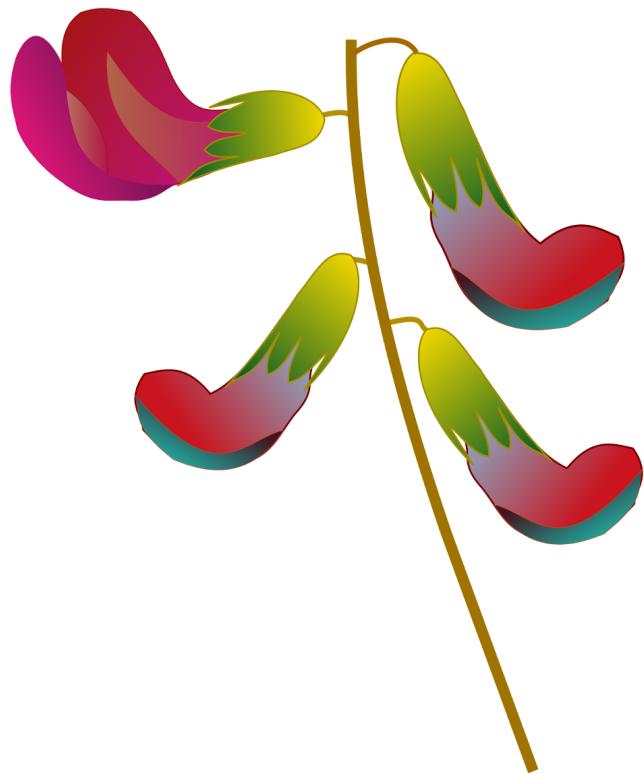


МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ
УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ
«БАРАНОВИЧСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Физиология растений

Электронный учебно-методический комплекс
для студентов специальности 1-74 02 01 Агрономия



Барановичи 8 декабря 2017 г.

Оглавление

1 Теоретический раздел	4
1.1 Предмет, методы и история развития физиологии растений	4
1.2 Структурная и функциональная организация растительной клетки	7
1.3 Химический состав растительной клетки	15
1.4 Водный обмен растений	31
1.5 Фотосинтез	42
1.6 Дыхание	57
1.7 Минеральное питание растений	64
1.8 Рост и развитие растения	87
1.9 Приспособление и устойчивость растений	104
2 Практический раздел	122
2.1 Перечень лабораторных работ	122
Наблюдение плазмолиза	122
Определение потенциального осмотического давления клеточного сока путем плазмолиза	123
Определение интенсивности транспирации весовым методом	125
Определение химических свойств пигментов листа	129
Определение интенсивности дыхания семян в закрытом сосуде	131
Определение дыхательного коэффициента прорастающих семян	133
Рост корней пшеницы в чистой соли и смеси солей	135
Влияние отдельных элементов питательной смеси на рост растения	136
Определение зон роста в органах растения	139
Выявление апикального доминирования у гороха	141
Выявление защитного действия сахаров на протоплазму	142
2.2 Раздел контроля знаний	144
3 Вспомогательный раздел	163
3.1 Выписка из учебной программы	163
3.1.1 Пояснительная записка	163
3.1.2 Содержание учебного материала	166
Список рекомендуемых источников	174

Введение

Этот электронно-методический комплекс не является полноценным учебником и не предназначен для полноценного самостоятельного изучения физиологии растений. Его нужно рассматривать как своеобразную «дорожную карту», посредством которой студент, сможет узнать что его ждет в процессе изучения курса «Физиология и биохимия растений», либо, после очередного занятия повторить пройденный материал, проверить, все ли сказал преподаватель, все ли было занесено в конспект. Повторюсь, здесь приведен конспект лекций, однако понимая, что конспект может прочитать только его создатель (и то не всегда), я постарался немного расширить лекции примерами и словами связками.

В данном комплексе приведены конспекты лекций, описание лабораторных работ, словарь основных терминов, а так же примеры тестовых заданий и экзаменационных вопросов.

Отвечая на вопросы, приведенные в конце каждого раздела, студент сможет проконтролировать успешность освоения дисциплины.

В таких рамках помещен текст, необходимый для логической связки между обязательными записями, либо дополнительный материал, приведенный для лучшего понимания темы

В таких рамках помещены важные для запоминания вещи

Автор будет очень благодарен, если вы укажите ему на найденные неточности и неясности и сообщите о них автору по адресу konstantinz@bk.ru

1



Теоретический раздел

1.1 Предмет, методы и история развития физиологии растений

Любая наука включает в себя предмет исследований, методы исследований и ученых, которые этими исследованиями занимаются

Физиология растений – это наука о процессах, происходящих в растительном организме: почвенное, воздушное и гетеротрофное питание, синтез, транспорт и распад веществ, рост и развитие, движения растений, взаимодействие с патогенами, реакции на неблагоприятные факторы внешней среды.

Физиология растений занимается процессами, происходящими на разных уровнях организации: молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном и биоценотическом. Однако надо всегда иметь в виду, что в растении все процессы на любом уровне организации взаимосвязаны. Изменение какого-либо процесса оказывается на всей жизнедеятельности организма.

История развития знаний о физиологии растения

Историю развития физиологии растений как науки можно поделить на три этапа:

1. Этап первичного накопления знаний;
2. Этап формирования физиологии растений как науки;
3. Современный этап;

Этап первичного накопления знаний

Физиология растений зародилась в XVII–XVIII веках в классических трудах итальянского биолога и врача М. Мальпиги «Анатомия растений» и английского ботаника и врача С. Гейлса «Статика растений». Первоначально **Физиология растений** являлась частью ботаники и изучала питание растений.

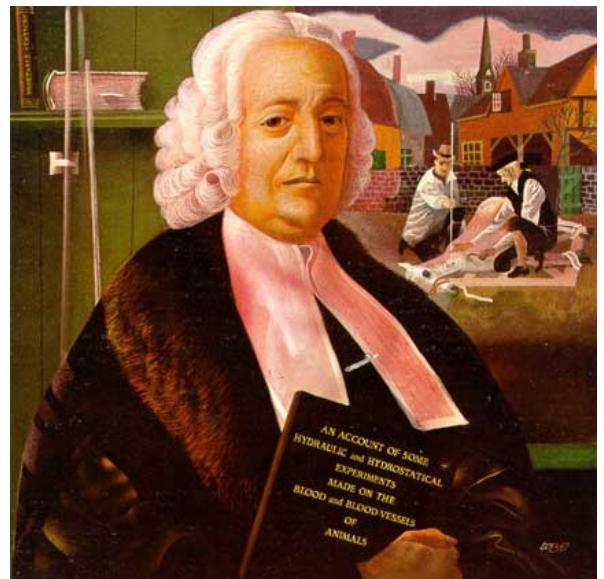
1634 Я.Б. