообмена. Кроме того, эти клетки имеют еще и хлоропласты, а значит, участвуют в процессе фотосинтеза.

Чтобы в листьях продолжался фотосинтез, их необходимо снабжать водой. В этом случае большое значение имеет открытость мундштука.

**ХЛОРОПЛАСТЫ.** Причиной того, что процесс фотосинтеза происходит преимущественно в листьях и отчасти в молодых ветвях, является наличие в них хлоропластов. Фотосинтетическая система растений воплощена в хлоропластах. Хлоропласты производят органические вещества, источник химической энергии для всех живых организмов.



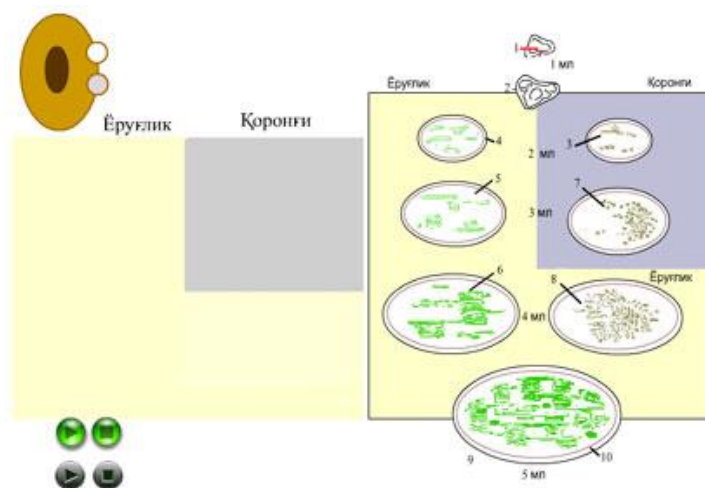
Каждая клетка листа содержит в среднем 20-50 хлоропластов, а в некоторых случаях и больше. Они имеют зеленый цвет, потому что пигмент хлорофилл находится в хлоропластах. В хлоропластах протекают все реакции процесса фотосинтеза: поглощение световой энергии, фотолиз (разложение) воды и выделение кислорода, фосфоресценция на свету, поглощение углекислого газа и образование органических веществ. Поэтому их химический состав и структурное строение также сложны.



Хлоропласты содержат много воды, в среднем 75%. Остальное состоит из сухого вещества. Белки составляют 35-55% общего количества сухого вещества, липиды - 20-30%, остальное - минеральные вещества и нуклеиновые кислоты. Хлоропласты содержат множество ферментов и все пигменты, участвующие в фотосинтезе.

Хлоропласты окружены двойной мембраной, обладают высокой функциональной активностью. Внутренняя структура очень сложна. Состоит из стромы (основного тела) и граны. Они, в свою очередь, характеризуются пластинчатой и пластинчатой структурой. Гранулы содержат тилакоиды. В молодых гранулах хлоропластов имеется 3-6 тилакоидов, а у взрослых это число может достигать 45. Поверхность пластинок покрыта глобулами. Их называют квантосомами.

Хлоропласты разных растений различаются по числу, форме и размерам. Хлоропласты могут образовываться в листьях зеленых растений тремя различными способами: 1) путем простого деления; 2) почкованием в результате нарушения нормального состояния некоторых клеток; 3) размножение через ядро клетки. Этот путь считается основным. Вначале на мембране ядра клетки появляется очень маленькая шишка. Он постепенно увеличивается, отделяется от ядерной оболочки, перемещается в цитоплазму клетки и там полностью формируется (рис. 3).



3 – картинка. Онтогенез хлоропластов

Слева — развитие хлоропластов на свету (ламеллы и граны формируются нормально). Справа — их развитие в темноте (формируется проламеллярное тело). 1 - начальное выпячивание, 2 - проникновение внутренней мембраны, 3 - пропластид, 4 - образование внутренних пластинок, 5 - грана, 6 - стромальная пластинка, 7 - проламеллярное тело, 8 - образование пластинок, 9 - зрелый хлоропласт, 10 - капля масла

Свет необходим для полноценного формирования хлоропластов.

В темноте формируется строма хлоропластов и ее объем. А вот внутренняя структура - ламели, пластинки, граны, тилакоиды и пигменты хлорофилла формируются только на свету.

## ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ . ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНАЯ СТАДИЯ ФОТОСИНТЕЗА

### РЕАКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА

Мы показали схематическое уравнение, изображающее образование органического вещества и выделение молекулярного кислорода в зеленых растениях при наличии световой энергии.

свет



хлорофилл

Это уравнение не является простым уравнением химической реакции, оно представляет собой сумму тысяч реакций. Совокупность всех реакций включает в основном две стадии: 1) реакции, протекающие на свету, 2) реакции, не требующие света, т. е. реакции, протекающие в темноте.

### РЕАКЦИИ НА СВЕТЕ

Реакции первой стадии фотосинтеза протекают только при наличии света. Этот процесс начинается с поглощения света и ассимиляции хлорофилла «а» в присутствии других вспомогательных пигментов (хлорофилла «б», каротиноидов, фикобилинов) . В результате вода расщепляется под действием световой энергии, выделяется молекулярный кислород, НАДФ.Н<sub>2</sub> (дигидроникотинамид-аденин-динуклеотидфосфат) и АТФ.

(аденозинтрифосфат).

**СВЕТОВАЯ ЭНЕРГИЯ.** Световая энергия имеет характер электромагнитной вибрации. Он разделяется и распространяется только как кванты или фотоны. Каждый квант света имеет определенный источник энергии. Это количество энергии в основном зависит от длины волны света и определяется по следующей формуле:

$$Y_e = hc/S$$

где  $Y_e$  — энергия кванта, в джоулях (кДж),  $h$  — константа света, постоянное число  $6,26196 \cdot 10^{-34}$  Дж/с,  $S$  — длина волны,  $S$  — скорость света  $3 \cdot 10^{10}$  см/с.

Энергия каждого кванта видимой и фотосинтетически активной части солнечного света (400-750 нм) различна. Например, энергия одного кванта спектра с длиной волны 400 нм равна 299,36 кДж, исходя из этого 500 нм - 239,48 кДж, 600 нм - 199,71 кДж, 700 нм - 170,82 кДж и т. д. То есть энергия света с короткой длиной волны больше, а с длинноволновой, наоборот, меньше. Поэтому короткие ультрафиолетовые лучи (длина волны короче 300 нм) могут оказывать вредное воздействие на живые организмы на Земле. Потому что у них много энергии. Лучи с длиной волны 300-400 нм в основном участвуют в контроле роста и развития. Под воздействием этих лучей ускоряется процесс деления клеток и развития растений. Лучи с длиной волны 400-700 нм участвуют в фотосинтезе, поскольку энергетический уровень этих спектров вызывает фотосинтетические реакции. Поскольку энергия лучей с длиной волны 750 нм и более очень мала, в фотосинтезе они не используются.

Каждый пигмент, включая молекулу хлорофилла, обладает способностью поглощать один квант световой энергии. Одна молекула пигментов не может поглотить сразу два кванта монохроматического света. Квант света поглощается электроном молекулы пигмента, и этот электрон

переходит в возбужденное состояние. В результате молекула пигмента также находится в возбужденном состоянии.

Энергетические уровни молекул хлорофилла показаны на рисунке 1. То есть, когда молекула хлорофилла поглощает квант красного света, электрон переходит с основного уровня ( $S^0$ ) на первый синглетный ( $S^1$ ) уровень ( $S^0 \rightarrow S^1$ ) и это состояние длится очень недолго ( $10^{-8}$ - $10^{-9}$  секунд), обладает высокой способностью к реакции. За этот короткий период электрон тратит свою энергию и возвращается в исходное состояние покоя ( $S^1 \rightarrow S^0$ ) и может получить еще один квант света. При поглощении кванта коротковолновых сине-фиолетовых лучей электрон переходит с основного уровня на более высокий синглетный уровень ( $S^2$ ) ( $S^0 \rightarrow S^2$ ). Электроны быстро падают со второго синглетного уровня ( $10^{-12}$  -  $10^{-13}$  сек) на первый синглетный уровень, при этом часть энергии тратится, превращаясь в тепловую энергию. В фотохимических реакциях принимают участие электроны в первом синглетном ( $S^1$ ) состоянии, а иногда и в триплетном ( $T^1$ ) состоянии. Потому что вместо того, чтобы происходить непосредственно в ( $S^1 \rightarrow S^0$ ),  $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow S^0$  или  $S^1 \rightarrow T^1 \rightarrow T^2 \rightarrow S^0$  также возможно. Изменение направления движения электронов триплетного состояния пигментов происходит в результате  $S^1(II) \rightarrow T^1(III)$ . Немного больше времени (от  $10^{-7}$  до нескольких секунд) затрачивается на переход электронов из состояния T в состояние  $S^0$ . В результате пигменты в этом состоянии обладают более высокой химической активностью. Поглощенная молекулой хлорофилла квантовая энергия участвует в ряде процессов, главным образом в реакциях фотосинтеза, и выделяется из молекулы в виде световой или тепловой энергии.

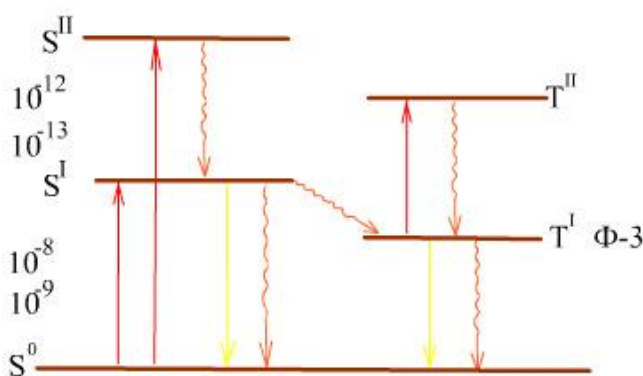


Рисунок 1. Схема активации хлорофилла на свету

В результате исследований ученых был определен уровень эффективности световой энергии в фотосинтетических реакциях. Энергетическая эффективность определяется количеством выделившегося при фотосинтезе  $O_2$  или поглощенного  $CO_2$  за счет поглощенного кванта света. Необходимо учитывать, что хотя все поглощенные лучи (особенно красные) полезны, большая часть их энергии теряется при переносе электронов в молекуле хлорофилла. В результате эта энергия вызывает уменьшение полезного коэффициента (Fk). На полное поглощение одной молекулы  $CO_2$  расходуется 502 кДж энергии. Чтобы эта реакция произошла



трех квантов красного света с длиной волны 700 нм будет достаточно. Потому что каждый квант этих лучей имеет энергию 171 кДж. На практике для полного поглощения одной молекулы  $CO_2$  и выделения  $O_2$  требуется 8 квантов. То есть полезный коэффициент красного света, используемого в процессе фотосинтеза, близок к 40%. Полезный коэффициент фиолетовых лучей еще ниже (21%). Если на растения воздействует синий спектр света с длиной волны 400 нм, полезный коэффициент равен 20,9% (т.к. энергия каждого кванта равна 229 кДж):

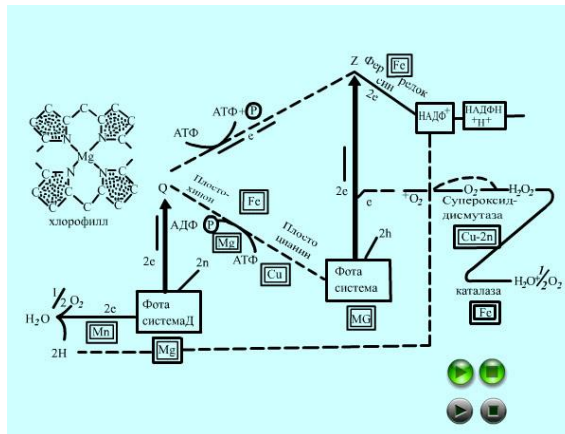
$$\text{—ФК=20,9\%}$$

2229 · 8

По данным экспериментов, проведенных Р.Эмерсоном в 1957 г., уровень эффективности красных лучей с длиной волны 660-680 нм является самым высоким. Эффективность длинных или коротких лучей снижается. Кроме того, энергетическая эффективность смешанных спектров выше для фотосинтетических реакций по сравнению с монохроматическими лучами. Например, при поглощении 1000 квантов красного света с длиной волны 710 нм высвободилось 20 молекул кислорода, а при поглощении 1000 квантов света с длиной волны 650 нм высвободилось 100 молекул кислорода. Но когда одновременно экспонировались световые спектры 710 нм и 650 нм, вместо 120 молекул высвободилось 160 молекул кислорода. Поэтому эффективность использования лучей с разной длиной волны выше (40 молекул  $O_2$  разделяются на много), что называется эффектом Эмерсона.

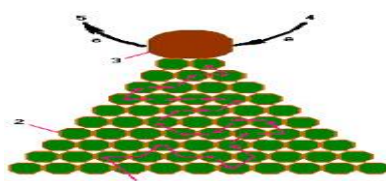
Эти эксперименты объяснили законы эффективного использования энергии света в фотосинтезе. То есть для эффективности процесса фотосинтеза недостаточно не только энергии, получаемой хлорофиллом «а», но большое значение имеет активное участие других пигментов, хлорофилла «б» и каротиноидов.

Р. Эмерсон (1957) предположил, что в хлоропластах имеются две фотосистемы. Позднее это предположение подтвердилось. С помощью дифференциального центрифугирования и других методов выделены и изучены белковые комплексы, образующие фотосистему-1 и фотосистему-П. В результате деятельности фотосистем происходит квантовое поглощение, транспорт электронов и образование АТФ (рис. 2).



Фигура 2. Движение электронов в фотосистемах и образование АТФ

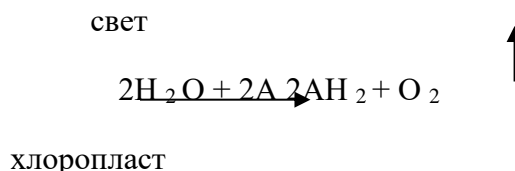
Каждая фотосистема имеет центр активных реакций, который характеризуется наибольшей длиной волны света, поглощаемого хлорофиллом «а» (рис. 3). Основным пигмент в первой фотосистеме  $P_{700}$  равен  $P_{680}$  во второй фотосистеме. Каждый фотосинтетически активный реакционный центр хлоропластов содержит 200-400 молекул вспомогательных пигментов хлорофилла «а», хлорофилла «б», каротиноидов и фикобилинов. Их основная функция — поглощать световую энергию и доставлять ее в реакционный центр.



3 – картинка. Простая модель фотосистемы

1 – квантовый свет, 2 – светопринимающие пигменты в хлоропластах, 3 – реакционный центр, 4 – донор, 5 – акцептор

**ФОТОЛИЗ ВОДЫ.** Одной из первых фотохимических реакций фотосинтеза является фотолиз воды. Разложение воды под действием световой энергии называется фотолизом. Его существование было впервые обнаружено в 1937 г. Р. Хиллом в хлоропластах, выделенных из листьев. Поэтому этот процесс называется реакцией Хилла. То есть при воздействии света на изолированные хлоропласты выделяется кислород даже в условиях  $\text{CO}_2$  (А – водород):



Эта реакция Хилла используется для определения уровня активности хлоропластов. В 1941 г. А.П.Виноградов и Р.В.Тейс изотопным методом подтвердили, что источником выделившегося молекулярного кислорода является вода. От общего количества кислорода в воздухе:  $\text{O}^{16}$  - 99,7587%,  $\text{O}^{17}$  - 0,0374% и  $\text{O}^{18}$  - 0,2039%. В том же году американские учёные С. Рубен и М. Кеймен ещё раз подтвердили, что источником выделяющегося кислорода является вода путём синтеза  $\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{CO}_2$  с тяжёлым изотопом  $\text{O}^{18}$  и наблюдения за процессом фотосинтеза.

В результате выделяется кислород. Образовавшиеся протон и электрон водорода рассматриваются как источник поглощения  $\text{CO}_2$  с помощью акцепторов. Участие четырех молекул воды в этом процессе более наглядно изображено на схеме Кутюрена (рис. 4).

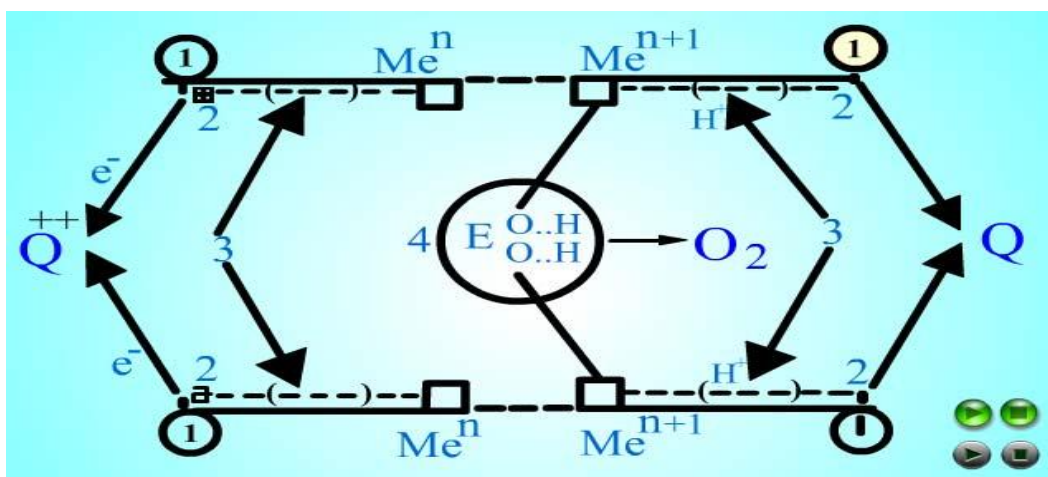
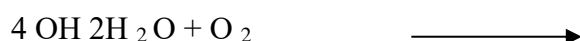
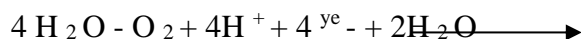


Рисунок 4. Схема распада воды при фотосинтезе

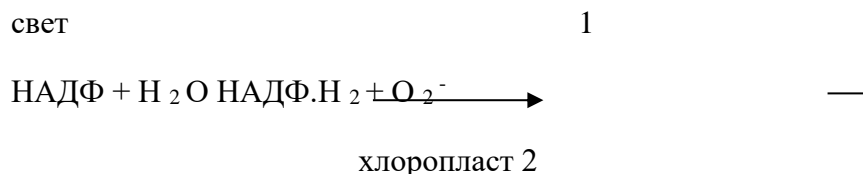
1 — центр концентрации энергии, 2,3 — система молекул воды и передачи окислительного импульса металлу переменной валентности, 4 — система ферментов, участвующих в разделении молекулярного кислорода, Q — акцептор электронов в фотосистеме-П.

Фотолиз воды происходит в реакционном центре второй фотосистемы, для этого используются четыре кванта энергии, поглощенной молекулами хлорофилла.

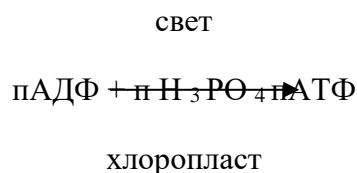




Акцептором водорода является НАДФ, а его восстановление происходит при участии специальных ферментов хлоропластов:



**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ.** Одним из важных свойств зеленых растений является прямое преобразование солнечной энергии в химическую. Образование АДФ и АТФ из неорганического фосфата за счет энергии света в хлоропластах называется фотосинтетическим фосфорилированием. Его уравнение можно выразить как:



Этот процесс отличается от окислительного фосфорилирования, происходящего в митохондриях.

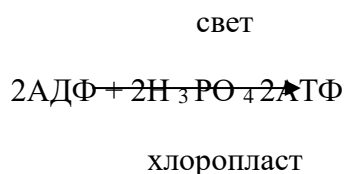
Фосфоресценция на свету была открыта в 1954 году Д'Арноном и его учениками.

Большое значение имеет наличие фотосинтетического фосфорилирования у зеленых растений. Потому что образующиеся молекулы АТФ являются наиболее свободным источником химической энергии в клетке. Каждая молекула АТФ имеет две макроэргические связи. Каждый из них имеет 8-10 ккал энергии.

Химическая энергия, выделяющаяся в результате разрыва макроэргических связей, расходуется на реакции в клетке.

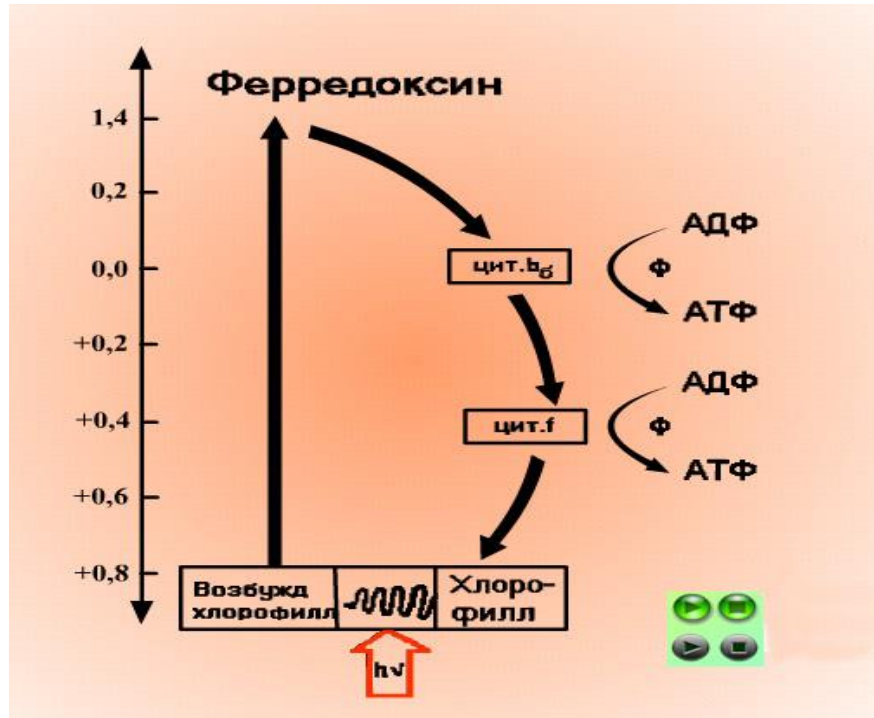
Реакции фосфорилирования на свету в хлоропластах делятся на два основных типа: 1) циклическое фотосинтетическое фосфорилирование 2) нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование.

В первом случае вся энергия света, поглощенная молекулой хлорофилла и считающаяся эффективной, используется для синтеза АТФ. Уравнение реакции можно выразить следующим образом:



Поглощая световую энергию Солнца, хлорофилл переходит в возбужденное состояние, а его молекула отдает в качестве донора электронов один из электронов внешнего слоя, обладающего высоким энергетическим потенциалом.

выбрасывается (рисунок 6). В результате высвобождения электрона молекула хлорофилла становится положительно заряженной.

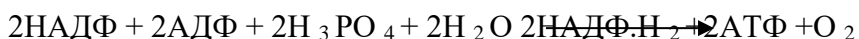


6 – картинка. Схема циклического фотосинтетического фосфорилирования

За короткий промежуток времени ( $10^{-8}$  -  $10^{-9}$  сек) электрон переносится через определенную систему переноса электрона (ферредоксин и белки-цитохромы) и возвращается к исходной положительно заряженной молекуле хлорофилла. Здесь хлорофилл выступает в роли акцептора и возвращается в спокойное состояние. В хлоропластах этот процесс повторяется циклически. При движении электронов энергия тратится на синтез АТФ. В результате синтезируются две молекулы АТФ за счет одного кванта энергии, поглощаемой каждой молекулой хлорофилла в первой фотосинтетической системе.

В нециклическом свете наряду с синтезом АТФ происходит фотолиз воды. В результате высвобождается молекулярный кислород и возвращается НАДФ. То есть система реакций световой фазы фотосинтеза реализуется полностью. Уравнение реакции можно выразить так:

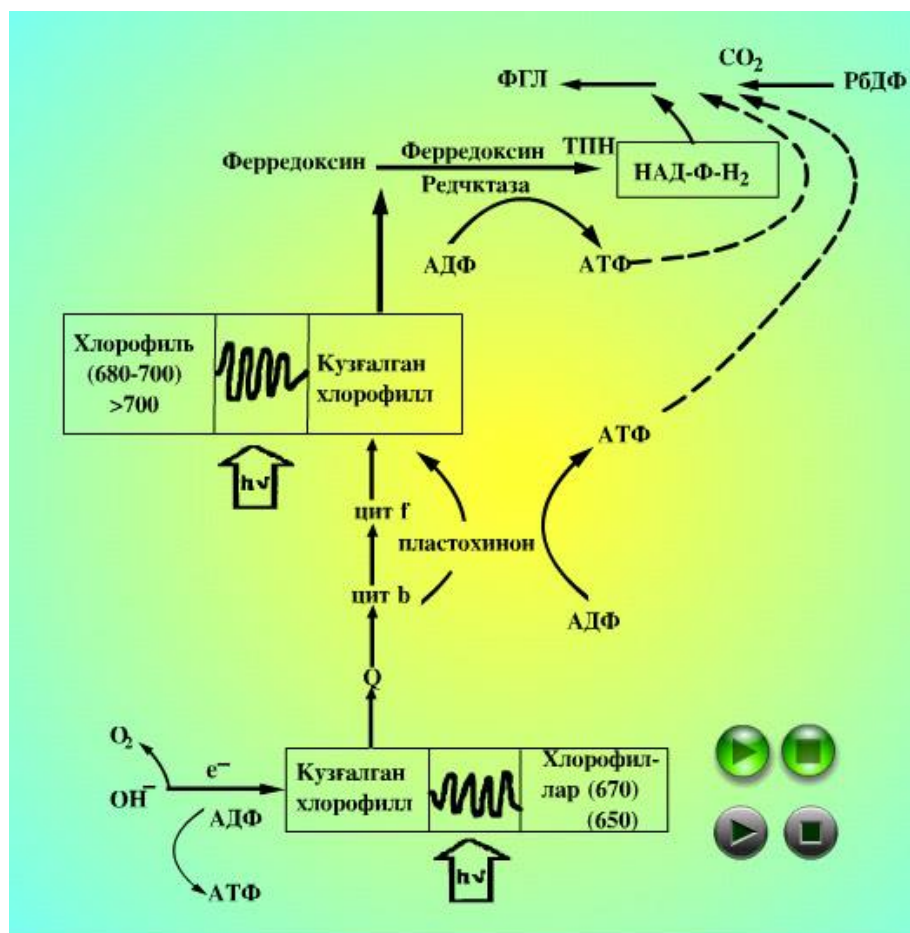
свет



хлоропласт

Путь переноса электронов, участвующий в этих реакциях, гораздо сложнее, чем процесс циклического фотосинтетического фосфорилирования. В флуоресценции в нециклическом свете участвуют две системы. Первая фотосинтетическая система состоит из хлорофилла «а», поглощающего свет с длиной волны 680-700 нм. Он обладает способностью поглощать красные лучи светового спектра с меньшей энергией. Вторая фотосинтетическая система состоит из хлорофилла «а», хлорофилла «б» и каротиноидов, поглощающих лучи с длиной волны 650-670 нм. Он поглощает высокоэнергетические лучи светового спектра (рис. 7).





