

Кафедра ботаники

Вогулкина Н.В., Морозова И.М., Шандрикова Л.Н.

**ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ВОПРОСАХ И ОТВЕТАХ
ПОСОБИЕ**

2009

ББК 28.573я73
УДК 581.1(075)
Ш20

Авторы: преподаватель кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **Н.В. Вогулкина.**, доцент кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **И.М. Морозова.**, доцент кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук **Л.Н. Шандрикова.**

Рецензент:
доцент кафедры ботаники УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,
кандидат биологических наук *В.Л. Федотов*

Пособие «Физиология растений в вопросах и ответах» предназначено для текущего и итогового контроля знаний студентов всех специальностей биологического факультета. В данном издании представлены вопросы по физиологии по всем разделам, в соответствии с программой по данной дисциплине.

ББК 28.573я73
УДК 581.1(075)

© Вогулкина Н.В., Морозова И.М., Шандрикова Л.Н.
2009
© ВГУ им. П.М. Машерова, 2009

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
Раздел «Водный режим растений»	5
Раздел «Фотосинтез»	1
	4
Раздел «Дыхание и превращение веществ»	2
	3
Раздел «Минеральное питание»	2
	8
Раздел «Рост и развитие растений»	4
	5
Раздел «Устойчивость к экологическим стрессам»	5
	8

Репозиторий ВГУ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Физиология растений – научная основа современного земледелия. Значение физиологических и биохимических явлений, протекающих в растениях позволяет целенаправленно влиять на них через оптимизацию минерального питания, орошения, освещения, аэрации, почвенных процессов и применения фиторегуляторов, обеспечивающих получение высокого урожая хорошего качества. Достижения фитофизиологии широко применяются не только в растениеводстве, но и в лесном хозяйстве, садоводстве, цветоводстве, при разработке научных основ хранения растительной продукции, а также в биотехнологических процессах, где объектом внимания являются клетки, ткани и целые растения.

Широкое применение достижений физиологии растений порождает множество вопросов, относящихся к различным сферам жизнедеятельности растений. Многие из них отражены в пособии.

Пособие составлено следующим образом: в каждом разделе в соответствии с программой идут вопросы и следуют ответы. После каждого раздела авторы предлагают контрольные вопросы, на которые студент должен самостоятельно ответить, исходя из изложенного материала. Правильность ответов будет проверяться на занятии. Дискуссия, которая может возникнуть при их обсуждении, – наиболее ценный момент работы с пособием, так как способствует пробуждению интереса студентов к более глубокому познанию предмета.

В каждом разделе приводятся интересные факты из жизни растений, например: количество воды, необходимое для набухания и прорастания семян; содержание доступных растениям форм фосфора и калия в зоне корня и в почве; транспирационные коэффициенты растений и др. В пособии доступно освещены вопросы и даны ответы по внесению, дозам, совместимости элементов минерального питания, поэтому пособие может быть использовано студентами для подготовки к занятиям по сельскому хозяйству, почвоведению.

Пособие «Физиология растений в вопросах и ответах» составлено в соответствии с учебной программой и предназначено для студентов биологических специальностей.

Пособие предназначено для самостоятельной работы студентов и может быть использовано для коллоквиумов, контрольных работ и зачетов по отдельным разделам программы, а также для составления заданий для студентов заочного отделения.

Пособие можно использовать также учителям и учащимся общеобразовательных школ, лицеев и гимназий при изучении общей биологии и подготовки к олимпиадам.

Раздел «Водный режим растений»

1. У какого растения интенсивность транспирации выше: у отдельно растущего или в густом посеве?

Интенсивность транспирации у отдельно растущего растения выше, так как оно более сильно освещено, прогрето, меньше защищено от ветра, а относительная влажность воздуха ниже за счет отсутствия увлажняющего действия соседних растений. Поглощение воды корнями также может быть больше, так как имеющийся запас влаги в почве расходует одно растение.

2. Растение выдержано несколько часов в темноте, а затем выставлено на солнечный свет. Как изменится транспирация?

При выставлении растений на солнечный свет транспирация усиливается, так как ширина устьичной щели увеличивается (фотоактивное движение устьиц). У многих растений открывание устьиц зависит от содержания углекислого газа, заполняющего подустьичную дыхательную полость. Если концентрация его падает ниже 0,03%, то тургор замыкающих клеток увеличивается и устьица открываются. Обычно к такому результату приводит освещение листьев, так как в них начинается фотосинтез, снижающий концентрацию углекислого газа.

3. Объясните, почему при небольшой суммарной площади устьиц транспирация с их поверхности в десятки раз больше, чем это должно бы быть, если исходить из занимаемой ими площади.

Количество устьиц на нижней стороне листьев на 1 мм^2 (по Р. Флинт, 1992): горох – 200; дуб – 450; капуста – 230; картофель – 160; подсолнечник – 325; фасоль – 290; яблоня – 200 устьиц. Несмотря на столь огромное количество их, они занимают всего лишь 0,5-2,0% от всей площади листа. Однако испарение водяных паров (транспирация) происходит с их поверхности в десятки раз интенсивнее, чем можно предполагать исходя из суммарной площади устьиц. Это объясняется тем, что диффузия водяного пара с малых отверстий идёт пропорционально не их площади, а сумме диаметров, которые они имеют. Мелкие отверстия должны быть расположены на определённом расстоянии (не менее 10 диаметров) друг от друга. Расположение устьиц в эпидермисе листа соответствует этим расстояниям. Выявлено, что испарение с краев отверстий идёт быстрее, чем с их середины, так как испаряющиеся молекулы водяного пара не оказывают большого взаимного влияния, тормозящего их испарение. В основу объяснения закономерностей транспирации листьев через устьица положены работы австрийского физика Й. Стефана по диффузии газов.

4. Изменится ли интенсивность «плача» растений, если: 1) почву полить тёплой водой; 2) почву попить питательным раствором (например, Кнопа)?

Если полить почву тёплой водой, то «плач» растений усилится, так как поглощающая активность корней возрастает. Это наблюдение показывает также, что поглощение воды корнями не является чисто осмотическим процессом. Лучшая обеспеченность корней энергией АТФ, что происходит при поливе тёплой водой, в результате усиления дыхания увеличивает водопоглощение. Если же полить почву питательным раствором или внести минеральные удобрения, то «плач» уменьшится, так как осмотическое давление почвы повысится и поглощение воды затруднится. После адаптации корней к более высокому осмотическому давлению почвенного раствора «плач» может усилиться.

5. Как объяснить «плач» берёзы при поранении ствола ранней весной и отсутствие этого явления летом?

Весной, до распускания листьев, передвижение воды, растворённых органических и минеральных веществ связано с нагнетающей активностью корневой системы. Сила корневого давления (нижний концевой двигатель) может достигать 10 атм. Поэтому при поранении ствола происходит выделение берёзового сока. После появления листьев основную роль в передвижении воды играет присасывающая сила транспирации (верхний концевой двигатель). Выделение поглощённой воды при поранении ствола не происходит.

6. У некоторых растений перед дождем появляются «капли воды на кончиках листьев. Как это объяснить?

Появление капель воды на кончиках листьев у некоторых видов растений перед дождём объясняется повышением относительной влажности воздуха и снижением расхода воды на транспирацию. Часть поглощённой и нагнетаемой корнем воды выделяется в процессе гуттации. При сильной транспирации вся поглощённая вода расходуется на этот процесс. Гуттация у растений при низкой относительной влажности отсутствует.

7. Можно ли отличить гуттацию от росы на траве?

Если окружающие предметы сухие, и трава влажная, то наличие воды на ней может быть связано с явлением гуттации. Если же окружающие предметы и листья влажные, то здесь имеет место конденсация (сгущение) водяных паров, т.е. выпадение росы.

8. Как объяснить завядание листьев в жаркий день при достаточном количестве воды в почве и прекращение водного дефицита ночью?

Завядание листьев в жаркий день при достаточном содержании воды в почве объясняется неспособностью корней в нужной мере насасывать и нагнетать воду в интенсивно транспирирующие надземные органы. Возникает дневной водный дефицит. Ночью водный дефицит прекращается, так как транспирация падает, расход воды уменьшается, а корни поглощают и

поставляют воду в надземные органы, и водный баланс растений восстанавливается.

9. Что опаснее для растений: дневной или ночной водный дефицит?

Дневной водный дефицит - обычное явление в жизни растений в жаркое время дня. Он не приводит к значительным нарушениям физиологических процессов. После спада жары или прекращения иссушающего ветра расход воды уменьшается, и водный баланс (соответствие прихода и расхода влаги) уравнивается. Ночной водный дефицит (к утру листья не восстанавливают тургор) свидетельствует о наступлении засухи. В этом случае расход воды превышает её поступление. Ночной водный дефицит нарушает физиологические процессы и снижает продуктивность растений. Он опасен для растений.

10. В чём наиболее частая причина гибели пересаживаемых сеянцев деревьев?

При пересадке деревьев, как правило, происходит повреждение (обрыв) корневой системы, особенно наиболее активной ее части (мелких корешков и расположенных на них корневых волосков). Это приводит к уменьшению соотношения между надземными органами, в первую очередь листьями, активно расходующими влагу, и корнями, насыщающими влагу. В этом случае следует уравновесить поглощение и расход воды. Это достигается за счет обильного полива почвы (но не ее переувлажнения) и удаления части листьев и побегов для уменьшения расхода воды.

11. Как опушенность листьев влияет на водный режим растений?

У многих растений жарких мест обитания верхняя сторона листьев покрыта многочисленными мелкими волосками, отражающими лучи солнца и уменьшающими перегрев листа. С таких листьев ветром труднее удаляются поры воды, что снижает интенсивность транспирации. Таким образом, опушенность листьев - морфологическая адаптация растений засушливых мест обитания для терморегуляции и сохранения влаги.

12. Как проявляется ксероморфизм листьев и какими факторами он обусловлен?

Ксероморфизм - совокупность анатомо-морфологических и физиологических особенности растений, приспособленных к недостатку воды. Ксероморфизм выражается в уменьшении размеров листьев и клеток, увеличении числа клеток, устьиц и жилок на единицу площади листа. В комплексе эти изменения обуславливают повышение засухоустойчивости. Ксероморфизм формируется также при недостатке азота (болотные растения). В этих условиях у клеток затормаживается фаза растяжения, поэтому возникает мелкоклеточность.

13. Как меняется анатомическое строение листьев от нижних ярусов к верхним?

Мелкоклеточность усиливается от нижних ярусов листьев к верхним. Увеличивается также количество устьиц на единицу площади листа, уменьшаются их размеры, возрастает суммарная длина проводящих пучков и выявляются другие анатомо-морфологические и физиологические изменения, которые носят название закона Заленского, в честь русского ботаника В.Р. Заленского, первым их исследовавшего. Усиление ксероморфности связано с усложнением водоснабжения листьев верхних ярусов по сравнению с ниже расположенными.

14. Как меняется оводненность от нижних ярусов к верхним?

Оводненность листьев уменьшается от нижних листьев к верхним, тем не менее при засухе первыми отмирают нижние листья. Верхние листья, несмотря на их меньшую оводненность и удаленность от корней, отмирают позже. Лучшее снабжение влагой верхних листьев во время засухи обеспечивается за счет более высоких сосущих сил. Благодаря этому они способны конкурировать за воду с другими листьями.

15. Две подвявшие ветки сирени поставлены в сосуд с водой. У одной из них сделали срез стебля под водой. Какая ветка быстрее восстановит тургор?

Ветка, у которой срез стебля сделали под водой, быстрее восстановит тургор, так как у нее водные нити, заполняющие сосуды ксилемы, соединяются с водой, что предотвращает их разрыв. У второй ветки водяные нити будут разорваны. Соединению их с водой будут мешать образовавшиеся воздушные полости. Непрерывность водяных нитей будет нарушена, и водоснабжение листьев у этой ветки будет хуже.

16. С какой скоростью перемещается вода от корней к листьям?

В опытах с использованием изотопов установлено, что скорость передвижения воды по ксилеме составляет нередко 12-14 м/ч. Видовые особенности, физиологическое состояние растений и внешние факторы вносят значительные коррективы в скорость передвижения воды по растениям. В зависимости от видовых особенностей скорость передвижения воды может достигать (Р. Флинт 1992): хвойные деревья – 1,5; ольха – 2,0; ива – 3,0; вяз – 6,0; ясень – 26,7; акация белая – 28,8; дуб- 43,6; лианы – 150,0 м/ч.

17. Сколько литров воды дает выпадение осадков в количестве 1 мм на 1 гектар?

1 мм осадков на гектар площади дает 10 т воды.

18. Объяснить причины возникающего иногда массового растрескивания плодов (огурца, дыни и др.), ягод и корнеплодов (моркови, брюквы, свеклы и др.)?

Массовое растрескивание плодов, ягод и корнеплодов может происходить в период их созревания, когда в клетках накапливаются в большом количестве осмотически активные вещества. Вода в этом случае будет активно поступать в клетки. Вместе с тем окончательно не сформированные клеточные стенки не в состоянии выдержать большое вакуоли, что и приводит к разрыву клеточных стенок. В селекционной практике обычно обращают внимание на способность сортов противостоять растрескиванию.

19. При перенесении проростков, выращенных в воде, на полный питательный раствор (например, Кнопа) может проявляться временное падение тургора листьев, которое через несколько часов проходит. Как это объяснить?

Падение тургора листьев проростков при перенесении их из воды на полный питательный раствор связано с оттоком (отсасыванием) воды из растений в питательный раствор, который имеет более высокое осмотическое давление, а следовательно, и сосущую силу, чем корневые волоски и другие клетки. Вместе с тем после адаптации проростков к новым условиям в клетках возрастает осмотическое давление, и вода вновь начинает поступать в растение. Тургор листьев восстанавливается.

20. Почему неповрежденный корнеплод красной свеклы не окрашивает воду, а при его варке вода окрашивается?

Антоциан, содержащийся в неповрежденных клетках (вакуолях), удерживается мембранами (тонопластом и плазмалеммой) и не выходит в наружное пространство. Окрашивание воды не происходит. При варке корнеплода мембраны разрушаются, и клетки перестают удерживать накопленные в ней водорастворимые вещества. Не только антоцианы, но и другие вещества - сахара, органические кислоты, минеральные элементы (ионы калия, натрия, нитраты и другие) - легко вымываются. По способности мембран сопротивляться воздействию экстремальных факторов (высокие и низкие температуры, анаэробизм, ядовитые вещества и т.д.) можно судить об устойчивости клеток, тканей и целых растений к этим воздействиям.

21. Как осуществляется поступление воды в сухие семена?

Сухие семена способны активно поглощать воду из окружающей среды. Этот процесс называется набуханием. Оно обусловлено гидратацией, т.е. присоединением воды к гидрофильным соединениям - белкам, нуклеиновым кислотам, клетчатке, пектинам и другим. Совершенно сухие семена притягивают воду с огромной силой, превышающей 1000 атм. По мере насыщения семян водой эта сила снижается. При влажности в 30% всасывание идет с силой 35 атм., при влажности 40% - 15 атм., и при 50%-ном содержании воды сосущие силы снижаются до нуля. Дальнейшее

поступление воды в семена обусловлено осмотическими явлениями в клетках.

22. Почему при перевозке на пароходах и баржах зерна, особенно бобовых культур, попадание даже сравнительно небольшого количества воды в трюм может привести к катастрофическим последствиям для этой биржи или парохода?

Различные органические вещества семени набухают неодинаково. Наибольшее набухание происходит у белковых веществ, значительно меньше у крахмала и ещё меньше у клетчатки. Поэтому больше всего набухают семена сои, фасоли, гороха и других бобовых растений. Их объём при набухании может удваиваться. В частности, увеличивающийся в объёме горох при попадании воды в трюмы может с большей силой давить на борта и вызвать их расхождение или разрыв.

23. Разные семена при набухании насыщают неодинаковое количество воды (табл.1). Подсчитать, сколько потребуется воды для набухания 150 кг зерна: а) кукурузы; б) овса; в) гороха.

Таблица 1. Количество воды, необходимое для набухания и прорастания семян, % к воздушно-сухой массе семян (по: А.М. Гродзинский, Д.М. Гродзинский, 1973)

Растения	Количество воды
Просо	25,0-38,2
Кукуруза	37,3-44,0
Пшеница	46,6-47,7
Ячмень	48,2-57,4
Люцерна	56,0
Подсолнечник	56,5
Овес	59,8-76,3
Капуста	60,0
Вика	75,4
Тимофеевка	80,0
Мятлик	90,0
Чечевица	93,3
Горох, бобы, фасоль	106,0-114,0
Клевер красный	117,0-143,0
Лен	160,6

При набухании 150 кг зерна стандартной влажности поглощается воды: кукурузой – 50 л, овсом – 90 л, горохом – 150 л.

Вопросы для контроля

2. 1. У каких растений больше осмотическое давление клеточного сока: у растущих на солончаках или у растений незаселенных почв; у выросших в тенистом влажном месте или у растущих в степи? Как объяснить эти

различия?

3. Кусочки эпидермиса лука были выдержаны несколько часов в гипотонических растворах KNO_3 и $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ а затем перенесены в гипертонический раствор сахарозы. В каком из указанных вариантов опыта будет наблюдаться более быстрый переход от вогнутого плазмолиза к выпуклому? С чем это связано?

4. При погружении молодого листа элодеи в гипертонический раствор сахарозы у клеток, закончивших рост, через 20 мин наступил выпуклый плазмолиз, тогда как в растущих клетках около 1 ч сохранялся вогнутый плазмолиз. Как объяснить полученные результаты?

5. Можно ли отнять воду от клетки после достижения ею состояния полного завядания, т. е. полной потери тургора? Объясните.

6. Клетка погружена в дистиллированную воду. В каком случае клетка будет сосать воду, а в каком не будет?

7. Куски корня свеклы были измерены и погружены на 30 мин в растворы сахарозы разной концентрации. Оказалось, что в 0,3 М растворе длина куска не изменилась, в 0,4 М растворе уменьшилась, а в 0,2 М растворе увеличилась. Как объяснить полученные результаты?

8. В какую сторону изменится длина кусочка растительной ткани при погружении ее в раствор с осмотическим давлением 1 МПа, если известно, что кусочек той же ткани в растворе с осмотическим давлением 0,8 МПа не изменил своих размеров? Объясните.

9. В 6 сосудов налиты растворы NaCl с концентрациями: 0,1; 0,2; 0,4; 0,6; 0,8; 1,0 М. В эти растворы поместили полоски, вырезанные из картофельного клубня, длина которых до погружения составляла 40 мм. Через 30 мин длина полосок оказалась равной 42; 40; 38; 35; 35; 35 мм. Как объяснить полученные результаты? Почему длина полосок оказалась одинаковой в трех последних растворах?

10. После погружения куска растительной ткани в 10%-ный раствор сахарозы концентрация его осталась без изменений. В какую сторону изменится концентрация 12%-ного раствора сахарозы, если в него поместить тот же кусок ткани? Объясните.

11. При рассматривании в микроскоп срезов одной и той же растительной ткани, погруженных в гипертонические растворы сахарозы и мочевины, обнаружилось, что раствор сахарозы вызвал стойкий плазмолиз, сохранявшийся длительное время, тогда как в растворе мочевины непродолжительный плазмолиз сменился самопроизвольным деплазмолизом. Как объяснить эти результаты?

12. Из корнеплода красной свеклы вырезали два кусочка, которые после тщательного промывания поместили в пробирки с водой комнатной температуры. В одну из пробирок добавили пять капель хлороформа. Какова будет окраска воды в пробирках через час после начала опыта? Как объяснить полученный результат?

13. Как объяснить набухание в воде маслянистых семян, несмотря на то, что жиры обладают гидрофобными свойствами?

14. Два одинаковых сосуда наполнены почвой: в одном сосуде песчаная, в другом глинистая. Почва в обоих сосудах полита до полного насыщения (содержание воды соответствует полной влагоемкости почвы). В каком сосуде больше: а) общее содержание воды, б) количество доступной для растений воды, в) мертвый запас воды? Как это объяснить?

15. В полевых условиях на одинаковой почве произрастают лен и пшеница. При отсутствии осадков устойчивое завядание у льна наступило при влажности почвы 18 %, а у пшеницы — при 15 %. С какими особенностями растений связаны эти различия?

