

**В.В. Полевой**

# **Физиология растений**

**Москва  
«Книга по Требованию»**

УДК 57  
ББК 28  
В11

В11 **В.В. Полевой**  
Физиология растений / В.В. Полевой – М.: Книга по Требованию, 2023. – 464 с.

**ISBN 978-5-458-26725-0**

В книге отражено современное состояние знаний в области физиологии растений. В 14 главах учебника изложены основные разделы этой науки: строение и функции растительного организма, фотосинтез, дыхание, водный обмен, минеральное питание, транспорт веществ, биогенез клеточных структур и онтогенез растительной клетки, рост и развитие растений, физиология размножения, движения растений, механизмы защиты и устойчивости у растений. Главы «Системы регуляции и интеграции у растений», «Гетеротрофный способ питания», «Выделение веществ» введены впервые. Книга предназначена для студентов биологических специальностей высших учебных заведений.

**ISBN 978-5-458-26725-0**

© Издание на русском языке, оформление  
«YOYO Media», 2023  
© Издание на русском языке, оцифровка,  
«Книга по Требованию», 2023

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

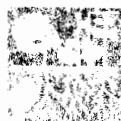


5.5. Особенности водного обмена у растений различных экологических групп . . . . .	210
5.6. Физиологические основы орошаемого земледелия . . . . .	212
5.6.1. Проблема водного дефицита . . . . .	212
5.6.2. Влияние водного дефицита на физиологические процессы у растений . . . . .	213
5.6.3. Теория водного режима и орошение сельскохозяйственных растений . . . . .	214



## Глава 6

Минеральное питание . . . . .	216
6.1. Развитие учения о минеральном питании растений . . . . .	216
6.2. Содержание минеральных элементов в растениях . . . . .	219
6.3. Азот . . . . .	220
6.3.1. Круговорот азота в биосфере. Доступные для растений формы азота . . . . .	221
6.3.2. Фиксация молекулярного азота . . . . .	223
6.3.3. Редукция нитрата . . . . .	228
6.3.4. Пути ассимиляции аммиака . . . . .	231
6.3.5. Аминокислоты и амиды в растениях . . . . .	232
6.4. Фосфор . . . . .	236
6.4.1. Доступные для растений формы фосфорных соединений . . . . .	236
6.4.2. Участие фосфора в обмене веществ . . . . .	237
6.5. Сера . . . . .	238
6.5.1. Круговорот серы в биосфере. Доступные для растений формы серы . . . . .	238
6.5.2. Метаболизм серы в растениях . . . . .	240
6.5.3. Значение серы в обмене веществ . . . . .	242
6.6. Калий . . . . .	244
6.7. Кальций . . . . .	247
6.8. Магний . . . . .	249
6.9. Другие макроэлементы (железо, кремний, алюминий) . . . . .	253
6.10. Микроэлементы . . . . .	253
6.10.1. Марганец . . . . .	254
6.10.2. Молибден . . . . .	254
6.10.3. Кобальт . . . . .	255
6.10.4. Медь . . . . .	255
6.10.5. Цинк . . . . .	256
6.10.6. Бор . . . . .	257
6.11. Поглощение минеральных веществ . . . . .	257
6.11.1. Механизмы поглощения ионов растительной клеткой . . . . .	258
6.11.2. Радиальный и ксилемный транспорт элементов минерального питания . . . . .	263
6.11.3. Метаболизм корней в связи с первичной ассимиляцией минеральных веществ . . . . .	265
6.12. Влияние внешних и внутренних факторов на минеральное питание растений . . . . .	265
6.12.1. Влияние внешних факторов на поглотительную активность и минеральный состав растений . . . . .	265
6.12.2. Минеральное питание растений в онтогенезе . . . . .	270
6.12.3. Физиологические основы применения удобрений . . . . .	27



