

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ

«БРАТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

**Кафедра воспроизводства и переработки лесных ресурсов**

УТВЕРЖДАЮ:

Проректор по учебной работе

\_\_\_\_\_ Е.И.Луковникова

« \_\_\_\_\_ » декабря 2018 г.

**РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ДИСЦИПЛИНЫ**

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ С ОСНОВАМИ АНАТОМИИ**

**Б1.В.04**

**НАПРАВЛЕНИЕ ПОДГОТОВКИ**

**35.03.10 Ландшафтная архитектура**

**ПРОФИЛЬ ПОДГОТОВКИ**

**Садово-парковое и ландшафтное строительство**

Программа академического бакалавриата

Квалификация (степень) выпускника: бакалавр

<b>1. ПЕРЕЧЕНЬ ПЛАНИРУЕМЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ ОБУЧЕНИЯ ПО ДИСЦИПЛИНЕ, СООТНЕСЕННЫХ С ПЛАНИРУЕМЫМИ РЕЗУЛЬТАТАМИ ОСВОЕНИЯ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ПРОГРАММЫ .....</b>	<b>3</b>
<b>2. МЕСТО ДИСЦИПЛИНЫ В СТРУКТУРЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ПРОГРАММЫ .....</b>	<b>4</b>
<b>3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЪЕМА ДИСЦИПЛИНЫ</b>	<b>4</b>
3.1 Распределение объёма дисциплины по формам обучения.....	4
3.2 Распределение объёма дисциплины по видам учебных занятий и трудоемкости .....	4
<b>4. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ .....</b>	<b>5</b>
4.1 Распределение разделов дисциплины по видам учебных занятий .....	5
4.2 Содержание дисциплины, структурированное по разделам и темам .....	6
4.3 Лабораторные работы.....	75
4.4 Семинары / практические занятия.....	75
4.5. Контрольные мероприятия: курсовой проект (курсовая работа), контрольная работа, РГР, реферат.....	75
<b>5. МАТРИЦА СООТНЕСЕНИЯ РАЗДЕЛОВ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ К ФОРМИРУЕМЫМ В НИХ КОМПЕТЕНЦИЯМ И ОЦЕНКЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ .....</b>	<b>76</b>
<b>6. ПЕРЕЧЕНЬ УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ДИСЦИПЛИНЕ</b>	<b>77</b>
<b>7. ПЕРЕЧЕНЬ ОСНОВНОЙ И ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ, НЕОБХОДИМОЙ ДЛЯ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ.....</b>	<b>77</b>
<b>8. ПЕРЕЧЕНЬ РЕСУРСОВ ИНФОРМАЦИОННО – ТЕЛЕКОММУНИКАЦИОННОЙ СЕТИ «ИНТЕРНЕТ» НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ .....</b>	<b>78</b>
<b>9. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ.....</b>	<b>78</b>
9.1. Методические указания для обучающихся по выполнению лабораторных работ .....	79
<b>10 ПЕРЕЧЕНЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ПРИ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА ПО ДИСЦИПЛИНЕ .....</b>	<b>103</b>
<b>11 ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛЬНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ БАЗЫ, НЕОБХОДИМОЙ ДЛЯ ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА ПО ДИСЦИПЛИНЕ .....</b>	<b>103</b>
<b>Приложение 1. Фонд оценочных средств для проведения промежуточной аттестации обучающихся по дисциплине.....</b>	<b>104</b>
<b>Приложение 2. Аннотация рабочей программы дисциплины .....</b>	<b>109</b>
<b>Приложение 3. Протокол о дополнениях и изменениях в рабочей программе</b>	<b>110</b>

# 1. ПЕРЕЧЕНЬ ПЛАНИРУЕМЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ ОБУЧЕНИЯ ПО ДИСЦИПЛИНЕ, СООТНЕСЕННЫХ С ПЛАНИРУЕМЫМИ РЕЗУЛЬТАТАМИ ОСВОЕНИЯ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ПРОГРАММЫ

## Вид деятельности выпускника

Дисциплина охватывает круг вопросов, относящихся к производственно-технологическому виду профессиональной деятельности выпускника в соответствии с компетенциями и видами деятельности, указанными в учебном плане.

## Цель дисциплины

Дать практические знания по фундаментальным основам физиологии растений и анатомии растений: по основным физиологическим функциям растительного организма, их связи с анатомическим строением вегетативных органов, особенностям физиологических функций и анатомического строения у разных экологических групп растений.

## Задачи дисциплины

Ознакомить студентов с физиологией растительной клетки, водным режимом растения, фотосинтезом, дыханием растений, минеральным питанием, превращениями органических веществ в растениях, ростом и развитием растений, устойчивостью растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

Код компетенции	Содержание компетенций	Перечень планируемых результатов обучения по дисциплине
1	2	3
ОПК-1	способностью использовать основные законы естественнонаучных дисциплин в профессиональной деятельности	<b>знать:</b> – физиологию растительной клетки; – основные физиологические процессы растения; – процессы роста и развития растения; <b>уметь:</b> – определять основные физиологические процессы в растении; <b>владеть:</b> – методами оценки физиологических процессов в растении;
ПК-4	способностью правильно и эффективно выполнять мероприятия по сохранению насаждений в интересах обеспечения права каждого гражданина на благоприятную окружающую среду	<b>знать:</b> – экологические группы растений, приспособленные к различным неблагоприятным факторам среды; – способность растений приспосабливаться к неблагоприятным факторам среды; <b>уметь:</b> – определять устойчивость к неблагоприятным факторам среды основных видов лесных растений; <b>владеть:</b> – методами диагностики недостатка минерального питания; – методами диагностики адаптации к неблагоприятным факторам среды.

## 2. МЕСТО ДИСЦИПЛИНЫ В СТРУКТУРЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ПРОГРАММЫ

Дисциплина Б1.В.04 Физиология растений с основами анатомии относится к вариативной части.

Дисциплина Физиология растений с основами анатомии базируется на знаниях, полученных при изучении учебных дисциплин основных общеобразовательных программ.

Основываясь на изучении учебных дисциплин, Физиология растений с основами анатомии представляет основу для изучения дисциплин.

Такое системное междисциплинарное изучение направлено на достижение требуемого

### 3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЪЕМА ДИСЦИПЛИНЫ

#### 3.1. Распределение объема дисциплины по формам обучения

Форма обучения	Курс	Семестр	Трудоемкость дисциплины в часах						Курсовая работа (проект), контрольная работа, реферат, РГР	Вид промежуточной аттестации
			Всего часов (с экз.)	Аудиторных часов	Лекции	Лабораторные работы	Семинары	Практические занятия		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Очная	1	1	144/4	51/11	17	34	-	93	-	Экзамен
Заочная	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Заочная (ускоренное обучение)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Очно-заочная	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

#### 3.2. Распределение объема дисциплины по видам учебных занятий и трудоемкости

Вид учебных занятий	Трудоемкость (час.)	в т.ч. в интерактивной, активной, инновационной формах, (час.)	Распределение по семестрам, час
			1
1	2	3	4
<b>I. Контактная работа обучающихся с преподавателем (всего)</b>	51	11	51
Лекции (Лк)	17	4	17
Лабораторные работы (ЛР)	34	7	34
Групповые (индивидуальные) консультации	+	-	+
<b>II. Самостоятельная работа обучающихся (СР)</b>	93	-	93
Подготовка к лабораторным работам	57	-	57
Подготовка к экзамену в течение семестра	36	-	36
<b>III. Промежуточная аттестация экзамен</b>	+	-	+
Общая трудоемкость дисциплины ..... час.	144	-	144
зач. ед.	4	-	4

## 4. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

### 4.1. Распределение разделов дисциплины по видам учебных занятий

- для очной формы обучения:

№ раздела и темы	Наименование раздела и тема дисциплины	Трудоемкость, (час.)	Виды учебных занятий, включая самостоятельную работу обучающихся и трудоемкость; (час.)		
			учебные занятия		самостоятельная работа обучающихся
			лекции	лабораторные работы	
1	2	3	4	5	6
<b>1.</b>	<b>Физиология растительной клетки.</b>	<b>12</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>6</b>
1.1.	Физиология растительной клетки	12	2	4	6
<b>2.</b>	<b>Основные физиологические процессы</b>	<b>70</b>	<b>10</b>	<b>22</b>	<b>38</b>
2.1.	Водный обмен растения	18	2	8	8
2.2.	Фотосинтез	14	2	4	8
2.3	Дыхание растений	12	2	2	8
2.4	Минеральное питание	14	2	4	8
2.5	Макроэлементы и микроэлементы.	12	2	4	6
<b>3.</b>	<b>Рост и развитие растений</b>	<b>14</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>8</b>
3.1	Рост и развитие растений	14	2	4	8
<b>4.</b>	<b>Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.</b>	<b>14</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>5</b>
4.1	Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.	12	3	4	5
	<b>ИТОГО</b>	<b>108</b>	<b>17</b>	<b>34</b>	<b>57</b>

### 4.2. Содержание дисциплины, структурированное по разделам и темам

Интерактивные занятия по лекциям проводятся в виде компьютерных презентаций 4 часа.

#### Раздел 1. Физиология растительной клетки.

**Тема 1.1** Физиология растительной клетки. Компьютерная презентация (1 ч).

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

Растительная клетка как клетка эукариотического организма содержит ядро с одним или несколькими ядрышками, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, микротела, рибосомы и полирибосомы, компоненты цитоскелета - микротрубочки и микрофиламенты. В отличие от других эукариотических организмов для растительных клеток характерны:

- 1) пластинная система, возникающая в связи с фототрофным способом питания,
- 2) полисахаридная клеточная стенка, окружающая клетку,
- 3) центральная вакуоль в зрелых клетках, играющая важную роль в поддержании тургора.

Кроме того, у делящейся растительной клетки нет центриолей. Электронно-микроскопические снимки свидетельствуют о том, что клеточная, или плазматическая, мембрана (плазмалемма) и внутриклеточные мембраны составляют основу ультраструктуры клеток эукариот.

**Клеточная стенка.** Клетки растений окружены плотной полисахаридной оболочкой, выстланной изнутри **плазмалеммой**. Формируется клеточная стенка на стадии телофазы во время митотического

деления клеток. Клеточную с тикую делящихся и растущих растяжением клеток называют *первичной*. После прекращения роста клетки на первичную клеточную стенку изнутри откладываются новые слои и возникает прочная *вторичная* клеточная стенка.

В состав клеточной стенки входят структурные компоненты (*целлюлоза* у растений, *хитин* у грибов), компоненты матрикса стенки (*гемицеллюлозы, пектин, белки*), инкрустирующие компоненты (*лигнин, суберин*) и вещества, откладывающиеся на поверхности стенки (*кутин и воска*). Клеточные стенки могут содержать также силикаты и карбонаты кальция.

Благодаря контакту соседних клеток друг с другом возникает единая система клеточных стенок, получившая название *апопласта*. По апопласту, минуя мембранные барьеры, от клетки к клетке перемещаются вещества. Межмолекулярное пространство в фазе клеточной стенки, где осуществляются диффузия, адсорбция и освобождение водорастворимых веществ, называется *кажущимся свободным пространством*.

Клеточные стенки растений пронизаны отверстиями — порами диаметром до 1 мкм. Через них проходят тяжи - *плазмодесмы*, благодаря которым осуществляются межклеточные контакты. Каждая плазмодесма представляет собой канал, выстланный *плазмалеммой*, непрерывно переходящей из клетки в клетку. Центральную часть поры занимает десмотрубка, состоящая из спирально расположенных белковых субъединиц. Десмотрубка сообщается с мембранами ЭР соседних клеток. Вокруг десмотрубки имеется слой цитоплазмы, которая может соединяться с цитоплазмой соседних клеток. Таким образом, связи между клетками могут осуществляться через цитоплазму, плазмалемму, ЭР и клеточные стенки. Единая система цитоплазмы клеток тканей и органов называется *симпластом*.

Будучи продуктом метаболической активности протопласта, клеточная стенка выполняет функцию защиты содержимого клетки от повреждений и избыточной потери воды, поддерживает форму (за счет тургора) и определяет размер клетки, служит важным компонентом ионного обмена клетки (как ионообменник) и местом транспорта веществ из клетки в клетку внеклеточным путем (апопластный транспорт). Биогенез клеточной стенки играет важную роль в росте и дифференцировке клетки.

## Раздел 2. Основные физиологические процессы

### Тема 2.1 Водный обмен растения

#### Функции воды в растении

Вода имеет определяющее значение для жизнедеятельности растения. Она составляет от 80 до 95% массы растущих тканей. В семенах же ее содержание резко снижается и составляет от 5 до 15%. Для увеличения биомассы растительного организма на 1 г необходимо, чтобы около 500 г воды поглотилось корневой системой, транспортировалось по растению и выделилось с его поверхности в атмосферу. Вода обладает уникальными свойствами, благодаря которым она имеет первостепенное значение во всех процессах жизнедеятельности клетки. Даже небольшое нарушение водного режима вызывает серьезные сдвиги в обмене веществ. Именно водная фаза объединяет все клетки и ткани растительного организма в единое целое, участвует в построении и упорядочении многих мембранных структур, гидратирует белки, нуклеиновые кислоты и полисахариды. Вода является основным растворителем и активным метаболитом многих биохимических процессов. При фотосинтезе вода служит донором электронов и протонов, используемых на восстановительные биосинтезы. При дыхании, например в цикле Кребса, вода принимает непосредственное участие в окислительных процессах. Процессы гидролиза, а в ряде случаев и синтеза идут с участием воды. Передвижение веществ по растению в сосудах ксилемы и ситовидных трубках осуществляется в водной среде. Обладая высокой теплоемкостью и большой удельной теплотой парообразования, вода обеспечивает терморегуляцию растительного организма и защищает ткани от резких колебаний температуры. Благодаря явлениям осмоса и тургорному давлению, вода обеспечивает упругое состояние клеток и тканей растительного организма, а также их защиту (как амортизатор) при механических воздействиях.

Вода может находиться в *трех агрегатных состояниях* — твердом, жидком и газообразном. В структуре льда каждая молекула воды окружена четырьмя другими молекулами, образующими тетраэдр, формируя таким образом кристаллическую структуру льда. Жидкая вода в зависимости от температуры может находиться либо в жидкокристаллической форме, либо в свободном состоянии. В жидкокристаллическом состоянии молекулы воды объединены водородными связями в кластеры, время жизни которых составляет  $10^{10}$  —  $10^{11}$  с. Считается, что в каждый момент времени в формировании кластеров участвует до 2/3 молекул воды.

Биологические мембраны могут содержать до 25% воды в связанной форме. В связанной форме вода находится и в капиллярах (капиллярная вода). В основе явления *капиллярности* лежат три процесса: **когезия, адгезия и поверхностное натяжение**. Все эти процессы имеют место в биологических системах. *Когезией* называют процесс связывания (сцепления) молекул воды между собой за счет водородных связей. Взаимодействие молекул воды с твердой фазой (например, с клеточной стенкой) за счет водородных связей называют *адгезией*. Адгезия (или прилипание) характерна только для воды, у

ртути, например, этого не происходит. В основе капиллярности, т. е. подъема воды по капилляру против вектора силы тяжести, лежат оба этих процесса, а также **поверхностное натяжение**. На границе раздела фаз молекулы воды испытывают более сильное притяжение со стороны ее жидкой фазы, чем со стороны газообразной среды. Эти различия между поверхностными и глубинными слоями молекул воды уменьшаются с увеличением расстояния от поверхности.

**Теплоемкость воды** (количество теплоты, необходимое для повышения ее температуры на 1°C) в 5-30 раз выше, чем у других веществ. Только водород и аммиак обладают большей теплоемкостью. Эта особенность воды объясняется сцеплением молекул воды друг с другом (**когезией**) за счет водородных связей и обеспечивает защиту растений от резкого повышения температуры.

Водные растворы. В теории растворов известно такое правило: подобное растворяется в подобном. Вода из-за **полярной структуры** и небольших размеров молекулы является наилучшим растворителем **полярных веществ**. Растворение, например, кристаллов неорганических солей осуществляется за счет гидратации ионов, входящих в состав растворяемых соединений. Хорошо растворяются в воде также сахара, белки и другие органические соединения, которые содержат полярные группы. При растворении молекулы воды ориентируются вокруг ионов и полярных молекул, нейтрализуя их электрические заряды. Это ослабляет электростатические взаимодействия между заряженными веществами и повышает их растворимость. Вода, связанная с ионами, называется **связанной осмотически** и является важным элементом осмотического давления в клетках растений. Вода, оказавшаяся внутри макромолекул (**иммобилизованная**), может находиться в двух формах. Одна часть ее формирует слой первичной гидратации, а вторая сохраняет свойства обычной воды, но с ограниченной подвижностью.

Водный обмен растительных клеток. Поглощение воды из внешней среды является обязательным условием существования любого живого организма. Поступление воды в клетки идет в результате осмоса, набухания биокolloидов и увеличения степени их гидратации, а также активным путем. В **тургесцентных** клетках центральная вакуоль плотно прижимает цитоплазму к клеточной стенке, тем самым способствуя поддержанию формы клетки в мягких органах растения, например в листьях. При недостатке влаги вода выходит из вакуоли, что приводит к утрате тургора и увяданию.

Формы воды в растительных клетках. Содержание воды в растительных тканях очень изменчиво, зависит от времени года и суток и сильно различается у различных видов и тканей растений. Вода может находиться в клетках и тканях в двух состояниях: свободном и связанном. **Свободная вода** — это чистая, лишенная каких-либо примесей вода с высокой подвижностью. Под **связанной** подразумевают содержащуюся в гетерогенных системах воду, которая по может служить растворителем и имеет ограниченную подвижность. Различают три формы связанного состояния воды: **осмотически связанную**, **коллоидно связанную** и **капиллярно связанную**. **Осмотически связанная вода** участвует в гидратации растворяемых веществ. **Коллоидно связанная вода** включает **интрамицеллярную воду**, находящуюся внутри коллоидной системы, и **интермицеллярную воду** на поверхности коллоидов и между ними. **Капиллярно связанная вода** находится в клеточных стенках и сосудах проводящей системы. Содержание воды в цитоплазме может достигать 95% от ее массы. Наибольшее количество воды в цитоплазме связывается на поверхности и внутри белковых молекул. Помимо белков цитоплазма содержит ионы, сахара, липиды и другие соединения, которые также оказывают влияние на состояние воды.

Больше всего воды в растительной клетке (до 98%) концентрируется в **вакуоли**. Вакуолярный сок содержит сахара, органические кислоты, ионы, белки и другие соединения, которые связывают воду осмотически и как биокolloиды. Вода в клетке может быть связана также **пластидами, митохондриями и ядром**, которые способны к самостоятельному регулированию своего водообмена за счет набухания или удерживания воды при обезвоживании клетки. В отличие от цитоплазмы содержание воды в пластидах и митохондриях обычно ниже (около 50%), что объясняется присутствием в них большого количества липидов и гидрофобных веществ. Вода является важным структурным компонентом мембран, которые могут содержать до 25% воды в связанной форме. **Связанная в мембранах** вода обуславливает, например, образование строго ориентированного слоя фосфолипидов и результате гидрофобных взаимодействий молекул.

Водный потенциал. Энергетический уровень воды, как и любого другого вещества, отражаемый скоростью диффузии, называют **химическим потенциалом**, или, применительно к воде, **водным потенциалом**. Направление диффузии молекул воды, или массового водного тока, определяется **градиентом водного потенциала**. Наибольшая величина водного потенциала у чистой воды. Она условно принята за 0. Водный потенциал растворов, растительных клеток и тканей, почвы, атмосферы, как правило, имеет отрицательное значение.

**Осмозом** называют процесс диффузии воды в раствор, отделенный полупроницаемой мембраной, которая пропускает молекулы растворителя, но не растворенных веществ. Существуют также активные механизмы поглощения воды клетками. Основной движущей силой водных потоков в клетках и тканях растений является градиент осмотического потенциала. Численно **осмотический потенциал** равен тому

давлению, которое необходимо приложить к раствору, чтобы предотвратить поступление в него воды. Если вода диффундирует в раствор, отделенный от нее полупроницаемой мембраной, возникает давление (*осмотическое давление*), равное по величине, но противоположное по знаку исходному осмотическому потенциалу. Для измерения осмотического давления можно использовать осмотическую ячейку или осмометр, предложенный еще в 1826 г. французским физиологом Анри Дютроше. Прибор состоит из трех отсеков: внешнего сосуда с водой, внутреннего сосуда с раствором осмотически активного вещества, например сахарозы, и манометрической трубки. Внешний и внутренний сосуды разделены полупроницаемой мембраной, которая пропускает только воду, но не осмотик. Во внутренний сосуд вставлена градуированная манометрическая трубка, сообщающаяся с атмосферой. Из-за разницы осмотического давления вода будет поступать из внешнего сосуда во внутреннюю ячейку. Это приведет к увеличению объема жидкости во внутренней ячейке и поднятию раствора в манометрической трубке до уровня, при котором гидростатическое давление столба жидкости сравняется с осмотическим давлением раствора.

Транспорт воды в растительной клетке. Растительную клетку условно можно сравнить с осмометром, внутренним отсеком которого является цитоплазма (или вакуоль), окруженная мембраной. Если плазмолизированную клетку погрузить в чистую воду, то в нее начнет поступать вода. В отсутствие противодействия клеточной стенки поступление воды в клетку целиком определяется ее **осмотическим потенциалом**. Однако по мере проникновения воды объем клетки возрастает, вода разбавляет ее содержимое и клеточная стенка начинает испытывать давление. Давление, которое возникает за счет увеличения объема вакуоли и прижатия цитоплазмы к клеточной стенке, называется **тургорным**. Тургорное давление тождественно противодействию клеточной стенки, но противоположно ему по знаку. Тургорное давление необходимо для **роста растительных клеток растяжением, газообмена листьев, передвижения веществ по флоэме, процессов мембранного транспорта**. Оно придает **механическую прочность** нелигнифицированным тканям и поддерживает их форму.

Одновременно с **тургорным давлением** возникает равное ему по абсолютной величине противодействие клеточной стенки на клеточное содержимое. Под **потенциалом давления** понимают именно противодействие клеточной стенки. При его достаточно большом значении дальнейший приток воды в клетку прекращается. Устанавливается динамическое равновесие, при котором положительный **потенциал давления** полностью уравновешивается отрицательным **осмотическим потенциалом**, и клетка перестает поглощать воду — ее **водный потенциал равен нулю**.

Когда растение испытывает недостаток влаги и **водный потенциал** клеточной стенки ниже, чем внутри клетки. В таком случае вода выходит из вакуоли, клетки теряют тургор, становятся вялыми и мягкими. В искусственных условиях потери тургора можно добиться при погружении растительных тканей в более концентрированные растворы, чем клеточное содержимое. При этом может происходить отделение плазмалеммы от клеточной стенки и уменьшение объема протопласта. Явление потери тургора клетками в гипертонической среде называют **плазмолизом**.

Водный баланс растения. Движущие силы водного потока от почвы через растение в атмосферу включают три типа градиентов: гидростатического давления, водного потенциала и концентрации водяных паров. Градиенты гидростатического давления, влияющие на транспорт воды в растении, имеются на границе почвенного воздуха и клеток корня, а также между сосудами ксилемы и окружающими тканями. Поступлению воды в клетку корневого волоска способствует также гидростатическое давление почвенного воздуха. Из окончаний сосудов ксилемы вода поступает в клеточную стенку клеток мезофилла, где она испаряется в воздушной полости листа. Так как концентрация водяных паров внутри листа обычно выше, чем в атмосфере, вода по градиенту диффузионным путем выходит из листа через устьица.

Поглощение воды корнями. Почти вся поглощаемая растением вода поступает в него через корни. Лишь незначительное количество воды поглощают наземные части растения. Вода поглощается главным образом за счет осмотических сил, перемещаясь от участков с высоким водным потенциалом почвы к участкам с более низким водным потенциалом корня. В транспорте воды может также участвовать и микориза, особенно в старых частях корня. При недостатке влаги вода становится основным фактором, определяющим скорость и направление роста корня. При недостатке воды рост корня ориентирован по градиенту влажности, а не силы тяжести. При этом происходит резкое возрастание поглощающей поверхности за счет увеличения количества корневых волосков.

Строение корня. Все особенности анатомии и морфологии корня связаны с его основной функцией — поглощением воды и растворенных в ней минеральных веществ из почвы, а также их транспортом в наземную часть растения. В первичном строении корня различают более десяти типов тканей.

**Эпидерма** корня (**ризодерма**) чаще всего представляет собой однослойную ткань, покрывающую корень снаружи. У одних видов растений эпидермальные клетки делятся на два типа — **трихобласты**, которые образуют корневые волоски, и **атрихобласты**, не способные к их формированию. У других видов каждая клетка ризодермы способна формировать корневой волосок. Основная функция



эпидермиса связана с поглощением воды и минеральных веществ. Для этого очень важна площадь контакта его поверхности с почвой. У большинства растений корневая система образует сильно разветвленную сеть, глубоко пронизывающую почву. Площадь корневой поверхности обычно на один-два порядка превышает площадь надземной части растений. Многочисленные корневые волоски проникают между почвенными частицами, увеличивая поглощающую поверхность корня.

**Эндодерма** сформирована одним слоем клеток, каждая из которых содержит в клеточной стенке **поясок Каспари** — водонепроницаемый слой **суберина и лигнина**. Поэтому **апопластный** водный поток на уровне эндодермы прерывается. Эндодерма разделяет клетки коры и ткани центрального цилиндра. Между эндодермой и эпидермой находится **кора корня**, состоящая из нескольких слоев паренхимных клеток. Между клетками коры имеются крупные межклетники, обеспечивающие хорошую аэрацию. У травянистых растений кора может занимать до 85% объема корня.

**Центральный цилиндр** (стела) включает проводящие ткани (**ксилему и флоэму**) и один или несколько слоев непроводящих клеток — **перицикл**. Ткани, входящие в центральный цилиндр, отделены от клеток коры корня эндодермой. **Перицикл** представляет собой слой клеток, расположенный непосредственно под эндодермой. Из перицикла происходит образование боковых и придаточных корней, камбия и феллогена. Через клетки перицикла проходит радиальный поток воды, ионов и ассимилятов.

Радиальный транспорт воды в корне. От поверхности корня до сосудов ксилемы вода должна пройти клетки эпидермы, коры, эндодермы и перицикла. Радиальное передвижение воды в корне возможно двумя путями: через цитоплазму по плазмодесмам (**симпластный поток**) и по клеточным стенкам (**апопластный поток**). При **симпластном транспорте** вначале вода и ионы поглощаются клетками эпидермиса или коры, а затем перемещаются от клетки к клетке по плазмодесмам до сосудов ксилемы. В сосуды ксилемы вода и растворенные в ней минеральные вещества попадают из паренхимных клеток центрального цилиндра.

**Апопластный транспорт** воды гораздо быстрее, поскольку сопротивление клеточных стенок для воды гораздо ниже, чем у цитоплазмы. Однако апопластный поток воды и растворенных в ней ионов обрывается на уровне эндодермы из-за непроницаемых для него **поясков Каспари**. Поэтому на уровне эндодермы вода и ионы должны войти в клетку через мембрану и далее передвигаться уже **симпластным** путем. Следует отметить, что клетки эндодермы не всегда непроницаемы для воды. Во-первых, в молодых растущих клетках **пояски Каспари** еще не сформированы. Во-вторых, эндодерма прерывается в участках корня, где происходит заложение боковых корней. Тем не менее, массовый поток воды по **апопласту** через клетки эндодермы резко ограничен. Это обстоятельство может эффективно использоваться для тонкого регулирования радиального транспорта воды в корне.

**Корневое давление.** В сосуды ксилемы вода поступает благодаря градиенту водного потенциала. Осмотически активными веществами в сосудах ксилемы служат минеральные вещества и некоторые метаболиты, выделяемые активными насосами, функционирующими в плазмалемме паренхимных клеток центрального цилиндра. Эти вещества создают осмотический потенциал, способствующий осмотическому транспорту воды в сосуды ксилемы. В результате этого процесса развивается гидростатическое (**корневое**) **давление**, обеспечивающее поднятие раствора по сосудам ксилемы в надземную часть растения. Механизм, обеспечивающий поднятие воды наверх за счет корневого давления, называют **нижним концевым двигателем**.

Хорошим примером работы нижнего концевого двигателя является такое явление, как **плач растений**. На этом явлении основан сбор березового сока. Если у вегетирующего растения удалить стебель, то на срезе начинает выделяться ксилемный сок, или **посока**. При этом, если на срез поместить манометр, можно измерить величину корневого давления.

Еще одним доказательством существования корневого давления и работы нижнего концевого двигателя является **гуттация** — процесс выделения капель жидкости на кончиках листьев при высокой влажности воздуха, когда транспирация затруднена. В таких условиях подъем воды осуществляется главным образом за счет корневого давления. Явление гуттации особенно характерно для тропиков, где можно попасть под дождь гуттирующих растений.

**Транспирация.** Одной из главных проблем, с которой растения столкнулись при выходе на сушу, была двойственность их требований к условиям существования в воздушной среде. С одной стороны, атмосфера является источником CO<sub>2</sub>, необходимого для фотосинтеза. Поэтому клеткам, участвующим в фиксации углекислоты, необходим постоянный доступ к атмосферному воздуху. С другой стороны, сухость атмосферного воздуха является причиной обезвоживания растений. Так что растению одновременно приходится отвечать двум противоречащим друг другу требованиям: максимального поглощения листовой поверхностью при минимальных потерях воды. По этому поводу даже существует образное выражение, что растение постоянно мечется между Сциллой голода и Харибдой жажды.

В растительном организме должен существовать тонкий и динамичный механизм регулирования поглощения CO<sub>2</sub> и испарения воды, который обеспечивал бы максимальную продуктивность

фотосинтеза при минимальных потерях воды. Процесс испарения воды надземными органами растения называют **транспирацией**. Транспирацию называют **верхним концевым двигателем**. Различают **устьичную и кутикулярную транспирацию**.

Устьичная транспирация складывается по крайней мере из четырех процессов: 1) передвижение воды из сосудов в клеточные стенки клеток мезофилла; 2) испарение с поверхности клеток мезофилла; 3) диффузия водяных паров в полости листа; 4) выход водяных паров в атмосферу через устьица.

Несмотря на все многообразие, замыкающие клетки устьиц можно разделить на два типа. Клетки первого типа, характерные для травянистых злаков и некоторых других видов однодольных растений, например пальм, имеют **гантелеобразную форму**: узкие в средней части и расширенные на обоих концах. Замыкающие клетки второго типа, имеющие форму серпа с закругленными концами (**почковидную форму**), встречаются у всех двудольных растений, мхов, папоротников, голосеменных и многих однодольных растений.

Процесс **открывания устьиц** начинается с поглощения замыкающими клетками осмотически активных соединений. Это индуцирует резкое падение осмотического потенциала и поток воды внутрь клеток. **Закрывание устьиц** индуцируется выходом осмотически активных веществ и воды из замыкающих клеток. Из внешних факторов самое сильное влияние на устьичные движения оказывают свет и влажность воздуха.

Кутикулярная транспирация. Испарение воды в атмосферу из клеточных стенок эпидермиса листа называют **кутикулярной транспирацией**. При открытых устьицах потери водяного пара через кутикулу листа обычно незначительны по сравнению с общей транспирацией. Однако, если устьица закрыты, например во время засухи, кутикулярная транспирация приобретает важное значение в водном режиме растения. Интенсивность **кутикулярной транспирации** зависит от толщины кутикулы: у молодых листьев с тонкой кутикулой она составляет 50%, у зрелых листьев с мощной кутикулой — 10% от всей транспирации, в стареющих листьях кутикулярное испарение воды вновь возрастает из-за разрушения и растрескивания кутикулы.

Передвижение воды по сосудистой системе растения. Главным путем, по которому в растении транспортируются вода и минеральные вещества, являются сосуды ксилемы. Эта ткань включает несколько типов мертвых вытянутых проводящих клеток, контактирующих с живыми паренхимными клетками. Транспорт воды по сосудистой системе идет по градиенту водного потенциала.

Строение проводящей системы. Основной водопроводящей тканью сосудистых растений является **ксилема**. Пространственно она объединена с **флоэмой**, вместе с которой они образуют непрерывную проводящую систему, проходящую через все органы и ткани растения. В зависимости от происхождения и этапа развития различают первичные и вторичные проводящие ткани. Первичные проводящие ткани образуются из прокамбии, вторичные — из камбия. И первичная, и вторичная ксилема, несмотря на ряд гистологических различий, содержат водопроводящие элементы, паренхимные клетки, а также некоторые другие типы клеток, например опорные. Чаще всего свойства этих клеток анализируют на примере вторичной ксилемы древесных растений.

Специализированными клетками ксилемы, выполняющими функцию проведения воды и растворенных в ней веществ, являются **трахеальные элементы**, клетки которых в зрелом состоянии мертвые и имеют вытянутую форму. Для них характерна **лигнифицированная**, пронизанная порами клеточная стенка. Существует два типа трахеальных элементов — **трахеиды и членики сосудов**. Они отличаются друг от друга тем, что у члеников сосудов имеются перфорации (сквозные отверстия) на каждом конце клетки. У трахеид же таких перфораций нет. В трахеидах передвижение воды из клетки в клетку осуществляется через **поровые мембраны**. По членикам сосудов вода движется свободно через перфорации.

Продольные ряды члеников, связанных перфорациями, чаще называют **сосудами**. **Сосуды ксилемы** похожи на полые трубки из клеточных стенок, которые расположены одна над другой. Средняя длина сосудов около 10 см, хотя у некоторых видов они могут простираться почти на всю высоту дерева. Средний диаметр сосудов от 0,3 до 0,5 мм. Перфорированную часть члеников сосудов называют **перфорационной пластинкой**. У голосеменных растений функцию транспорта воды выполняют **трахеиды** — остроконечные, вытянутые, мертвые клетки длиной 1-10 см. **Трахеиды** обладают сильно **лигнифицированной** клеточной стенкой, которая пронизана многочисленными порами. Форма, размеры и количество пор сильно варьируют у различных видов растений. Трахеиды имеются во всех сосудистых растениях. У покрытосеменных растений они чаще встречаются в молодых тканях. Сосуды ксилемы контактируют с паренхимными клетками центрального цилиндра, которые транспортируют ионы в сосуды через поры. Клетки, активно участвующие в процессе транспорта веществ в сосуды и обратно, называются **передаточными**. Эти клетки могут одновременно граничить и с сосудами ксилемы, и с ситовидными трубками.