7 – картинка. Схема нециклического фотосинтетического фосфорилирования

В результате взаимодействия двух фотохимических систем выделяется молекулярный кислород и АТФ.НАДФ. Образуется  $N_2$ . Под воздействием световой энергии во второй фотосинтетической системе начинается реакция и происходит фотолиз воды. Здесь электрон, высвободившийся из возбужденного хлорофилла, не возвращается к этой молекуле хлорофилла. Положительно заряженная молекула хлорофилла забирает электрон у гидроксильной группы, образовавшейся в результате фотолиза воды, и возвращается в предыдущее состояние покоя. Электрон, высвободившийся из молекулы хлорофилла, сначала переходит к ферменту цитохрому Q, затем к пластохинону, а затем к цитохрому b. В этом интервале за счет энергии электронов синтезируется одна молекула АТФ. Электрон переносится от цитохрома b3 к пластоцианину. Электрон, высвободившийся из пластоцианина, возвращает пигмент  $P_{700}$ , образующий реакционный центр первой фотосинтетической системы. То есть эти пигменты действуют как акцепторы электронов. Потому что электрон хлорофилла «а» в реакционном центре фотосинтетической системы переносится на ферредоксин через пластоцианин и другие ферменты. В этом процессе синтезируется одна молекула АТФ и образуется НАДФ. $N_2$ .

В целом механизм фосфоресценции на свету имеет сложный характер, и одной из его важных особенностей являются промежуточные вещества, участвующие в переносе электронов. Среди этих веществ лучше изучены свойства пластохинона, пластоцианина, цитохромов и ферредоксина. Но в зонах движения электронов есть вещества, которые пока не идентифицированы.

Результаты опытов с хлореллой показывают, что 70-80% общего количества АТФ, образующегося в процессе легкого фосфорилирования, является циклическим и 20% является продуктом нециклического фотосинтетического фосфорилирования. Но у зеленых растений это соотношение может быть иным.



1. На каком уровне хлорофилл начинает использовать энергию, полученную при фотосинтезе?
2. источником кислорода, выделяющегося при фотосинтезе ?
3. Сколько молекул воды участвует в процессе фотосинтеза для образования одной молекулы глюкозы?
4. С<sub>3</sub> Что является основным акцептором CO<sub>2</sub> в растениях?
5. кислорода, выделяющегося при фотосинтезе ?
6. Ученый, открывший эффективность красного света в фотосинтезе?
6. Что выступает основным акцептором CO<sub>2</sub> в C<sub>4</sub>-растениях?

### 3-лекция

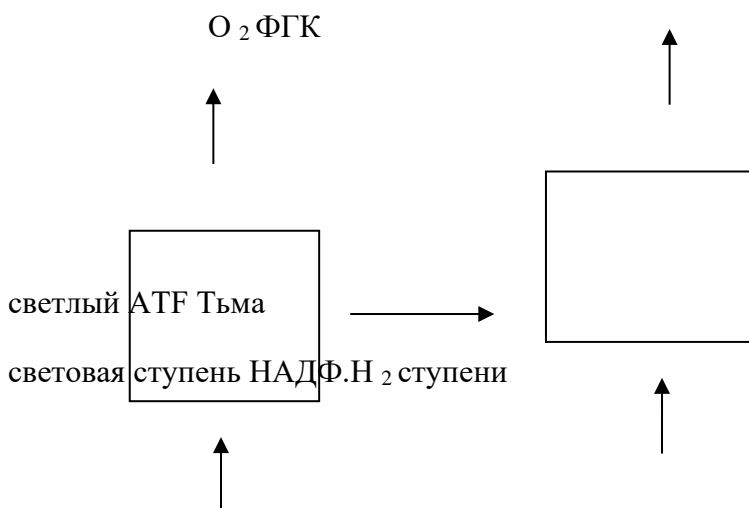
## *КАРБОНАТ-АНГИДРИДА В ФОТОСИНТЕЗЕ* КАСТОМИЗАЦИЯ. ДЫШИМ В СВЕТЕ ФОТОГРАФИИ

### ПЛАН:

### Основные фразы:

Фотосинтез, стадии, циклы, темновая стадия, поглощение CO<sub>2</sub>, цикл Кальвина, рибулозо-дифосфат, FGK, FGA, FDA, цикл Хэтча-Слака, фосфоенолпируват, щавелевоуксусат, яблочная кислота, виды растений, САМ-путь, ротовой аппарат, яблочная кислота, вакуоли малахитовых клеток, фотодыханий, хлоропласты, пероксисомы, митохондрии, гликолат, глиоксалат, глицин, перекись водорода, каталаза.

Вторая стадия фотосинтеза называется темновой стадией. Потому что реакции на этом этапе не требуют света и характеризуются ассимиляцией CO<sub>2</sub>. АТФ и НАДФ·Н<sub>2</sub>, являющиеся основными продуктами световой стадии, участвуют в ассимиляции углекислого газа и образовании углеводов :



**Усвоение углекислого газа также не является простым процессом. Он включает в себя множество биохимических реакций. Подробные сведения о природе этих реакций были получены только в результате использования новых методов биохимии.**

В настоящее время выявлено несколько путей ассимиляции  $\text{CO}_2$ : 1)  $\text{C}_3$  - путь (цикл Кальвина), 2)  $\text{C}_4$  - путь (цикл Хэтча и Слэка) и другие.

**$\text{C}_3$  - путь ФОТОСИНТЕЗА.** Путь ассимиляции  $\text{CO}_2$  в процессе фотосинтеза был определен в 1946-1956 гг. американским биохимиком М. Кальвином и его сотрудниками в Калифорнии дорилфуном. Поэтому его называют циклом Кальвина (рис. 33). По результатам исследований последующих лет этот цикл имеет место у всех растений.

Первой основной задачей было определение исходного органического вещества, образующегося в результате ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Следует сказать, что определить образующиеся в этом процессе углеводы очень сложно, поскольку образуются различные промежуточные вещества, количество которых невелико.

М. Кальвин для решения этой задачи использует радиоактивные атомы углерода (отмечены)  $^{14}\text{C}$ . Период распада радиоактивного  $^{14}\text{C}$  равен 5220 годам, и это считается очень удобным для проведения экспериментов. Одноклеточная водоросль хлорелла хранится и фиксируется в течение различных периодов времени при маркированных  $^{14}\text{CO}_2$  условиях. Органические вещества, образовавшиеся в фиксированных водорослях, отделяют друг от друга методом хроматографии и методом радиоавтографии определяют содержание каждого органического вещества (рис. 42). Определено количество  $^{14}\text{C}$  цикла Кальвина, в результате чего 87 из  $^{14}\text{C}$  остались в фосфоглицериновой кислоте за 5 секунд и были обнаружены в других веществах. Через минуту отмеченный  $^{14}\text{C}$  был зафиксирован в нескольких органических и аминокислотах. Таким образом, оказалось, что первым веществом, образующимся в результате ассимиляции углекислого газа, является фосфоглицериновая кислота:

М. Кальвин определил путь образования фосфоглицериновой кислоты в результате использования  $\text{P}^{32}$  и  $\text{C}^{14}$ . По его теории акцептором первоначального поглощения  $\text{SO}_2$  выступает рибулозо-1,5-дифосфат.

Эта реакция происходит при участии фермента рибулозодифосфаткарбоксилазы.

Поскольку исходное органическое вещество состоит из 3-фосфоглицериновой кислоты,  $\text{C}_3$  фотосинтеза - называется дорожка. Из 3-фосфоглицериновой кислоты, образующейся в хлоропластах, в хлоропластах или в цитоплазме клеток синтезируются другие углеводы: простые, сложные сахара и крахмал. В этом процессе (т.е. цикле Кальвина) расходуются  $12\text{NADPH} \cdot \text{H}_2$  и  $18\text{ATF}$ , образовавшиеся в световую фазу. Все растения, подвергающиеся фотосинтезу по циклу М. Кальвина, называются  $\text{C}_3$ -растениями.

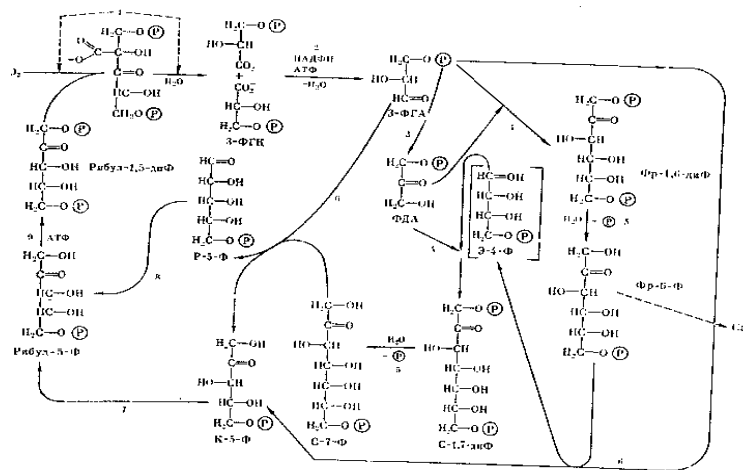
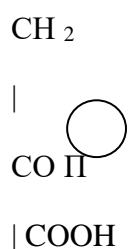


Рисунок 33 Цикл Кальвина

- **дифосфатенольная форма** рибулозы связывает углекислый газ с образованием нестабильного шестиуглеродного промежуточного продукта, который немедленно разлагается водой с образованием 3-фосфоглицериновой кислоты:

**С<sub>4</sub> фотосинтеза - способ.** Первоначально учёные Казани дорилфуну Ю. С. Карпов (1960), И. А. Арчевский (1963) установили, что некоторые растения и первичные органические вещества являются не трёхуглеродными, а четырёхуглеродными. Австралийские учёные MDXetch и KRSlek (1966 – 1969) подтвердили это на основании экспериментов. Вот почему этот путь фотосинтеза называется циклом Хэтча и Слэка. С<sub>4</sub> - путь фотосинтеза встречается преимущественно у однодольных растений (кукуруза, белая кукуруза, сахарный тростник, просо и др.). Оксалоацетат и малат образуются в качестве первичных продуктов фотосинтеза у этих растений. Потому что меченый S<sup>14</sup> первоначально собирается на четвертом углероде этих кислот и лишь позднее появляется на первом углероде фосфоглицериновой кислоты. По мнению М. Хэтча, К. Слека и других ученых, фосфоенолпировиноградная кислота выполняет функцию акцептора CO<sub>2</sub> в этот цикл :

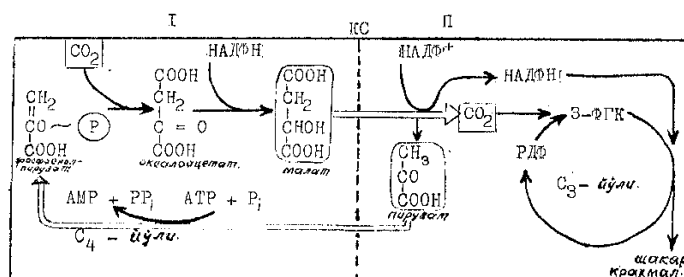


Большинство однодольных и некоторые двудольные растения имеют ряд хлоропластов вокруг трубок и нитей листа (называемых клетками оболочки), в которых фотосинтез происходит по С<sub>3</sub> - пути (цикл Кальвина). В клетках, образующих мезофильный слой листа, происходит фотосинтез С<sub>4</sub> - пути (цикл Хэтча и Слэка).

Хлоропласты в кроющих клетках этих растений крупнее, имеют пластинчатое строение и не имеют гран. Хлоропласты в клетках мезофилла имеют преимущественно зернистый характер. 80% всех хлоропластов листа кукурузы приходится на клетки мезофилла, а остальные 20% — на хлоропласты клеток прицветников.

Первичные углеводы (оксалоацетат и яблочная кислоты), образующиеся в результате цикла Хэтча и Слэка в хлоропластах клеток мезофилла, передаются в проводящие трубочки и клетки стенок. Четырёхуглеродные соединения, перешедшие в хлоропласты клеток оболочки, снова участвуют в

цикле Кальвина и превращаются в крахмал. Вот почему эти хлоропласты содержат больше крахмала. Пировиноградная кислота, образующаяся в результате распада малата в хлоропластах кроющих клеток, переносится в хлоропласты мезофилла и превращается в фосфоенолпируват и выступает акцептором  $\text{CO}_2$  (рис. 1).



1 - картинка.  $\text{C}_4$  путь фотосинтеза ( Цикл вывода и замедления)

1 – клетка мезофилла, Р – клетка выстилки, КС – клетка кожи

Растения, которые подвергаются фотосинтезу посредством такой системы, называются растениями  $\text{C}_4$ . У таких растений, даже если устьица закрыты, процесс фотосинтеза продолжается, поскольку хлоропласты в покровных клетках используют ранее образовавшийся малат (аспартат). Он также использует  $\text{CO}_2$ , выделяющийся во время фотосинтеза ( дыхания, вызванного светом) . Поэтому  $\text{C}_4$  - растения устойчивы к засухе и засолению . Такие растения, как правило, светолюбивы, и чем больше дней они подвергаются воздействию света, тем больше органических веществ вырабатывается.

### СЭМ – ПУТЬ ФОТОСИНТЕЗА

У растений, проводящих большую часть онтогенеза в очень засушливых условиях, фотосинтез идет по  $\text{C}_4$  - пути, они поглощают  $\text{CO}_2$  преимущественно ночью ( когда устьица открыты) и выделяют яблочную кислоту (малат). Потому что их рты днем закрыты. Закрытые рты не позволяют им использовать воду своего тела для транспирации.

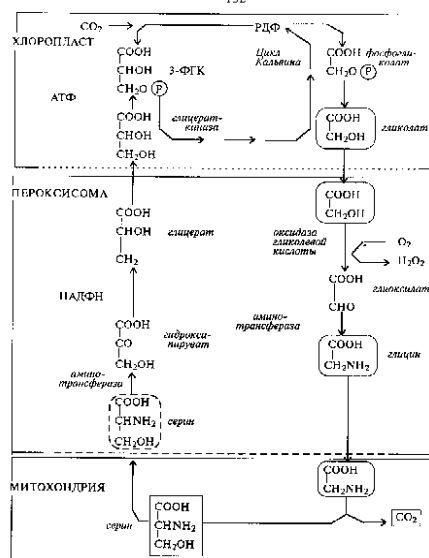
Поступивший ночью при открытом рте  $\text{CO}_2$  и выделяющийся при дыхании  $\text{CO}_2$  соединяются с фосфоенолпируватом с помощью ферментов (ФЕП-карбоксилазы) с образованием оксалоацетата (ОСЦ). Щавелосуксусная кислота превращается в малат под действием НАДФ и накапливается в клеточных вакуолях. В течение дня, когда воздух очень горячий и устьица закрыты , малат перемещается в цитоплазму, где расщепляется на  $\text{CO}_2$  и пируват под действием фермента малатдегидрогеназы. Образовавшийся  $\text{CO}_2$  переходит в хлоропласты и участвует в образовании сахаров по циклу Кальвина. Образующаяся пировиноградная кислота (ФГК) также используется для образования крахмала.

Этот способ фотосинтеза встречается преимущественно у представителей семейства суккулентов (Crassulaceae) (кактусы, агава, алоэ и др.), устойчивых к сильной засухе. Это называется - SAM - способом от английского понятия Crassulaceae acid metabolism.

2, полученный ночью, участвует в фотосинтезе днем.

### ДЫШИМ В СВЕТЕ ФОТОГРАФИИ

Поглощение кислорода и выделение углекислого газа растениями под действием света называется дыханием на свету. Этот тип дыхания принципиально отличается от окислительного



Фигура 2. Схема процесса дыхания на свету (фотодыхание).

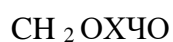
На свету дыхание начинается в хлоропластах. То есть в процессе фотосинтеза в качестве промежуточного продукта выделяется гликолевая кислота :

Канал 2 ВКЛ.

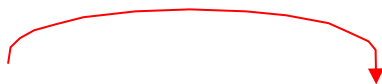


COOH

Гликолат перемещается из хлоропластов в пероксисомы и окисляется до глиоксиловой кислоты с помощью кислорода, поступающего извне :



KYX KYX


$$\mathbf{O}_2$$
$$\text{H}_2\text{O}_2$$

Гликолат гликозилат

Перекись водорода, выделяющаяся в качестве промежуточного продукта, расщепляется ферментом каталазой. Глиоксилат превращается в глицин путем аминирования :

COOH

 $\text{CH}_2\text{NH}_2$

Образовавшийся глицин переносится в митохондрии, где из двух молекул глицина образуется серин и выделяется  $\text{CO}_2$ . Серин переносится обратно в пероксисомы, в результате чего в результате промежуточных реакций образуется глицериновая кислота. Затем глицерат переносится в хлоропласты и участвует в цикле Кальвина. Этот процесс также называют гликолатным путем, поскольку он начинается с образования гликолевой кислоты. Этот путь в значительной степени встречается у  $\text{C}_3$ -растений. В некоторых случаях скорость дыхания на свету достигает 50% скорости фотосинтеза. Но этот процесс слабо ощущается у  $\text{C}_4$ -растений. Потому что высвободившийся  $\text{CO}_2$  улавливается клетками мезофилла и соединяется с фосфоенолпириватом (ФЭП) с образованием оксалоацетата и яблочной кислоты. Затем выделяющийся из них  $\text{CO}_2$  поступает в хлоропласты и участвует в фотосинтезе. Именно поэтому растения  $\text{C}_4$  обладают высокой продуктивностью фотосинтеза.

## ДВИЖЕНИЕ И ДВИЖЕНИЕ ВОДЫ

В организме всех растений, живущих на суше, происходит непрерывный процесс водообмена. Такой процесс называется водным режимом растений и состоит из трёх стадий: 1) поглощения воды корнями, 2) движения и распределения по телу растения, 3) испарения через листья — транспирации. Каждый из этих этапов включает в себя несколько процессов.

Растения имеют очень небольшую часть потребности в воде надземных членов.

(в основном листья) они предоставляют. Это может произойти в основном в периоды осадков и высокой влажности. Основное количество воды, обеспечивающее нормальный рост и развитие, забирается из почвы корневой системой.

**ФОРМЫ ПОДЗЕМНЫХ ВОД.** Чтобы получить воду из почвы, поглотительная способность клеток корней растений должна быть несколько выше, чем поглотительная способность почвенного раствора. Поскольку в почве существуют силы, препятствующие такому поглощению, их называют водоудерживающими силами. Обычно вода в почве находится не в чистом виде, а в виде раствора определенной концентрации. Концентрация раствора зависит от количества водорастворимых солей и других веществ в почве.

Кроме того, помимо осмотической устойчивости, в почве существует еще и адсорбционная устойчивость. Это вызвано взаимодействием молекул воды с частицами почвы. То есть вода в разной степени соединяется с почвенными зёрнами, в результате чего в почве образуются разные формы (рисунок 1):

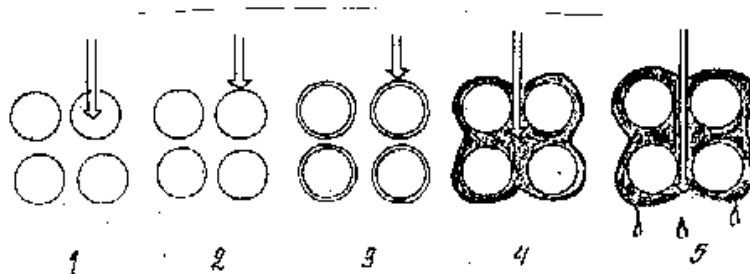


Рисунок 1. \_\_ В почве воды каждый другой формы Круги - грунт зёрна . 1 - химический связанный \_\_ вода , 2- гигроскопичен водная , 3 – пленчатая вода , 4 – капилляр вода , 5- гравитация вода

1) гравитация вода есть вода с заполненный \_\_ и мобильный больше земля капилляры . Такая вода хорошо впитывается, 2) капиллярная вода - вода в более узких капиллярах почвы удерживается за счет поверхностного натяжения менисков и не опускается вниз за счет силы тяжести, сила, удерживающая эту воду, очень мала , поэтому она легко впитывается корневыми волосками, 3) мембранная вода – эта вода удерживается на уровне почвенных зерен молекулярными силами – адсорбцией, эти силы гораздо выше и возрастают по мере утончения мембраны. Такая вода усваивается растениями с трудом, 4) гигроскопичная вода - эта вода удерживается почвенными зёрнами с очень большой силой (около 1000 атм.) и растения вообще не могут ее усвоить, в зависимости от размера почвенных зерен 0,5 от % (в крупных песках).

оно может составлять до 14% (в тяжелой почве), 5) пропитка водой - химически комбинированная, чем больше в почве коллоидных веществ, тем ее больше. Такой воды особенно много в торфяных почвах и она не впитывается.

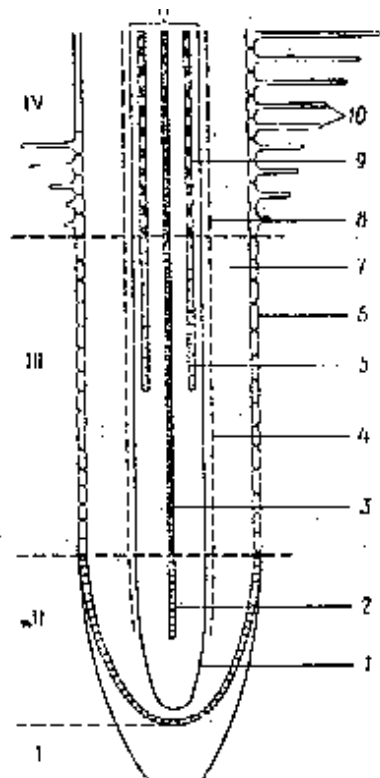
В целом формы воды в почве делятся на две группы: 1) свободная вода – формы воды, легко усваиваемые растениями.

(гравитационная, капиллярная и частично мембранная), 2) связанные, т. е. гигроскопичные и имbibитивные формы воды, не усваиваемые растениями). Свободновпитанные формы воды в почве имеют среднюю прочность 0,5 МПа, частично поглощенные формы воды - 1,2 МПа, а трудновпитываемые формы воды - 0,25 - 3,0 МПа).

Воду, которая не усваивается растениями, называют мертвой водой. Количество мертвого запаса обычно варьируется в зависимости от типа и состава почвы.

Из почвы полный \_\_ влажный с быть удовлетворены \_\_ полный способностей \_\_ влажный емкость \_\_ называется \_\_ Полная влагоемкость также имеет разные величины в зависимости от типов почв: песок крупный - 23,4%, песок мелкий - 28,0%, песок легкий - 33,4%, песок тяжелый - 47,2%, песок тяжелый - 64,6% и другие.

**КОРЕНЬ СИСТЕМА И ЕГО ВОДА ВОПРОС .** \_\_ Растения \_\_ полный \_\_ вода с быть удовлетворены \_\_ в процессе корень система основной роль Он играет \_\_ Вот почему для слишком корня разработка скорость морфологический и анатомический структуры из почвы вода и в воде растворился минеральная элементы спрашивать \_\_ адаптированный . корня большинство активный начальный в структуре один сколько? ткани \_\_ чтобы увидеть \_\_ возможно : корень оболочка , апикальная меристема , ризодерма , первичная кожа , энтодерма : перицикл \_\_ и передающий \_\_ ткани ( рисунок 2 ) . корня растущая вода \_\_ часть длина 1 см вокруг быть , меристема ( 1,5 2,0 mm- ) и растянуть ( 2 7 mm- ) части собственный \_\_ в берет \_\_ корня меристема в части клетки без колебаний \_\_ разделенный \_\_ стоит \_\_ Хар один клетка собственный \_\_ до 6-7 раз в жизни поделен \_\_ и корней о ' сиять обеспечивает \_\_ Клетки из отдела \_\_ от остановки \_\_ так \_\_ потягиваться \_\_ начинается . корня потягиваться \_\_ в части клеток дифференциация завершено , корни волосатость часть начинается и она на земле корня основной салфетка \_\_ формирование концы : корневище , первичный кора , энтодерма \_\_ и центральный цилиндр ткани \_\_ Ризодерма один пол быть \_\_ расположен из клеток состоит из По сути корень волосы урожай делает и этого как результат корня вода и в воде растворился минеральная вещества лох \_\_ поверхность один сколько равно увеличивается . Корень \_\_ волосы покрытый часть сколько? много п \_\_ если это его \_\_ общий вода лох \_\_ уровень слишком вот и все много п \_\_ будет \_\_ Такой волос каждый один земля капиллярный в в и в этом вода он спросил \_\_ и его собственный \_\_ основной физиологический функция выполняет \_\_



2 – картинка. Схематическое строение корня

1 - перидерма, 2 - незрелые элементы флоэмы, 3 - зрелые элементы флоэмы, 4 - элементы без Каспарова пояса, 5 - незрелые элементы ксилемы, 6 - ризодерма, 7 - первичная кора, 8 - энтодерма Каспарова пояса, 9 - зрелые элементы ксилемы, 10 — корневые волоски, 11 — центральный цилиндр, I — корневая оболочка, II — меристемная часть, III — часть удлинения, IV — волосковая часть.