## Глава 7

Гегеротрофный способ питания у растений . . . . .	27
7.1. Сапрофиты (сапрогрофы) . . . . .	27
7.2. Паразиты . . . . .	27

7.3. Питание насекомоядных растений . . . . .	280
7.4. Гетеротрофный способ питания за счет собственных органических веществ . . . . .	283



## Глава 8

Дальний транспорт веществ у растений . . . . .	290
8.1. Ксилемный транспорт . . . . .	290
8.1.1. Состав ксилемного сока . . . . .	291
8.1.2. Механизмы ксилемного транспорта . . . . .	291
8.2. Флоэмный транспорт . . . . .	294
8.2.1. Структура флоэмы . . . . .	294
8.2.2. Состав флоэмного сока . . . . .	296
8.2.3. Механизмы флоэмного транспорта . . . . .	296



## Глава 9

Выделение веществ . . . . .	301
9.1. Способы выделения веществ . . . . .	301
9.2. Функционирование специализированных секре- торных структур у растений . . . . .	303
9.2.1. Выделение нектара . . . . .	303
9.2.2. Секреция полисахаридов . . . . .	305
9.2.3. Секреция белков . . . . .	305
9.2.4. Выделение солей . . . . .	306
9.2.5. Секреция терпеноидов . . . . .	306
9.2.6. Экскреторная система растений . . . . .	308



## Глава 10

Биогенез клеточных структур и онтогенез расти- тельной клетки . . . . .	309
10.1. Синтез нуклеиновых кислот и белков . . . . .	309
10.1.1. Структура и синтез ДНК . . . . .	311
10.1.2. Структура и синтез РНК . . . . .	312
10.1.3. Структура и синтез белков . . . . .	314
10.2. Самосборка и биогенез клеточных структур . . . . .	318
10.2.1. Самосборка структур . . . . .	319
10.2.2. Биогенез органоидов . . . . .	321
10.3. Фазы онтогенеза растительной клетки . . . . .	324
10.3.1. Деление клетки . . . . .	325
10.3.2. Растяжение клеток . . . . .	329
10.3.3. Дифференцировка клеток . . . . .	331
10.3.4. Старение и смерть клетки . . . . .	332



## Глава 11

Рост и развитие растений . . . . .	334
11.1. Этапы онтогенеза высших растений . . . . .	335
11.1.1. Эмбриональный этап . . . . .	335
11.1.2. Ювенильный этап . . . . .	339
11.1.3. Этап старости и отмирания . . . . .	341
11.2. Дифференцировка и рост растений . . . . .	344
11.2.1. Морфогенез побега . . . . .	345
11.2.2. Морфогенез корня . . . . .	349
11.2.3. Коррелятивный рост . . . . .	350
11.2.4. Периодичность роста . . . . .	352
11.3. Регенерация у растений . . . . .	354
11.3.1. Способы регенерации у растений . . . . .	355
11.4. Механизмы морфогенеза . . . . .	357
11.4.1. Включение генетических программ . . . . .	357
11.4.2. Индукция поляризации у растений . . . . .	359
11.4.3. «Эффект положения» . . . . .	361

11.5. Влияние факторов внешней среды на рост растений . . . . .	363
11.6. Использование синтетических регуляторов роста в растениеводстве . . . . .	366



## Глава 12

Физиология размножения растений . . . . .	370
12.1. Способы размножения растений . . . . .	370
12.2. Половое размножение цветковых растений . . . . .	371
12.2.1. Инициация цветения . . . . .	371
12.2.2. Детерминация пола . . . . .	375
12.2.3. Развитие цветка . . . . .	377
12.2.4. Опыление и оплодотворение . . . . .	379
12.2.5. Развитие семян и плодов . . . . .	381
12.3. Вегетативное размножение . . . . .	384
12.3.1. Способы вегетативного размножения . . . . .	384
12.3.2. Использование вегетативного размножения в растениеводстве . . . . .	388