Движущие силы водного потока. Движущей силой водного потока по сосудам вдоль растения является **градиент водного потенциала**, который включает как минимум 4 типа градиентов:

**осмотического потенциала, гидростатического давления, гравитационного потенциала и концентрации водяных паров.** Градиенты гидростатического давления регистрируются на границе почвы и корня, а также между ксилемой корня и листа. Значительный перепад осмотического потенциала имеется между почвенным раствором и клетками коры корня, между ксилемой и клетками мезофилла. Процесс передвижения воды по сосудам ксилемы вверх по растению определяется градиентом гидростатического давления, возникающим в процессе разгрузки ассимилятов, транспортируемых по флоэме. В листьях водный поток направляется по градиенту осмотического потенциала в сосуды флоэмы, где идет процесс загрузки ассимилятов.

**Тема 2.2** Фотосинтез. Компьютерная презентация (1 ч).

### **Значение фотосинтеза**

Существуют два типа фотосинтезирующих организмов - фотоавтотрофы и фотогетеротрофы. Большую часть таких организмов составляют фотоавтотрофы. Все живое на Земле зависит от фотосинтеза - либо непосредственно, либо, как в случае животных, косвенно. Фотосинтез делает энергию и углерод доступными для живых организмов и обеспечивает выделение кислорода в атмосферу, что необходимо для всех **аэробных** форм жизни.

**Лист** - главный фотосинтезирующий орган высших растений. Как и у всех других органов, строение листа и его функции тесно взаимосвязаны. Из уравнения фотосинтеза можно сделать вывод, что

1) листьям нужен источник двуокиси углерода и вода; 2) листья должны быть приспособлены к поглощению солнечной энергии, и в них должен быть хлорофилл; 3) как один из отходов будет выделяться кислород; 4) полезный продукт - углевод - должен транспортироваться в другие части растения или откладываться в запас.

Лист - весьма специализированный орган, удовлетворяющий всем этим требованиям. Последнее, на что надо обратить внимание, это расположение листьев, которые минимально перекрывают друг друга. Такая листовая мозаика особенно заметна у некоторых растений, например у плюща. Выдвижению листьев на свет способствуют еще два явления - этиоляция (усиленный рост побега в длину в темноте) и фототропизм (рост по направлению к свету).

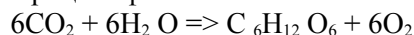
### **Хлоропласты**

У эукариот фотосинтез происходит в особых органеллах, называемых **хлоропластами**. В хлоропластах всегда содержатся хлорофилл и другие фотосинтетические пигменты, локализованные в системе мембран, которые погружены в основное вещество хлоропласта - строму. Мембранная система - это то место, где протекают световые реакции фотосинтеза. В мембранах находятся **хлорофилл** и другие **пигменты, ферменты и переносчики электронов**. Вся система состоит из множества плоских, заполненных жидкостью мешков, называемых **тилакоидами**. **Тилакоиды** местами уложены в стопки - **граны**. Отдельные **граны** соединены друг с другом **ламеллами** (одиночными слоями). Каждая грана похожа на кучку монет, уложенных столбиком, а ламеллы чаще всего имеют вид пластинок. В световом микроскопе граны едва различимы в виде мелких зернышек.

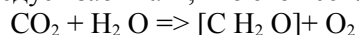
В **строме** происходят **темновые** реакции фотосинтеза. По своему строению строма напоминает гель; в ней находятся растворимые ферменты, в том числе все ферменты **цикла Кальвина**, а также другие химические соединения, в частности **сахара и органические кислоты**. Избыток углеводов, образовавшихся в процессе фотосинтеза, запасается здесь в виде зерен **крахмала** (главным образом на свету). С мембранами часто бывают связаны шаровидные капельки липидов. Их становится заметно больше, когда мембраны стареют и разрушаются. По-видимому, в этих капельках аккумулируются липиды мембран. В хлоропластах они часто бывают очень большими, и в них накапливаются **каротиноидные** пигменты,

Фотосинтетические пигменты высших растений делятся на две группы - **хлорофиллы** и **каротиноиды**. Роль этих пигментов состоит в том, чтобы **поглощать свет и превращать его энергию в химическую энергию**. Пигменты локализованы в мембранах хлоропластов, и хлоропласты обычно располагаются в клетке так, чтобы их мембраны находились под прямым углом к источнику света, что гарантирует максимальное поглощение света. **Хлорофиллы** поглощают главным образом **красный и сине-фиолетовый** свет. **Каротиноиды** - это желтые, оранжевые, красные или коричневые пигменты, которые сильно поглощают в **сине-фиолетовой** области. Обычно они замаскированы зелеными хлорофиллами, но хорошо выявляются перед листопадом, так как хлорофиллы в листьях распадаются первыми. Они не только **функционируют как дополнительные пигменты**, но и **защищают хлорофилл от избытка света** и **от окисления кислородом**, выделяющимся при фотосинтезе.

Процесс фотосинтеза обычно описывают уравнением



Им удобно пользоваться, когда надо показать, что образуется одна молекула сахара, но при этом не следует забывать, что это всего лишь суммарное отображение многих событий.



Такого соединения, как  $\text{CH}_2\text{O}$ , не существует, но эта формула отражает состав углевода.

Фотосинтез включает **две стадии**, первая из которых состоит в **получении водорода**. У растений водород получается путем расщепления воды на кислород и водород; для этого расщепления нужна энергия, которую и дает свет (отсюда и сам процесс стали называть фотоллизом (греч. photo-свет, lysis-расщепление). Кислород выделяется как ненужный побочный продукт. Во второй стадии **водород соединяется с  $CO_2$**  и образуется **углевод**. Присоединение водорода - это один из примеров химической реакции, называемой восстановлением.

Тот факт, что фотосинтез является двухстадийным процессом, был впервые установлен в 20-е-30-е годы. Для первой стадии характерны так называемые **световые реакции**, для которых нужен свет. На второй стадии свет не нужен, и поэтому соответствующие реакции, хотя они тоже происходят на свету, называли **темновыми реакциями**. Сейчас выяснено, что это два отдельных набора реакций, которые к тому же разделены и в пространстве: **световые реакции** происходят **в мембранах хлоропластов**, а **темновые - в их строме**. Когда было установлено, что фотосинтез складывается из световых реакций и следующих за ними темновых реакций, к концу 50-х годов осталось только выяснить, что же это за реакции.

### Темновые реакции

Для темновых реакций, которые протекают в строме, свет не нужен. Восстановление  $CO_2$  происходит за счет энергии (АТФ) и восстановительной силы (НАДФ- $H_2$ ), образующихся при световых реакциях. Темновые реакции контролируются ферментами. Последовательность этих реакций была определена в США Кальвином, Бенсоном и Бэссемом.

### Этапы пути углерода

**Фиксация двуокиси углерода:** Акцептором  $CO_2$  служит пятиуглеродный сахар (пентоза) **рибулозобисфосфат** (т. е. рибулоза с двумя фосфатными группами; раньше это соединение называли рибулозодифосфатом). Присоединение  $CO_2$  к тому или иному веществу называется **карбоксилированием**, а фермент, катализирующий такую реакцию, - **карбоксилазой**. Образующийся шестиуглеродный продукт неустойчив и сразу же распадается на две молекулы **фосфоглицериновой кислоты (ФГК)**, которая и является первым продуктом фотосинтеза. Фермент рибулозобисфосфаткарбоксилаза содержится в строме хлоропластов в большом количестве это фактически самый распространенный в мире белок.

**ФГК** содержит три атома углерода и имеет кислотную карбоксильную группу ( $-COOH$ ). **ТФ** - это **триозофосфат**, или **глицеральдегидфосфат** (трехуглеродный сахар); он имеет альдегидную группу ( $-CHO$ ). Для удаления кислорода из ФГК (т.е. для ее восстановления) используются восстановительная сила НАДФ  $\cdot H_2$  и энергия АТФ. Реакция протекает в два этапа: сначала расходуется часть АТФ, образовавшегося в ходе световых реакций, а затем используется весь НАДФ- $H_2$ , также полученный на свету. Суммарный результат-восстановление карбоксильной группы кислоты ( $-COOH$ ) до альдегидной группы ( $-CHO$ ). Продукт реакции - триозофосфат, т.е. трехуглеродный сахар с присоединенной к нему фосфатной группой. В этом соединении больше химической энергии, чем в ФГК, и это первый углевод, который образуется при фотосинтезе.

### Регенерация акцептора для $CO_2$ - рибулозобисфосфата.

Часть **триозофосфата (ТФ)** должна израсходоваться на регенерацию **рибулозобисфосфата**, который используется в первой реакции. Этот процесс представляет собой сложный цикл, в котором участвуют сахарофосфаты с 3, 4, 5, 6, 7 атомами углерода. Именно здесь и расходуется остальной АТФ. Здесь важно обратить внимание на то, что на образование двух молекул триозофосфата идет шесть молекул  $CO_2$ .

### Метаболизм фосфоглицериновой кислоты и триозофосфата

Хотя **триозофосфат (фосфоглицеральдегид)** и является конечным продуктом цикла Кальвина, он не накапливается в больших количествах, так как сразу же превращается в другие продукты. Самые известные из них - **глюкоза, сахароза и крахмал**, однако быстро образуются и другие вещества - **жиры и органические кислоты** (в том числе **жирные кислоты и аминокислоты**). Строго говоря, фотосинтез заканчивается, как только образуется триозофосфат, поскольку все дальнейшие реакции происходят и у нефотосинтезирующих организмов, таких, как грибы и животные. Очень важно, однако, показать здесь, каким образом фосфоглицериновая кислота и триозофосфат могут использоваться для синтеза всех питательных веществ, необходимых растению. Центральное место в общем метаболизме клетки занимают реакции гликолиза и цикла Кребса. И фосфоглицериновая кислота, и триозофосфат являются промежуточными продуктами гликолиза.

### Синтез углеводов

Углеводы образуются в результате процесса, который по существу представляет собой обращение гликолиза. Два важнейших углеводных продукта - **сахароза и крахмал**. Углеводы транспортируются из листьев во флоэму в форме сахарозы, а крахмал-это запасный углевод и один из самых легко выявляемых продуктов фотосинтеза.

### Синтез липидов

**Фосфоглицериновая кислота** вступает на путь гликолиза, превращается в ацетильную группу, которая присоединяется к коферменту А и образует **ацетил-кофермент А**. Из последнего синтезируются **жирные кислоты** - как в цитоплазме, так и в хлоропластах (но не в митохондриях, где, наоборот, происходит расщепление жирных кислот). В то же время из **триозофосфата** образуется **глицерол**.

### Синтез белков

В состав фосфоглицериновой кислоты и триозофосфата входят углерод, водород и кислород. Между тем для синтеза аминокислот, а значит и белков, нужны еще азот, сера и в некоторых случаях фосфор. Все эти элементы растения получают из почвенного раствора (а водные растения - из окружающей их воды) в виде неорганических солей (нитратов, сульфатов и фосфатов). Высшие растения способны синтезировать все необходимые им аминокислоты. Для этого им нужен источник азота в виде аммиака или нитратов, а источником углерода служит фосфоглицериновая кислота - продукт фотосинтеза. Для образования аминокислот непосредственно расходуются около одной трети всего фиксируемого углерода и примерно две трети азота, поглощаемого растением.

### Фотодыхание

Как полагают, фотосинтез возник, когда атмосфера была намного богаче двуокисью углерода, чем теперь, а кислорода в ней было очень мало-вероятно, около 0,02% (сейчас-21%). Уже в 1920г. стало известно, что кислород обычно подавляет фотосинтез, однако причины этого были выяснены только в 1971 г. Оказалось, что для фермента, фиксирующего  $\text{CO}_2$ , т. е. рибулозобисфосфат-карбоксилазы, субстратом может служить не только двуокись углерода, но и кислород. Действительно, эти два газа конкурируют за один и тот же активный центр. Если с ферментом взаимодействует кислород, то катализируется такая реакция:

1.  $\text{O}_2 + \text{рибулозобисфосфат (C}_5\text{)} \Rightarrow \text{фосфогликолат (C}_2\text{)} + \text{фосфоглицериновая кислота (C}_3\text{)}$
2.  $\text{CO}_2 + \text{рибулозобисфосфат (C}_5\text{)} \Rightarrow 2 \text{ фосфоглицериновых кислоты ФГА (C}_3\text{)}$

Реакция 1 называется **оксигенацией**; поэтому один и тот же фермент называют рибулозобисфосфатоксигеназой. когда он катализирует эту реакцию, и рибулозобисфосфат-карбоксилазой, когда он участвует в реакции 2. Вместо двух молекул **фосфоглицериновой кислоты (ФГК)**, образующихся в ходе реакции 2, во время реакции 1 образуется одна молекула ФГК и одна молекула фосфогликолата. Фосфатная группа сразу же отщепляется, и **фосфогликолат** (фосфогликолевая кислота) превращается в **гликолат** (гликолевую кислоту).

Поэтому кислород является конкурентным ингибитором фиксации  $\text{CO}_2$ , и всякое повышение концентрации кислорода способствует поглощению его самого, а не  $\text{CO}_2$ , и таким образом ингибирует фотосинтез. И наоборот, всякое повышение концентрации  $\text{CO}_2$  будет благоприятствовать реакции карбоксилирования.

**Фотодыхание** - это зависимое от света потребление кислорода с выделением двуокиси углерода на свету. Оно не имеет никакого отношения к обычному дыханию (которое теперь иногда называют темновым дыханием, чтобы избежать путаницы) и похоже на него лишь тем, что здесь тоже используется кислород и тоже выделяется  $\text{CO}_2$ . Фотодыхание - светозависимый процесс, так как рибулозобисфосфат - один из продуктов цикла Кальвина - образуется только тогда, когда идет фотосинтез. Назначение фотодыхания - вернуть в цикл хотя бы часть углерода из гликолата, который накапливается в избытке. Многие детали этого процесса для нас несущественны, но следует отметить четыре главных факта:

1. Кислород используется а) при окислении гликолата до глиоксилата в пероксисомах и б) при окислении глицина до серина в митохондриях.
2. Когда глицин окисляется до серина, углерод бесполезно теряется в виде  $\text{CO}_2$ .
3. Бесполезно теряется и энергия, так как расходуются НАДФ-Н<sub>2</sub> и АТФ. Хотя во время превращения глицина в серин и синтезируется АТФ, процесс в целом идет с затратой энергии.
4. В процессе участвуют три разные органеллы - хлоропласты, пероксисомы и митохондрии.
5. В итоге из двух молекул гликолата (2x2 атома С) образуется одна молекула фосфоглицерата, состоящая из трех атомов С; таким образом, из гликолата - этого «отхода производства» - извлекаются три атома углерода из каждых четырех. Поскольку такие промежуточные продукты, как глицин, могут эффективнее синтезироваться иными способами, данный путь, по-видимому, не имеет никаких других функций, кроме только что рассмотренной. Теряющийся при этом углерод-это тот углерод, на фиксацию которого уже была затрачена энергия. К тому же аммиак, который выделяется при окислении глицина в серин, надо снова включать в состав аминокислот с затратой АТФ.

### Краткое резюме по фотодыханию

1. Фотодыхание - это светозависимое поглощение кислорода и выделение  $\text{CO}_2$ .
2. Оно не имеет никакого отношения к обычному («темновому») дыханию.
3. Оно происходит в результате того, что рибулозобисфосфат-карбоксилаза взаимодействует не только с  $\text{CO}_2$ , но и с молекулярным кислородом; в результате образуется совсем ненужный гликолат.

Все остальные реакции этого пути служат лишь для возвращения части углерода из гликолата.

4. Две молекулы гликолата (содержащие четыре атома углерода) превращаются в одну молекулу фосфоглицерата (с тремя атомами углерода), и при этом расходуется энергия. Участие кислорода приводит к тому, что четвертый атом углерода бесполезно теряется в виде  $\text{CO}_2$ .

5. Фотодыхание снижает потенциальную урожайность  $\text{C}_3$ -растений на 30-40%.

#### **C4-фотосинтез**

В 1965 г. было показано, что у одного из тропических растений - сахарного тростника - первыми продуктами фотосинтеза, по-видимому, являются кислоты, содержащие четыре атома углерода (яблочная, щавелевоуксусная и аспарагиновая), а не  $\text{C}_3$ -кислота (фосфоглицериновая), как у хлореллы и у большинства растений умеренной зоны. Эти растения были названы *C4-растениями*. Растения, у которых первым продуктом фотосинтеза является  $\text{C}_3$ -кислота (ФГК), называют *C3-растениями*. В 1966 г. австралийские исследователи *Хэтч и Слэк* показали, что *C4-растения* гораздо эффективнее поглощают двуокись углерода, чем  $\text{C}_3$ -растения. Этот новый путь превращения углерода у *C4-растений* называют *путем Хэтча-Слэка*. Хотя этот процесс несколько различен у разных видов, мы рассмотрим, как он идет у типичного  $\text{C}_4$ -растения кукурузы. Для  $\text{C}_4$ -растений характерно *особое анатомическое строение листа*: все проводящие пучки у них окружены двойным слоем клеток, Хлоропласты клеток внутреннего слоя - обкладки проводящего пучка - отличаются по форме от хлоропластов в клетках мезофилла, из которых состоит наружный слой (**диморфизм хлоропластов**). Это так называемая «кранц-анатомия» (от нем. Kranz - корона, венец, кольцо; при этом имеются в виду два клеточных слоя, на срезе имеющие вид колец).

Путь Хэтча Слэка связан с транспортировкой  $\text{CO}_2$  и водорода из клеток мезофилла в клетки обкладки проводящего пучка. В этих клетках двуокись углерода фиксируется точно так же, как и у  $\text{C}_3$ -растений, а водород используется для ее восстановления.

**Фиксация двуокиси углерода в клетках мезофилла.**  $\text{CO}_2$  фиксируется в цитоплазме клеток мезофилла. Акцептором  $\text{CO}_2$  служит фосфоенолпируват (ФЕП), а не рибулозобисфосфат (РИБФ), а вместо РИБФ-карбоксилазы в этой реакции участвует ФЕП-карбоксилаза. У этого фермента есть два громадных преимущества перед РИБФ-карбоксилазой. Во-первых, у него более высокое сродство к  $\text{CO}_2$ , и, во-вторых, он не взаимодействует с кислородом и поэтому не участвует в фотодыхании. Образующийся оксалоацетат превращается в малат или ас-партат, которые содержат по 4 атома углерода. У этих кислот две карбоксильные (-COOH) группы, т.е. это дикарбоновые кислоты.

**Малатный шунт.** Через плазмодесмы в клеточных стенках малат переходит в хлоропласты клеток обкладки проводящих пучков. Там он используется для образования  $\text{CO}_2$  (путем декарбоксилирования), водорода (за счет окисления) и пирувата. Выделяющийся при этом водород восстанавливает НАДФ до НАДФ  $\text{H}_2$ .

Регенерация акцептора  $\text{CO}_2$  Пируват возвращается в клетки мезофилла и используется там для регенерации ФЕП путем присоединения фосфатной группы от АТФ к пирувату. На это расходуется энергия двух высокоэнергетических фосфатных связей.

Итоговая «стоимость»  $\text{C}_4$ -пути. На транспорт  $\text{CO}_2$  и водорода из клеток мезофилла в хлоропласты клеток обкладки проводящих пучков расходуются две высокоэнергетические фосфатные связи.

Повторная фиксация двуокиси углерода в клетках обкладки проводящих пучков. В хлоропластах клеток обкладки проводящих пучков образуются  $\text{CO}_2$ , НАДФ- $\text{H}_2$  и пируват (см. выше о малатном шунте). Затем  $\text{CO}_2$  повторно фиксируется РИБФ-карбоксилазой в обычном  $\text{C}_3$ -пути, где используется также и НАДФ- $\text{H}_2$ .

Главное преимущество  $\text{C}_4$ -фотосинтеза состоит в том, что значительно возрастает эффективность фиксации  $\text{CO}_2$ , а углерод не теряется бесполезно в результате фотодыхания. Этот путь скорее дополняет, а не заменяет обычный  $\text{C}_3$ -путь. В результате фотосинтез у  $\text{C}_4$ -растений более эффективен, так как в обычных условиях скорость фото синтеза лимитируется скоростью фиксации  $\text{CO}_2$ .  $\text{C}_4$ -растения потребляют больше энергии, но энергия, как правило, не бывает лимитирующим фактором фотосинтеза; такие растения обычно растут в странах, где интенсивность освещения очень высока, а хлоропласты у них видоизменены так, чтобы еще лучше использовать доступную им энергию

### **Тема 2.3 Дыхание растений. Компьютерная презентация (1 ч).**

Каждая живая клетка - это сложная, высокоупорядоченная система. Как показали эксперименты, содержимое клетки находится в состоянии непрерывной активности; различные вещества все время входят в клетку и выходят из нее наружу. Вес реакции, протекающие в клетке, можно подразделить на две группы. **Анаболические реакции** - это реакции синтеза крупных молекул из более мелких и простых; для этих процессов необходима затрата энергии. **Катаболические реакции** - это реакции

распада крупных молекул на более мелкие и простые, обычно с выделением энергии. Иногда образовавшиеся более простые молекулы могут затем вновь использоваться для биосинтеза.

Совокупность катаболических и анаболических реакций, протекающих в клетке в любой данный момент, составляет ее **метаболизм**: Катаболизм + Анаболизм = Метаболизм.

Поступающие в клетку органические вещества служат для нее источником, во-первых, небольших «строительных блоков», используемых для биосинтеза новых клеточных компонентов или замены компонентов, отслуживших свой срок, и, во-вторых, источником химической энергии. Когда в клетке происходит расщепление питательных веществ, обычно высвобождается энергия.

**Дыханием** можно назвать практически любой процесс, при котором окисление органических веществ ведет к выделению химической энергии. Когда этот процесс протекает в клетках, его называют внутренним, тканевым или **клеточным дыханием**. Если для него требуется кислород, то дыхание называют аэробным; если же реакции идут в отсутствие кислорода, то говорят об анаэробном дыхании.

Органические молекулы (по большей части углеводы или жиры) расщепляются последовательно, связь за связью, в ряде ферментативных реакций. В каждой из этих реакций высвобождается небольшое количество энергии, и значительная часть этой энергии запасается в молекулах нуклеотида, который носит название аденозинтрифосфата (АТФ).

**Тканевое дыхание** не следует путать с процессами поглощения кислорода из окружающей среды и выделения  $\text{CO}_2$  в среду. В совокупности эти два процесса называются внешним дыханием или (лучше) газообменом. Во внешнем дыхании могут участвовать органы или структуры, снабженные специализированными поверхностями для эффективного газообмена; воздух или вода прогоняются над этими поверхностями с помощью разного рода дыхательных движений.

АТФ стандартная единица, в виде которой запасается высвобождаемая при дыхании энергия. Для синтеза АТФ из АДФ и фосфата требуется 30,6 кДж энергии на 1 моль. Поэтому АТФ может образоваться лишь в таких реакциях, при которых выход энергии составляет более 30,6 кДж/моль. Вся энергия, высвобождающаяся сверх 30,6 кДж/моль, равно как и вся энергия от реакций, дающих менее 30,6 кДж/моль, не может быть запасена в АТФ и рассеивается в виде тепла.

Поскольку вся химическая энергия представлена в одной форме (а именно, в форме АТФ), процессы, идущие с потреблением энергии, нуждаются только в одной системе, способной принимать химическую энергию от АТФ. Этим достигается большая экономия в отношении действующих в клетке механизмов. АТФ - постоянный источник энергии для клетки. Он мобилен и может доставлять химическую энергию в любую часть клетки. Когда клетка нуждается в энергии, единственное, что требуется для ее получения это гидролиз АТФ. Поскольку АТФ содержится во всех живых клетках, его часто называют универсальным носителем энергии. АТФ играет важную метаболическую роль благодаря своему центральному положению в клеточной активности. Он действует как связующее звено между дыханием и процессами, требующими затраты энергии. При этом его высокоэнергетические фосфатные группы непрерывно отщепляются и замещаются новыми.

### Биологическое окисление

В клетке происходят окислительные реакции трех типов:

1. Прямое окисление молекулярным кислородом:

2. Реакции, в которых А окисляется за счет В:  $\text{A} + \text{B} \rightarrow \text{A} + \text{B}_2$ .

3. Реакции, в которых происходит перенос электронов, например окисление одной ионной формы железа ( $\text{Fe}^{2+}$ ) в другую ( $\text{Fe}^{3+}$ ):  $\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+} + e^-$

Все эти три типа окисления встречаются в последовательности реакций, составляющих вместе процесс, который носит название **аэробного дыхания**.

Клеточное дыхание это окисление субстрата, приводящее к получению химической энергии (АТФ). Субстратами для дыхания служат органические соединения – углеводы, жиры и белки.

**Углеводы.** Большинство клеток использует в первую очередь именно углеводы. Клетки головного мозга млекопитающих вообще не способны использовать для дыхания ничего, кроме глюкозы. Полисахариды вовлекаются в процесс дыхания лишь после того, как они будут гидролизованы до моносахаридов:

**Жиры.** Жиры составляют «первый резерв» и пускаются в дело главным образом тогда, когда запас углеводов исчерпан. Впрочем, в клетках скелетных мышц при наличии глюкозы и жирных кислот предпочтение отдается жирным кислотам.

**Белки.** Поскольку белки выполняют ряд других важных функций, они используются лишь после того, как будут израсходованы все запасы углеводов и жиров, например при длительном голодании.

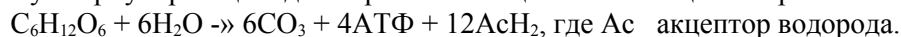
Окисление глюкозы - в тех случаях, когда субстратом служит глюкоза, - подразделяется на три четко различимые фазы: **гликолиз** (путь Эмбдена-Мейергофа), **окислительное декарбоксилирование** (цикл Кребса, иначе называемый циклом лимонной кислоты или циклом трикарбоновых кислот) и **окислительное фосфорилирование** (дыхательная цепь, где происходит перенос водорода и электронов). **Гликолиз** фаза, общая для анаэробного и аэробного дыхания, но две другие фазы можно наблюдать

только в аэробных условиях. Гликолизом называют последовательность реакций, в результате которых одна молекула глюкозы расщепляется на две молекулы пировиноградной кислоты. Эти реакции протекают не в митохондриях, а в цитоплазме, и для них не требуется присутствия кислорода. Конечная судьба пировиноградной кислоты зависит от присутствия кислорода в клетке. Если кислород имеется, то пировиноградная кислота переходит в митохондрии для полного окисления до  $\text{CO}_2$  и воды (аэробное дыхание). Если же кислорода нет, то она превращается либо в этанол, либо в молочную кислоту (анаэробное дыхание).

### Аэробное дыхание

Аэробное дыхание распадается на две фазы. В *первой* из них при достаточном количестве кислорода каждая молекула пировиноградной кислоты поступает в митохондрию, где она полностью окисляется аэробным путем. Сначала происходит окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты, т.е. отщепление  $\text{CO}_2$  с одновременным окислением путем дегидрирования. *Вторую фазу* аэробного дыхания составляет *цикл Кребса*. Ацетильная группа ацетил-КоА, содержащая два атома углерода, включается в цикл Кребса при гидролизе ацетил-КоА. Она присоединяется к щавелевоуксусной кислоте - четырехуглеродному соединению, в результате чего образуется шестиуглеродная лимонная кислота. Далее следует цикл реакций, в которых ацетильные группы, поступающие в цикл при гидролизе ацетил-КоА, дегидрируются с высвобождением четырех пар атомов водорода и дскарбоксилируются с образованием двух молекул  $\text{CO}_2$ . В конце цикла щавелевоуксусная кислота регенерируется. Теперь она способна вступить в реакцию с новой молекулой ацетил-КоА, и цикл повторяется. На каждую окисленную молекулу ацетил-КоА образуются: одна молекула АТФ, четыре пары атомов водорода и две молекулы  $\text{CO}_2$ . Водородные атомы присоединяются к НАД или ФАД и в конце концов попадают в дыхательную цепь. Поскольку из одной окисленной молекулы глюкозы образуются две молекулы ацетил-КоА, для окисления каждой молекулы глюкозы в процессе дыхания требуются два оборота цикла. Поэтому в конечном итоге при окислении одной молекулы глюкозы синтезируются две молекулы АТФ, выделяются четыре молекулы  $\text{CO}_2$  и высвобождаются восемь пар атомов водорода, поступающие затем в дыхательную цепь.

Суммарную реакцию для образования ацетил-КоА и цикла Кребса можно записать так:



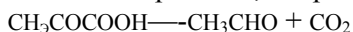
### Дыхательная цепь и окислительное фосфорилирование

В дыхательной цепи НАД- $\text{H}_2$  вновь окисляется до НАД, а отщепившийся от него водород передается не менее чем через пять переносчиков к концу цепи, где соединяется с молекулярным кислородом, образуя воду. Переход водорода по этой дыхательной цепи состоит из ряда окислительно-восстановительных реакций. В некоторых из этих реакций выделяется достаточно энергии для образования АТФ, и такой процесс носит название окислительного фосфорилирования. Чистый выход на одну молекулу глюкозы при полном ее окислении до воды и  $\text{CO}_2$  составляет 38 молекул АТФ, синтезированного из АДФ и неорганического фосфата. При этом две молекулы АТФ дает гликолиз, две цикла Кребса и 34 дыхательная цепь

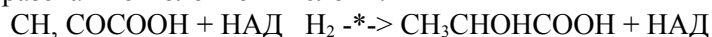
### Анаэробное дыхание

Многие микроорганизмы (анаэробы) получают большую часть своего АТФ за счет анаэробного дыхания. Для некоторых бактерий сколько-нибудь значительные количества кислорода вообще губительны, так что они вынуждены жить там, где кислород отсутствует. Такие организмы называют **облигатными анаэробами**. Известны и другие организмы, например дрожжи и паразиты кишечного тракта (ленточные черви и др.), которые могут существовать как без кислорода, так и в его присутствии. Их называют **факультативными анаэробами**. Некоторые клетки, временами испытывающие недостаток кислорода (в частности, мышечные клетки), тоже обладают способностью к анаэробному дыханию.

В условиях, когда кислорода нет и, значит, водородные атомы, освободившиеся в процессе гликолиза, не могут быть ему переданы, вместо НАД должен быть использован другой акцептор водорода. Таким акцептором становится пировиноградная кислота. При этом в зависимости от метаболических путей, имеющихся у данного организма или у самих клеток, конечные продукты анаэробного дыхания оказываются различными. У дрожжей, например, образуются этанол и  $\text{CO}_2$ :



(этот процесс называется спиртовым брожением), а в животных клетках, испытывающих временный недостаток кислорода, и у некоторых бактерий происходит молочнокислое брожение, приводящее к образованию молочной кислоты:



Пировиноградная кислота                      Молочная кислота

Ни тот, ни другой процесс не дает дополнительного количества АТФ, так что выход энергии на одну молекулу глюкозы, расщепленную путем анаэробного дыхания, соответствует двум молекулам АТФ. Значительная часть энергии, заключенной в молекуле глюкозы, при этом так и не извлекается (остается



в конечных продуктах брожения этаноле и молочной кислоте). Поэтому анаэробное дыхание в сравнении с аэробным следует считать процессом малоэффективным.

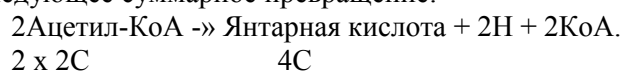
#### Другие пути дыхания

Пентозофосфатный (гексозомонофосфатный) шунт. Этот метаболический путь требует наличия кислорода и служит главным источником пятиуглеродных сахаров, входящих в состав важных нуклеотидов (АТФ, НАД, ФАД) и нуклеиновых кислот. Шунт может функционировать наряду с обычным гликолитическим путем, поставляя в разных клетках от 10 до 90% энергии, получаемой за счет расщепления углеводов в процессе дыхания,

Суть превращений сводится к тому, что шесть молекул глюкозо-6-фосфата сначала дегидрируются, а затем декарбоксилируются. Акцептором водорода служит НАДФ. В конечном итоге образуется шесть молекул рибулозо-5-фосфаза (фосфорилированного пятиуглеродного сахара) и в качестве побочного продукта - шесть молекул CO<sub>2</sub>. Пентозофосфатный шунт дает в общем итоге 36 молекул АТФ. Гликолиз вместе с циклом Кребса дает 38 молекул, но шунт имеет то преимущество, что в нем меньше реакций, а значит, меньше и число необходимых ферментов. Шунт поставляет также НАДФ-H<sub>2</sub>, который служит донором водорода и электронов (восстановителем) при синтезе ряда веществ. В жировой ткани, например, именно этот шунт дает большие количества НАДФ-H<sub>2</sub>, который используется для восстановления ацетил-КоА до жирных кислот в процессе синтеза липидов.

Глиоксилатный цикл, функционирующий в богатых маслами семенах, обеспечивает превращение запасных жиров в углеводы. Ферменты, участвующие в этом цикле, сосредоточены главным образом в органеллах, называемых глиоксисомами (они содержат каталазу и, следовательно, представляют собой разновидность пероксисом), и активных в период прорастания семян; впрочем, этот цикл протекает и в других органеллах. Он, однако, перестает функционировать, после того как будет израсходован весь запас жиров.

Во время прорастания семян жиры гидролизуются до жирных кислот и глицерола. Затем жирные кислоты расщепляются путем  $\beta$ -окисления (разд. 11.5.6), что дает в итоге значительные количества ацетил-КоА. Ацетил-КоА, как обычно, вступает в цикл Кребса, но здесь к реакциям этого цикла добавляется еще и глиоксилатный цикл. В каждом обороте глиоксилатного цикла происходит следующее суммарное превращение:



Пара отделившихся атомов водорода передается на кислород через дыхательную цепь, в результате чего синтезируется АТФ. Янтарная кислота может использоваться как источник углеродных скелетов для синтеза ряда различных соединений. Таким образом, субстратом для глиоксилатного цикла служит двухуглеродное соединение ацетил-КоА, а поставляет этот цикл энергию и промежуточные четырехуглеродные продукты для биологических синтезов.