корня волосатость со стороны выше пассивный персонажу иметь \_ Потому что стенка первичных клеток кожи утолщается, шелушится, а некоторые клетки даже отмирают. В результате он не может поглощать воду и растворенные в нем вещества.

В первой фазе онтогенеза большинства наземных растений корневая система быстро развивается относительно верхней части и распространяется прочно и широко. Корень осики может достигать 1,5-2 м глубины. Корень пучка осенних листьев хорошо развивается в наиболее благоприятных условиях, его боковые ветви сильно размножаются, образуется 143 первичных, 35 тысяч - вторичных, 2 миллиона 300 тысяч - третичных, 11,5 миллионов четвертичных корней. Общее число корней достигает 14 миллионов, а длина 600 км общий уровень 225 м<sup>2</sup> равны. Эти корни имеют 15 миллиардов волосков общей длиной около 10 000 км. В целом уровень корня растения более чем в 100 раз превышает площадь поверхности.

Фруктовый 5-7 веток деревьев был \_ \_ яблоко 50 тысяч за дерево больше, чем корень урожай будет \_ \_ \_

Клетки корня активно поглощают воду и выталкивают ее вверх за счет обмена веществ в корнях. В результате корневая система поглощает воду из почвенной полости и перемещает ее в определенном направлении от волосков к проводящим трубкам. Это движение продолжается до корневых волосков, паренхимных клеток, образующих кору корня, энтодермы, паренхимы центра перидермы и проводящих трубочек (рис. 3).



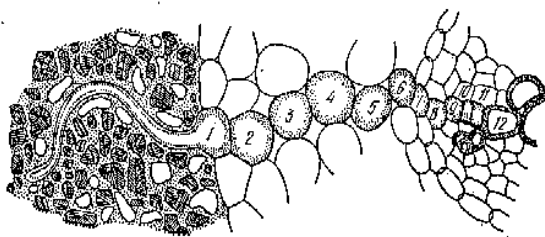


Рисунок 3. \_\_ Корень из волос до передающий \_\_ к трубкам воды движение способ \_\_

1 - корень волосы , 2-6 паренхимы клетки , 7 — энтодерма , 8 — перицикл , 9—11 центральные. цилиндр паренхима , 12- й проводник\_ флейта \_

Этот механизм действия, имеющий весьма активный характер, был выяснен лишь в 80-х годах нашего столетия. Движение воды через клетки ткани коры корня может происходить тремя путями (рис. 4): апопластным, симпластным и трансвакуолярным.

Симпласт воды клетка цитоплазма через движение означает \_ Ризодерма и паренхима в клетки воды вход и движение осмос законы на основе случаться будет \_\_ \_ Этот к действию частично АТФ слишком тратится . В общем вода корень из волос до передающий \_\_ \_ под флейты симпласт способ \_ \_ с движение делает \_

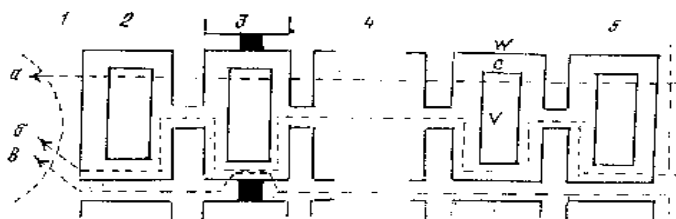


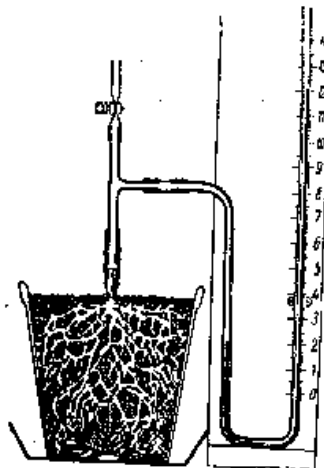
Рисунок 4 . Корень клетки белый воды движение способы \_\_ \_ ( Ньюмал , 1976)

а — трансвакуолярный , б — симпласт , в — апопласт путь , - ячейка \_ кожа , s - цитоплазма , -вакуоль. \_\_ \_\_ \_ 1 — трубка , 2 — перицикл , 3 — энтодерма , 4 — кожа , 5 — эпидермис.

Апопласт означает движение воды через клеточную мембрану. Причиной активности движения апопласта является то, что сопротивление клеточной мембраны воде значительно ниже, чем сопротивление цитоплазмы. Это движение начинается от кожицы ризодермы – корневых волосковых клеток и продолжается до клеток энтодермы. Вода, достигающая энтодермы, не может продолжать свой путь через апопласт. Потому что здесь кожа очень утолщена (пояс Каспари) и имеется слой водонепроницаемых клеток. Однако среди них есть особые проводящие клетки, связанные с клетками ксилемы корня. Вода, достигшая энтодермы через апопласт, переходит в цитоплазму проводящих клеток и далее через симпласт к проводящим каналам.

Трансвакуолярный воды клетка сок через движение означает \_ Поступление и движение воды в клетку зависит от осмотического давления насыщенного клеточного сока. Чем выше осмотическое давление, тем активнее может быть это движение, поскольку оно увеличивает всасывающую силу клетки.

Таким образом, вода движется в ксилемные трубки и создает гидростатическое давление, толкающее их снизу вверх. Это давление является корневым давлением. Это гарантирует, что раствор в ксилемных трубках достигнет от корня до надземных частей. Если ствол растения разрезать возле колена, на оставшуюся часть надеть резиновую трубку и вставить в нее короткую стеклянную трубку, то раствор в стеклянной трубке начнет подниматься за счет давления ствольных клеток. Корневое давление можно измерить, если вместо трубки, собирающей воду, установить ртутный манометр (рисунок 5).



5 – картинка. Измерение корневого давления ртутным манометром

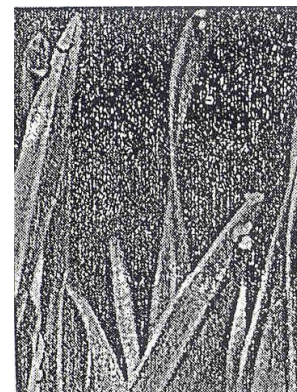
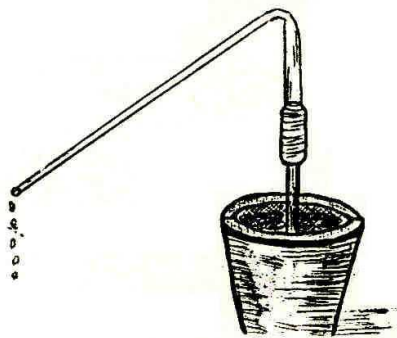
Вытекание раствора из срезанного стебля называется плаканием растения. Выделившийся раствор называется соком. Потому что он содержит растворенные органические и неорганические вещества и образует определенную концентрацию.

Корневое давление растений различно. У травянистых растений она составляет около 1-3 атм, а у древесных немного больше. Явление плача не у всех растений одинаково. У одних (подсолнечник, кукуруза и др.) его присутствие легко обнаруживается, а у других (сосна, можжевельник) оно почти незаметно. Кроме того, это явление зависит и от времени года, например, весной оно сильнее. Из срезанных стеблей некоторых (белой березы, виноградной лозы) вытекает много раствора (рис. 6). Это признак очень высокого корневого давления. В этот период давление в главном штоке достигает 10 атмосфер. Изучить функциональную активность корня можно, собрав сок, выделяющийся из организма, и проведя его химический анализ (рис. 6).



Рисунок 6. \_\_ Белый береза дерева из тела текущий выход решение ' замаскировать '

Если растение, выращенное в горшке, поместить на несколько часов во влажную атмосферу или закрыть его чепчиком от дождя, на кончиках его листьев появляются капельки воды. Они есть время - время с уронить падает и вместо \_\_ \_\_ новые к телу придет . Такое состояние называется гуттацией, которое можно наблюдать у большинства растений во влажную погоду (рис. 7).



7 - картинка В разрезанном теле

поток решения

8 – картинка. На ячменном листе

гуттация при накоплении раствора

Корневое давление также играет в этом важную роль. Образование гуттационных капель особенно характерно для тропических растений, поскольку они приспособлены к жизни в более влажных условиях. У них процесс транспирации сложнее. В таких условиях движение воды вверх происходит преимущественно за счет корневого давления.

## **Обзор вопросов**

- 1. В чем заключается физиологический процесс транспирации ?**
- 2. В чем разница между транспирацией и испарением воды?**
- 3. Какая связь между транспирацией и ротовым аппаратом ?**
- 4. Какие факторы влияют на скорость транспирации?**
- 5. Можно ли контролировать транспирацию?**
6. листа транспирация для адаптация состав ?
7. Контроль транспирации с помощью мундштуков?

## **4 – Лекция**

### **МЕХАНИЗМ УПРАВЛЕНИЯ ПРОЦЕССАМИ РОСТА. ФИТОГОРМОНЫ**

### **МЕХАНИЗМ ПОГЛОЩЕНИЯ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ**

#### **Основные фразы:**

Минеральные элементы, всасывание, механизм, транспорт, радиальный, ксилемный сок, клеточная мембрана, клеточная мембрана, диффузия, липофильные, гидрофильные, ионные каналы, активные транспортеры, насосы, экзоцитоз, эндоцитоз, активный, медленный, транспорты, апопласт, симпласт, антогонизм, синергизм, сбалансированные растворы, почвенное, нейтральное, кислотное, щелочное, механическое, физическое, физико-химическое, биологическое поглощение. Онтогенез, биологические свойства, физиологические, кислые, щелочные, нейтральные, нитраты, аммоний, суперфосфаты, калийные удобрения, микроудобрения, соли, методы, фосфобактерин, азот, азот, навоз, минеральный состав, отводки, нормы, методы, сроки, виды растений.

**Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 160-168

2. Ходжаев Дж. Физиология растений. Страницы 149-157

**Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 154-159

2. Ходжаев Дж. Физиология растений. Страницы 141-148

Уже давно в науке поступление минеральных веществ из почвы в корни растений напрямую связано с транспирацией, то есть движением воды к корням растений и далее через организм к листьям под влиянием транспирации происходит мнение, что в ходе процесса даже очень жидкий почвенный раствор поступает в корни растений почти в неизменном виде. Исследования последующих лет показали, что этот процесс более сложен и пропорционален количеству минеральных веществ, поступающих в растение и накапливающихся в нем.

Таким образом, было установлено, что представление о пассивном поступлении минеральных солей в корни растений с непрерывно поглощаемой водой является необоснованным. Однако это не означает, что транспирационный поток не имеет значения в усвоении минеральных солей. Потому что минеральные вещества, прошедшие через клетки корня в трахеи и трубки, в случае сока ксилемы распределяются по другим органам растения посредством транспирации.

Волоски, являющиеся основной впитывающей частью корней, впитывают воду и минеральные элементы из почвы. Хотя эти два процесса родственны друг другу, механизм их проникновения в корни различен. Потому что минеральное питание растений очень сложное. Он включает

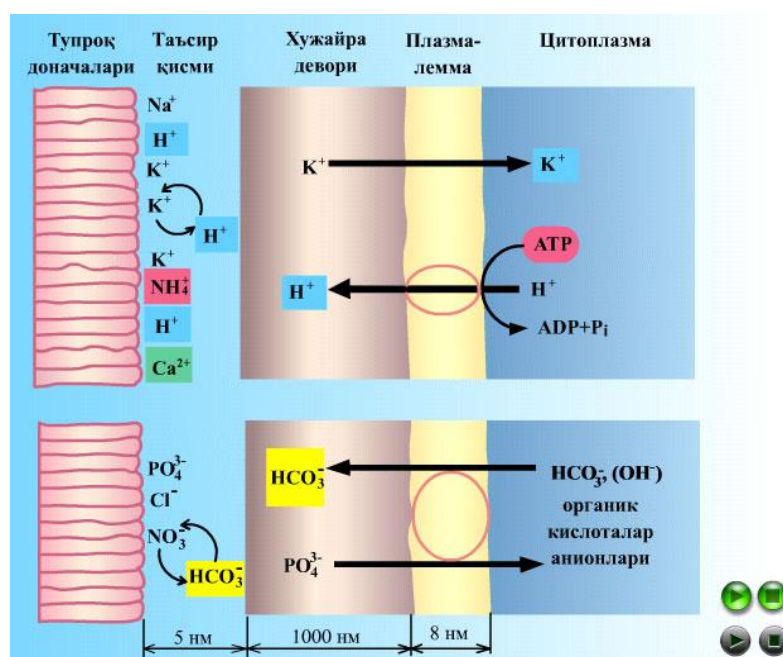
биофизические, биохимические и физиологические процессы и протекает преимущественно в две стадии:

- 1) радиальный транспорт
- 2) транспорт ксилемного сока.

Радиальный транспорт начинается с поглощения минеральных веществ с поверхности корневых волосков и заканчивается заполнением минеральными веществами трахеид и ксилемных трубок в результате определенных взаимоотношений с частями клеток и тканями. Сок в ксилемных трубках поднимается и за счет силы транспирации и корневого давления распространяется по другим частям растения.

Количество питательных веществ, накопленных в тканях растений, в несколько раз превышает количество в условиях, в которых они растут (т. е. в почве). Это указывает на то, что в растительной клетке существуют особые механизмы, способные избирательно поглощать необходимые элементы и накапливать их.

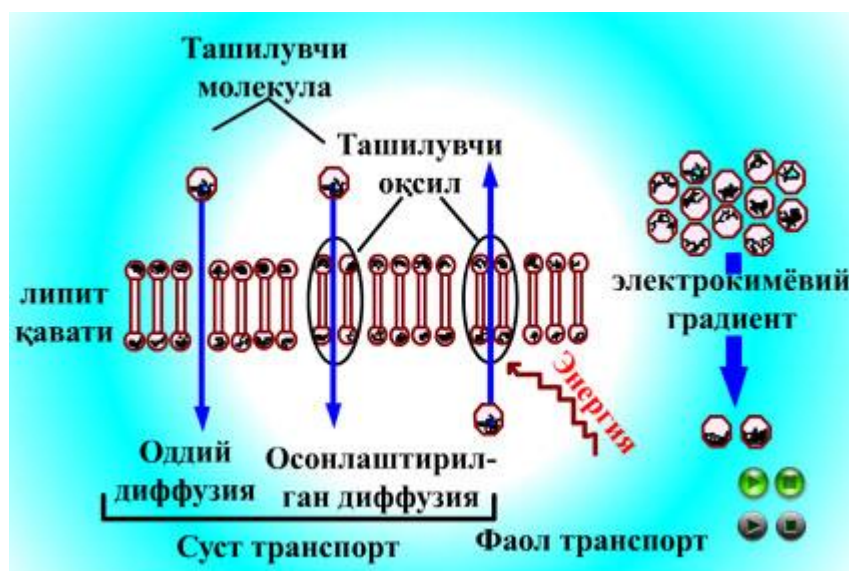
Всасывание минеральных элементов в клетку сначала начинается на клеточной мембране, а затем продолжается через мембрану. Целлюлоза в основном состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектина. Пектин содержит карбоксильные группы и обладает катионообменными свойствами. Это создает условия для накопления положительно заряженных веществ. В результате ионы диффундируют из почвенного раствора к клеточной мембране. Процесс диффузии продолжается до тех пор, пока свободные пространства кожи не заполнятся и концентрация ионов не сравняется с концентрацией внешнего раствора. Свободные пространства в клеточной мембране имеют средний объем 5-10 и состоят из суммы межмолекулярного, плазмолеммного и межмембранного пространств в мембране. Заполнение свободных пространств минеральными ионами основано на простой диффузии. Его концентрация зависит от концентрации внешнего раствора. Изменение концентрации почвенного раствора также влияет на количество элементов в свободном пространстве. Например, если корни поместить в чистую воду, ионы из свободного пространства вернутся в воду. Перенос ионов из свободных пространств кожи в цитоплазму основан на обменной адсорбции, то есть образующиеся при дыхании в цитоплазме катионы  $N^{+}$  и  $HCO_3^{-}$  ( $OH^{-}$ ) или анионы органических кислот обмениваются на анионы минеральные вещества (рис. 1).



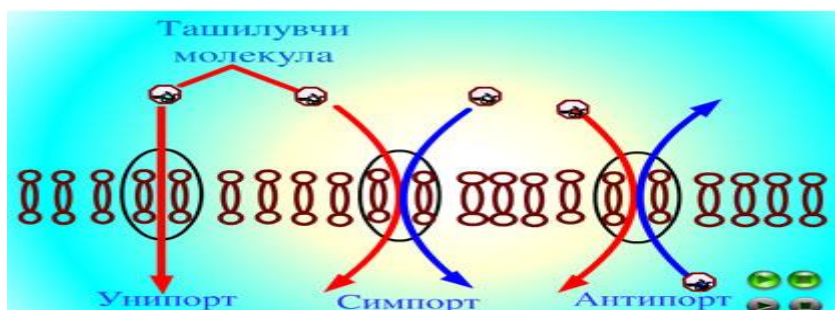
1 - картинка. Схема ионного обмена между частицами почвы и клетками корня (В.В.Полевой, 1989)

Перемещение веществ (или ионов) по градиенту преимущественно за счет простой диффузии или при участии специальных белков, выступающих в роли переносчиков, называется медленным транспортом (транспортом). Возникает, когда концентрация ионов во внешних условиях превышает их количество в клетке. Активный транспорт. В этом случае транспорт веществ через мембрану происходит против градиента. То есть транспорт ионов через мембрану продолжается даже тогда, когда концентрация веществ в клетке в несколько раз превышает, чем во внешних условиях. Этот процесс связан с расходом энергии (АТФ). Активный транспорт:  $\text{N}^+$ -АТФаза,  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$ -АТФаза,  $\text{Ca}^{++}$ -АТФаза, анионная АТФаза являются примерами ионных насосов.

Когда белки-переносчики перемещают одно растворенное вещество через мембрану, это называется ункпорт. Перенос первого растворенного вещества также может зависеть от переноса второго растворенного вещества. То есть оба они могут быть перенесены в одну сторону (симпорт) или в противоположную сторону (антипорт) (рис. 4). Радиальный транспорт минеральных элементов происходит двумя путями: 1) апопластным, 2) симпластным.



3 – картинка. Медленный и активный транспорт, происходящий в мембранном слое клетки.



4 – картинка. Схема активности транспортных белков

Апопластическое движение. Ионы, собранные путем диффузии и обменной адсорбции на клеточной мембране, движутся по градиенту раствора, и это движение ускоряется водой. Поглощение ионов путем межклеточной адсорбции продолжается до внутреннего слоя энтодермы

корня и перемещается в цитоплазму через симпласт. Потому что толстый слой суберинового вещества, называемый поясом Каспари, в энтодерме не пропускает питательные вещества. Даже если этот путь короткий, он многократно увеличивает уровень контакта корней с внешней средой.

Движение симпластов является основным путем транспорта минеральных веществ. То есть вещества, перенесенные в цитоплазму, переходят из клетки в клетку по движению цитоплазмы и каналов цитоплазматической сети - в клетку с помощью плазмодесм. На эту скорость движения также может влиять градиент концентрации веществ. Как уже говорилось выше, в слое энтодермы к нему присоединяются ионы, транспортируемые апопластом, и продолжается единый симпластный путь. В результате этого движения питательные вещества передаются в трахеидные и ксилемные трубки. Там в этих трубках распространяется на другие части растения в зависимости от силы транспирации и корневого давления.

## ИЗ ПРИРОДНОЙ ПОЧВЫ РАСТЕНИЙ

### ПИТАНИЕ

Подкормить растения минеральными веществами в естественной почве гораздо сложнее, чем в искусственных условиях. Потому что растение находится в условиях, в которых в естественной почве различные элементы тесно взаимодействуют друг с другом. Лишь небольшая часть минеральных солей в почве растворяется в воде и образует почвенный раствор, усваиваемый растением. Многие соли адсорбируются почвенными коллоидами. Определенная часть состоит из органических веществ и нерастворимых в воде минералов. Кроме того, минеральное питание растений во многом зависит от реакции почвенного раствора.

Питательные вещества, необходимые растениям, находятся в почве в четырех различных формах:

1) растворены в воде - хорошо усваиваются растениями, но могут вымываться; 2) адсорбируются на поверхности почвенных коллоидов, не вымываются, растения поглощают их посредством ионного обмена; 3) трудноусвояемые неорганические соли, сульфаты, фосфаты, карбонаты). Способность почвы адсорбировать и удерживать растворенные вещества называется абсорбцией. Коллоидная часть, формирующая эту способность, называется поглотительным комплексом почвы. К.К.Гедройс, тщательно изучив эти процессы, делит поглотительную способность почвы на пять видов: 1) механическую, 2) физическую, 3) физико-химическую, 4) химическую, 5) биологическую.

Механическая поглотительная способность заключается в удержании мелких частиц во взвешенном состоянии при фильтрации мутной воды через почву. Физическое мастерство. При этом трение происходит на уровне твердой фазы почвы и почвенного раствора. Такая ситуация приводит к увеличению концентрации растворенных веществ на поверхности частиц почвы, то есть происходит процесс адсорбции.

Образование столь концентрированной концентрации на поверхности почвенных частиц обусловлено главным образом растворенными в почвенной влаге электролитами. Но ионы некоторых веществ не притягиваются, а отталкиваются частицами почвы. В качестве примера можно использовать некоторые анионы ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ). Они не могут быть поглощены частицами почвы. Физико-химическая поглотительная способность имеет большое значение для минерального питания растений. При этом часть элементов адсорбируется на поверхности частиц почвы, а остальная часть находится в виде ионов в почвенном растворе. Между этими ионами происходит постоянный процесс обмена.



Химическая абсорбционная способность. Химические вещества, вносимые в почву, вступают в реакцию с веществами почвенного раствора и превращаются в водонерастворимые соединения. Растения не могут усваивать такие соединения. Например, при внесении в почву солей фосфора, богатых кальцием, образуется нерастворимый в воде фосфат кальция  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ .

Биологическая абсорбционная способность. Живущие в почве микроорганизмы (бактерии, грибы и др.) поглощают минеральные элементы из почвы и собирают их в своем организме. Всасывание минеральных веществ через корни растений также входит в биологическое всасывание.

Способность почвы поглощать минеральные элементы, особенно физико-химическая и физическая поглотительная способность, имеет большое значение для минерального питания растений. Потому что внесенные в почву калийные, фосфорные и азотные удобрения не вымываются. Плодородие почвы повышается, при этом удобрения остаются в усвояемой растениями форме. Они усваиваются растениями путем обменной адсорбции.

Реакция почвы также имеет большое значение в процессе минерального питания растений. Количество кислот и оснований в почвенном растворе создает реакцию раствора. Реакцию почвенного раствора определяют исходя из соотношения ионов  $\text{N}^+$  и  $\text{HA}^-$ . Реакция почвы представлена рН, то есть водородным индексом, который показывает отрицательный логарифм концентрации ионов водорода в растворе. Реакция почвы в основном включает три группы: 1) кислая реакция - рН менее 7, 2) нейтральная реакция - рН 7, 3) щелочная реакция - рН 7,5 и более. В природных условиях эти реакции формируются под влиянием климата, материнских пород, минерального и органического состава почвы, рельефа места и т. д. Например, при недостатке извести почва будет иметь кислую реакцию (рН 3-4 на болотах, 5-6 на подзолистых почвах и т. д.).

Многие почвы, содержащие  $\text{CaSO}_3$ , имеют преимущественно щелочную реакцию. Кислые почвы, как правило, содержат меньше веществ, пригодных для питания растений — азота, фосфора, калия, серы, магния, кальция, молибдена и др. Микроорганизмы, участвующие в процессах нитрификации и азотификации, не могут нормально развиваться, в результате чего затрудняется процесс питания растений.

кислотой, нейтрализующей  $\text{CaSO}_3$ , имеют нейтральную или слабощелочную реакцию (рН - 7,0 - 7,5). Нейтральная реакция почвы является благоприятным состоянием для почвенных микроорганизмов. Такие почвы очень благоприятны для оптимального роста и развития растений. Увеличение количества кальция в почве повышает щелочность почвы. Помимо минеральных питательных веществ в почве имеется также большое количество органических веществ, являющиеся продуктами гумификации и преждевременного разложения растительных и животных остатков. Гумус играет важную роль в формировании плодородия почвы. Помимо основных питательных веществ, в нем содержится много микроэлементов. Они переходят к растениям, повышают активность ферментов и участвуют в других физиологических процессах. Органическая часть почвы содержит биологически активные вещества витамины В<sub>6</sub> и В<sub>12</sub>, тиамин, рибофлавин, биотин, гетероауксин, гиббереллины и др. В основном гумус присутствует в почве. Обилие веществ создает благоприятные условия для минерального питания.

## **МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ И**

Поглощение минеральных веществ в онтогенезе растений зависит от их биологических свойств. У большинства растений основные элементы усваиваются в период до цветения. В первые 1,5 месяца онтогенеза ярового зерна наиболее активно усваиваются азот, фосфор и калий. За это время зелень накапливает 70% общего количества калия и 58% кальция. Марганец усваивается



равномерно в течение онтогенеза. Растения гороха также равномерно поглощают все жизненно необходимые элементы в онтогенезе. Некоторые растения основную часть минеральных элементов получают во второй половине онтогенеза, т. е. в период цветения и образования семян. В целом урожаи короткие и длинные можно разделить на две части. Большие группы, которые кормятся в течение этого периода. Хлопок – одна из многолетних продовольственных культур. Питательные вещества он забирает из почвы с момента появления из-под земли и до конца вегетационного периода. Но в ходе онтогенеза меняется и потребность в видах минеральных веществ. Например, по данным П. В. Протасова, установлено, что хлопчатник требует больше фосфора с момента появления из земли до периода появления первых настоящих листьев. Потребность в азоте возникает позже, после появления первого листа, и увеличивается до фазы цветения. Вот почему рекомендуется вносить азотные удобрения до начала цветения и плодоношения. Поздняя азотная подкормка хлопчатника приводит к активации органов роста. Из-за этого урожай бывает поздним и небольшим.