16. Как объяснить, что при общей небольшой площади устьичных отверстий (не более 1 % от площади листьев) интенсивность транспирации при благоприятных условиях водоснабжения приближается к интенсивности эвапорации (испарения со свободной водной поверхности)?

17. На нижнюю поверхность листьев лещины в разные часы ясного летнего дня наносили капли ксилола, бензола и этилового спирта. При этом наблюдалось следующее: в 5 ч утра указанные жидкости не оставили на листе никакого следа, в 7 ч получились пятна от ксилола и бензола, в 9 ч пятна дали все три жидкости, а в 13 ч пятен на листе не оказалось. Как объяснить эти результаты?

18. Профессор Л. А. Иванов проделал следующий опыт: в начале зимы с побегов бузины (без отделения их от дерева) осторожным соскабливанием был удален слой пробки. Находящиеся на этих побегах почки к концу зимы погибли. Часть обнаженных от пробки мест была обернута фольгой, и почки на них остались живыми. Благополучно перезимовали и почки на неповрежденных побегах. Как объяснить результаты этого опыта?

19. Бумага, пропитанная раствором хлорида кобальта и просушенная до ярко-голубого цвета, была приложена к двум сторонам листа дуба. С нижней стороны листа бумага порозовела через 15 мин, тогда как бумага, приложенная к верхней стороне, изменила свою окраску только через 3 ч. Как объяснить полученные результаты?

20. Растение было выдержано несколько часов в темноте, а затем выставлено на прямой солнечный свет. Как изменится при этом транспирация? Почему?

21. В одном из опытов профессора Л. А. Иванова 20-летняя сосна была спилена 3/XI, торец пня был тщательно смазан салом и закрыт клеенкой, после чего периодически определялась влажность древесины пня, которая оказалась равной (%): 3/XI — 60,2; 5/XI — 62,2; 9/XI — 63,7. Как объяснить полученные результаты?

22. В двух плошках с почвой были выращены проростки кукурузы при одинаковых условиях. Затем одну плошку поставили в сосуд с водой комнатной температуры, а вторую — в сосуд с водой, нагретой до 30 °С, после чего обе плошки закрыли стеклянными колпаками. У каких проростков будет наблюдаться более интенсивная гуттация? Как это объяснить?

23. Ветка ивы была срезана с дерева, поставлена в банку с водой и закрыта

стеклянным колпаком. Будет ли наблюдаться гуттация у этой ветки? Объясните.

24. Двухлетняя ветка сосны срезана с дерева, нижняя часть ее очищена от хвои, после чего ветку поставили в банку с раствором красной краски (эозина). Через неделю был сделан поперечный разрез стебля выше уровня жидкости в банке. Какие части стебля будут: а) интенсивно окрашены, б) слабо окрашены, в) совсем не окрашены краской? Какой вывод можно сделать на основе этого опыта?

Репозиторий ВГУ

Раздел «Фотосинтез»

1. В чем физиологический смысл преимущественного образования крахмала (а не других органических веществ) в зеленом листе на свету?

Днем на свету образуется «первичный» (ассимиляционный) крахмал. Ночью он постепенно превращается в растворимые углеводы (глюкоза, сахароза) и оттекает в другие органы, где откладывается в запас («вторичный» крахмал). Образование ассимиляционного крахмала – это приспособление, выработанное в процессе эволюции для предотвращения повышения осмотического давления в фотосинтезирующих клетках листа. Крахмал – это осмотически не активное вещество. Накопление его в отличие от накопления глюкозы или сахарозы не ведет к повышению осмотического давления, не нарушает фотосинтез и другие физиологические процессы в клетках листа.

2. Почему углекислый газ, которого так мало в атмосфере (0,03%), интенсивно поступает в лист?

Механизм поступления углекислого газа в лист основан на разности градиента его концентрации между поверхностными тканями листьев и клетками, в которых происходит фотосинтез. Именно этот градиент обеспечивает диффузию углекислого газа в лист. В листе же при участии фермента карбоангидразы происходит превращение углекислого газа в карбонатный или бикарбонатный ионы, что облегчает транспорт их в строму хлоропластов фотосинтезирующим центрам. Воздушная полость устьев освобождается от углекислого газа, что создает условия для поступления новых порций углекислого газа из внешней среды.

3. Какова оптимальная концентрация углекислого газа для фотосинтеза?

При коротких экспозициях повышение концентрации углекислого газа в 3-10 раз (т.е. доведение концентрации его до 0,1-0,3%) ведет к резкому увеличению интенсивности фотосинтеза (в 2-5 раз). Наиболее заметны эти изменения при одновременном усилении потока освещенности. Однако при длительном воздействии высокой концентрации углекислого газа наступает торможение фотосинтеза. Обогащение атмосферы углекислым газом применяется в теплицах, что позволяет увеличить урожай в 1,5-2,0 раза. Важным фактором обогащения припочвенного слоя воздуха углекислым газом является внесение органических удобрений.

4. Какие исследования позволили бы определить принадлежность растений к C_3 или C_4 -типу фотосинтеза?

Определить принадлежность растений к C_3 или C_4 -типу фотосинтеза можно по анатомическим признакам листьев (наличие «кранц-типа» строения листьев у C_4 -растений и двух типов хлоропластов) и физиологическим особенностям (интенсивности фотосинтеза, фотодыханию, эффективности использования воды, устойчивости к засухе, засолению и другим).

Определить принадлежность к той или иной группе растений можно по углекислотному компенсационному пункту (УКП), т.е. по концентрации углекислого газа, при которой поглощение углекислого газа в процессе фотосинтеза и выделение его в процессе дыхания равны. У C_3 -растений УКП наступает при 0,005%, у C_4 -растений – при 0,0005% концентрациях углекислого газа. Определить принадлежность растений к тому или иному типу фотосинтеза можно и более доступным способом: по локализации крахмала (методом крахмальной пробы) после непродолжительного освещения листьев. У C_3 -растений крахмал располагается равномерно возле хлоропластов. У C_4 -растений накопление крахмала преобладает в хлоропластах клеток обкладки сосудистого пучка. В этих клетках функционирует цикл Кальвина. В хлоропластах клеток мезофилла происходит присоединение углекислого газа к фосфоэнолпирувату и образование органических кислот с четырьмя атомами (щавелевоуксусной и яблочной). Синтез крахмала в этих клетках не происходит. После обесцвечивания листа в кипящем спирте и погружения его в раствор йода, окрашивающего образовавшийся в хлоропластах крахмал в темно-синий цвет, отмеченные особенности хорошо просматриваются под микроскопом.

5. Проанализируйте данные таблицы 2 и сделайте выводы о расходе воды растениями с C_3 и C_4 -типами фотосинтеза на построение единицы органического вещества.

Таблица 2. Транспирационные коэффициенты растений (А.М. Гродзинский, Д.М. Гродзинский, 1973)

Вид растений	Расход воды
Горох	270-800
Гречиха	500-600
Картофель	400-800
Кукуруза	250-400
Лен	400-900
Люцерна	600-900
Овес	380-800
Подсолнечник	500-600
Просо	200-300
Пшеница	350-600
Рис	500-800
Рожь озимая	500-800
Свекла сахарная	340-450
Сорго	280-370
Томат	400-800
Тыква	700
Чечевица	450-600
Ячмень	350-600

У растений, имеющих C₄-тип фотосинтеза (кукуруза, просо, сорго), расход воды на построение единицы органического вещества в 1,5-2,0 раза ниже, чем у растений с C₃-типом фотосинтеза. Это связано со способностью C₄-растений сохранять высокий уровень фотосинтеза при почти закрытых устьицах и тем самым экономить воду в жаркое время суток, повышая продуктивность транспирации, а также благодаря другим особенностям (отсутствия фотодыхания и др.

6. Какое приспособительное значение имеет разное соотношение хлорофиллов а и b у C₃-растений (a/ b = 3) и C₄ – растений (a/ b = 4)?
 Растений с C₄ – типом фотосинтеза – это растения тропической и субтропической зон, адаптированы к высокой освещенности и имеют большее относительное содержание хлорофилла «а». Максимум поглощения квантов света этого хлорофилла находится в длинноволновой части красного спектра, которым богат яркий свет.

7. Какое приспособительное значение имеет разное соотношение хлорофилла (a : b) у световых и теневых листьев?

Хлорофилл а и b имеют разные максимумы поглощения квантов света. Верхние (световые) листья более адаптированы поглощать длинноволновые (660 нм) лучи красной части спектра, несущие большее число квантов, чем другие лучи ФАР. Поэтому у этих листьев больше хлорофилла а, имеющего максимум поглощения квантов в данных лучах спектра. Большую проникающую способность имеют более коротковолновые лучи спектра, которые достигают нижних ярусов листьев. Нижние (теневые) листья содержат больше хлорофилла b, лучше поглощающего проникающие сюда лучи света. Это приводит к изменению соотношения разных хлорофиллов в нижних и верхних листьях, (табл.3).

Таблица 3. Содержание хлорофилла в листьях, в % от сухого веса (Б.А. Рубин, 1976)

Объект	Хлорофиллы		
	a	b	a/b
Бузина:			
солнечные листья	0,58	0,22	2,6
теневые листья	0,79	0,39	2.0
Платан:			
солнечные листья	0,53	0,15	3,5
теневые листья	0,85	0,27	3,2

8. Почему теневыносливые растения более эффективно используют свет низкой интенсивности, чем светолюбивые растения?

Листья теневыносливых растений содержат относительно больше хлорофилла, чем светолюбивые. Кроме того, отношение хлорофиллов(a : b)

сдвинуто у них в сторону увеличения хлорофилла b. У светолюбивых растений отношение хлорофиллов около 3,9; у теневыносливых близко к 2,3. Отмеченные количественные и качественные изменения зеленых пигментов у теневыносливых растений позволяют им полнее улавливать падающую на них световую энергию (меньшей интенсивности и измененного спектрального состава).

9. Известно, что квантовый выход фотосинтеза можно увеличить, если вместо непрерывного освещения давать свет короткими вспышками, чередуя их с более длительными темновыми интервалами. Как объяснить это?

Темновые реакции (биохимические, регулируемые ферментами) протекают намного медленнее (в сотни и тысячи раз), чем световые. Поэтому темновые реакции тормозят (лимитируют) скорость превращения световой энергии в химическую. Если увеличить интервал темнового периода, то можно сократить расход световой энергии, но сохранить на прежнем уровне интенсивность фотосинтеза. С помощью подачи света короткими импульсами можно значительно повысить КПД фотосинтеза.

10. Некоторые гербициды подавляют фотосинтез, не влияя заметно на дыхание. Как можно использовать это обстоятельство в исследованиях по фотосинтезу?

Исследование гербицидов, избирательно подавляющих фотосинтез, позволяет точно определить расход органического вещества на дыхание (фотодыхание) и на основе этого рассчитать видимый и истинный фотосинтез. Видимый фотосинтез – это разность между показателями процессов фотосинтеза и дыхания. Истинный фотосинтез – это сумма величин видимого фотосинтеза и расхода органического вещества потраченного на дыхание.

11. Веточка элодеи, погруженная в воду, освещается лучами спектра света одинаковой интенсивности: 1) красным; 2) синим. В каких лучах интенсивность фотосинтеза, судя по выделению кислорода, будет выше?

Кислорода будет выделяться больше при освещении веточки элодеи красным светом, чем синим. Это связано с тем, что при одинаковой энергии освещения красные лучи спектра содержат в 1,4 раза больше квантов, чем синие. Энергия 1 кванта лучей красного света (длина волны 700 нм) равна 1,77 электрон-вольта (эВ); энергия лучей синего света (длина волны 500 нм) равна 2,48 эВ. Интенсивность же фотосинтеза пропорциональна количеству квантов, уловленных хлорофиллом.

12. Почему концентрированная спиртовая или ацетоновая вытяжка хлорофилла на свету (в проходящем свете) имеет красную (темно-вишневую) окраску?

Концентрированная вытяжка хлорофилла имеет красную окраску в отраженном свете в результате флуоресценции, т.е. возвращения электрона из возбужденного синглетного состояния к основному, что сопровождается излучением кванта света длиной волны около 668 нм. Эта длина волны дает красную окраску. Таким образом, хлорофиллы поглощают разные лучи, в первую очередь красные и сине-фиолетовые, причем самый длинноволновый максимум поглощения лежит при 663 нм, но излучает их в виде одной волны, что и наблюдается в спиртовой или ацетоновой вытяжке.

13. Может ли существовать связь между содержанием хлорофилла и температурой листа?

Часть поглощенной световой энергии не успевает использоваться в процессах фотосинтеза и при возвращении электрона из синглетного возбужденного состояния к основному энергия переходит в тепло или излучается в виде света (флуоресценции). Аналогичное происходит при переходе электрона из триплетного состояния. При интенсивном освещении и высоком содержании хлорофилла в листьях тепловой энергии выделяется больше.

14. Чем отличается спектральный состав света, который падает на листья, от прошедшего через них?

Свет, прошедший через листья, значительно обедняется красными лучами, которые поглощаются хлорофиллом верхних листьев. Уменьшается также интенсивность сине-фиолетового спектра, хотя эти лучи лучше проникают через толщу листьев. Еще активнее проникают желтые и особенно зеленые лучи, которые не улавливаются хлорофиллом. Поэтому при прохождении через листья световой спектр меняется.

15. Каков физиологический (адаптационный) смысл красной окраски глубоководных морских водорослей?

Толща воды поглощает световую энергию. Первыми на глубине 34 м гасятся длинноволновые красные лучи, затем на глубине 117 м исчезают желтые. На большую глубину проникают зеленые лучи. В связи с изменением качественного состава света в верхних слоях морей и океанов обитают зеленые водоросли. Глубже – сине-зеленые и еще глубже – красные водоросли. У последних наряду с хлорофиллом а содержится пигмент фикоэритрин, поглощающий лучи с длиной волны 495-565 нм. Фикоэритрин поглощает световую энергию в виде желтых и зеленых лучей и передает ее хлорофиллу а, который использует энергию в процессе фотосинтеза. Таким образом, красная окраска водорослей и наличие в ней пигмента фикоэритрина – это приспособление, возникшее в ходе эволюции, имеющее важную роль в улавливании световой энергии на больших глубинах.

16. Сколько хлорофилла можно получить из 12 кг сухих листьев крапивы?

Если принять содержание хлорофилла в сухих листьях крапивы равным 1%, то из 12 кг их можно извлечь 120 г хлорофилла.

17. Как изменится чистая суточная продуктивность фотосинтеза: 1) при дефиците влаги в почве; 2) при повышении температуры; 3) при высоком содержании азота; 4) в разреженном посеве?

Чистая суточная продуктивность фотосинтеза - это количество органического вещества, синтезируемое единицей листовой поверхности за сутки ($\text{г}/\text{м}^2$). Чистая суточная продуктивность снижается при дефиците влаги (закрываются устьица, нарушается газообмен листа, тормозится фотосинтез, усиливается непродуктивное дыхание), при повышении температуры выше оптимального уровня (перегрев листа, усиление непродуктивного дыхания) и при высоком содержании азота (сверхоптимальное увеличение площади листьев, затенение, снижение интенсивности фотосинтеза). Чистая суточная продуктивность возрастает в разреженном посеве (за счёт хорошего освещения и высокой интенсивности фотосинтеза).

18. Какие факторы ведут к снижению урожая при чрезмерно развитой листовой поверхности?

Чрезмерное развитие листовой поверхности ведёт к загущению посева, самозатенению растений, их вытягиванию, полеганию и снижению урожая. Если площадь листовой поверхности развита слабо, то световая энергия используется не полностью, что также снижает урожай.

19. Почему «кислотные» осадки вызывают побурение листьев?

«Кислотные» осадки (рН которых может быть ниже 4,0) проникают в лист и вступают во взаимодействие с хлорофиллом. В результате образуется феофитин, т.е. хлорофилл лишается магния. Феофитин не способен к фотосинтезу. Образование феофитина можно наблюдать в пробирке, если к спиртовой вытяжке хлорофилла прилить слабый раствор соляной или другой кислоты, чтобы отделить магний. Вытяжка приобретает желто-бурый оттенок.

20. Лист - основной фотосинтезирующий орган. Где еще протекает фотосинтез?

К фотосинтезу способны все органы и части растения (стебли, ости, прилистники, устьица, колос, створки бобов и стручков, чашелистики и др.), содержащие хлорофилл. Некоторые органы и части растения вносят существенный вклад в формирование урожая. У ржи и тритикале до 50-60% ассимилятов, поставляемых в колос, образуются в тканях стебля (соломины); у овса, проса и риса около 50% ассимилятов для налива зерна принадлежат зелёным элементам самой метёлки. У остистых сортов ячменя и пшеницы 10-15% ассимилятов поставляются в колос остями. Более того, получены формы гороха с редуцированными листьями, у которых фотосинтез обеспечивается створками бобов, усиками, стеблем и прилистниками. Такие афильные

(безлистные) формы позволяют в 1,5-2,0 раза увеличивать число растений на единицу площади без их сильного взаимозатенения.

21. Как проявляется отрицательное действие загрязнения воздуха на фотосинтез растений?

Загрязнение воздуха вызывает 1) осаждение твёрдых частиц пыли на листьях, закупорку устьиц и перегрев листа; 2) ухудшение работы устьичного аппарата и нарушение газообмена листа, 3) выпадение «кислотных» осадков и усиление проникновения токсикантов, в том числе тяжёлых металлов, во внутренние ткани листа; 4) нарушение синтеза и разрушение хлорофилла (образование феофитина и др.); 5) нарушение проницаемости мембран и вымывание ценных веществ (калия, углеводов и др.); образование фотохимических окислителей с участием озона, оксидов азота и других загрязнителей, являющихся опасными составляющими фотохимического смога, повреждающих листовой аппарат и ферменты фотосинтеза.

22. У каких растений - светолюбивых или теневыносливых - листовая мозаика проявляется отчетливее?

(Листовая мозаика - это такое взаимное расположение листьев, благодаря которому они меньше затеняют друг друга. Это приспособление позволяет растениям полнее улавливать падающую световую энергию. Листовая мозаика хорошо выражена у светолюбивых растений, но её легко можно наблюдать и у теневыносливых растений (плюща, вяза, клёна, липы и других.

23. Чем объяснить, что утром клеточный сок кактусов, агавы и других суккулентных растений очень кислый, а во второй половине дня кислотность исчезает или значительно уменьшается?

Устьица суккулентов ночью открыты и поглощают углекислый газ, который при взаимодействии с фосфоэнолпируватом образует щавелевоуксусную кислоту (оксалоацетат). Последняя восстанавливается до яблочной кислоты и накапливается в вакуолях клеток листа. Это приводит к закислению клеточного (вакуолярного) сока в ночное время. Кислотность его достигает рН 1-3. Утром яблочная кислота транспортируется из вакуолей в цитоплазму и там декарбоксилируется с образованием углекислого газа и пирувата. Углекислый газ включается в фотосинтез (цикл Кальвина). Таким образом, в дневное время происходит расхождение органических кислот, накопленных в ночное время, в результате чего кислотность клеток и листьев снижается.

Вопросы для контроля

1. Известно, что днем зеленые растения обогащают атмосферу кислородом, а ночью диоксидом углерода. Как это объяснить?
2. Как доказать при помощи метода крахмальной пробы необходимость света для фотосинтеза?
3. Как поставить опыт, доказывающий необходимость диоксида углерода для фотосинтеза?