## Тема 2.4 Минеральное питание растений.

### История изучения.

«Водная теория» питания растений - *Я. Б. ван Гельмонт*

«Гумусовую теорию» питания растений - *А. Тэер.*

Теория минерального питания растений - *А. Т. Болотов, Н. Т. , Ж. Б. Буссенго ,Ю. Либих* Либих сформулировал «закон минимума», согласно которому внесение любого количества минеральных веществ не дает прироста урожая, пока не будет ликвидирован недостаток веществ, содержащихся в минимальном количестве, а также «закон возврата», указывающий на необходимость возврата в почву питательных веществ, поглощенных растениями. Окончательно опровергли «гумусовую теорию» опыты *И. Кнопа и Ю. Сакса* (1859). Они показали, что вполне возможно вырастить нормальное растение на воде до полного созревания при его обеспечении лишь семью элементами: азотом, фосфором, серой, калием, кальцием, магнием и железом. Эти опыты окончательно утвердили теорию минерального питания и создали основу для использования вегетационного метода, в том числе водных и песчаных культур. Питательный раствор, разработанный Кнопом, применяется до сих пор.

Немецкий ботаник и микробиолог *Г. Гельригель* в 1880 г. показал, что бобовые растения осуществляют азотфиксацию в симбиозе с клубеньковыми бактериями. Сами бактерии в клубеньках бобовых впервые были обнаружены русским ботаником *М. С. Ворониным* в 1866 г.б Обширные исследования биологических процессов, происходящих в почве, провел *С. Н. Виноградский*, который по праву считается основателем почвенной микробиологии. В настоящее время известно, что в почве обитают самые разнообразные микроорганизмы: 1) *аммонификаторы*, разлагающие органические азотистые соединения (белки, нуклеиновые кислоты, мочевины и др.) с выделением аммиака; 2) *азотфиксаторы* — микроорганизмы, связывающие молекулярный азот; 3) *нитрификаторы*, которые, используя кислород, окисляют аммиак до нитратов; 4) *денитрификаторы*, превращающие нитраты в

молекулярный азот. При недостатке  $O_2$  денитрификаторы используют кислород нитратов и тем самым обедняют почву, возвращая азот в атмосферу.

Русские ученые *П. А. Костычев* и *В. В. Докучаев* разработали основы научного почвоведения. Советский агрохимик *К. К. Гедройц* обосновал учение о почвенном поглощающем комплексе. Вещества, в том числе и минеральные, удерживаются в почве различными способами: механическим путем, физическими взаимодействиями, химическим и биологическим связыванием веществ. Особое значение Гедройц придавал физико-химической, или обменной, адсорбции, которая осуществляется неорганической (цеолитной) и органической (гумусовой) компонентами почвы. Он установил, что в обменной адсорбции большую роль играют кислые группы как органической, так и неорганической (силикатные группы) части почвы. В основном почвы обладают свойствами катионообменников, хотя в них есть и анионсвязывающие группы.

Все эти исследования привели к ясному пониманию того, что плодородие почв связано как со специфическими особенностями материнской горной породы (минеральный состав и структурное состояние почвы), так и с деятельностью почвенных микроорганизмов, которые минерализуют органические остатки.

### Содержание минеральных элементов в растениях.

Растения способны поглощать из окружающей среды в больших или меньших количествах практически все элементы периодической системы. Между тем для нормальной жизнедеятельности растительного организма необходима лишь определенная группа основных питательных элементов, функции которых в растении не могут быть заменены другими химическими элементами. В эту группу входят следующие 19 элементов:

Углерод	C	Калий	K	Цинк	Zn
Водород	H	Кальций	Ca	Молибден	Mo
Кислород	O	Магний	Mg	Бор	B
Азот	N	Железо	Fe	Хлор	Cl
Фосфор	P	Марганец	Mn	(Натрий)	Na
Сера	S	Медь	Cu	(Кремний)	Si
				(Кобальт)	Co

Среди этих основных питательных элементов лишь 16 являются собственно минеральными, так как C, H и O поступают в растения преимущественно в виде  $CO_2$ ,  $O_2$  и  $H_2O$ . Элементы Na, Si и Co приведены в скобках, поскольку их необходимость для всех высших растений пока не установлена. Натрий поглощается в относительно высоких количествах некоторыми видами сем. *Chenopodiaceae* (маревых), в частности свеклой, а также видами, адаптированными к условиям засоления, и в этом случае является необходимым. То же справедливо для кремния, который в особенно больших количествах встречается в солоmine злаковых, для риса он является необходимым элементом.

Первые четыре элемента — C, H, O, N — называют **органогенами**. Углерод в среднем составляет 45% сухой массы тканей, кислород — 42, водород — 6,5 и азот — 1,5, а все вместе — 95%. Оставшиеся 5% приходятся на **зольные вещества**: P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na и др. О минеральном составе растений обычно судят по анализу золы, остающейся после сжигания органического вещества растений. Содержание минеральных элементов (или их окислов) в растении выражают, как правило, в процентах по отношению к массе сухого вещества или в процентах к массе золы. Перечисленные выше вещества золы относят к **макроэлементам**.

Элементы, которые присутствуют в тканях в концентрациях 0,001 % и ниже от сухой массы тканей, называют **микроэлементами**. Некоторые из них играют важную роль в обмене веществ (Mn, Cu, Zn, Co, Mo, B, Cl).

Содержание того или другого элемента в тканях растений непостоянно и может сильно изменяться под влиянием факторов внешней среды. Например, Al, Mn, F и другие могут накапливаться в растениях до токсического уровня. Среди высших растений встречаются виды, резко различающиеся по содержанию в тканях таких элементов, как Na, о чем уже говорилось, и Ca, в связи с чем выделяют группы растений **натриефилов**, **кальциефилов** (большинство бобовых, в том числе фасоль, бобы, клевер), **кальциефобов** (люпин, белоус, щавелек и др.). Эти видовые особенности обусловлены характером почв в местах происхождения и обитания видов, определенной генетически закрепленной ролью, которую указанные элементы играют в обмене веществ растений.

Наиболее богаты минеральными элементами листья, у которых зола может составлять от 2 до 15%, от массы сухого вещества. Минимальное содержание золы (0,4—1%) обнаружено в стволах древесных.

## Тема 2.5 Макроэлементы и микроэлементы

### Азот

**Азот** входит в состав белков, нуклеиновых кислот и многих жизненно важных органических веществ. Ликвидации недостатка некоторых незаменимых азотсодержащих соединений — аминокислот, витаминов и др. — наиболее острая проблема продовольственных программ человечества. Для растений **азот** — дефицитный элемент. *При недостатке азота* в среде обитания тормозится рост растений, ослабляется образование боковых побегов и кущение у злаков, наблюдается мелколистность. Одновременно уменьшается ветвление корней, но соотношение массы корней и надземной части может увеличиваться. Одно из ранних проявлений азотного дефицита — бледно-зеленая окраска листьев, вызванная ослаблением синтеза хлорофилла. Длительное азотное голодание ведет к гидролизу белков и разрушению хлорофилла, прежде всего в нижних, более старых листьях и оттоку растворимых соединений азота к более молодым листьям и точкам роста. Вследствие разрушения хлорофилла окраска нижних листьев в зависимости от вида растения приобретает желтые, оранжевые или красные тона, а при сильно выраженном азотном дефиците возможно появление некрозов, высыхание и отмирание тканей. Азотное голодание приводит к сокращению периода вегетативного роста и более раннему созреванию семян.

## Тема 2.5 Макроэлементы и микроэлементы.

### Фосфор

**Фосфор**, как и азот, — важнейший элемент питания растений. Он поглощается ими в виде высшего окисла  $\text{PO}_4^{3-}$  и не изменяется, включаясь в органические соединения. В растительных тканях концентрация фосфора составляет 0,2-1,3% от сухой массы растения. Основной природный источник поступления фосфора в пахотный слой — выветривание почвообразующей породы, где он содержится главным образом в виде апатитов  $3\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{CaF}_2$  и др. Трехзамещенные фосфорные соли кальция и магния и соли полувалентных оксидов железа и алюминия ( $\text{FePO}_4$ ,  $\text{AlPO}_4$  в кислых почвах) слабо растворимы и малодоступны для растений. Двухзамещенные и особенно однозамещенные соли кальция и магния, тем более соли одновалентных катионов и свободная ортофосфорная кислота растворимы в воде и используются растениями как главный источник фосфора в почвенном растворе. Растения способны усваивать и некоторые органические формы фосфора (фосфаты Сахаров, фитин). Концентрация фосфора в почвенном растворе невелика (0,1 — 1 мг/л).

Фосфор органических остатков и гумуса минерализуется почвенными микроорганизмами и большая его часть превращается в малорастворимые соли. Растения получают из них фосфор, делая его более подвижным. Это достигается благодаря выделению корнями органических кислот, которые хелатируют двухвалентные катионы и подкисляют ризосферу, способствуя переходу  $\text{HPO}_4^{3-} \rightarrow \text{HPO}_4^{2-} \rightarrow \text{HPO}_4^-$ . Некоторые сельскохозяйственные культуры хорошо усваивают труднорастворимые фосфаты (люпин, гречиха, горох). Эта способность у растений увеличивается с возрастом.

#### Участие фосфора в обмене веществ.

В растительных тканях фосфор присутствует в органической форме и в виде ортофосфорной кислоты и ее солей. Он входит в состав белков (фосфопротеинов), нуклеиновых кислот, фосфолипидов, фосфорных эфиров сахаров, нуклеотидов, принимающих участие в энергетическом обмене, витаминов и многих других соединений. Фосфор играет особую важную роль в энергетике клетки, поскольку именно в форме высокоэнергетических эфирных связей фосфора (C—O — P) или пиродифосфатных связей в нуклеозидди-, нуклеозидтрифосфатах и в полифосфатах запасается энергия в живой клетке. В форме стабильного диэфира фосфат входит составной частью в структуру нуклеиновых кислот и фосфолипидов. В нуклеиновых кислотах фосфор образует мостики между нуклеозидами, объединяя их в гигантскую цепочку. Фосфат обуславливает гидрофильность фосфолипида, тогда как остальная часть молекулы липофильна. Поэтому на границе раздела фаз в мембранах молекулы фосфолипидов ориентируются полярно, фосфатными концами наружу, а липофильное ядро молекулы прочно удерживается в липидном бислое, стабилизируя мембрану. Еще одной уникальной функцией фосфора является его участие в фосфорилировании клеточных белков с помощью протеинкиназ. Фосфорилирование белков регулирует такие процессы, как синтез РНК и белка, деление, дифференцировка клеток и многие другие.

Основной запасной формой фосфора у растений является **фитин** — кальций-магниевая соль инозит фосфорной кислоты (инозитолгексафосфата): Значительные количества фитина (0,5 — 2% на сухую массу) накапливаются в семенах, составляя до 50% от общего фосфора в них. Радиальное передвижение фосфора в зоне поглощения корня до ксилемы происходит по симпласту, причем его концентрация в клетках корня в десятки — сотни раз превышает концентрацию фосфата в почвенном растворе. Транспорт по ксилеме осуществляется в основном или полностью в форме неорганического фосфата; в этом виде он достигает листьев и юн рост. Фосфор, как и азот легко перераспределяется между

органами. Из клеток листьев он поступает в ситовидные трубки и по флоэме транспортируется в другие части растения, особенно в конусы нарастания и в развивающиеся плоды. Аналогичный отток фосфора происходит и из стареющих листьев.

**Внешним симптомом фосфорного голодания** является синевато-зеленая окраска листьев нередко с пурпурным или бронзовым оттенком (свидетельство задержки синтеза белка и накопления сахаров). Листья становятся мелкими и более узкими. Приостанавливается рост растений, задерживался созревание урожая.

При дефиците фосфора снижается скорость поглощения кислорода, изменяется активность, ферментов, участвующих в дыхательном метаболизме, начинают активнее работать некоторые немитохондриальные системы окисления (оксидаза гликолевой кислоты, аскорбатоксидаза). В условиях фосфорного голодания активируются процессы распада фосфорорганических соединений и полисахаридов, тормозится синтез белков и свободных нуклеотидов. Наиболее чувствительны к недостатку фосфора растения на ранних этапах роста и развития. Нормальное фосфорное питание в более поздний период ускоряет развитие растений (в противоположность азотному), что в южных районах позволяет уменьшить вероятность их попадания под засуху, а в северных — под заморозки.

### Сера.

**Сера** входит в число основных питательных элементов, необходимых для жизни растения. Она поступает в них главным образом в виде сульфата. Ее содержание в растительных тканях относительно невелико и составляет 0,2—1,0% в расчете на сухую массу. Потребность в сере высока у растений, богатых белками, например у бобовых (люцерна, клевер), но особенно сильно она выражена у представителей семейства крестоцветных, которые в больших количествах синтезируют серосодержащие горчичные масла.

Сера, как и все биогенные элементы, участвует в биологическом круговороте веществ. Автотрофные растения поглощают серу в виде высшего окисла  $\text{SO}_3^{2-}$ , восстанавливая его до уровня SH-групп органических веществ. Органическая сера в виде растительных и животных остатков попадает в почву и водоемы и минерализуется сапрофитными микроорганизмами до  $\text{H}_2\text{S}$ . причем часть сероводорода может превращаться в нерастворимые соединения ( $\text{FeS}$ ), а часть освобождаться в атмосферу. Бесцветные серобактерии-хемосинтетики в присутствии кислорода и пурпурные и зеленые серобактерии-фотосинтетики в анаэробных условиях окисляют сероводород до свободной серы и сульфата:  $\text{H}_2\text{S} \Rightarrow \text{S}^0 \Rightarrow \text{SO}_3^{2-} \Rightarrow \text{SO}_4^{2-}$ . Наоборот, сульфатвосстанавливающие бактерии-хемосинтетики в условиях анаэробноа используют сульфат как источник кислорода:  $4\text{H}_2 + \text{SO}_4^{2-} \Rightarrow \text{S}^{2-} + 4\text{H}_2\text{O}$  (сульфатное дыхание). Микробиологическое окисление сопровождается подкислением почвы. Сульфат относительно лабилен в почвах и частично вымывается,

**В почве сера находится в неорганической и органической формах.** В большинстве почв преобладает органическая сера растительных и животных остатков, а в торфянистых почвах она может составлять до 100% всей серы. Основная неорганическая форма серы в почве — сульфат, который может находиться в виде солей  $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  в почвенном растворе в ионной форме или адсорбированным на почвенных коллоидах. В засоленных  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  почвах содержание сульфата может достигать 60% от массы почвы. В затопляемых почвах сера находится в восстановленной форме в виде  $\text{FeS}$ ,  $\text{FeS}_2$ ; или  $\text{H}_2\text{S}$ . Растения поглощают серу главным образом в форме сульфата. Менее окисленные ( $\text{SO}_2$ ) или более восстановленные ( $\text{H}_2\text{S}$ ) неорганические соединения серы токсичны для растений. Очень слабо воспринимают растения и органические соединения (аминокислоты), содержащие восстановленную серу.

**Содержание, формы и транспорт серы в растениях.** Сера содержится в растениях в двух основных формах — окисленной (в виде неорганического сульфата) и восстановленной. Абсолютное содержание и соотношение окисленной и восстановленной форм серы в органах растений зависит как от активности протекающих в них процессов редукции и ассимиляции сульфата, так и от концентрации  $\text{SO}_4^{2-}$  в питательной среде. Часть поглощенной растением серы задерживается в сульфатном пуле корней, возможно, в форме  $\text{CaSO}_4$  или метаболического сульфата, вновь образующегося в результате вторичного окисления восстановленной серы. Основная же часть сульфата перемещается из корней в сосуды ксилемы и с транспирационным током переносится к молодым растущим органам, где она интенсивно включается в обмен и теряет подвижность.

Из листьев сульфат и восстановленные формы серы (серосодержащие аминокислоты, глутатион) могут перемещаться по флоэме как акропетально, так и базипетально в растущие части растений и в запасающие органы. В семенах сера находится преимущественно в органической форме, а в процессе их прорастания частично переходит в окисленную. Редукция сульфата и синтез серосодержащих аминокислот и белков наблюдается при созревании семян. Доля сульфата в общем балансе серы в тканях может колебаться от 10 до 50% и более. Она минимальна в молодых листьях и резко возрастает при их старении в связи с усилением процессов деградации серосодержащих белков.

Сера входит в состав важнейших аминокислот — цистеина и метионина, которые могут находиться в растениях как в свободном виде, так и в составе белков. Сера входит также в состав важнейших биологических соединений — коэнзима А и витаминов (липоевой кислоты, биотина, тиамин) и в форме этих соединений принимает участие в энзиматических реакциях клетки. **Недостаточное** снабжение растений **серой** тормозит синтез серосодержащих аминокислот и белков, снижаем фотосинтез и скорость рост растений, особенно надземной части. В острых случаях нарушается формирование хлоропластом и возможен их распад. Симптомы **дефицита серы** - побледнение и пожелтение листьев — похожи на признаки недостатка азота, но сначала появляются у самых молодых листьев. Это показывает, что отток серы из более старых листьев не может компенсировать недостаточное снабжение растений серой через корни.

### Калий

**Калий** — один из самых необходимых - элементов минерального питания растений. Его содержание в тканях составляет в среднем 0,5—1,2% в расчете на сухую массу. Долгое время основным источником получения калия служила зола, что нашло отражение в названии элемента (potassium происходит от слова potashes— тигельная зола). Содержание калия в клетке в 100- 1000 раз превышает его уровень во внешней среде. Его гораздо больше в тканях, чем других катионов.

Запасы калия в почве больше содержания фосфора в 8—40 раз, а азота — в 5 — 50 раз. **В почве калий** может находиться в следующих формах: в составе кристаллической решетки минералов, в обменном и необменном состоянии в коллоидных частицах, в составе пожнивных остатков и микроорганизмах, в виде минеральных солей почвенного раствора.

Наилучшим источником калия являются растворимые соли калия (0.5 — 2% от валовых запасов в почве). По мере потребления подвижных форм калия запасы его в почве могут восполняться на счет обменных форм, а при уменьшении последних — на счет необменных, фиксированных форм калия. Попеременное подсушивание и увлажнение почвы, а также деятельность корневой системы растений и микроорганизмов способствуют переходу калия в доступные формы. Калийные удобрения хорошо растворимы в воде. По своему характеру калийные удобрения — физиологически кислые соли, **способствующие** накоплению в почве хлорной и серной кислот. Поэтому на кислых почвах эффективность калийных удобрений без известкования снижается.

В растениях калий в наибольшем количестве сосредоточен в молодых, растущих тканях, характеризующихся высоким уровнем обмена веществ: меристемах, камбии, молодых листьях, побегах, почках. В клетках калий присутствует в основном в ионной форме, он не входит в состав органических соединений, имеет высокую подвижность и поэтому легко реутилизируется. Передвижению калия из старых в молодые листья способствует натрий, который может замещать его в тканях растений, прекративших рост.

В растительных клетках около 80% калия содержится в вакуолях. Он составляет основную часть катионов клеточного сока. Поэтому калий может вымываться из растений дождями, особенно из старых листьев. Небольшая часть этого катиона (около 1 %) прочно связана с белками митохондрий и хлоропластов. Калий стабилизирует структуру этих органелл. При калиевом голодании нарушается ламеллярно-гранулярное строение хлоропластов и дезорганизируются мембранные структуры митохондрий. До 20% калия клетки адсорбируется на коллоидах цитоплазмы. На свету прочность связи калия с коллоидами выше, чем в темноте. В ночное время может наблюдаться даже выделение калия через корневую систему растений.

**Калий** служит основным противоионом для нейтрализации отрицательных зарядов неорганических и органических анионов. Именно присутствие калия в значительной степени определяет коллоидно-химические свойства цитоплазмы, что существенно влияет практически на все процессы в клетке. Калий способствует поддержанию состояния гидратации коллоидов цитоплазмы, регулируя ее водоудерживающую способность. Увеличение гидратации белков и водоудерживающей способности цитоплазмы повышает **устойчивость** растений к засухе и морозам.

**Калий** необходим для поглощения и транспорта воды по растению. Расчеты показывают, что работа «нижнего концевое двигателя», т.е. корневого давления, на  $\frac{3}{4}$  обусловлена присутствием в пасоке ионов калия. Важное значение калий имеет в процессе открывания и закрывания устьиц. На свету в вакуолях замыкающих клеток устьиц концентрация ионов калия резко возрастает (в 4 — 5 раз), что приводит к быстрому входу воды, повышению тургора и открыванию устьичной щели. В темноте калий начинает выходить из замыкающих клеток, тургорное давление в них падает и устьица закрываются. Калий поглощается растениями в виде катиона и образует лишь слабые связи с различными соединениями в клетке. Вероятно, поэтому именно калий создает ионную асимметрию и разность электрических потенциалов между клеткой и средой (мембранный потенциал).

Калий является одним из катионов — активаторов ферментных систем. В настоящее время известно более 60 ферментов, активируемых калием с различной степенью специфичности. Он необходим для включения фосфата в органические соединения, реакций переноса фосфатных групп, для синтеза белков

и полисахаридов и участвует в синтезе рибофлавина - компонента всех флавиновых дегидрогеназ. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала в клубнях картофеля, сахарозы в сахарной свекле, моносахаридов в плодах и овощах, целлюлозы, гемицеллюлоз и пектиновых веществ в клеточной стенке растений. В результате повышается устойчивость соломины злаков к полеганию, у льна и конопли улучшается качество волокна. Достаточное снабжение растений калием повышает их устойчивость к грибковым и бактериальным заболеваниям. Калий способствует усвоению растениями иона аммония. При аммиачном питании резко возрастает потребность в снабжении калием, особенно у злаков. При недостатке калия аммиачное питание приводит к излишнему накоплению  $\text{NH}_3$  и отравлению растений.

Критический период в снабжении калием приходится на ранние стадии роста растений (первые две недели после всходов). Наибольшее же его количество поглощается, как правило, в период интенсивного нарастания вегетативной массы. **При недостатке калия** начинается пожелтение листьев снизу вверх — от старых к молодым. Листья желтеют с краев. В дальнейшем их края и верхушки приобретают бурую окраску, иногда с красными «ржавыми» пятнами; происходит отмирание и разрушение этих участков. Листья выглядят как бы обожженными. Снабжение калием особенно важно для молодых, активно растущих органов и тканей. Поэтому при калиевом голодании снижается функционирование камбия, нарушается развитие сосудистых тканей, уменьшается толщина клеточной стенки эпидермиса и кутикулы, тормозятся процессы деления и растяжения клеток. В результате укорачивания междоузлий могут образоваться розеточные формы растений. Недостаток калия приводит к снижению доминирующего эффекта апикальных почек. Верхушечные и верхушечно-боковые почки перестают развиваться и отмирают, активизируется рост боковых побегов и растение **приобретает** форму куста.

### Кальций.

Общее содержание **кальция** у разных видов растений составляет 5 — 30 мг на 1 г сухой массы. Растения по отношению к кальцию делят на три группы: *кальциефиды*, *кальциефобы* и *нейтральные виды*. Много кальция содержат бобовые, гречиха, подсолнечник, картофель, капуста, конопля, гораздо меньше — зерновые, лен, сахарная свекла. В тканях двудольных растений этого элемента, как правило, больше, чем у однодольных.

**Кальций** накапливается в старых органах и тканях. Это связано с тем, что транспорт его осуществляется по ксилеме и реутилизация затруднена. При старении клеток или снижении их физиологической активности кальций из цитоплазмы перемещается в вакуоль и откладывается в виде нерастворимых солей щавелевой, лимонной и других кислот. Образующиеся кристаллические включения затрудняют подвижность и возможность повторного использования этого катиона.

У большинства культурных растений кальций накапливается в вегетативных органах. В корневой системе содержание его ниже, чем в надземной части. В семенах кальций присутствует преимущественно как соль инозитфосфорной кислоты (фитин). В клетке большое количество кальция связано с пектиновыми веществами срединной пластинки и клеточной стенки. Это — фонд обменного кальция. Он содержится также в хлоропластах, митохондриях и ядре в комплексах с биополимерами, в виде неорганических фосфатов и в ионизированной форме. В цитозоле (растворимой части цитоплазмы) концентрация  $\text{Ca}^{2+}$  очень низка ( $10^{-7}$  -  $10^{-6}$  моль/л).

Кальций выполняет многообразные функции в обмене веществ клеток и организма в целом. Они связаны с его влиянием на структуру мембран, ионные потоки через них и биоэлектрические явления, на перестройки цитоскелета, процессы поляризации клеток и тканей и др. Локальные изменения концентрации  $\text{Ca}^{2+}$  в цитоплазме играют важную роль в структурных перестройках компонентов цитоскелета — актиноподобных белков, участвующих в процессах движения цитоплазмы, обратимых изменениях ее вязкости (переходы гель — золь и обратно), в пространственной организации цитоплазматических ферментных систем (например, гликолиза). Процессы сборки — разборки микротрубочек также регулируются уровнем ионов  $\text{Ca}^{2+}$  (наряду с  $\text{Mg}^{2+}$  и СТР). Кальций активирует ряд ферментных систем клетки. Притом кальций может способствовать агрегации субъединиц белка, служить мостиком между ферментом и субстратом, влиять на состояние аллостерического центра фермента. Избыток кальция в ионной форме угнетает окислительное фосфорилирование и фотофосфорилирование. Влиянием  $\text{Ca}^{2+}$  на сборку - разборку элементов цитоскелета объясняется его необходимость для процессов митоза. Концентрация кальция в комплексе с кальмодулином регулирует сборку микротрубочек веретена. Кальций участвует в слиянии везикул. Гольджи при формировании **фрагмопласта** и новой клеточной стенки.

Важная роль принадлежит ионам  $\text{Ca}^{2+}$  в стабилизации мембран. Взаимодействуя с отрицательно заряженными группами фосфолипидов, он стабилизирует мембрану и снижает ее пассивную проницаемость. При недостатке кальция повышается проницаемость мембран, появляются их разрывы и фрагментация, нарушаются процессы мембранного транспорта. Важно отметить, что почти вся катионообменная емкость поверхности корня занята кальцием и частично  $\text{H}^+$ . Это указывает на участие кальция в первичных механизмах поступления ионов в клетки корня. Ограничивая поступление других

ионов в растения, кальций способствует устранению токсичности избыточных концентраций ионов аммония, алюминия, марганца, железа, повышает устойчивость растений к засолению, снижает кислотность почвы. Именно кальций чаще всего выступает в роли балансного иона при создании физиологической уравновешенности ионного сое шва среды, так как его содержание в почве достаточно велико,

**От недостатка кальция** в первую очередь страдают молодые меристематические ткани и корневая система. У делящихся клеток не образуются новые клеточные стенки и в результате возникают многоядерные клетки, характерные для меристем с дефицитом кальция. Прекращается образование боковых корней и корневых волосков, замедляется рост корней. Недостаток кальция приводит к набуханию пектиновых веществ, что вызывает ослизнение клеточных стенок и разрушение клеток. В результате корни, листья, отдельные участки стебля загнивают и отмирают. Кончики и края листьев вначале белеют, а затем чернеют, листовые пластинки искривляются и скручиваются. На плодах, в запасающих и сосудистых тканях появляются некротические участки. Нарушается структура плазмалеммы и мембран клеточных органелл.

**Большинство** типов почв богато кальцием, и резко выраженное кальциевое голодание встречается редко, например при сильной кислотности или засоленности почв, на торфяниках, при нарушении развития корневой системы, при неблагоприятных погодных условиях.

### Магний

По содержанию в растениях **магний** занимает четвертое место после калия, азота и кальция, особенно много его в растениях короткого дня — кукурузе, просе, сорго, коноиде, а также в картофеле, свекле, табаке и бобовых. Много магния в молодых клетках и растущих тканях, а также в генеративных органах и запасающих тканях. Накоплению магния в молодых тканях способствует его сравнительно высокая подвижность в растениях, что обуславливает его вторичное использование (реутилизацию) из стареющих тканей. Однако степень реутилизации магния значительно ниже, чем азота, фосфора и калия. Легкая подвижность магния объясняется тем, что около 70% этого катиона в растении связано с анионами органических и неорганических кислот. Перемещение магния осуществляется как по ксилеме, так и по флоэме. Некоторая часть магния образует нерастворимые соединения, не способные к перемещению по растению (оксалат, лактат), другая его часть связывается высокомолекулярными соединениями. В семенах (зародыше, оболочке) большая часть магния находится в составе фитина. И, наконец, около 10—12% магния входит в состав хлорофилла. Эта последняя функция магния уникальна: ни один другой элемент не может заменить его в хлорофилле.

Действие магния на другие участки обмена веществ чаще всего связано с его способностью регулировать работу ферментов и значение его для ряда ферментов уникально. Только марганец может заменить магний в некоторых процессах. **Магний** необходим для многих ферментов гликолиза и цикла Кребса. В митохондриях при его недостатке наблюдается уменьшение количества, нарушение формы и в конечном счете исчезновение крист. Он усиливает синтез эфирных масел, каучука, витаминов А и С, необходим для формирования рибосом и полисом, для активации аминокислот и синтеза белков, активирует ДНК- и РНК-полимеразы, участвует в формировании определенной пространственной структуры нуклеиновых кислот.

Процесс поступления магния в растения может зависеть от степени обеспеченности растений другими катионами. Так, при высоком содержании калия или аммония в почве или в питательном растворе уровень магния, особенно в вегетативных частях растений, снижается. В плодах же количество магния при этом не меняется или может даже возрастать.

Наоборот, при низком уровне калия или аммония в питательной среде содержание магния в растении повышается. Кальций и марганец также действуют как конкуренты в процессе поглощения магния растениями. Токсическое действие избытка  $Mg^{2+}$  на растения можно уменьшить или даже снять высокими дозами магния. Соотношение  $Ca/Mg$  имеет большое значение для жизнедеятельности растений и регулирует многие процессы обмена веществ.

**Недостаток в магнии** растения испытывают в основном на *песчаных почвах*. Бедны магнием и кальцием *подзолистые почвы*, богаты — сероземы; черноземы занимают промежуточное положение. При снижении рН почвенного раствора магний поступает в растения в меньших количествах. **Недостаток** магния приводит к уменьшению содержания фосфора в растениях, даже если фосфаты в достаточных количествах имеются в питательном субстрате, тем более, что транспортируется фосфор по растению в основном в органической форме. Поэтому дефицит магния будет тормозить образование фосфорорганических соединений и соответственно распределение фосфора в растительном организме.

**При недостатке магния** накапливаются моносахариды, тормозится их превращение в полисахариды (в крахмал), слабо функционирует аппарат синтеза белка, рибосомы диссоциируют на субъединицы. Это приводит к увеличению в 1,5 — 4 раза количества свободных аминокислот. При недостатке магния нарушается формирование пластид: матрикс хлоропластов просветляется, грани слипаются, ламеллы стромы разрываются и не образуют единой структуры, вместо них появляется много везикул. При

магниевого голодания между зелеными жилками появляются пятна и полосы светло-зеленого, а затем желтого цвета. Края листовых пластинок приобретают желтый, оранжевый, красный или темно-красный цвет, и такая «**мраморная» окраска листьев** наряду с хлорозом служит характерным признаком нехватки магния. На более поздних стадиях магниевого голодания светло-желтые и беловатые полосы отмечаются и на молодых листьях, свидетельствуя о разрушении в них хлоропластов, а затем и каротиноидов, причем зоны листа, прилежащие к сосудам, дольше остаются зелеными. Впоследствии развиваются хлороз и некроз, затрагивая в первую очередь верхушки листьев.

Признаки **магниевого недостатка** вначале проявляются на старых листьях, а затем распространяются на молодые листья и органы растения. Высокая и продолжительная освещенность усиливает признаки нехватки магния. Поскольку магний обладает сравнительно высокой подвижностью в растении, в некоторых случаях используют внекорневые подкормки — опрыскивание листьев.

#### Другие макроэлементы.

**Железо.** Среднее содержание железа в растениях составляет 0,02-0,08% (20-80 мг на 1 кг сухой массы).  $Fe^{3+}$  почвенного раствора восстанавливается редокс-системами плазмалеммы клеток ризодермы до  $Fe^{2+}$  и в такой форме поступает в корень. В составе соединений, содержащих **гем** (все цитохромы, каталаза, пероксидаза), и в **негемовой** форме (железосерные центры) железо принимает участие в функционировании основных редокс-систем фотосинтеза и дыхания. Вместе с молибденом железо участвует в восстановлении нитратов и в фиксации молекулярного азота клубеньковыми бактериями, входя в состав нитратредуктазы и нитрогеназы. Железо катализирует также начальные этапы синтеза хлорофилла (образование 6-аминолевулиновой кислоты и протопорфиринов). Поэтому недостаточное поступление железа в растения в условиях переувлажнения и на карбонатных почвах приводит к снижению интенсивности дыхания и фотосинтеза и выражается в пожелтении листьев (хлороз) и быстром их опадении.

Наряду с железом каталитически активных соединений ткани растений могут включать этот элемент в вещества запасного характера. Одно из них — белок **ферритин**, который содержит железо в негемовой форме. Он имеет оранжево-коричневую окраску и состоит из бесцветного белка апоферритина и нескольких тысяч атомов железа в виде соединений основного характера с гидроксильными и фосфатными группами. На долю железа может приходиться около 23% сухой массы ферритина. В больших количествах ферритин присутствует в пластидах.

**Кремний** обнаружен у всех растений. Особенно много его в клеточных стенках. Растения, накапливающие кремний, имеют прочные стебли. Дiatомовые водоросли строят свои оболочки, концентрируя его из окружающей среды. Недостаток кремния может задерживать рост злаков (кукуруза, овес, ячмень) и двудольных растений (огурцы, томаты, люцерна, бобы). Исключение кремния во время репродуктивной стадии вызывает уменьшение количества семян, при этом снижается число зрелых семян. При отсутствии в питательной среде кремния нарушается ультраструктура клеточных органелл.

**Алюминий** также относится к макроэлементам, в которых нуждаются только некоторые растения. Предполагается, что он имеет большое значение в обмене веществ у **гидрофитов**. Интересно отметить, что этот катион концентрируют папоротники и чай. При недостатке алюминия у чайного листа наблюдается хлороз, однако высокие концентрации токсичны для растений. В высоких дозах алюминий связывается в клетках с фосфором, что в итоге приводит к фосфорному голоданию растений.