Удобрения, являющиеся средством снабжения растений питательными веществами, являются одним из важнейших факторов повышения урожайности сельскохозяйственных культур. В настоящее время из опыта известно, что за счет применения удобрений в сельскохозяйственных культурах можно в несколько раз повысить урожайность. Потому что каждый год сельскохозяйственные культуры забирают из почвы самые необходимые минеральные элементы за счет своего урожая. По этой причине снижается количество некоторых питательных веществ. Количество веществ, выносимых из почвы ежегодно, зависит от видов растений, количества урожая и природно-климатических условий. Овощи, картофель, многолетние травянистые растения извлекают питательных веществ больше, чем зерновые. Например, с одной тонны сельскохозяйственных культур, зерновых - 10 кг, картофеля и свеклы 30 - 40 кг, капусты - 60 кг удаляют из почвы кальций. Поскольку этот процесс повторяется из года в год, плодородие почвы резко снижается. Рекомендуется удобрять почву, чтобы поддерживать ее на высоком уровне и получить как можно больше от урожая. Для постоянного получения высокого урожая без снижения продуктивности рекомендуется химизировать земледелие. Для этого большое значение имеет развитие системы удобрений. Система удобрений – это программа внесения удобрений, разработанная с учетом плодородия почвы, климата, биологических особенностей растений, сортов, состава и особенностей удобрений.

Для эффективного использования удобрений важно учитывать потребность в минеральных элементах питания в онтогенезе растений. На самой ранней стадии своего развития растение поглощает запас минеральных веществ преимущественно из семян, поэтому дополнительная потребность невелика. Но по мере увеличения общей массы растения увеличивается и потребность в питательных веществах. Потребность в минеральных элементах также наиболее высока в период цветения и плодоношения большинства растений. К моменту созревания зерен или начала созревания плодов эта потребность резко снижается.

Полное удобрение земли перед посадкой не очень желательно, поскольку коэффициент использования удобрений будет очень низким. Растение поглощает 1-1 часть внесенного в землю удобрения, остальная часть остается в почве и превращается в водонерастворимые минералы или вымывается. Особенно быстрорастворимые азотные удобрения. Именно поэтому повысить урожайность можно, внося в почву удобрения по мере необходимости перед посадкой и в период вегетации растения. В этом случае готовят раствор удобрений низкой концентрации и опрыскивают растущие растения с помощью самолетов или тракторов. В результате удобрение попадает преимущественно на листья растения, а не на почву, а листья поглощают его и переносят в другие органы растения. Удобство этого метода в том, что удобрений используется меньше, поэтому особое значение имеют микроэлементы, которые нужно вносить меньше. Кроме того, важна подкормка растений этим методом, особенно в периоды снижения активности корневой системы (низкая

температура почвы, болезни корней и другое кратковременное снижение активности). Внекорневую подкормку растений можно проводить совместно с борьбой с вредителями и болезнями. В целом значение валовой химизации в получении высоких урожаев велико. Все удобрения делятся на минеральные и органические. К минеральным удобрениям относятся: азотные, фосфорные, калийные и микроудобрения, к органическим – навоз, отходы животноводства, торф и др. Удобрения могут быть простыми и сложными. Удобрение, содержащее только один элемент, необходимый для питания растений, называется простым удобрением. Например, азотные, фосфорные, калийные и другие удобрения. Удобрения, содержащие два и более питательных веществ, называются комплексными или комплексными удобрениями. Например, калийно-натриевая соль -  $\text{KNO}_3$ , аммофос  $\text{NH}_4\text{N}_2\text{RO}_4$  и другие.

Соли, используемые в качестве удобрений, делятся на три группы по особенностям реакции в почвенном растворе: 1) физиологически кислые, 2) физиологически щелочные, 3) физиологически нейтральные.

Различные соли, их анионы и катионы усваиваются растениями неодинаково. В результате быстрого поглощения катионов одних солей и анионов других солей оставшийся ион накапливается в растворе и вызывает определенную реакцию. Например, катион ( $\text{NH}_4^+$ ) соли сульфата аммония -  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  быстро усваивается, а его анион ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) накапливается в почве и изменяет реакцию раствора на кислотность. Почему такие соли физиологические, называются кислыми солями. Анион ( $\text{NO}_3^-$ ) натриевой соли  $\text{NaNO}_3$  быстро усваивается, а катион ( $\text{Na}^+$ ) накапливается в почве, изменяя реакцию раствора в щелочную сторону. Поэтому такие соли называют физиологическими щелочными солями. Катион ( $\text{NH}_4^+$ ) и анион  $\text{NO}_3^-$  - соли аммония -  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  всасываются практически одинаково. Такие соли называются физиологически нейтральными.

Для повышения эффективности удобрений важно учитывать реакции солей и взаимосвязь между уровнем pH почвы и уровнем pH сельскохозяйственных культур.

**АЗОТНЫЕ УДОБРЕНИЯ.** Все азотные удобрения делятся на четыре группы: 1) нитратные, 2) аммонийные, 3) аммиачно-нитратные, 4) карбамидные.

Нитратные удобрения содержат азот в виде нитрат-аниона ( $\text{NO}_3^-$ ). Важнейшие соли —  $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  обладают физиологической щелочной реакцией, высокой эффективностью в кислых почвах. Азотные удобрения в нитратной форме быстро распространяются по слою почвы. Поэтому рекомендуется при зяблевой вспашке вносить в почву широко используемое удобрение аммиачной селитры. Потому что оно быстро смывается. Водорастворимые формы азота, такие как цианамид кальция, можно использовать для зяблевой вспашки. При использовании азотных удобрений особенно важно учитывать их потери. Эффективность быстрорастворимых нитратных солей азота высока при использовании в период вегетации сельскохозяйственных культур.

Аммонийные и аммиачные удобрения содержат азот преимущественно в виде катионов ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NH}_3^+$ ). Важнейшими удобрениями являются сульфат аммония  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  жидкий, аммиак безводный (содержащий 82,2 % азота) и аммиачная вода ( $\text{NH}_4\text{OH}$  - 25% водный раствор аммиака). Обладают слабощелочной реакцией за счет физиологической кислой реакции, обладают высокой эффективностью в почвах. При необходимости внесения на кислые почвы, то требуется и дополнительное известкование.

Растения способны усваивать катионы и анионы из состава аммиачно-нитратных удобрений. Главный ее представитель – аммиачная селитра –  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , содержащая 34 % азота. Хорошие результаты это удобрение дает на почвах с нейтральной или слабощелочной реакцией. Аммиачная селитра ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) является наиболее широко используемым азотным удобрением в Узбекистане. Но перед вспашкой вносить это удобрение не рекомендуется. Потому что он очень быстро растворяется.

Карбамид (мочевина)  $\text{SO}(\text{NH}_2)_2$  – содержит около 46% азота, имеет слабощелочную реакцию.

Азотные удобрения недолго сохраняют свое действие в почве и мало накапливаются. Поскольку они быстро растворяются, они попадают в глубокие слои почвы или вымываются. Кроме того, определенное их количество подвергается денитрификации, то есть превращается почвенными микроорганизмами в молекулярный азот и улетает в воздух. Именно поэтому эффективность азотных удобрений возрастает при добавлении к ним ингибиторов нитрификации.

**ФОСФОРНЫЕ УДОБРЕНИЯ.** Фосфорные удобрения делятся на три группы:

- 1) растворим, 2) нерастворим в воде, растворим в слабых кислотах,
- 3) нерастворим в воде и плохо растворим в слабых кислотах.

Наиболее широко используемой группой фосфорных удобрений являются растворимые простые  $\text{Sa}(\text{N}_2\text{RO}_4)_2$  и двойные  $\text{Sa}_2(\text{N}_2\text{RO}_4)_2 \cdot \text{N}_2\text{O}$  суперфосфаты. Фосфор в суперфосфате менее подвижен и накапливается в почве. Именно поэтому их эффективность может сохраняться до 2-3 лет. Обычный суперфосфат содержит мало усваиваемого фосфора, обычно не более 14%. Суперфосфат, полученный из апатитов, содержит 18-20% фосфора, усваиваемого растениями. Двойные суперфосфаты содержат более 30% чистого фосфора. В настоящее время двойной суперфосфат для улучшения его свойств изготавливают гранулированным или аммонизированным. Потому что эта форма суперфосфата обладает высокой эффективностью. Аммиак соединяется с фосфором, образуя аммофос. Аммофос – комплексное удобрение. Потому что в нем содержится фосфор (48-60%) и азот (11%).

К группе фосфора, растворяющегося в слабых кислотах и не растворяющегося в воде, относятся - осадок (двойная кальциевая соль фосфорной кислоты) и другие. Также они содержат фосфор, который хорошо усваивается растениями. В осадке содержится 25-38% фосфора, усваиваемого растениями.

К удобрениям, содержащим фосфор, нерастворимый в воде и плохо растворимый в слабых кислотах, относятся фосфорит и костная мука.

Эффективность фосфорных удобрений зависит от многих факторов, в том числе от количества фосфора в почве, соотношения других питательных веществ и т. д. При увеличении фосфора в почве эффективность фосфорных удобрений снижается.

**КАЛИЙНЫЕ УДОБРЕНИЯ.** Растения усваивают калий из почвы гораздо лучше, чем другие элементы золь. Вот почему так важны калийные удобрения. В основном калий в качестве калийного удобрения.

(KS1) используется. Он содержит 52% чистого калия и хорошо растворим в воде. Эту соль можно использовать на всех почвах и для всех видов растений. Среди солей, используемых в качестве калийных удобрений, - сернокислый калий ( $\text{K}_2\text{SO}_4$ ) содержит 48-52% чистого вещества ( $\text{K}_2\text{O}$ ) и хорошо растворяется в воде. Калийная селитра ( $\text{KNO}_3$ ) содержит 45-46 % чистого вещества ( $\text{K}_2\text{O}$ ) и 13 % азота. Он хорошо растворяется в воде.

Все калийные удобрения представляют собой физиологически кислые соли. Поэтому при использовании этих солей на кислых почвах дополнительное известкование повышает эффективность. Калийные удобрения более эффективны при совместном использовании с азотными и фосфорными удобрениями.

**МИКРОУДОБРЕНИЯ.** Помимо доступных незаменимых элементов (NPK), растениям также необходимы микроудобрения, которых для роста и развития требуется совсем немного. В настоящее время значительно лучше изучена потребность растений в таких элементах, как бор, марганец, медь, цинк и молибден. Когда у растений достаточно этих элементов, активизируется рост и развитие, повышается устойчивость к болезням и воздействию неблагоприятных внешних факторов. Поэтому, когда этих элементов в почве недостаточно, применение их удобрений повышает общую эффективность. В качестве удобрений можно использовать водорастворимые соли этих элементов или их отходы, содержащие легкоусвояемые микроэлементы. Во многих странах эти элементы добавляют в основные удобрения.

В основном широко используются три метода применения микроудобрений:

- 1) измельчение
- 2) опрыскивание разбавленным раствором растений,
- 3) внесение микроудобрений перед посадкой семян.

Первый – основной способ, который широко применяется при малом количестве тех или иных элементов в почве. Количество вносимых удобрений зависит от вида микроэлемента, его количества в почве, вида растения и т. д. Например, в качестве борного удобрения 0,5-2 кг/га кислоты  $N_3VO_3$ , в качестве марганцевого удобрения 10-18 кг/га соли  $MnSO_4$ , в качестве цинкового удобрения 5 кг/га соли  $ZnSO_4$ . Было обнаружено, что урожайность значительно увеличивается при внесении в почву -10 кг/га.

Опрыскивание растений разбавленными растворами микроэлементов является одним из дополнительных методов и имеет ряд преимуществ: микроудобрения используются значительно реже, применяются в самое необходимое время, быстро усваиваются и экологически безопасны. Например, при опрыскивании хлопка 0,01-0,02%-ными растворами борной кислоты ( $N_3VO_3$ ) и 0,02-0,05%-ными растворами сернокислого цинка ( $ZnSO_4$ ) активизируется процесс опыления цветков, устойчивость растений к засухе и тепло увеличивается.

Дополнительные методы включают внесение микроудобрений перед посевом. Этот метод особенно удобен для удобрений, которые высевают рано. Например, при посадке семян в 0,001-0,005%-ный раствор соли медного купороса ( $SuSO_4$ ) вместо чистой воды установлено, что всхожесть семян увеличивается, а молодые побеги становятся устойчивыми к кратковременному временное снижение весенней температуры.

**БАКТЕРИАЛЬНЫЕ УДОБРЕНИЯ.** Эти удобрения предназначены для поддержания биологической активности почвы и основаны на следующих микроорганизмах:

- 1) фосфобактерин,
- 2) азотистый,
- 3) нитрагин и другие.

Фосфобактерин – препарат бактерий, расщепляющий органические соединения фосфора в почве. Эти микроорганизмы расщепляют органические соединения, выделяют из них фосфорную кислоту и увеличивают количество фосфора, которое растения могут усвоить в почве. Этот препарат готовят путем размножения микроорганизмов на заводах. В каждом грамме качественного препарата содержится не менее 200 миллионов жизнеспособных бактерий. На один гектар посевной площади вносят 250 г препарата. Чтобы использовать этот препарат, его смешивают с водой и опрыскивают семена перед посадкой. Этот препарат имеет физиологически нейтральную или слабощелочную реакцию и хорошо себя чувствует на богатых гумусом почвах.

Азотоген или азотобактерин – препарат, изготовленный из азотобактера. Азотобактерин производится на заводах по производству бактериальных удобрений. Для его использования семена, предназначенные для посадки, высыпают в тень и чистую землю. Один килограмм семян замачивают в 1 стакане воды

и смешивают с препаратом. Подготовленное таким образом семя высевают. В результате деятельности этих бактерий происходит фиксация молекулярного азота и, как следствие, увеличение доступного азота в почве. Один гектар земли накапливает 50 азота.60 kg

Нитрагин – препарат от бактериальных инфекций. Эти бактерии участвуют в молекулярной фиксации азота. Его также готовят путем выращивания бактерий в искусственном корме. В одном грамме препарата содержится до 100 миллионов бактерий. Препарат высевают в смеси с семенами. Хорошие результаты дает на почвах с нейтральной реакцией. Один гектар земли может накапливать до 300 тонн азота в год .500 kg

**МЕСТНЫЕ УДОБРЕНИЯ.** Среди местных удобрений основное место занимает навоз.

**занимает Он содержит азот, фосфор, калий, кальций, серу, магний и все микроэлементы, считающиеся необходимыми для растений .**

Помимо обеспечения питательными веществами сельскохозяйственных культур, навоз улучшает структуру почвы и повышает ее плодородие. В унавоженных землях увеличивается пористость почвы, улучшается водопроницаемость, она долго сохраняет влагу. Особенно велика роль навоза в увеличении его объёма, улучшении водного и воздушного режима, микробиологических процессов на землях с низким содержанием органического вещества и тяжёлой почвой. В почвах легкого механического состава улучшается ее вязкость (Э.Т.Шайхов и др., 1990).

Навоз также является важным фактором повышения эффективности внесенных в землю минеральных удобрений. Поэтому рекомендуется смешивать минеральные удобрения с органическими. В частности, он повышает растворимость фосфорных удобрений, которые медленно растворяются в почве, благодаря чему они легко усваиваются растением.

Навоз разбрасывают специальными машинами перед осенней вспашкой. Рекомендуется вносить 20-25 тонн на гектар земли.

Птичий помет, отходы тутового шелкопряда и губки считаются самыми сильными удобрениями, поэтому в период роста хлопчатника их рекомендуется смешивать с минеральными удобрениями.

**ЗЕЛЕННЫЕ УДОБРЕНИЯ.** В результате выращивания одного и того же растения на одном и том же месте в течение нескольких лет в почве уменьшаются гумусовые вещества, ухудшаются ее физические свойства, и это растение вызывает снижение урожая. Например, урожайность хлопка резко снизится через 4-5 лет на землях, выросших из сорняков. В таких случаях для повышения плодородия почвы

Наряду с увеличением нормы органических и минеральных удобрений наилучшие результаты дает применение зеленых удобрений. Сидераты обогащают почву гумусом, улучшают ее физические свойства.

В качестве сидератов высевают зернобобовые культуры, такие как зеленый горошек, нут, горох, маш, красный и т. д., например перко.

Если эти культуры подкармливать осенью и ранней весной, они накапливают большое количество зеленой массы. В частности, немобовые культуры необходимо скармливать в достаточном количестве. В условиях Узбекистана посеянные на сидераты культуры вспахивают и перемешивают с почвой в начале апреля, а после того, как почва немного успокоится, высевают семена. Посевы, посаженные на сидераты, можно скармливать скоту, а затем вспахивать, а накопленная в почве

органика окажет положительное влияние на рост и развитие хлопчатника и урожайность хлопчатника (Э.Т.Шайхов и др., 1990).

## **СПОСОБЫ И ВРЕМЯ ВНЕСЕНИЯ УДОБРЕНИЙ**

При определении срока и способов внесения удобрений учитывают особенности удобрений, изменения в почве, потребность растений в питательных веществах, способность корневой системы усваивать питательные вещества и т. д.

Норму внесения удобрений обычно определяют в зависимости от урожайности. Например, 80 кг для выращивания 1 тонны хлопка используется 30 азота, 10 20 кг фосфора и 40 калия. 70 кг

Важно вносить удобрения перед посадкой, во время посадки и в период вегетации растений.

Внесение удобрений при вспашке. При осенней или весенней вспашке земли примерно  $\frac{2}{3}$ ,  $\frac{3}{4}$  общего количества удобрений рассыпают в почву и заделывают вспашкой. Этим методом вносят органические, фосфорные, частично азотистые и калийные удобрения. Известь вносят и на почвы с кислой реакцией.

Внесение удобрений при посадке. Удобрения также вносят вместе с посадкой. Цель удобрения почвы при посадке – подпитка молодых саженцев минеральными элементами. Поскольку внесенные перед вспашкой земли удобрения попадают в глубокий слой почвы, молодое растение не может их использовать. В этот период применяют небольшое количество хорошо растворимых и легкоусвояемых удобрений. Опыты с хлопчатником показывают, что удобрения вносят на глубину 12-15 см от поверхности почвы и на расстоянии 5-7 см от места падения семени в специальной сеялке с разбрасывателем удобрений. Одновременно с посадкой семян 20 кг вносят 10- фосфор и 5- азот на гектар 10 кг 3,5 - 4 часа на гектар. доступен дополнительный хлопок.

Подкормки в период роста растений проводят с целью повышения минерального питания в наиболее важные фазы роста и развития. На этих этапах важно, чтобы питательные вещества попали к растению как можно быстрее и полностью усвоились. Корни молодого растения недостаточно развиты, но им необходима высокая концентрация питательных веществ, поэтому они будут лучше развиваться, если их удобрять.

Подкормка озимых азотом ранней весной повышает содержание белка в зерне на 0,5 - 1%. На таких полях фосфорные и калийные удобрения можно вносить один раз в 2-3 года сразу в 2-3 дозы. Но в хлопководстве этого сделать невозможно. По результатам экспериментов внесение удобрений будет иметь высокую эффективность с учетом потребности в элементах в хлопковых фазах.

Если удобрений вносить сверх потребностей растения, урожайность не увеличится, а наоборот, снизится и даже может ухудшиться качество. Поэтому важно следить за тем, чтобы количество нитратов в овощах не превышало следующую норму: 86 мг/кг сырой массы в картофеле, 150 мг/кг в капусте, огурцах и томатах.

В целом минеральные удобрения являются одним из важных определяющих факторов повышения урожайности растений и качества урожая. По оценкам, 50% общего урожая обеспечивается удобрениями. Но их неправильное использование (превышение потребности, неправильное применение и т. д.) может снизить плодородие почвы, вызвать засыхание растений и вызвать загрязнение природы.

Растительные гормоны или фитогормоны — активные вещества, вырабатываемые в очень небольших количествах (10-13 — 10-5 моль/л) в организме растения и участвующие в управлении

физиологическими процессами. С помощью этих веществ осуществляется взаимодействие между клетками, тканями и органами и регулируется процесс роста растений.

Учение о фитогормонах было создано Н. Г. Холодным и В. В. Вентом в 30-е годы XX века. Они предложили гормональную теорию роста растений.

В последующие годы были открыты ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизины, этилен и др. Бойзен-Йенсен в 1938 г. и Э. Синнотт в 1963 г. предложили называть фитогормоны «веществами роста». В последующие годы их стали называть «гормонами растений», «фитогормонами».

Эти соединения образуются в молодых листьях растений, растущих частях стеблей и корнях, а затем передаются в активные зоны ростовых процессов. Они оказывают свое воздействие в очень малых количествах. То есть участвует в нескольких реакциях в растительном организме и контролирует их.

**АУКСИНЫ.** Ауксины — группа веществ, образующихся в верхушечной части стебля и корня растения. В основном это химические вещества индольной природы. О существовании таких веществ впервые задумался Ч. Дарвин в 1880 г.

Для изучения механизма движения растений (тропизмов) этиолированные газоны подвергают освещению с одной стороны (рис. 1).

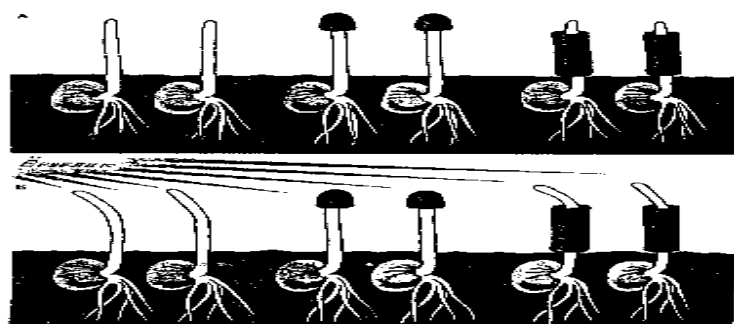


Рисунок 1. Опыт Ч. Дарвина

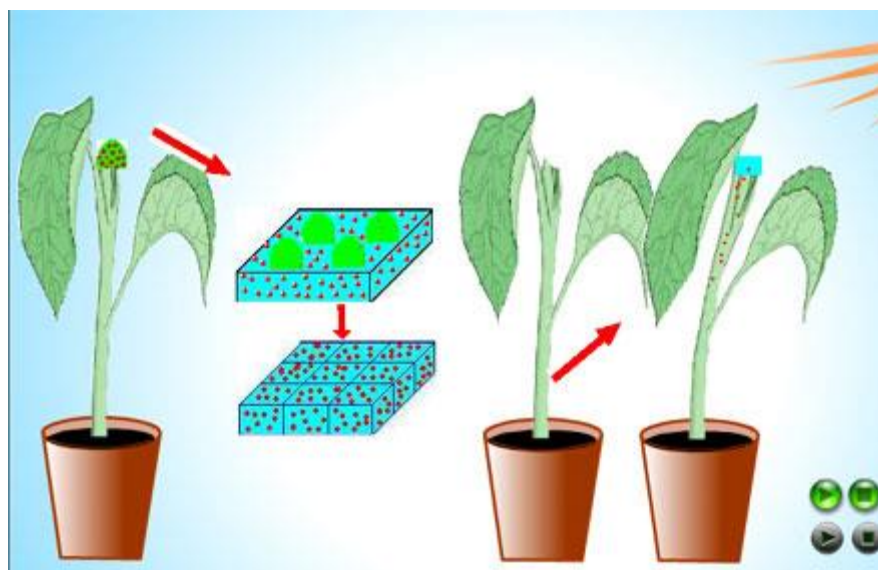
А-трава росла в темноте, Б-свет воздействовал с одной стороны.

Кончик стебля травы наклоняется к свету. Когда кончик стебля (3- 4 mm) обернут черной непрозрачной бумагой, трава не сгибается и начинает расти прямо. Даже когда кончики трав оставлены открытыми, а остальное покрыто черной бумагой, они наклоняются к свету. Поэтому Ч. Дарвин пришел к выводу, что кончики трав активно воспринимают свет и выполняют сенсорную функцию, так как некоторые вещества образуются в точках роста растений и на них воздействует свет.

В начале 20 века голландский ученый В.В.Вент в наглядном эксперименте доказал образование ростовых веществ в точках роста растений (рис. 2). Видно, что рост восстановился. Поскольку ростовые вещества на срезе пропитываются агаровой пластинкой, а когда пластинку помещают на основной стебель, эти вещества передаются живым клеткам.

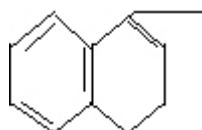
В 1935 Ф. Кегель установил, что (общим) веществом в этих растениях является индолил-3-уксусная кислота, и назвал соединения этой группы ауксинами.

Ауксин происходит от греческого слова «αυξανο», что означает рост. Соединение часто называют гетероауксином ( $C_{10}H_9O_2$ ). Оно влияет на рост стебля растения и содержит только кислые свободные ауксины. Физиологическая природа связанных ауксинов не определена.



2 – картинка. Опыт вентиляции

CH<sub>2</sub>



COOH вырабатывается в растущих кончиках корней и может транспортироваться в другие органы.

Ауксины участвуют в важных физиологических процессах растений. Они активируют процессы деления и удлинения клеток, дыхания, синтеза белков, углеводов и нуклеиновых кислот. В целом ауксины усиливают функциональную активность клетки (рис. 3). Органы растений, накапливающие ауксины, обладают такими свойствами, как поглощение питательных веществ (из других органов), задержка процессов старения, влияние на активность мембран и в целом повышение поглотительной способности клеток.



