



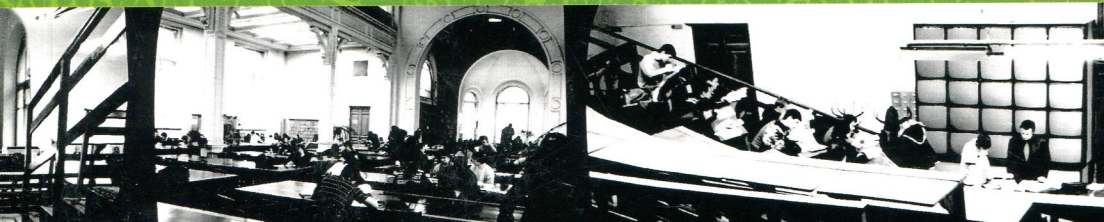
С. С. Медведев

Физиология растений



Материалы
на www.bhv.ru

bhv[®]



С. С. Медведев

ФИЗИОЛОГИЯ растений

Санкт-Петербург

«БХВ-Петербург»

2015

УДК 581.1
ББК 28.57
М42

Медведев С. С.

М42 Физиология растений: учебник. — СПб.: БХВ-Петербург, 2015. — 512 с.: ил.
(Учебная литература для вузов)

ISBN 978-5-9775-3553-3

В учебнике отражены современные представления по основным направлениям физиологии растений — фотосинтезу, дыханию, водному обмену, минеральному питанию, мембранному и дальнему транспорту веществ, фитогормонам, росту и развитию, размножению растений, устойчивости и адаптации к неблагоприятным факторам среды и патогенам, вторичному метаболизму растений, системам регуляции физиологических процессов. В основу учебника положен общий курс лекций "Физиология и биохимия растений", читаемый автором для студентов биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета. На сайте издательства находится электронный архив с иллюстрациями к книге.

*Для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов,
педагогических и сельскохозяйственных вузов, а также для специалистов,
работающих в области физиологии растений*

УДК 581.1
ББК 28.57

Рецензенты:

А. М. Носов, д-р биол. наук, проф. кафедры физиологии растений МГУ им. М. В. Ломоносова, завотделом биологии клетки и биотехнологии Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН;
Кафедра физиологии и биохимии растений Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (завкафедрой — декан биологического факультета, д-р биол. наук, проф. *А. П. Веселов*).

*Ученым советом Санкт-Петербургского государственного университета
присвоен гриф «Учебник для студентов и аспирантов биологических факультетов университетов».*

Группа подготовки издания:

Главный редактор	<i>Екатерина Кондукова</i>
Зам. главного редактора	<i>Евгений Рыбаков</i>
Зав. редакцией	<i>Елена Васильева</i>
Редактор	<i>Анна Кузьмина</i>
Компьютерная верстка	<i>Натальи Караваевой</i>
Корректор	<i>Наталья Першакова</i>
Дизайн серии	<i>Инны Тачиной</i>
Оформление обложки	<i>Марины Дамбиевой</i>

Формат 70×100¹/₁₆. Усл. печ. л. 41,28. Доп. тираж 100 экз.
"БХВ-Петербург", 191036, Санкт-Петербург, Гончарная ул., 20.

Отпечатано в типографии ООО "Суперзвйв Групп"
193149, РФ, Ленинградская область, Всеволожский район, пос. Красная Заря, д. 15.

ISBN 978-5-9775-3553-3

© Медведев С. С., 2013, 2015
© Оформление, издательство "БХВ-Петербург", 2013, 2015

Оглавление

Список сокращений	1
Введение	3
Глава 1. Особенности строения растительной клетки	7
1.1. Ядро	9
1.2. Рибосомы	10
1.3. Пластиды	11
1.4. Митохондрии	13
1.5. Эндоплазматический ретикулум	16
1.6. Аппарат Гольджи	17
1.7. Вакуоль	18
1.8. Пероксисомы и глиоксисомы	19
1.9. Цитоскелет	19
1.9.1. Микротрубочки	20
1.9.2. Микрофиламенты	21
1.10. Клеточная стенка	22
1.10.1. Структура и функции клеточной стенки растений	23
1.10.2. Строение и синтез микрофибрилл целлюлозы	26
1.10.3. Строение и функции гемицеллюлоз	30
1.10.4. Строение и функции пектинов	31
Глава 2. Фотосинтез	33
2.1. Фотосинтетический аппарат растения	34
2.2. Пигменты хлоропластов	36
2.2.1. Хлорофиллы	36
2.2.2. Каротиноиды	45
2.2.3. Фикобилипротеины	48
2.3. Общее уравнение фотосинтеза	50
2.3.1. Источник выделения кислорода при фотосинтезе	51
2.3.2. Темновые и световые реакции фотосинтеза	52