#### Микроэлементы

**Микроэлементы** представляют собой группу незаменимых минеральных элементов, выполняющих важные функции в жизнедеятельности растительных организмов. Их содержание в растениях составляет тысячные — стотысячные доли процента. Микроэлементы принимают участие в окислительно-восстановительных процессах, фотосинтезе, азотном и углеводном обменах, входя в состав активных центров ферментов и витаминов, повышают устойчивость растений к болезням и неблагоприятным условиям внешней среды. Недостаток микроэлементов вызывает ряд заболеваний и нередко приводит к гибели растений уже в раннем возрасте.

Марганец необходим всем растениям. Среднее его содержание составляет 0,001 % или 1 мг на 1 кг сухой массы тканей. В клетки он поступает в форме  $Mn^{2+}$ . Марганец накапливается в листьях. Установлено участие ионов этого металла в выделении кислорода (фоторазложение воды) и восстановлении  $CO_2$  при фотосинтезе. Марганец способствует увеличению содержания сахаров и их оттоку из листьев. Две дегидрогеназы дыхательного цикла Кребса — малат- и изоцитратдегидрогеназы — активируются ионами марганца. Азотный обмен растений также не обходится без марганца, который необходим для функционирования комплекса нитратредуктазы при восстановлении нитратов.

**Марганец** существен для процессов роста клеток, с одной стороны, как кофактор РНК-полимеразы II, ответственной за синтез мРНК в ядре, а с другой — необходим в качестве кофактора ауксиноксилазы - ферментативного комплекса, разрушающего ИУК". При исключении марганца из питательной среды в тканях растений возрастает уровень основных элементов минерального питания, нарушается их



соотношение. Несмотря на значительное содержание марганца в почве, большая его часть труднодоступна для растений, особенно на почвах, имеющих нейтральные значения pH.

Чувствительны к недостатку марганца корнеплоды, картофель, злаковые. Характерный симптом **марганцевого голодания** — точечный хлороз листьев: между жилками появляются желтые пятна, а затем ткани в этих участках отмирают.

Наибольшее содержание **молибдена** характерно для бобовых (0,5 - 20 мг на кг сухой массы), злаки содержат I от 0,2 до 2,0 мг молибдена на I K1 сухой массы. Он поступает в растения как анион  $\text{MoO}_4^{2-}$ , концентрируется в молодых, растущих органах. Его больше в листьях, чем в корнях и стеблях, а в листе сосредоточен в основном в хлоропластах. **Молибден** принимает участие в восстановлении нитратов, входя в состав нитратредуктазы, а также является компонентом активного центра нитрогеназы бактериоидов, фиксирующих атмосферный азот в клубеньках бобовых.

**При недостатке Мо** в тканях накапливается большое количество нитратов, не развиваются клубеньки на корнях бобовых, тормозится рост растений, наблюдается деформация листовых пластинок. Молибден, как и железо, необходим для биосинтеза леглобина (леггемоглобина) — белка-переносчика кислорода в клубеньках бобовых. При дефиците молибдена клубеньки приобретают желтый или серый цвет, нормальная же их окраска - красная.

Как металл-активатор молибден необходим в реакциях аминирования и переаминирования, для включения аминокислот в пептидную цепь, работы таких ферментов, как ксантиноксидаза, и различных фосфатаз. Он оказывает влияние на уровень накопления **аскорбиновой кислоты**. При его недостатке наблюдается резкое снижение содержания в тканях этого витамина.

К присутствию молибдена в доступной форме особенно требовательны бобовые и овощные культуры. Недостаток его чаще встречается на кислых почвах, в которых он малоподвижен. **При дефиците молибдена** тормозится рост, и из-за нарушения синтеза хлорофилла растения выглядят бледно-зелеными. Эти признаки похожи на признаки недостатка азота. Высокие дозы этого микроэлемента токсичны для растений. Значительное содержание молибдена в сельскохозяйственной продукции вредно и для животных, и для человека. Если содержание Мо в растениях достигает 20 мг и более на 1 кг сухой массы, у животных при употреблении свежих растений наблюдаются молибденовые токсикозы, а у человека — эндемическая подагра.

Среднее содержание **кобальта** в растениях — 0,00002%, или 0,02 мг на 1 кг сухой массы. Кобальт необходим бобовым растениям для обеспечения размножения клубеньковых бактерий, В растениях кобальт встречается в ионной форме и в порфириновом соединении — **витаине В<sub>12</sub>**. Растения, как и животные, не синтезируют витамина В<sub>12</sub> (В<sub>12</sub>-коэнзим). Он вырабатывается бактериоидами клубеньков бобовых растений и участвует в синтезе метионина в бактериоидах, фиксирующих азот. При старении клубеньков и прекращении фиксации азота В<sub>12</sub>-коэнзим выходит в цитоплазму клеток клубеньков.

Наряду с магнием и марганцем кобальт активирует фермент гликолиза фосфоглюкомутазу и фермент, осуществляющий гидролиз аргинина, — аргиназу. Внешние признаки недостатка кобальта у бобовых сходны с признаками азотного голодания.

Среднее содержание **меди** в растениях 0,0002%, или 0,2 мг на 1 кг массы, и зависит от видовых особенностей и почвенных условий. В растительную клетку медь поступает в форме  $\text{Cu}^{2+}$ . В клетке  $^{2+}\text{Cu}$  меди может находиться в нерастворимом, связанном состоянии. Относительно богаты этим элементом семена и растущие части. Около 70% всей меди, находящейся в листьях, сконцентрировано в хлоропластах и почти половина — в составе пластоцианина, осуществляющего перенос электронов между ФС II и ФС I. Она входит в состав медьсодержащих белков и ферментов, катализирующих окисление аскорбиновой кислоты, дифенолов и гидроксирование монофенолов — аскорбатоксидазы, полифенолоксидазы, ортодифенолоксидазы и тирозиназы. Два атома меди функционируют в цитохромоксидазном комплексе дыхательной цепи митохондрий.

Определенные функции выполняет этот микроэлемент в азотном обмене, входя в состав нитратредуктазного комплекса. Он влияет на синтез леглобина и активность ряда ферментов, участвующих в фиксации молекулярного азота атмосферы.

За счет инактивирования ауксинов полифенолоксидазой медь снижает ингибирующее действие на рост высоких доз этих ростовых веществ. Для биосинтеза этилена также необходим медьсодержащий фермент. По-видимому, благодаря регулируемому действию на содержание в растениях ингибитора роста фенольной природы медь повышает устойчивость растений к полеганию. Она повышает также засухо-, морозо- и жароустойчивость.

**Недостаток меди** вызывает задержку роста и цветения, хлороз, потерю тургора и завядание растений. У злаков при остром дефиците меди белеют кончики листьев и не развивается колос, у плодовых появляется суховершинность.

Содержание **цинка** в надземных частях бобовых и злаковых растений составляет 15 — 60 мг на 1 кг сухой массы. Повышенная концентрация отмечается в листьях, репродуктивных органах и конусах нарастания, наибольшая — в семенах.

**Цинк** поступает в растение в форме катиона  $Zn^{2+}$ , оказывая многостороннее действие на обмен веществ. Он необходим для функционирования ряда ферментов *гликолиза* — гексокиназы, енолазы, триозофосфатдегидрогеназы, альдолазы, а также входит в состав алкогольдегидрогеназы. Цинк активирует карбоангидразу, катализирующую реакцию дегидратации гидрата оксида углерода:  $H_2CO_3 \rightleftharpoons CO_2 + H_2O$ , что помогает использованию  $CO_2$  в процессе фотосинтеза.

Роль цинка важна также в образовании аминокислоты триптофана. Именно с этим связано влияние  $Zn^{2+}$  на синтез белков, а также фитогормона индолилуксусной кислоты (ауксина), предшественником которой является триптофан. Подкормка цинком способствует увеличению содержания ауксинов в тканях и активирует их рост.

**При дефиците цинка** у растений нарушается фосфорный обмен: фосфор накапливается в корневой системе, задерживается его транспорт в надземные органы, замедляется превращение фосфора в органические формы — в несколько раз возрастает содержание неорганических фосфатов, снижается содержание фосфора в составе нуклеотидов, липидов и нуклеиновых кислот. После добавления цинка фосфорный обмен у растений нормализуется.

**При недостатке цинка** в растениях накапливаются редуцирующие сахара и уменьшается содержание сахарозы и крахмала, увеличивается количество органических кислот и небелковых соединений азота — амидов и аминокислот. Кроме того, в 2 — 3 раза подавляется скорость деления клеток, что приводит к морфологическим изменениям листьев, нарушению растяжения клеток и дифференциации тканей. Весьма чувствительны к цинку плодовые деревья, особенно цитрусовые. Наиболее характерный признак цинкового голодания — задержка роста междоузлий и листьев, появление хлороза и развитие розеточности.

**Бор** — один из наиболее важных для растений микроэлементов. Его среднее содержание составляет 0,0001%, или 0.1 мг на 1 кг сухой массы. В боре наиболее нуждаются двудольные растения. Обнаружено значительное содержание бора в цветках, особенно в рыльце и столбиках. В клетке большая часть этого микроэлемента сконцентрирована в клеточных стенках. Бор усиливает рост пыльцевых трубок, прорастание пыльцы, увеличивает количество цветков и плодов. Без него нарушается созревание семян. Бор снижает активность некоторых дыхательных ферментов, оказывает влияние на углеводный, белковый и нуклеиновый обмен. При его недостатке нарушаются синтез, превращения и транспорт углеводов, формирование репродуктивных органов, оплодотворение и плодоношение. Бор необходим растениям в течение всего периода их развития. Он не может реутилизироваться и поэтому **при борном голодании, прежде всего, отмирают конусы нарастания** — наиболее типичный симптом борной недостаточности.

Согласно концепции М. Я. Школьника неметалл бор в отличие от микроэлементов-металлов не является компонентом или активатором ферментов и характеризуемы специфической ролью в жизнедеятельности растений благодаря своей уникальной роли в фенольном обмене. Предполагается, что при недостатке бора в клетках двудольных растений накапливаются фенолы и супероптимальные концентрации ауксинов, что нарушает синтез нуклеиновых кислот и белков; затем нарушаются ритм деления клеток и структура клеточных стенок, появляются тератологические (уродливые) изменения в формирующихся листьях конуса нарастания. На заключительной стадии борного голодания под влиянием накапливающихся фенольных соединений возрастает проницаемость тонопласта для полифенолов. Полифенолы выходят из вакуоли в цитоплазму и окисляются полифенолоксидазой до токсичных веществ типа хинонов, которые отравляют растения, приводя к отмиранию конусов нарастания.

Распознавание признаков голодания растений, вызываемых недостатком тех или иных элементов минерального питания, крайне важно для устранения признаков заболевания путем своевременной подкормки. Внимательное изучение признаков голодания у растений парка, леса, окрестных полей поможет сделать вывод о дефиците тех или иных элементов в данном районе и дать рекомендации о состоянии почв и внесении недостающих удобрений под культурные растения.

### **Раздел 3 Рост и развитие растений.**

**Тема 3.1** Рост и развитие растений. Компьютерная презентация (1 ч).

Несколько слов о терминах, применяемых при изучении роста и развития растений.

**Онтогенезом** (от греч. «on», род, падеж «ontos» — существо, лат. genes — происхождение, процесс образования) называют индивидуальное развитие организма от зиготы (или вегетативного зачатка) до естественной смерти. В ходе онтогенеза реализуется наследственная информация организма (**генотип**) в конкретных условиях окружающей среды, в результате чего формируется **фенотип**, т. е. совокупность всех признаков и свойств данного индивидуального организма.

**Развитие** — это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей и клеток) в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между

клетками, тканями и органами получило название **дифференцировки**. В понятие «развитие» входят также и возрастные изменения.

**Рост** — необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур. Понятие «рост» отражает количественные изменения, сопровождающие развитие организма или его частей.

Этапы онтогенеза высших растений. Развитие высших растений подразделяют на четыре этапа: 1) эмбриональный, 2) ювенильный (молодость), 3) репродуктивный (зрелость), 4) старость.

Влияние факторов внешней среды на рост растений. На рост растений оказывают влияние многие факторы внешней среды. Прежде всего это физические факторы: свет (его интенсивность, качество, продолжительность и периодичность), температура (величина и периодичность), сила тяжести, газовый состав, магнитное поле, влажность, питательные вещества (минеральные и органические) и механические воздействия (например, ветер). Кроме того, находясь в составе растительных сообществ, растение испытывает влияние продуктов жизнедеятельности других растений (аллелопатия), а также физиологически активных веществ микроорганизмов (антибиотиков, ростовых веществ).

Синтетические регуляторы роста для практических целей начали использоваться с 40-х годов. Их роль в сельскохозяйственном производстве год от года возрастает. Особенно важное значение регуляторы роста приобрели в плодоводстве и при возделывании пшеницы. Экономическая выгода от их использования многократно превысила те затраты, которые были сделаны при изучении этих физиологически активных веществ.

Регуляторы роста ауксинового типа. Некоторые синтетические соединения влияют на растения подобно ИУК, однако они действуют, как правило, в меньших концентрациях и более продолжительно, так как не разрушаются и не связываются в тканях так быстро, как природная ИУК. Эти вещества относятся к индольным, фенольным соединениям и к нафтилалкилкарбоновым кислотам:

Эти синтетические регуляторы роста находят самое разнообразное применение:

1. **Стимуляция укоренения черенков.** Для укоренения трудно приживляемых плодовых и лесных культур основания их черенков обрабатывают раствором ИМК или 1-НУК.

2. **Получение партенокарпических (бессемянных) плодов и стимуляция плодообразования.** Опрыскивание цветков томатов, огурцов и некоторых других культур растворами синтетических ауксинов индуцирует завязывание плодов без опыления. Этот прием широко используют в теплицах.

3. **Уменьшение предуборочного опадения плодов.** Обработка кроны яблонь, груш и др. 1-НУК или 2,4-Д задерживает образование отделительного слоя в плодоножках и существенно снижает потери урожая. Предуборочное опрыскивание замедляет также созревание плодов, что благоприятствует их дальнейшему хранению.

4. **Прорезживание** цветков и завязей у плодовых. Для борьбы с периодичностью плодоношения бывает необходимо уладить излишнее количество образовавшихся цветков. Для этого раствором 1-НУК в повышенных концентрациях (15 — 50 мг/л) обрабатывают кроны деревьев во второй половине цветения. Опадение цветков связано с образованием этилена.

5. **Уничтожение сорняков.** 2,4-Д и другие хлорфеноксикислоты в дозах 0,6—1,5 кг/га широко используются для уничтожения широколиственных сорняков в посевах пшеницы, риса, кукурузы и других культур.

**Гиббереллины.** Для практических целей используют препараты **гибберелловой** кислоты, получаемой с помощью культуры гриба *Rhizopus*. Широкое применение нашли следующие приемы:

1. **Повышение производства бессемянных сортов винограда.** Ценные кишмишные сорта винограда имеют мелкие ягоды. Обработка гиббереллином способствует формированию более крупных кистей с ягодами большего размера.

2. **Выведение из состояния покоя.** Обработка свежесобранных клубней картофеля раствором гибберелловой кислоты (1—2 мг/л) и тиомочевны (20 мг/л) приводит к их быстрому прорастанию и увеличению количества проросших глазков. Этот прием используется в южных районах, где практикуются вторичные легкие посадки картофеля.

3. **Стимуляция образования солода.** Гиббереллин в зерновках ячменя активизирует образование амилаз, что улучшает качество солода, используемого в производстве пива.

**Ретарданты.** Такое название получили синтетические вещества, тормозящие удлинение стебля. Механизм их действия обычно состоит в ингибировании синтеза гиббереллинов в растительных организмах. В качестве ретардантов используют хлорхалинхлорид, алар и др. Наиболее широко **ретарданты** применяют для борьбы с полеганием хлебов, а также для торможения вытягивания-рассады овощей, декоративных культур, роста кустарников. Обработка аларом делает кроны плодовых более компактными и ускоряет переход молодых деревьев к плодоношению. Алар является также эффективным средством, предотвращающим предуборочное опадение плодов.

**Этилен.** Этилен используют для ускорения созревания зеленых плодов перед их продажей. Для других целей применяют производное этилена — этрел, молекулы которого устойчивы в кислом

растворе, но распадаются, проникая в клетки в условиях слабощелочной среды; при этом освобождается этилен. Этрел (или советский препарат гидрел) используется для стимуляции одновременного созревания плодов с последующей их машинной уборкой, а также для прореживания цветков и завязей. Опрыскивание растений огурцов, тыквы и др. раствором этрела приводит к образованию большого количества женских цветков и увеличению урожая плодов.

## Раздел 4 Механизмы защиты и устойчивости у растений

### Тема 4.1 Механизмы защиты и устойчивости у растений

Способность к защите от действия неблагоприятных абиотических и биотических факторов среды — столь же обязательное свойство любого организма, как питание, движение, размножение и др. Эта функция появилась одновременно с возникновением первых живых организмов и в ходе дальнейшей эволюции развивалась и совершенствовалась. Поскольку повреждающих и уничтожающих **факторов** множество, возникшие способы защиты от них оказались самыми разными — от метаболических механизмов до морфологических приспособлений (колючек и др.). Выживаемость и расселение по новым экологическим нишам определялись способностью организмов приспосабливаться к необычным условиям среды. *Адаптация*, т. е. приспособление организма к конкретным условиям существования, у индивидуума достигается за счет физиологических механизмов (*физиологическая адаптация*), а у популяции организмов — благодаря механизмам генетической изменчивости и наследственности (*генетическая адаптация*).

#### Способы защиты и надежность растительных организмов.

Если нарушения обмена веществ и функциональной активности определять как «отказ», то в физиологии растений можно использовать технический термин **«надежность»**, подразумевая под этим безотказность функционирования растительного организма в нормальных условиях существования и при отклонении от нормы. Надежность растительного организма определяется его способностью не допускать или ликвидировать отказы на разных уровнях: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и популяционном. Для предотвращения отказов используются *системы стабилизации*: принцип избыточности, принцип гетерогенности равнозначных компонентов, механизмы гомеостаза. Для ликвидации возникших отказов служат *системы репарации* (восстановления). На каждом уровне биологической организации действуют свои механизмы. **На молекулярном уровне** принцип избыточности находит свое выражение, например, в полиплоидии, **на организменном** — в образовании большого количества гамет и семян. Примерами восстановительной активности на молекулярном уровне служит энзиматическая репарация поврежденной ДНК, на организменном — пробуждение пазушных почек при повреждении апикальной меристемы, регенерация и т. д.

Защита от неблагоприятных факторов среды у растений обеспечивается: особенностями анатомического строения (кутикула, корка, механические ткани и т. д.), специальными органами защиты (жгучие волоски, колючки), двигательными и физиологическими реакциями, выработкой защитных веществ (смола, фитоалексины, фитонциды, токсины, защитных белков).

Надежность организма проявляется в эффективности его защитных приспособлений, в его устойчивости к действию неблагоприятных факторов внешней среды: высокой и низкой температуры, недостатка кислорода, дефицита воды, засоления и загазованности среды, ионизирующих излучений, инфекции и др.

Эти неблагоприятные факторы в последнее время часто называют *стрессорами*, а реакцию организма на любые отклонения от нормы — *стрессом*. Самые разнообразные неблагоприятные факторы могут действовать длительное время или оказывают сравнительно кратковременное, но сильное влияние. В первом случае, как правило, в большей степени проявляются *специфические* механизмы устойчивости, во втором — *неспецифические*. Учение о неспецифических ответах клеток на воздействие разнообразных факторов внешней среды было разработано Н. Е. Введенским, Д. Н. Насоновым и В. Я. Александровым. Проблема надежности в физиологии растений во всем объеме поставлена и развита Д. М. Гродзинским (1983).

#### Физиология стресса.

Канадский ученый Г. Селье со второй половины 30-х годов ввел в медицину понятие «стресс» (от англ. STRESS — напряжение). По Селье, **стресс** — это совокупность всех неспецифических изменений, возникающих в организме животного под влиянием любых сильных воздействий (стрессоров), включающих перестройку защитных сил организма. Эта перестройка сопровождается увеличением в крови адреналина и других гормонов, мобилирующих обмен веществ. По Селье, стресс как реакция организма на неблагоприятное воздействие проходит три фазы:

- 1) тревоги,
- 2) резистентности (адаптации),

3) истощения.

Если при сильных воздействиях последняя фаза наступает и развивается быстро, то организм погибает.

Перенос теории стресса в том виде, как это изложено выше, на растительные объекты кажется на первый взгляд дискуссионным. У растений нет ни нервной системы, ни тех гормонов, которые участвуют в стрессовых реакциях у животных. Однако если рассматривать не частности, а суть теории стресса, как неспецифической реакции клетки и организма в целом на экстремальные воздействия, то этот вопрос в физиологии растений заслуживает самого пристального внимания, хотя и требует определенных корректив.

Во-первых, применительно к растениям 1-я фаза стрессовой реакции не может быть названа фазой тревоги. Для растений можно говорить о следующих трех фазах:

- 1) первичной стрессовой реакции,
- 2) адаптации,
- 3) истощения ресурсов надежности.

Листья проростков фасоли, обдуваемые феном (38 С), через 12 — 30 мин опускаются вследствие завядания (фаза первичной реакции), но затем снова поднимаются (фаза адаптации), несмотря на продолжающееся действие «суховея». Во-вторых, растительные организмы в отличие от животных в большинстве случаев реагируют на стрессор не активацией обмена веществ, а наоборот, снижением своей функциональной активности. В связи с этим при стрессе в тканях растений возрастает концентрация гормонов, тормозящих обмен веществ — этилена и АБК, о чем более подробно будет сказано ниже.

Факторы, способные вызвать стресс у растительных организмов, можно подразделить на три основные группы:

а) *физические*: недостаточная или избыточная влажность, освещенность или температура, радиоактивное излучение, механические воздействия;

б) *химические*: соли, газы, ксенобиотики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.);

в) *биологические* (поражение возбудителями болезней или вредителями, конкуренция с другими растениями, влияние животных, цветение, созревание плодов).

Действие одного и того же фактора с одним и тем же уровнем интенсивности может вызывать или не вызывать стресс у растения в зависимости от его сопротивляемости. Так, по отношению к засухе растения делятся на две группы:

1) пойкилогидрические, не регулирующие свой водный режим и допускающие большую потерю воды (до воздушно-сухого состояния), не теряя жизнеспособности;

2) гомойогидрические растения, регулирующие водный обмен и отвечающие стрессом на водный дефицит.

Устойчивость растения к стрессовому воздействию зависит и от фазы онтогенеза. Наиболее устойчивы растения, находящиеся в покое состоянии (в виде семян, луковиц и т. п.). Наиболее чувствительны — растения в молодом возрасте, в период появления всходов, так как в условиях стресса прежде всего повреждаются те звенья метаболизма, которые связаны с активным ростом. Затем по мере роста и развития устойчивость растений к стрессовым воздействиям постепенно возрастает вплоть до созревания семян. Однако период формирования гамет также является критическим, поскольку растения в это время высокочувствительны к стрессу и реагируют на действие стрессоров снижением продуктивности.

**Механизмы стресса на клеточном уровне.** Впервые стереотипные реакции животных клеток на различные воздействия были изучены Н. Р. Введенским (учение о парабיוзе) и Д. Н. Насоновым и В. Я. Александровым (учение о паранекрозе). Н. Е. Введенский (1901), используя внеклеточные электроды, установил, что при действии слабых раздражителей клетка отвечает временной электропозитивацией, а при более сильном воздействии развивается злектронегативация, что соответствует деполяризации мембранного потенциала. Насонов и Александров (1940) показали, что при разнообразных слабых воздействиях в клетках снижаются сорбция красителей, светорассеивание цитоплазмы и ее вязкость. Наоборот, сильное раздражение вызывает в клетке увеличение сорбции красителей, повышение светорассеивания и вязкости цитоплазмы.

**К первичным неспецифическим процессам**, происходящим в клетках растений при сильном и быстро нарастающем действии стрессора, относятся следующие:

1. Повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы.
2. Вход  $Ca^{2+}$  в цитоплазму (из клеточных стенок и внутриклеточных компартментов: вакуоли, ЭС, митохондрий).
3. Сдвиг рН цитоплазмы в кислую сторону.
4. Активация сборки актиновых микрофиламентов и сетей цитоскелета, в результате чего возрастает

вязкость и светорассеивание цитоплазмы.

5. Усиление поглощения  $O_2$ , ускоренная трата АТФ, развитие свободнорадикальных реакций.

6. Возрастание гидролитических процессов.

7. Активация и синтез стрессовых белков (см. ниже).

8. Усиление активности  $H^+$ -помпы в плазмалемме (и, возможно, в тонопласте), препятствующей неблагоприятным сдвигам ионного гомеостаза.

9. Увеличение синтеза этилена и АБК, торможение деления и роста, поглотительной активности клеток и других физиологических и метаболических процессов, осуществляющихся в обычных условиях. Торможение функциональной активности клеток происходит в результате действия ингибиторов и переключения энергетических ресурсов на преодоление неблагоприятных сдвигов.

Перечисленные стрессовые реакции наблюдаются при действии любых стрессоров. Они направлены на защиту внутриклеточных структур и устранение неблагоприятных изменений в клетках. Все эти явления **адаптационного синдрома** (стресса) взаимосвязаны и развиваются как каскадные процессы. В настоящее время усилия направлены на полную расшифровку механизмов стресса на молекулярном и клеточном уровне. Однако необходимо помнить, что наряду с неспецифическим эффектом все стрессоры оказывают и специфическое воздействие на клетки и ткани.

Особый интерес вызывают данные об активации в клетках в условиях стресса синтеза так называемых **стрессовых белков** с одновременным ослаблением синтеза белков, образующихся нормальных условиях. Так, у многих растений выявлены белки теплового шока. Например, у кукурузы синтез этих белков индуцируется температурой  $45^{\circ}C$ . Гены температурного шока лишены нитронов, мРНК имеет полупериод жизни 2 ч, а белки — около 20 ч, в течение которого клетка сохраняет терморезистентность. Показано, что некоторые из этих белков предсуществуют в цитоплазме и в условиях стресса активируются фрагментацией. В ядре и в ядрышке белки теплового шока образуют гранулы, связывая матрицы хроматина, необходимые для нормальной метаболизма. После прекращения стрессового состояния эти матрицы вновь освобождаются и начинают функционировать. Один из белков теплового шока стабилизирует плазмалемму, проницаемость которой для внутриклеточных веществ в условиях стресса возрастает.

Кроме синтеза шоковых белков, показывающего, что в геноме записана специальная программа, связанная с переживанием стресса, при неблагоприятных обстоятельствах в клетках возрастает содержание **углеводов, пролина**, которые участвуют в защитных реакциях, стабилизируя цитоплазму. При водном дефиците и засолении у ряда растений (ячмень, шпинат, хлопчатник и др.) концентрация пролина в цитоплазме возрастает в 100 раз и более. Благодаря своим гидрофильным группам пролин может образовывать агрегаты, которые ведут себя как гидрофильные коллоиды. Этим объясняется высокая растворимость пролина, а также способность его связываться с поверхностными гидрофильными остатками белков. Необычный характер взаимодействия агрегатов пролина с белками повышает растворимость белков и защищает их от денатурации. Накопление пролина как осмотически активного органического вещества благоприятствует удержанию воды в клетке.

Неспецифический характер некоторых реакций клеток на стресс позволяет мобилизовать резервные возможности организма для общего быстрого ответа на действие неблагоприятных факторов окружающей среды, в том числе и при воздействии необычных раздражителей. В невысоких дозах повторяющиеся стрессы способствуют **закаливанию** организма, причем во многих случаях показано, что закаливание по отношению к одному стрессорному фактору способствует повышению устойчивости организма и к некоторым другим стрессорам.

**Механизмы стресса и адаптации на организменном уровне.** На разных уровнях организации приспособление к экстремальным условиям осуществляется у растений неодинаково. Чем выше уровень биологической организации (клетка, организм, популяция), тем большее число механизмов одновременно участвует в адаптации растений к стрессовым воздействиям.

На организменном уровне сохраняются все механизмы адаптации, свойственные клетке, но дополняются новыми, отражающими взаимодействие органов в целом растении. Прежде всего это конкурентные отношения между органами за физиологически активные вещества и трофические факторы. Эти отношения построены на силе аттрагирующего (притягивающего) действия. Подобный механизм позволяет растениям в экстремальных условиях сформировать лишь такой минимум генеративных органов (аттрагирующих центров), которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для нормального созревания. Например, при неблагоприятных условиях в колосе злака формируются не все семена, а лишь немногие, но эти оставшиеся достигают обычных размеров. Точно так же у плодовых деревьев в результате конкуренции за питательные вещества между ранее и позже заложившимися плодами часть из них опадает и тем в большей степени, чем хуже условия существования растения в целом. При неблагоприятных условиях резко ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, причем продукты их распада используются для питания более молодых органов.

Важнейший и очень характерный для растений механизм защиты от последствий действия экстремальных факторов — процесс замены поврежденных или утраченных органов путем регенерации и роста пазушных почек. Во всех этих процессах коррелятивного роста участвуют межклеточные системы регуляции (гормональная, трофическая и электрофизиологическая).

При неблагоприятных условиях существования в растениях резко возрастает выработка этилена и АБК, снижающих обмен веществ, тормозящих ростовые процессы, способствующих старению и опадению органов, переходу растительного организма в состояние покоя. Одновременно в тканях снижается содержание ауксина, цитокинина и гиббереллинов. Эта стереотипная реакция гормональной системы на экстремальные условия очень характерна для растительных организмов. Здесь наблюдается явное соответствие теории стресса, предложенной Селье для животных, с той только разницей, что у растений в условиях стресса ведущую роль играют фитогормоны, тормозящие их функциональную активность.

**Стресс на популяционном уровне.** В условиях длительного и сильного стресса в период истощения гибнут те индивидуумы, у которых генетически норма реакции на данный экстремальный фактор ограничена узкими пределами. Эти растения устраняются из популяции, а семенное потомство образуют лишь генетически более устойчивые растения. В результате общий уровень устойчивости в популяции возрастает. Таким образом, на популяционном уровне в стрессовую реакцию включается дополнительный фактор — **отбор**, приводящий к появлению более приспособленных организмов и новых видов (генетическая адаптация). Предпосылкой к этому механизму служит внутривидовая вариабельность уровня устойчивости к тому или иному фактору или группе факторов.

#### **Засухоустойчивость и устойчивость к перегреву.**

Около трети поверхности суши испытывает дефицит влаги (годовое количество осадков 250 — 500 мм), а половина этой площади крайне засушлива (годовые осадки ниже 250 мм и испаряемость более 1000 мм). Для развития растений существенно, чтобы осадки относительно равномерно распределялись во время периодов активного роста. Однако в районах неустойчивого увлажнения часто бывают засушливые периоды именно в летние месяцы.

*Засуха* возникает как результат достаточно длительного отсутствия дождей, сопровождается высокой температурой воздуха и солнечной инсоляцией. Чаще она начинается с атмосферной засухи, характеризующейся низкой относительной влажностью воздуха. При длительном отсутствии дождей к атмосферной засухе добавляется почвенная засуха в связи с уменьшением (исчезновением) доступной для растений воды в почве. Во время *суховея* (атмосферная засуха, сопровождаемая сильным ветром) почвенная засуха может не возникать. В условиях засухи растения испытывают значительный водный дефицит.

**Влияние недостатка воды на растение.** Недостаток воды в тканях растений создается, когда расход воды при транспирации превышает ее поступление. *Водный дефицит* может возникнуть в жаркую солнечную погоду к середине дня, при этом увеличивается сосущая сила листьев, что активизирует поступление воды из почвы. Растения регулируют уровень водного дефицита, меняя отверстие устьиц. Обычно при завядании листьев водный дефицит их восстанавливается в вечерние и ночные часы (временное завядание). Глубокое завядание наблюдается при отсутствии в почве доступной для растения воды. Это завядание чаще всего приводит растения к гибели.

Характерный признак устойчивого водного дефицита — сохранение его в тканях утром, а также прекращение выделения пасоки из срезанного стебля. Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что изменяет гидратные оболочки белков цитоплазмы и сказывается на функционировании белков-ферментов. При длительном завядании снижается активность ферментов синтеза и активируются гидролитические процессы, в частности протеолиз, что ведет к увеличению содержания в клетках низкомолекулярных белков. В результате гидролиза полисахаридов в тканях накапливаются растворимые углеводы, отток которых из листьев замедлен. Под влиянием засухи в листьях снижается количество РНК вследствие уменьшения ее синтеза и активации рибонуклеаз. В цитоплазме наблюдается распад полирибосомных комплексов. Изменения, касающиеся ДНК, происходят лишь при длительной засухе. Из-за уменьшения свободной воды возрастает концентрация вакуолярного сока. Изменяется ионный состав клеток, облегчаются процессы выхода из них ионов.

В большинстве случаев суммарный фотосинтез при недостатке влаги снижается, хотя иногда на начальных этапах обезвоживания наблюдается некоторое увеличение его интенсивности. Снижение скорости фотосинтеза может быть следствием:

- 1) недостатка  $\text{CO}_2$  из-за закрывания устьиц.
- 2) нарушения синтеза хлорофиллов,
- 3) разобщения транспорта электронов и фотофосфорилирования.
- 4) изменений в фотохимических реакциях и реакциях восстановления  $\text{CO}_2$ .
- 5) нарушения структуры хлоропластов,
- 6) задержки оттока ассимилятов из листьев при длительном водном дефиците.

При обезвоживании у растений, не приспособленных к засухе, значительно усиливается интенсивность дыхания (возможно, из-за большого количества субстратов дыхания — сахаров), а затем постепенно снижается. У засухоустойчивых растений в этих условиях существенных изменений дыхания не наблюдается или отмечается небольшое усиление.

В условиях водного дефицита быстро тормозятся клеточное деление и особенно растяжение, что приводит к формированию мелких клеток. Вследствие этого задерживается рост самого растения, особенно листьев и стеблей. Рост корней в начале засухи даже ускоряется и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве. Корни реагируют на засуху рядом защитных приспособлений: опробковением, суберинизацией экзодермы, ускорением дифференцировки клеток, выходящих из меристемы, и др.

Таким образом, недостаток влаги вызывает значительные и постепенно усиливающиеся изменения большинства физиологических процессов у растений.