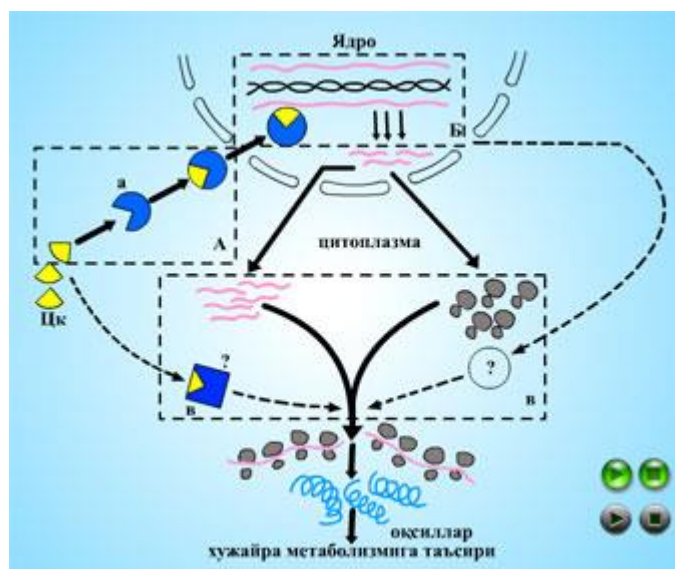


Рис. 3. Схематическое изображение влияния ауксинов на активность клеток (В.В.Полевой, 1986).

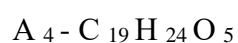
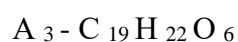
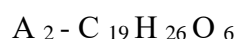
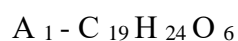
В точках роста ауксины активируют рост стеблей, корней и листьев. Поэтому в настоящее время гетероауксин применяют в сельском хозяйстве для ускорения укоренения черенков тех же растений.

**ГИББЕРЕЛЛИНЫ.** Эти соединения также обладают высокой биологической активностью и играют важную роль в росте растений.

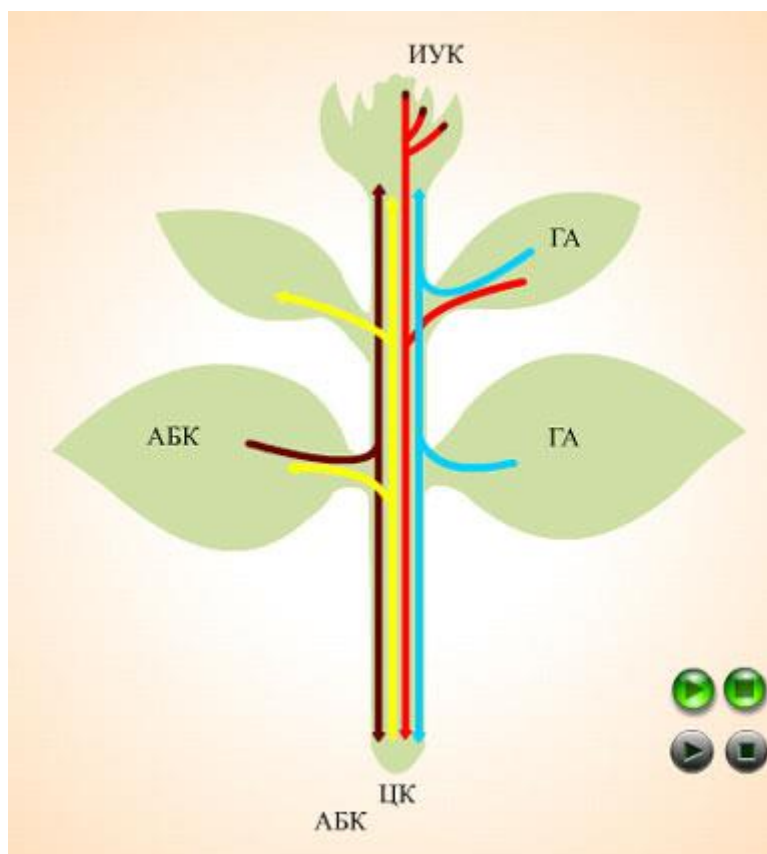
В 1926 японский учёный Е. Куросава установил, что чрезмерный рост риса вызван веществами, выделяемыми из тела гриба гиббереллы, живущего в рисе как паразит.

В 1938 г. Т. Ябута и Сумики впервые выделили гиббереллин в чистой кристаллической форме из гриба гиббереллы и назвали его гиббереллином (ГА).

Структурную формулу гиббереллиновой кислоты определил английский ученый Б. Кросс в 1954 г.: с этого года гиббереллины стали использовать в сельском хозяйстве сначала в США и Англии, а затем и в других странах. В настоящее время идентифицировано более 60 типов гиббереллинов. Среди них наиболее изученными являются:



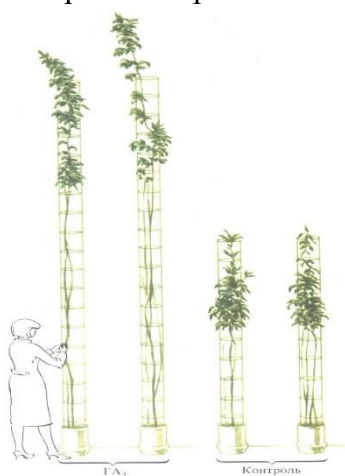
3- гиббереллиновая кислота используется чаще, поскольку она обладает активным свойством по сравнению с другими. Гиббереллины синтезируются преимущественно в листьях (рис. 4).



4 – картинка. Основные места образования фитогормонов в организме растения

Свет усиливает процесс их синтеза. Образовавшиеся гиббереллины распространяются по другим частям тела растения током флоэмы и ксилемы. Они собираются преимущественно в меристематических клетках надземной части растений и активно участвуют в фазах клеточного деления и удлинения. Гиббереллины особенно ускоряют рост стеблей растений (в том числе коротких форм), процессы цветения и плодоношения (рис. 5). Но на рост корней это почти не влияет.

Влияние гиббереллинов на рост и развитие растений в их растительном организме.



5 – картинка. Влияние гиббереллинов на рост каннабиса

влиянием на обмен веществ. Благодаря их влиянию ускоряется процесс фотосинтеза. Активируется синтез нуклеиновых кислот, белков и фосфолипидов, входящих в состав мембран, а также повышается активность ферментов, участвующих в этих процессах. В целом гиббереллины представляют собой соединения с сильной физиологической активностью.

**ЦИТОКИНИНЫ.** Фитогормоны этой группы преимущественно активируют деление клеток. Вот почему их называют цитокининами. Впервые они были выделены из спермы сельди К. Миллером и Ф. Скугом в 1955 г. После выделения этих соединений в кристаллической форме ими оказался 6-фурфуриламинопурин (кетин) ( $C_{10}H_9N_5O$ ). Позднее было установлено, что кинетин не относится к группе природных цитонинов. В 1964 году Летам выделил природный цитокинин-зеатин из сырых зерен кукурузы:

H CH=OH

C = C

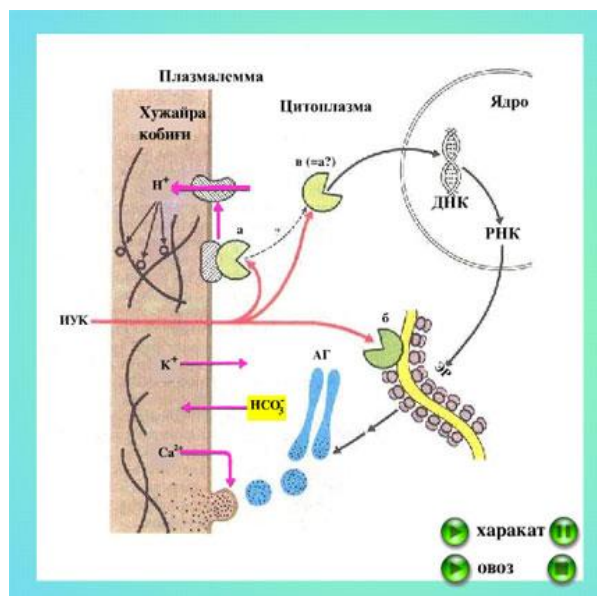
HX---CH<sub>2</sub>CH<sub>3</sub>

NN

H NH

зеатин

Естественные цитокинины образуются в корне (рис. 83) и поднимаются вверх с током сока ксилемы растения. Цитокинины активно участвуют в других процессах, а также в ускорении деления растительных клеток. Они активизируют обменные процессы в остановившихся в росте и старых листьях, то есть препятствуют быстрому старению, обладают свойством снова превращать желтые листья в зеленые (А.Л.Курсанов, О.Н.Кулаева). Благодаря этим воздействиям в листьях увеличивается количество белка, нуклеиновых кислот и хлорофилла. По данным О. Н. Кулаевой (1982), синтез всех форм РНК ускоряется под влиянием цитокинина. В частности, активность РНК-полимераз и хроматина в ядре повышается за счет действия комплекса, образуемого цитокинином со специфическими белками (белками-рецепторами) (рис. 6).

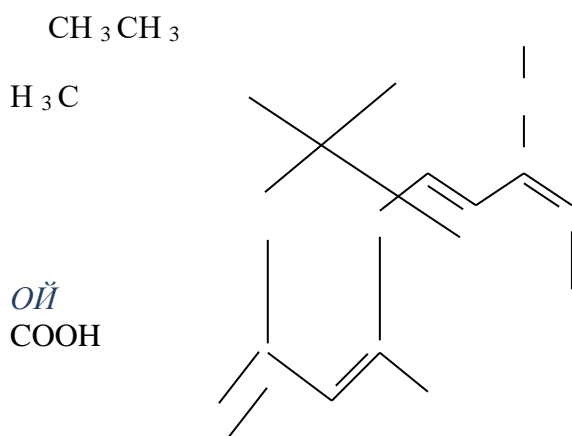


6 – картинка. Влияние цитокинина на клеточный метаболизм

Ускоряется поступление органических веществ из других органов к местам накопления кинетина в растении. Эффект цитокининов усиливается при сочетании с другими фитогормонами. Например, в присутствии цитокининов дифференцированные клетки могут снова делиться. Также имеются сведения, что цитокинины активируют транспорт ионов  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$  и  $N^+$ .

**АБСКИЗИНЫ.** Эти соединения были впервые выделены в виде кристаллов из спелых коробочек хлопка У. Лю и Х. Карнесом в 1961 году. Они назвали его абсцизином (англ. — absciscon — разделение, осыпание), потому что эти вещества ускоряют опадение листьев.

В 1963 году существование абсцизинов было полностью подтверждено на Международной конференции по средствам роста растений, проходившей во Франции, и в том же году была определена молекулярная структура абсцизовой кислоты (АБК):



Абсцизовая кислота (АБК) — это природное соединение, которое подавляет рост и вырабатывается в растениях подобно другим фитогормонам, регулирующим рост (ауксины, гиббереллины и цитокинины) (рис. 80).

мало влияет. Именно поэтому абсцизовую кислоту называют гормоном остановки роста ( $C_{15}H_{20}O_4$ ). Абсцизины эффективны даже в очень слабых концентрациях по сравнению с фенольными ингибиторами. Они участвуют в замедлении роста растения, остановке прорастания семян, осыпании сырых плодов и листьев, позднем образовании цветков. Абсцизины накапливаются в больших количествах, особенно в стареющих органах растений (листья, плоды, семена). Они замедляют синтез нуклеиновых кислот, особенно ДНК, белков, хлорофилла.

Ускоряет созревание плодов и старение листьев. При воздействии на растения неблагоприятных условий (особенно при недостатке воды) АБК быстро накапливается и закрывает устьица, вызывая снижение скорости транспирации. В целом эти гормоны (АБК) являются антагонистами ростовых веществ (ауксинов, цитокинов и гиббереллинов).

**ЭТИЛЕН.** Этилен также является природным соединением, вырабатываемым растениями. Физиологическое действие этилена ( $CH_2=CH_2$ ) впервые было написано Д. Н. Нелюбовым в 1901 году. Позднее Ю. В. Ракитин всесторонне изучил физиологическое значение природного этилена в растениях и выдвинул мнение, что это гормон, участвующий в созревании плодов. Он замедляет фазы деления и удлинения клеток, ускоряет процесс старения в целом. Потому что он в основном синтезируется в стареющих листьях и плодах.

## **ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ИСКУССТВЕННЫЕ ВЕЩЕСТВА**

Использование искусственных форм физиологически активных веществ в сельском хозяйстве с каждым годом увеличивается. В основном их применяют в нескольких направлениях: 1) для ускорения роста и развития, 2) для остановки роста и ускорения созревания, 3) для борьбы с сорняками. Среди веществ, применяемых в процессе ускорения роста и развития, является гетероауксин ( $C_{10}H_9O_2N$ ). Повышает укореняемость черенков. Замачивание саженцев плодовых деревьев в растворе гетероауксина низкой концентрации на несколько часов повышает их жизнеспособность. Такая рассада быстро приживается и начинает активно расти. Для этого морфологическую нижнюю часть черенков или саженцев посаженных плодовых деревьев погружают в 0,005-0,02% раствор гетероауксина на 12-24 часа.

Гиббереллины в основном применяют в сельском хозяйстве в виде 0,0001-0,1% растворов. Поскольку они плохо растворяются в воде, их сначала растворяют в этиловом спирте, а затем смешивают с водой. Затем его опрыскивают растения.

В 70-х годах нашего столетия в Институте цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР была разработана новая комбинация гиббереллинов, получившая название «гибберсиб». Состав этого соединения довольно сложен и включает в себя все природные гиббереллины. Она активнее и дешевле гиббереллиновой кислоты ( $A_3$ ). Ускоряет рост и развитие растений. Его эффективность выше, чем у гиббереллиновой кислоты. Например, при опрыскивании томатов 0,005-0,0075 раствором гиббереллина в начале фазы цветения урожайность увеличивается в 15-20 раз.

Особенно высока эффективность гиббереллинов в бессемянных плодах, винограде, конопле, табаке, томатах и др.

Мелкие черепицы винограда, подвергшиеся воздействию гиббереллиновой кислоты, становятся очень крупными. Происходит это главным образом в результате активизации роста мелких плодов.

При воздействии на собранные сейчас клубни картофеля раствором гиббереллиновой кислоты низкой концентрации (1-2 мг/л) их рост ускоряется. Важно использовать этот метод в южных регионах, где картофель сажают второй раз.

Физиологически активные искусственные вещества применяют также против опадания молодых плодовых узлов и сырых плодов в овощеводстве и плодоводстве.

Этилен можно использовать для остановки роста и ускорения созревания сырых плодов. Против разрастания растений (в результате они полегают) применяют ретарданты (хлорид хлорхолина, виды и др.). Основной механизм их действия – снижение активности веществ, ускоряющих рост. Замедлители чаще применяют против полегания зерна и роста овощей.

### **Обзор вопросов**

1. Фитогормоны и их значение в жизни растений?
2. Гиббереллины и их значение в жизни растений?
3. Ауксины и их значение в жизни растений?
4. Цитокинины и их значение в жизни растений?

Абсент и их значение в жизни растений?

### **5-лекция**

## **ЭКОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА РАСТЕНИЙ**

### **План**

1. Влияние внешних факторов на водопоглощение корневой системы.
2. Разделение растений на группы по отношению к воде.
3. Растения, живущие в воде, виды, строение, физиологические особенности.
4. Растения, живущие на свету, виды, строение, физиологические особенности.
5. Видовые характеристики склерофитов.
6. К какой экологической группе относятся культурные растения.
7. К какой экологической группе относятся водные растения?
8. К какой экологической группе относятся растения, живущие в засуху?

### **Основные фразы:**

Гидрофиты, гигрофиты, мезофиты, ксерофиты, суккуленты, склерофиты, виды растений, места обитания, структуры тела, морфологические, анатомические, физиологические характеристики, мезофиллы листьев, первичные ткани, осмотическое давление, поглотительная способность, пигменты, хлорофиллы, фикобилины, фикоэритрин, фикоцианин, транспирация, устьица, покой, фотосинтез, дыхание.

### **ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ВОДОГАБОРЦИЮ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ.**

Температура является одним из наиболее важных факторов, влияющих на скорость поглощения воды корнями. Если температура почвы начинает снижаться, снижается и способность корня поглощать воду. Чтобы наблюдать это явление, необходимо окружить горшок, в котором растет растение, льдом. Вскоре растение начинает увядать. Потому что когда почва остывает, вода, которая очень медленно достигает корней, не может покрыть то количество воды, которое испаряется из растения. Если горшок перевести в нормальную температуру, растение вернется в прежнее состояние. Объясняется, что снижение способности поглощать воду при низкой температуре обусловлено повышением уровня вязкости протоплазмы клетки. При резком понижении температуры почвы в результате увядания растения нарушаются все физиологические процессы: закрываются устьица, резко снижаются процессы транспирации и фотосинтеза. Всасывание минеральных элементов также прекращается. Если такая ситуация будет продолжаться длительное время, растения могут погибнуть.

На скорость проникновения воды в корни влияет также количество кислорода в воздухе. Протоплазма клетки использует определенное количество энергии для перемещения воды, и эта энергия генерируется во время дыхания. Именно поэтому на участках с плотной почвой или длительным переувлажнением растения не могут хорошо развиваться и погибают. Потому что в таких местах не хватает кислорода, и как следствие дыхание корней замедляется или прекращается. Нарушается также обменный процесс в клетках, в результате чего начинают накапливаться спирты, углеводы и органические кислоты. Изменяются и осмотические свойства протоплазмы. Поэтому хорошая обработка почвы, правильное применение агротехнических мероприятий и обеспечение аэрации повышают активность корней.

На способность корня поглощать и перемещать воду также влияют концентрация и pH почвенного раствора. Только когда концентрация сока клеток корня превышает концентрацию почвенного раствора, вода начинает впитываться в корень. В противном случае корень может потерять имеющуюся у него воду, не говоря уже о том, чтобы забрать воду из почвы. Поэтому в засоленных почвах могут жить только растения с высоким осмотическим давлением (солянки и др.).

Потому что осмотическое давление очень велико из-за накопления солей в их клетках.

Корни большинства растений не могут усваивать воду из растворов с очень низким pH почвенного раствора (2-3, т. е. с кислой реакцией). По мере приближения реакции к нейтральному уровню поглощение воды становится более активным.

Все растения, живущие на Земле, делятся на две группы по отношению к воде:

1. Растения, живущие в воде
2. Растения, живущие на суше

**1. ГИДРОФИТЫ.** Растения, живущие в воде, называются гидрофитами. Они считаются водными растениями и живут полностью или частично погруженными в воду. В эту группу входят все водоросли (кувшинка, кувшинка, лотос, элодея, ряска, валиснерия, осока и др.). Поскольку средой обитания водных растений является вода, их характерные особенности приспособлены к предотвращению попадания лишней воды в организм. Водные растения имеют большую плавающую поверхность, медленное развитие механических тканей, слизистые вегетативные органы, медленное развитие покровных тканей, размещение множества устьев на верхней стороне плавающих листьев,

столбчатые и облачкообразные листья с мезофиллом. тем, что они не разделены на ткани, корневая система развита очень слабо, размножаются более вегетативно и т. д.

Растения, обитающие в слоях воды и под ними, не имеют устьиц. Не все лучи (красного) света, необходимые для фотосинтеза, доходят до них. Поэтому их хлоропласты содержат дополнительные пигменты — фикоблины (фикоэритрин и фикоцианины), — которые вместе с хлорофиллами воспринимают свет с короткой длиной волны 500-600 нм.

В тканях водных растений много межклеточных пространств, которые насыщены газами и образуют хорошую аэренхиму (рис. 1). Такие растения хорошо удерживают свое тело в воде.

Именно поэтому механические ткани развиты недостаточно хорошо. Проводящие каналы также развиты слабо или совсем отсутствуют. Эпидермальный слой на теле очень тонкий и не имеет кутикулы, хотя он очень тонкий и не сопротивляется переносу воды. Осмотическое давление и поглотительная способность клеток равны 1-2 атм. Он впитывает воду, необходимую для обменных процессов, по всему организму. Когда эти растения вынимают из воды, они теряют всю воду и умирают в течение нескольких минут. Наличие межклеточных пространств в организме водных растений также смягчает процессы газообмена. В процессе фотосинтеза в них накапливается кислород, который используется для дыхания. Во время дыхания и особенно в вечерние (темные) периоды накапливается больше углекислого газа, который используется для фотосинтеза на свету.

1. Растения, обитающие на суше, по приспособлению к условиям влажности делятся на три экологические группы: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты.

**ГИГРОФИТЫ.** Растения, обитающие во влажной и влажной среде, относятся к группе гигрофитов. Обычно эта среда встречается в реках, озерах, болотах, густых лесах и тенистых местах. Из растений, относящихся к этой группе, могут быть показаны: тростник, рис, люкс, осока, тонколистные папоротники и др. Растениям этой экологической группы свойственны также признаки приспособления к условиям избытка влаги. Поскольку эти растения живут в хорошо увлажненных условиях, их тела практически не сопротивляются транспирации. Клетки эпидермиса очень тонкие и имеют тонкий слой кутикулы. Роты расположены над листом и большую часть времени открыты. Большие межклеточные пространства обеспечивают широкую поверхность испарения. Высокая скорость транспирации ускоряет движение растворов в организме. Наличие в них специальных гидратодов обеспечивает вывод лишней воды из организма в виде капель жидкости. Эти растения устойчивы к почвенной и воздушной засухе.





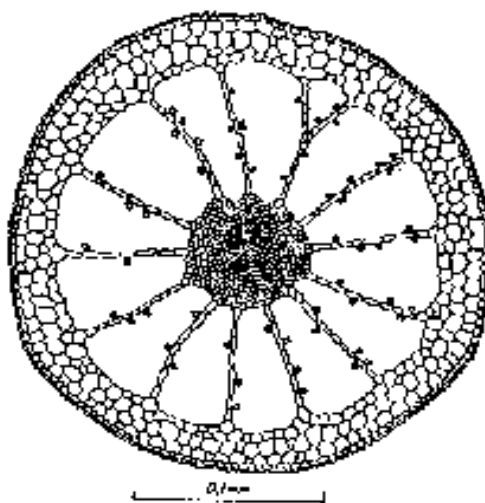


Рисунок 1. Поперечное сечение стебля водного растения (урут ).

**МЕЗОФИТЫ.** К растениям этой группы относятся растения, обитающие в умеренно влажных условиях, в том числе большинство культурных и некоторые дикорастущие растения. К культурным видам относятся хлопок, кукуруза, пшеница , ячмень, сорго, дыни, арбузы, огурцы, помидоры и др., а к диким - жемчуг, себарга, пшеница и многие др., включая травянистые растения.

Корневая система мезофитов хорошо развита , хорошо развита и большая надводная часть листьев. Листья разделены на столбчатый и облачковидный мезофилл. Ротовой аппарат обычно расположен в нижнем эпидермисе листа. Во время транспирации потребление воды в основном контролируется устьицами. Осмотическое давление клеточного сока составляет 10-25 атм. будет рядом.

**КСЕРОФИТЫ.** В эту группу растений входят растения, приспособленные к жизни в засушливом климате. Они устойчивы к воздействию почвенной и атмосферной засухи и не быстро меняют водный баланс. Распространен в пустынной и степной зонах, где очень мало воды. Все ксерофиты можно разделить на две группы : суккуленты и склерофиты.

**СУККУЛЕНТЫ.** Это многолетние растения с толстым мясистым телом , которые могут хранить воду в своих стеблях или листьях. Некоторые из них хранят воду в своих стеблях (кактусы). Листья водозапасающих растений превращены в шипы или колючки, а функцию листа выполняют зеленые мясистые стебли.

Напротив, у суккулентов, запасающих воду в листьях, стебли развиты слабо, листья мясистые и водянистые (агава, алоэ, толстянка).

В целом водозадерживающая паренхимная ткань суккулентов сильно развита. В сезон дождей он накапливает воду и использует ее в течение длительного времени.

Механическая ткань суккулентов развита недостаточно. Стенка клеток эпидермиса утолщена и покрыта толстой кутикулой, волосков много, устьев мало, они расположены в особых ямках. Рот открывается ночью и закрывается днем в жаркую погоду.

**СКЛЕРОФИТЫ.** Растения, относящиеся к этой группе, являются засухоустойчивыми многолетниками , листья сильно редуцированы и превращены в колючки. К ним относятся саховул, янток, кандым, хиспандроки, красная полынь, полынь красная, джужгун, хвойник и другие. Их тело и листья шероховатые и твердые (греч. scleros — грубый , твердый ), покрыты толстой кутикулой. Их

характерными особенностями является размещение рта в специальных углублениях. В целом имеется множество ксероморфных признаков, которые выделяют на поверхность эпидермиса различные восковидные вещества, направленные на уменьшение транспирации. У некоторых растений (пальма) толщина воскообразного вещества 5 мкм достигает . Толстая кутикула, восковые вещества и волоски уменьшают испарение воды. У некоторых растений (хунирбошады, чалов) ротовой аппарат находится на верхней стороне листа. В ямках по краям листа находятся крупные тонкостенные живые клетки, способные менять размер, называемые двигательными клетками. При недостатке воды размер этих клеток (моторных) уменьшается , и лист образует трубку. В результате ротовой аппарат остается внутри спиральной трубки, а транспирация также очень низкая или прекращается.

жарких пустынях , где летние месяцы очень жаркие (кустарники типа саксобоуля, испанского дрока, джужгуна). Листья этих растений недоразвиты или опадают весной. Фотосинтез в основном осуществляется их стеблями. Потому что в стеблях таких растений хорошо развита палисадная ткань и хорошо приспособлена к световому режиму. Корневая система у большинства из них развита в несколько раз лучше, чем надземные органы . Стебли деревянистые, осмотическое давление клеточного сока высокое, воду расходует очень экономно, лето проводит в состоянии покоя. Примеры таковых - юзгун, астрагал и др. ( Тохтаев, 1994 ).

Большинство ксерофитов поглощают  $SO_2$  при открытых устьицах ночью и накапливают яблочную кислоту – малат в клеточной вакуоли. Днем, когда воздух теплый и устьица закрыты, малат перемещается в цитоплазму, где с помощью малатдегидрогеназы высвобождается  $SO_2$  . Высвободившийся  $SO_2$  перемещается в хлоропласты и участвует в процессе фотосинтеза (SAM-путь фотосинтеза). Кислород, выделяющийся при фотосинтезе, собирается в межклеточных пространствах и используется для дыхания. В свою очередь, выделяемый при дыхании  $SO_2$  также используется для фотосинтеза. Такой путь фотосинтеза наблюдается у сильных засухоустойчивых растений - суккулентов и растений, обитающих в жарких пустынях.