2.4. Световые реакции фотосинтеза	53
2.4.1. Асимметрия распределения белковых комплексов в тилакоидных мембранах.....	55
2.4.2. Строение фотосистем I, II и комплекса цитохромов <i>b₆f</i>	56
2.4.3. Антенные (светособирающие) комплексы.....	61
2.4.4. Разделение зарядов в фотосистемах	63
2.4.5. Фотоокисление воды	65
2.4.6. Z-схема фотосинтеза и транспорт электронов в фотосистемах I и II	66
2.4.7. Механизм транспорта электронов и протонов в комплексе цитохромов <i>b₆f</i>	68
2.4.8. Циклический транспорт электронов и реакция Мелера	70
2.5. Фотофосфорилирование	71
2.5.1. Хемиосмотический механизм синтеза АТФ.....	72
2.5.2. Строение и функционирование АТФ-синтазного комплекса	73
2.6. Пути связывания углекислоты (темновые реакции фотосинтеза).....	74
2.6.1. С ₃ -путь фотосинтеза (Цикл Кальвина)	74
2.6.2. С ₄ -путь фотосинтеза	78
2.6.3. Фотосинтез по типу толстянковых (САМ-метаболизм)	82
2.6.4. Фотодыхание и метаболизм гликолевой кислоты.....	84
2.7. Синтез крахмала и сахарозы	87
2.8. Транспорт ассимилятов	88
2.8.1. Строение флоэмы.....	89
2.8.2. Механизм флоэмного транспорта	90
2.9. Зависимость фотосинтеза от факторов внешней среды	92
2.9.1. Свет	92
2.9.2. Углекислота.....	95
2.9.3. Температура	98
Глава 3. Клеточное дыхание растений	101
3.1. История представлений о дыхании растений.....	102
3.2. Типы окислительно- восстановительных реакций.....	105
3.3. Гликолиз.....	108
3.3.1. Обращение гликолиза и глюконеогенез.....	111
3.4. Брожение	111
3.5. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса)	113
3.6. Превращение жиров в углеводы. Глиоксилатный цикл	118
3.7. Пентозофосфатный путь окисления глюкозы	120
3.8. Синтез АТФ в процессе окислительного фосфорилирования	123
3.8.1. Строение электрон-транспортной цепи митохондрий.....	123
3.8.2. Транспорт электронов во внутренней мембране митохондрий	127
3.8.3. Окислительное фосфорилирование	131
3.8.4. Механизм работы АТФ-синтазного комплекса митохондрий	134
3.9. Особенности клеточного дыхания растений	137

3.10. Цианид-устойчивое дыхание растений	137
3.11. Немитохондриальные электрон-транспортные цепи растительной клетки ...	139
3.12. Зависимость дыхания от содержания кислорода и АДФ	140
3.13. Активные формы кислорода	142
Глава 4. Водный режим растений	145
4.1. Функции воды в растении	146
4.2. Структура и свойства воды	146
4.3. Водные растворы	149
4.4. Водный обмен растительных клеток	150
4.4.1. Формы воды в растительных клетках	150
4.4.2. Водный потенциал	152
4.4.3. Осмос	153
4.4.4. Транспорт воды в растительной клетке	154
4.4.5. Аквапорины	155
4.5. Водный баланс растения	156
4.5.1. Поглощение воды корнями	158
4.5.2. Транспирация	162
4.5.3. Передвижение воды по сосудистой системе растения	167
4.6. Водный обмен у растений различных экологических групп	172
Глава 5. Мембранный транспорт в растениях	175
5.1. Электрохимический потенциал	175
5.2. Виды мембранного транспорта	177
5.3. Первично-активный транспорт ионов. Ионные насосы	179
5.3.1. Транспортные АТФазы Р-типа	179
5.3.2. Протонные АТФазы V-типа	185
5.3.3. Транспортные пирофосфатазы — H^+ -РРазы	187
5.3.4. АВС-переносчики	188
5.4. Вторично-активный транспорт	190
5.4.1. Переносчики катионов	191
5.4.2. Анионные переносчики	194
5.4.3. Переносчики аминокислот и углеводов	196
5.5. Ионные каналы растений	196
5.5.1. Строение и функционирование ионных каналов	197
5.5.2. K^+ -каналы растительных клеток	199
5.5.3. Ca^{2+} -каналы растений	202
5.5.4. Неселективные катионные каналы	204
5.5.5. Анионные каналы	205
5.5.6. Механочувствительные ионные каналы	207
5.6. Ионофоры	208
5.7. Метод пэтч-кламп регистрации ионного транспорта	210
5.8. Использование мембранных везикул для изучения мембранного транспорта ионов	212