**Влияние перегрева на физиологические процессы.** Во время засухи наряду с обезвоживанием происходит *перегрев* растений. При действии высоких температур (35°С и выше) наблюдаются два типа изменения вязкости цитоплазмы: чаще увеличение, реже снижение. Возрастание вязкости цитоплазмы замедляет ее движение, но процесс обратим даже при 5-минутном воздействии температуры 51°С. Высокая температура увеличивает концентрацию клеточного сока и проницаемость клеток для мочевины, глицерина, эозина и других соединений. В результате экзоосмоса веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление. Однако при температурах выше 35°С вновь отмечается рост осмотического давления из-за усиления гидролиза крахмала и увеличения содержания моносахаров. У листьев традесканции выход электролитов индуцируется под влиянием температуры более высокой по сравнению с температурой, меняющей вязкость цитоплазмы и ее движение. При этом потеря свойства полупроницаемости тонопласта (оцениваемая по выходу антоциана) вызывается лишь кратковременным действием очень высоких температур (57 — 64°С).

Процесс фотосинтеза более чувствителен к действию высоких температур, чем дыхание. Гидролиз полимеров, в частности белков, ускоряющийся при водном дефиците, значительно активизируется при высокотемпературном стрессе. Распад белков идет с образованием аммиака, который может оказывать отравляющее действие на клетки у неустойчивых к перегреву растений. У жаростойких растений наблюдается увеличение содержания органических кислот, связывающих избыточный аммиак. Еще одним способом защиты от перегрева может служить усиленная транспирация, обеспечиваемая мощной корневой системой. В других случаях (суккуленты) жаростойкость определяется высокой вязкостью цитоплазмы и повышенным содержанием прочно связанной воды. При действии высоких температур в клетках растений индуцируется синтез стрессовых белков (белков теплового шока).

В сельскохозяйственной практике для повышения жароустойчивости растений применяют внекорневую обработку 0,05%-вым раствором солей цинка.

**Приспособление растений к засухе.** Как уже отмечалось, неблагоприятное действие засухи состоит в том, что растения испытывают недостаток воды или комплексное влияние обезвоживания и перегрева. У растений засушливых местообитаний — *ксерофитов* - выработались приспособления, позволяющие переносить периоды засухи.

Растения используют три основных способа защиты:

- 1) предотвращение излишней потери воды клетками (избегание высыхания),
- 2) перенесение высыхания,
- 3) избегание периода засухи.

Наиболее общими являются приспособления для сохранения воды в клетках.

Группа **ксерофитов** очень разнородна. По способности переносить условия засухи различают следующие их типы (по П. А. Генкелю);

1. **Суккуленты** (по Н. А. Максимова — ложные ксерофиты) — растения, запасующие влагу (кактусы, алоэ, очиток, молодило, молочай). Вода концентрируется в листьях или стеблях, покрытых толстой кутикулой, волосками. Транспирация фотосинтез и рост осуществляются медленно. Они плохо переносят обезвоживание. Корневая система распространяется широко, но на небольшую глубину.

2. **Несуккулентные виды** по уровню транспирации делятся на несколько групп.

**а) Настоящие ксерофиты** (эквоксерофиты — полынь, вероника белойоочная и др.). Растения с небольшими листьями, часто опушенными, жароустойчивы, транспирация невысокая, способны выносить сильное обезвоживание, в клетках высокое осмотическое давление. Корневая система сильно разветвлена, но на небольшой глубине.

**б) Полу ксерофиты** (гемиксерофиты — шалфей, резак и др.). Обладают интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых вод. Плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху. Вязкость цитоплазмы у них невелика.



**в) Стипаксерофиты** — степные злаки (ковыль и др.)- Приспособлены к перенесению перегрева, быстро используют влагу летних дождей, но переносят лишь кратковременный недостаток воды в почве.

**г) Пойкилоксерофиты** (лишайники и др.) не способны регулировать свой водный режим и при значительном обезвоживании впадают в состояние покоя (анабиоз). Способны переносить высушивание.

**3. Эфемеры** — растения с коротким вегетационным периодом, совпадающим с периодом дождей (способ избегания засухи в засушливых местообитаниях).

Изучая физиологическую природу засухоустойчивости ксерофитов. Н. А. Максимов (1953) показал, что эти растения не являются сухолюбивыми: обилие воды в почве способствует их интенсивному росту. Устойчивость к засухе заключается в их способности переносить потерю воды.

**Растения-мезофиты** также могут приспосабливаться к засухе. Изучение приспособлений листьев к затрудненным условиям водоснабжения (В. Р. Заленский, 1904) показало, что анатомическая структура листьев различных ярусов на одном и том же растении зависит от уровня водоснабжения, освещенности и т. д. Чем выше по стеблю расположен лист, тем мельче его клетки, больше устьиц на единицу поверхности, а размер их меньше, гуще сеть проводящих пучков, сильнее развита палисадная паренхима и т. д. Такого рода закономерности изменений листового аппарата получили название *закона Заленского*. Было выяснено, что более высоко расположенные листья часто попадают в условия худшего водоснабжения (особенно у высоких растений), но обладают более интенсивной транспирацией. Устьица у листьев верхних ярусов даже при водном дефиците дольше остаются открытыми. Это, с одной стороны, поддерживает процесс фотосинтеза, а с другой - способствует увеличению концентрации клеточного сока, что позволяет им оттягивать воду от ниже расположенных листьев. Поскольку сходные особенности строения свойственны ряду ксерофитов, такая структура листьев получила название *ксероморфной*. Следовательно, возникновение ксероморфной структуры листьев — одно из анатомических приспособлений к недостатку воды, так же как заглупление устьиц в ткани листа, опушенность, толстая кутикула, редукция листьев и др.

**Биохимические механизмы защиты** предотвращают обезвоживание клетки, обеспечивают детоксикацию продуктов распада, способствуют восстановлению нарушенных структур цитоплазмы. Высокую водоудерживающую способность цитоплазмы в условиях засухи поддерживает накопление низкомолекулярных гидрофильных белков, связывающих в виде гидратных оболочек значительные количества воды. Этому помогает также взаимодействие белков с пролином, концентрация которого значительно возрастает в условиях водного стресса, а также увеличение в цитоплазме содержания моносахаров.

Интересным приспособлением, уменьшающим потерю воды через устьица, обладают суккуленты. Благодаря особенностям процесса фотосинтеза (САМ-метаболизм) в дневные часы в условиях высокой температуры и сухости воздуха пустыни их устьица закрыты, поскольку  $\text{CO}_2$  фиксируется ночью.

Детоксикация избытка образующегося при протеолизе аммиака осуществляется с участием органических кислот, количество которых возрастает в тканях при водном дефиците и высокой температуре. Процессы восстановления после прекращения действия засухи идут успешно, если сохранены от повреждения при недостатке воды и перегреве генетические системы клеток. Защита ДНК от действия засухи состоит в частичном выведении молекулы из активного состояния с помощью ядерных белков и, возможно, как в случае теплового стресса, с участием специальных стрессовых белков. Поэтому изменения количества ДНК обнаруживаются лишь при сильной длительной засухе.

Засуха вызывает существенные перестройки в гормональной системе растений: уменьшается содержание гормонов-активаторов роста — ауксина, цитокинина, гиббереллинов, стимуляторов роста фенольной природы и возрастает уровень *абсцизовой кислоты и этилена*. Приспособительный характер такого перераспределения очевиден, так как для поддержания роста необходима вода. Поэтому в условиях засухи от быстроты остановки ростовых процессов часто зависит выживание растения. При этом на ранних этапах засухи, по-видимому, главную роль играет стремительное возрастание содержания ингибиторов роста, поскольку даже в условиях сбалансированного водоснабжения клеток срочные реакции закрывания устьиц у растений осуществляются за счет ускоренного (в течение нескольких минут при водном дефиците 0,2 МПа) увеличения содержания АБК. Пороговые величины водного потенциала вызывающие увеличение АБК у растений-мезофитов, могут зависеть от степени засухоустойчивости растений: для кукурузы это 0,8 МПа, для сорго — 1 МПа. Содержание гормона в тканях в среднем увеличивается на порядок со скоростью 0,15 мкг/г сырой массы в час. Закрывание устьиц уменьшает потерю воды через транспирацию. Кроме того, АБК способствует запасанию гидратной воды в клетке, поскольку активирует синтез пролина, увеличивающего оводненность белков клетки в условиях засухи, АБК тормозит также синтез РНК и белков, накапливаясь в корнях, задерживает синтез цитокинина. Таким образом, увеличение содержания АБК при водном дефиците уменьшает потерю воды через устьица, способствует запасанию гидратной воды белками и переводит обмен веществ клеток в режим «покоя».

В условиях водного стресса отмечается значительное выделение этилена. Так, в листьях пшеницы при уменьшении содержания воды на 9% образование этилена возрастает в 30 раз в течение 4 ч. Выяснено, что водный стресс увеличивает активность синтетазы 1-аминоциклопропанкарбоновой кислоты, катализирующей ключевую реакцию биосинтеза этилена. При улучшении водного режима выделение этилена возвращается к норме. У многих растений при действии засухи (воздушной и почвенной) обнаружено также накопление ингибиторов роста фенольной природы (хлорогеновой кислоты, флавоноидов, фенолкарбоновых кислот).

Отмеченные выше изменения содержания фитогормонов-ингибиторов наблюдаются у растений-**мезофитов** при засухе. У **пойкилоксерофитов**, переходящих при наступлении засухи в состояние анабиоза, прекращение роста не связано с накоплением ингибиторов роста

Снижение содержания гормонов-активаторов роста, в частности ИУК, происходит, по-видимому, вслед за остановкой роста. Например, в листьях подсолнечника, в верхушках стеблей и колосках пшеницы и других растений рост начинает подавляться уже при влажности почвы, составляющей 60% от полевой влагоемкости, а количество ауксинов заметно снижается в условиях почвенной засухи при влажности почвы около 30% от полевой влагоемкости. Уменьшение ауксина в тканях при засухе может быть связано с низким содержанием его предшественника — триптофана, а также с подавлением транспорта ауксинов по растению. Обработка растений в условиях засухи растворами ауксина, цитокинина, гиббереллина усугубляет отрицательное действие засухи. Однако опрыскивание растений цитокинином в период восстановления после засухи значительно улучшает состояние растений. Кроме того, цитокинин увеличивает жаростойкость растений (в частности улучшает всхожесть семян). Как предполагает О. Н. Кулаева (1973), это защитное действие цитокининов может быть связано с их влиянием на структурное и функциональное состояние макромолекулярных компонентов клетки, в частности на мембранные системы.

Засухоустойчивость сельскохозяйственных растений повышается в результате предпосевного закаливания (П. А. Генкель, 1934). Адаптация к обезвоживанию происходит в семенах, которые перед посевом после однократного намачивания вновь высушиваются. Для растений, выращенных из таких семян, характерны морфологические признаки ксероморфности, коррелирующие с их большей засухоустойчивостью.

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

Растения различных мест обитания имеют и неодинаковые границы повреждающих низких температур. Так, растения Крайнего Севера без особого вреда зимой переносят охлаждение до  $-60^{\circ}\text{C}$ . Такие центральноевропейские виды, как цветущие зимой маргаритка (*Bellis perennis*) или звездчатка (*Stellaria media*), могут перенести заморозки, а при повышении температуры продолжают свою жизнедеятельность. В то же время большинство теплолюбивых растений южного происхождения плохо переносят низкие положительные температуры (от  $10^{\circ}\text{C}$  и ниже). Например, растения какао погибают при  $8^{\circ}\text{C}$ , хлопчатник гибнет в течение суток при температуре от 1 до  $3^{\circ}\text{C}$ , прорастание зерновок и рост проростка кукурузы тормозится температурами почвы ниже  $10^{\circ}\text{C}$  и т. д.

Поэтому устойчивость растений к низким температурам подразделяют на *холодостойкость*, или устойчивость теплолюбивых растений к низким положительным температурам, и *морозоустойчивость*, или способность растений переносить температуры ниже  $0^{\circ}\text{C}$ .

**Холодостойкость.** При помещении **теплолюбивых** растений в условия низкой положительной температуры отмечается постепенная потеря тургора клетками надземной части (например, листья огурца теряют тургор при  $3^{\circ}\text{C}$  на 3-й день, растение завядает и гибнет). Следовательно, при низких температурах может нарушаться доставка воды к транспирирующим органам.

Однако при низкой температуре растение может погибнуть и в условиях, устраняющих влияние транспирации, например, в пространстве, насыщенном парами воды. При этом проявляется «чистый» эффект пониженных температур на обмен веществ растений. У ряда видов наблюдается усиление распада белков и накопление в тканях растворимых форм азота. Основной причиной повреждающего действия низкой положительной температуры на теплолюбивые растения является нарушение функциональной активности мембран из-за перехода насыщенных жирных кислот, входящих в их состав, из жидко-кристаллического состояния в состояние геля при низкой температуре. Это приводит к неблагоприятным сдвигам в обмене веществ, а при длительном действии низкой температуры — к гибели растения.

Холодостойкость **теплолюбивых** сельскохозяйственных растений можно усилить предпосевным закаливанием семян. Наклюнувшиеся семена теплолюбивых культур (огурцы, томаты, дыня и др.) в течение нескольких суток выдерживают в чередующихся (через 12 ч) условиях низких положительных ( $1—5^{\circ}\text{C}$ ) и более высоких температур ( $10-20^{\circ}\text{C}$ ). Таким же способом можно затем закалять рассаду. Холодостойкость повышается также при замачивании семян в 0,2%-ных растворах микроэлементов или нитрата аммония (в течение 20 ч для хлопчатника).

**Морозоустойчивость.** Морозы со средним годовым минимумом температуры воздуха ниже  $-20^{\circ}\text{C}$  обычны на 42% территории Земли. Поэтому очевидно значение понимания механизмов морозоустойчивости растений для сельскохозяйственного производства этих районов. В нашей стране большой вклад в изучение проблемы морозоустойчивости внесли работы Н. А. Максимова, И. И. Туманова и многих других исследователей. Быстрое понижение температуры в экспериментальных условиях сопровождается образованием льда внутри клеток и, как правило, их гибелью. Постепенное снижение температуры ( $0,5\text{—}1^{\circ}\text{C}/\text{ч}$ ), что обычно в естественных условиях, приводит к образованию льда в межклетниках. При этом образующиеся кристаллы льда вытесняют из межклетников воздух, и замерзшая ткань выглядит прозрачной. При оттаивании межклетники заполняются водой, которая затем поглощается клетками, если они не погибли от мороза.

Основными причинами гибели клеток при низких отрицательных температурах являются:

- 1) их обезвоживание,
- 2) механическое сжатие льдом, повреждающее клеточные структуры.

Обезвоживание возникает из-за оттягивания воды из клеток образующимися в межклетниках кристаллами льда. Это иссушающее действие льда, особенно при длительном действии низких температур, сходно с обезвоживанием, происходящим при засухе за счет испарения. При длительном действии мороза кристаллы льда вырастают до значительных размеров и, помимо сжатия клеток, могут повреждать плазмалемму.

Наиболее распространенные признаки повреждения от замерзания — потеря клетками тургора, инфильтрация межклетников водой и вымывание ионов из клеток. С помощью меченной тритием воды было показано, что при этом проницаемость клеточных мембран для воды не изменяется, что свидетельствует об отсутствии значительных сдвигов в липидной фазе мембран. Выход сахаров и ионов  $\text{K}^+$  из клеток, по-видимому, связан с повреждением мембранных систем их активного транспорта (на основе АТФаз).

**Приспособления растений к перенесению низких температур.** Морозоустойчивые растения способны предотвращать или уменьшать действие низких отрицательных температур. Такие растения обладают приспособлениями, уменьшающими обезвоживание клетки.

1. Для предотвращения образования внутриклеточного льда при заморозках первостепенное значение имеет возможность быстрого транспорта свободной воды из клетки к местам внеклеточного образования льда, т. е. поддержание высокой проницаемости мембран в этих условиях. Такая возможность обеспечивается особенностями липидного состава мембран устойчивых растений. Общая реакция растений на низкие температуры — увеличение в составе мембран количества ненасыщенных жирных кислот. Это обуславливает снижение температуры фазового перехода липидов из жидкокристаллического состояния в гель до величины, лежащей ниже точки замерзания у морозостойких растений, а у неустойчивых растений она выше  $0^{\circ}\text{C}$ . Фазовые переходы мембран из жидкокристаллического в твердое (гель) состояние на  $1/3$  снижают проницаемость липидных мембран. Поэтому понижение температуры фазового перехода липидов у морозоустойчивых растений сохраняет высокую проницаемость мембран при замораживании.

2. Перенесению морозов способствует также усиление процессов синтеза веществ, защищающих ткани (*криопротекторов*). К ним относятся прежде всего полимеры, способные связывать значительные количества воды, — гидрофильные белки, моно- и олигосахариды. Вода, связываемая в виде гидратных оболочек этими молекулами, не замерзает и не транспортируется, оставаясь в клетке. Таким образом, клетки защищаются от внутриклеточного льда и чрезмерного обезвоживания. У морозоустойчивых растений при действии низких температур усиливается гидролиз крахмала и в цитоплазме накапливаются сахара, у большинства растений возрастает синтез водорастворимых белков. Чем выше их содержание, тем больше способность клетки к выживанию в условиях низких температур.

Другой тип полимеров-криопротекторов — молекулы гемицеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы), выделяемые в клеточную стенку. Они обволакивают кристаллы льда и тормозят их рост. В итоге образуются более мелкие кристаллы, меньше повреждающие клетку.

3. У морозоустойчивых растений в период подготовки к зиме накапливаются запасные вещества, которые могут использоваться затем при возобновлении роста. Существенна также устойчивость их к болезням, опасность возникновения которых возрастает при повреждении тканей морозом.

**Закалка растений.** Холодоустойчивость растений можно повысить с помощью закалки. Закаливание подготавливает весь комплекс защитных средств растения, о котором говорилось выше. Закалка ускоряется при остановке ростовых процессов у растения и осуществляется при постепенном снижении температуры, а для ряда объектов — и при укороченном фотопериоде.

В нашей стране теория закаливания к низким температурам разработана И. И. Тумановым. Согласно этой теории растения для приобретения свойства морозостойкости должны пройти три этапа подготовки: переход в состояние покоя, затем первую и вторую фазы закаливания. Вступление в состояние покоя без последующих панов лишь немного повышает морозоустойчивость. Переход в

состояние покоя сопровождается смещением баланса фитогормонов в сторону уменьшения содержания ауксина и гиббереллинов и увеличения абсцизовой кислоты. Обработка растений в этот период ингибиторами роста (хлорхолинхлоридом или триодбензойной кислотой) повышает устойчивость растений к низким температурам, а обработка ИУК или ГА — понижает ее. У древесных растений покой наступает в начале осени и в первую фазу закаливания лишь углубляется; у травянистых — переход в состояние покоя сопровождается первой фазой закаливания.

В *течение первой фазы закаливания* (озимые злаки проходят первую фазу на свету при 0,5 — 2 °С за 6—9 дней; древесные — за 30 дней) при пониженных положительных температурах (до 0 °С)

останавливается рост (если растения не находятся в состоянии покоя),

в клетках накапливаются соединения, выполняющие защитную функцию (сахара, растворимые белки и др.),

в мембранах возрастает содержание ненасыщенных жирных кислот,

снижается точка замерзания цитоплазмы,

отмечается некоторое уменьшение внутриклеточной воды, что тормозит образование внутриклеточного льда.

В *период прохождения второй фазы закаливания* (постепенное понижение температуры до — 10, — 20° С и ниже со скоростью 2 — 3° С в сутки) в межклетниках образуется лед и начинают функционировать механизмы защиты от обезвоживания, подготовленные в течение первой фазы.

На морозоустойчивость, как и на холодостойкость растений, положительное влияние оказывают микроэлементы. Так цинк повышает содержание связанной воды и усиливает накопление сахаров, а молибден способствует увеличению содержания общего и белкового азота. Сходный эффект оказывают кобальт, медь, ванадий и др.

### Газоустойчивость.

*Газоустойчивость* — это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. На степень газоустойчивости растений влияют физико-географические и метеорологические условия. Растения не обладают сформировавшейся в ходе эволюции системой адаптации к вредным газам, и поэтому способность противостоять повреждающему действию газов основывается на механизмах устойчивости их к другим неблагоприятным факторам. Это связано с тем, что современная нам флора формировалась в условиях, при которых содержание вредных газов (вследствие вулканической деятельности, пожаров, химических процессов) в атмосферном воздухе было очень мало. Этот состав воздуха сформировался около 1 млрд. лет назад как следствие жизнедеятельности автотрофов. По-видимому, освобождение первичной атмосферы Земли от аммиака, сероводорода, метана, оксида углерода и др. активно осуществляли растения-автотрофы протерозойской и палеозойской эр, которые должны были обладать механизмами газоустойчивости. Но по мере увеличения кислорода в атмосферном воздухе и уменьшения содержания в нем вредных газов эти механизмы были утрачены.

Загрязнение атмосферы, связанное с расширением производственной деятельности человека, возрастает в таких катастрофических масштабах, что системы авторегуляции биосферы уже не справляются с его очисткой. В результате различных видов деятельности человека (промышленность, автотранспорт и др.) в воздух выделяются более 200 различных компонентов. К ним относятся газообразные соединения: сернистый газ (SO<sub>2</sub>), оксиды азота (NO, NO<sub>2</sub>), угарный газ (CO), соединения фтора и др., углеводороды, пары кислот (серной, сернистой, азотной, соляной), фенола и др., твердые частицы сажи, золы, пыли, содержащие токсические оксиды свинца, селена, цинка и т. д. В промышленно развитых странах на 52,6% воздух загрязнен деятельностью транспорта, на 18,1% — отопительными системами, на 17,9% — промышленными процессами и на 1,9 и 9,5% - за счет сжигания мусора и других процессов соответственно.

Загрязняющие атмосферный воздух компоненты (*эксгалаты*) по величине частиц, скорости оседания под действием силы тяжести и электромагнитному спектру подразделяют на пыль, пары, туманы и дым.

*Газы и пары*, легко проникая в ткани растений через устьица, могут непосредственно влиять на обмен веществ клеток, вступая в химические взаимодействия уже на уровне клеточных стенок и мембран. Пыль, оседая на поверхности растения, закупоривает устьица, что ухудшает газообмен листьев, затрудняет поглощение света, нарушает водный режим.

По убыванию токсичности действия на растения газы можно расположить в следующие ряды; 1) F<sub>2</sub> > Cl<sub>2</sub> > SO<sub>2</sub> > NO > CO > CO<sub>2</sub> или 2) Cl<sub>2</sub> > SO<sub>2</sub> > NH<sub>3</sub> > HCN > H<sub>2</sub>S.

Кислые газы и пары более токсичны для растений, чем для животных, для которых второй ряд газов выглядит следующим образом: HCN > H<sub>2</sub>S > Cl<sub>2</sub> > SO<sub>2</sub> > NH<sub>3</sub>.

Наиболее сильно газы воздействуют на процессы в листьях. Косвенный эффект загрязнения атмосферы проявляется через почву, где газы влияют на микрофлору, почвенный поглощающий комплекс и корни растений. Кислые газы и кислые дожди нарушают водный режим тканей, приводят к постоянному закислению цитоплазмы клеток, изменению работы транспортных систем мембран

(плазмалеммы, хлоропластов), накоплению Са, Zп, РЬ, Си, В этих условиях интенсивность фотосинтеза снижается из-за нарушения мембран хлоропластов. Кроме того, на свету быстро разрушаются хлорофилл *a* и каротин, меньше — хлорофилл *b* и ксантофиллы. Особенно неблагоприятно на пигментную систему хлоропластов действуют SO<sub>2</sub> и Cl<sub>2</sub>, аммиак же уменьшает содержание каротина и ксантофилла, мало влияя на хлорофиллы.

Дыхание в условиях загрязнения, как правило, вначале возрастает, а затем снижается по мере развития повреждений. Все эти изменения нарушают рост растений, ускоряют процессы старения в них. Очень сильно страдают от кислых газов хвойные породы (суховершинность, ослабление роста стволов в толщину, уменьшение длины и увеличение числа хвоинок на побеге, быстрая потеря хвои). При длительном действии кислых газов наблюдаются значительные изменения в фитоценозах: утрата лесных пород, развитие сорной травянистой растительности. У лиственных пород кислые газы вызывают уменьшение размеров и количества листьев, индуцируют появление у них черт ксероморфности.

По характеру реакции у растений различают *газочувствительность* (т. е. скорость и степень проявления патологических процессов под влиянием газов) и *газоустойчивость*. Для газоустойчивости существенна способность растений 1) регулировать поступление токсичных газов, 2) поддерживать буферность цитоплазмы и ее ионный баланс, 3) осуществлять детоксикацию образующихся ядов. В итоге в условиях задымления это способствует поддержанию фотосинтеза и синтетических процессов на достаточно высоком уровне.

Регуляция поглощения газов определяется прежде всего чувствительностью устьиц к газам; под их влиянием (особенно SO<sub>2</sub>) газоустойчивые виды быстро закрывают устьица. Устойчивость к токсическим газам может быть связана и с уровнем в клетках катионов (K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Ca<sup>+</sup>), способных нейтрализовать ангидриды кислот. Обычно растения, устойчивые к засухе, засолению и другим стрессам, имеют и более высокую газоустойчивость, возможно, из-за способности регулировать водный режим и ионный состав. На это указывают усиление сернистым газом признаков ксероморфности листьев, а хлором — признаков суккулентности. Проверка газоустойчивости (по SO<sub>2</sub>) большого числа видов растений (В. С. Николаевский, 1979) позволила разделить их на три группы: устойчивые, среднеустойчивые и неустойчивые. Наиболее устойчивые к SO<sub>2</sub> древесные породы (вяз, жимолость, клен, лох) оказались устойчивыми также к хлору, фтору, диоксиду азота.

Газоустойчивость растений повышается при оптимизации минерального питания и закалке семенного материала. Замачивание семян в слабых растворах соляной и серной кислот повышает устойчивость растений к кислым газам. Хотя загрязнение атмосферного воздуха наносит большой ущерб растительности, именно растения наряду с регуляцией водного, ветрового и других режимов среды представляют собой мощный фактор, очищающий атмосферу.

#### **Устойчивость растений к инфекционным болезням.**

Помимо устойчивости к рассмотренным выше факторам внешней среды, растения должны обладать защитой от огромного числа биотических факторов и прежде всего от микроорганизмов — потенциальных патогенов, которыми окружено растение в течение онтогенеза. У дикорастущих форм в результате длительной сопряженной эволюции с другими организмами вырабатывались разнообразные защитные механизмы, которые не всегда представлены у культурных растений. Поэтому выяснение естественных механизмов устойчивости, помимо общенаучного значения, важно и для определения способов борьбы с болезнями сельскохозяйственных растений.

**Устойчивость к болезни** есть способность растения предотвращать, ограничивать или задерживать ее развитие. Устойчивость может быть неспецифической, или видовой (по Н. И. Вавилову), и специфической, или сортовой.

**Видовая устойчивость** защищает растения от огромного количества сапрофитных микроорганизмов. Этот тип устойчивости предлагается также называть *фитоиммунитетом* (от лат. *immunitas* — освобождение от чего-либо), поскольку видовая устойчивость касается болезней неинфекционных для данного вида растений. Благодаря видовой устойчивости каждый вид растений поражается лишь немногими возбудителями. **Специфическая (или сортовая)** устойчивость имеет отношение к паразитам, способным преодолеть видовую устойчивость растения и поражать растение в той или иной степени. Эта устойчивость очень важна для культурных растений, так как именно специфические патогены обуславливают более 90% потерь от болезней сельскохозяйственных культур.

Инфекционные болезни растений вызываются паразитическими грибами и бактериями, вирусами, растительными почвенными нематодами (фитогельминты), паразитическими цветковыми растениями (повилика, заразиха, омела). Фитогельминты и растения-паразиты могут быть переносчиками вирусов. Наибольшие потери урожая вызывают грибные заболевания, несколько меньшие — вирусные и бактериальные. Это связано со значительно большим числом видов грибов-патогенов (более 10000 видов) по сравнению с бактериями, поражающими растения (150 — 200 видов).

**Характеристика возбудителей болезней. Различают следующие группы патогенов;**

1. **Факультативные (необязательные) паразиты**, которые, являясь сапрофитами, живут на мертвых остатках растений, но могут поражать и живые, но ослабленные растения. Эти патогены легко культивируются на питательных средах и поражают растения многих видов и таксономических групп. Типичный пример паразитов этой группы — возбудитель серой гнили *Botrytis cinerea*.

2. **Факультативные сапрофиты** ведут в основном паразитический образ жизни на небольшом числе видов и реже — сапрофитный. К ним относится, например, *Phytophthora* — возбудитель фитофтороза картофеля.

3. **Облигатные (обязательные) паразиты** не могут существовать без растения-хозяина одного или близких родов. К облигатным паразитам относятся все вирусы, многие грибы-паразиты растений (например, *Puccinia graminis tritici* — возбудитель бурой ржавчины пшеницы), но не бактерии. В процессе сопряженной эволюции с растениями-хозяевами паразиты лот типа выработали способность проникать в ткани растения-хозяина, минуя его защитные механизмы.

По характеру питания эти же типы паразитов делят на некротрофов и биотрофов.

**Некротрофы** (все факультативные паразиты и некоторые **факультативные сапрофиты**) поселяются на предварительно убитой ими ткани. Клетки растения-хозяина погибают под действием токсинов, выделяемых патогеном, а затем содержимое клеток расщепляется внеклеточными гидролитическими ферментами, также выделяемыми паразитом.

**Биотрофы** (облигатные паразиты) определенное время сосуществуют с живыми клетками растения-хозяина. Они проникают туда, минуя системы защиты растения и не выделяя токсинов, вредных для него. Часто гриб-биотроф обитает в межклетниках, а питательные вещества получает с помощью **гаусторий-присосок**, врастающих в клетку. Такое сосуществование продолжается до спороношения гриба, после чего растение начинает повреждаться.

Патогены воздействуют на растение-хозяина с помощью выделяемых гидролитических ферментов и токсинов. Ферменты растворяют компоненты клеточных стенок и срединные пластинки, облегчая тем самым внедрение паразита в ткани растения-хозяина и одновременно обеспечивая его питанием. Токсины, выделяемые некротрофами и убивающие ткани растения, называют **фитотоксинами**. Они не обладают специфичностью и способны повреждать многие растения. **Фитотоксины** выделяются патогеном в среду, если он является сапрофитом, и в ткани растения — при паразитической форме его существования. Эти токсины сами по себе могут индуцировать ряд симптомов болезни. Но наиболее полно симптомы болезни (без патогена) вызываются токсинами паразита, заражающего данный вид, т. е. специфичными к данному растению-хозяину **патотоксинами**.

Функцию патотоксинов выполняют различные соединения - олигопептиды, терпеноиды, гликозиды. Они действуют на восприимчивые растения в очень низких концентрациях. Например, фильтрат культуральной жидкости *Helminthosporium victoriae* по дайл ял рост корней восприимчивого сорта овса в концентрации 1 : 1200000, а устойчивый сорт повреждается лишь при концентрациях, в 400000 раз больших.

Паразитические организмы характеризуются свойствами патогенности, вирулентности и агрессивности. Под **патогенностью** понимают **способность** микроорганизмов вызывать заболевания. Качественную сторону патогенности отражает **вирулентность**, обозначающая способность патогена поражать или не поражать растение (по принципу «да-нет»). Она присуща только патогенным видам, которые различаются по способности поражать разных растений-хозяев и могут иметь несколько форм, паразитирующих на различных растениях одного рода. Например, *Puccinia graminis* паразитирует на пшенице, овсе, рисе и других злаках. Вирулентность патогена изменяется только в результате модификаций генома и почти не зависит от условий внешней среды.

**Агрессивность патогенов** выражает степень поражения ими восприимчивых растений и определяется скоростью роста паразита, факторами внешней среды и др. Вирулентность и агрессивность отражают качественную и количественную характеристику патогенности паразита по отношению к растению-хозяину.

**Генетическая детерминированность взаимоотношений хозяина и паразита.** Необходимо отметить, что устойчивость растений находится под генетическим контролем (генетически детерминирована). Это означает, что в процессе сопряженной эволюции у растения-хозяина и его паразита возникают комплементарные (соответствующие друг другу) пары генов: ген устойчивости К, у растения и ген вирулентности А, у паразита. Их взаимодействие и определяет тип инфекции, причем устойчивость и авирулентность явление более частое, чем вирулентность и восприимчивость. Эта теория была названа «ген-на-ген» (Н. Йог, 1956). Она подтвердила идею Н. И. Вавилова о сопряженной эволюции растения и его паразита на их совместной родине. Например, родиной картофеля и возбудителя его болезни — фитофтороза являются Мексика и Гватемала, и эти растения имеют здесь самый обширный набор генов устойчивости, а паразит — генов вирулентности. Обнаружение генов устойчивости у диких форм существенно для селекционного введения их в культурные сорта. Однако со временем сорт растения, несущий ген устойчивости, может повреждаться возникшей новой вирулентной

расой паразита, что очень характерно для новых сортов. Быстрое появление новых рас патогена связано с высокой скоростью его размножения, а также с процессами гибридизации и др. Раса патогена может содержать несколько генов вирулентности. Однако увеличение числа генов вирулентности не означает большую жизнеспособность расы: в результате действия стабилизирующего отбора выживают расы патогена, содержащие лишь те гены вирулентности, которые необходимы для преодоления генов устойчивости растения (т. е. число генов вирулентности у паразита будет соответствовать числу генов устойчивости у растения-хозяина).

Расы менее специализированных паразитов, не имеющие генов вирулентности, отличаются количественно по степени агрессивности, в то время как расы, различающиеся по генам вирулентности, свойственны высокоспециализированным облигатным паразитам или факультативным сапрофитам.

Каждый сорт растения поражается только совместимой с ним расой специализированного патогена, обладающей комплементарным к гену устойчивости растения геном вирулентности. Когда сорт к одним расам патогена проявляет устойчивость, а к другим нет, эту устойчивость называют **вертикальной**.

**Горизонтальная**, или *полевая* устойчивость сорта контролируется многими генами. Она обеспечивает низкий, средний или высокий уровень устойчивости ко всем расам патогена. Встречается также сочетание обоих типов устойчивости.