4. К спиртовой вытяжке из зеленого листа добавили вдвое больший объем бензина, тщательно взболтали и дали отстояться. Какова будет окраска спирта и бензина? Как это объяснить?
5. К раствору феофитина добавили несколько кристаллов уксуснокислой меди и нагрели до кипения. Как изменится при этом окраска раствора?
6. Как объяснить разную окраску спиртовой вытяжки из зеленого листа при рассматривании ее в проходящем и отраженном свете?
7. У зеленого листа, помещенного в атмосферу, лишенную CO_2 , на свету наблюдается флуоресценция, тогда как в присутствии CO_2 флуоресценция почти прекращается. Как объяснить это явление?
8. Почему очень концентрированные растворы хлорофилла имеют темно-красный цвет?
9. Как объяснить хлороз яблони, выросшей на почве с высоким содержанием извести?
10. Два одинаковых листа выдерживались три дня в темноте, а затем были освещены в течение 2 ч: первый, лист красным, второй — желтым светом одинаковой интенсивности. У какого листа будет более высокое содержание крахмала? Как это объяснить?
11. Растение было освещено сначала зеленым, а затем синим светом той же интенсивности. В каких лучах будет наблюдаться более быстрое поглощение CO_2 листьями? Почему?
12. Компенсационная точка у теневыносливых растений составляет 0,5 — 1% полного дневного освещения, а у светолюбивых — 3 — 5%. Каковы причины этого различия?
13. Как объяснить отмирание нижних ветвей деревьев в сомкнутом насаждении? У какой породы ствол очищается от сучьев быстрее — у лиственницы или у ели? Почему?
14. Профессор Л. А. Иванов приводит следующие данные: при слабом освещении, составляющем 1 % от полного солнечного, листья клена поглотили 0,54 мг CO_2 , листья дуба выделили 0,12 мг CO_2 за 1 ч на 1 г сырой массы, а у листьев ивы не наблюдалось ни поглощения, ни выделения CO_2 . Какие выводы можно сделать на основании этого?
15. Как объяснить хорошее естественное возобновление (рост молодых сеянцев) под пологом материнского древостоя ели, липы, клена и полную гибель подроста дуба, березы, сосны?
16. Каковы причины гибели многих лесных трав (кислицы, недотроги, майника) после вырубki леса?
17. Освещенность составляет 80 % от оптимальной для данного растения величины, температура — 30 % от оптимальной величины, а все остальные влияющие на фотосинтез факторы оптимальны. Назовите факторы, увеличение которых: а) вызовет резкое усиление фотосинтеза, б) вызовет небольшое увеличение интенсивности фотосинтеза, в) не приведет к повышению интенсивности фотосинтеза.
18. У многих растений нередко наблюдается выделение CO_2 листьями в полуденные часы летнего дня. Каковы причины этого явления?

19. Как объяснить прекращение фотосинтеза у срезанного и поставленного в воду листа при самых благоприятных внешних условиях?

20. Несмотря на то, что интенсивность фотосинтеза сосны примерно в 3 раза меньше, чем у березы (при одинаковых внешних условиях), урожай органической массы этих пород при расчете на 1 га почти одинаков. Как это объяснить?

Репозиторий ВГУ

Раздел «Дыхание и превращение веществ»

1. Какое минимальное содержание кислорода во внешней среде не оказывает отрицательного влияния на продуктивность дыхания?

Наименьшая концентрация кислорода в воздухе, достаточная для нормального дыхания, составляет для многих видов растений 4-6%. У моркови заметное понижение интенсивности дыхания начинается при содержании кислорода в воздухе 3,0-3,5%. Лишь дальнейшее уменьшение содержания кислорода переключает кислородное (аэробное) дыхание на процесс брожения. Накопление спирта и других продуктов неполного окисления глюкозы может вызвать порчу фруктов, овощей и снизить их вкусовые качества.

2. Объясните причины накопления спирта в плодах.

Во внутренних тканях созревающих плодов может возникнуть недостаток кислорода. Так, у томатов содержание его понижается до 1%, а содержание углекислого газа - возрастает в десятки раз. В результате усиливается процесс брожения и происходит накопление спирта. Он обнаружен в созревающих яблоках, грушах, сливах, апельсинах, томатах, дынях и других плодах. Кроме спирта в этих условиях в плодах образуется еще ацетальдегид, уксусная кислота, молочная кислота и другие продукты неполного окисления углеводов.

3. При каких условиях в семенах накапливается спирт?

При недостатке кислорода в прорастающих семенах начинается спиртовое брожение. В элеваторах с хранящимся зерном при отсутствии или плохой аэрации содержание кислорода может снизиться до нуля. Содержание углекислого газа в этих условиях повышается до 10-13%. Расщепление углеводов в такой газовой среде происходит по типу спиртового брожения. Накопление спирта может привести к снижению посевных качеств семян и даже их отравлению и гибели.

4. Может ли накапливаться спирт в корневой системе?

При почвенном анаэробии в корневой системе растений в процессе брожения может накапливаться спирт или молочная кислота, которые в большом количестве оказывают токсичное действие на клетки и ткани корня, а через них и губительное действие на растение в целом.

5. Почему высшие растения не могут длительное время находиться в среде, бедной кислородом, хотя и не погибают сразу после попадания в анаэробные условия?

Наиболее часто анаэробные условия возникают при переувлажнении почвы. Таких почв только в Нечерноземной зоне насчитывается около 23 млн га. Анаэробные условия возникают также при образовании ледяной корки на посевах озимых культур, при уплотнении почв техникой, избыточном

орошении, асфальтировании и в других случаях. Недостаток кислорода вызывает переключение дыхания на анаэробный путь обмена, который начинается в корнях многих видов растений при 5-10%-ном содержании кислорода в почве. При 1-3%-ом содержании кислорода происходит полное переключение на анаэробный режим. В этих условиях растения могут функционировать какое-то время, получая энергию за счет гликолиза и брожения, но постоянно снижают физиологическую активность. Длительность функционирования зависит от видовых особенностей растения и внешних факторов. При пониженных температурах (2-10 °С) растения легче переносят анаэробноз, чем при более высоких температурах. При температуре 25-30 °С резкое снижение продуктивности и даже гибель растений может наступить на 2-3 суток затопления почвы. Устойчивые виды (рис, многолетние злаковые травы) имеют эффективную систему анатомических, морфологических и физиолого-биохимических приспособлений (транспорт кислорода в корни, развитие поверхностной корневой системы, сохранение листо-корневых связей и др.). Многие сельскохозяйственные культуры (картофель, томаты, капуста, зерновые, бобовые и другие) менее адаптированы к этому стрессу и плохо переносят анаэробноз.

6. Рыхление - важный агротехнический прием. Каков физиологический смысл этого агроприема?

В процессе рыхления почв решается ряд задач: 1) усиливается дыхание корней за счет поступления в почву кислорода и удаления избытка углекислого газа; 2) улучшается водообеспеченность растений за счет снижения испарения воды из почвы в результате разрушения почвенных капилляров, по которым вода передвигается к поверхности почвы; 3) улучшается минеральное питание растений за счет снижения потерь азота (денитрификации), усиления биологической азотфиксации и минерализации органического вещества почвы; 4) усиливается синтетическая активность корневой системы.

7. Какая влажность семян допускается при хранении?

Влажность семян, выше которой быстро усиливается интенсивность дыхания, называется «критической» влажностью. Для зерновых культур она составляет 14-15%, для семян масличных культур 8-10%. Усиление дыхания при превышении этой влажности объясняется тем, что в семенах повышается содержание "свободной" воды, которая резко увеличивает скорость биохимических процессов. При низкой влажности семян имеющаяся в них вода прочно связана с биополимерами (белками и нуклеиновыми кислотами) и не может играть роль растворителя. В этом состоянии она не увеличивает скорость биохимических превращений.

8. Как влияет повышение влажности семян на интенсивность их дыхания?

Сухие семена при содержании воды 8-12% выделяют 0,3 мг CO₂/кг семян в сутки; при содержании воды 33% интенсивность дыхания увеличивается в тысячи раз, достигая 2000 мг CO₂/кг в сутки (Э. Либберт, 1976). Зерно с влажностью 17% дышит в 20-30 раз интенсивнее, чем зерно с влажностью 12%. Дальнейшее повышение влажности семян также усиливает дыхание, хотя и в меньшей степени (табл. 4). Таким образом, повышение влажности семян усиливает дыхание семян и трату органического вещества. В условиях длительного зимнего хранения это может привести к разогреву зерна, усилению деятельности микрофлоры, порче и снижению посевных качеств семян.

Таблица 4. Интенсивность дыхания зерна пшеницы в зависимости от его влажности (С.И. Лебедев, 1988)

Влажность зерна, %	Газообмен при 25 °С, мм ³ /час	
	Выделено CO ₂	Выделено CO ₂
18	5,75	5,75
25	67,98	67,98
30	90,59	90,59

9. Для сравнения интенсивности дыхания двух разных образцов овса взяли по 50 г зерна каждого и поставили на проращивание. На четвертые сутки семена высушили и взвесили. Один образец уменьшился на 7 г, второй на 4 г. На сколько процентов уменьшилась сухая масса семян, если начальная влажность их была у первого образца 14%, у второго 20%. Как можно охарактеризовать посевные качества семян у этих образцов?

За время проращивания первая проба потеряла 16% от первоначальной сухой массы, вторая - 10%. Эти данные позволяют считать, что первая проба характеризуется высотой интенсивностью дыхания, что отражает хорошие посевные качества этих семян. Вторая проба семян имеет высокую влажность и низкую интенсивность дыхания. Последнее, видимо, является результатом преждевременного истощения запасных веществ семени. Посевные качества этих семян снижены.

10. Повышение влажности почвы с 70% до 100% от полной ее влагоемкости снижает поглощение воды, минеральных элементов и синтетическую активность корневой системы. Чем это объяснить?

При полной влагоемкости почвы (100% от ПВП) происходит вытеснение воздуха, в том числе кислорода, из межпочвенного пространства, и корни оказываются в анаэробных условиях. Недосток аденозинтрифосфата (АТФ), возникающий при нарушении дыхания, тормозит поглощение воды и минеральных элементов, снижает активность синтетических и выделительных процессов корневой системы. Все эти процессы нуждаются в обеспеченности энергией АТФ.

11. Некоторые растения (фикусы, орхидеи и др.) формируют воздушные корни. Какова их роль в жизни растений?

Физиологическая роль воздушных корней у некоторых видов растений из семейства ароидных, орхидных, тутовых и других заключается в дополнительном синтезе аминокислот, необходимых растению в период усиленного роста побегов. В них происходят обезвреживание и реутилизация поступившего и образовавшегося аммиака. В воздушных корнях идет синтез цитокининов, необходимых для функционирования листьев. Они участвуют в поглощении влаги (водяных паров) непосредственно из воздуха. У некоторых тропических деревьев (например, тропического баньяна) воздушные корни достигают почвы и выполняют дополнительные функции (дыхательную, опорную и другие).

Вопросы для контроля

- 1.** В свежих корнях сахарной свеклы содержалось около 1% редуцирующих сахаров, а в подвядших – в 5 раз больше. Как это объяснить?
- 2.** Известно, что в период весеннего сокодвижения в пасоке древесных растений содержится много растворимых сахаров. Каково их происхождение?
- 3.** В две пробирки налили одинаковое количество солодовой вытяжки и крахмального клейстера. Одну пробирку выдержали при температуре 15 °С, вторую — при 35 °С в течение 10 мин, после чего в обе пробирки добавили несколько капель раствора йода. Содержимое первой пробирки окрасилось в фиолетовый цвет, второй — в желтый. Как объяснить полученные результаты?
- 4.** В колбу налили солодовую вытяжку, прокипятили, прилили крахмальный клейстер и через 30 мин добавили несколько капель раствора йода. Как окрасится содержимое колбы?
- 5.** На пластинку из крахмального агара были помещены проросшие и непроросшие семена пшеницы, разрезанные пополам и смоченные водой. Через час семена были удалены, а пластинка залита раствором йода. Каков будет результат этого опыта и как его объяснить?
- 6.** Каких растений больше (по числу видов) — с крахмалистыми или маслянистыми семенами? Дайте объяснение этой закономерности.
- 7.** В две колбы поместили по 1 г растертых семян клецковины и налили одинаковое количество воды, после чего содержимое одной из колб прокипятили. Через некоторое время было проведено титрование раствором щелочи. На титрование какой колбы пойдет больше щелочи и как это объяснить?
- 8.** Химический анализ прорастающих в темноте семян вики показал, что за 30 дней содержание крахмала в проростках снизилось с 36 до 2%, тогда как содержание растворимых углеводов возросло за этот период всего лишь с 5 до 6%. Как объяснить это несоответствие?

9. Почему кольцевание ствола приводит дерево к гибели?
10. Перечислите промежуточные продукты аэробного дыхания, которые подвергаются: а) декарбонизированию (отщепление CO_2), б) окислению (отнятие водорода).
11. Почему высшие растения не могут длительно поддерживать свою жизнь в анаэробных условиях, хотя и не погибают сразу после попадания в среду без O_2 ?
12. Объясните, почему интенсивность дыхания растений резко возрастает при увеличении содержания O_2 от 1 до 5 — 6%, а при дальнейшем повышении содержания O_2 почти не изменяется.
13. В две колбы налито одинаковое количество раствора $\text{Ba}(\text{OH})_2$. Колбы плотно закрыты пробками с крючками, к которым подвешены марлевые мешочки с одинаковыми навесками проросших и непроросших семян. По истечении одинакового времени раствор в колбах протитровали соляной кислотой. На титрование какой колбы пойдет больше кислоты? Объясните.
14. Как объяснить различную величину дыхательного коэффициента прорастающих крахмалистых и маслянистых семян?

Раздел «Минеральное питание»

1. Из стареющих листьев растений оттекает более половины азота, фосфора и калия, а содержание кальция меняется мало. Почему это происходит?

При старении листа процентное содержание кальция возрастает за счёт оттока азота, фосфора, калия и магния. Реутилизация кальция затруднена, так как из цитоплазмы он перемещается в вакуоль, где откладывается в виде нерастворимых солей органических кислот (щавелевой, лимонной, яблочной и других). Образующиеся кристаллы затрудняют передвижение кальция и возможность его повторного использования.

2. Корни растений, например проростков лука, погружены в слабый раствор хлористого аммония (NH_4Cl). Как изменится pH раствора?

При погружении корней растений в слабый раствор хлористого аммония происходит его постепенное подкисление за счёт избирательного поглощения иона аммония. Остающийся ион хлора подкисляет раствор. Возможность изменения pH питательного раствора следует учитывать при выращивании растений в условиях гидропоники и в песчаных культурах. Хлористый аммоний - физиологически кислая соль.

3. Что происходит с нитратами в растениях?

Азот, поступивший в растения в виде нитратов, не вступает во взаимодействие с органическими веществами и не входит в состав белков и других органических соединений (кроме нитрозаминов и нитрозамидов). Предварительно нитраты должны быть восстановлены. Процесс восстановления регулируется ферментами. Конечный продукт восстановления нитратов - аммиак. Он взаимодействует с кетокислотами альдегидокислотами, в результате чего образуются первичные аминокислоты и амиды (аспарагин, глютамин). Они играют важнейшую роль в синтезе новых аминокислот, белка и других органических соединений. Поступивший в корни или образовавшийся там аммиак в течение короткого времени включается в состав более 20 различных органических соединений.

4. Какие растения, потребляющие нитратный или аммиачный азот, больше нуждаются в молибдене?

Растения, потребляющие минеральный азот в виде нитратов, нуждаются в молибдене больше, чем потребляющие аммиак. Это связано с тем, что восстановление нитратов осуществляется в ферментативной цепи, где первым стоит нитратредуктаза – молибденсодержащий фермент. При недостатке молибдена активность нитратредуктазы снижается, и растения могут испытывать недостаток азота в результате нехватки его восстановленных форм.

5. В чем выражается экологическая адаптация насекомоядных растений в минеральном питании?

Насекомоядность растений возникла как экологическая адаптация к постоянному недостатку питательных элементов для роста и развития. В мире насчитывается около 500 видов насекомоядных растений. Наиболее широко известны росянки, жирянки, венерина мухоловка, кувшинонос и другие, произрастающие на болотах. Кроме них, имеются водные насекомоядные растения. К ним относятся пузырчатка (275 видов), которые своими ловчими аппаратами захватывают мелких водных животных (циклопов, инфузорий, дафний, личинок комаров, мальков рыб) и переваривают. У насекомоядных растений отсутствует микориза, что затрудняет снабжение их фосфором. Кроме того, болотные почвы содержат мало доступных форм калия, что также ухудшает питание и рост растений. При переваривании пойманных насекомых растения используют из них азотсодержащие соединения (аминокислоты, аммиак), фосфор, калий, серу и другие вещества. В условиях школы или дома насекомоядные растения можно подкармливать мелкими кусочками мяса или крутого яичного белка.

6. Почему даже перед внесением в почву не рекомендуется смешивать сульфат аммония, аммиачную селитру, аммофос, диаммофос с известью, золой и другими щелочными удобрениями, включая навоз и птичий помет?

При смешивании удобрений, содержащих аммиак, с известью или другими щелочными удобрениями происходит выделение аммиака, что сопровождается его улетучиванием и потерями.

7. Почему не рекомендуется смешивать суперфосфат и фосфоритную муку с известью и золой?

При смешивании суперфосфата с известью или золой происходит перевод водорастворимой формы суперфосфата в другие, менее доступные для поглощения растениями. Смешивание фосфоритной муки и щелочных удобрений снижает перевод трехзамещенной формы ортофосфорной кислоты в более доступные (двух- и однозамещенные) для питания растений. Если же совмещают два агротехнических приема – известкование кислых почв и фосфоритование, то известь и фосфоритную муку заделывают в разные горизонты почвы.

8. У каких листьев, нижних или верхних, быстрее проявится дефицит азота, фосфора, серы, кальция, железа, бора?

Реутилизация – повторное использование из стареющих и отмирающих листьев и стеблей низкомолекулярных органических соединений и элементов питания молодыми растущими органами. Легко оттекают и повторно используются азот, фосфор, калий и магний. Это позволяет растениям сохранить и сформировать урожай без дополнительного поступления из почвы этих элементов. Поэтому дефицит азота и фосфора быстрее

проявляется на нижних листьях, а дефицит кальция, серы, железа и бора – на верхних. Например, при дефиците серы верхние листья будут светлеть, что по внешнему виду напоминает азотное голодание. Но азотное голодание проявляется в первую очередь на нижних листьях. Поэтому анализ состояния нижних и верхних листьев позволяет вычленить то или иное голодание.

9. Реакция почвенного раствора кислая. Какие ионы лучше поглощаются корневой системой: NH_4^+ , NO_3^- , Cl^- , K^+ , Mo^{2+} , H_2PO_4^- ? Кислая реакция среды усиливает поступление анионов, в данном случае нитрата, хлора и фосфата. Следует помнить, что при кислой реакции ухудшается питание фосфором в результате перевода его усваиваемых форм в труднодоступные.

10. Реакция почвенного раствора слабощелочная. Какие ионы азота лучше поглощаются корневой системой: NH_4^+ или NO_3^- ?

Щелочная реакция среды усиливает поступления аммония. Поэтому на карбонатных почвах более эффективны аммонийные формы азотных удобрений: сульфат аммония, хлористый аммоний, жидкий аммиак, аммиачная вода, аммиакаты и другие.

11. Реакция питательной или почвенной среды оказывает влияние на поглощение минеральных ионов (табл.5). При реакции почвенной среды, близкой к нейтральной (рН 6.0-6.8), поглощение минеральных элементов наилучшее. С чем это связано?

Таблица 5. Влияние рН раствора на поступление ионов в растения (Б.А. Ягодин, 1989)

рН раствора	Поглощено (мг/час) из раствора	
	NH_4^+	HPO_4^-
	Кормовые бобы	
4,8	0,23	1,11
6,6	0,89	0,13
7,4	1,26	0,06
	Пшеница	
5,3	1,40	0,92
6,7	1,86	0,2
7,3	2,26	0,10

При реакции почвенного раствора или питательной среды, близкой к нейтральной, большинство минеральных ионов находится в доступной для растений форме. Сдвиг кислотности раствора в ту или иную сторону приводит к связыванию одних ионов или еще большему освобождению других. При подкислении раствора усиливается подвижность токсичных для

растений ионов алюминия, марганца, железа. При подщелачивании снижается доступность бора.

12. Почему высокие дозы минеральных удобрений, особенно при локальном внесении (рядки, лунки, гнезда), снижают всхожесть и тормозят прорастание семян?

Высокая доза удобрений заметно повышает осмотическое давление почвенного раствора. Наиболее чувствительны к повышению концентрации почвенного раствора кукуруза, лен, морковь, лук, огурцы, брюква, редис; наименее чувствителен картофель. Нормы внесения припосевного удобрения составляют 5-20 кг/га. При прямом контакте удобрений (без прослойки почвы) с семенами высокая концентрация раствора солей отрицательно сказывается на водопоглощении и росте проростков.