#### Обзор вопросов

- 1 . Характеристика экологических групп растений по водному режиму?
- 2 . К какой экологической группе относятся водные растения?
- 3 . К какой экологической группе относятся культурные растения?
- 4 . Физиологическая основа полива растений?
- 5 . Каковы особенности склерофитов?
- 6 . К какой экологической группе относятся культурные растения?
- 7 . К какой экологической группе относятся водные растения?
- 8 . Влияние внешних факторов среды на водопоглощение корневой системы?
- 9 . Разделение растений на группы по отношению к воде?
- 10 . Растения, живущие в воде, виды, строение, физиологические особенности?
- 11 . Растения, живущие на свету, виды, строение, физиологические особенности?
- 12 . К какой экологической группе относятся растения, обитающие в условиях засухи?

## **6-лекция**

### ***ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ ЧЕРЕЗ КОРНИ***

#### **ПЛАН:**

1. Разработка учения о корневом питании растений.
2. Основоположник теории «гумуса».
3. Основоположники теории минерального питания.
  4. Количество минеральных элементов в растительных организмах.
  5. Основные группы минеральных элементов.

#### **Основные фразы:**

Минеральные элементы, плодородие почвы, необходимые питательные вещества, корни, питание, история, теория воды, теория гумуса, теория минеральных элементов, количество необходимых элементов, зольность, макроэлементы, микроэлементы, ультрамикроэлементы. азот, стабильный азот, активный азот, нитраты, аммоний, ионы, аминокислоты, белки, ферменты.

**Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 124-136  
2. Ходжаев Дж. Физиология растений. Страницы 118-127

Питание растений состоит из двух форм, включающих процессы питания из воздуха и из почвы. Эти два процесса — фотосинтез и поглощение минеральных элементов из почвы — вместе определяют автотрофные свойства растений. В результате этой органической связи образуются ткани, органы и общее тело растений. Множество минеральных элементов поглощаются из почвы, чтобы полностью обеспечить их рост и развитие. Поэтому его называют корневым питанием растений.

Большое значение в питании растений через корни имеют свойства и продуктивность почвы, особенно ее водопроницаемость, воздухопроницаемость, содержание органических веществ, способность собирать важные для растений питательные вещества.

#### **ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ ЧЕРЕЗ КОРНИ РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ О**

Еще в древности (600-500 гг. до н.э.) люди, занимающиеся земледелием, знали, что почвы, богатые золой и гумусом, дадут больше урожая, и использовали это. Позднее сложились представления о питании растений.

Особого внимания заслуживают опыты голландского натуралиста Ж. Б. Ван-Гельмонта, жившего в средние века. Он 91 кгкладет сухую землю в глиняный горшок, 2,25 кгсажает ветку ивы, равную ее весу, и поливает ее дождевой водой. Через 5 лет вес ивы 77 кгдостигает . И вес почвы в горшке 56,6 гуменьшается всего до . По мнению Ван-Гельмонта, если растения строят свое тело за счет почвы, то чем больше увеличивается ветка ивы, тем больше должна уменьшаться почва в контейнере. Но такой ситуации не происходит. Поэтому он приходит к выводу, что растения строят свои тела из воды. Так родилась и долгое время получила признание «водная теория» питания растений.

Но задолго до этого Аристотель (384–322 до н. э.) говорил, что растения поглощают из почвы сложные вещества и используют их для построения своего тела.

Дальнейшее развитие эта концепция получила у немецкого агронома А. Тайера в конце 18 — начале 19 вв. Он создал «теорию гумуса». По его словам, растения в основном питаются водой и гумусными веществами. Чем больше перегноя будет в почве, тем активнее смогут расти и развиваться растения.

В последующие годы постепенно стали появляться представления о том, что минеральные элементы необходимы растениям. Одним из основоположников этой концепции является агроном А. Т. Болотов (1770). Он выдвинул идею, что минеральные частицы и вода в почве являются основными питательными веществами для растений. А.Т.Болотов также разработал способы внесения удобрений в почву и показал, что существует 53 вида удобрений, необходимых для земледелия.

В 1804 году швейцарский учёный Н. Т. Соссюр в результате исследования химического состава растений установил, что почва обеспечивает растения азотом и другими минеральными элементами.

Значение минеральных солей для растений более наглядно было показано в работах французского агрохимика Ж. Б. Бузенго (1837). По его словам, растения могут хорошо расти даже в чистом песке (с добавлением воды, золы и минеральных солей). Чтобы доказать это, он провёл вегетативные опыты и одним из первых пришёл к выводу, что растения не могут поглощать азот из атмосферы, а поглощают его через корни, в числе других элементов. Один из учёных, всесторонне разработавших теорию минерального питания растений - немецкий химик Ю. Либих. В 1840 Ю. Либих наряду с разработкой теории минерального питания растений отверг теорию гумуса. По мнению Либиха, плодородие почвы зависит только от минеральных веществ. Ю. Либих первым предложил вносить в почву в качестве удобрения чистые соли. Он правильно оценил значение минеральных элементов, но считал, что растения берут азот из воздуха в виде аммиака. Позже он понял, что это была ошибка, и согласился с тем, что растения поглощают азот через корни в виде нитратов. Однако в то же время Либих отрицал важность органического вещества в почве. Однако гумус в почве имеет большое значение в росте и развитии растений, развитии почвенной микрофлоры и т. д. Ю.Либих предложил «закон минимума» и «закон возврата». Согласно этим законам, если необходимые растениям минеральные элементы в почве не достигнут минимума, они не принесут пользы. В законе возврата поясняется, что столько, сколько растения забирают из почвы своим урожаем, столько же они и должны вернуть. В противном случае плодородие почвы, а значит и урожайность, будет снижаться с каждым годом. Точки зрения Либиха в целом верны. Повысить урожайность можно в результате правильных агротехнических мероприятий и своевременного снабжения почвы минеральными элементами.

Опыты, проведенные И. Кнопом и Ю. Саксом в 1859 г., также опровергли «гумусовую теорию». По их мнению, если в воде всего 7 элементов: азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний и железо, растения можно выращивать в воде.) доказали, что ее можно выращивать, и подтвердили теорию минерального питания. Идея корневого питания растений получила дальнейшее развитие П. А. Костичев, В. В. Докучаев, К. К. Гедройс, Д. Н. Прянишников и другие ученые .

## **МИНЕРАЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ В РАСТИТЕЛЬНОМ ТЕЛЕ КОЛИЧЕСТВО**

Растения обладают способностью поглощать все элементы, указанные в таблице Менделеева, в малых или больших количествах из природной среды. Однако установлено, что только 19 из этих элементов важны для растений и не могут быть заменены другими элементами. Это углерод, водород, кислород, азот, фосфор, сера, калий, кальций, магний, железо, марганец, медь, цинк, молибден, бор, хлор, натрий, кремний и кобальт. 16 из них относятся к группе минеральных элементов. Потому что углерод, водород и кислород растения поступают в виде  $SO_2$ ,  $O_2$  и  $N_2O$ .

Растения получают воду и все минеральные элементы из почвы через корни. Минеральные вещества содержатся в почвенном растворе, гумусе, органических и неорганических соединениях и адсорбируются почвенными коллоидами. Поглощение ионов зависит не только от растений, но и от концентрации этого иона в почве, его движения в почве и почвенных реакций.

Четыре элемента составляют 95% элементов в растительных телах: углерод, водород, кислород и азот. Эти элементы еще называют органогенами. Потому что они составляют основу органических веществ (белков, жиров, углеводов) в растительном организме.

Все остальные элементы составляют 5% и входят в состав растительной золы. То есть при сжигании растений остается определенное количество золы. В его состав входят минеральные

элементы. Его количество зависит от вида растения и органов. Например, у травянистых растений (в %):

В зернах - 3  
 На стебле - 4  
 В корне - 5  
 В листьях-15

У древесных растений (в %):

На стебле - 3  
 В деревянной части - 1  
 В коже тела - 7  
 На листьях - 11

он может. Количество золы в активных листьях обменного процесса оно может быть самым большим (2 – 15%).

Минеральный состав золы также сложный (таблица, %):

Растения	К <sub>2</sub> О	Na <sub>2</sub> О	СаО	Мго	Fe <sub>2</sub> или <sub>3</sub>	П <sub>2</sub> О	ТАК <sub>2</sub>	СИ <sub>2</sub> О	КИ
Кукуруза: Хлопья	29,8	1.1	2.2	15,5	0,8	45,6	0,8	2.1	0,9
Корень	27,2	0,8	5,7	11.4	0,8	9.1	-	40,2	-

Минеральные элементы делятся на три группы в зависимости от их количества в организме растений: 1) макроэлементы, 2) микроэлементы, 3) ультрамикроэлементы.

К макроэлементам относятся все элементы (N, P, K, Ca, Na, Mg и др.), количество которых в составе растений составляет 10-2% и более.

К микроэлементам относятся элементы (Mn, B, Cu, Zn, Mo и др.), количество которых в растениях составляет 10-3 - 10-5%.

Ультрамикроэлементы включают в состав растений очень мало (10-6% и менее) и неопределенные (Cs, Se, Ca, Hg, Ag, Au и др.) элементы. Каждый минеральный элемент в организме растений выполняет определенную физиологическую функцию.

### Обзор вопросов

1. Методы изучения минерального питания растений?
2. Какие минеральные элементы необходимы для жизни растений?
3. Пассивный транспорт ионов через мембрану?
4. Пино с итогом?
5. Физиолго-биохимическая роль основных элементов пищи?
6. Современные представления о механизме восстановления азота у растений?
7. В каких органах растения содержится большое количество золы?
8. Кто является основоположником теории «гумуса» ?
9. «минимума» ?

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АЗОТА

1. Источники азота в природе. Усвояемый азот.
2. Физиологическое значение азота в организме растений.
3. Микроэлементы, участвующие в процессе усвоения нитратов.
4. Основные органические соединения, содержащие азот.

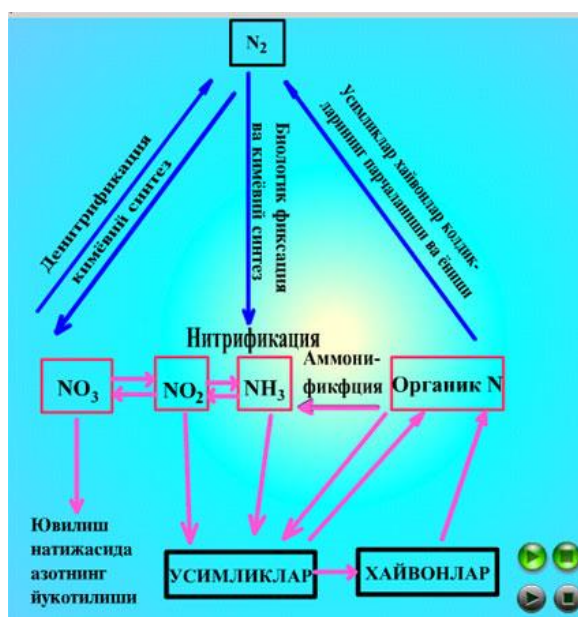
**АЗОТ.** Азот – важнейший элемент для жизни растений. Он входит в состав жизненно важных соединений – белков, ферментов, нуклеиновых кислот и ряда других соединений.

Азот составляет 1-3% от сухой массы растений. Основным источником азота в природе является атмосфера, его общее количество составляет 75,6% (рисунок 1). На одном квадратном метре земли содержится до 8 тонн азота. Но зеленые растения не могут напрямую поглощать

молекулярный азот из атмосферы. Поскольку молекулярный азот очень стабилен, для его активации требуется много энергии.

$\text{H} = \text{N}$   
устойчивое

--- Н --- Н ---  
активное состояние



1 . Схема круговорота азота в природе

Атмосферный азот в стабильном состоянии может быть переведен в активное состояние преимущественно двумя способами: 1) химическим, 2) биологическим. Химический путь проходит при очень высокой температуре ( $5000^{\circ}\text{C}$ ) и давлении (35 МПа).

Биологический путь. В природе существует множество организмов (микроорганизмы и некоторые водоросли), восстанавливающие молекулярный азот до аммиака. Их называют азотфиксаторами или азотфиксаторами. Азотассимилирующие микроорганизмы делятся на две группы: 1) свободноживущие азотфиксаторы, 2) азотфиксаторы, живущие в симбиозе с растениями.

Свободноживущие азотфиксаторы, в свою очередь, делятся на две группы: 1) анаэробные азотфиксаторы, 2) аэробные азотфиксаторы. Примером анаэробных азотфиксаторов (т. е. живущих в бескислородных условиях) является споровая бактерия *Clostridium Pasterianum* (Клостридиум пастерианум), а аэробных микроорганизмов — азотобактерии (*Azotobacter chroococcum*). Оба этих микроорганизма тратят энергию в присутствии ферментов на поглощение молекулярного азота, используя для этого энергию, выделяющуюся в результате окисления глюкозы или других органических веществ. На каждый грамм потраченной энергии глюкозы *Azotobacter* накапливает до 15 мг, а *Clostridium* - 2-3 мг азота. Кроме того, некоторые сине-зеленые водоросли (*Nostoc*, *Phormidium*) также являются свободноживущими азотфиксаторами. Они особенно важны в пресноводных бассейнах (особенно при выращивании риса). Эти организмы способны накапливать до 10 единиц азота на гектар .40 kg

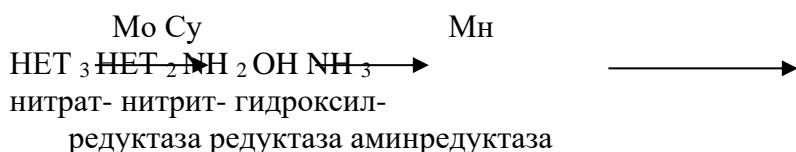
Микроорганизмами, живущими в симбиозе с растениями, можно назвать бактерии (*Bac radicicola*), существование которых было установлено М. С. Ворониным в 1866 г. Эти бактерии обитают в тканях корней бобовых растений, в результате чего образуются клубеньки. Бактерии туганака фиксируют в почве большое количество азота, в том числе много органического. Например, клубеньковые бактерии в хорошо развитых корнях люцерны 300 kg способны накапливать за год до одного гектара азота. В целом обнаружено около 200 видов растений, в корнях которых обитают особые клубеньковые бактерии. Азотфиксаторы возвращают на нашей планете несколько миллионов тонн свободного азота в аммиак в год. Обычно аммиак участвует в образовании аминокислот в организме растений.

Все зеленые растения обладают способностью поглощать минеральный азот. Происходит это в основном за счет почвы. Азот в почве встречается преимущественно в двух формах: 1) азот в органическом веществе, 2) азот в минеральных солях.

Органическое вещество в основном состоит из растительных и животных остатков, содержащийся в них азот усваивается в результате процессов аммонификации и нитрификации с участием микроорганизмов.

Минеральная форма азота в почве находится в виде солей аммония ( $\text{NH}_2\text{Cl}$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  и др.) и нитратных солей ( $\text{NaNO}_3$ ,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  и т. д.). Поскольку эти минеральные соли ионизируются, они являются легко усваиваемым источником азота. Потому что растения поглощают азот из почвы в виде катиона  $-\text{NH}_4^+$  или аниона  $-\text{NO}_3^-$ . Такого свободного азота в почвах мало. Например, в одном гектаре наиболее плодородных черноземов содержится около 200 кг/ч доступного азота. В подзолистых почвах этот показатель в 3-4 раза меньше.

Нитрат-анион  $-\text{NO}_3^-$  слабо связывается с частицами почвы. Поэтому его можно быстро смыть и он не накапливается много. Количество нитратов в почве может быть высоким, особенно летом, когда активны микроорганизмы. В целом количество ионов ( $\text{NO}_3^-$ ) в почве зависит от скорости поглощения растениями, скорости микробиологических процессов и процессов промывания. Большинство растений хорошо усваивают нитраты. Усвоение нитратов состоит из нескольких этапов:



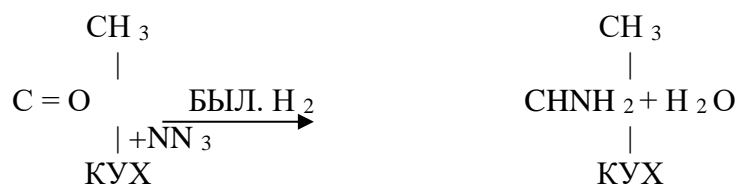
Образующийся в результате этих реакций аммиак не накапливается в растениях, а участвует в образовании аминокислот.

$\text{NH}_4^+$  в почве быстро адсорбируется другими отрицательно заряженными частицами, поэтому его подвижность очень медленная. Они редко вымываются и в результате накапливаются в почве. Эти катионы легко усваиваются растениями. Потому что они могут быстро превратиться в органику. Этот процесс наблюдал Дмитрий Николаевич Прянишников (1892), учитывая формы азота, образующиеся при распаде белковых соединений.

Аммиак, образующийся в результате восстановления нитратов или усваиваемый, как правило, в виде солей аммония, реагирует с кетокислотами с образованием аминокислот:



Аммиак реагирует с пировиноградной кислотой с образованием аминокислоты аланина:

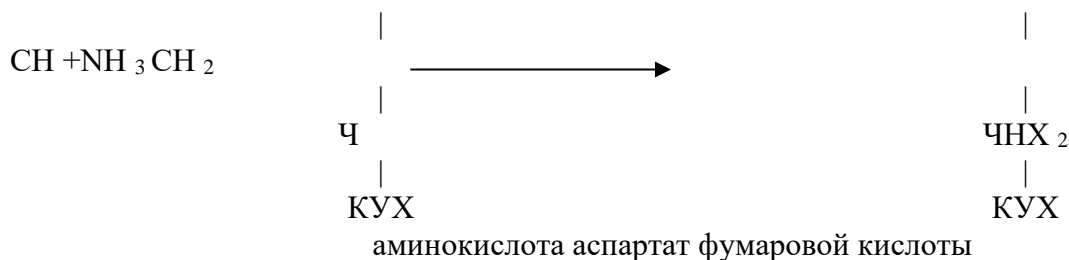


аминокислота пировиноградная кислота аланин

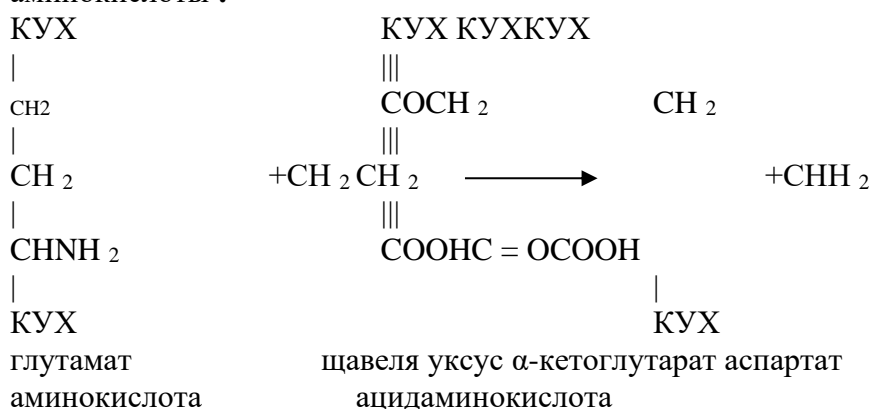
Аминокислота аспартат образуется из соединения фумаровой кислоты и аммиака:

КУХ

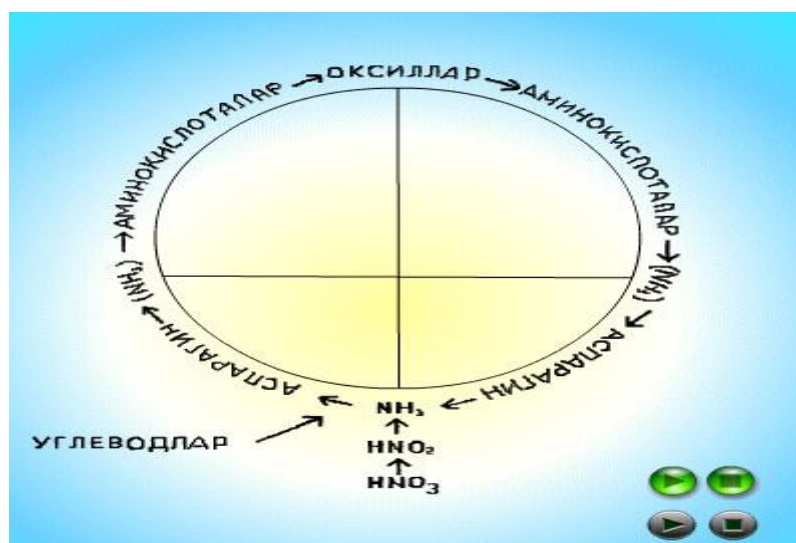
КУХ



Так, при наличии в почве аммиака, полученного из солей аммония или в результате восстановления нитратов, образуются только три аминокислоты: аспарат, аланин и глутамат. Остальные аминокислоты в растениях образуются путем реаминирования этих трех аминокислот. Реакции реаминации в 1937 г. А.Е. Его открыли Браунштейн и М.Г. Крисман. То есть в результате переноса аминогрупп от одной молекулы к другой в присутствии ферментов образуются новые аминокислоты :



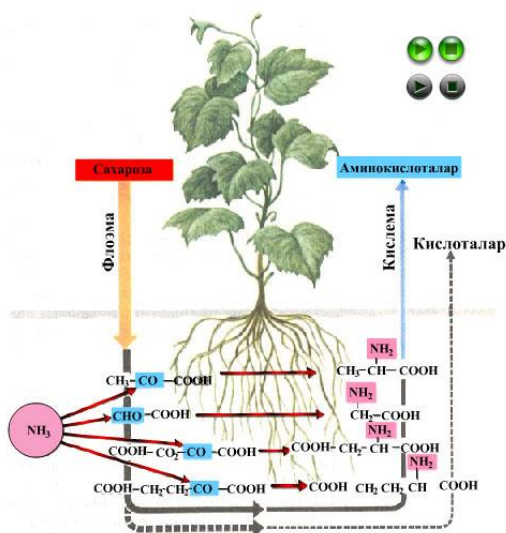
В целом реаминация у растений является основным способом образования аминокислот в живых тканях (рис. 2).



Фигура 2. Схема превращения азотистых веществ в растениях (по Д.Н.Прянишникову)

При выращивании растений в растворе, содержащем только соли аммония, катион  $\text{N} \text{NH}_4^+$  поглощается корнями и превращается в амиды. Образовавшиеся амиды распространяются на надземные части растений в составе корневого сока. Сначала Д. А. Сабинин, а затем академик А. Л. Курсанов показали, что быстрое поглощение поступившего в корень катиона аммония свидетельствует об активном характере корневой системы. В целом в корнях установлено образование более 25 азотистых соединений в результате процессов аминирования и реаминирования (рис. 3).





3 – картинка. Схема образования соединений азота в корне (А.Л.Курсанов, 1976) .

Поэтому катион аммония реагирует с органическими кислотами, образующимися при гликолизе и цикле Кребса в корнях, и распространяется к поверхностным частям в виде аминокислот или амидов. При подкормке растений нитратами полученный анион ( $\text{NO}_3^-$ ) поглощается листьями. В этом процессе роль акцепторов выполняют первичные продукты фотосинтеза и светового дыхания. В целом количество белков, образующихся в присутствии азота в зеленых растениях составляет 80-95%, нуклеиновых кислот - 10%, аминокислот и амидов - 5%. Большую часть белков составляют ферменты, определяющие характер реакций обменного процесса у растений. Белки также накапливаются без резерва. Кроме того, азот входит в состав фосфолипидов, коферментов, хлорофиллов, фитогормонов и др. Поэтому азот усваивается в несколько раз больше, чем другие минеральные элементы. Если в почве недостаточно азота, рост замедляется, листья начинают осыпаться и желтеть, травмируется корневая система, начинают опадать цветки и молодые плодовые узлы. Если азота будет слишком мало, растения завянут.

#### Обзор вопросов

1. Азотные удобрения и их усвоение растениями?
2. Источники азота в природе. Усвояемый азот?
3. Физиологическое значение азота в организме растений?
4. Микроэлементы, участвующие в процессе всасывания нитратов?
5. Основные органические соединения, содержащие азот?

## 7-Лекция

### Виды внешних факторов, Биологические факторы, Вирусы, Бактерии, грибы, насекомые, нематоды, болезни растений.

#### ПЛАН:

1. Неспецифические изменения (стрессы), возникающие у растений под действием неблагоприятных факторов.
2. Устойчивость растений к засухе.

#### Основные фразы:

Неблагоприятными факторами (стрессорами) являются физические, химические, биологические, неспецифические процессы, засуха, атмосферная засуха, почвенная засуха, устойчивость, методы повышения устойчивости.

**Учебная литература:** 1. Бекназаров Б.О. Физиология растений. Страницы 424-435

2. Ходжаев Дж. Физиология растений. Страницы 198-204

С самого начала жизни стали происходить приспособления и устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды. Потому что неблагоприятные факторы влияют на скорость физиологических и биохимических процессов в организмах, в том числе и в растениях. Особенно: отсутствие воды, температура ниже минимальной или выше максимальной, сильная концентрация почвенного раствора из-за накопления различных солей, размножение болезнетворных микроорганизмов, вредных газов и радиации, превышающей норму, и т. д. на процессы не окажут негативного влияния. Возникновение таких факторов является неблагоприятными условиями для растений. Реакция растений на воздействие таких неблагоприятных факторов определяет их устойчивость. Уровень устойчивости имеет индивидуальный характер, он также меняется в зависимости от вида растения, влияния других факторов условий обитания. Даже разные клетки, ткани и органы одного и того же растения могут отличаться друг от друга по уровню резистентности.