**Механизмы защиты.** Устойчивость растений к болезням основана на разнообразных механизмах защиты. В целом эти механизмы подразделяют на: 1) конституционные, т. е. присутствующие в тканях растения-хозяина до инфекции, и 2) индуцированные, или возникшие в ответ на контакт с паразитом или его внеклеточными выделениями.

**Конституционные механизмы** включают в себя:

а) особенности структуры тканей, обеспечивающие механический барьер для проникновения инфекции;

б) способность к выделению веществ с антибиотической активностью (например, фитонцидов);

в) создание в тканях недостатка веществ, жизненно важных для роста и развития паразита.

**Индукционные механизмы устойчивости** характеризуются реакцией растения-хозяина на инфекцию:

а) во всех случаях усиливаются дыхание и энергетический обмен растения,

б) накапливаются вещества, обеспечивающие общую неспецифическую устойчивость (фитонциды, фенолы и продукты их окисления — хиноны, танины и др.), в) создаются дополнительные защитные механические барьеры,

г) возникает реакция сверхчувствительности,

д) синтезируются фитоалексины. Общая стратегия защиты растения состоит в том, чтобы не допустить воздействия паразита на свои клетки или локализовать инфекцию и привести патогена к гибели.

При этом реакции растения на поражение **некротрофами и биотрофами** будут неодинаковыми. Защитой против токсинов и экзоферментов некротрофа служит дезактивация их в клетках растения. Устойчивость к биотрофам создается с помощью механизмов распознавания паразита, включения реакции сверхчувствительности для образования зоны некроза, лишаящей патогена жизненно необходимых компонентов питания, и последующего уничтожения его в этой зоне с участием синтезированных в ответ на инфекцию фитоалексинов.

Устойчивость к некротрофам обеспечивают следующие механизмы:

1) детоксикация токсинов паразита (например, викторина — токсина возбудителя гельминтоспориоза овса устойчивыми растениями овса, райграса и сорго);

2) потеря устойчивыми растениями чувствительности к специализированным патотоксинам;

3) связывание токсина у восприимчивых растений с рецептором в плазмалемме хозяина, в результате чего наступает гибель клетки (у устойчивого сорта нет рецепторов, способных связывать токсин, и повреждение не наступает);

4) инактивация экзоферментов неспецифическими ингибиторами типа фенолов;

5) задержка синтеза экзоферментов паразита устранением (маскировкой) их субстратов (например, синтез пектииназы и пектинметилэстеразы, осуществляемый некротрофами лишь в присутствии субстрата — пектиновых веществ, при поражении не происходит из-за усиления суберинизации и лигнификации клеточных стенок растения-хозяина в месте поражения, что маскирует пектиновые соединения);

6) повреждение клеточных стенок паразита ферментами растения-хозяина — хитиназой, глюканазой и т. д.;

7) возможно, что в ответ на гидролитические ферменты паразита растения синтезируют белки-антиферменты к ним.

**Механические компоненты защиты.** Взаимодействие растения-хозяина и паразита происходит на поверхности растения, которая таким образом служит первой линией его обороны. Споры патогена (или

сам патоген) вначале должны удержаться на поверхности органа. Этому у многих растений препятствует *отложение воска на кутикуле* эпидермальных клеток, что делает поверхность гладкой, плохо смачиваемой водой, необходимой для прорастания спор. Патогены (грибы, бактерии, вирусы) преодолевают этот барьер через устьица, чечевички, поранения, а грибы — через кутикулу, активно воздействуя на нее. Покровные ткани служат не только механической преградой, но и токсическим барьером, так как содержат разнообразные антибиотические вещества. Эти защитные свойства присущи поверхности растения до инфекции. Но инфекция индуцирует активную реакцию клеток и вызывает изменение этих барьеров:

1. Широко распространенной защитной реакцией на заражение является усиление *лигнификации* клеточных стенок. Лигнификация резко затрудняет проникновение паразита, так как лишь немногие грибы способны расщеплять лигнин. При поражении лигнифицируются даже стенки клеток, где не было лигнина. Этот процесс повышает механическую прочность оболочек, ограничивает распространение токсинов паразита и приток питательных веществ из растения к клеткам паразита, защищает компоненты стенки от атаки ферментами патогена. Показано также, что лигнин растения-хозяина может откладываться в клеточной стенке гиф грибов, останавливая их рост, причем индуцирует такого рода лигнификацию хитин стенки гриба.

2. Механическим барьером между некротизированными клетками очага инфекции и живыми клетками становится образующаяся при этом перидерма. Перидерма препятствует распространению паразита, затрудняет приток веществ к некрозу из живых клеток, защищает здоровые клетки растения-хозяина от токсических продуктов некротизированных клеток.

3. Если возбудитель (например, мучнистой росы ячменя) образует на поверхности листа апрессорий (орган-присоску для преодоления клеточной стенки), то непосредственно под ним клеточная стенка утолщается. Образуется бугорок – папилла, содержащий лигнин и кремний. Его своевременное формирование не позволяет паразиту проникнуть в клетку.

4. Еще одной механической преградой на пути распространения паразита в проводящей системе растения служат тиллы, которые образуются, например, при поражении хлопчатника грибами родов *Verticillium* и *Fusarium*. В устойчивых сортах патоген, попадая через корни в проводящую систему, задерживается выпячиваниями в сосудах, представляющими собой содержимое соседних паренхимных клеток, покрытое пектиновым чехлом. Задержанный гриб повреждается антибиотическими веществами.

**Фитонциды и фенолы.** Важную роль в неспецифической устойчивости растений играют антибиотические вещества — *фитонциды*, открытые Б. П. Токиным в 20-х годах. К ним относятся низкомолекулярные вещества разнообразного строения (алифатические соединения, хиноны, гликозиды с фенолами, спиртами и т. д.), способные задерживать развитие или убивать микроорганизмы. Выделяясь при поранении (лука, чеснока), летучие фитонциды защищают растение от патогенов уже над поверхностью органов. Нелетучие фитонциды локализованы в покровных тканях и участвуют в создании защитных свойств поверхности. Внутри клеток они могут накапливаться в вакуоли. При повреждениях количество фитонцидов резко возрастает, что предотвращает возможное инфицирование раненых тканей.

К антибиотическим веществам растений относят также фенолы. При повреждениях, инфекциях в клетках активируется полифенолоксидаза, которая окисляет фенолы до высокотоксичных хинонов. В некротических местах после реакции сверхчувствительности окисляющиеся фенолы и хиноны участвуют в образовании меланинов, от которых зависит темный цвет отмерших клеток. Фенольные соединения инактивируют экзоферменты патогенов и необходимы для синтеза лигнина. Паразитарные микроорганизмы легко приспосабливаются к антибиотическим веществам своего растения-хозяина, но роль их в механизмах видового неспецифического фитоиммунитета достаточно велика.

**Сверхчувствительность.** В ответ на внедрение биотрофных паразитов в клетки устойчивого сорта (например, ржавчины в злаки) в месте контакта с патогеном они быстро отмирают. Эта реакция растения получила название *сверхчувствительности*. У восприимчивых сортов клетки тканей остаются живыми и паразит распространяется по тканям.

У растений реакция сверхчувствительности возникает при первичном контакте растения с паразитом. Реакцией этой обладают именно устойчивые растения, причем эта устойчивость основана на повышенной чувствительности к инфекции. Отмирание нескольких клеток приводит к образованию *некроза*, что останавливает перемещение паразита. Затем некротическая ткань окружается барьером из перидермы. Скорость этой реакции очень велика: так, при контакте несовместимой расы возбудителя фитофтороза с листом картофеля клетки отмирают уже через 30 мин. Основная функция реакции сверхчувствительности заключается в подавлении спороношения паразита, которое происходит лишь при его контакте с живыми клетками.

**Фитоалексины.** Изучение факторов, вызывающих гибель патогена в некротизированных участках тканей после реакции сверхчувствительности, привело к открытию К. Мюллером и Г. Бергером (1940) веществ, получивших название фитоалексинов, **Фитоалексины** — это низкомолекулярные



антибиотические вещества высших растений, возникающие в растении в ответ на контакт с фитопатогенами: при быстром достижении антимикробных концентраций они могут выполнять защитную роль в фитоиммунитете.

В здоровых тканях фитоалексины отсутствуют. Они обладают антибактериальным, фунгитоксичным и антинематодным действием. Фитоалексины - конечные продукты измененного заражением метаболизма растения. Вследствие разнообразия растений, патогенов и их взаимодействий велико и химическое разнообразие фитоалексинов. У бобовых это изофлавоноиды, у пасленовых — сесквитерпеноидные вещества, у сложноцветных — полиацетилены и т. д. Кроме того, в одном растении в ответ на инфекцию образуется несколько фитоалексинов.

**Фитоалексины** синтезируются в живых клетках, граничащих с погибающими, вследствие реакции сверхчувствительности. Из этих клеток и поступает сигнал о необходимости синтеза фитоалексинов, которые затем перемещаются в некротизированные клетки, где находится паразит. Фитоалексины подавляют рост фитопатогенов, дезактивируют их экзоферменты. **Транспортируются** они по апопласту. Синтез их можно вызвать и химическими веществами: так, фитоалексины картофеля — ришитин и любимин — образуются в клубнях при действии фтористого натрия или сернокислой меди, но во всех случаях что фитоалексины, присущие данному растению.

Показано, что растение восприимчиво к патогену тогда, когда патоген не индуцирует синтез фитоалексинов. Если у растения подавить способность образовывать фитоалексины, то оно становится восприимчивым не только к своему патогену, но и к другим, ранее никогда не поражавшим это растение. Отсюда следует, что фитоалексины участвуют в поддержании и видового иммунитета (для неспециализированных патогенов), и сортовой устойчивости к специализированным патогенам. Многие высокоспециализированные патогены преодолевают фитоалексиновый барьер, разлагая фитоалексины и (или) прекращая их синтез.

Еще одна возможность поддержания устойчивости растений — регуляция растением-хозяином образования соединений, жизненно важных для паразита. Так, фитофтора не способна продуцировать  $\beta$ -ситостерин, необходимый грибу для образования спор. Его источником для гриба служат клетки растения-хозяина. У устойчивых к фитофторе сортов в месте инфицирования клетки растения резко прекращают синтез  $\beta$ -ситостерина и паразит не может размножаться. Вместе с тем предшественники ситостерина используются на синтез фитоалексинов сесквитерпеноидной природы. Наконец, недостаток  $\beta$ -ситостерина повреждая мембраны, делает клетки патогена чувствительнее к воздействию фитоалексинов.

Кроме того, выявлено изменение устойчивости и восприимчивости растений-хозяев к возбудителям болезней под влиянием внешних условий и различных биотических факторов (время года, погодные условия, удобрения, возраст растений и их органов и др.). Показано, что у растений наблюдается *сенсбилизация устойчивости*, т. е. появление устойчивости ко второму возбудителю после предшествующей инфекции (в частности, при вирусных заболеваниях) или ослабление устойчивости к определенному патогену при заболевании, вызванном возбудителем другого вида.

**Проблема узнавания и устойчивости.** Первый и важнейший этап при взаимодействии растения-хозяина и патогена — взаимное «узнавание». У устойчивых растений он начинается с обездвиживания — иммобилизации патогена. Осуществляется это с участием гликопротеинов, получивших название *лектины* (от лат. lectus — избранный — причастия от глагола lego — выбирать, собирать). Они способны связывать определенные углеводы (моно-и олигосахара, углеводные остатки гликолипидов и полисахаридов). Молекула лектина имеет не менее двух участков для связывания углеводов, что позволяет ей склеивать (агглютинировать) молекулы и даже целые клетки, на поверхности которых есть специфические для данного лектина группировки, например эритроциты млекопитающих. В клетках лектины выполняют многообразные функции; одна из них — участие в реакциях узнавания и взаимодействия клеток. Лектины склеивают клетки и споры паразитов, лишая их возможности прорасти и переместиться.

Существенно также, что лектины связывают споры и клетки тех патогенов, к которым растение устойчиво. Вирулентные штаммы бактерий избегают агглютинации лектинами растения-хозяина благодаря слизистому чехлу, окружающему бактерию.

Рост гифы гриба останавливается в результате взаимодействия лектина растения-хозяина с N-ацетилглюкозамином хитина растущего кончика гифы. Такую функцию выполняет, например, лектин прорастающих семян пшеницы. Высокая концентрация лектинов в семенах, несомненно, связана с функцией защиты богатых запасными веществами семян и зародыша от гибели.

Исследования последних лет показали, что в системах узнавания при взаимодействии растения-хозяина и паразита функционируют и другие участники. На поверхности иммобилизованного паразита находятся вещества, узнаваемые системами растения-хозяина, — *элиситеры (провокаторы)*. **Элиситеры** являются высокомолекулярными глюканами стенок паразита. Растение распознает их с помощью своих мембранных рецепторов. Образование комплекса элиситер-рецептор индуцирует работу систем защиты

растения, в частности реакцию сверхчувствительности. Однако взаимодействию элизитеров с рецепторами мешают *антиэлизитеры* — низкомолекулярные глюкопептиды (*супрессоры*), выделяемые кончиком растущей гифы и подавляющие защитные реакции растений. Если супрессор паразита, конкурируя с элизитером за место связывания, занимает его из-за большего сродства к рецептору, то это не позволяет растению включить защитную реакцию, и патоген таким образом преодолевает барьер видовой иммунитет растения.

Имеющиеся сведения позволяют представить последовательность включения защитных механизмов растений в ответ на инфекцию (Л. В. Метлицкий, О. Л. Озерецковская, 1985):

1. Паразит воздействует на клетки растения-хозяина с помощью элизитеров.

2. Мембранные рецепторы растения (компоненты системы узнавания) взаимодействуют с элизитерами паразита.

3. Образование комплекса элизитер — рецептор индуцирует развитие у растения реакции сверхчувствительности — быструю гибель части клеток и образование некроза.

4. Отмирание клеток растения-хозяина приводит к возникновению в них регуляторных молекул — производных полимеров матрикса клеточных стенок. У сои, например, функцию индуктора выполняют небольшие (из 12 молекул-мономеров) фрагменты пектиновых полимеров стенки. Такие регуляторные молекулы П. Альберсхейм назвал *олигосахаринами*.

5. Олигосахариды погибающих клеток диффундируют к соседним с некрозом здоровым клеткам и вызывают в них синтез фитоалексинов, обеспечивающих видовой иммунитет и сортовую устойчивость растений.

6. Наконец, некротические участки тканей отделяются от здоровых перидермой, образование которой, возможно, также связано с действием специфического индуктора неизвестной пока природы.

#### 4.3. Лабораторные работы

№ п/п	Номер раздела дисциплины	Наименование лабораторной работы	Объем (час.)	Вид занятия в интерактивной форме (час.)
1	1.	Физиология растительной клетки	4	тренинги в малой группе (1ч)
2	2.	Внутреннее строение корня в связи с выполняемыми функциями.	2	-
3	2.	Водный обмен растения	4	тренинги в малой группе (1ч)
4	2.	Внутреннее строение листа в связи с выполняемыми функциями. Строение листьев растений разных экологических групп.	2	тренинги в малой группе (1ч)
5	2.	Фотосинтез	4	тренинги в малой группе (1ч)
6	2.	Дыхание растений	2	тренинги в малой группе (1ч)
7	2.	Минеральное питание	4	-
8	2.	Диагностика недостатка элементов минерального питания растений	4	тренинги в малой группе (1ч)
9.	3.	Рост и развитие растений	4	-
10.	4.	Устойчивость к неблагоприятным условиям среды	4	тренинги в малой группе (1ч)
<b>ИТОГО</b>			<b>34</b>	<b>7</b>

#### 4.4. Семинары/ практические занятия

Учебным планом не предусмотрено.

#### 4.5. Контрольные мероприятия: курсовой проект (курсовая работа), контрольная работа, РГР, реферат

Учебным планом не предусмотрено.

**5. МАТРИЦА СООТНЕСЕНИЯ РАЗДЕЛОВ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ К ФОРМИРУЕМЫМ В НИХ КОМПЕТЕНЦИЯМ И ОЦЕНКЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ**

<i>№, наименование разделов дисциплины</i>	<i>Компетенции</i>	<i>Компетенции</i>		<i>Σ комп.</i>	<i>t<sub>ср</sub>, час</i>	<i>Вид учебных занятий</i>	<i>Оценка результатов</i>
		<i>ОПК 1</i>	<i>ПК 4</i>				
<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>
<b>1.</b> Физиология растительной клетки	12	+	-	1	12	Лк, ЛР, СРС	экзамен
<b>2.</b> Основные физиологические процессы	70	+	+	2	35	Лк, ЛР, СРС	экзамен
<b>3.</b> Рост и развитие растений	14	+	+	2	7	Лк, ЛР, СРС	экзамен
<b>4.</b> Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений	12	+	+	2	6	Лк, ЛР, СРС	экзамен
<b><i>всего часов</i></b>	<b>108</b>	<b>60</b>	<b>48</b>	<b>2</b>	<b>60</b>		

## 6. ПЕРЕЧЕНЬ УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОГО ОБЕСПЕЧЕНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.

## 7. ПЕРЕЧЕНЬ ОСНОВНОЙ И ДОПОЛНИТЕЛЬНОЙ ЛИТЕРАТУРЫ, НЕОБХОДИМОЙ ДЛЯ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

№	<i>Наименование издания</i>	<i>Вид занятия</i> Лк, ЛР, СРС	<i>Количество экземпляров в библиотеке,</i>	<i>Обеспеченность,</i>
1	2	3	4	5
<b>Основная литература</b>				
1/	Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: <a href="http://biblioclub.ru/index.php?page=book&amp;id=428272">//biblioclub.ru/index.php?page=book&amp;id=428272</a>	Лк, ЛР, СРС	ЭР	1
2.	Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений /Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543с.	Лк, ЛР, СРС	49	1
<b>Дополнительная литература</b>				
3.	Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.	ЛК, ЛР, СРС	50	1
4.	<a href="#">Кузнецов, В.В.</a> Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с.	ЛК, ЛР, СРС	15	0,7
5.	Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.	ЛР, СРС	25	1
6.	<a href="#">Медведев, С. С.</a> Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.	ЛК, ЛР, СРС	40	1
7.	Большой практикум по фотосинтезу : учебное пособие для вузов / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова ; Под ред. И. П. Ермакова. - М. : Академия, 2003. - 256 с.	ЛР, СРС	15	0,7
8.	Физиология патогенеза и болезнеустойчивости растений / Национальная академия наук Беларуси, Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича ; науч. ред. В.Н. Решетников. - Минск : Беларуская навука, 2016. - 254 с. : ил., схем., табл. - Библиогр. в кн. - ISBN 978-985-08-1965-9 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: <a href="http://biblioclub.ru/index.php?page=book&amp;id=443832">//biblioclub.ru/index.php?page=book&amp;id=443832</a>	ЛР, СРС	ЭР	1

## 8. ПЕРЕЧЕНЬ РЕСУРСОВ ИНФОРМАЦИОННО ТЕЛЕКОММУНИКАЦИОННОЙ СЕТИ «ИНТЕРНЕТ» НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

1. Электронный каталог библиотеки БрГУ [http://irbis.brstu.ru/CGI/irbis64r\\_15/cgiirbis\\_64.exe?LNG=&C21COM=F&I21DBN=BOOK&P21DBN=BOOK&S21CNR=&Z21ID=](http://irbis.brstu.ru/CGI/irbis64r_15/cgiirbis_64.exe?LNG=&C21COM=F&I21DBN=BOOK&P21DBN=BOOK&S21CNR=&Z21ID=).
2. Электронная библиотека БрГУ <http://ecat.brstu.ru/catalog>.
3. Электронно-библиотечная система «Университетская библиотека online» <http://biblioclub.ru>.
4. Электронно-библиотечная система «Издательство «Лань» <http://e.lanbook.com>.
5. Информационная система "Единое окно доступа к образовательным ресурсам" <http://window.edu.ru>.
6. Научная электронная библиотека eLIBRARY.RU <http://elibrary.ru>.
7. Университетская информационная система РОССИЯ (УИС РОССИЯ) <https://uisrussia.msu.ru/>.
8. Национальная электронная библиотека НЭБ <http://xn--90ax2c.xn--plai/how-to-search/>.

## 9. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

При реализации учебной работы во время изучения дисциплины «Физиология растений» предусмотрены лекции и лабораторные занятия, зачет.

Цель освоения дисциплины - приобрести знания о физиологических функциях растительной клетки и растительного организма, росте и развитии растения, а также об адаптации растений к неблагоприятным условиям среды обитания.

В процессе изучения дисциплины используются лекции в виде презентаций с использованием мультимедийного оборудования. В ходе лекционных занятий обучающимся рекомендуется вести конспектирование учебного материала; обращать внимание на формулировки, раскрывающие содержание тех или иных явлений и процессов; задавать преподавателю уточняющие вопросы с целью уяснения теоретических положений, разрешения спорных ситуаций.

При выполнении лабораторных работ необходимо использовать интерактивные методы обучения, способствующие более эффективному усвоению знаний по дисциплине.

Самостоятельная работа обучающихся подразумевает индивидуальную работу при подготовке к лабораторным занятиям, самостоятельное изучение темы, подготовку к зачету.

Для контроля знаний обучающихся предусмотрен зачет. Зачет по дисциплине служит для оценки работы обучающихся в течение семестра и призван выявить уровень, прочность и систематичность полученных им теоретических и практических знаний, приобретения навыков самостоятельной работы, умение синтезировать полученные знания.

### 9.1. Методические указания для обучающихся по выполнению лабораторных работ

При подготовке к лабораторным работам обучающиеся прорабатывают материал лекций и подготавливают ответы на вопросы для самостоятельного изучения, используя учебники и справочную литературу. Далее они приступают к выполнению заданий.

По порядку выполнения заданий преподаватель дает подробные пояснения. По каждой работе студенты составляют отчет, содержащий титульный лист, введение, основную часть (расчетную), заключение (выводы). Преподаватель оценивает правильность расчетов и оформление каждой работы.

## Раздел 1. Физиология растительной клетки

### Лабораторная работа №1 Физиология растительной клетки

Цель работы: ознакомиться с методами обнаружения движения цитоплазмы. изучить функциональные особенности мембран живых клеток, явление плазмолиза и деплазмолиза в клетках различных растений. Дать сравнительную характеристику степени насыщенности водой различных растительных объектов (клубень картофеля, морковь, свекла и др.) с помощью подбора изотонической концентрации.

#### Задание

1. Сравнить типы движения: цитоплазмы в клетках молодых (из точки роста побегов) и стареющих

листьев элодеи; сделать схематические рисунки клеток по всем рассмотренным объектам и стрелками указать направление движения цитоплазмы, под действием дополнительного освещения пронаблюдать за изменением характера движения. Отметить, наблюдалось ли движение сразу после приготовления препарата или оно менялось под действием освещения.

2. Выявить различия в проницаемости мембран живых и мертвых клеток и сделать вывод о причинах этих различий. Сравнить проницаемость мембран для различных веществ, зарисовать плазмолизированные и деплазмолизированные клетки, зарисовать формы плазмолиза.

3. Установить зависимость длины полоски растительной ткани и ее тургора от концентрации внешнего раствора хлорида натрия. Определить изотоническую концентрацию хлорида натрия выбранного растительного объекта. Сравнить исследованные учебной группой растительные объекты по установленным показателям (тургор, изотоническая концентрация).

**Материалы и оборудование:** микроскоп, настольная лампа, термостат на 35°C и 40°C, предметные и покровные стекла, секундомер, пинцет, препаровальная игла, стеклянная палочка, скальпель или лезвие безопасной бритвы, пробирки, штатив для пробирок, фильтровальная бумага, этанол спиртовка или газовая горелка, линейка, 30%-ный раствор уксусной кислоты, 1М раствор сахарозы, 1М раствор глюкозы, 1М раствор роданида калия, 1М раствор нитрата калия, 0,7 М раствор нитрата кальция, 1М раствор карбамида, дистиллированная вода, 1 М раствор NaCl, пипетки, 7 чашек Петри. **Растения:** элодея, валлиснерия, хара или нителла, цветки традесканции с опушенными тычиночными нитями, корнеплод столовой свеклы, листья традесканции, элодеи, луковица лука репчатого, клубень картофеля, свекла, морковь.

#### Порядок выполнения работы

1. Изучение движения цитоплазмы в клетках Элодеи, Валлиснерии, Нителлы или хары.
2. Изучение свойств клеточных мембран

#### **Опыт 1. Сравнение проницаемости мембран живых и мертвых клеток.**

1. Корнеплод свеклы после удаления покровных тканей нарезают на кубики (сторона кубика 5 мм) и тщательно промывают водой, чтобы удалить пигмент, вышедший из поврежденных клеток. Затем по одному кусочку опускают в три пробирки. В первую и вторую наливают по 5 мл воды, в третью — 5 мл 30 %-ного раствора уксусной кислоты. Первую пробирку оставляют для контроля. Содержимое второй кипятят 2—3 мин. Во второй и третьей пробирках, где клетки были убиты кипячением или кислотой, вода окрашивается, а в первой пробирке остается неокрашенной.

#### **Опыт 2. Сравнение проницаемости клеточных мембран для различных веществ. Стойкий и временный плазмолиз.**

1. На два предметных стекла наносят по капле раствора: на одно — 1 М раствор сахарозы, на другое — 1 М раствор карбамида. В каждую каплю помещают по листу элодеи, накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом сначала при малом (объектив х8), потом при большом увеличении (объектив х40). Находят участки листа, в которых хорошо видны плазмолизированные клетки. Отмечают время начала плазмолиза (начало наблюдения), зарисовывают плазмолизированные клетки и оставляют препараты на 30—60 мин, затем вновь их рассматривают.

#### **Опыт 3. Явление плазмолиза и деплазмолиза в растительных клетках**

1. На предметное стекло с каплей воды поместить срез эпидермиса листа традесканции, лука или лист элодеи и накрыть покровным стеклом. Рассмотреть объекты при малом увеличении. Рядом с покровным стеклом поместить каплю 1 М раствора сахарозы и с другой стороны отсосать воду фильтровальной бумагой. Повторить этот прием 2-3 раза до полной замены воды раствором плазмолитика, при этом неотрывно следить за происходящим в клетках процессом плазмолиза под микроскопом.

2. Провести повторно работу, заменив сахарозу водой, и добиться полного деплазмолиза. Нагреть предметное стекло с препаратом над пламенем спиртовки, чтобы убить клетки. Добавить раствор сахарозы и определить состояние клеток под микроскопом.

#### **Опыт 4. Влияние ионов калия и кальция на форму плазмолиза.**

На одно предметное стекло наносят каплю 1М раствора нитрата калия, на другое — 0,7 М раствора нитрата кальция. В обе капли помещают по кусочку эпидермы лука, снятой с вогнутой поверхности одной и той же чешуи луковицы, накрывают покровными стеклами. Через 5—10 мин препараты рассматривают.

#### **Опыт 5. Наблюдение колпачкового плазмолиза в растворах нитрата калия и роданида калия.**

На предметное стекло наносят каплю 1М раствора роданида калия, помещают в нее кусочек эпидермы чешуи репчатого лука, накрывают покровным стеклом и сразу рассматривают под микроскопом с объективом х40. Четкая картина колпачкового плазмолиза наблюдается при

использовании эпидермы чешуи окрашенного лука или верхней эпидермы неокрашенного лука, снятой с вогнутой поверхности чешуи луковички и предварительно окрашенной нейтральным красным.

### **3. Определение изотонической концентрации внешнего раствора методом измерения длины растительной ткани (по Уршпрунгу)**

1. Приготовить по 40 мл р-ров NaCl в концентрациях 0,0.1, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8 и 1.0 М, смешивая в чашках Петри соответствующие количества 1М р-ра соли и воды.

2. Вырезать из клубня или корнеплода прямоугольную пластинку толщиной 4-5 мм максимально возможной длины. Разрезать ее на 7 полосок по 4-5 мм толщиной (соломкой) и с точностью до 0.5 мм измерить длину каждой полоски. Данные занести в таблицу.

3. Погрузить по одной полоске в приготовленные растворы соли; после 30 мин выдерживания повторно измерить длину полосок линейкой, поместив их на фильтровальную бумагу. Данные занести в таблицу. Полоски разложить на края чашек Петри так, чтобы они наполовину свисали. По провисанию полосок сравнить в них тургорное давление, обозначив его как "сильное", "среднее", "слабое", "отсутствие". Данные занести в таблицу .

5. Определить изотоническую концентрацию, в которой не наблюдается изменения длины полоски и ее тургора. Данные занести в таблицу.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### **Основная литература**

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

#### **Дополнительная литература**

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.
2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.
3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
4. [Медведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

#### **Контрольные вопросы для самопроверки**

1. Какой раствор называется гипотоническим, и какой гипертоническим?
2. Что такое плазмолиз?
3. От чего зависит степень и скорость плазмолиза клеток?
4. Можно ли считать плазмолиз клетки защитной реакцией на действие агрессивных осмотических сред? Почему?
5. Почему мертвые клетки не способны плазмолизироваться?
5. Как происходит деплазмолиз?
6. Как можно использовать явление плазмолиза для анализа состояния растительной клетки?
7. У каких клеток есть избирательная проницаемость?
8. Объясните причины изменения размеров растительной ткани в растворах плазмолитиков различной концентрации.
9. Можно ли отнять воду из полоски растительной ткани, если она полностью потеряла тургор?
10. Как изменится изотоническая концентрация для картофельной соломки, если предварительно ее выдержать в чистой воде? Подсушить?

## **Раздел 2. Основные физиологические процессы**

### **Лабораторная работа №2 Внутреннее строение корня в связи с выполняемыми функциями.**

Цель работы. Изучить внутреннее строение корня в связи с выполняемыми функциями – всасыванием воды и минеральных веществ.

#### **Задание**

1. Изучить внутреннее строение кончика корня на временном микропрепарате. Выявить зоны корня, выполняющие различные функции.

2. Изучить первичное строение корня на постоянном препарате корня ириса.
3. Изучить вторичное строение корня на постоянном микропрепарате корня тыквы

Материалы и оборудование: микроскоп, готовые микропрепараты, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, проростки пшеницы.

#### Порядок выполнения работы

##### **1. Зоны молодого корня**

1. Отделите с помощью пинцета один из корней проростка пшеницы. Положите его на предметное стекло в каплю воды и накройте покровным стеклом.

2. При малом увеличении микроскопа рассмотрите препарат «кончик корня пшеницы». Зарисуйте схему строения корня, отметив: корневой чехлик, зону деления, зону роста, зону всасывания, зону проведения. При большом увеличении микроскопа зарисуйте несколько клеток ризодермы на разных стадиях развития.

##### **2. Первичное строение корня**

1. При малом увеличении микроскопа рассмотрите препарат «корень ириса на поперечном срезе». Зарисуйте в виде сектора схему первичного строения корня, отметив следующие ткани: ризодерму; первичную кору: экзодерму, мезодерму, эндодерму; центральный цилиндр: перицикл, флоэму, ксилему. Рассмотрите препарат при большом увеличении микроскопа. Зарисуйте несколько клеток разных тканей.

##### **3. Вторичное строение корня**

1. Рассмотрите при малом увеличении микроскопа постоянный препарат поперечного среза корня тыквы в зоне проведения. Найдите вторичные и первичные проводящие ткани, камбий и перидерму. Зарисуйте в виде сектора схему строения корня тыквы и обозначьте имеющиеся ткани.

2. Рассмотрите при большом увеличении вторичные проводящие ткани. Зарисуйте их строение.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)
2. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений /Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543с.

#### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.
2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.
3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
4. [Медведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

#### Контрольные вопросы для самопроверки

1. Из каких зон состоит корень? Какую функцию выполняет каждая из них и каково их строение?
2. Что представляет собой корневой волосок? Какова его функция и как долго он ее выполняет? Что помогает продвижению корня в почве?
3. Что представляет собой корневой чехлик? Охарактеризуйте его функции и особенности строения.
4. Каковы особенности первичного строения корня? Как происходит формирование первичных постоянных тканей?
5. В какой зоне корня можно наблюдать первичное строение и почему его так называют? Какие комплексы тканей можно выделить, рассматривая первичное строение корня? Из каких слоев первичной меристемы они дифференцируются?
6. Какой тип проводящего пучка свойствен корню при первичном строении и где он расположен? Как называют радиальные пучки корней в зависимости от числа лучей ксилемы? Какова роль



перицикла?

10. Что представляют собой барьерные ткани корня? Каково их строение? Что такое пропускная клетка?

11. Какова роль, паренхимы и эпиблемы? Как долго функционирует эпиблема? Каково строение зоны проведения у однодольных растений?

12. В какой зоне корня у двудольных растений можно наблюдать первичное строение, а в какой—вторичное? С чем связан переход корня от первичного строения ко вторичному?

13. Где закладывается слой камбия при переходе корня ко вторичному строению и каково его происхождение? Какие ткани дифференцируются из камбия на всем его протяжении?

14. Что происходит с первичной корой при переходе корня ко вторичному строению? Из каких комплексов тканей состоит корень при вторичном строении?

15. Каковы особенности вторичного строения корней у разных растений?

### **Лабораторная работа №3. Водный обмен растений**

Цель работы. Исследовать действие различных концентраций NaCl на процессы набухания семян пшеницы и рост проростков. Пронаблюдать за устьичными движениями под микроскопом и установить связь степени открытости устьичной щели с изменением тургора клеток-замыкателей в различных условиях внешней среды. Изучить особенности основных процессов, составляющих водообмен на примере ветки сосны (окольцованной и не окольцованной). Дать сравнительную характеристику измеренной интенсивности транспирации и относительной транспирации листьев различных растений.

#### Задание

1. Оценить действие концентрации растворов соли на набухание и всхожесть семян пшеницы. Определить концентрации NaCl, достоверно действующие на процессы роста корешков и побегов проросших семян пшеницы.

2. Пронаблюдать за движением устьиц в воде, растворах сахарозы и глицерина; установить связь между изменением величины просвета устьичной щели и процессами плазмолиза клеток-замыкателей; дать сравнительную характеристику скоростей процессов плазмолиза и деплазмолиза в замыкающих клетках.

3. Определить степень открытости устьиц в условиях различного водоснабжения.