13. Какова ценность древесной золы как удобрения?

Зола содержит все питательные элементы, кроме азота. В золе древесных культур содержится: фосфора (P_2O_5) 2-7%, калия (K_2O) 7-14%, кальция (CaO) 30-40%. Зола – эффективное удобрение под картофель и овощные культуры. Обладает подщелачивающим действием на почву. Доза внесения золы зависит от содержания в ней фосфора и калия. Зола от сжигания соломы и дров вносят обычно в дозах 1-2 т/га. В золе нет хлора, поэтому применение ее особенно эффективно под культуры, отрицательно реагирующие на хлор.

14. Какие сельскохозяйственные культуры выращивают специально для использования в качестве зеленого удобрения?

Для заделывания в почву и использования в качестве сидеральных удобрений специально выращивают такие бобовые культуры, как люпин, сераделлу, вику, чину, донник и другие. Из небобовых культур используют чаще всего горчицу и рапс. Многие сидеральные культуры способны усваивать из почвы труднодоступные питательные вещества, в частности фосфор. Бобовые культуры накапливают 150-200 кг азота. Поэтому при запахивании зеленой массы сидератов в почву попадает большое количество питательных веществ. Зеленое удобрение обогащает почвы, особенно песчаные и супесчаные, органическим веществом, повышает их связанность, улучшает водный режим почвы, ее физико-химические свойства, активизирует жизнедеятельность почвенных микроорганизмов и биологическую активность почв. Сидеральные удобрения – это экологически чистые удобрения. Запахивание хорошего урожая сидеральных культур равноценно внесению 30-40 т/га навоза. Положительное действие зеленого удобрения длится несколько лет.

15. Какую роль играет ризосфера в минеральном питании растений?

Ризосфера- это слой почвы (2-3 мм), непосредственно прилегающий к корню растения и характеризующийся повышенным содержанием микроорганизмов (в десятки и сотни раз больше, чем в окружающей почве). Действие

микроорганизмов ризосферы в жизни растений многообразно: они переводят некоторые трудноусваиваемые соединения почвы в легкоусваиваемые, синтезируют биологически активные вещества и обеспечивают ими растения, утилизируют корневые выделения, многие из которых при накоплении становятся токсичными для растений, защищают от патогенов и т.д. В таблице показано содержание доступных для питания растений соединений фосфора и калия в ризосфере и вне ее (табл.6).

Таблица 6. Содержание доступных растениям фосфора и калия в зоне корня и в почве, мг/100г почвы (Б.А. Ягодин,1989)

Культура	P ₂ O ₅		K ₂ O	
	Вне корней	В ризосфере	Вне корней	В ризосфере
Ячмень	18,6	22,5	9,3	12,8
Озимая пшеница	37,2	43,2	6,6	27,9
Овес	31,5	34,5	10,7	34,4

16. Какую роль играет микориза в жизни растений?

Микориза – это почвенные грибы, вступающие в симбиоз с корнями растения-хозяина. Грибы снабжают растение питательными веществами, особенно фосфором, а растение поставляет углеводы для роста гриба. Микоризы непатогенны, присутствуют во многих почвах и вступают в симбиотические отношения с большинством видов растений. Эндомикориза, например, известна у 80% всех сосудистых растений. Очень редко гриб образует микоризу у растений семейства капустных и осоковых. Выявлено, что от 10 до 12% углерода, связанного растением в процессе фотосинтеза, направляется в корни и используется грибом. Однако выгоды, получаемые растением благодаря более эффективному снабжению растения-хозяина фосфором, компенсируют потерю продуктов фотосинтеза. Эффективность микоризы в снабжении растений фосфором лучше проявляется на почвах с низким его содержанием. Есть данные, что микориза поглощает еще цинк и медь и поставляет их растениям. Микориза переносит также фосфор и продукты ассимиляции от одного растения к другому. Это явление имеет большое значение в жизни фитоцинозов.

17. Какова роль клубеньковых бактерий в азотном питании бобовых растений?

За счет клубеньковых бактерий бобовые культуры на 60-85% обеспечиваются биологическим азотом, т.е. за счет фиксации молекулярного азота микроорганизмами. В средней зоне страны количество связанного (биологического) азота составляет: люпин желтый 120-180 кг, кормовые бобы 90-100 кг, чина и чечевица по 90-120 кг, горох и вика по 60-80 кг, фасоль и нут по 40-60 кг, многолетние травы (люцерна, клевер) по 200-300 кг

на 1 гектар посева за вегетационный период. Общий вклад в накопление биологического азота бобовыми культурами в симбиозе с клубеньковыми бактериями превышает на планете 40 млн.т. ежегодно.

18. Используются ли бактериальные препараты для улучшения минерального питания и повышения продуктивности небобовых культур?

Еще недавно считали, что злаковые и другие небобовые растения не способны обеспечивать себя даже в слабой степени биологическим азотом. Однако за последние годы мнение изменилось. Это связано с обнаружением азотфиксирующих бактерий в ризосфере небобовых растений. Само явление фиксации молекулярного азота в ризосфере небобовых растений получило название ассоциативной азотфиксации. К настоящему времени выявлено более 200 видов бактерий, способных к этой азотфиксации. На их основе созданы уникальные бактериальные препараты для обработки семян, клубней, рассады, черенков и другого посадочного материала, эффективными штаммами, относящимися к различным систематическим группам бактерий: агробактериям, артробактериям, флавобактериям, энтеробактериям, серрациям, псевдомонасам и другим. У обработанных соответствующими бактериальными препаратами (агрофил, ризоагрин, флавобактерин, ризоэнтерин, мизорин, экстрасол и другие) улучшается минеральное питание, стимулируются ростовые процессы, повышается урожай и улучшается качество продукции.

19. Какие элементы являются необходимыми (эссенциальными) для растений?

К числу необходимых (эссенциальных) элементов, функции которых в процессе роста и развития растений не могут быть заменены другими, относятся: С, Н, О, N, P, S, K, Mg, Ca – макроэлементы и Fe, Mn, Cu, Zn, Mo, В, Cl – микроэлементы. Перечисленные 16 элементов необходимы всем растениям. Для некоторых из них нужны дополнительные элементы: Si – для злаков, Na – для маревых, в том числе для свеклы, Со – для бобовых.

20. Почему завышение доз микроудобрений (медных, цинковых, молибденовых, кобальтовых) опасно для здоровья человека и окружающей среды?

Завышение доз перечисленных микроудобрений опасно из-за: 1) нарушения метаболизма растений (проницаемости мембран, активности ферментов и баланса веществ); 2) торможения поступления других ионов в растения (антагонизм ионов); 3) накопления их в хозяйственно-ценных органах растений, что может вызвать эндемические заболевания у человека и животных; 4) вымывания в грунтовые воды и открытые водоемы, что опасно для водных обитателей и человека. Перечисленные микроэлементы являются тяжелыми металлами. Длительное потребление загрязненной ими продукции, превышающей ПДК, приводит к возникновению функциональных

заболеваний у человека (молибденовая подагра, аллергический дерматит, нарушение кроветворения, различные отравления и др.). Примерные концентрации этих микроэлементов, характеризующие достаточный или избыточный уровень содержания в листьях, представлены в таблице 7.

Таблица 7. Примерная концентрация микроэлементов в зрелых тканях листьев, мг/кг сухой массы (А. Кабата-Пендиас, Х. Пендиас, 1989)

Элемент	Достаточная или нормальная	Избыточная или токсичная
Co	0,02 – 1	15 – 50
Cu	5,00 – 30	20 – 100
Mo	0,20 – 1	10 – 50
Zn	27,00 - 150	100 - 400

21. С какой целью гранулируют минеральные удобрения: мочевины, суперфосфат, аммофос и другие?

Минеральные удобрения гранулируют для: 1) уменьшения их контакта с почвой и предотвращения быстрого перевода в труднодоступное для поглощения растениями состояние; 2) снижения интенсивности растворения и вымывания некоторых ионов; 3) предотвращения быстрого повышения осмотического давления почвенного раствора, нарушающего водопоглощение корневой системой.

22. Почему качество извести тем выше, чем тоньше помол?

Известь применяется для нейтрализации избыточной кислотности почвы и токсичного действия некоторых ионов (алюминия, марганца, железа). Поэтому чем тоньше помол, тем больше ее контакт с почвой. Частицы извести крупнее 1 мм слабо снижают кислотность почвы и даже не учитываются при расчете доз извести. При внесении извести важно также, чтобы ее распределение в пахотном горизонте было равномерным.

23. Какое из азотных удобрений – сульфат аммония или натриевую селитру – можно вносить осенью?

Сульфат аммония можно вносить осенью, так как ион аммония поглощается почвенным поглощающим комплексом (ППК). Кроме того, низкие температуры снижают интенсивность нитрификации, тормозят процесс окисления NH_4^+ в NO_3^- , что предотвращает вымывание азота. Натриевую селитру не рекомендуется вносить осенью, особенно на легких (песчаных и супесчаных) почвах, так как произойдет вымывание нитратов.

24. Почему под некоторые сельскохозяйственные культуры, особенно под картофель, KCl рекомендуется вносить осенью?

Калий хлористый, 30 и 40%-ные калийные соли, содержащие много хлора, рекомендуется вносить осенью, чтобы уменьшить концентрацию хлора в почве за счет его вымывания. Ион калия довольно прочно удерживается ППК, и потери его от вымывания незначительны. Избыток хлора

отрицательно сказывается на накоплении крахмала и вкусовых качествах клубней.

25. Назовите критический и максимальный периоды в минеральном питании растений.

В жизни растений выделяются два периода в минеральном питании. Первый – критический – период наступает через 2-3 недели после появления всходов. Это связано с расходом к этому времени запасных веществ семени и одновременно высокой потребностью молодых растений в минеральных элементах, необходимых для обеспечения интенсивно протекающих синтетических процессов. Слаборазвитая корневая система не охватывает еще большой объем почвы, что затрудняет поглощение минеральных элементов, в первую очередь фосфора – в результате его низкой подвижности в почве. Последующее внесение минеральных удобрений не компенсирует того ущерба, который растения получили в результате нехватки питательных элементов в этот период. Второй период – период максимального потребления минеральных элементов – совпадает с периодом максимального роста и увеличения органической массы. При разработке систем удобрений учитывается неодинаковая потребность растений в элементах питания в разные периоды их вегетации.

26. Коэффициент усвоения азотных удобрений растениями составляет 40-50%. Куда расходуется остальная часть азотных удобрений?

В зависимости от почвенно-климатических и видовых особенностей растений потери азота составляют за счет вымывания около 10-15%, за счет улетучивания (денитрификации) 15-20% и за счет включения в состав гумуса и микроорганизмов 15-20%.

27. Чем объяснить низкий (15-20% от весеннего) коэффициент усвоения фосфорных удобрений?

Низкий коэффициент усвоения фосфора из фосфорных удобрений связан с переводом водорастворимых форм фосфора, доступных для поглощения растениями (суперфосфат, аммофос, диаммофос, нитроаммофос и др.), в двух- и трехзамещенные формы, особенно фосфаты алюминия и железа, недоступные для питания. Эти превращения интенсивно протекают на кислых почвах.

28. Как повысить коэффициент использования фосфорных удобрений и улучшить фосфорное питание растений?

Повысить коэффициент использования фосфорных удобрений можно: 1) путем известкования кислых почв и снижения интенсивности химической фиксации усвояемых форм фосфатов; 2) переводом фосфатов алюминия и фосфатов железа в более доступные для растений фосфаты кальция; 3) локальным внесением фосфорных удобрений (суперфосфата, аммофоса); 4) гранулированием фосфорных удобрений, снижающим химическую

фиксацию водорастворимых ионов фосфорной кислоты; 5) сбалансированным внесением фосфорных удобрений с другими минеральными элементами, особенно с азотом.

29. Мочевина – органическое соединение. Почему мочевина относится к минеральным удобрениям, а не к органическим?

Мочевина – органическое вещество, но попадая в почву, она быстро (через 2-3 дня) превращается под действием фермента уреазы в минеральные соединения: вначале в углекислый аммоний, а затем в бикарбонат аммония и газообразный аммиак.

30. Назовите несколько важнейших причин, снижающих эффективность минеральных удобрений?

К факторам, снижающим эффективность минеральных удобрений, относятся: 1) несбалансированное внесение питательных веществ, т.е. избыток одних ионов и недостаток других; 2) отсутствие учета биологических особенностей растений в использовании и потребности в тех или иных минеральных элементах; 3) отсутствие взаимодействия с другими агротехническими приемами – известкованием, орошением, внесением органических удобрений; 4) нарушения в технологии внесения минерального удобрения (мелкая заделка, несвоевременность подкормок, внесение вразброс вместо локального).

31. Назовите минеральные элементы (ионы), снижающие или усиливающие взаимное использование.

Поглощение одних ионов может стимулировать (синергизм) или ингибировать (антагонизм) поглощение других ионов. Поскольку в растениях проявляется довольно постоянное отношение суммы катионов к сумме анионов, то увеличение поглощения одних катионов (например, калия) происходит за счет уменьшения поступления других (чаще всего кальция и магния, хотя может быть затруднено и поступления аммония). Даже при одностороннем внесении минеральных веществ величина этого отношения почти не меняется. Интенсивное поглощение, например калия, будет выравниваться за счет незначительного поглощения кальция и магния, а также за счет более интенсивного поглощения анионов (нитрита, сульфата и других). В свою очередь, сильное поглощение нитрата будет выравниваться более интенсивным поглощением каких-либо катионов. Избыточное внесение фосфора может уменьшить поступление цинка за счет его химической фиксации. Точно так же токсичность алюминия уменьшается за счет фиксации его ионами фосфорной кислоты. С увеличением поступления в растения макроэлементов повышается потребность в микроэлементах. Поэтому между макро- и микроэлементами проявляется синергизм.

32. В чем разница между биологическим и хозяйственным выносом питательных веществ из почвы?

Хозяйственный вынос – вынос питательных веществ с урожаем убираемой с поля основной (зерна) и побочной (солома) продукции. Биологический вынос – это вынос питательных веществ из почвы всеми органами растений (основной и побочной продукцией, пожнивными остатками, корнями и опавшими листьями, оставшимися в поле). Биологический вынос всегда больше хозяйственного (в 1,2-1,5 раза). Его следует учитывать при планировании урожайности сельскохозяйственных культур и при расчете доз удобрений.

33. Как влияют минеральные удобрения на использование воды при создании единицы сухого вещества? При ответе используйте данные таблицы 8.

Таблица 8. Потребление воды на создание единицы сухого вещества (Б.А. Ягодин, 1989)

Вариант опыта	Пшеница	Лен
Без удобрений	800	1092
N	917	1192
NP	545	1000
NPK	480	787

Оптимальное обеспечение растений минеральными элементами снижает расход воды на построение единицы органического вещества, т.е. повышает продуктивность транспирации (на 10-30%). Однако одностороннее обеспечение азотом приводит к чрезмерному увеличению листовой поверхности и усилению расхода воды, снижающего продуктивность транспирации.

34. Чем обусловлена физиологическая реакция солей? Приведите примеры физиологически кислых и физиологически щелочных минеральных удобрений.

Физиологическая реакция солей зависит от их химических свойств и избирательного поглощения ионов растениями. Значение тех или иных ионов в питании растений определяет различную интенсивность их поглощения. Остающиеся в питательном растворе ионы обеспечивают его подкисление или подщелачивание. Физиологическая кислотность удобрений вызывается преимущественным потреблением катиона из раствора соли. Физиологическая щелочность удобрений – это подщелачивание среды в результате преимущественного поглощения анионов. Физиологически щелочные удобрения – NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, K_2CO_3 . Физиологически кислые – NH_4Cl , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, KCl . Физиологическая реакция солей сильнее проявляется в водных и песчаных культурах (имеющих низкую буферную способность). Физиологическая кислотность хорошо нейтрализуется внесением кальция. Такое наблюдение легко провести в школе.

35. Почему аммиачная селитра является физиологически кислым удобрением?

Аммиачная селитра, казалось бы, должна быть физиологически нейтральным удобрением, так как катион аммония и анион нитрата используются растением. Однако из раствора этой соли быстрее поглощается ион аммония, чем нитрата. Кроме того, в почве аммоний подвергается нитрификации, что приводит к увеличению содержания нитрата, подкисляющего почву. Вместе с тем физиологическая кислотность аммиачной селитры ниже, чем других аммиачных удобрений (табл.9).

Таблица 9. Нейтрализация физиологической кислотности удобрений, на 1ц удобрений (А.М. Артюшин, Л.М. Державин, 1984)

Удобрение	Требуется CaCO_3 , ц
Хлористый аммоний	1,4
Сульфат аммония	1,25
Мочевина	1,2
Аммиачная селитра	0,75
Аммиачная вода	0,50
Аммофос	0,65
Суперфосфат	0,10

36. Почему происходит подкисление почв?

Основными причинами подкисления почвы являются: 1. Вымывание кальция и магния из пахотного горизонта. Особенно этот процесс усиливается при внесении азотных и калийных удобрений. В Нечерноземной зоне за год вымывается 100-200 кг/га CaCO_3 и MgCO_3 . На легких почвах после внесения извести вымывание еще больше усиливается. 2. Вынос кальция и магния урожаем. У овощных культур и картофеля вынос этих элементов составляет 50-200 кг/га. Особенно много их выносит капуста (300 кг/га и более, в зависимости от урожая). 3. Выделение корневой системой ионов водорода и органических кислот, подкисляющих почву. 4. Подкисляющее действие кислотных дождей. Для нейтрализации кислотных осадков необходимо дополнительно вносить в почву десятки, и даже сотни кг извести ежегодно, особенно вблизи промышленных центров. 5. Подкисляющее действие минеральных удобрений.

37. Сколько требуется извести для нейтрализации подкисляющего действия минеральных удобрений? При ответе используйте данные таблицы 9.

Подкисляющее действие минеральных удобрений на почвенный раствор связано с тем, что многие удобрения являются физиологически кислыми.

38. Сколько следует вносить извести под разные сельскохозяйственные культуры?

При определении доз извести следует учитывать исходную кислотность почвы, содержание в ней гумуса и другие агрохимические свойства, а также биологические особенности растений, которые планируется выращивать. Под большинство сельскохозяйственных культур следует вносить полную норму извести. Полная норма – это такое количество извести, внесение которого создает кислотность почвы, близкую к нейтральной (рН около 6,0). При этой кислотности минеральные элементы находятся в почве в наиболее доступном для растений состоянии (табл.10). Кроме того, в этом случае активизируются полезные микробиологические процессы в почве и улучшаются ее физико-химические характеристики. Вместе с тем дозу извести необходимо корректировать в зависимости от биологических особенностей растений и их реакции на известкование. Под одни культуры (картофель, томаты, редис, репу) вносят 50-75% полной нормы извести, которую рассчитывают, исходя из гидролитической кислотности почвы. Для других культур, потребность которых в извести больше, норму можно увеличить на 20-50% (капуста, свекла и ряд других). Оптимальная кислотность торфяных почв для большинства овощных культур должна быть в пределах 5,0. Следует помнить, что эффект известкования сильнее проявляется не в год внесения извести, а через 2-3 года после внесения. Поддерживающее известкование следует проводить раз в 2-3 года, внося по 10-20 кг извести на 100 м². При недостатке извести ее вносят в рядки или лунки при высаживании рассады, что позволяет при небольшом расходе извести снизить кислотность почвы в зоне корней. В таблице приведены дозы извести для дерновых и дерново-подзолистых почв, создающие оптимальное значение кислотности почвы для большинства сельскохозяйственных культур.

Таблица 10. Дозы извести для дерновых и дерново-подзолистых почв (кг/100 м² в пересчете на 100% CaCO₃)

Почвы	Кислотность почвы, рН		
	4,1-4,5	4,6-5,0	5,1-5,5
Песчаные	30-40	15-25	10-15
Супесчаные	35-55	20-30	15-20
Легкосуглинистые	45-65	30-40	25-30
Среднесуглинистые	55-80	40-50	35-40
Тяжелосуглинистые	65-90	50-60	45-50

39. Каков положительный эффект от известкования кислых почв?