## Глава 13

Движения растений . . . . .	390
13.1. Способы движения у растений . . . . .	390
13.2. Внутриклеточные движения . . . . .	391
13.2.1. Движение цитоплазмы . . . . .	391
13.2.2. Движение органоидов . . . . .	392
13.3. Локомоторный способ движения у жгутиковых . . . . .	393
13.3.1. Таксисы . . . . .	393
13.3.2. Механизм движения жгутиков . . . . .	393
13.4. Верхушечный рост . . . . .	394
13.5. Ростовые движения . . . . .	395
13.5.1. Движение за счет роста растяжением . . . . .	395
13.5.2. Тропизмы . . . . .	395
13.5.3. Ростовые настии . . . . .	401
13.5.4. Круговые нутации . . . . .	404
13.6. Тургорные обратимые движения . . . . .	404
13.6.1. Медленные тургорные настические движения . . . . .	405
13.6.2. Быстрые тургорные движения (сейсмонастии) . . . . .	409
13.7. Эволюция способов движения . . . . .	410



## Глава 14

Механизмы защиты и устойчивости у растений . . . . .	413
14.1. Способы защиты и надежность растительных организмов . . . . .	413
14.2. Физиология стресса . . . . .	414
14.3. Засухоустойчивость и устойчивость к перегреву . . . . .	418
14.4. Устойчивость растений к низким температурам . . . . .	424
14.5. Солеустойчивость . . . . .	428
14.6. Устойчивость к недостатку кислорода . . . . .	430
14.7. Газоустойчивость . . . . .	433
14.8. Радиоустойчивость . . . . .	435
14.9. Устойчивость растений к инфекционным болезням . . . . .	439

Заключение . . . . .	449
Список сокращений . . . . .	451
Хронология основных событий в области физиологии и биохимии растений . . . . .	452
Литература . . . . .	454
Предметный указатель . . . . .	458

---

## Предисловие

Прошло более 10 лет после выхода 4-го издания университетского «Курса физиологии растений» Б. А. Рубина. За это время в науке произошли существенные сдвиги в понимании многих процессов жизнедеятельности растений. Выход нового учебника, подготовленного кафедрой физиологии и биохимии растений Ленинградского университета, совпадает со 100-летним юбилеем опубликования первого отечественного «Учебника физиологии растений», написанного Андреем Сергеевичем Фаминцыным — основателем физиологии и биохимии растений в России. Он создал кафедру анатомии и физиологии растений в Санкт-Петербургском университете и первую академическую лабораторию, которая со временем преобразовалась в Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР (Москва).

Для учебника А. С. Фаминцына характерен целостный подход к растительному организму. Вслед за данными о химическом составе растений он рассматривал сначала явления раздражимости и роста растений, затем процессы питания и, наконец, размножения. Логика такого подхода вполне понятна. Живые растения постоянно тестируют условия внешней и внутренней среды и целесообразно реагируют на них, в том числе ростовыми процессами. Эти реакции служат для оптимизации условий питания и размножения. Питание необходимо для существования организма, размножение — для существования вида.

Проследивая этапы развития физиологии растений, можно видеть, что физиологические функции, которые столетие назад только описывались, в настоящее время детально изучены на биохимическом и молекулярном уровнях: роль органоидов, энергетика, ассимиляция  $\text{CO}_2$ , многие участки обмена веществ, механизмы регуляции и наследственности. Близки к разрешению такие процессы, как фотохимические реакции фотосинтеза, механизмы транспорта веществ. В то же время в современной физиологии наряду с молекулярно-биохимическим подходом все более возрастает интерес к растительному организму как целостной системе со всеми ее внутренними и внешними взаимосвязями. Поэтому в предлагаемый читателю учебник включена глава «Системы регуляции и интеграции у растений», которая предшествует обсуждению механизмов, лежащих в основе различных сторон функциональной активности растений. Наряду с традиционными разделами (фотосинтез, дыхание, водный режим, минеральное питание и др.) в учебник введена глава по гетеротрофному способу питания растений, так как незеленые ткани и органы, а при отсутствии света клетки всех частей растения питаются гетеротрофно. В отдельные главы выделены описания таких физиологических функций, как секреция, дальний транспорт веществ, половое и вегетативное размножение, движение. Рост и развитие растений рассматриваются на клеточном уровне (гл. 10) и на уровне целого организма (гл. 11 и 12). В этих процессах ведущую роль играет взаимодействие клеток между собой.