Воздействие неблагоприятных факторов внешней среды может быть краткосрочным и долгосрочным. В ходе эволюции растения приспосабливаются к влиянию таких неблагоприятных факторов. В тканях растений происходят специфические физиолого-биохимические изменения, в результате которых растение приспосабливается к этим условиям и повышается устойчивость будущих поколений к неблагоприятным условиям. То есть появляется способность защитить себя и они развиваются. Приспособление растений к определенной среде обитания называется адаптацией. Наличие таких функций необходимо, как и все физиологические процессы. Обменные процессы растений, не приспособленных к кратковременному или длительному воздействию неблагоприятных факторов, сильно повреждаются и они могут погибнуть.

Стресс – это совокупность неспецифических изменений, происходящих в организме под влиянием неблагоприятных факторов, причем сильно влияющие факторы, вызывающие эти изменения, называются стрессорами. Факторы, вызывающие стресс в организме растений, можно разделить на три основные группы:

1. Физические – недостаток или избыток воды, изменения света и температуры, радиоактивные лучи и механические воздействия.
2. Химические – различные соли, газы, гербициды, фунгициды, промышленные отходы и т.п.
3. Биологические – вредные насекомые, болезнетворные микроорганизмы, паразиты, конкуренция с другими растениями и т. д.

Устойчивость растений к воздействию стрессоров также различна на этапах роста и развития. В период покоя их выносливость наиболее высока. Наибольшая непереносимость наблюдается у молодых газонов растений. В дальнейшем, по мере роста и развития растений, уровень их устойчивости повышается вплоть до стадии зрелости. Но критической считается фаза цветения растений, особенно период образования гамет. Потому что в этот период растения могут сильно пострадать от воздействия стрессоров и урожайность может резко снизиться.

Неспецифические процессы, возникающие под воздействием сильных и быстро нарастающих стрессоров, можно обозначить следующим образом:

1. Увеличивается проницаемость мембраны и в результате изменения мембранного потенциала нарушается ионный обмен.
2. Изменяется поступление  $\text{Ca}^{2+}$  в цитоплазму.
3. pH цитоплазмы изменяется в кислую сторону.
4. Увеличивается вязкость протоплазмы.
5. Увеличивается поглощение кислорода и расход АТФ.

6. Ускоряются гидролитические процессы.

7. Стресс активирует образование белков.

8. Повышается активность  $\text{N}^+$ -насосов в плазмолемме.

9. Ускоряется синтез этилена и АБК, замедляется деление и рост клеток, изменяются физиологические и метаболические процессы.

Перечисленные выше стрессовые реакции могут быть вызваны любым стрессором. Они направлены на защиту клеточных структур и удержание их от неблагоприятных изменений (Полевой, 1989). В свою очередь, наряду с неспецифическими изменениями, появляются и специфические изменения (на них мы остановимся позже при объяснении влияния конкретных факторов).

Помимо ослабления общего синтеза белков под действием стрессоров, интересным считается синтез специальных стрессовых белков. Например: В кукурузе такие белки образуются при температуре  $45^{\circ}\text{C}$ , и их называют белками теплового шока. Эти белки имеют продолжительность жизни до 20 часов и контролируют выносливость клеток. Такие белки также присутствуют в цитоплазме и активируются в условиях стресса. Они выполняют защитные функции в ядре, ядре и мембранах.

Под действием неблагоприятных факторов количество углеводов и особенно пролина (аминокислоты) в клетке увеличивается и участвует в защитных реакциях. Установлено, что концентрация пролина в цитоплазме клеток (ячменя, шпината, хлопка) увеличивается до 100 раз при недостатке воды растениями. Проллин защищает белки от денатурации. Поскольку пролин является осмотически активным органическим веществом, при накоплении он также служит для хранения воды в клетке.

В целом при проживании растений в неблагоприятной среде в их организме увеличивается количество этилена и АБК, снижается обмен веществ, замедляются рост и развитие, ускоряются процессы старения, снижается количество ауксина, цитокинина и гиббереллинов в тканях, рост останавливается, ускоряется.

## **УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ И ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ**

### **УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЗАСУХЕ**

Недостаток воды самым пагубным образом влияет на растения. Недостаток воды – засуха прежде всего отрицательно влияет на процессы водного обмена растений, а также проявляется и на других физиологических процессах растения (фотосинтез, дыхание, усвоение минеральных элементов через корни, транспорт веществ в организме растения). и т. д.) будет В результате рост и развитие растений замедляются или прекращаются.

Засухи бывают трех типов: почвенная, атмосферная и физиологическая. Почвенная засуха наблюдается преимущественно в середине и конце лета. В это время в результате прихода горячего и сухого воздуха вода в почве быстро испаряется с поверхности земли и растений, и почва высыхает. В результате начинается засуха почвы.

**СУХОСТЬ АТМОСФЕРА** – характеризуется очень высокой температурой и низкой относительной влажностью (10-20%). В это время процесс транспирации в растении идет очень быстро. В результате баланс между скоростью поступления воды в растение и скоростью испарения воды из него нарушается и растение начинает увядать. Более опасна для растений атмосферная засуха, вызванная жарким и суховеем (гармселем). Во время засухи, несмотря на наличие воды в почве, вода в надземных органах растения расходуется много, и засухоустойчивые растения погибают.

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗАСУХА** характеризуется неспособностью растений по каким-либо причинам поглощать воду, даже если в почве достаточно воды для поддержания растений. К ним относятся накопление солей в почве (засоленные почвы), очень низкая температура почвы, почвы с сильной кислой реакцией ( $R_h$  3-5) и другие. Одной из причин, по которой большинство сельскохозяйственных культур не может расти на таких почвах, является неспособность поглощать воду.

В сухой почве нарушается процесс водоснабжения растений. В результате растение долгое время находится в состоянии нехватки воды и увядает. Нарушение водного баланса на длительное время также вызывает изменение физиологических процессов в растении. В результате обезвоживания нарушаются коллоидные и химические свойства протоплазмы. Синтез белка резко снижается. Поскольку активируется аденозинтрифосфатаза, разрывающая цепи информационных РНК, полисомы начинают распадаться.

Увядание растения приводит к нарушению нормального обмена веществ, осмотических свойств клеток, потере состояния тургора, прекращению синтеза новых веществ, усилению процессов гидролиза и разложения. В большинстве случаев недостаток влаги отрицательно влияет на процесс фотосинтеза. Снижение скорости фотосинтеза вызвано: 1) недостатком  $SO_2$  в результате закрытия устьиц, 2) нарушением структуры хлоропластов, 3) прекращением синтеза хлорофилла, 4) нарушением транспорта электронов в процессе фосфоресценции на свету, 5) фотохимические реакции и нарушение ассимиляции  $SO_2$ , 6) остановка транспорта ассимиляторов и др. Следовательно, засуха влияет или останавливает рост растений.

Они уменьшают общую площадь листьев, что замедляет образование органических веществ в растениях и снижает урожайность. Даже растения погибнут, если недостаток воды продлится.

Увядание поражает почву молодых растений, молодых органов растений и особенно молодых генеративных (почек, цветков) органов. Задерживается формирование цветковых органов, увеличивается осыпание генеративных органов, резко снижается продуктивность. В Узбекистане стадия цветения хлопчатника (критическая к воде) также совпадает со временем, когда температура самая высокая, влажность воздуха самая низкая, а почва сухая. Несоблюдение этого требования приведет к потере многих элементов сельскохозяйственных культур и снижению урожайности.

Вредные последствия дефицита воды не одинаковы для всех растений. Устойчивость к этому зависит от вида растения. Например, даже когда светолюбивые растения (подсолнечник, картофель и др.) теряют 25-30% воды в своем организме, у них не появляются признаки увядания. Теневыносливые растения увядают, когда теряют 13-15% воды. Растения водно-болотных угодий наиболее выносливы и вянут при дефиците воды 7%.

Уровень устойчивости растений к засухе сформировался в ходе эволюции в результате влияния среды их обитания. Морфологическое, анатомическое строение и физиолого-биохимические характеристики засухоустойчивых растений резко отличаются от таковых у хорошо поливаемых растений.

Растения, обитающие в маловодных условиях и устойчивые к засухе, называются ксерофитами, а их признаки, отличающиеся от свойств растений, обитающих в водообеспеченных условиях, — ксерофитными. Листья ксерофитов очень мелкие, некоторые из них превратились в колючки (кактусы, колючки) и зерна. Кутикула листьев у них хорошо развита — толстая, а устья глубоко в ткани листа. Одной из важных характеристик ксерофитов является небольшое содержание водяного пара (см. 9.7).

Повышение устойчивости культурных растений к засухе является актуальной проблемой, и в этой области имеются некоторые разработки.

Устойчивость растений к засухе меняется под влиянием внешних условий. Исследования И.И.Туманова показывают, что повысить устойчивость растений можно методом воздействия засухи. Тумановские опыты показывают, что растение, однажды обезвоженное, более устойчиво к последующему обезвоживанию, а повторное обезвоживание и увядание оказывают на них гораздо более слабое воздействие. П.А.Генкель рекомендовал проводить обработку во время прорастания семян. В этом методе семена сушат один-три раза, пока они еще прорастают. По его информации, такая предпосевная обработка значительно повышает урожайность пшеницы в период засухи. По объяснению П.А.Генкеля, организм сильнее тренируется на ранних стадиях своего развития.

Определенное значение для повышения устойчивости растений к засухе имеет также применение удобрений. Исследования, проведенные в последние годы, показали, что устойчивость растений к засухе повышается за счет действия калия, фосфора, отчасти азота и некоторых микроэлементов (бора, цинка, меди, алюминия и др.). А вот при большем использовании азота, наоборот, отмечается снижение устойчивости.

Большое значение имеет также подбор и использование сортов, устойчивых к воздействию засухи. Такие сорта отличаются высокой синтетической способностью ферментов, большим количеством связанной воды, относительно высокой концентрацией клеточного сока, мощной пигментной системой, сильной способностью к запасанию воды и высокой способностью накапливать органические вещества. Эти показатели характеризуют физиолого-биохимическую природу засухоустойчивости.

### **Обзор вопросов**

1. Почва и атмосферная засуха?
2. Физиологические и биохимические изменения в тканях растений в результате обезвоживания?
3. Ускорение процессов повреждения?
4. Атмосферная засуха?
5. Физиологическая засуха?
6. Неспецифические процессы, формирующиеся под воздействием стрессора?

### **ВЛИЯНИЕ ВЫСОКИХ И НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР НА РАСТЕНИЯ**

Все растения также различаются по отношению к уровню температуры. Некоторые водоросли встречаются в источниках с температурой 60°C. Максимальная температура для большинства высоких растений 50°C– 40-. Для сельскохозяйственных культур максимальная температура 40°C. Сравна 39 градусам, и повышение температуры нанесет им ущерб.

При повреждении растений высокой температурой биохимические процессы, происходящие в их клетках перед их гибелью, нарушаются, образуются ненужные вещества, отравляющие протоплазму. В.Ф.Альтергот и другие ученые считают, что воздействие высоких температур ускоряет распад белков, производит и накапливает аммиак, отравляющий клетки. Оказывая негативное влияние на микроструктуру цитоплазмы, разрушаются ее белково-липидные соединения и пластиды. Эффективность химической энергии, образующейся при дыхании, резко снижается, и основная ее часть распределяется во внешнюю среду в виде тепла.

Вязкость и эластичность протоплазмы термостойких растений высокая. Белки с большим количеством связанной воды термостойки и не быстро коагулируют. При дыхании жаростойких растений образуется больше органических кислот, которые реагируют с аммиаком с образованием

таких аминокислот, как аспарагин и глутамин. В результате свободный аммиак нейтрализуется и не вредит растениям. Растения с высоким содержанием РНК также устойчивы к жаре. Большинство хорошо поливаемых мезофитных растений защищены от сильной жары за счет увеличения скорости транспирации. Температура листьев этих растений ниже температуры воздуха,  $6^{\circ}\text{C}$  до  $4^{\circ}\text{C}$ .

**По данным Ю. Г. Молотковского и И. М. Жестковой, проникновение в ткани листьев растворов сахаров (глюкозы, галактозы, сахарозы, лактозы, мальтозы, раффиназы) повышает их термостойкость.**

По рекомендациям П.А.Генкеля обработка 0,25% раствором хлористого кальция за 20 часов перед посадкой семян также повышает жароустойчивость растений.

Чтобы повысить жароустойчивость растений, рекомендуется также обрабатывать их солями микроэлементов.

По данным, полученным сотрудниками кафедры физиологии растений и микробиологии Самаркандского государственного университета (профессор Ж.Х.Ходжаев и др.) в фазу цветения хлопчатника, 0,01% кислоты  $\text{H}_3\text{BO}_3$  и соли  $\text{ZnSO}_4$ , 0, Опрыскивание 05% растворами (опрыскивание проводят вечером) повышает их устойчивость к жаре и засухе. В результате опыление цветков увеличивается и урожайность увеличивается до 10-12%. Качество волокна и семян улучшится.

## **ТЕРПИМОСТЬ РАСТЕНИЙ К ВЛИЯНИЮ НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ**

Понижение температуры ниже минимально необходимой для растений приведет к их повреждению. Следовательно, выживаемость растений зависит от их устойчивости к холоду. По уровню устойчивости все растения можно разделить на две группы: растения, устойчивые к холоду и сильные холода.

**ХОЛОДОСТОЙКИЕ РАСТЕНИЯ.** К этой группе можно отнести теплолюбивые растения, распространенные во всех регионах с умеренным климатом (огурцы, помидоры, фасоль, дыни, арахис и др.), если их  $5^{\circ}\text{C}$  Составить при температуре  $+3^{\circ}\text{C}$ , они погибнут через несколько дней. Тропические и субтропические растения  $0^{\circ}\text{C}$  сильно повреждаются и погибают при температуре чуть выше. Растения какао погибают  $8^{\circ}\text{C}$  при  $+$ , а пушица при  $+1 + 3^{\circ}\text{C}$  в течение одного дня. При воздействии холода на теплолюбивые растения (температура выше) они первыми начинают вянуть и терять тургорное состояние.  $0^{\circ}\text{C}$  Например: Листья огурца  $3^{\circ}\text{C}$  вянут и отмирают на третий день, поэтому скорость переноса воды также ухудшается. Но листья погибнут от холода даже при достаточном запасе воды.

Основными причинами гибели теплолюбивых растений от воздействия холода являются: нарушение синтеза нуклеиновых кислот и белков, повышение вязкости протоплазмы и, как следствие, нарушение проницаемости мембран, прекращение ассимиляционного потока, изменение повышается активность ферментов и, как следствие, процессы диссимиляции, что приводит к накоплению токсических веществ в клетке и т. д. Под действием холодной температуры процесс фотосинтеза останавливается, процессы гидролиза ускоряются по сравнению с процессами синтеза. Патогенные микроорганизмы развиваются в ослабленной холодом корневой шейке, повреждая и губя растение. Растения, имеющие слабые или отсутствующие подобные изменения в организме, устойчивы к холоду.

Рекомендуются также методы повышения холодоустойчивости теплолюбивых растений.

По рекомендации Х.Х. Енилеева (1955) для повышения морозостойкости хлопковых газонов перед посадкой семена замачивают в 0,25%-ном растворе аммиачной селитры на 20 часов. По рекомендации Ю.Х.оджаева (1985) для повышения морозостойкости хлопковых газонов за 24 часа до посадки их замачивают в растворе 0,001%-ного медного купороса и 0,05%-ной сернокислой марганцевой соли. Уровень вязкости цитоплазмы травы, проросшей из этих семян, снижается, повышается активность ферментов, ускоряется процесс синтеза хлорофилла и фотосинтеза, в результате ускоряется обмен веществ и трава нормально развивается. Калийные удобрения также повышают морозоустойчивость. Предложены также способы акклиматизации проросших семян теплолюбивых растений к холоду. Например, при обработке проросших семян таких растений, как огурцы, томаты, дыни, температурами  $+1+^{50}C$  и  $+10+200C$  в течение 12 часов в течение нескольких дней их холодоустойчивость значительно возрастает.

**РАСТЕНИЯ, ТЕРПИМЫЕ К ОЧЕНЬ ХОЛОДНЫМ.** В естественных условиях к группе растений, устойчивых к сильным холодам, можно отнести те, которые не повреждаются при температуре ниже  $0^{\circ}C$ . Экстремальные холода наблюдаются преимущественно осенью и зимой.

Большинство растений проводят осенние и зимние месяцы в виде семенных коробочек и корневищ и не повреждаются. Осенние культуры и деревья осенью также зимуют на открытом воздухе. Поэтому они подвергаются сильному холоду, некоторые из них получают травмы или умирают.

Пораженные холодом растения теряют тургор, их листья буреют и засыхают. Из-за сильного холода их сок замерзает, в результате начинаются негативные изменения в клетках и тканях. Растения, недостаточно устойчивые к негативным изменениям в своих тканях, часто повреждаются и даже погибают.

Исследования Н. А. Максимова (1913) показывают, что под действием сильного холода кристаллы льда образуются не только в межклеточных пространствах, но и в цитоплазме. Цитоплазматические биокolloиды, лишенные воды кристаллами льда, обезвоживаются и повреждаются.

На основании большинства исследований, проведенных в последние годы, процессы льдообразования в тканях растений при сильных холодах можно разделить на три группы.

**ГРУППА ПЕРВАЯ** – сильные холода бывают интенсивными и очень слабыми, поражающими растения сразу. Цитоплазматическая вода от этого эффекта

оно замерзает. Образовавшиеся кристаллы льда повреждают мицеллы белка. В результате обезвоживания цитоплазмы микроструктуры повреждаются и такие клетки погибают.

**ВТОРАЯ ГРУППА** – поскольку сильный холод очень слабый и быстро поражает растения, между клеточной стенкой и плазмолеммой образуются кристаллы льда. Если в результате этого воздействия образуются более крупные кристаллы льда, клеточная мембрана повреждается и избирательная проницаемость нарушается. Даже после того, как кристаллы льда снова растают, клетка не может запастись водой и веществами. Такие клетки погибают. Если образовавшиеся кристаллы льда небольшие, их мембрана не повредится и они останутся живыми после повторного таяния.

**ТРЕТЬЯ ГРУППА** – если температура начинает постепенно и продолжительно снижаться, то первой замерзает вода в межклеточном пространстве. В свою очередь, эти льды поглощают воду в цитоплазме и увеличиваются в размерах. Но сильного негативного воздействия на клетку он не оказывает. Во время повторного плавления вода возвращается в цитоплазму и сохраняет клетки живыми. Например, под руководством И.И.Туманова в холодильниках «Фитотрон» Института

физиологии растений медленно и последовательно замораживали,  $-195^{\circ}\text{C}$  а затем оттаивали ветки белой березы и сосны, сохраняя стволовые клетки живыми.

Если вдруг быстро воздействовать на очень низкую температуру ( $-200^{\circ}\text{C}$  до), вода в организме сразу перейдет в стеклоаморфное состояние. Это явление называется ветрификацией. При этом процессе не образуются кристаллы льда. Клетки остаются живыми, если во время повторного разведения в цитоплазме не образуются кристаллы льда. Следовательно, этот метод можно использовать для длительного хранения некоторых органов. Потому что ткани, затвердевшие в стеклоаморфную форму, длительное время сохраняют жизнеспособность.

**ДРУГИЕ НЕБЛАГОПРИЯТНЫЕ ФАКТОРЫ, ДЕЙСТВУЮЩИЕ НА РАСТЕНИЯ ВО ВРЕМЯ ЗИМОВКИ.** Зимой помимо холода на растения действуют неблагоприятные факторы. Это может быть связано с жарой, намоканием, зимней засухой и т. д.

Фитофтороз наблюдается у растений, которые в течение нескольких месяцев находились под толстым слоем снега. В большей степени от таких условий страдают зерна, посаженные осенью. Причиной такой задержки роста растений является голодание растений, длительное время находившихся под снегом. В условиях, когда температура близка к  $0^{\circ}$ , дыхание растений под снегом значительно сильнее. В результате органических веществ потребляется много. Поскольку под снегом темнота, фотосинтез нет. В условиях длительного отсутствия фотосинтеза и отсутствия образования новых органических веществ дыхание сильное, и в результате быстрого расходования про запас органических веществ растения голодают и повреждаются. Сильно поврежденные растения начинают погибать. Такие неблагоприятные условия чаще встречаются в северных регионах. Особенно растения, долгое время жившие под снегом и голодавшие, теряют устойчивость к холоду и быстро погибают из-за воздействия ранних весенних заморозков при выпадении снега.

Намокание чаще встречается в районах с обильными весенними осадками или продолжительной теплой зимой. Потому что в такое время осадки и талые снеговые воды прессуют растения, не имея возможности впитаться в мерзлую почву. Анаэробная среда возникает без кислорода. Вместо аэробного дыхания усиливаются процессы брожения, накапливаются спирты и другие полупродукты, губительно действующие на растения. Если морозы повторяются снова, то талая вода снова замерзает и образует новый слой льда. В этом случае ускоряется гибель растений, замерзших подо льдом. Такая ситуация чаще встречается в северных регионах, где зима очень суровая.

Зимняя засуха наносит большой ущерб растениям, особенно фруктовым деревьям. Зимой под действием кратковременного тепла и ветра из тела растения испаряется много воды. В это время из-за низкой температуры почвы поглощение воды корнями прекращается. Поэтому усиление процесса испарения из тела растений приводит к нарушению водного баланса. Нарушение водного баланса, в свою очередь, вызывает дефицит воды. В результате длительного дефицита воды растения повреждаются и даже погибают.

В регионах, где зимой длительное время нет снега и осадков, осенние посевы зерновых также страдают от зимней засухи. Недостаток влаги приводит к тому, что они сильно вянут. Возникновение засухи ранней осенью губительно влияет на рост и развитие осенних культур. В результате корневая система этих растений развивается плохо, а в надземной части не накапливается достаточно органики, которая не может нормально ветвиться.

Выдавливание посевов также является одним из неблагоприятных факторов зимы. Слой льда, образующийся в результате замерзания врывающейся в почву воды, постепенно утолщается и приподнимает верхний слой почвы вместе с находящимися в нем растениями. В результате некоторые глубокие корни отсекаются. Когда погода становится теплой, слой льда тает, и после обработки



поднятой почвы верхняя часть корней оголяется и повреждается под воздействием повторных заморозков. В результате нескольких повторений холода и жары вырванные с корнем растения остаются на земле и погибают.

Таким образом, повреждение и гибель зимующих растений зимой вызывается не только холодом, но и другими неблагоприятными факторами. Но холод, особенно сильный холод, может сильно повредить растения и ускорить их гибель из-за влияния других неблагоприятных факторов. Также за счет воздействия холода ускоряется рост растений, пострадавших от воздействия неблагоприятных зимних факторов.

Учитывая вышесказанное, важно акклиматизировать растения к воздействию холода.

По методике, разработанной И.И.Тумановым, тренировка растений состоит из двух этапов. На первом этапе для осенних культур температура должна быть около  $0^{\circ}\text{C}$  и обеспечено освещение. При температуре  $0,5+2^{\circ}\text{C}$  тренировки проходят за 6-9 дней. На подготовку деревьев уходит 30 дней. При температуре, близкой к нулю, рост прекращается, накапливаются соединения, защищающие клетки (сахара, растворимые белки и др.), увеличивается количество некоторых жирных кислот в мембранах, снижается температура замерзания цитоплазмы. В этих условиях процесс фотосинтеза продолжает накапливать органические вещества и собирать необходимые для зимнего сезона питательные вещества. Особенно много накапливается сахаров.

На втором этапе кондиционирования свет не нужен. На этом этапе температура должна быть ниже нуля и должно происходить непрерывное продолжение первого этапа. На втором этапе свободная вода в клетках уменьшается и относительно увеличивается количество коллоидно-связанной воды. Повышается устойчивость растений к воздействию сильного холода.

На втором этапе  $20^{\circ}\text{C}$  сильные морозы пережили выдержанные осенние зерна -15- , грушевидная яблоня  $-40^{\circ}\text{C}$ , можжевельник  $-50^{\circ}\text{C}$  и белая береза  $-65^{\circ}\text{C}$

Состояние почвы в месте обитания растений, агротехнические мероприятия, уровень питания и т. д. также влияют на их устойчивость.

Установлено, что ростки семян, посеянных осенью, устойчивы, когда они расположены на глубине 1,5 см, и устойчивы, когда они расположены на глубине 3-4 см.

Макроэлементы и микроэлементы также влияют на морозостойкость растений. Микроэлемент цинк увеличивает количество воды в клетке, с которой связываются сахара. Молибден увеличивает количество белков. Холодостойкость растений повышается за счет воздействия меди.

## **УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЗАСОЛЕНИЮ ПОЧВЫ, ВРЕДНЫМ ГАЗАМ, РАДИАЦИИ, КСЕНОБИОТИКАМ И ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ**

### **ЗАОЛЕНЕНИЕ ПОЧВЫ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

Изучение влияния засоления на развитие растений и проблемы солеустойчивости имеет большое практическое значение, поскольку 25% суши на земном шаре и около 70% почв Узбекистана в определенном количестве засолены.

Засоленные почвы чаще встречаются в регионах с жарким и сухим климатом в виде хлористых, сульфатных и карбонатных солей натрия, кальция, магния. По соотношению анионов засоленные почвы могут быть хлоридно-сульфатными, сульфатно-хлоридными, хлоридными, сульфатными, карбонатными (содовыми). Основными катионами в таких почвах являются натрий и кальций, также

встречаются карбонат и хлориды магния. Из этих солей более вредное воздействие на растения оказывают карбонат натрия ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) и бикарбонат натрия ( $\text{NaHCO}_3$ ).