Глава 6. Минеральное питание растений	215
6.1. Макроэлементы	217
6.1.1. Азот	218
6.1.2. Фосфор.....	219
6.1.3. Калий.....	220
6.1.4. Кальций.....	221
6.1.5. Сера.....	224
6.1.6. Магний.....	225
6.1.7. Кремний.....	226
6.1.8. Натрий.....	227
6.2. Микроэлементы.....	227
6.2.1. Железо.....	227
6.2.2. Медь.....	229
6.2.3. Цинк.....	230
6.2.4. Марганец.....	231
6.2.5. Молибден.....	232
6.2.6. Бор.....	233
6.2.7. Кобальт и никель.....	233
6.2.8. Хлор.....	234
6.3. Ассимиляция неорганических ионов растениями.....	234
6.3.1. Превращение азота в почве микроорганизмами.....	234
6.3.2. Фиксация азота клубеньковыми бактериями.....	236
6.3.3. Ассимиляция нитрата.....	242
6.3.4. Ассимиляция аммония.....	244
6.3.5. Ассимиляция сульфата.....	245
6.4. Микориза.....	247
6.5. Удобрения.....	248
6.6. Выращивание растений без почвы.....	250
 Глава 7. Выделение веществ растениями	 253
7.1. Способы секреции веществ у растительных организмов.....	253
7.2. Наружные секреторные структуры.....	254
7.2.1. Железки, железистые волоски.....	254
7.2.2. Нектарники.....	256
7.2.3. Солевые железки и волоски.....	257
7.2.4. Гидатоды.....	258
7.3. Внутренние секреторные структуры.....	259
 Глава 8. Гормональная система растений	 263
8.1. Понятие фитогормона.....	264
8.2. Ауксины.....	265
8.2.1. Метаболизм ИУК.....	266
8.2.2. Полярный транспорт ИУК.....	267

8.2.3. Механизм действия ИУК.....	270
8.2.4. Физиологическая роль ИУК.....	274
8.3. Гиббереллины.....	275
8.3.1. Синтез гиббереллинов.....	277
8.3.2. Механизм проведения гиббереллинового сигнала.....	279
8.3.3. Физиологическая активность гиббереллинов.....	284
8.4. Цитокинины.....	287
8.4.1. Метаболизм цитокининов в растениях.....	288
8.4.2. Механизм действия цитокининов.....	291
8.4.3. Физиологическое действие цитокининов.....	293
8.5. Абсцизовая кислота.....	295
8.5.1. Химическая структура и синтез абсцизовой кислоты.....	296
8.5.2. Механизм действия АБК.....	298
8.5.3. Физиологическая роль АБК в растении.....	303
8.6. Этилен.....	305
8.6.1. Синтез этилена и цикл Янга.....	306
8.6.2. Молекулярный механизм действия этилена.....	308
8.6.3. Физиологическая роль этилена в растениях.....	311
8.7. Брассиностероиды.....	314
8.7.1. Механизм действия брассиностероидов.....	315
8.7.2. Физиологическая роль брассиностероидов.....	317
8.8. Жасмонаты.....	319
8.8.1. Механизм действия жасмоновой кислоты.....	320
8.8.2. Физиологическая роль жасмонатов.....	322
8.9. Салициловая кислота.....	323
8.9.1. Биосинтез салициловой кислоты.....	323
8.9.2. Механизм действия салициловой кислоты при патогенезе.....	324
8.9.3. Физиологическая активность салициловой кислоты в растениях.....	325
8.10. Пептидные гормоны растений.....	326