В главах, посвященных фотосинтезу и водному обмену, также рассматривается взаимодействие различных клеток, тканей и органов при осуществлении высшими растениями этих функций (разделы 3.5 и 5.4), что может способствовать выработке



у читателя целостного подхода к явлениям жизнедеятельности. Для развития у студентов исследовательских навыков, умения ставить вопросы и экспериментально отвечать на них в главах «Фотосинтез» и «Дыхание растений» значительное место уделено описанию того, как были сделаны те или иные открытия в области физиологии растений, как возникали заблуждения и каким образом находились правильные решения.

Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам кафедры физиологии и биохимии растений Т. С. Саламатовой, О. В. Москалевой, Н. Г. Осмоловской, И. В. Марковой, С. С. Медведеву, С. М. Щипареву, Н. В. Голубевой, С. Л. Белозеровой, Т. В. Чирковой, Н. И. Инге-Вечтомовой за отбор материала для учебника, акад. А. Л. Курсанову, а также рецензентам — заведующему кафедрой физиологии и биохимии растений Воронежского университета проф. А. А. Землянину, доценту Д. П. Викторову, заведующей кафедрой физиологии растений Белорусского университета проф. Л. В. Кахнович и сотрудникам этих кафедр за критические замечания и полезные советы. Автор будет признателен всем, кто выскажет дополнительные замечания и пожелания по содержанию учебника.

Физиология растений — наука о функциональной активности растительных организмов. Как отмечали Ж. Б. Буссенго и К. А. Тимирязев, знание основных закономерностей жизнедеятельности растений делает физиологию растений теоретической основой рационального земледелия.

Сведения о процессах, происходящих в живом растении, накапливались по мере развития ботаники. Прогресс в этой области биологии определялся использованием новых, все более совершенных методов, заимствованных из химии и физики, а также запросами растениеводства.

Физиология растений зародилась в XVII—XVIII вв. В классических трудах итальянского биолога и врача М. Мальпиги «Анатомия растений» (1675–1679) и английского ботаника и врача С. Гейлса «Статика растений» (1727) наряду с описанием структуры растительных тканей и органов излагаются результаты ряда физиологических опытов, доказывающих существование восходящего и нисходящего токов воды и питательных веществ у растений, и высказывается идея о воздушном питании растений.

В 1772–1782 гг. Д. Пристли, Я. Ингенхауз и Ж. Сенебье, дополняя друг друга, открыли явление фотосинтеза, т. е. процесс воздушного углеродного питания зеленых растений с использованием солнечного света. Знаменательным для физиологии растений явился 1800 год, когда Ж. Сенебье издал трактат «*Physiologie végétale*» в пяти томах. Впервые физиология растений рассматривалась как самостоятельная область знания. Заслуга Сенебье состоит в том, что он не только предложил термин «физиология растений» и собрал, обработал и осмыслил все данные по этой дисциплине, известные к тому времени, но и сформулировал основные задачи физиологии растений, определил ее предмет и используемые методы.