При известковании повышается плодородие почвы, снижается ее фитотоксичность, улучшается минеральное питание растений, возрастает эффективность минеральных и органических удобрений. Расходы на известкование окупаются обычно в течение двух лет, а действие извести длится 6-8 лет. Прибавки урожая сельскохозяйственных культур от известкования представлены в таблице 11).

Таблица 11. Прибавка урожая сельскохозяйственных культур от известкования, ц/га (М.Ф. Корнилов, 1969)

Культура	Прибавка урожая на почвах	
	Сильно- и среднекислые почвы	Слабокислые почвы
Зерновые	2,0-3,9	0,5-1,0
Зернобобовые	2,0-3,0	1,0-1,5
Кормовые корнеплоды	60,0	25,0
Кукуруза	42,0	20,0
Кормовая капуста	100,0	50,0
Картофель	15,0	5,0
Капуста столовая	70,0	30,0
Свекла	55,0	25,0
Морковь	45,0	15,0
Лен (солома)	3,0	1,0
Лен (семена)	1,0	0,3

40. К каким негативным последствиям приводит завышение доз извести (переизвесткование почв)?

Завышение доз извести приводит к нарушению сбалансированности поступления других минеральных элементов (ионов калия, аммония, а также микроэлементов: цинка, меди, бора). При избыточном известковании усиливается вымывание ценных питательных элементов, особенно азота (NO_3^-) и серы (SO_4^{2-}).

41. Как объяснить хлороз яблони при сильном известковании или на карбонатных почвах с высоким рН?

Поглощение растениями железа зависит не столько от его количества в почве, сколько от подвижности ионов. При сильном известковании происходит перевод железа в малодоступное для растений состояние, что приводит к известковому хлорозу. Около 80% железа находится в белке хлоропластов. Как составная часть ферментов он необходим для синтеза хлорофилла, ростовых веществ, восстановления нитратов и других процессов. Хлоротическое осветление листьев сильнее проявляется на вершинах молодых листьев. Наиболее чувствительны к недостатку железа плодовые культуры (яблоня, персик, вишня), а также овощные (капуста, томаты). Деревья с сильным хлорозом плохо цветут, теряют морозоустойчивость и дают низкие урожаи с плохо окрашенными плодами. Поскольку обогащение карбонатных почв подвижными формами железа требует больших затрат, то для устранения железного голодания применяют органические соединения железа – хелаты. Они не связываются почвой и доступны для питания растений.

42. (Какие удобрения следует вносить дополнительно под картофель на произвесткованных почвах.

На недавно известкованных почвах, где будет выращиваться картофель, следует увеличить дозу калийных удобрений (в 1,2-1,5 раза), внести борные (1-2 кг/га) и магниевые удобрения. Последние вносятся только в том случае, если магния (MgO) содержалось мало в известкующем материале.

43. Почему известкование почвы повышает усваиваемость фосфора из суперфосфата?

Известкование кислых почв снижает подвижность ионов алюминия и железа. Поэтому растворимые формы фосфатов (из суперфосфата), которые наиболее доступны для питания растений, меньше подвержены химическому поглощению, т.е. переводу в труднодоступное для питания растений состояние. При известковании происходит также перевод некоторой части фосфатов алюминия и фосфатов железа в фосфаты кальция, являющиеся более доступными для растений.

44. Известкование почвы улучшает азотное питание растений. Назовите процессы, происходящие в почве и растениях, подтверждающие это?

Улучшение азотного питания растений при известковании происходит в результате: 1) усиления аммонификации и высвобождения доступных для растений ионов аммония; 2) усиления поглощения растениями аммонийной формы азота в связи с изменением кислотности почвы; 3) усиления биологической азотфиксации симбиотическими, свободноживущими и ассоциативноживущими diaзотрофами.

45. Какая из перечисленных культур – рожь, картофель, люпин, капуста – нуждается в первоочередном известковании и требует для нормального роста и развития более высоких значений рН почвы?

Первоочередного известкования требуют те почвы, где будут выращиваться капуста и свекла. Эти культуры относятся к группе растений, наиболее чувствительных к кислотности почвы. Оптимальные значения рН почвы для них – нейтральная или слабощелочная (рН 6,2-7,5.)

46. Какая культура из перечисленных – ячмень, кукуруза, соя люпин, картофель – более активно поглощает фосфор из фосфоритной муки?

Из фосфоритной муки наиболее активно поглощает фосфор люпин. Это связано с тем, что люпин имеет кислые корневые выделения, осуществляющие перевод трехзамещенного аниона фосфорной кислоты (недоступного для поглощения корнями) в двух- и однозамещенные анионы, доступные для питания растений.

47. В сочетании с какими удобрениями – навоз, известь, поташ – повышается усваиваемость фосфора из фосфоритной муки?

Эффективность фосфоритной муки повышается при смешивании с навозом, в результате перевода трехзамещенной формы в растворимые формы. Этот перевод осуществляется под действием органических кислот навоза,

образующихся в результате брожения и дыхания. Известкование снижает интенсивность перевода трехзамещенного аниона ортафосфорной кислоты фосфоритной муки и не способствует улучшению фосфорного питания растений. При необходимости совмещения известкования и внесения фосфоритной муки их заделывают в разные горизонты почвы.

48. При каком способе внесения – вразброс или локально – повышается коэффициент усвоения фосфора из суперфосфата?

Эффективность усвоения фосфора из суперфосфата повышается при локальном внесении (рядки, гнезда, лунки) под разные сельскохозяйственные культуры, особенно на кислых почвах. При таком внесении снижается интенсивность перевода растворимых форм фосфора в недоступные для питания растений формы. Кроме того, при локальном внесении суперфосфат находится вблизи корневой системы, что важно в начальный период роста растений. При локальном внесении суперфосфата его доступность примерно в 1,5 раза выше, чем при внесении вразброс.

49. Можно ли по содержанию минеральных элементов в растительных тканях судить об обеспеченности ими растений?

По содержанию макро- и микроэлементов в растительных тканях можно судить об обеспеченности растений питанием. Разработаны уровни (очень низкий, низкий, оптимальный и высокий) содержания их индикаторных органах. На основе выполненных анализов можно обосновать дозу подкормки необходимым удобрением и довольно точно прогнозировать величину и качество урожая, например содержание белка в зерне. Наиболее полно уровни содержания элементов питания, характеризующие острый и скрытый дефицит, оптимум и избыток питания, изложены в работе В.В. Церлинг (1990).

Вопросы для контроля

1. Как вырастить растение без почвы? Какие условия необходимо при этом соблюдать?
2. Относится ли натрий к числу необходимых для растений элементов? Как это доказать?
3. Почему выражение «корень всасывает почвенный раствор» ошибочно?
4. Корневая система была выдержана в течение нескольких минут в растворе метиленовой синей, а затем тщательно промыта водой, после чего корни были погружены в раствор хлорида кальция. Раствор приобрел хорошо заметную синюю окраску. Как объяснить это явление?
5. Одинаковые проростки высажены в 3 сосуда с песком. В первый сосуд внесена полная питательная смесь Гельригеля, во второй — та же смесь, но вместо $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ дан CaSO_4 , в третьем сосуде KCl заменен на KNO_3 . Сосуды помещены в вегетационный домик и регулярно поливаются дистиллированной водой. Каковы будут результаты этого опыта?
6. Споры плесневого гриба внесены в питательную среду, содержащую

сахар и различные соли, в состав которых входят азот, сера, калий, магний, железо и микроэлементы. Несмотря на вполне благоприятные внешние условия рост гриба происходил только в течение первых двух дней, а затем прекратился. Как объяснить полученный результат?

7. В каких частях растения более высокое содержание зольных элементов: в древесине или в листьях, в старых или молодых листьях? Как объяснить эти различия?

8. Кусочки черешка и листовой пластинки исследуемого растения были помещены на тарелку, размяты стеклянной палочкой и облиты раствором дифениламина в серной кислоте (реактив на ион NO_3). Черешок дал интенсивное синее окрашивание, а листовая пластинка — очень слабое. Как объяснить полученные результаты?

9. К соку, отжатому из стебля, черешка и листовой пластинки, добавили раствор дифениламина в крепкой серной кислоте. Ни один из перечисленных объектов не дал посинения, несмотря на то, что почва, на которой выращивалось растение, была богата нитратами. Сделать вывод на основе полученных результатов.

10. Как объяснить уменьшение содержания нитратов в листьях при выставлении растения на яркий свет?

11. Какие листья обнаруживают более резко выраженные симптомы фосфорного голодания — верхние или нижние? С чем это связано?

12. У каких листьев, молодых или старых, раньше появится хлороз при недостатке в почве растворимых соединений железа?

13. Какие из нижеперечисленных удобрений являются односторонними, какие — двусторонними и какие — многосторонними: калийная селитра, навоз, хлорид калия, печная зола, торф, фосфорнокислый аммоний, бура, аммиачная селитра?

14. Растения выращивались в вегетационных сосудах с исследуемой почвой. В первый сосуд никаких удобрений не вносили (контроль), во второй добавили калийное удобрение, в третий — фосфорное, в четвертый — азотное. Остальные условия (освещение, температура, полив и пр.) были для всех сосудов одинаковы. Рост растений во втором сосуде не отличался от контроля, в третьем был немного лучше, а в четвертом гораздо лучше, чем в контрольном сосуде. Сделайте выводы из приведенных результатов.

15. В вегетационном опыте изучалось влияние удобрений на урожайность пшеницы. Опыт был поставлен в четырех вариантах: 1) неудобренная почва (контроль), 2) аммиачная селитра, 3) суперфосфат, 4) аммиачная селитра + суперфосфат. Урожай во втором варианте получился в 1,5 раза выше, чем в контроле, в третьем — не отличался от контроля, а в четвертом — в 2 раза больше, чем в контроле. Как объяснить полученные результаты?

16. Почему органические удобрения рекомендуется вносить в больших дозах и задолго до посева?

17. Д. Н. Прянишников установил, что урожай люпина повышался примерно одинаково как при внесении фосфорита $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, так и при внесении фосфата $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$, тогда как овес усиливал свой рост только при удобрении

фосфатом, а при внесении фосфорита рос почти так же плохо, как и без фосфорных удобрений. Как объяснить результаты этого опыта?

18. Как объяснить резкое улучшение усвоения фосфорита овсом при внесении в почву сернокислого аммония?

19. При полевом опыте в почву вносили азотные, фосфорные и калийные удобрения в разных сочетаниях и дозировках. Урожай высеянной на этом поле культуры оказался наивысшим (и примерно одинаковым) в двух вариантах: 1) N — 10, P — 15, K — 10 кг; 2) N — 15, P — 20, K — 15 кг/га. Какой из вариантов следует рекомендовать для практического использования?

20. Измельченный растительный материал залили водой и нагрели кипящей водяной бане. Одинаковые количества полученной вытяжки налили в две пробирки. К первой порции добавили равный объем фелинговой жидкости и довели до кипения. Во вторую пробирку внесли 3 капли 20%-ной HCl, вскипятили, после чего добавили фелингову жидкость и вновь нагрели до 100°C. Какие выводы можно будет сделать, если получатся следующие результаты: а) в обеих пробирках цвет жидкости не изменился; б) в первой пробирке цвет жидкости остался синим, а во второй появился кирпично-красный осадок; в) в обеих пробирках образовалось одинаковое количество Cu_2O ; г) в обеих пробирках выпал осадок Cu_2O , причем во второй пробирке значительно больше, чем в первой?

Раздел «Рост и развитие растений»

1. Как получить бессемянные (партенокарпические) плоды томатов, груш, винограда и др. растений?

Бессемянные плоды и ягоды (груши, яблоки, томаты, виноград и другие) можно получить путем опрыскивания цветов раствором гиббереллина или ауксина. Партенокарпия - это процесс, при котором плоды развиваются без завязывания семян, т.е. без оплодотворения. Гиббереллин (ГК) используют в концентрации 20-50 мг/л. Им опрыскивают цветущие деревья груши, мандарина и других. Ауксин также вызывает партенокарпию, но гиббереллин более активен. Гиббереллин способен вызвать партенокарпию у косточковых, которые не чувствительны к ауксину.

2. Можно ли затормозить рост в высоту и предотвратить полегание зерновых культур?

Полегание зерновых культур затрудняет механизированную уборку, ухудшает качество зерна и увеличивает потери урожая. Особенно сильное полегание посевов происходит при внесении высоких доз удобрений, обильных осадках и орошении. Потери при этом составляют 20-30% урожая. Для предотвращения полегания растений используют ретарданты - тормозители роста. Они ослабляют рост растений в высоту, особенно нижних междоузлий, но увеличивают толщину стебля и количество механических тканей. Под влиянием обработки высота растений уменьшается на 15-30%, увеличивается мощность корневой системы, в листьях возрастает содержание хлорофилла, повышается также активность многих физиологических процессов (поглощение минеральных элементов, фотосинтез, транспорт ассимилятов) и устойчивость растений к стрессовым условиям (засухе, избытку солей в почве и др.). Урожай обработанных растений, даже при отсутствии полегания, повышается у зерновых культур на 1-3 ц/га. Некоторые продуктивные сорта пшеницы, склонные к полеганию, высевают при условии обязательной их обработки ретардантами. Наиболее распространенными ретардантами, на основе которых созданы десятки коммерческих препаратов, являются хлорхололинхлорид (ССС), обладающий антигиббереллиновым эффектом, 2-хлорэтилфосфоновая кислота (этрел) - предшественник ингибитора роста этилена, 2,3-дихлоризобутират натрия (ДХИБ), имеющий антигиббереллиновый и антиауксиновый эффекты, и другие.

3. Можно ли изменить продолжительность вегетации растений и ускорить созревание урожая с помощью химических веществ?

Сократить продолжительность вегетации зерновых и других культур можно путем уменьшения дозы азотных и увеличения дозы фосфорных удобрений. Избыточное азотное питание, наоборот, удлиняет срок вегетации и замедляет созревание зерна. Для ускорения созревания зерна в растениеводстве широко используются десиканты. Они разрушают коллоиды протоплазмы, снижают

водоудерживающую способность клеток, усиливают потерю воды листьями и ускоряют созревание подсолнечника, пшеницы, сои, картофеля, конопли и других культур. Десикация не повреждает созревающие семена и клубни, создает благоприятные условия для работы уборочной техники. Проводят ее за 10-15 дней до уборки урожая. В качестве десикантов используют хлорат магния, реглон и другие химические вещества.

4. Приготовили и высадили черенки от цветущей и вегетирующей бегонии. Какие черенки зацветут быстрее?

Растения, выросшие из черенков цветущей бегонии, зацветут быстрее, чем с вегетирующей. Это объясняется наличием у них "стимула" цветения, который из листьев передвигается в точки роста и индуцирует там заложение цветочных почек. Этим "стимулом" является комплекс фитогормонов. Гормональная регуляция перехода почек от вегетативного морфогенеза к флоральному может рассматриваться и на генном уровне. Гормон цветения, попадая в соответствующие клетки апикальной меристемы, приводит к дерепрессии "флоральных" генов, к их транскрипции и к синтезу ферментов, необходимых для развития репродуктивных органов. Возможно, этот процесс сопровождается блокировкой группы генов, определяющих программу вегетативного морфогенеза (М.Х. Чайлахян, 1988). Черенки, взятые из нецветущей бегонии, не содержат всех факторов (генетических, гормональных, трофических), необходимых для цветения.

5. Из побегов нижних и средних ярусов взрослой яблони приготовили черенки. Какие из них лучше укоренились, а развившиеся растения быстрее зацвели?

Быстрее укоренятся черенки, приготовленные из нижних побегов, а зацветут - из верхних. Это связано с тем, что побеги физиологически не все одинаковы, а в зависимости от места своего нахождения более или менее индивидуализированы, сохраняют особенности и свою природу. Черенок из цветущей зоны более склонен к обильному цветению, чем черенок из вегетирующих побегов; из корневого отпрыска, развившегося в растение, легче получить быстроукореняющиеся черенки. Это важное в теоретическом и практическом отношении явление австрийский физиолог Г.Молиш назвал топофизисом (от греч. топос - место и физис - природа).

6. Как правильно отобрать черенки для укоренения?

Черенки лучше брать с развитых и продуктивных, но не старых растений, так как они хуже укореняются. Черенки бывают разного типа: деревянистые (зимние) и зеленые (летние). Деревянистые черенки - это нарезанные части однолетних одревесневших побегов, черенки, нарезанные с двулетних и более старых побегов, укореняются хуже. Черенки заготавливают после листопада, реже зимой и еще реже весной до начала сокодвижения. Зимой срезанные черенки хранят в холодном погребе или закапывают в песок или почву, длина черенка 15-30 см. Нижний косой срез делают под самой почкой,

верхний - на некотором расстоянии от почки, чтобы отсыхание верхушки черенка не коснулось прорастающей почки. Жировые побеги брать на черенки не рекомендуется. Зеленые черенки бедны питательными веществами, поэтому их берут с несколькими листьями, которые будут обеспечивать питательными веществами корни. Время взятия черенков определяется состоянием побегов. Черенки одних растений (вишня, слива, сирень и другие) быстрее укореняются, когда их берут с растущих побегов. Другие (лимон, розы, азалии, дуб, клен, жимолость, туя, тисс) лучше укореняются, когда побеги недавно закончили рост и имеют зеленую окраску. Некоторые цветочные растения (хризантемы, гвоздики) также размножаются зелеными черенками. Стебли срезают утром, режут на черенки в затененном месте, оставляя по 1-2 листа. Срезают черенки остро отточенным ножом, чтобы не мять ткань у среза и не нарушать поступление воды. Нижний срез делается под листом или под боковой почкой. Длина зеленых черенков 4-10 см. Приготовленные черенки обрабатывают стимуляторами роста.

7. Как усилить корнеобразование у черенков?

Для усиления укоренения черенков используются химические стимуляторы ауксиновой природы. Определенная концентрация их готовится перед обработкой черенков. Для этого определенную навеску стимуляторов растворяют в небольшом количестве горячей воды и готовят нужную концентрацию. Зеленые черенки с листьями погружают в приготовленные растворы на одну треть их длины. Деревянистые черенки погружают наполовину или больше. После обработки черенки высаживают в специально приготовленную легкую почву с добавлением торфа или перегноя. Их защищают от прямого солнечного света и периодически поливают. Примерные концентрации и продолжительность обработки черенков стимуляторами представлены в таблице 14).

Таблица 14. Рекомендуемые концентрации и продолжительность обработки черенков растений стимуляторами (по Р.Х. Турецкой)

Стимулятор роста	Зеленые черенки		Травянистые черенки		Деревянистые черенки	
	вода, мг/л	время, час	вода, мг/л	время, час	вода, мг/л	время, час
ИУК	150-200	8-12	50-70	6-8	200-250	18-24
ИМК	30-50	8-12	20-25	6-8	50-70	18-24
НУК	25-30	8-10	20	5-7	50	18-34

8. Чем определяется окраска цветка?

Окраска цветка зависит от комплекса пигментов, содержащихся в венчике, лепестках и тычинках, но основное многообразие цветовой гаммы связано с антоцианами (от греч. антос - цветок, цианос - лазоревый, голубой). Антоцианы - пигменты клеточного сока, существуют в различных формах и

меняют свою окраску в зависимости от многих внутренних и внешних факторов.

9. Зависит ли проявление окраски антоцианов от кислотности среды?

Важным фактором, определяющим окраску цветка, является кислотность вакуолярного сока. В кислой среде (рН меньше 6,0) антоциан имеет красную или розовую окраску, при рН 6,0 -фиолетовую, при рН 7,0 - синюю. Кислотность почвы также оказывает влияние на изменение окраски. Классическим примером может служить гортензия: в кислой почве ее цветки красные, в нейтральной или щелочной - фиолетовые или синие. Аналогичные изменения проявляются у герани скальной: кислая среда вызывает изменение окраски от синей к красной. У некоторых видов дельфиниума и выюнков окраска цветков меняется в течение дня, что связано с изменением кислотности клеточного сока. Превращение одной формы антоцианов в другую можно наблюдать, если синие дикие гиацинты высадить возле муравейника: через некоторое время они будут красными под влиянием муравьиной кислоты. Лепестки цветов фиалок в парах аммиака имеют фиолетовую окраску, в парах уксусной или соляной кислоты - красную. Фиолетовые или лиловые астры после погружения соцветий в слабый раствор кислоты приобретут ярко-красную окраску.