Глава 9. Физиология роста и развития растений..... 329

9.1. Основные элементы в механизме морфогенеза растения.....	330
9.1.1. Гены и транскрипционные факторы — регуляторы развития растений.....	331
9.1.2. Эпигенетический контроль развития.....	335
9.1.3. МикроРНК.....	337
9.1.4. Полярность.....	338
9.1.5. Корреляции в ходе роста и морфогенеза.....	341
9.2. Меристемы.....	343
9.3. Рост растений.....	346
9.3.1. Деление клеток.....	346
9.3.2. Рост растяжением.....	348
9.4. Эмбриональный этап развития растительного организма.....	348
9.4.1. Формирование зародыша.....	350
9.4.2. Регуляция эмбриогенеза растений.....	352

9.4.3. Формирование семян	354
9.4.4. Формирование плодов	355
9.4.5. Покой семян	356
9.4.6. Апомиксис	357
9.5. Вегетативный этап онтогенеза растения	357
9.5.1. Прорастание семени	357
9.5.2. Апикальная меристема побега	358
9.5.3. Развитие листа	361
9.5.4. Развитие корня	364
9.5.5. Дифференциация сосудов	366
9.6. Генеративный этап развития	368
9.6.1. Инициация цветения	371
9.6.2. Формирование флоральных меристем	376
9.6.3. Формирование органов цветка	378
9.6.4. Формирование женского гаметофита	380
9.6.5. Формирование мужского гаметофита	382
9.6.6. Оплодотворение	384
9.7. Сенильный этап развития	384
Глава 10. Фотоморфогенез.....	385
10.1. Рецепция и физиологическая роль красного света	386
10.2. Рецепция и физиологическая роль синего света	392
Глава 11. Клонирование растений.....	397
11.1. Вегетативное размножение растений.....	397
11.2. Микроклональное размножение растений в культуре <i>in vitro</i>	399
Глава 12. Ростовые движения.....	405
12.1. Процессы раздражимости и возбудимости у растений	405
12.2. Тропизмы	407
12.2.1. Гравитропизм	407
12.2.2. Фототропизм	409
12.2.3. Гидротропизм и хемотропизм	409
12.2.4. Тигмотропизм	410
12.3. Насии	411
12.4. Круговые нутации	412
12.5. Насекомоядные растения.....	413
Глава 13. Физиология стресса	415
13.1. Водный дефицит и устойчивость к засухе.....	417
13.2. Устойчивость растений к низким температурам	419
13.2.1. Холодостойкость	419
13.2.2. Морозоустойчивость	420

13.3. Тепловой стресс.....	421
13.4. Адаптация растений к засолению.....	424
13.5. Адаптация растений к недостатку кислорода.....	426
13.6. Окислительный стресс.....	429
Глава 14. Защита растений от патогенов и фитофагов.....	431
14.1. Видовой иммунитет.....	432
14.2. Реакция сверхчувствительности.....	433
14.3. Системный приобретенный иммунитет растений.....	438
14.4. Индуцируемая системная устойчивость растений.....	440
14.5. Устойчивость растений к фитофагам.....	441
Глава 15. Вторичный метаболизм растений.....	445
15.1. Терпены.....	447
15.1.1. Моно-, сескви- и дитерпены.....	448
15.1.2. Стероиды и политерпены.....	450
15.2. Фенольные соединения.....	452
15.2.1. Синтез фенольных соединений.....	453
15.2.2. Кумарины.....	455
15.2.3. Флавоноиды.....	455
15.2.4. Лигнин.....	457
15.2.5. Таннины.....	458
15.2.6. Сигнальные функции ряда фенольных соединений.....	459
15.3. Алкалоиды.....	459
15.4. Минорные группы вторичных метаболитов.....	462
15.4.1. Цианогенные гликозиды.....	462
15.4.2. Глюкозинолаты.....	463
Заключение.....	465
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	467
Приложение 1. Список литературных источников, использованных при подготовке иллюстраций.....	469
Приложение 2. Описание электронного архива. Сайт интерактивных трехмерных моделей биомолекул.....	481
Рекомендуемая литература.....	483