В XIX в. окончательно дифференцировались основные разделы современной физиологии растений: фотосинтез (Ж. Б. Буссенго, Ю. Сакс, А. С. Фаминцын, К. А. Тимирязев, М. С. Цвет, М. Ненцкий и Л. Мархлевский, А. Н. Бах), дыхание (А. С. Фаминцын, И. П. Бородин, Л. Пастер, А. Н. Бах, Г. Э. Бертран), водный режим (Г. Дютроше, Г. Де Фриз, Ю. Сакс), минеральное питание (Ю. Либих, Ж. Б. Буссенго, Г. Гельригель, И. Кноп, С. Н. Виноградский, М. В. Бейеринк, Д. Н. Прянишников), транспорт веществ (В. Пфеффер, Е. Ф. Вотчал), рост и развитие (Ю. Сакс, А. С. Фаминцын, О. В. Баранецкий, А. Ф. Баталин, Н. Ф. Леваковский, Г. Фехтинг, Г. Клебс), движение (Т. Найт, Ю. Сакс, Ч. Дарвин, Ю. Визнер, В. А. Ротерт, В. Пфеффер), раздражимость (Б. Сандерсон, Ч. Дарвин, Н. Ф. Леваковский), устойчивость растений (Д. И. Ивановский, К. А. Тимирязев, Г. Молиш). Благодаря трудам Ч. Дарвина возникла эволюционная физиология растений, главным направлением которой в то время было установление приспособительного характера функциональных особенностей растений и единства органического мира, т. е. общности принципов жизнедеятельности растительных и животных организмов (Ч. Дарвин, К. Бернар, А. С. Фаминцын, К. А. Тимирязев). Наибольший вклад в земледелие был

связан с внедрением в растениеводство приемов внесения минеральных удобрений.

Первая половина XX в. отмечена бурным и много-сторонним развитием физиологии. Главным направлением становится изучение биохимических механизмов дыхания (В. И. Палладин, Г. Виланд, С. П. Костычев, О. Варбург, Д. Кейлин, Т. Тунберг, Г. Кребс, А. Корнберг и др.) и фотосинтеза (Р. Вильштетер, К. Б. Ван-Ниль, К. Хилл, М. Кальвин, Д. И. Арнон и др.). Параллельно с этим развивается фитоэнзимология, физиология растительной клетки, экспериментальная морфология и экологическая физиология растений. В качестве самостоятельных дисциплин выделяются микробиология и агрохимия. Большим достижением явилось открытие эндогенных регуляторов роста и развития растений – фитогормонов (Д. Н. Нелюбов, Н. Г. Холодный, Ф. Вент, Ф. Кегль, И. Д. Куросава и Т. Ябута, Ф. Скуг и др.).

Во второй половине XX в. в физиологии растений все явственнее намечается тенденция слияния в единое целое биохимии и молекулярной биологии, биофизики и биологического моделирования, цитологии, анатомии и генетики растений. Становится все очевиднее, что явления жизни невозможно понять только в рамках одной биохимии или одной биофизики вне конкретных биологических структур. Физиология вступает в период синтеза. В связи с этим наряду с углублением исследований на субклеточном и молекулярном уровнях возрастает интерес к изучению систем регуляции и механизмов, обеспечивающих целостность растительного организма (А. Л. Курсанов, М. Х. Чайлахян). Резко ускоряются исследования механизмов реализации наследственной информации, роли мембран в системах регуляции, механизма действия фитогормонов, развивается электрофизиология растений. Всему этому способствует быстрый прогресс в разработке методов культуры органов, тканей и клеток, который имеет большое значение и для практики (селекция, клональное микроразмножение, поддержание безвирусных элитных культур растений). Большие перспективы открывает для физиологии и биохимии растений новая, быстро развивающаяся отрасль промышленности – биотехнология. В интенсивном сельском хозяйстве находят широкое применение теория минерального питания и водного обмена, химические регуляторы роста растений, гербициды и фунгициды.

Таким образом, перед современной физиологией растений стоят многочисленные и увлекательные задачи, имеющие как теоретическое, так и практическое значение. В обобщенном виде эти задачи можно сформулировать следующим образом: 1) изучение закономерностей жизнедеятельности растений (механизмы питания, роста, движения, размножения и др.), 2) разработка теоретических основ получения максимальных урожаев сельскохозяйственных культур, 3) разработка установок для осуществления процессов фотосинтеза в искусственных условиях.