10. Можно ли использовать антоцианы в качестве индикатора кислотности среды?

Поскольку проявление окраски антоцианов в значительной степени зависит от кислотности среды, то некоторые антоцианы можно использовать в качестве индикаторов. В частности, спиртовая вытяжка из листьев краснокочанной капусты имеет красно-фиолетовый цвет, который меняется в зависимости от кислотности среды: при рН 2-3 она красная, рН 4-5 - розовая, рН 7 -синяя, рН8 - зеленая, рН 9 - зелено-желтая, рН 10 и выше - от желто-зеленой до желтой.

11. Можно ли вырастить голубую розу?

На окраску антоцианов кроме кислотности среды оказывают влияние металлы, образующие с пигментами комплексы. Так, при комплексообразовании антоцианов с молибденом появляется фиолетовая окраска, с железом - синяя, с другими металлами также образуются характерные окраски цветков. Эта способность цветков менять окраску в зависимости от наличия в почве того или иного металла используется в геологоразведке. Однако антоцианы некоторых растений не дают характерных комплексов и окрасок. Так, голубая окраска василька устойчива в кислой среде с рН 3,8-6,0. Формирование синей окраски василька объясняется комплексообразованием антоциана с железом. Однако лепестки красной розы содержат тот же антоциан (красящее вещество цианидин), что и василек, но цвет свой не меняют. Возможно, у роз имеется какой-то фактор (например, высокое содержание лимонной кислоты), мешающий ионам

металлов (в частности, железу) формировать в лепестках такой комплекс, который выдавал синюю или голубую окраску.

12. Какое значение имеет покой в жизни растений?

Покой - это физиологическое состояние растений, при котором резко снижены рост и интенсивность обмена веществ. Он выражается в задержке прорастания семян, луковиц, клубней и распускании почек. Покой растений - это приспособление для перенесения неблагоприятных внешних факторов в определенное время года. В умеренной и северной зоне растения приспособлены переносить неблагоприятные низкие температуры и зимние условия; в южной и сухой зоне благодаря покою они переносят высокие температуры и недостаток воды. В период покоя повышается способность растений переносить высокие и низкие температуры, дефицит воды и другие экстремальные условия. Например, хвоя ели в зимнее время, находясь в состоянии покоя, сохраняет жизнеспособность при 50-60° мороза. Летом же быстро гибнет, если ее охладить до 2-3°. Покоящиеся семена выдерживают нагревание до 100°; прорастающие семена, вышедшие из состояния покоя, погибают при 50° и даже меньше.

13. Чем отличается глубокий покой от вынужденного?

В жизни растений различают глубокий (органический) и вынужденный покой. При глубоком покое рост не происходит даже при наличии оптимальных условий. Зимний покой деревьев начинается нередко в августе или начале сентября, когда метеорологические условия еще благоприятны для роста. Глубокий покой вызван внутренними факторами: накоплением ингибиторов роста - абсцизовой кислоты, кумарина, производных бензойной, коричной и других кислот. Действие ингибиторов роста заключается в торможении ферментативных реакций. Глубокий покой для многих видов растений заканчивается в ноябре-январе. Однако у некоторых видов он продолжается до конца апреля (дуб, бук, ясень). После окончания глубокого покоя следует вынужденный покой. Он основан на отсутствии благоприятных факторов для роста. Таким недостающим фактором чаще всего бывает температура. С появлением благоприятных факторов для роста вынужденный покой прекращается и начинается прорастание семян, луковиц, клубней, распускание почек.

14. Каков физиологический механизм вхождения растений в состояние покоя?

Вхождение растений в состояние покоя индуцируется осенним коротким днем. Известно, что в условиях непрерывного освещения растения, как правило, продолжают расти и не вступают в покой. Изменения в соотношении регуляторов роста служат важным условием перехода растений из растущего состояния в покоящееся состояние. В природных условиях к сентябрю в листьях древесных растений содержание стимуляторов роста резко снижается, а количество ингибиторов возрастает. Известно также, что

длинный день способствует образованию стимуляторов, а короткий осенний день благоприятствует накоплению ингибиторов роста, содержание которых поддерживается на высоком уровне почти до конца зимы. Торможение роста растений и вступление в состояние покоя является результатом совокупного действия нескольких ингибиторов фенольной и терпеноидной природы, но наибольший эффект оказывает абсцизовая кислота. Она способна оказать влияние на устойчивость растений к низким температурам даже у активно вегетирующих растений (Т.И. Трунова и др., 1988). Южные растения при выращивании в более северных районах, где теплый период года короче, чем необходимый им срок вегетации, не могут накопить достаточного количества ингибиторов и войти в состояние глубокого покоя. При таких условиях они плохо закаливаются и не развивают необходимой морозостойкости. Воздействие на растения коротким фотопериодом является мощным фактором, способствующим закаливанию. В условиях короткого фотопериода происходит не только накопление ингибиторов роста, но и синтез, передвижение и отложение в запас углеводов, белков, липидов, соединений фосфора и множество других изменений, связанных с процессами адаптации к зиме. Изменение зимостойкости южных растений под влиянием сокращения фотопериода представлены в таблице 15).

Таблица 15. Изменение зимостойкости растений под влиянием длины дня (Б.С. Мошков, 1987)

Растения	Происхождение	Количество перезимовавших растений, %		Длина укороченного дня, ч
		при длинном дне	при коротком дне	
Акация белая	Памир	0	100	14
Бархат амурский	Владивосток	0	100	10
Чайный куст	Китай	0	40	10
Орех грецкий	Абхазия	0	60	14
Абрикос	Таджикистан	0	67	15
Миндаль	Туркмения	0	80	13
Шелковица	Украина	40	100	10
Виноград	Ташкент	0	88	10

15. Известно, что многие древесные породы растений у себя на родине выдерживают значительные морозы, достигающие до 25 °С. Если же их перенести в более высокие широты, например в окрестности Санкт-Петербурга, то они начинают вымерзать при менее низких температурах. В таблице 5 показаны результаты перезимовки восьми видов растений, выращенных вблизи г. Пушкина при длинном (естественном) и укороченном (искусственном) днях. Поясните причины повышения зимостойкости растений при укороченном фотопериоде?

При длинном фотопериоде растения не успевают приспособиться к перенесению низких температур и вымерзают. При искусственном сокращении фотопериода они раньше начинают готовиться к зиме: накапливаются сахара, фосфолипиды, индуцируется синтез более холодо- и морозоустойчивых белков (ферментов), увеличивается содержание ингибиторов, снижается оводненность и происходит плазмолиз клеток.

16. В опыте с семенами белой акации одним из них прокололи оболочку. Другие посеяли с неразрушенной оболочкой. Какие семена быстрее прорастут?

У твердых семян с прочной непроницаемой оболочкой наблюдается длительное непрорастание, несмотря на то, что зародыш физиологически созрел. Это объясняется непроницаемостью оболочки семян для воды и воздуха. Разрушение оболочки (скарификация) дает доступ к зародышу воды и воздуха, после чего начинается прорастание. Если оболочка цела, то разрушение ее в почве осуществляется в течение длительного времени. В нашем случае быстрее и дружнее прорастут семена в первом варианте.

17. Срезанная в октябре веточка сирени, помещенная в оптимальные условия для роста, не распустилась. Чем это можно объяснить?

В осенний период почки растений находятся в состоянии глубокого покоя. В них содержится большое количество ингибиторов роста, препятствующих распусканию почек. После действия морозов заканчивается глубокий покой, и растение остается в вынужденном покое, но в благоприятных условиях они распускаются. Срезанная в октябре веточка сирени находится еще в глубоком покое и не распускается при помещении ее в благоприятные условия.

18. Какие условия требуется создать, чтобы срезанная веточка сирени расцвела зимой?

Наиболее простым способом выведения из состояния покоя древесных растений, в том числе сирени, является погружение веточек, срезанных с растений после первых морозов, в воду при температуре 30-35° на 12-24 часа. Через 2-3 недели у получивших теплые ванны веточек распускаются листья и цветочные почки. Растения, не получившие теплых ванн, долго стоят без листочков. Существуют также и другие способы выведения веточек из состояния покоя (эфиризация, обработка стимуляторами, фитогормонами и др.).

19. Происходят ли биохимические изменения у растений под снегом в связи с подготовкой к выходу из состояния покоя?

У растений под снегом (в корнях, корневищах, луковицах и др.) происходят многочисленные физиологические превращения, направленные на преодоление глубокого покоя и синтез легкодоступных веществ, необходимых для прорастания. В частности, низкие температуры активируют

неактивные («связанные») гиббереллины или запускают их синтез. В результате активации соответствующих генов синтезируются ферменты, расщепляющие резервные вещества, которые становятся доступными для развивающихся растений. Одновременно инактивируются и теряют активность ингибиторы роста, в результате растения выходят из состояния органического покоя и также готовятся к прорастанию.

20. Почему луковицы лука или клубнелуковицы гладиолусов следует хранить в зимнее время в теплом месте и особенно опасно чередовать температурные воздействия?

Период глубокого покоя у некоторых вегетативных органов растений значительно сокращается, если их хранить в прохладном месте. Корневища ландыша выходят из состояния покоя после одно-трехнедельного воздействия при температуре 2-5 °С. Клубнелуковицы гладиолусов выходят из состояния покоя за 10- 15 дней при хранении от 0 °С до 5 °С: Точно также сокращается период покоя у лука, если луковицы хранить в прохладных условиях. Прорастание их усиливается в теплом месте после предварительного выдерживания в прохладном.

21. Меняется ли количественный и качественный состав сахаров в корнях сахарной свеклы в процессе зимнего хранения?

В процессе зимнего хранения сахарной свеклы снижается общее содержание сахаров, которые расходуются на непрерывно идущий процесс дыхания, и изменяется их качественный состав. Под действием фермента инвертазы происходит гидролиз дисахарида сахарозы до моносахаров (глюкозы и фруктозы), которые используются в качестве энергетического (дыхательного) и пластического (строительного) материала. Активность этого фермента постепенно повышается по мере выхода корнеплодов из состояния глубокого покоя.

22. С какой целью вентилируют овощехранилища?

Овощехранилища вентилируют для удаления избытка влаги и тепла, накапливающихся в результате дыхания, а также образующегося этилена, ускоряющего дозревание растительной продукции.

23. Почему раннеспелые сорта яблок не рекомендуется хранить рядом с позднеспелыми?

Раннеспелые сорта яблок дозревают быстрее, чем позднеспелые. При созревании происходит интенсивное выделение этилена, под воздействие которого попадают и позднеспелые сорта яблок. В результате созревание позднеспелых сортов ускоряется, а продолжительность хранения их значительно сокращается, что может привести к быстрой их порче или несвоевременной реализации. Аналогичное воздействие на позднеспелые сорта яблок, груш и другой продукции может проявляться и от других более

быстро созревающих плодов и ягод. В таблице представлена динамика выделения этилена при хранении томатов и яблок (табл. 16).

Таблица 16. Выделение этилена при хранении разных продуктов (Ю.В.Ракитин, 1983)

Продукты	Содержание этилена, в мм ³ на 1 кг плодов
Томаты	
Завязи	0
Плоды:	
Зеленые сформированные	0,6
Желто-зеленые	13,6
Розовые	23,0
Красные (зрелые)	12,0
Перезревшие	3,0
Яблоки	
Зеленые сформированные	8,5
Желто-зеленые	130,0
Желтые(зрелые)	110,0
С признаками перезревания	40,0
перезревшие	10,0

24. Каков механизм физиологического действия этилена, ускоряющего созревание плодов?

В процессе созревания плодов этилен выполняет функцию запускающего механизма. Он избирательно повышает проницаемость мембран в клетках плодов, что позволяет гидролитическим ферментам (целлюлозе, пектиназе), которые ранее были отделены от своих субстратов мембранами, войти с ними в контакт и гидролизировать их. Гидролизу подвергаются пектины, целлюлоза, крахмал и другие сложные соединения. В результате гидролиза размягчаются твердые ткани плодов, падает концентрация органических кислот, накапливаются простые углеводы, повышается сладость, улучшаются вкус, аромат и пигментация плодов.

25. Как затормозить созревание плодов во время их хранения?

Нежелательного преждевременного созревания плодов во время хранения можно избежать, если хранить их при низких температурах в специальных газонепроницаемых камерах, в которых воздух освобождается от этилена путем пропускания его через фильтры с бромированным активированным углем (Г. Гудвин, Э. Мерсер, 1986). Содержание кислорода снижается до 5-10% (по объему), а содержание углекислого газа повышается до 1-3% (по объему), что тормозит образование этилена.

26. Как продлить состояние покоя, уменьшить прорастание клубней, корнеплодов и другой овощной продукции во время зимнего хранения и тем самым сократить потери в овощехранилищах?

Сократить потери растительной продукции в процессе хранения, особенно овощей и картофеля, можно за счет обработки растений за 10-20 дней до уборки растворами гидразида малеиновой кислоты (ГМК), этиленпродуцентами (этефон, этрел, гидрел, кампозан и другие препараты) или другими химическими препаратами, повышающими в хранящейся продукции содержание ингибиторов роста. Расход ГМК в посадках картофеля 2-3 кг/га. Предуборочная обработка свеклы ГМК-На за 2-3 недели до уборки повышает сахаристость корнеплодов на 0,5%, что позволяет получить дополнительно 5ц с га. Обработка корнеплодов сахарной свеклы перед закладкой в 2-3 раза снижает интенсивность их прорастания. Этиленпродуценты также можно использовать не только для обработки растений, но и для обработки клубней перед их закладкой на хранение. Расход этефона составляет 2 л/т клубней. Опрыскивание клубней проводят 0,5% раствором этефона. В результате обработки в клубнях, корнеплодах, луковицах и другой продукции возрастает содержание ингибиторов роста. Они медленнее выходят из состояния покоя, что предупреждает их преждевременное прорастание, которое начинается на 3-5 месяцев позже.

27. Можно ли использовать свежесобранные клубни картофеля для посадки и получения второго урожая?

Чтобы использовать свежесобранные клубни картофеля для получения второго урожая, их следует вначале вывести из состояния глубокого покоя. Для этого клубни, предназначенные для посадки, замачивают в растворе гиббереллина (1-2 мг/л) на 30-60 мин. Результаты выведения из состояния покоя будут еще лучше, если в раствор гиббереллина добавить тиомочевину (20 мг/л). После обработки клубни нормально прорастают, и растения успевают сформировать второй урожай.

28. Как вывести семена из глубокого покоя?

Глубокий покой основан на накоплении в семенах ингибиторов роста (абсцизовой кислоты, фенольных соединений), задерживающих их прорастание. Поэтому выведение семян из этого состояния основано на уменьшении содержания ингибиторов роста и увеличении содержания стимуляторов (ауксинов, гиббереллинов, цитокининов). С этой целью проводят стратификацию семян, т.е. выдерживают их при низких положительных температурах (0-5 °С) в течение нескольких недель или даже месяцев. За это время в семенах происходит разрушение ингибиторов роста и накопление стимуляторов. В ряде случаев стратификация может быть заменена обработкой семян гиббереллином. Некоторые семена для выведения из состояния глубокого покоя нуждаются в освещении. Освещенные семена должны находиться в набухшем состоянии и при благоприятных для прорастания температурах. Под влиянием света в

зародыше увеличивается содержание фитогормонов-стимуляторов, и семена прорастают. Удаление ингибиторов роста возможно также вымыванием. С этой целью семена в течение 1-2 суток выдерживают в проточной воде. В условиях затяжных дождей также происходит вымывание ингибиторов роста, и семена способны прорасти на материнском растении (рожь, пшеница, горох и др.). Это расценивается как отрицательное явление, снижающее урожай и его качество.

29. Как вывести семена из вынужденного покоя?

При вынужденном покое прорастание семян задерживается нехваткой воды, кислорода, избытком углекислого газа или низкими температурами. Нехватка воды может определяться непроницаемостью семенной кожуры для воды (как, например, у бобовых). У других растений семенная кожура может быть непроницаема для кислорода (как, например, у тыквы). Одновременно в семенах повышается содержание углекислого газа, который оказывает консервирующее действие и тормозит прорастание семян. В последнем случае нарушение целостности семенной кожуры путем протирания семян с песком или толченым стеклом способствует проникновению воды и кислорода в семена. Этот прием называется скарификацией.

30. Диализ углеводов показал, что в одном растении содержится больше сахаров, в другом - крахмала. Какое растение более приспособлено к перенесению зимних условий?

Первое растение более приспособлено к перенесению зимних условий, так как накопившиеся сахара повышают точку замерзания содержимого клеток, уменьшают количество льда, снижают скорость льдообразования и защищают белковые соединения от коагуляции и других повреждений. Крахмал не обладает осмотической активностью и слабо защищает белки от повреждений.

Вопросы для контроля

1. Можно ли отнести к ростовым явлениям: а) набухание семян в воде; б) набухание почек перед их распуском? Объясните.
2. Сеянцы сосны выращивали в трех вегетационных сосудах с почвой, влажность которой составляла: 1) 30%, 2) 60%, 3) 90% от полной влагоемкости. Через три месяца была измерена длина главного побега сеянцев, которая оказалась в соответствующих сосудах равной: 1) 3,9 см, 2) 11,5 см, 3) 6,4 см. Как объяснить полученные результаты?
3. Почему не прорастают семена некоторых растений при наличии всех необходимых для этого внешних условий (влажность, тепло, доступ кислорода)?
4. Перечислите приемы, при помощи которых можно: а) ускорить переход растений в состояние покоя; б) задержать распускание почек; в) вывести почки из состояния покоя.
5. Каковы физиологические причины осеннего листопада у деревьев умеренной зоны?

6. Как определить, находятся ли почки в состоянии глубокого покоя или покой их вынужденный?
7. Как объяснить появление поросли на пнях таких древесных пород, как дуб, береза?
8. Иногда на яблонях наряду с плодами правильной формы развиваются несимметричные яблоки. Как объяснить это явление?
9. К крышке сосуда, стенки которого обложены влажной фильтровальной бумагой, подвешены три черенка тополя: два черенка в нормальном положении, причем у одного из них в средней части снято кольцо коры, а третий черенок в перевернутом положении. В каких частях этих черенков будет наблюдаться образование каллюса и придаточных корней?
10. У двух растений подсолнечника были срезаны верхушки стеблей, после чего на поверхность среза одного из этих растений нанесли пасту, содержащую индолилуксусную кислоту. Распустятся ли у этих растений пазушные почки? Какой вывод можно сделать на основании этого опыта?
11. В работе Ч. Дарвина «О способности растений к движению» описан опыт с проростками канареечной травы: проростки, у которых верхушки колеоптилей были закрыты непрозрачными колпачками, а остальная часть односторонне освещалась, продолжали расти вертикально, в то время как у проростков, верхушки которых получали боковое освещение, а нижняя часть была засыпана влажным песком, наблюдался изгиб этой затемненной части в сторону света. Как объяснить результаты этого опыта?
12. Определите, к какому виду движений относятся следующие явления (если имеет место тропизм, то укажите, какой именно — положительный, отрицательный или поперечный): а) поворачивание соцветий подсолнечника к солнцу; б) поднятие соломины злака после полегания; в) рост корневища поперек склона; г) рост пыльцевой трубки по направлению к семязпочке; д) рост спорангиеносцев плесневого гриба мукора в сторону от влажного субстрата; е) закрывание соцветий одуванчика в пасмурную погоду; ж) быстрое изгибание тычиночных нитей барбариса при прикосновении к особой подушечке у их основания; з) раскрытие зрелых плодов желтой акации.
13. С 20-летнего тополя срезаны два черенка: из средней части кроны и из побега, выросшего у основания ствола. Оба черенка высажены в грунт и регулярно поливаются. Какой из указанных черенков лучше укоренится? Какое из полученных растений будет быстрее расти? Какое растение раньше зацветет? Объясните.
14. Почему озимые сорта злаков не цветут, если их посеять весной?
15. Длиннодневное двудольное растение выращивалось на коротком (10-часовом) дне, а короткодневное растение — на длинном (18-часовом) дне. Как будет происходить рост этих растений? Зацветут ли они?
16. Конусы нарастания стеблей длиннодневных и короткодневных растений, выращиваемых при неблагоприятных фотопериодах (длиннодневное — на коротком дне, короткодневные — на длинном), обрабатывались раствором гиббереллина. Зацветут ли эти растения ?