Б. П. Строганов (1958, 1962) делит почвы на несколько групп по количеству солей в них:

Нет	Засоление почвы	100 в зависимости от количества соли в почве (г).
1	Кислая почва	менее 0,1
2	Очень мало соли	0,20-0,25
3	Слегка соленый	0,25-0,50
4	Умеренно соленый	0,50-0,70
5	Сильно соленый	0,71-2 и более

В зависимости от количества и распределения накопленных солей различают засоленные и засоленные почвы. Засоленные почвы – соли накапливаются преимущественно в нижних слоях почвы. Их верхние слои могут иметь мало или отсутствовать. Но верхний слой отличается отсутствием структуры, сильной адгезией, затвердеванием и растрескиванием. Особенно это распространено в сухих степях и полупустынях. Засоленные почвы – включают почвы с концентрацией солей 1-3%. На таких почвах культурные растения развиваться не могут.

Из-за малого количества осадков и сильной жары в регионах Средней Азии много засоленных почв, содержащих хлорид натрия ( $\text{NaCl}$ ), сульфат натрия ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ), хлорид кальция ( $\text{CaCl}_2$ ), хлорид магния ( $\text{MgCl}_2$ ), соли карбоната натрия ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) и магния ( $\text{MgCO}_3$ ) являются обычными.

#### Чрезмерное засоление почвы для растений

(особенно сельскохозяйственных культур) вреден вдвойне. Во-первых, увеличение соли увеличивает осмотическое давление почвенного раствора и отрицательно влияет на скорость поглощения воды корнями. Растения с низким осмотическим давлением не могут поглощать воду из таких почв. Во-вторых, избыточное накопление растворимых солей в почве оказывает токсическое воздействие на растения. Соли, не оказывающие отрицательного действия в слабых концентрациях, накапливаются в клетке и становятся токсичными при высокой концентрации. К ним относятся соли хлорида натрия ( $\text{NaCl}$ ) и сульфата натрия ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ).

Разные растения в природе обладают разной устойчивостью к засолению. Хотя засоленные почвы вредны для большинства растений, некоторые дикие растения хорошо растут в таких почвах. По этому признаку растения делятся на две группы: гликофиты и галофиты.

Гликофиты – растения, не переносящие засоления. К ним относятся некоторые дикорастущие и большинство сельскохозяйственных культур. Среди возделываемых культур нет по-настоящему солеустойчивых. Возделываемые культуры не устойчивы к засолению, и между их видами и сортами существуют лишь относительные характеристики устойчивости. По некоторым наблюдениям, хлопок, люцерна, свекла, подсолнечник и арбузы более устойчивы к соли, чем томаты, капуста, огурцы, лен, просо, гречка и другие.

Галофиты - в природе в засоленных почвах.

(даже к высокой концентрации) адаптирован к живым растениям. Греческое слово «ореол» означает соль, а «фитон» — растение. По отношению к солям галофиты делятся на три группы: эвгалофиты, криногалофиты и гликогалофиты.

Эугаллофиты — наиболее солеустойчивые растения, накапливающие соли в своем организме и обладающие способностью накапливать большое количество соли в клеточном соке. Им могут быть показаны соль черная (*Salicornia herbacea*), соль (*Suaeda maritima*), олабота (*Atriplex Convertifolia*) и другие. Их клетки способны накапливать до 7—10% соли (Бейкеллер, 1940). За счет накопления солей осмотическое давление клеточного сока повышается до 100-200 атмосфер. В результате их поглотительная способность очень высока и они легко поглощают воду из раствора засоленных почв. Листья растений этой группы толстые мясистые, имеют множество признаков ксерофитии.

Криногаллофиты – солевыделители. Они поглощают соль, но не накапливают ее в тканях. Избыток соли в их органах выводится через специальные железы, расположенные на их листьях. Выведение солей осуществляется с помощью ионных насосов и задействован большой объем водного транспорта. Часть солей отделяется и от тканей листьев, накопивших много солей. Примерами растений с такой способностью являются кермек (*Statice ymeliri*), имбирь (*Tamarix laxa*) и тысячелистник (*Elaeagnus angustifolia*).

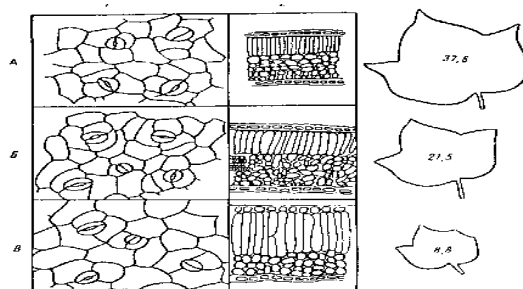
Гликогаллофиты – приспособлены к жизни в почвах умеренного и слабого засоления. Их плазматическая мембрана непроницаема для солей, поэтому соли не накапливаются в организме растения. Они создают высокое осмотическое давление в своих клетках за счет продуктов фотосинтеза (углеводов) и поглощают воду из раствора засоленных почв на основе своей сильной поглотительной способности. Примерами гликогаллофитов являются полынь приморская (*Artemisia maritima*) и различные кохии (*Kochia*).

Как мы показали выше, культурные растения в большей степени повреждаются от воздействия засоленных почв. Прежде всего, он препятствует впитыванию воды семенами, их прорастанию и развитию корневой системы на молодых газонах. Накопление солей в клетках отравляет протоплазму и замедляет все синтетические процессы, фотосинтез и синтез белка. Аммиак от распада белков

( $\text{NH}_3$ ) высвобождается. В результате аммиак накапливается в тканях и отравляет их. Меньше поражаются растения, приспособленные к засоленной почве.

Под влиянием засоления не изменяются физико-химические свойства биокolloидов клеток хлопчатника, обменные процессы, наблюдаются изменения в морфологическом и анатомическом строении органов растений, особенно листьев. Уровень листа хлопчатника, выросшего в засоленной почве, снизился и утолщился слой мезофилла (рис. 1). Для повышения солеустойчивости и продуктивности растений предложено несколько методов:

- промывка и опреснение почвы на посевных полях, для этого широкое использование дренажа и канав, улучшение мелиорации земель.
- повышение продуктивности возделываемых полей, используя для этого наряду с основными удобрениями микроудобрения;
- чтобы повысить устойчивость растений к хлорному засолению, перед посадкой обработать семена, для этого выдержать их в 3-6% растворе поваренной соли ( $\text{NaCl}$ ) в течение часа, затем промыть в течение 1,5 часов и высадить (рекомендовано П.А.Генкелем и другими).



1 - картинка. Изменения анатомического строения хлопкового листа в зависимости от типа засоления почвы.

А – контрольный; В-сульфатированный; Б – хлорофилл в почвах 1 – верхний эпидермис; 2- створчатая толщина, 3- створчатый уровень

- отбор и использование сортов, устойчивых к засолению;

- 0,2% сернокислого магния ( $MgSO_4$ ) или 0,25% сернокислого марганца ( $MnSO_4$ ) и т. д.

## УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ВРЕДНЫМ ГАЗАМ, РАДИАЦИИ И КСЕНОБИОТИКАМ

В современный период научно-технического и экономического развития проблемы, связанные с взаимодействием природы и общества, становятся основными и сложными. Среди них проблема загрязнения природной среды вредными газами, радиоактивными веществами и ядохимикатами и их предотвращение.

## УСТОЙЧИВОСТЬ К ГАЗАМ

В результате деятельности промышленности, транспорта и других производственных процессов в атмосферу выбрасывается большое количество отходов. В результате в воздух добавляется более 200 различных химических компонентов. К ним относятся газообразные соединения: сера ( $SO_2$ ), оксиды азота ( $NO$ ,  $NO_2$ ), углекислый газ ( $CO$ ), соединения фтора и другие. Также выделяют сернистую, хлористоводородную кислоты, пары фенола.

В странах с хорошо развитой промышленностью 52,6% загрязнения атмосферного воздуха обусловлено деятельностью транспорта, 18,1% - системами отопления, 17,9% - промышленными отходами, 1,9-9,5% - сжиганием мусора и другими процессами. По способности оказывать токсическое действие на растения эти газы можно расположить в следующем порядке: 1)  $F_2 > Se_2 > SO_2 > NO > CO > CO_2$  или 2)  $Se_2 > SO_2 > NH_3 > HCN > H_2S$  (И.И. Полевой, 1989) поступает в ткани и оказывает отрицательное влияние на обменный процесс. Такое негативное воздействие чаще всего наблюдается в листьях, которые являются наиболее активным органом растений. Ядовитые газы, попавшие в ткани листа, растворяются в воде и превращаются в кислоту или щелочь. Образующиеся токсичные соединения в первую очередь поражают клеточную стенку и мембрану. Нарушаются проницаемость и транспортные процессы мембраны. Они снижают резистентность

цитоплазматических биокolloидов, разрушают молекулы хлорофилла, изменяют pH тканей листа. В результате нарушаются обменные процессы в клетках, снижается скорость фотосинтеза, скорость дыхания сначала увеличивается, а затем замедляется. Более негативное воздействие газов  $\text{SO}_2$  и  $\text{Se}_2$  оказывают на мембраны хлоропластов и пигментную систему растений.

#### *Рост и развитие растений под воздействием токсичных газов.*

замедляется, процессы старения ускоряются. Прежде всего, некоторые ткани листа сильно отравляются и отмирают. Хвойные растения больше страдают от кислых газов, чем широколиственные растения.

Устьица газоустойчивых растений (особенно к газам  $\text{SO}_2$  и  $\text{Se}_2$ ) очень чувствительны, они быстро закрывают устьица и ограничивают проход токсичных газов в свои ткани. Многие исследования показали, что растения, устойчивые к засолению и засухе, также устойчивы к газам.

Загрязнение атмосферы сернистыми газами происходит преимущественно в районе крупных городов и промышленных центров. Вот почему важно иметь научный подход к процессу озеленения, то есть выбирать и рекомендовать растения, устойчивые к воздействию газов. Потому что растения являются основным фактором, обладающим способностью очищать атмосферный воздух. В свою очередь, можно использовать методы повышения устойчивости растений к воздействию газов. К ним относятся: протравливание семян, модерация процессов минерального питания растений, правильная подача воды и т. д. Даже замачивание семян в жидком растворе серной и соляной кислот перед посадкой повышает устойчивость растений к газам.

### **РАДИАЦИОННАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ**

Одной из наиболее опасных ситуаций природной среды является ее отравление радиоактивными веществами. Именно поэтому большое внимание уделяется его профилактике.

Определенное количество радиоактивности на Земле производится естественной и искусственной радиоактивностью. Радиоактивные элементы: уран-238, уран-235, торий-232, калий-40, углерод-14 и другие распространены на нашей планете в определенных количествах, постоянно распадаются и изменяются с течением времени. Некоторые из них имеют очень длительные периоды распада, период полураспада урана-238 составляет 4,51 миллиарда лет, период полураспада урана-235 — 713 миллионов лет, а период полураспада тория-232 — 14,4 миллиарда лет. равен году.

Естественная радиоактивность возникает в почве, воде и воздухе в результате распада радиоактивных элементов на земле. Пыль, содержащая калий, уран, торий и другие радиоактивные изотопы, поднимается с поверхности земли в атмосферу с ветром и с течением времени распространяется по воздуху на большие территории.

В последнее время общая радиоактивность увеличивается за счет увеличения искусственно создаваемой радиоактивности с помощью различных ядерных реакций. Основные источники радиоактивного загрязнения окружающей среды: заводы и предприятия по переработке радиоактивных руд; предприятия по переработке ядерного топлива; атомная электростанция; ядерные реакторы и другие. В результате некоторых неисправностей, аварий и детонации атомного, водородного и другого ядерного оружия в этих источниках происходит загрязнение внешней среды радиоактивными веществами. Загрязнение также увеличивается из-за отходов таких предприятий.

Особенно сильное радиоактивное излучение возникает при взрыве ядерного оружия для испытаний. Радиоактивные вещества обычно отравляют живые организмы. В живых организмах

концентрация радиоактивных веществ увеличивается и становится опасной для организма. Радиоактивность некоторых планктона до 1000 раз выше, чем в воде.

Биологические эффекты радиации многогранны: от молекул до организмов и даже популяций. Механизм действия радиоактивных лучей аналогичен живому, эти лучи не разрушают молекулы напрямую. Он сильно повреждает клеточные мембраны, органоиды и особенно нуклеиновые кислоты, ферменты и мембранные липиды.

## **УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ВОЗДЕЙСТВИЮ КСЕНОБИОТИКОВ**

Актуальной проблемой является также система защиты растений от воздействия чужеродных соединений – ксенобиотиков. Ксенобиотик означает по-гречески - ксенос - чужой и биотос - жизнь, то есть чуждый организму. К ним относятся химические вещества, созданные хозяйственной деятельностью человека и токсичные для организмов: пестициды – гербициды, дефолианты, десиканты и др.

Ядохимикаты, накапливаясь в почве, воде и воздухе, загрязняют окружающую среду и разрушают биологические системы. При этом мир растений участвует в очистке атмосферы. Поэтому изучение биологических эффектов ксенобиотиков и механизмов детоксикации в растительном организме имеет большое теоретическое и практическое значение.

В частности, можно изучать и использовать их метаболический, ингибирующий и летальный уровни на основе их характеристик, сферы воздействия и норм.

**ГЕРБИЦИДЫ.** Гербициды, останавливающие рост растений и используемые для борьбы с сорняками, представляют собой соединения, принадлежащие к разным группам химических веществ. Гербициды делятся на несколько групп. Их разделяют на оказывающие общее воздействие на растения и оказывающие избирательное действие.

Большинство из них действуют избирательно, убивая только растения определенных семейств и видов. Характер действия гербицидов зависит от способа их применения и концентрации. Например, если один гербицид оказывает избирательное действие при слабой концентрации, то при увеличении его концентрации он может воздействовать на все растение в целом.

Гербициды попадают в клетку – цитоплазму, растворяются в жировых веществах (липоидах) и нарушают нормальные физиологические процессы. В результате растение погибает. Широкое применение получили гербициды, особенно 2,4-дихлорфенилоксиацетат (2,4 Д) и 2-метил-4-хлорфеноксиацетат (2М – 4 Х). 2,4Д - ( $C_6H_3Cl_2O_2$ ).  $О.СН_2COOH$  и 2 М- 4 Х - ( $СН_3С_6H_3Сl$ ).  $О.СН_2COOH$  убивает дикие растения, не причиняя вреда однодольным, таким как лен, ячмень и пшеница. Особенно если в организм двудольного растения ввести количество менее 2,4 Д (даже менее 1 мг), физиологические процессы быстро нарушаются, растение перестает расти и погибает.

В целом 2,4 Д не влияет на большинство однодольных. Оказывает сильное воздействие на амфипод. Основная причина этого – разница в их химическом составе. Они также различаются по характеру обмена веществ.

Траву симазина можно использовать против сорняков на кукурузных полях. В растения этот препарат попадает преимущественно через корни, поэтому симазин вносят в почву. Симазин оказывает вредное влияние на процесс митоза клеток, синтез простых углеводов, реакцию Хилла и другие. Некоторые химические вещества в клетках кукурузы способны нейтрализовать симазин. Следовательно, на кукурузу это не влияет.

Гербициды также используются для борьбы с сорняками на хлопковых полях. Важнейшими из них являются моноурон, диурон, култар и другие. Эти гербициды также сильно влияют на изменения процессов фотосинтеза и дыхания сорняков.

В настоящее время выявлено более 200 гербицидов, которые можно использовать для борьбы с сорняками в сельском хозяйстве.

**ДЕФОЛИАНТЫ И ДЕСИКАНТЫ.** В группу искусственных ингибиторов также входят дефолианты, опадающие листья растений, и десиканты, быстро иссушающие растения.

В последние годы в производстве хлопка широко используются дефолианты, поскольку механизация процесса уборки урожая увеличивает потребность в дефолиантах. Дефолиация создает разделительный слой в полоске листьев хлопка и обеспечивает быстрое опадение листьев. Кроме того, дефолиация ускоряет созревание и раскрытие цист.

В 1940 году Ю. В. Ракитин создал гипотезу ауксин-этиленового баланса, объясняющую причины опадания листьев и плодов. Согласно этой гипотезе, если этилена накапливается в тканях больше, чем ауксинов, синтетические процессы замедляются и активируются гидролитические процессы, в результате чего в плодовых или листовых полосках образуется разделительный слой и они опадают. Исходя из этой гипотезы, ускорить их искусственное опадение можно, увеличив количество этилена в листьях или уменьшив количество ауксина.

В настоящее время хлорат магния  $Mg(ClO_3)_2 \cdot 6H_2O$  широко применяется для искусственного осыпания листьев хлопчатника. Это бесцветное кристаллическое вещество, очень гигроскопичное водорастворимое соединение. Хорошие результаты дает растворение 10% этого состава 12 кг в 100-200 л воды и опрыскивание им одного гектара хлопка.

Гербицид бутифос, применявшийся много лет, в настоящее время не применяется, так как имеет осложнение сильного отравляющего характера.

Десикация используется для сбора урожая таких растений, как сахарная свекла и картофель, с помощью машин.

Здесь используется раствор хлората магния более высокой концентрации. То есть готовится 25% раствор гербицида и распыляется на гектар 30 кг.

В результате правильного использования методов дефолиации и десикации можно с помощью машин собирать с растений высокие и качественные урожаи.

## **ФИЗИОЛОГИЯ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ БОЛЕЗНЯМ**

Растения, как и неблагоприятные факторы, повреждают урожай. Из-за болезни урожай не только снижается, но и ухудшается его качество. Во всем мире ежегодные потери сельскохозяйственных культур из-за болезней оцениваются в 25 миллиардов долларов.

Болезни растений делятся на две группы: неинфекционные и инфекционные.

Неинфекционные заболевания вызываются преимущественно абиотическими факторами внешней среды. К ним относятся нарушения процессов минерального питания растений, нарушения

водного режима, воздействие на растения чрезвычайно низких или высоких температур (см. разделы 8.1 и 8.2). Также такие заболевания вызывают токсичные соединения в воздухе и почве, гербициды, накопившиеся в почве, некомфортные и сильные источники света, радиационные лучи, токсины, выделяемые некоторыми паразитическими растениями и грибами.

Инфекционные заболевания вызываются вирусами, бактериями, грибами и другими биотическими факторами. Растения поражаются такими организмами в процессе онтогенеза и болеют. В ходе эволюции большинство дикорастущих растений выработали различные механизмы защиты от таких заболеваний. Но у культурных растений защитные механизмы развиты очень слабо. Поэтому большое значение имеет установление механизма естественной устойчивости высших растений к патогенным микроорганизмам и использование их для определения методов борьбы с болезнями сельскохозяйственных культур.

Нормальные обменные процессы зараженных растений нарушаются. Нарушаются фотосинтез, дыхание, минеральное питание и другие физиологические процессы. В результате некоторые органы растения сильно повреждаются или растения преждевременно погибают.

Устойчивость – это скорость реакции растительного организма на инфекцию. Характеризуется способностью растений не заражаться, не ограничивать и не предупреждать свое развитие. Потому что микроорганизм, попадая в живой организм, встречает его сопротивление. Поэтому они могут погибнуть сами, не вызвав заболевания (если организм устойчив к этому виду микроорганизмов). Нетолерантные растения неспособны проявить такую устойчивость. В результате они заболевают и могут даже умереть. Устойчивость может быть неспецифической или видоспецифической, специфической или сортовоспецифической.

Неспецифический – на основе видоспецифической устойчивости растения защищены от воздействия большого количества сапрофитных микроорганизмов. Такая форма устойчивости называется фитоиммунитетом.

(лат. – *immunitas* – свобода). Такая устойчивость неспецифична и характерна только для конкретных видов. Поэтому каждый вид поражается небольшим количеством возбудителей.

Специфическая – сортовоспецифическая устойчивость – это реакция на паразитов, которые могут преодолеть неспецифическую устойчивость и заразить растения. Эта устойчивость особенно важна для культурных растений, поскольку более 90% из них повреждаются специфическими возбудителями. Обычно сорта устойчивы к одним возбудителям и могут поражаться другими возбудителями. Это зависит от вида микроорганизмов, уровня их вирулентности, устойчивости сорта растения к действию этого микроорганизма, стадий развития обоих организмов, условий и продолжительности взаимодействия.

Уровень устойчивости растений к болезням основан на различных защитных механизмах. В основном это две группы: конституциональные и индуцированные.

Конституциональные механизмы присутствуют в растительной ткани до инфекционного процесса: 1) растительная ткань имеет свои особенности строения и обеспечивает механический барьер на пути инфекции; 2) выделяет вещества с антибиотической активностью (фитонциды, фенолы и др.), 3) очень мало вырабатывает веществ, поддерживающих рост и развитие паразитов и др.

Механизм индуцированной устойчивости характеризуется реакцией растения на инфекцию: 1) усиление процессов дыхания и энергетического обмена растений; 2) обеспечивает накопление веществ, направленных на повышение общей неспецифической резистентности (фитонциды, фенолы, хиноны, различные дубильные вещества и др.); 3) образуются дополнительные механические



защитные барьеры; 4) появляются реакции высокой чувствительности; 5) синтезируются фитоалексины. В растительной клетке с такой устойчивостью развитие паразита затрудняется и может даже погибнуть, не имея возможности развиваться.

Механизмы устойчивости к некротрофным и биотрофным паразитам различаются. Некротрофные возбудители поражают растительную клетку своими гидролитическими ферментами и токсинами. Они убивают растительную клетку с помощью токсинов и оседают в клетке. Затем с помощью гидролитических ферментов происходит расщепление содержащихся в клетке веществ. Токсины, выделяемые некротрофами, называются фитотоксинами. Фитотоксины могут нанести вред многим растениям. Биотрофы не выделяют токсинов, вредных для растений. Они преимущественно располагаются в межклеточных пространствах и высасывают питательные вещества из клетки с помощью своих гаусторий-сосунов. Они живут с растением определенный период времени. Однако как только грибы образуют споры, растения начинают страдать.

Устойчивость к биотрофным паразитам: выявление паразита, высокая чувствительность, формирование круга некроза и лишение необходимых для жизнедеятельности возбудителя компонентов питания, уничтожение паразита путем синтеза фитоалексинов.

Механизм устойчивости к некротрофным возбудителям в основном состоит из: нейтрализации или деградации токсинов паразитов; снижение восприимчивости растений к особым патотоксинам, остановка активности экзоферментов с помощью неспецифических ингибиторов (фенолы и др.), повреждение стенок клетки паразита с помощью растительных ферментов (хитиназа, глюконаза и др.) , растительные белки против гидролитических ферментов паразитарного синтеза антиферментов и др.

Возбудители (грибы, бактерии, вирусы) попадают в ткани растений преимущественно двумя путями: 1) через устьица, оспа и кутикулу; 2) механическое повреждение поверхности и корней. Болезнетворные микроорганизмы сначала оседают на верхних частях растения, а затем перемещаются внутрь, поэтому покровная ткань является не только механическим барьером, но и выполняет роль токсического барьера. Потому что они содержат различные антибиотические вещества (фитонциды и фенолы).

Фитонциды - антибиотические вещества, открытые Б.П. Токиным в 20-х годах нашего столетия. (хиноны, фенольные гликозиды, спиртовые гликозиды и др.) останавливают развитие патогенных микроорганизмов или убивают их. На возбудителей воздействуют летучие фитонциды, выделяющиеся в результате растрескивания или резки лука и чеснока.

В клетках, поврежденных инфекцией, активируется фермент полифенолоксидаза, расщепляющий фенолы на высокотоксичные хиноны. Образующиеся фенольные соединения нейтрализуют (т.е. снижают активность) экзоферменты, вырабатываемые болезнетворными микроорганизмами.

Биотрофные клетки сорта, устойчивые к паразитам

(например: ржавчинный гриб в зерне) погибают при попадании возбудителя. То есть образуется некроз. Такая реакция растений называется высокой чувствительностью. Клетки устойчивых разновидностей выживают, и паразит распространяется на все ткани. Устойчивые сорта не допускают развития паразита путем формирования некроза. Основная функция высокой восприимчивости – предотвращение образования спор паразитами. Потому что они обладают способностью образовывать споры только при контакте с живой клеткой.

В ответ на фитопатогены в тех частях тела растения, где формируется некроз, образуются специальные антибиотические вещества, выполняющие защитные функции. Эти вещества получили название фитоалексины (К. Мюллер, Г. Бьёргер, 1940). Фитоалексины не вырабатываются в здоровых тканях. Они обладают антибактериальными, фунгитоксическими и противонематодными свойствами. Фитоалексины разнообразны (изофлавоноиды в бобовых, полиацетилены в сложных цветках и др.) и синтезируются в живых клетках вокруг мертвых. Затем он перемещается к некротизированным клеткам, где находится паразит. Их транспорт к клеткам происходит методом апопласта. Фитоалексины подавляют рост фитопатогенов и инактивируют их экзоферменты.

В целом устойчивость растений к инфекционным заболеваниям делится на три типа:

1. Морфоанатомическая выносливость. Сюда входят прочность структуры ткани растения, толщина клеточных стенок покровной ткани и кутикулы, наличие шипиков и волосков, малость клеток и отсутствие межклеточных пространств и т. д.

2. Физиологическая выносливость. Такое сопротивление обеспечивается особенностями устьичного движения, САМ-обмена, кислотностью клеточного сока и величиной осмотического давления.

3. Химическая стойкость. Характеризуется накоплением в клетках тканей различных защитных веществ (защитных белков, углеводов, пролина, фитонцидов, алкалоидов, фенольных соединений, фитоалексинов и др.).

Для повышения устойчивости растений к инфекционным заболеваниям большое значение имеет доведение внешних факторов среды (температура, освещенность, влажность почвы и плодородие) до умеренного уровня. Больше внимания уделяется минеральному питанию растений. В последующие годы было установлено, что устойчивость растений к патогенным микроорганизмам повышается за счет воздействия фосфора, калия и микроэлементов. Правильное использование количества, соотношения и времени внесения питательных веществ активизирует обменные процессы и, как следствие, усиливается устойчивость растений к болезням.

### **Обзор вопросов**

1. Виды растений, устойчивые к соли?
2. лучше всего живет на засоленных почвах ?
  3. Физиологическое воздействие засоленной почвы на растения ?
  4. Типы солёности?
  5. Основные группы галофитов?
6. Устойчивость растений к вредным газам?
7. Устойчивость растений к воздействию радиации .
8. Физиология больных растений?