4. Определить количество поглощенной и испаренной ветками сосны воды; вычислить испаряющую поверхность хвои; определить соотношение испаренной воды к поглощенной; вычислить интенсивность транспирации; выявить: по какой части стебля осуществляется восходящий ток воды.

5. Измерить методом быстрого взвешивания интенсивность транспирации листьев различных растений, дать сравнительную характеристику; измерить интенсивность эвапорации; рассчитать величину относительной транспирации листьев различных растений, проанализировать результаты.

Материалы и оборудование: семена пшеницы, чашки Петри (5 шт.), фильтровальная бумага, линейка, раствор NaCl (1M), микроскоп, бритва, игла, растворы сахарозы (1 M) и глицерина (5 %) в капельницах, вода, пипетка, покровные и предметные стекла, фильтровальная бумага, листья растений (традесканции, амариллиса, гортензии или др.), десяти-пятнадцатидневные растения подсолнечника, герань, капельницы, этиловый спирт, бензол, ксилол, калькулятор, 2 колбы на 250 мл, 2 ветки сосны, 2 пробки или фольга, пластилин или парафин, весы с разновесами, нож или скальпель, кристаллизатор, краситель (эозин, метиленовая ста), мерный цилиндр, листья комнатных растений (герань, традесканция, плектрантус, колеус и др.), торсионные весы, бумага и ножницы, чашка Петри.

## Порядок выполнения работы

### **1. Влияние концентрации раствора на прорастание семян**

#### **Занятие 1.**

1. Приготовить в пяти предварительно подписанных карандашом по стеклу чашках Петри по 10 мл раствора NaCl в концентрациях 0, 0.01, 0.05, 0.2, 1 М. Произвести посев семян пшеницы на водную среду.

2. Проложить дно чашки Петри фильтровальной бумагой. Поместить отобранные семена в чашки так, чтобы они были равномерно распределены по дну и не были полностью погружены в воду. Закрывать чашки крышками и поставить до следующего занятия (на 7 дней) в теплое затененное место.

#### **Занятие 2.**

Определить % всхожести семян (количество проросших семян поделить на общее количество семян (10 шт.) и умножить на 100%). Записать данные в табл..

С помощью линейки измерить отдельно длину корешка (самого длинного, если их несколько) и длину надземной части у каждого из проросших семян. Рассчитать средние арифметические длины побегов и корешков в каждом растворе соли. Записать результаты измерений и расчетов для всех концентраций в табл.

### **2. Влияние внешних условий на устьичные движения**

1. На предметное стекло нанести каплю воды. Аккуратно сделать срез эпидермиса листа, быстро поместить его в каплю воды и накрыть покровным стеклом. Рассмотреть устьица при малом увеличении микроскопа,

2. Рядом с покровным стеклом поместить 2-3 капли раствора сахарозы и с другой стороны покровного стекла, приложив кусочек фильтровальной бумаги, удалить воду, постепенно заменяя ее на раствор сахарозы. Одновременно наблюдать под микроскопом изменения ширины устьичных щелей, отмечая время происходящих изменений.

3. Заменить сахарозу на воду, отмечая время изменения ширины устьичных щелей.

4. Убрать препарат, протереть предметное стекло, нанести на него раствор глицерина. Поместить новый срез эпидермиса листа в каплю глицерина, накрыть покровным стеклом и сразу приступить к наблюдениям. Наблюдения за устьичными движениями проводить в течение 10 минут, отмечая скорость происходящих изменений.

5. Заменить глицерин на воду, продолжая наблюдения.

Сделать рисунки открытого и закрытого устьица эпидермиса листа. Указать ориентировочное время открывания и закрывания устьиц.

### **3. Определение состояния устьиц методом инфильтрации по Молишу.**

1. Исследуют состояние устьиц у растений, находящихся в условиях оптимального и недостаточного водоснабжения. На соседние участки нижней стороны листа наносим последовательно спирт, бензол и ксилол.

2. Лист выдерживаем в горизонтальном положении до полного исчезновения капель, которые либо испаряются, либо проникают внутрь листа.

4. Потом лист рассматриваем в проходящем свете. Если жидкость проникла в межклетники, то на листе будут видны прозрачные пятна. Отмечает проникновение жидкости знаком «+», отсутствие инфильтрации – знаком «-».

5. Делаем заключение о степени открытости устьиц, исходя из того, что при инфильтрации только ксилолом устьица открыты слабо, ксилолом и бензолом – средне, ксилолом, бензолом и спиртом – сильно. Результаты опыта записываем в таблицу.

### **4. Оценка водообмена ветки сосны.**

#### **Занятие 1.**

1. В две колбы налить по 200 мл подкрашенной воды. У двух веток сосны длиной 15-20 см очистить нижнюю часть стебля от хвои. У одной ветки окольцевать стебель в той части, которая будет находиться непосредственно под пробкой или фольгой. Ширина кольца не должна превышать 1 см. Налить водопроводную воду в кристаллизатор и у каждой ветки после 1-2-минутного выдерживания под водой сделать косой срез конца стебля. Закрепить ветки в пробках и поместить в колбы так, чтобы конец стебля находился над дном колбы на расстоянии 1-2 см.

3. Плотно обмазать пластилином или залить расплавленным мягким парафином горло колбы во избежание потерь воды за счет испарения. Установки взвесить и записать результаты в табл. 3, используя приведенные ниже условные обозначения и формулы. Оставить установки на 1 неделю при комнатной температуре, не допуская попадания прямого солнечного света.

#### **Занятие 2.**

1. Повторно взвесить установки, результаты записать в табл. Освободить ветки от пластилина или парафина. Измерить цилиндром объем оставшейся в колбе воды. Оборвать и взвесить хвою у каждой из веток. Осмотреть срезы и кольцо ветки.

2. Произвести количественные расчеты для характеристики процессов водообмена, результаты занести в табл.

### **5 Определение интенсивности транспирации весовым методом по уменьшению массы срезанных листьев**

1. Подготовить торсионные весы к работе. Оторвать листовую пластинку от черешка у выбранного растения и немедленно взвесить. Положить лист на ровную поверхность нижней стороной кверху на 5 мин. После экспозиции сделать повторное взвешивание. Измеренные массы листьев выразить в граммах (1 г = 1000 мг). Результаты взвешиваний записать в табл..

2. Для определения интенсивности эвапорации дважды с интервалом в 30 мин взвесить чашку Петри, до краев наполненную водой. Определить площадь листа  $S$  весовым методом: вырезать из бумаги трафарет листовой пластинки и квадратик в  $1 \text{ см}^2$  и обе фигурки взвесить;  $S$  вычислить по формуле,  $\text{см}^2$  : Вычислить площадь испаряющей поверхности чашки Петри по формуле  $S = -\pi r^2$ , где  $r$  - внутренний диаметр чашки. Рассчитать интенсивности транспирации и эвапорации по формуле:  $I = \Delta m \times 10\,000 \times 60 / S \times t$ . Рассчитать относительную транспирацию. Результаты расчетов по всем исследованным растениям занести в табл.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

#### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.
2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.
3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
4. [Мелведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

#### Контрольные вопросы для самопроверки

1. С чем связано неодинаковое прорастание семян в растворах разной концентрации соли?
2. Как происходит набухание семян в воде?
3. Какова зависимость процесса набухания семян растений от состава содержащихся в них запасных веществ?
4. Почему в крепких солевых растворах семена способны набухать, но прорастания при этом не происходит?
5. Что представляют собой устьица однодольных и двудольных растений? В чем заключаются сходства и различия между ними?
6. Какие особенности строения клеток-замыкателей устьиц обеспечивают открытие устьичных щелей при увеличении тургора этих клеток?
7. Что произойдет с устьицами среза эпидермиса листа, если его поместить в гипертонический раствор вещества, легко проникающего через плазмалемму? Почему?
8. Почему при высокой атмосферной влажности происходит открытие устьиц, а при избытке воды – закрытие?
9. Какие типы движения устьиц вам известны? Каков их механизм?
10. Как влияют внешние и внутренние условия на степень открытости устьиц?
11. Почему количество испаренной воды неодинаково в обоих вариантах опыта?
12. По какой части стебля осуществляется восходящий ток воды?
13. Как изменится интенсивность транспирации ветки сосны, если поместить установку в темноту? В прохладное помещение? Под вентилятор?
14. Ветка ивы была срезана с дерева, поставлена в банку с водой и закрыта колпаком. Будет ли наблюдаться гуттация у этой ветки?
15. Что представляет собой флоэмный сок?

16. Как кольцевание стебля действует на процессы водообмена растений?
17. Как будет меняться относительная транспирация листьев с уменьшением влажности воздуха и почему?
18. Почему интенсивность устьичной транспирации при благоприятных условиях водоснабжения растения приближается к интенсивности эквапорации, несмотря на то, что общая площадь устьичных отверстий обычно не превышает 1% площади листа?
19. Объясните, почему в условиях избыточного увлажнения величина относительной транспирации падает практически до 0.
20. Нижнюю сторону молодого и зрелого листьев герани, имевших одинаковую интенсивность транспирации, смазали вазелином. У какого из этих листьев интенсивность транспирации снизится значительно и почему?

#### **Лабораторная работа №4 Внутреннее строение листьев растений разных экологических групп.**

Цель работы Изучить внутреннее строение листьев разных экологических групп с разными приспособлениями для уменьшения транспирации.

##### Задание

1. Изучить внутреннее строение листа мезофитного растения камелии японской.
2. Изучить внутреннее строение листа ксерофитного растения ковыля перистого.
3. Изучить внутреннее строение листа ксерофитного растения хвои сосны обыкновенной.

Материалы и оборудование: микроскоп, готовые микропрепараты.

##### Порядок выполнения работы

#### **1 Поперечный срез листовой пластинки листа камелии (*Camelia japonica* L.)**

1. При малом увеличении микроскопа рассмотрите срез листовой пластинки листа камелии. Найдите верхнюю и нижнюю эпидерму, палисадную и губчатую хлоренхиму, склереиды, проводящие пучки. Схематически зарисуйте участок листовой пластинки с центральным проводящим пучком. В нижней эпидерме покажите устьица.

3. При большом увеличении микроскопа зарисуйте участок поперечного среза листа от верхней до нижней эпидермы. Укажите верхнюю и нижнюю эпидерму, устьица, кутикулу, клетки столбчатого и губчатого мезофилла, друзы оксалата кальция и склереиды.

#### **2. Поперечный срез листа ковыля перистого (*Sripa pennata* L.)**

1. При малом увеличении микроскопа рассмотрите поперечный срез листа ковыля перистого и зарисуйте схему его строения. Отметьте на рисунке верхнюю и нижнюю эпидерму, устьица, волоски, проводящие пучки, склеренхиму и обкладку вокруг них, мезофилл. Рассмотрите препарат при большом увеличении микроскопа. Зарисуйте клетки мезофилла и пузеревидные клетки.

#### **3. Поперечный срез листа (хвоинки) сосны обыкновенной (*Pinus syhestris* L.)**

1. Рассмотрите при малом увеличении микроскопа препарат поперечного среза хвоинки. Зарисуйте схему строения хвоинки, отметьте полукруглую форму, устьица по всей поверхности среза, эпидерму, гиподерму, мезофилл, смоляные каналы, эндодерму, два проводящих пучка и трансфузионную ткань. 2. Рассмотрите микропрепарат при большом увеличении. Зарисуйте участок среза с эпидермой, гиподермой, смоляным каналом, складчатым мезофиллом и эндодермой.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

##### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)
2. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений /Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и др. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2007. – 543с.

##### Дополнительная литература

1. Кузнецов, В.В. Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
2. Негроров В.В., Хлызова Н.Ю., Камаева Г.М. Ботаника. Основы анатомии и морфологии высших

### Контрольные вопросы для самопроверки

1. Какими чертами анатомического строения характеризуются дорзивентральные листья?
2. Какова роль столбчатой и губчатой паренхимы?
3. В чем отличие строения изолатерального листа от дорзивентрального?
4. Каковы особенности строения хвоинки?
5. Какие особенности строения имеют листья мезофитных и ксерофитных растений?

### **Лабораторная работа №5 Фотосинтез**

Цель работы. Познакомиться со свойствами пигментов зеленого листа, действием вытяжки хлорофилла на окислительно-восстановительные реакции в модельной системе, откладыванием крахмала в листьях на свету.

#### Задание

1. Получить спиртовую вытяжку пигментов листьев различных растений; произвести разделение пигментов ксантофиллов и хлорофиллов по Краусу; реакцию омыления хлорофиллов, оценить растворимость солей хлорофиллиновой кислоты в бензине и спирте; изучить значение металлорганической связи в порфириновом кольце молекулы хлорофилла в обеспечении его окраски, провести реакции феофитинизации и восстановления металлорганической связи; провести разделение пигментов в вытяжке методом бумажной хроматографии.

2. Исследовать работу модельной системы со всеми компонентами на свету и в темноте, при отсутствии донора (аскорбиновая кислота), при отсутствии фото сенсibilизатора (хлорофилла).

3. Доказать с помощью пробы Сакса образование крахмала в листьях на свету.

Материалы и оборудование: свежие листья различных растений (герань, хлорофитум, колеус, традесканция и др.). 85%-й этиловый спирт, бензин, 20%-й раствор КОН, 10%-й HCl, уксуснокислый цинк кристаллический, вода, кварцевый песок, фарфоровая ступка, пестик, воронка, 5 пробирок, спиртовка, фильтровальная бумага, листья герани для получения спиртовой вытяжки хлорофилла, спирт, кварцевый песок, аскорбиновая кислота кристаллическая, 0,04%-й раствор метиленового красного в этаноле, ступка с пестиком, воронка, фильтровальная бумага, 4 пробирки в штативе, черная бумага, настольная лампа на 200-300 Вт, карандаш по стеклу, растение герани (выдержанное 2-3 дня в темноте для обескрахмаливания листьев), раствор I<sub>2</sub> в KI, этиловый спирт, сода в бюксе, 20%-й раствор HCl, экран с вырезанной фигурой, скрепки, стаканчик с водой, настольная лампа для освещения листьев в опыте, стеклянный колпак, пробирка, спиртовка, держатель.

#### Порядок выполнения работы

##### **1. Изучение свойств пигментов зеленого листа**

1. Измельчить 3-4 листа среднего размера выбранного растения ножницами над ступкой. Добавить щепотку песка и 3-5 мл спирта. Растереть материал пестиком до кашицеобразной массы и добавить 10 мл спирта. Размешать материал пестиком и отфильтровать вытяжку через бумажный фильтр в пробирку. Бумажный фильтр оставить в воронке до подсыхания (для выполнения задачи 5). Разделить вытяжку поровну в четырех пробирках.

**Результаты 1-го этапа:** описать цвет получившейся вытяжки, сделать вывод о растворимости пигментов в спирте.

2. Провести разделение пигментов по Краусу. Для этого в первую из 4 пробирок с вытяжкой добавить несколько больший объем бензина и 2-3 капли воды (чтобы спирт не смешивался с бензином). Закрыть пробирку, несколько раз энергично встряхнуть и дать отстояться.

**Результаты 2-го этапа:** отметить окраску верхнего и нижнего слоев (бензин легче спирта); обсудить растворимость пигментов в различных растворителях и причину разделения пигментов по фракциям

3. Провести омыление хлорофилла щелочью. Для этого во вторую пробирку с вытяжкой пигментов добавить 5 капель 20%-го раствора КОН, взболтать и прилить равный объем бензина. Смесь энергично встряхнуть и дать отстояться.

**Результаты 3-го этапа:** отметить окраску бензинового и спиртового слоев, указать, какие вещества растворены в бензине и спирте, дописать уравнение реакции омыления хлорофилла.

4. Получение феофитина и восстановление металл-органической связи. В третью пробирку с вытяжкой пигментов добавить 3 капли 10%-й соляной кислоты. Отметить окраску после полной феофитинизации. Провести ту же реакцию в последней пробирке. Затем внести в нее несколько кристаллов уксуснокислого цинка и довести раствор до кипения над спиртовкой (операцию проводить

осторожно, не допуская выплескивания раствора из пробирки). Отметить изменение окраски, сравнить с предыдущей пробиркой.

**Результаты 4-го этапа:** дописать уравнение реакции феофитинизации и восстановления металлорганической связи. Объяснить причины изменения окраски в последних двух пробирках.

5, Внимательно осмотреть фильтровальную бумагу, использованную для приготовления вытяжки пигментов на первом этапе.

**Результаты 5-го этапа:** отметить, какие пигменты после разгонки на бумаге расположены ближе к краю фильтровальной бумаги, а какие дальше. Сделать вывод о причинах разделения пигментов на бумаге.

**2. Изучение действия вытяжки хлорофилла в окислительно-восстановительных реакциях в модельной системе.**

**Этапы выполнения работы:**

1. Приготовить спиртовую вытяжку хлорофилла. В первые 3 пробирки налить по 5 мл вытяжки хлорофилла, а в 4-ю - 5 мл этилового спирта.

2. Внести в 1-ю, 2-ю и 4-ю пробирки кристаллическую аскорбиновую кислоту до насыщения (избыток реактива осядет на дно). Добавить во все пробирки по каплям раствор метиленового красного до перехода окраски в красно-бурую (в 4-й пробирке - до ярко-красной) и хорошо их встряхнуть.

3. Вторую пробирку обернуть черной светонепроницаемой бумагой. Выставить все пробирки, кроме второй, на свет настольной лампы и через 15-20 мин отметить изменения окраски в каждой из них. Результаты записать в табл.

**3. Обнаружение фотосинтеза методом крахмальной пробы Сакса**

**Этапы выполнения работы:**

1. От герани отрезать лист средних размеров с черешком и тут же поместить черешком вниз в стаканчик с водой. Из плотной бумаги (желательна черная фотографическая бумага) сделать двусторонний экран размером с лист и вырезать в нем какую-либо сквозную фигуру. Накрыть этим экраном лист, по краям зафиксировать скрепками. Можно также вместо экрана приложить к листу не очень темный, но контрастный негатив.

2. Поместить стаканчик с листом под стеклянный колпак. Под колпаком необходимо создать избыток углекислого газа в результате взаимодействия соды с соляной кислотой (в чашку Петри с соляной кислотой подсыпать чайную ложку соды). Осветить лист электролампами, расположив их на расстоянии 20-30 см от передней стенки стеклянного колпака. Оставить систему на свету на 40-50 мин.

3. После световой экспозиции лист освободить от экрана, свернуть в трубочку, поместить в пробирку черешком вверх и залить водой так, чтобы полностью погрузить листовую пластинку. Далее пробирку закрепить в держателе и прокипятить на спиртовке в течение 1-3 мин для того, чтобы разрушить клетки и облегчить извлечение хлорофилла из листа. Затем следует слить воду и осторожно прокипятить лист в течение 2-3 мин в спирте до полного извлечения хлорофилла из листа. Спирт слить в отдельную емкость. Размягчить лист, добавив в пробирку воду. Осторожно за черешок вытащить его из пробирки и расправить в чашке Петри с раствором йода. Через 5-10 мин вытащить лист из йода, промыть водой, обсушить фильтровальной бумагой и внимательно осмотреть.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

#### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.

2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.

3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с

4. [Медведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

5. Большой практикум по фотосинтезу : учебное пособие для вузов / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова ; Под ред. И. П. Ермакова. - М. : Академия, 2003. - 256 с.

Контрольные вопросы для самопроверки



1. Какие пигменты зеленого листа называются основными, а какие вспомогательными и почему?
2. Как различаются фотосинтетические пигменты по растворимости в органических растворителях?
3. Какие из пигментов листа наиболее устойчивы после гибели его клеток?
4. Какие особенности химического строения хлорофилла обеспечивают его спектр поглощения?
5. Как можно доказать, что хлорофиллы являются сложными эфирами?
6. Перечислите функции, которые фотосинтетические пигменты выполняют в жизни зеленого растения?
7. Почему концентрированные растворы хлорофилла на рассеянном свете имеют темно-красный цвет?
8. Какую роль играет хлорофилл в первичных фотосинтетических реакциях?
9. Что означает фотосенсибилизирующее действие хлорофилла каков его механизм?
10. Зависит ли реакция Красновского от температуры и почему?
11. Будет ли одинакова интенсивность окрашивания в йоде открытой части листа при ее освещении красным и зеленым светом? Почему?
12. Благоприятны ли избыточно высокие концентрации углекислого газа для фотосинтеза?
13. Как можно доказать, что лист является основным органом фотосинтеза?
14. Растение было освещено сначала желтым, а затем синим светом той же интенсивности, В каком случае должно наблюдаться более интенсивное поглощение углекислого газа листьями и почему?
15. Назовите основные условия, необходимые для процесса образования крахмала в листьях. Ответ обоснуйте.

## Лабораторная работа №6 Дыхание растений

Цель работы: Дать характеристику работы дегидрогеназ в различных растительных объектах. Изучить каталитическую роль ферментов на примере работы пероксидазы в соке клубня картофеля. Определить зависимость скорости гидролиза крахмала амилазой от температуры. Освоить методику и провести определение интенсивность дыхания листьев различных растений.

### Задание:

1. Проследить за изменением окраски метиленовой сини в живых и мертвых клетках семян гороха и клубне картофеля. Сравнить уровень активности дегидрогеназ (по скорости обесцвечивания метиленовой сини) в семенах гороха и клубне картофеля.
2. Провести обнаружение пероксидазы в соке клубня картофеля и определить условия ее работы. Исследовать необходимые условия для протекания реакции окисления гидрохинона в хинон.
3. Определить скорость гидролиза крахмала амилазой при комнатной температуре (18-20°C), при 35°C и 45°C . Дать количественную оценку зависимости активности амилазы от температуры.
4. Методом титрования определить, количество углекислого газа, выделившегося в процессе дыхания растительного материала в колбе. После проведения опыта рассчитать интенсивность дыхания предложенного растения. Дать сравнительную характеристику интенсивности дыхания различных растений (по данным других бригад).

Материалы и оборудование: наклонившиеся семена гороха, клубень картофеля, р-р метиленовой сини (50 мг/л) в колбочке, дистиллированная вода, электроплитка, водяная баня, скальпель, термометр, 2 колбы на 200 мл, 2 фарфоровые чашки, 4 пробирки с резиновыми пробками, держателя для пробирок, спиртовка, карандаш по стеклу, клубень картофеля, 1%-ный р-р гидрохинона, 3%-ный р-р перекиси водорода, вода, нож, терка, марля, воронка, 4 пробирки в штативе, пипетки на 1 и 5 мл, коническая колба на 50 мл, спиртовка, держатель для пробирок, солодовая вытяжка в стаканчике, 1%-ый крахмальный клейстер, слабый р-р I в KI, вода, водяная баня, штативы с 24 пробирками, 3 пипетки на 5 мл, 3 пипетки па I мл, термометр, часы с секундной стрелкой, листья комнатных растений (традесканция, герань, хлорофитум и др.) или проросшие семена гороха (пшеницы), 0.1 н р ры Ba(OH)<sub>2</sub> и HCl, фенолфталеин, весы, бюретка для титрования, 2 одинаковые колбы на 250 мл, резиновые пробки, кусок марли, нитки.

### Порядок выполнения работы

#### **1. Обнаружение дегидрогеназ в растениях**

##### **Этапы выполнения работы:**

1. Очистить от кожуры 10 наклонившихся семян гороха, разделить их на семядоли и поместить в фарфоровую чашку. Вырезать из клубня картофеля 10 одинаковых кусочков и поместить во вторую фарфоровую чашку
2. В первую пробирку поместить 5 кусочков клубня картофеля, во вторую - 10 семядолей гороха. В

обе пробирки налить воды и в течение 3 мин прокипятить над пламенем спиртовки для дезактивации дегидрогеназ. (Эту операцию можно провести в колбах на электроплитке). Затем воду из пробирок слить и охладить материал до комнатной температуры.

2. В третью и четвертую пробирки поместить оставшийся растительный материал. Во все четыре пробирки налить раствор метиленовой сини и оставить на 10 мин. Затем раствор красителя аккуратно слить из пробирок в колбочку. Тщательно промыть материал в пробирках под краном.

4. Промытый растительный материал залить до краев пробирок дистиллированной водой и закрыть пробками (во избежание контакта с кислородом воздуха). Затем, поставить пробирки в водяную баню при температуре 25-30°C и следить за изменением окраски (обесцвечиванием окрашенного материала) в течение 15-20 мин. Аккуратно слить из пробирок всю воду и высыпать растительный материал в фарфоровые чашки. Наблюдать за восстановлением синего окрашивания под действием кислорода воздуха. Результаты наблюдений занести в таблицу.

## **2. Обнаружение пероксидазы в соке клубня картофеля**

### **Этапы выполнения работы:**

1. В каждую из четырех пробирок внести по 5 мл р-ра гидрохинона. Затем, в первую, вторую и четвертую пробирки добавить по 1 мл р-ра перекиси водорода. Пробирки пронумеровать и оставить в штативе.

2. Почистить ножом клубень картофеля и натереть над марлей с помощью крупной терки некоторое количество картофельной мезги. Марлю свернуть и отжать картофельный сок в коническую колбочку через воронку.

3. Отлить в отдельную емкость 5-6 мл сока и в течение 2 мин прокипятить над пламенем спиртовки для дезактивации пероксидазы. В первую и третью пробирки добавить по 1 мл не кипяченого картофельного сока. А в четвертую пробирку 1 мл прокипяченного картофельного сока. Через 10-15 минут отметить изменение окраски во всех пробирках. Результаты занести в таблицу.

4. Вторую пробирку (без картофельного сока) нагреть над пламенем спиртовки и отметить изменение окраски.

## **3. Получение шкалы гидролиза крахмала амилазой при различных температурах**

### **Этапы выполнения работы:**

1. В трех штативах расставить по 7 пробирок и налить, в каждую по 5 мл р-ра йода (каждая из трех бригад работает со своим набором пробирок). В три пробирки налить по 5 мл крахмального клейстера. Первую пробирку (для первой бригады) оставить при комнатной температуре (поставить в один из штативов с семью йодными пробирками). Вторую (для второй бригады) поместить в водяную баню, нагретую до 35°C. или в колбу с водой нужной температуры. Третью (для третьей бригады) поместить в водяную баню, нагретую до 45°C.

2. Когда пробирки с крахмальным клейстером прогреются, добавить в каждую по 1 мл солодовой вытяжки, сразу засечь время начала опыта, пробирки быстро взболтать и немедленно взять пипетками из этих пробирок по 0.5 мл смеси. Взятые пробы внести в первые пробирки с р-ром Йода в каждом из трех штативов. Получившуюся смесь взболтать. Пипетки немедленно сполоснуть. Строго через две минуты после начала опыта взять вторую порцию крахмального клейстера с солодом (по 0.5 мл) из опытных пробирок и немедленно перелить во вторую тройку пробирок с р-ром йода. Пробирки взболтать, пипетки вымыть и приготовиться для взятия проб для третьего временного интервала от начала опыта.

3. Повторить операции для всех временных интервалов, указанных в таблице. В зависимости от активности фермента временной интервал между взятием проб может быть изменен по совету преподавателя. Оценить результаты всех трех опытов по многобалльной системе и записать в таблицу. По данным таблицы построить на одной оси координат графики протекания гидролиза во времени для всех трех температур. По оси X отложить время в минутах, по оси Y величины баллов.

4. Для характеристики активности фермента амилазы при каждой температуре определить **время полугидролиза крахмала**. Для этого от среднего значения на оси Y (для 12-балльной системы - это 6) провести перпендикуляр до точки пересечения с каждым из трех графиков протекания гидролиза во времени. От этой точки провести перпендикуляр на ось X. Записать определенное таким образом время полугидролиза ниже графика. Построить график зависимости времени полугидролиза от температуры, отложив на оси X исследованный температурный диапазон от 20 до 45°C.

## **4. Определение интенсивности дыхания по количеству выделенного углекислого газа (по Бойсен-Иенсену).**

### **Этапы выполнения работы:**

1. Взвесить на весах 5 г свежесрезанных листьев без черешков предложенного растения или наклонувшихся семени. Завернуть навеску в марлю и перевязать ниткой. Добавить в первую (опытную) колбу 2-3 капли фенолфталеина и налить 10 мл барита. После этого быстро поместить в колбу приготовленный растительный материал (нитка должна свисать через край колбы) и плотно закрыть колбу пробкой. Материал в марле не должен касаться дна колбы с баритом. Отметить время начала опыта



и поставить колбу в темное место на 1 час.

2. Ту же операцию как в п.1 провести с контрольной колбой (без растительного материала) и также оставить в темном месте на 1 час. Каждые 15-20 мин обе колбы необходимо осторожно взбалтывать.

4. Из опытной колбы осторожно вытащить марлю с навеской. Оттитровать оставшийся барит, аккуратно приливая соляную кислоту до исчезновения малиновой окраски индикатора. Отметить объем соляной кислоты, пошедшие на титрование. То же проделать и с контрольной колбой. Результаты занести в таблицу. Рассчитать интенсивность дыхания предложенного растения по формуле:

$$I_d = (B - A) \cdot 2,2 / mt$$

где В и А - результат титрования в контрольной и опытной колбе соответственно, мл; 2.2 - количество мг CO<sub>2</sub>, эквивалентное 1 мл 0,1 н HCl; m-навеска, г; t - время экспозиции, ч.

Занести результаты расчетов по всем исследованным растениям (а также результаты других бригад) в таблицу. В обсуждении дать сравнительную характеристику интенсивности дыхания исследованных растений.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

#### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.
2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.
3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
4. [Медведев, С.С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

#### Контрольные вопросы для самопроверки

1. Какие классы ферментов участвуют в реакциях дыхания? Какую работу они выполняют?
2. Какие условия необходимы для ускорения биохимической реакции?
3. Что необходимо для изменения направления биохимической реакции?
4. Почему данный опыт приводится именно при изучении раздела "Дыхание растений"?
5. Какое значение имеет пероксидаза в обмене веществ растения?
6. С чем связали изменения активности амилазы при изменении температуры?
7. Какое отношение процесс гидролиза крахмала имеет к дыханию растений? Можно ли амилазу считать дыхательным ферментом?
8. Какие вещества могут служить в качестве субстратов дыхания? Как можно установить, какое вещество используется данным растением в качестве основного субстрата дыхания?
9. Для чего растениям требуется запастись энергией фотосинтеза в виде углеводов (крахмала)?
10. В чем состоит суть биологической теории окисления?
11. Какую роль в процессе дыхания играют дегидрогеназы?
12. От каких факторов зависит активность работы дегидрогеназ?
13. Почему в данной работе используются наклюнувшиеся семена гороха, а не сухие?
14. Будет ли происходить обесцвечивание окраски красителя в присутствии растительного материала, если вместо метиленовой сини использовать нейтральный красный краситель? Почему?
15. В какой колбе (опытной или контрольной) на титрование барита пойдет больше соляной кислоты и почему?
16. Что такое интенсивность дыхания и какими методами ее можно измерить?
17. От каких факторов прежде всего зависит интенсивность дыхания? Ответ обоснуйте.
18. Какие анатомические особенности листьев обеспечивают дыхательный газообмен растения?

#### **Лабораторная работа №7 Минеральное питание растений.**

Цель работы: Познакомиться с минеральным составом растений. Изучить влияние растворов чистых солей и их смеси на рост проростков пшеницы. Выявить присутствие нитратов в различных

частях исследуемых растений. Познакомиться с признаками голодания по отдельным элементам минерального питания у культивируемых и дикорастущих растений.

#### Задание:

1. Приготовить солянокислую вытяжку из золы растения. Провести определение качественного состава золы растения с использованием микрохимического метода.
2. Дать сравнительную характеристику действия чистых солен и их смеси на рост корней и надземной части у проростков пшеницы.
3. Оценить содержание нитратов по пятибалльной системе в листовых пластинках, черешках, плодах и корнях различных растений. Дать сравнительную характеристику содержания нитратов в молодых к старых листьях комнатных растений. Сравнить комнатные растения на наличие нитратов, выращенные ни свету и в затененных местах (или в зависимости от других факторов).
4. Оценить недостаток минерального питания растений по внешним признакам на гербарных экземплярах и живых растениях.

Материалы и оборудование: зола древесная, 10%-ный р-р NaCl, 1% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 10%- ный р-р NH<sub>3</sub>, 1% - ный р-р Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 1% - ный р-р (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub> В 1% -ной HNO<sub>3</sub>, 1%-иый р-р-желтой кровяной соля в капельнице, 10%-ный ацетат свинца, дистиллированная вода, микроскоп, 2 пробирки, воронка, фильтровальная бумага, 4 предметных стекла, спиртовка, стеклянная палочка, наклонившиеся семена пшеницы или другой зерновой культуры, растворы солей KCl - 9 г/л и CaCl<sub>2</sub> - 6-7 г/л (растворы готовить из химически чистых солей на бидистиллированной воде), две пипетки на 10 мл, чашки Петри, фильтровальная бумага, карандаш по стеклу, ножницы, пинцет, линейка, гербарные листы больных растений, цветные карандаши, атласы и книги с иллюстрациями признаков голодания. Растения: больные листья и побеги комнатных растений в зимний период; растения сада, огорода, поля, леса, пустырей и т.д. в период вегетации.

#### Порядок выполнения работы

##### **1. Микрохимический анализ золы растения.**

###### **Этапы выполнения работы:**

1. Для получения солянокислой вытяжки насыпать около 3 см<sup>3</sup> золы в пробирку и залить ее примерно четырехкратным объемом 10%-ной HCl. Полученную суспензию отфильтровать в другую пробирку для получения прозрачного фильтрата,

2. Провести на предметных стеклах качественные реакции на Ca<sup>2+</sup> Mg<sup>2+</sup>, Fe<sup>3+</sup>, фосфор и серу в соответствии с пунктами, указанными в результатах работы. Для этого тупым концом стеклянной папочки нанести на предметное стекло каплю вытяжки золы и на расстоянии 4-5 мм от нее каплю соответствующего реактива. Затем заостренным концом стеклянной палочки соединять капли дугообразным каналом. В месте соединения произойдет реакция, причем по краям канала будет наблюдаться быстрая кристаллизация продуктов реакции.

3. Рассмотреть в микроскоп на малом увеличении и схематично зарисовать образующиеся кристаллы.