17. Почему хризантемы зацветают только осенью? Можно ли добиться цветения этих растений летом?

Репозиторий ВГУ

Раздел «Устойчивость к экологическим стрессам»

1. Какие листья быстрее завядают при почвенной засухе: верхние или нижние?

При почвенной засухе быстрее завядают листья нижних ярусов. Это связано с тем, что верхние листья имеют более высокие сосущие силы и в условиях дефицита влаги оттягивают воду от нижних листьев и других органов (соцветий, колоса, клубней).

2. Чем объяснить накопление свободных аминокислот при засухе?

При продолжительной и глубокой засухе, когда водный дефицит листьев составляет 32-34 %, происходит накопление свободных аминокислот и амидов, количество которых увеличивается в 2-4 раза (табл. 17). Увеличение их происходит в результате: 1) превалирования процессов гидролиза белков над синтезом; 2) слабого вовлечения вновь синтезируемых аминокислот в синтез белков; 3) медленного оттока аминокислот в потребляющие органы (колосья, початки и др.). Увеличение содержания свободных аминокислот имеет адаптационный характер, направленный на повышение осмотического потенциала клеток и сохранения влаги в растениях.

Таблица 17. Суммарное содержание свободных аминокислот в различных органах пшеницы сорта Безостая 1, в % от абсолютно сухой массы (В.Н. Жолкевич и др., 1989)

Орган	Контроль	Засуха	Отношение: засуха/ контроль
Лист	0,578	2,372	4,1
Стебель	0,968	2,279	2,3
Колос	0,505	1,850	3,7

3. Как влияет повышение вязкости протоплазмы на жароустойчивость растений?

Увеличение вязкости протоплазмы способствует повышению жароустойчивости растений. Для увеличения вязкости проводят обработку растений солями кальция, цинка и других двухвалентных ионов. Наиболее широко используется обработка посевов сернокислым цинком (0,05%-ным раствором), повышающим жароустойчивость листьев на 2-4°.

4. Как влияет подсушивание семян на свойство протоплазмы и жароустойчивость растений?

Метод припосевного закаливания растений состоит в предварительном намачивании семян в небольшом количестве воды (до 40-45% и реже до 60% влажности) в течение двух суток и последующем их подсушивании. Эмбрионально молодые растения (семена) характеризуются высокой адаптационной способностью по отношению к засухе и высоким температурам: Это физиологический метод закаливания растений.

Выращенные из таких семян растения отличаются более высоким уровнем синтетических процессов, особенно синтеза белка, устойчивостью к обезвоживанию и перегреву. У закаленных растений увеличивается вязкость и эластичность протоплазмы, повышается температурный порог коагуляции белков, возрастает содержание связанной воды и водоудерживающей силы. На закаливание положительно реагируют пшеница, ячмень, овес, просо, кукуруза, табак, сахарная свекла, подсолнечник, чина, фасоль, томаты, гречиха (АП.Генкель, 1982).

5. Тюльпаны относятся к группе растений, имеющих низкую засухоустойчивость. Как объяснить произрастание и цветение этих растений в пустыне?

Тюльпаны относятся к группе эфемероидов (многолетние травянистые растения), вегетирующих рано весной, когда почва достаточно увлажнена осенне-зимними осадками. Продолжительность вегетационного периода у эфемерных растений длится 4- 6 недель. За это время они успевают прорасти, образовать вегетативную массу, отцвести и сформировать семена, луковицы, клубни, корневища. Эфемеры (однолетние травянистые растения) и эфемероиды относятся к группе мезофитов и не имеют приспособительных признаков для противодействия засухе. Их единственная адаптация к выживанию в пустынных условиях – «убегание» от засухи. Неблагоприятные условия они переносят в виде семян или запасующих вегетативных органов, которые надежно защищены от высыхания. Эфемеры и эфемероиды составляют значительную часть фитоценоза засушливых регионов. В частности, в пустыне Каракумы на них приходится до 70% всех видов растений.

6. Засуха и засоление в какой-то степени сходно влияют на поглощение воды растениями. Чем это объяснить?

Сходство действия засухи и засоления почвы на поглощение воды растением заключается в том, что в том и другом случае происходит повышение осмотического давления почвенного раствора, в результате чего корневой системе труднее насасывать воду из почвы. Поглощение растениями воды из почвы происходит до тех пор, пока сосущая сила корневых волосков может конкурировать с сосущей силой почвы.

7. Назовите основные физиологические отличия засухоустойчивых сортов от засухонеустойчивых.

Засухоустойчивые сорта при водном дефиците лучше сохраняют продуктивность дыхания, синтетические процессы, включая фотосинтез и синтез белков, донорно-акцепторные отношения листьев с потребляющими органами, имеют больше связанной воды и более высокие водоудерживающие силы, предохраняющие клетки и ткани от чрезмерного обезвоживания. В частности, наиболее засухоустойчивый сорт мягкой яровой пшеницы Эритроспермум 841, использующийся в качестве стандарта на

засухоустойчивость, сохраняет синтетическую направленность процессов при потере 50% воды от начального веса листьев. Большинство же обычных сортов теряют синтетическую активность при потере 20-40% воды. Протоплазма клеток засухоустойчивых сортов характеризуется большей эластичностью. Плазматические мембраны их лучше сохраняют структурную и функциональную стабильность и противостоят нарушениям в избирательной проницаемости. Корневая система засухоустойчивых растений при дефиците влаги в почве дольше сохраняет способность к поглощению минеральных элементов и их транспорту в надземные органы. Более высокая засухоустойчивость сортов может быть основана на особенностях анатомо-морфологического строения органов: мощности корневой системы, мелкоклеточности, опушенности листьев и других особенностях. В частности, опушенность листьев способствует снижению интенсивности транспирации, задерживая водяные пары на поверхности листа, отражая часть тепловых лучей и снижая тем самым перегрев листовой поверхности.

8. Многие овощеводы избегают проводить полив растений в жаркие дневные часы, мотивируя тем, что появившиеся капли воды на листьях вызывает их ожоги. Можно ли поливать растения в жаркое дневное время или следует ждать приближения вечера, когда действие солнечных лучей уменьшится?

Опасения возможности ожога листьев при их смачивании водой в жаркие дневные часы, возникшие при введении дождевания в практику орошаемого земледелия, при внимательном анализе этих явлений не подтвердились. В настоящее время дождевание, особенно капельно-дисперсионное орошение, является наиболее эффективным и перспективным (В.Н. Жолкевич и др, 1989).

9. Растения пшеницы погибают при температуре 49 °С в течение 10 мин. Кактусы же переносят без ущерба более высокую температуру (до 65 °С). Чем можно объяснить высокую жароустойчивость суккулентов?

Кактусы и другие виды растений, относящихся к группе суккулентов (алоэ, агавы, очитки, молодила и другие), имеют высокую вязкость протоплазмы, которая сочетается с большим количеством связанной воды. У кактусов связанной воды более 60%, тогда как у мезофитов ее 30-40%. Благодаря этим особенностям суккулентов температурный порог коагуляции коллоидов, прежде всего белковых соединений, значительно повышен. При воздействии высоких температур может происходить распад белков и аминокислот. Выделяющийся аммиак вызывает отравление клеток. При наличии в клетках достаточного содержания органических кислот происходит связывание аммиака, и его токсическое действие на клеточные процессы не проявляется. Многие суккулентные виды растений накапливают высокое содержание органических кислот (пировиноградной, янтарной, яблочной, щавелевоуксусной и других}, что связано с особенностями их фотосинтеза.

Благодаря этому образующийся аммиак быстро обезвреживается, т.е. связывается органическими кислотами.

10. Почему суккуленты плохо переносят обезвоживание?

У суккулентов хорошо развита способность сохранять накопленную воду за счет толстой кутикулы, низкой транспирации, но они не переносят значительных потерь воды. Одной из причин неспособности суккулентов выносить обезвоживание является эластичность протоплазмы, которая значительно ниже, чем у мезофитов.

11. На опытных делянках выращивали два сорта гороха, имеющих разную водоудерживающую способность. Какой сорт лучше переносит засуху?

Сорт гороха, имеющий более высокую водоудерживающую способность, лучше перенесет засуху, чем сорт с меньшей водоудерживающей способностью. Сохранение оводненности тканей и органов - нередко основное условие, способствующее перенесению засухи.

12. Листья двух видов растений были подвергнуты обезвоживанию. Листья первого растения погибли, листья второго сохранили жизнеспособность. Какое свойство протоплазмы в этом опыте имело решающее значение?

Листья второго вида растений при воздействии обезвоживания дольше сохраняли жизнеспособность за счет более высокой эластичности протоплазмы. Благодаря этому свойству листья даже после сильного обезвоживания быстро восстанавливали свои физиологические функции.

13. При тепловом воздействии гибель листьев верхнего яруса наступила при 45°, гибель нижнего - при 40°. Каким свойством протоплазмы можно объяснить полученный результат?

Верхние листья имеют более высокие водоудерживающие силы, больше связанной воды и выше вязкость протоплазмы, позволяющие им с меньшим ущербом переносить перегрев.

14. Настоящие ксерофиты жароустойчивы и способны выносить обезвоживание. Чем объяснить подобную устойчивость?

Настоящие ксерофиты, или эксерофиты (вероника сизая, астра мохнатая, полынь, ковыли и другие), имеют относительно высокую вязкость и эластичность протоплазмы. Благодаря этим свойствам эксерофиты способны хорошо переносить перегрев, что имеет важное значение на фоне низкой транспирации и обезвоживания. Эксерофиты не имеют глубоко проникающих корней (всего на 50-60 см), но они хорошо ветвятся, что позволяет растениям быстро восстанавливать оводненность даже при небольших осадках. Листья их опушены и имеют невысокую интенсивность транспирации.

15. Почему ксерофиты с глубоко проникающей корневой системой имеют низкую эластичность протоплазмы, не обладают высокой жароустойчивостью и не выносят сильного обезвоживания?

Растения сухих мест обитания, приспособившиеся к перенесению засухи, действию высоких температур благодаря глубоко проникающей корневой системе и бесперебойному обеспечению надземных органов водой из глубоких влажных слоев почвы или даже непосредственно из грунтовых вод, относятся к группе гемиксерофитов, или полуксерофитов (шалфей, резак и другие). Эволюция этой группы растений шла по пути бесперебойного обеспечения надземных органов водой, поэтому они не адаптированы к перенесению обезвоживания. Если у эвксерофитов водный дефицит достигает 50%, то у растущих рядом гемиксерофитов он составляет от 5 до 20%. Благодаря высокой транспирации листья не перегреваются и температура их всегда ниже, чем у эвксерофитов (П.А. Генкель, 1982).

16. Определить коэффициент завядания, если максимальная гигроскопическая влажность (прочно связанная вода) составляет для данной почвы 4,75%?

На многих почвах устойчивое завядание растений начинается при запасе воды в почве равном от полуторной до тройной максимальной гигроскопичности (прочно связанной воде). Максимальная гигроскопичность - это максимальная способность почвы впитывать парообразную влагу при высокой степени насыщения воздуха водяными парами (при относительной влажности воздуха более 94%). Эта вода недоступна для растений. В практике расчетов для установления содержания недоступной влаги часто используется двойная максимальная гигроскопичность почвы. В приведенном примере устойчивое завядание растений начинается при влажности почвы 9,5%. Более точно количество недоступной воды может быть установлено путем определения коэффициента завядания растений, т.е. когда растения после прекращения полива теряют тургор листьев и не восстанавливают его в ночное время.

17. Растения из песчаной почвы поглощают больший процент имеющейся в ней воды, чем из глинистой. Как это объяснить?

Устойчивое завядание растений может наступать при разной влажности почвы в зависимости от гранулометрического состава, физико-химических и биологических свойств почвы. На глинистых почвах, характеризующихся наличием мелкодисперсной фракции, устойчивое завядание наступает при значительно большем содержании воды, чем на легких почвах. Торфяные и черноземные почвы также характеризуются высокой способностью прочно связывать и удерживать влагу. Например, 1 г гумуса поглощает от 4 до 20 г воды. Часть, ее поглощают растения. Оставшаяся вода для них недоступна. Количество недоступной для растений воды в почве может составлять от 5 до 20% и даже больше.

18. На одинаковой почве произрастают растения огурца и пшеницы. Устойчивое завядание наступает у огурца при влажности почвы 16,5% от сухой массы почвы, у пшеницы - при 14,2%. Чем это объяснить?

Влажность устойчивого завядания растений зависит не только от свойств почвы, но и от биологических особенностей самих растений. Одно из них - это способность корней насасывать воду, т.е. развивать сосущие силы. В обычных условиях увлажненности сосущая сила у развитых растений составляет 5-7 атм, у проростков ниже, всего 2-3 атм. В условиях засухи сосущая сила корней возрастает и может достигать у: пшеницы - 10 атм, свеклы - 15 атм, картофеля - 20 атм и кукурузы - 25 атм. Растения огурца развивают меньшие сосущие силы, чем пшеница. Поэтому завядание у них начинается при более высоком содержании влаги в почве (табл. 18). Эта культура требует более частых поливов и не переносит значительного иссушения почвы.

Таблица 18. Влажность устойчивого завядания для различных видов растений (И.С. Кауричев, 1975)

Вид растений	% от сухой массы почвы	
	чернозем обыкновенный	подзолистая супесчаная почва
Огурец	16,50	3,87
Лен	15,16	4,80
Пшеница	14,20	2,52

19. Минеральные удобрения, особенно фосфорные и калийные, повышают засухоустойчивость растений. Зная это, некоторые фермеры при наступлении засухи начинают вносить удобрения. Правильно ли они поступают?

Внесение в почву фосфорных и калийных удобрений при наступлении засухи усугубляет ее действие. Это связано с тем, что удобрения в этих условиях не растворяются и корни не способны поглощать питательные вещества. Внесение же удобрений в более глубокие слои почвы, которые могут быть еще влажными, затруднено из опасения повреждения корней. Более того, растворение удобрений при недостатке воды в почве вызовет значительное повышение концентрации почвенного раствора, осмотического давления почвы и ее сосущих сил, что еще более затруднит насасывание воды корнями.

20. Почему при регулярном орошении жароустойчивость растений снижается?

При регулярном орошении в условиях жаркого климата растения не адаптированы к перенесению высоких температур. У них формируется мезофильная структура клеток и листьев, развитая губчатая ткань и невысокая корнеобеспеченность (отношение размеров корней к надземным органам). Физиологические свойства протоплазмы клеток характеризуются

невысокой вязкостью и эластичностью, низким содержанием связанной воды и высокой интенсивностью транспирации. При отсутствии полива такие растения быстро перегреваются, и на листьях появляются тепловые ожоги: бурые и коричневые пятна, отмирание кончиков листьев и другие нарушения.

21. Как отличить живые и убитые клетки и определить степень повреждения растений высокой температурой?

Живые и убитые клетки можно различить по способности их к плазмолизу путем погружения их в осмотический раствор, например, сахарозы. В убитых клетках плазмолиз отсутствует. Кроме того, жизнеспособность хлорофиллоносных клеток и тканей можно определить с помощью погружения их в слабую кислоту (например, 0,2 н HCl). Убитые клетки приобретают бурый цвет в результате превращения хлорофилла в феофитин. Степень повреждения определяется при просмотре клеток в микроскоп или визуально по поврежденной площади листа. Удобным методом определения жизнеспособности клеток является также наблюдение за движением протоплазмы. В убитых клетках движение протоплазмы (хлоропластов) отсутствует.

22. Назовите физиологические и другие методы контроля за влагообеспеченностью растений?

Контроль за влагообеспеченностью растений и диагностика сроков полива по морфологическим показателям (торможение роста, изменение окраски листьев, падение тургора) является запоздалым в отношении своевременности полива. Определение срока полива по влажности почвы - длительно и трудоемко, к числу быстрых и объективных методов оценки влагообеспеченности растений по физиологическим критериям относятся:

1) наблюдения за состоянием устьиц в утренние и дневные часы; 2) определение сосущей силы листьев, превышение которой выше определенного уровня, характерного для данного сорта и возраста растений, отражает потребность организма в воде; 3) определение концентрации и осмотического давления клеточного сока в листьях и других органах. К надежным быстрым методам определения потребности растений в поливе относятся также биофизические методы: по величине электрического сопротивления тканей листа, по изменению (падению) биопотенциалов, по интенсивности выхода электролитов из листа. В частности, установлена обратная зависимость между величиной электрического сопротивления тканей и содержанием воды в листьях и прямая - между электрическим сопротивлением, величиной сосущей силы, концентрацией клеточного сока и водным дефицитом. Повышение электрического сопротивления выше определенного предела, характерного для данного сорту, возраста и внешних условий, отражает наступление засухи и сигнализирует о необходимости полива.

23. Почему у растений в теплицах возникают ожоги листьев чаще, чем у растений в открытом грунте?

Более частые ожоги растений в теплицах, чем в открытом грунте, объясняются слабой интенсивностью транспирации и перегревом листьев. Это происходит в результате высокой относительной влажности воздуха теплиц. Чем выше влажность воздуха, тем меньше интенсивность транспирации. Низкая интенсивность транспирации слабо охлаждает перегревающиеся листья. Одно из селекционных требований к сортам закрытого грунта - высокая жароустойчивость.

24. С какой целью проводят побелку стекол в теплицах и оранжереях?

Побелку стекол в теплицах и оранжереях, использующих солнечный свет, проводят для уменьшения притока тепловых лучей, вызывающих перегрев растений и воздуха. Однако слой побелки должен хорошо пропускать фотосинтетически активную радиацию (ФАР), чтобы не затормозить фотосинтез.

25. Как быстро проявляется реакция растений, испытывающих почвенную засуху, на полив почвы?

Судя по ростовым и тургорным изменениям, реакция растений на полив наступает: у пшеницы, кукурузы, клевера, ботвы картофеля через 2-30 мин; у ячменя - через 5-45 мин.; у листьев корнеплодных растений - через 5-120 мин. у корнеплодов и клубней картофеля – через 40-120 мин. (В.С Шевелуха, 1992).

26. Чем объяснить, что одинаковая по силе засуха, действующая в разные периоды вегетации растений, неодинаково снижает урожай зерна?

Каждая засуха более значительно нарушает формирование тех органов и физиологических процессов, которые интенсивно протекали в момент ее действия. В молодом возрасте растений засуха наносит большой ущерб росту вегетативных органов - листьев, корней, стеблей; позже - закладке соцветий и формированию генеративных органов, цветению, оплодотворению и наливу плодов. У зерновых культур засуха снижает урожай, в зависимости от сроков ее действия, за счет редукции продуктивных побегов, сокращения размеров колоса и колосков в нем, количества семян или уменьшения их абсолютной массы. Наибольшее снижение урожая зерна происходит при недостатке влаги в почве во время формирования пыльцы. Этот момент онтогенеза растений называется критическим по отношению к почвенной засухе. В результате действия засухи в этот период повреждается формирующаяся пыльца. Она становится стерильной и негодной для оплодотворения, что вызывает черездерницу и пустоколосье.

27. Ростовые процессы чутко реагируют на изменение влажности почвы. Все ли органы растений одновременно и в равной степени затормаживают рост при дефиците влаги в почве?

Рост - физиологический процесс, самый чувствительный ко всем изменениям внешних факторов, так как он является суммарным отражением всех процессов, протекающих в растениях. Другие физиологические процессы могут ещё продолжаться (фотосинтез, дыхание, поглощение минеральных элементов), а рост уже задержан. Причины первоочередной остановки роста заключаются в нарушении согласованности и взаимной пригнанности между отдельными физиологическими функциями. Рост - интегральный процесс, требующий точной координации между всеми функциями (В.Н. Жолкевич и др., 1988). Вместе с тем, не все органы в одинаковой степени затормаживаются в росте при засухе. В начальный момент ее, когда надземные органы начинают испытывать нехватку воды, рост корней даже усиливается. Как отмечает академик Н.А. Максимов: "... в более сухой почве не столько вода притекает по почвенным капиллярам к корневым окончаниям, сколько корневые окончания гонятся за водой и ради нее энергично роют почву, не оставляя неиспользованным ни одного кубического ее миллиметра" Усиление роста корней в начальный период недостатка влаги в почве - это приспособление для поиска воды и преодоления растением засухи. При дальнейшем усилении засухи рост корней также прекращается.