Первая задача не требует комментариев. Она заложена в определении самой физиологии растений. Помимо изучения специфических функций, растительные объекты в ряде случаев оказываются чрезвычайно удобными для изучения общих фундаментальных явлений жизни, таких, как трансформация энергии, немышечные формы подвижности, биоэлектрические и гормональные взаимодействия и т. д. Поэтому все большее число биохимиков и биофизиков предпочитают иметь дело именно с растением, что предопределяет дальнейший расцвет физиологии растений.

Вторая задача по-прежнему остается наиболее актуальной, так как рост населения нашей планеты и сокращение посевных площадей из-за урбанизации и развития промышленности оставляют лишь один путь — путь интенсификации сельскохозяйственного производства. Причем со временем речь будет идти не только о пищевых, технических, лекарственных и декоративных культурах, но и о выращивании растений на биомассу для получения топлива, а также белка и других органических продуктов.

Третья задача в настоящее время кажется фантастической. Однако вряд ли люди, овладев тайнами биологического фоторазложения воды на водород (который является идеальным топливом) и кислород и принципами фотосинтеза органических кислот и сахаров, не попытаются осуществить эти процессы сначала в лабораторных, а затем в промышленных установках. Это откроет перспективу получения топлива и замены сельского хозяйства промышленным производством продуктов питания и материалов.



# СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

*«Для того чтобы понять жизнь растения... необходимо прежде ознакомиться с его формой; для того чтобы понять действие машины, нужно знать ее устройство».*

К. А. Тимирязев

## 1.1

### Строение растительной клетки

Термин «клетка» (от греч. «cytos» — клетка или лат. «cellula» — полость) впервые применил Роберт Гук в 1665 г. при описании строения пробки, изученного с помощью усовершенствованного им микроскопа. С 1839 г., когда М. Я. Шлейден и Т. Шванном была сформулирована клеточная теория, получила признание универсальность клеточного строения всего живого.