##### **2. Обнаружение антагонизма ионов**

###### **Этапы выполнения работы:**

###### **Занятие 1.**

Проложить дно четырех сухих чашек Петри фильтровальной бумагой, пронумеровать чашки. В первую чашку прилить 15 мл полной смеси ионов, состоящей из 13 мл KCl и 2млCaCl<sub>2</sub>. Во вторую чашку прилить 15мл KCl, в третью-- 15 мл CaCl<sub>2</sub> и в четвертую - 15 мл бидистиллированной воды. Следить за чистотой пипеток. В каждую чашку разложить, равномерно с помощью пинцета по 10 наклонившихся семян пшеницы. Пинцет постоянно всполаскивать в стакане с бидистиллятом. Накрывать чашки Петри крышками и оставить на неделю в затененном месте.

###### **Занятие 2.**

В каждой чашке Петри измерить длину корешков и побегов проросших зерен пшеницы с помощью линейки. Рассчитать средние арифметические длины в каждом варианте опыта. Все результаты занести в таблицу.

##### **3. Обнаружение нитратов в растениях**

###### **Этапы выполнения работы:**

1. На одно из предметных стекол поместить кусочек ткани изучаемого объекта и тщательно размять его стеклянной палочкой до появления жидкого сока. То же сделать с остальными предложенными преподавателем растительными объектами. Добавить к объектам 1-2 капли дифениламина и через 1-2 минуты оценить по пятибалльной шкале интенсивность окрашивания (за I балл принять самую слабую

голубоватую окраску одною из объектов). Результаты занести в таблицу.

#### **4. Диагностика нарушения минерального питания растений.**

##### **Этапы выполнения работы:**

1. Заранее собирают больные листья и поврежденные побеги различных растений.
2. С помощью преподавателя и с использованием имеющихся атласов, книг, пособий ставят диагноз минеральной недостаточности растений. Данные вносят в таблицу.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

##### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

##### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.
2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.
3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
4. [Мелведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

##### Контрольные вопросы для самопроверки

1. Как растения в процессе роста восполняют недостаток минеральных элементов?
2. Все ли минеральные элементы являются незаменимыми? Как это можно доказать?
3. В каких частях растения содержание зольных элементов больше: в древесине или листьях? В молодых или старых листьях? Почему?
4. В какой форме химические элементы содержатся в растениях? Приведите примеры.
5. Какие органы растения прежде всего реагируют на ионный состав среды и почему?
6. Какими вероятными механизмами можно объяснить явление антагонизма ионов?
7. Что такое уравновешенные растворы? Как их можно получить искусственным путем? Приведите примеры природных уравновешенных растворов.
8. Какие еще формы взаимодействия ионов, кроме антагонизма, существуют в природе?
9. Какие ферменты растений участвуют в процессах восстановления нитратов? Какие условия для этого требуются?
10. Какой из органоидов растительной клетки больше всего накапливает нитратов и почему?
11. Почему для листовых подкормок азотом лучше всего использовать мочевины?
12. Как влияют такие факторы среды как засуха, яркий свет, минеральное голодание, низкие температуры на содержание нитратов в растениях?
13. Объясните возможные причины отсутствия нитратов в черешках при наличии их в листовых пластинках.
14. Сок, отжатый из надземной части растения, не дал положительной реакции с дифениламином, хотя это растение выращивалось на богатой нитратами почве. Какой вывод можно сделать из этого результата?

### **Раздел 3. Рост и развитие растений**

#### **Лабораторная работа № 8. Рост и развитие растений**

Цель работы: Выявить зоны- роста проростка корня крупносеменного растения и определить особенности их роста. Исследовать действие различных концентраций гетероауксина на рост проростков пшеницы.

##### Задание:

1. Выявить на корешке основные ростовые зоны (меристемы, растяжения, дифференцировки); На основе измерения участков корня между метками построить сравнительную диаграмму прироста

различных зон корня; Выявить различия между клетками срезов из разных зон корня под микроскопом; Вычислить абсолютную скорость прироста корня.

2. Оценить действие гетероауксина на всхожесть семян. Определить оптимальные концентрации гетероауксина для роста корешков. Определять оптимальные концентрации гетероауксина для роста побегов.

**Материалы и оборудование:** проростки бобов, гороха или др. растений с корешками длиной в 20 мм, стаканчик или пробирка, корковая или плотная ватная пробка, фильтровальная бумага, тушь черная, линейка, заостренная спичка, ножницы, тонкая булавка, предметное и покровное стекла, карандаш по стеклу, бритва, микроскоп, семена пшеницы (ячменя, кукурузы, подсолнечника и др.), 0.01%-й раствор гетероауксина, 5 чашек Петри, пипетки на 10 и 1 мл, 2 стаканчика с водой, линейка, фильтровальная бумага, карандаш по стеклу.

#### Порядок выполнения работы

##### **1. Учет роста корней растений методом меток**

###### **Этапы выполнения работы:**

###### **Занятие 1**

1. В стаканчик или пробирку налить воды на 1/6 емкости; во внутрь опустить длинную полоску фильтровальной бумаги, чтобы она касалась одним концом дна пробирки, а другим - свободно свисала с края емкости; подобрать плотную пробку.

2. Извлечь одно проросшее семя из среды культивирования, удалить влагу фильтровальной бумагой. Положить семя на миллиметровую бумагу и с помощью заостренной спички аккуратно нанести 9-10 параллельных меток, начиная от кончика корня на расстоянии 2 мм друг от друга (нумерация меток - от кончика корня).

3. Осторожно проколоть булавкой семя насквозь, чтобы кончик корня скисал вниз; наколоть булавкой свисающий кончик полоски фильтровальной бумаги так, чтобы он касался семени; закрепить булавку в пробке. Плотнo закрыть стаканчик или пробирку пробкой с наколотыми на ней фильтровальной бумагой и семенем. Оставить установку на одну неделю в затененном месте.

###### **Занятие 2**

1. Через неделю осторожно освободить семя с выросшим корешком, поместить его на миллиметровую бумагу и измерить в мм расстояние между метками. От полученных значений отнять по 2 мм (получится чистый прирост участков корня за неделю), обменяться данными с другими бригадами и вычислить средние арифметические прироста. Результаты занести в таблицу.

2. Построить сравнительную столбчатую диаграмму прироста различных участков корня по средним арифметическим значениям на координатной оси, построить сравнительную диаграмму прироста участков корня

3. Измерить длину участков корня от кончика до каждой метки последовательно (т.е. первое значение - от кончика до первой метки, второе значение - от кончика до второй метки и т.д.), обменяться данными с другими бригадами и вычислить средние арифметические значения, в мм. Результаты занести в таблицу. На основании данных таблицы построить кривую, имитирующую "большую кривую роста". Указать на графике условные фазы роста корня.

##### **2. Действие гетероауксина на рост растений**

###### **Этапы выполнения работы:**

###### **Занятие 1**

1. Пронумеровать 5 чашек Петри, проложить их дно фильтровальной бумагой. В первую чашку прилить 10 мл исходного раствора гетероауксина (0.01%). Во вторую - 1 мл исходного раствора и 9 мл воды (0.001%). В третью - 1 мл раствора гетероауксина из второй чашки Петри и 9 мл воды (0.0001%). В четвертую - 1 мл раствора гетероауксина из третьей чашки Петри и 9 мл воды (0.00001%). В пятую чашку - 10 мл воды (предварительно хорошо промыть пипетку на 10 мл). В каждую чашку поместить по 10 одинаковых зерен пшеницы, равномерно распределив их по площади чашки. Закрывать крышками и поставить в затененное место на неделю.

###### **Занятие 2**

1. Определить % всхожести семян (количество проросших семян поделить на общее количество семян (10 шт.) и умножить на 100%). Записать данные в табл.

2. С помощью линейки измерить отдельно длину корешка (самого длинного, если их несколько) и длину надземной части у каждого из проросших семян. Рассчитать средние арифметические длины побегов и корешков в каждом растворе гетероауксина. Записать результаты измерений и расчетов в таблицу для всех концентраций.

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

#### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.
2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.
3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с
4. [Мелведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.

#### Контрольные вопросы для самопроверки

1. Сухие семена гороха, помещенные в воду, увеличиваются а объеме в 2 раза за 1.5-2 суток. Можно ли назвать это увеличение ростом? Ответ обоснуйте.
2. В чем различие между ростом растения и его развитием? Какие существуют критерии роста и развития?
  2. В чем причина неодинаковой скорости роста различных зон корня?
  3. Как изменения факторов среды могут сказываться на процессах роста растения (на форму большой кривой роста)?
  4. Что произойдет с древесным растением, если удалить апикальную почку центрального побега? Почему?
  5. Какое действие оказывают ауксины на клетки корня и стебля растения?
  6. Как можно применять гетероауксин в сельском хозяйстве?
  7. Какие механизмы действия фитогормонов на растение вы знаете?

#### **Раздел 4. Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений** **Лабораторная работа № 9. Устойчивость растений к экстремальным воздействиям**

Цель работы: сравнить устойчивость органов разных растений к высоким температурам, злаков к засолению, оценить защитное действие смеси глицерина и сахарозы, используемых в качестве криопротекторов

#### Задание:

1. Сравнить степень повреждения листьев при разной температуре у разных растений. Листья зарисовать и раскрасить поврежденные участки.
2. Оценить солеустойчивость злаков.
3. Показать влияние высоких концентраций солей на рост растений, сделать рисунки листьев на третий и седьмой дни опыта, описать состояние побегов; сформулировать выводы о влиянии засоления на интенсивность ростовых процессов и степень разрушения хлорофилла в листьях.
4. Оценить защитное действие смеси глицерина и сахарозы, используемых в качестве криопротекторов, и действие их чистых растворов.

Материалы и оборудование: водяная баня, плитка, термометр, кристаллизаторы, белая пластиковая пластина, 0,2 М раствор HCl. Растения: разных экологических групп (огурцы, полынь, одуванчик, кислица, лебеда и др.), листья разных ярусов, чашки Петри, фильтровальная бумага, раствор формалина (1 мл формалина на 300 мл воды), химические стаканы, марлевые мешочки, этикетки, термостат, сушильный шкаф, пипетки на 10 мл, раствор NaCl. Растения: семена ячменя, кукурузы и др., химические стаканы, лезвия, 4%-ный раствор NaCl или Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, линейки. Растения: побеги березы, клена, кристаллизатор, скальпели, бритвы, термометр со шкалой от —50 до +50 °С, водяная баня, электроплитка, пробирки, штатив для пробирок, химические стаканы, линейки, пробочное сверло большого диаметра (8—10 мм), NaCl, снег или кубики льда, 12%-ный раствор глицерина, 2М раствор сахарозы, пипетки на 5—10 мл. Растения: корнеплоды свеклы.

## Порядок выполнения работы

### **1. Определение устойчивости тканей листьев растений к высоким температурам.**

1. В водяной бане поддерживают температуру 40 °С. В воду опускают листья растений, взятых для опыта. Предварительно к их черешкам прикрепляют этикетки с указанием максимальной температуры, при которой эти листья будут выдерживаться.

2. Первую пробу извлекают из бани через 30 мин и временно переносят в кристаллизатор с водой комнатной температуры. Затем температуру в бане поднимают на 5 °С. Через 10 мин из нее извлекают вторую пробу листьев, их также переносят в кристаллизатор с водой. Постепенно температуру воды в бане доводят до 60°С, забирая пробы каждые 10 мин после увеличения температуры в бане на каждые 5°С. Затем листья извлекают из воды комнатной температуры и заливают раствором 0,2 М HCl, в котором листья приобретают бурю окраску (если у растений клеточный сок кислый, то листья буреют уже в воде).

### **2. Определение солеустойчивости злаков по всхожести их семян.**

1. Подбирают здоровые семена растений, помещают их в разные марлевые мешочки с этикеткой внутри и обрабатывают раствором формалина в течение 3 — 5 мин. Затем слегка просушивают и раскладывают по 10—20 семян в каждую чашку Петри. Предварительно чашки Петри прокалывают в сушильном шкафу при 150 °С в течение 1 ч, на их дно укладывают фильтровальную бумагу. В каждую чашку наливают по 10 мл 7%- или 10%-ного раствора NaCl и 10 мл дистиллированной воды (контроль). Чашки Петри с семенами помещают в термостат при температуре 26 °С для проращивания. На дно термостата ставят кювету с водой. Через семь дней в каждом варианте подсчитывают число проросших семян. Определяют процент всхожести. Результаты записывают в таблицу.

### **3. Влияние засоления на степень «выцветания» хлорофилла.**

1. Берут не закончившие рост побеги березы, клена и других растений. Их проксимальные концы подрезают под водой. Измеряют длину побегов, подсчитывают число листьев, измеряют длину верхних, растущих, листьев. Побеги помещают в пять сосудов: один с чистой водой (контрольный вариант) и четыре с раствором NaCl (или Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) разной концентрации: 2,5%-, 5%-, 10%-, 15%-ные.

2. Банки с побегами на семь дней помещают в условия рассеянного освещения. На третьи и седьмые сутки учитывают изменения в окраске листьев, измеряют длину побега (обращая внимание на удлинение верхних междоузлий) и длину взятых под наблюдение верхних листьев, отмечают возможное появление новых листьев при продолжающемся росте побега за счет развертывания верхушечной почки.

### **4. Действие криопротекторов на жизнеспособность клеток растительных тканей при замораживании.**

1. Из корнеплода столовой свеклы пробочным сверлом диаметром 8 —10 мм вырезают цилиндр и разрезают его на диски толщиной 2—3 мм. Все диски (общее их число 105) должны быть одинаковыми. Затем их помещают в химический стакан и тщательно промывают водой, чтобы удалить клеточный сок, вытекающий из поврежденных клеток.

2. Отмытые кружочки по 5 штук помещают в 7 пробирок, в каждой из которых находится по 5 мл следующих жидкостей: дистиллированной воды; 2М раствора сахарозы; 1М раствора сахарозы; 12 %-ного раствора глицерина; 12 %-ного раствора глицерина и 2 М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл); 12%-ного раствора глицерина и 1М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл); 12 %-ного раствора глицерина и 0,5 М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл).

Форма отчетности: отчет по требованиям, указанным выше.

#### Основная литература

1. Андреев, В.П. Лекции по физиологии растений : учебное пособие / В.П. Андреев ; Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена ; науч. ред. Г.А. Воробейков. - СПб. : РГПУ им. А. И. Герцена, 2012. - 300 с. : схем., табл., ил. - Библиогр.: с. 281. - ISBN 978-5-8064-1666-8 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=428272)

#### Дополнительная литература

1. Костромина О.А. Физиология растений: лабораторный практикум. – Братск: Изд.-во БрГУ, 2012. – 100с.

2. Практикум по физиологии растений : учебное пособие для вузов / Под ред. Н. Н. Третьякова. - М. : КолосС, 2003. - 288 с.

3. [Кузнецов, В.В.](#) Физиология растений : учебник для вузов / Вл. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. - 2-е изд., перераб. и доп. - М. : Высшая школа, 2006. - 742 с

4. [Медведев, С. С.](#) Физиология растений : учебник для вузов / С. С. Медведев. - Санкт-Петербург : Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2004. - 336 с.



5. Веретенников, А.В. Физиология растений: для вузов : учебник / А.В. Веретенников ; Воронежская государственная лесотехническая академия (ВГЛТА). - 3-е изд. - М. : Академический проект, 2006. - 480 с. : ил., табл., схем. - (Gaudeamus). - ISBN 5-8291-0755-4 ; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=143122](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=143122)

6. Методические указания к учебной практике по дисциплине: «Физиология растений» : методические указания / Министерство сельского хозяйства РФ, Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Мичуринский государственный аграрный университет», Кафедра биологии растений и селекции плодовых культур ; сост. Ю.В. Крысанов и др. - Мичуринск : Мичуринский государственный аграрный университет, 2008. - 15 с. : табл. - Библиогр. в кн.; То же [Электронный ресурс]. - URL: [//biblioclub.ru/index.php?page=book&id=364850](http://biblioclub.ru/index.php?page=book&id=364850)

#### Контрольные вопросы для самопроверки

1. Каков механизм повреждающего действия высоких температур?
2. Существует ли связь между ксероморфизмом и жаростойкостью растения? Ответ поясните, приведите примеры
3. С чем связано появление бурых пятен на поврежденных высокими температурами листьях?
4. Какими адаптивными признаками должно обладать жаростойкое растение?
5. Можно ли считать повышенную устойчивость растения к высокотемпературному стрессу показателем того, что это растение будет устойчиво и к действию стрессов другой природы? Ответ обоснуйте.
6. Какие растения называются галофитами? гликофитами? На какие группы делятся галофиты?
7. Какие изменения к высокой концентрации солей возникли у галофитов в филогенезе?
8. Почему гликофиты не могут жить при высокой засоленности почвы или воды?
9. Как изменяется течение физиологических процессов у гликофитов в условиях избыточной концентрации солей? Что является главными причинами, вызывающими гибель растения в этих условиях?
10. Как растение борется с избытком солей в почве? Как можно повысить солеустойчивость растений?
11. Какие практические мероприятия можно применить для борьбы с засолением почвы?
12. Как влияет на растение качество засоления?
13. Что понимают под термином «солеустойчивость» (галотолерантность)?
14. От чего зависит чувствительность разных растений к солям?
15. Какие клеточные и молекулярные механизмы адаптации к избытку солей существуют?
16. Почему подмерзший клубень картофеля становится сладким? Это признак морозоустойчивости или холодостойкости?
17. Какими механизмами обладают растения для того, чтобы противостоять резким колебаниям температуры окружающей среды?
18. В чем причина первейших повреждений растения при низкотемпературном стрессе?
19. Как можно повысить устойчивость растения к воздействию низких температур?
20. В чем заключается роль сахаров в клетках растений при действии отрицательных температур?

## 10. ПЕРЕЧЕНЬ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ ПРИ ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА ПО ДИСЦИПЛИНЕ

Информационно-коммуникативные технологии (ИКТ) преподаватель использует для:

- получения информации при подготовке к занятиям;
- создания презентационного сопровождения лекционных занятий;
- работы в электронной информационной среде.

1. Microsoft Windows Professional 7 Russian Upgrade Academic OPEN No Level

2. Microsoft Office 2007 Russian Academic OPEN No Level

Состав продукта: Microsoft Word, Microsoft Excel, Microsoft PowerPoint, Microsoft Outlook, Microsoft Publisher, Microsoft Access, Microsoft OneNote, Microsoft InfoPath.

3. Антивирусное программное обеспечение Kaspersky Security.

## 11. ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛЬНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ БАЗЫ, НЕОБХОДИМОЙ ДЛЯ ОСУЩЕСТВЛЕНИЯ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА ПО ДИСЦИПЛИНЕ

<i>Вид занятия</i>	<i>Наименование аудитории</i>	<i>Перечень основного оборудования</i>	<i>№ Лк, ЛР</i>
1	3	4	5
Лк	Комплексная лаборатория лесного хозяйства, таксации леса и древесиноведения	мультимедийный проектор с экраном, ноутбук, плазменная панель	Лк№1,3,4,7
ЛР	Комплексная лаборатория почвоведения и физиологии растений	- микроскоп и микропрепараты, водяная баня, вытяжной шкаф, установка для титрования, холодильник, химические реактивы, химическая посуда	ЛР№1 - 8
СР	ЧЗ1 Кафедра ВиПЛР	-	-



**ФОНД ОЦЕНОЧНЫХ СРЕДСТВ ДЛЯ ПРОВЕДЕНИЯ  
ПРОМЕЖУТОЧНОЙ АТТЕСТАЦИИ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО ДИСЦИПЛИНЕ**

*1. Описание фонда оценочных средств (паспорт)*

№ компетенции	Элемент компетенции	Раздел	Тема	ФОС
ОПК-1	способность использовать основные законы естественнонаучных дисциплин в профессиональной деятельности	1. Физиология растительной клетки	1.1 Физиология растительной клетки.	Вопросы к экзамену № 1.1-1.10
		2. Основные физиологические процессы	2.1 Водный обмен растения	Вопросы к экзамену № 2.1-2.3
			2.2 Фотосинтез	Вопросы к экзамену № 2.7-2.10
			2.3 Дыхание растений	Вопросы к экзамену № 2.15-2.18
			2.4 Минеральное питание	Вопросы к экзамену № 2.23- 2.25
			2.5 Макроэлементы и микроэлементы	Вопросы к экзамену № 2.28 – 2.30
		3. Рост и развитие растений	3.1 Рост и развитие растений	Вопросы к экзамену № 3.1 - 3.5
4. Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.	4.1 Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.	Вопросы к экзамену № 4.1 – 4.5		
ПК-4	способность правильно и эффективно выполнять мероприятия по сохранению насаждений в интересах обеспечения права каждого гражданина на благоприятную окружающую среду	2. Основные физиологические процессы	2.1 Водный обмен растения	Вопросы к экзамену № 2.4-2.6
			2.2 Фотосинтез	Вопросы к экзамену № 2.10-2.14
			2.3 Дыхание растений	Вопросы к экзамену № 2.19-2.22
			2.4 Минеральное питание	Вопросы к экзамену № 2.26- 2.27
			2.5 Макроэлементы и микроэлементы	Вопросы к экзамену № 2.31 – 2.32
		3. Рост и развитие растений	3.1 Рост и развитие растений	Вопросы к экзамену № 3.6 - 3.8
		4. Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.	4.1 Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.	Вопросы к экзамену № 4.6 – 4.10

**2. Экзаменационные вопросы**

№ п/п	Компетенции		ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЕ ВОПРОСЫ	№ и наименование раздела
	Код	Определение		
1	2	3	4	5

1.	ОПК-1	способностью использовать основные законы естественнонаучных дисциплин в профессиональной деятельности	1.1 Какое строение имеют биологические мембраны? Какие функции они выполняют?.	1.. Физиология растительной клетки	
			1.2 Каковы функции внутренних мембран хлоропластов и митохондрий?		
			1.3 Каковы структура и функции клеточной (целлюлозной) оболочки?		
			1.4 Физические и химические свойства воды.		
			1.5 Значение воды в жизни растений.		
			1.6 Природа диффузии и осмоса.		
			1.7 Клетка как осмотическая система. Плазмолиз.		
			1.8 Осмотическое давление и методы его определения.		
			1.9 Набухание и осмос		
			1.10 Поглощение и выделение веществ клеткой.		
			2.1 Поглощение воды корнями растений (пассивное и активное). Гуттация.		2. Основные физиологические процессы
			2.2 Транспирация и её значение для древесных растений.		
			2.3 Водный баланс растений и насаждений.		
			2.7 Лист как орган фотосинтеза. Пигменты растений. Их химический состав, физические и химические свойства.		
			2.8 Механизм поглощения света пигментами. Методы определения интенсивности фотосинтеза древесных растений		
			2.9 Световые и темновые реакции фотосинтеза. Доказательства их существования.		
			2.15 Расскажите о механизме окислительных процессов.		
			2.16 Теория окисления А.Палладина и А. Баха.		
			2.17 Расскажите о генетической связи между дыханием и брожением.		
			2.18 Расскажите о хемиосмотической теории образования АТФ П. Митчелла.		
			2.23 Классификация элементов в растении. Органогены и зольные элементы.		
			2.24 Роль почвенных организмов в минеральном питании растений.		
			2.25 Корень как орган поглощения минеральных веществ.		
			2.28 Физиологическая роль азота. Круговорот азота в природе.		
			2.29 Физиологическая роль фосфора и серы в растениях.		
			2.30 Физиологическая роль микроэлементов в растениях.		

			<p><b>3.1</b> Регуляция развития на организменном уровне.</p> <p><b>3.2</b> Влияние внешних факторов на рост и развитие растений.</p> <p><b>3.3</b> Покой семян древесных растений.</p> <p><b>3.4</b> Покой почек древесных растений.</p> <p><b>3.5</b> Факторы, регулирующие рост растений.</p> <p><b>4.1</b> Какими механизмами обладают растения, чтобы противостоять резким колебаниям температуры окружающей среды?</p> <p><b>4.2</b> В чем причина первейших повреждений растений при низкотемпературном стрессе?</p> <p><b>4.3</b> Как можно повысить устойчивость растений к воздействию низких температур?</p> <p><b>4.4</b> Что такое закаливание зимующих растений?</p> <p><b>4.5</b> Почему для зимующих растений вредны зимне-весенние оттепели?</p>	<p><b>3.</b> Рост и развитие растений</p> <p><b>4.</b> Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.</p>
<b>2</b>	ПК-4	способность правильно и эффективно выполнять мероприятия по сохранению насаждений в интересах обеспечения права каждого гражданина на благоприятную окружающую среду	<p><b>2.4</b> Методы измерения транспирации древесных растений.</p> <p><b>2.5</b> Двигатели водного тока. Теория когезии- адгезии – натяжения</p> <p><b>2.6</b> Мертвый запас воды в почве. Водный дефицит.</p> <p><b>2.10</b> С 3 – путь фотосинтеза растений (Цикл Кальвина).</p> <p><b>2.11</b> С 4 – путь фотосинтеза древесных растений (цикл Хэтча-Слэка).</p> <p><b>2.12</b> Метаболизм кислот у толстянковых (САМ-метаболизм).</p> <p><b>2.13</b> Фотодыхание растений.</p> <p><b>2.14</b> Транспорт ассимилятов в древесных растениях.</p> <p><b>2.19</b> Гликолиз. Брожение. Биохимические реакции, сопровождающие бескислородное окисление органических веществ</p> <p><b>2.20</b> Цикл Кребса и окислительное фосфорилирование – окислительный этап расщепления.</p> <p><b>2.21</b> Пентозофосфатный путь дыхания.</p> <p><b>2.22</b> Расскажите о субстратах дыхания и дыхательном коэффициенте.</p> <p><b>2.26</b> Антагонизм, синергизм и уравновешенность ионов.</p>	<p><b>2.</b> Основные физиологические процессы</p>

			<p><b>2.27</b> Влияние внешних факторов на поглощение минеральных веществ.</p> <p><b>2.31</b> Физиологическая роль калия, кальция в растениях.</p> <p><b>2.32</b> Физиологическая роль железа, магния в растениях.</p>	
			<p><b>3.6</b> Гормональная теория цветения М. Чайлахяна.</p> <p><b>3.7</b> Фитогормоны: ауксины, гиббереллины, цитокинины.</p> <p><b>3.8</b> Ингибиторы роста: АБК и этилен</p>	<b>3.</b> Рост и развитие растений
			<p><b>4.6</b> Что такое вымокание?</p> <p><b>4.7</b> В чем заключается роль сахаров в клетках растений при действии отрицательных температур?</p> <p><b>4.8</b> В чем заключается прямое и косвенное действие высоких температур на растение?</p> <p><b>4.9</b> Как можно повысить засухоустойчивость растений?</p> <p><b>4.10</b> Какие вещества в растении в экстремальных условиях способствуют возникновению защитно-приспособительных реакций?</p>	<b>4.</b> Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.

Показатели	Оценка	Критерии
<p><b>Знать:</b> ОПК-1 – физиологию растительной клетки; – основные физиологические процессы растения; – процессы роста и развития растения; – ПК-4 – экологические группы растений, приспособленные к различным неблагоприятным факторам среды; – способность растений приспосабливаться к неблагоприятным факторам среды;</p>	<b>отлично</b>	<p>Оценка «5» («отлично») выставляется обучающимся, обнаружившим всестороннее знание теоретических основ дисциплины, умение анализировать протекание физиологических процессов, определять водный режим почвы, недостаток минерального питания, выявлять связи строения растений и их физиологической устойчивости к неблагоприятным условиям среды, владеть методами оценки физиологических процессов в растении, диагностики недостатка минерального питания и адаптации к неблагоприятным условиям среды; проявившим творческие способности в понимании, изложении материала</p>
<p><b>Уметь:</b> ОПК-1 – определять основные физиологические процессы в растении; ПК-4 – определять устойчивость к неблагоприятным факторам среды основных видов лесных растений;</p>	<b>хорошо</b>	<p>Оценка «4» («хорошо») выставляется обучающимся, показавшим систематический характер знаний по основным физиологическим процессам растений и методам их оценки и успешно выполнившим предусмотренные программой задачи, владеющие методами микроскопии, навыками определения недостатков минерального питания и устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды.</p>
<p><b>владеть:</b> ОПК-1 – методами оценки физиологических процессов в растении; ПК-4</p>	<b>удовлетворительно</b>	<p>Оценка «3» («удовлетворительно») выставляется обучающимся, обладающим необходимыми знаниями, но допустившим неточности при выполнении заданий.</p>
<p>– методами диагностики недостатка минерального питания; - методами диагностики адаптации к неблагоприятным факторам среды.</p>	<b>неудовлетворительно</b>	<p>Оценка «2» («неудовлетворительно») выставляется обучающимся, допустившему принципиальные ошибки в выполнении предусмотренных программой заданий</p>

#### **4. Методические материалы, определяющие процедуры оценивания знаний, умений, навыков и опыта деятельности**

Дисциплина Физиология растений с основами анатомии направлена на ознакомление с особенностями функционирования растительных клеток и растительных организмов, их росте и развитии, а также адаптации к неблагоприятным условиям среды; на получение теоретических знаний и практических навыков изучения физиологических процессов растений для их дальнейшего использования в практической деятельности.

Изучение дисциплины Физиология растений с основами анатомии предусматривает:

- лекции,
- лабораторные работы;
- самостоятельную работу;
- экзамен.

В ходе освоения раздела 1. Физиология растительной клетки. - бакалавры должны приобрести знания об особенностях функционирования растительной клетки, познакомиться с понятиями плазмолиза и деплазмолиза; раздела 2. Основные физиологические процессы - бакалавры должны приобрести знания о водном режиме, фотосинтезе, дыхании и минеральном питании растений; раздела 3. Рост и развитие растений - бакалавры должны ознакомиться с процессами роста и развития растительного организма и влиянии на эти процессы внешних и внутренних факторов; раздела 4. Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений - бакалавры должны ознакомиться с понятием стресса применительно к растениями и физиологическими приспособлениями растений к неблагоприятным условиям среды. В процессе изучения дисциплины рекомендуется на первом этапе обратить внимание на объекты профессиональной деятельности.

При подготовке к экзамену рекомендуется особое внимание уделить всем вопросам.

В процессе проведения лабораторных работ происходит закрепление знаний о физиологических процессах клетки и растительного организма, формирование умений и навыков в диагностике минеральной недостаточности и оценке водного баланса растений, изучении влияния внешних и внутренних факторов на протекание физиологических процессов растений.

Самостоятельную работу необходимо начинать с умения пользоваться библиотечным фондом вуза.

В процессе консультации с преподавателем уметь четко и корректно формулировать заданные вопросы.

Работа с литературой является важнейшим элементом в получении знаний по дисциплине. Прежде всего, необходимо воспользоваться списком рекомендуемой по данной дисциплине литературой. Дополнительные сведения по изучаемым темам можно найти в периодической печати и Интернете.

Предусмотрено проведение аудиторных занятий (в виде лекций и лабораторных работ) в сочетании с внеаудиторной работой.

## **АННОТАЦИЯ**

### **рабочей программы дисциплины**

### **Физиология растений с основами анатомии**

#### **1. Цель и задачи дисциплины**

Цель дисциплины - дать практические знания по фундаментальным основам физиологии растений и анатомии растений: по основным физиологическим функциям растительного организма, их связью с анатомическим строением вегетативных органов, особенностям физиологических функций и анатомического строения у разных экологических групп растений.

Задачи дисциплины - ознакомить студентов с физиологией растительной клетки, водным режимом растения, фотосинтезом, дыханием растений, минеральным питанием, превращениями органических веществ в растениях, ростом и развитием растений, устойчивостью растений к неблагоприятным факторам внешней среды.

#### **2. Структура дисциплины**

2.1 Распределение трудоемкости по отдельным видам учебных занятий, включая самостоятельную работу: Лк-17час, ЛР-34 час, СР – 93 час.

Общая трудоемкость дисциплины составляет 144 часа, 4. зачетных единицы

2.2 Основные разделы дисциплины:

- 1 – Физиология растительной клетки.
- 2 – Основные физиологические процессы
3. – Рост и развитие растений.
4. – Приспособление к условиям внешней среды и устойчивость растений.

#### **3. Планируемые результаты обучения (перечень компетенций)**

Процесс изучения дисциплины направлен на формирование следующих компетенций:

ОПК–1 - способность использовать основные законы естественнонаучных дисциплин в профессиональной деятельности.

ПК-4 - способность правильно и эффективно выполнять мероприятия по сохранению насаждений в интересах обеспечения права каждого гражданина на благоприятную окружающую среду

#### **4. Вид промежуточной аттестации: экзамен**

*Протокол о дополнениях и изменениях в рабочей программе  
на 20\_\_-20\_\_ учебный год*

1. В рабочую программу по дисциплине вносятся следующие дополнения:

---

---

2. В рабочую программу по дисциплине вносятся следующие изменения:

---

---

---

Протокол заседания кафедры № \_\_\_\_ от «\_\_» \_\_\_\_\_ 20 \_\_\_\_ г.,  
(разработчик)

Заведующий кафедрой \_\_\_\_\_

(подпись)

\_\_\_\_\_

(Ф.И.О.)



Программа составлена в соответствии с федеральным государственным образовательным стандартом высшего образования по направлению подготовки 35.03.10 Ландшафтная архитектура от «11» марта 2015 г. №194

**для набора 2015 года:** и учебным планом ФГБОУ ВО «БрГУ» для очной формы обучения от «13» июня 2015 г. №475

**для набора 2017 года:** и учебным планом ФГБОУ ВО «БрГУ» для очной формы обучения от «06» марта 2017 г. №125

**Программу составил (и):**

Костромина О.А., доцент к.с.-х.н. \_\_\_\_\_

Рабочая программа рассмотрена и утверждена на заседании кафедры ВиПЛР от «25» декабря 2018 г., протокол № 8

Заведующий кафедрой ВиПЛР \_\_\_\_\_

Иванов В.А.

СОГЛАСОВАНО:

Заведующий выпускающей кафедрой \_\_\_\_\_

Иванов В.А.

Директор библиотеки \_\_\_\_\_

Т.Ф. Сотник

Рабочая программа одобрена методической комиссией ЛПФ от « 27» декабря 2018 г., протокол №4

Председатель методической комиссии факультета \_\_\_\_\_

Сыромаха С.М.

СОГЛАСОВАНО:

Начальник учебно-методического управления \_\_\_\_\_

Нежевец Г.П.

Регистрационный № \_\_\_\_\_

(методический отдел)