28. Почему загущение посевов усиливает полегание хлебов?

При загущении посевов пшеницы, ячменя, овса и других хлебных растений усиливается рост (вытягивание) нижних междоузлий. Это связано с продлением второй фазы роста клеток - фазы растяжения. Однако формирование механических тканей ослаблено, что приводит к снижению прочности соломины нижних междоузлия. В результате растения меньше способны противостоять полеганию. При нормальной густоте стояния растений, особенно в разреженном посеве, нижние междоузлия освещены лучше, меньше вытягиваются и имеют более высокую прочность на излом. Известно также, что при избытке углеводных субстратов, проявляющихся при хорошем освещении, активизируется процесс синтеза структурных полисахаридов, в частности целлюлозы, формирующих прочность стебля. Таким образом, вытягивание нижних междоузлий связано с активным действием ауксина, размягчающим клеточные стенки, слабым синтезом целлюлозы и низким содержанием ингибиторов роста в нижних междоузлиях.

29. Обильная подкормка ячменя азотом в начале выхода в трубку вызвала впоследствии полегание посева. Объясните причины полегания растений.

Обильное азотное питание ячменя и других зерновых злаков в начале фазы выхода в трубку способствует интенсивному росту и вытягиванию нижних

междоузлий. Однако механические ткани в этих условиях формируются слабо. Поэтому при выколашивании или наливе зерна может происходить полегание растений из-за слабой прочности нижних междоузлий. Эффективным способом борьбы с полеганием является обработка посевов ретардантами (ССС, кампозан и др.), тормозящими рост нижних междоузлий и увеличивающими их механическую прочность.

30. Назовите первичные механизмы повреждения растений морозом?

К числу первичных механизмов повреждения растений морозом относятся:

1) дегградация структуры протоплазмы, обусловленная совместным действием обезвоживания и механического давления образовавшегося льда на структуры протоплазмы; 2) коагуляция белков и необратимые изменения в обмене веществ; 3) нарушения свойств протоплазмы - вязкости, эластичности и избирательной проницаемости.

31. Что более опасно для растений: зимние морозы или поздние весенние заморозки?

Для растения более опасны поздние весенние заморозки, чем сильные зимние морозы. Так, береза легко выдерживает 30-40 ° мороза зимой, но может легко вымерзнуть в вегетирующем состоянии при минус 5°. Для большинства видов растений "возврат" холодов всегда опасен. Это связано с тем, что клетки растений вышли из состояния покоя, определяющего морозоустойчивость, имеют много воды, уменьшили содержание сахаров и понизили концентрацию клеточного сока.

32. В чем заключается физиологический смысл осенних агротехнических приемов, направленных на повышение морозоустойчивости озимых зерновых, плодовых и ягодных культур?

Смысл осенних агротехнических приемов (послеуборочный полив плодовых и ягодных культур, внесение фосфорных и калийных удобрений, рыхление почвы), направленных на повышение морозоустойчивости растений, заключается в усилении фотосинтетической активности листьев и накоплении продуктов фотосинтеза, особенно растворимых углеводов, в зимующих клетках, тканях и органах. Имея высокое содержание сахаров, растения хорошо переносят зимние морозы, а весной лучше восстанавливают поврежденные органы, в том числе корни, дружно вегетируют и цветут.

33. Почему после обильного плодоношения и хорошего урожая яблоны, груши, сливы и другие плодовые и ягодные культуры становятся менее морозоустойчивыми и чаще вымерзают?

Для перезимовки растений большое значение имеет запас питательных и защитных веществ в клетках. При обильном урожае плодовых деревьев и ягодных кустарников им труднее подготовиться к зиме, так как они израсходовали весь запас продуктов фотосинтеза на налив урожая. Именно по этой причине они становятся менее морозоустойчивыми и чаще

вымерзают. Такие растения важно успеть подготовить в период после сбора урожая к зиме и защитить от зимних холодов (обвязывание стволов от иссушения, утепление корней торфом и другие мероприятия).

34. В опыте с семенами два варианта. В первом варианте содержание воды в семенах 12%, во втором - 30%. Какие семена лучше перенесут понижение температуры до -10 °С?

Семена при нормальной (стандартной) влажности (10-14%) легко выдерживают воздействие низких температур, включая температуру жидкого воздуха (-190 °). Более увлажненные семена, содержащие 30% и более воды, погибают при небольших понижениях температуры (-5 °С). Таким образом, степень повреждающего действия низких температур зависит от физико-химических свойств протоплазмы клеток, где определяющим компонентом является наличие форм воды (свободной и связанной).

35. В суровую зиму часто наблюдается почти полная гибель листьев у озимой пшеницы, но сохраняется узел кущения. В каких удобрениях особенно нуждаются подобные посевы ранней весной?

В пазухах узла кущения зерновых культур заложены почки, которые весной при благоприятных условиях трогаются в рост и формируют побеги. Рано весной ослабевшие растения особенно нуждаются в азоте для интенсивного отрастания. Поэтому озимые культуры рано весной, как правило, подкармливают азотными удобрениями. В среднем по стране весенняя подкормка 30 кг/га азота (лучше в виде аммиачной селитры) озимых культур обеспечивает прибавку 3,0 ц/га зерна, а на дерново-подзолистых почвах, бедных азотом, прибавка примерно в два раза выше. Лучший срок подкормки - сразу после таяния снега. Запоздывание с подкормкой снижает ее эффективность из-за быстрого подсыхания почвы.

36. Анализ углеводов показал, что в одном растении содержится больше сахаров, в другом - крахмала. Какое растение было более приспособлено к перенесению зимних условий?

Первое растение более приспособлено к перенесению зимних холодов, так как накопившиеся сахара повышают точку замерзания содержимого клеток, уменьшают количество льда, снижают скорость льдообразования и защищают белковые соединения от коагуляции и других повреждений. Крахмал не обладает осмотической активностью и слабо защищает белки от повреждений.

37. На основании многочисленных опытов выявлено, что морозостойчивость озимой пшеницы хорошо коррелирует с количеством ясных дней в осенний период и, наоборот, вымерзание ее усиливается при большом количестве пасмурных дней. Объясните результаты наблюдений?

Устойчивость к морозу озимых культур зависит от степени закалки растений. Один из ведущих факторов подготовки растений к зиме - накопление углеводов в клетках и тканях осенью. Этому процессу способствуют ясные (солнечные) осенние дни, которые благоприятствуют фотосинтезу. Пасмурные, темные и холодные осенние дни снижают возможности фотосинтеза, в результате в клетках и тканях сахаров накапливается мало. Такие растения не морозоустойчивы и плохо переносят зиму.

38. Чем опасен избыток влаги для растений?

Опасность избытка влаги в почве для растений заключается в следующем.

1. Вода, заполняющая поры, вытесняет воздух и затрудняет диффузию газов. Диффузия кислорода в воде в 10 тыс. раз меньше, чем в газовой среде. Кроме того, в воде кислорода содержится в 30 раз меньше, чем в воздухе. При затоплении из почвенной воды кислород исчезает в течение нескольких часов, что одновременно сопровождается увеличением концентрации углекислого газа. На него может приходиться до 50% от объема всей газовой смеси. Для оптимального роста растений концентрация углекислоты в почве не должна превышать 2% (Э.Д. Рассел, 1955). 2. В результате вытеснения воздуха из почвы корни попадают в анаэробные условия. При недостатке кислорода нарушается дыхание, и корни слабо обеспечиваются аденозинтрифосфатом. Итогом энергетического дефицита является снижение активности поглощения воды, минеральных элементов и синтетических процессов в корнях. 3. Процессы брожения, протекающие в корнях при недостатке кислорода; ведут к накоплению конечных продуктов - спирта, молочной кислоты и других соединений, которые оказывают ингибирующее действие на физиологические процессы растений. 4. Нарушается взаимодействие между корневой системой и надземными органами, что ведет к снижению активности физиологических процессов в целом. 5. Бескислородные условия, возникающие в почве, способствуют протеканию в ней восстановительных процессов и появлению токсичных соединений (нитритов, закиси азота, сульфидов, сероводорода, закисных форм железа, марганца, метана, сернистого газа и других), нарушающих функционирование мембран, ферментов и других структур и процессов метаболизма. 6. Угнетаются полезные микробиологические процессы в почве (аммонификация, нитрификация, биологическая азотфиксация и другие), снижаются подвижность и доступность минеральных элементов.

39. Какие адаптационные изменения проявляются у растений при избытке влаги в почве?

Растения способны адаптироваться к действию избытка влаги в почве благодаря изменениям в их структурной и функциональной организации (Г.М. Гринёва, 1976, Т. В. Чиркова, 1988). К числу таких изменений относятся: 1) развитие аэренхимы, газовых полостей и межклеточных пространств в растительных тканях, способствующих транспорту кислорода в корни; 2) усиление образования и роста поверхностно расположенных

корней, позволяющих им полнее использовать кислород припочвенного слоя воздуха. Такие корни легко обнаруживаются у многих видов сельскохозяйственных растений (овес, ячмень, пшеница, кукуруза, соя, горох, томаты, люпин и другие); 3) переключение систем дыхания и появление новых ферментов, способствующих более полному получению энергии АТФ и экономному ее расходованию. Усиливается, например, активность нитратредуктазы, что позволяет растениям использовать нитраты в качестве субстрата для дыхания («нитратное» дыхание); 4) торможение роста, отмирание или редукция некоторых органов, снижающих расход энергии и ассимилятов на поддержание их жизнедеятельности, позволяет растениям дольше выдерживать анаэробный стресс.

40. Одинакова ли устойчивость у сельскохозяйственных растений к избытку влаги в почве?

Сельскохозяйственные растения различаются по степени устойчивости к переувлажнению или затоплению почвы, что объясняется разной требовательностью их к аэрации. Минимум воздуха, который требуется для нормального роста и развития растения, составляет, для трав - 15-20% (от порозности почвы), для зерновых - 20-30%, для корнеплодов - 30-40% (И.Н. Николаева, 1970). К числу влагоустойчивых видов растений относятся рис, начальное развитие которого протекает при затоплении почвы, а также некоторые многолетние травы: двукосточник тростниковый, лисохвост луговой, кострец безостый, пырей ползучий, мятлик болотный, тимофеевка луговая, чина луговая, мышиный горошек и некоторые другие. (И.В. Ларин и др., 1990). Значительно больше видов не обладает значительной влагоустойчивостью, тем не менее среди них можно выделить группы, по-разному переносящие избыток влаги в почве. К числу более устойчивых относятся овес и соя; неустойчивыми являются картофель, табак, томаты, фасоль, сахарная свекла, капуста, салат и другие овощные культуры. Одним из надежных физиологических критериев, позволяющих получить сравнительную оценку влагоустойчивости различных видов и сортов сельскохозяйственных растений, является определение интенсивности изменения листо-корневых связей. Виды растений с низкой влагоустойчивостью характеризуются более сильным нарушением листо-корневых связей. В результате этих нарушений надземные органы хуже обеспечиваются водой, минеральными элементами и продуктами синтетической деятельности корней. Одновременно резко снижается поступление в корни продуктов фотосинтеза. Это ведет к дезорганизации листо-корневых связей и быстрому снижению продуктивности растений. Влагоустойчивые виды растений характеризуются более стабильными листо-корневыми связями, лучше сохраняющими обмен своими продуктами в условиях корневого анаэробноза (Г.А. Воробейков, 1988).

41. Как повысить влагоустойчивость растений?

Для повышения влагоустойчивости сельскохозяйственных растений используются селекционные, агротехнические и физиологические методы. Создание новых сортов с повышенной влагоустойчивостью особенно актуально для земледелия Нечерноземной зоны. Агротехнические приемы направлены не столько на повышение собственно влагоустойчивости, сколько на уменьшение негативного действия влаги на растения. На Дальнем Востоке практикуется растениеводство на грядах и гребнях, позволяющее растениям меньше страдать от избытка влаги. Исследуется возможность принудительного аэрирования переувлажненной почвы и внесение в нее перекисных соединений, обеспечивающих растения выделяющимся кислородом. Последние способы пока не нашли практического применения. К числу физиологических способов повышения влагоустойчивости относятся подкормка минеральными удобрениями, известкование кислых почв и применение фиторегуляторов. Своевременная подкормка фосфором, калием и некоторыми микроэлементами (Mo, Zn, Cu) стабилизирует обмен веществ и повышает стойкость растений к анаэробизму. Особенно перспективно использование фиторегуляторов. Обработка растений хлорхолинхлоридом, картолином, кинетином и некоторыми другими фиторегуляторами за 5-10 дней до начала переувлажнения почвы усиливает адаптивные возможности растений, способствует более полной реализации заложенных в генотипе ответных структурных (например, формирование поверхностно расположенных корней) и физиологических (например, стабилизации листовых связей) реакция на водный стресс (Г.А. Воробейков, 1985). Последние исследования обосновывают перспективность применения фиторегуляторов, с целью повышения устойчивости растений к действию избытка влаги в критический период.

42. Почему гербициды губят одни виды растений и относительно безопасны для других?

В земледелии разных стран используется около 200 типов гербицидов. Преимущественным спросом пользуются гербициды избирательного действия, уничтожающие только определенные виды растений. Избирательность действия основывается на различиях анатомо-морфологического и физиолого-биохимического характера у сорняков и культурных растений. Физиолого-биохимический механизм действия гербицидов основан на ингибировании определенных ферментов, нарушении деятельности мембран и изменении свойств протоплазмы. В устойчивых видах растений происходит быстрое инактивирование гербицида до нетоксичных соединений, которое осуществляется путем реакций декарбоксилирования, дезаминирования или путем образования комплексов молекул гербицида с белками, углеводами, аминокислотами и другими эндогенными соединениями растительной клетки. Эти процессы регулируются деятельностью специфических ферментов или ферментных систем, присущих одним видам растений и отсутствующих или малоактивных у других (Н.Б. Пронина, 1993). Механизм действия

гербицидов может быть основан на блокировке или поражении какого-либо одного звена в сложной цепи обмена веществ. Приведем несколько примеров. Симазин широко используется в посевах кукурузы, не причиняет ей вреда благодаря наличию фермента, расщепляющего этот гербицид. Сорные растения (амброзия полынная, вьюнок, звездчатка, подмаренник, куриное просо, торица, щетинник и другие} не имеют аналогичного фермента и погибают от гербицида. Мишенью действия гербицидов часто служат те или иные ферменты растений, связанные с процессами фотосинтеза или синтезом аминокислот. В частности, глифосфат (производное аминокислоты глицина, эффективен против многолетних сорняков типа пырея и осоки) подавляет активность фермента, участвующего в биосинтезе фенилаланина, триптофана и тирозина; хлорсульфурон (глин} - гербицид нового поколения, норма расхода 15-20 г/га, из класса сульфанилмочевины (уничтожает многие широколиственные сорняки), сильнодействующий ингибитор делений и роста клеток, блокирует митоз и синтез свободных аминокислот (валин, лейцин, изолейцин) путем ингибирования ацетолактатсинтетазы; биалофос (имеет природное происхождение, вырабатывается одним из видов грибов стрептомицетов) - угнетает синтез глютаминовой аминокислоты. К числу гербицидов, ингибирующих фотосинтез, относятся линурон, диурон, базагран и другие. В чувствительных растениях эти препараты ингибируют синтез АТФ, блокируют фотолиз воды и нарушают работу хлоропластов.

43. Предельный возраст древесных пород в крупных городах и промышленных центрах в несколько раз меньше, чем в парках или лесах (табл. 19). Какие физиологические процессы наиболее сильно угнетаются в городской среде, что сокращает долголетие древесных пород?

Таблица 19. Предельный возраст древесных пород в Москве и Подмосковье (Т.К Торышина, 1979)

Вид растений	Лес	Парк	Улица
Липа мелколистная	300-400	125-150	50-80
Ясень обыкновенный	250-300	60-80	40-50
Вяз	350-400	100-120	40-50

В результате запыления и загрязнения воздуха химическими веществами нарушается работа устьиц, снижается газообмен и фотосинтез листьев. Особенно чувствительны к химическому загрязнению воздуха лишайники, используемые в качестве биологических индикаторов загрязнения городской и промышленной среды. В городах снижается интенсивность и продолжительность освещения, что также снижает уровень фотосинтеза. Загрязненные листья больше задерживают тепловые лучи и перегреваются, на них могут появляться ожоги. В листьях городских растений содержится больший процент феофитина. Образование феофитина связано с выпадением

кислых осадков на листья и: превращением хлорофилла в феофитин, который не способен к фотосинтезу. В городских условиях ухудшаются условия для цветения, оплодотворения и усиливается стерильность цветков. Это может быть результатом недостатка насекомых-опылителей и химического воздействия на генеративные органы. Почва обогащается разнообразными ксенобиотиками (тяжелыми металлами, препаратами бытовой химии и другими), уплотняется, подкисляется, снижается ее газообмен, усиливается корневой анаэробизм и повышается осмотическое давление почвенного раствора, нарушающее поглотительную и синтетическую деятельность корневой системы. Почва меньше обогащается органическими веществами, так как листья обычно убирают или сжигают. Это снижает эффект мульчирования и меньше предохраняет почву от промерзания. При столь широком комплексе негативных воздействий на почву происходит падение ее биологической активности и угнетение полезной микрофлоры. Особенно сильно повреждается микориза растений имеющая исключительно важное значение в жизни древесных пород (минеральном питании, особенно фосфорном, обеспечении растений физиологически активными веществами, повышении устойчивости к инфекциям). Угнетенные растения хуже готовятся к зиме, теряют морозоустойчивость, засухоустойчивость, легче подвергаются действию инфекций и насекомых-вредителей. Все это приводит к значительному сокращению длительности жизни городских растений в сравнении с деревьями парка или леса.

44. Листья какого яруса дольше сохраняются на ветвях деревьев в осенний период?

Листья верхних ярусов дольше держатся на деревьях и кустарниках осенью в результате более высокой аттрагирующей способности по отношению к воде, минеральным элементам, продуктам фотосинтеза и гормонам-стимуляторам (ауксинам, гиббереллинам, цитокининам). Это на какое-то время замедляет их старение и опадение.

45. Как объяснить эфемерность (раннее и быстрое развитие) хохлатки, анемонов, пролесок, крокусов и других видов, произрастающих в лиственных лесах средних широт?

Эфемерность некоторых видов растений, произрастающих в лиственных лесах средних широт, объясняется не недостатком влаги и «убеганием» от засухи, а их светолюбием и адаптацией к сезонной динамике освещения, температуры и влажности под пологом лиственного леса. Поэтому цикл развития они проходят до распускания листьев крупных растений, резко меняющих световую обстановку.

Вопросы для контроля

1. Разные растения выдерживались в холодильной камере, в которой постепенно понижалась температура. Было установлено, что отмирание шоколадного дерева происходило при 8°C, хинного дерева — при 2,

хлопчатника — при 1, кукурузы — при —2, лимона — при —8, озимой ржи — при —30°C. На основе этих данных дайте оценку холодостойкости и морозостойкости перечисленных растений.

2. Как объяснить, что хвоя сосны, выдерживающая зимой морозы до —43°C, летом гибнет при искусственном охлаждении до —8 °C?

3. Почему белая акация вымерзает в Санкт-Петербурге, но благополучно зимует в Саратове несмотря на то, что морозы в Саратовской области бывают значительно сильнее, чем в Санкт-Петербурге?

4. Почему суккуленты отличаются медленным ростом?

5. Какие физиологические показатели можно использовать для определения сроков полива растений? Почему эти показатели более надежный критерий потребности растений в очередном поливе, чем визуально наблюдаемое завядание листьев?

6. Почему при возделывании растений на поливных участках следует применять повышенные дозы удобрений?

7. Какова причина более высокой эффективности предпосевного закаливания семян по методу П.А. Генкеля по сравнению с закаливанием посредством завядания уже развившихся растений?

8. Почему у северных растений, обитающих на заболоченных почвах, имеются многие признаки ксерофитов? Перечислите эти признаки.