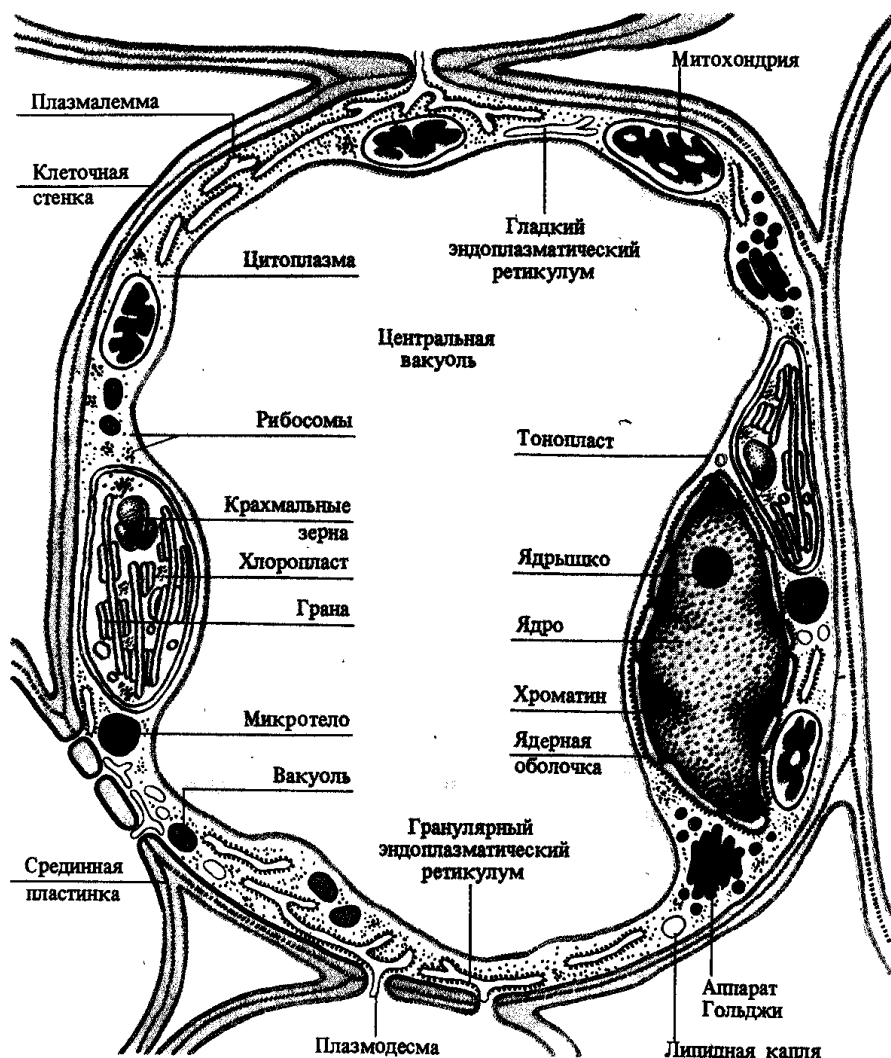
Растительная клетка как клетка эукариотического организма содержит ядро с одним или несколькими ядрышками, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, микротела, рибосомы и полирибосомы, компоненты цитоскелета — микротрубочки и микрофиламенты. В отличие от других эукариотических организмов для растительных клеток характерны: 1) пластидная система, возникающая в связи с фототрофным способом питания, 2) полисахаридная клеточная стенка, окружающая клетку, 3) центральная вакуоль в зрелых клетках, играющая важную роль в поддержании тургора (рис. 1.1). Кроме того, у делящейся растительной клетки нет центриолей. Электронно-микроскопические снимки свидетельствуют о том, что клеточная, или плазматическая, мембрана (плазмалемма) и внутриклеточные мембраны составляют основу ультраструктуры клеток эукариот.

### Биологические мембраны и их функции

**Строение биологических мембран.** В настоящее время наибольшим признанием пользуется жидкостно-мозаичная гипотеза строения биологических мембран. Согласно этой гипотезе основу мембраны составляет двойной слой фосфолипидов с некоторым количеством других липидов (галактолипидов, стерина, жирных кислот и др.), причем липиды повернуты друг к другу своими гидрофобными концами. Ненасыщенные жирные кислоты полярных липидов обеспечивают несколько разрыхленное (жидкое) состояние бислоя при физиологических температурах. Этому же способствуют и стерин. Биологические мембраны уже по составу липидов построены асимметрично, так как две их стороны — наружная и внутренняя — обращены в качественно разные гидрофильные среды. В наружном слое плазмалеммы содержится больше стерина и гликолипидов.

Рис. 1.1

Схема строения клетки мезофилла листа



Липиды, входящие в состав мембранного бислоя, не закреплены жестко, а непрерывно меняются местами. Перемещения липидных молекул бывают двух типов: 1) в пределах своего монослоя (латеральная диффузия) и 2) путем перестановки двух липидных молекул, противостоящих друг другу в двух монослоях («флип-флоп»). При латеральной диффузии молекулы липидов претерпевают миллионы перестановок в секунду, а скорость ее составляет 5–10 мкм/с. Перестановки молекул липидов из одного монослоя в другой происходят значительно реже, но могут ускоряться мембранными белками.

В жидких слоях липидных мембран находятся специализированные протеиновые комплексы. Липопротеины погружены в липидную фазу и удерживаются гидрофобными связями (интегральные белки). Гидрофильные белки (периферические) удерживаются на внутренней и внешней поверхностях мембран электростатическими связями, взаимодействуя с гидрофильными головками полярных липидов. Основную роль в формировании мембран играют гидрофобные связи: липид — липид,

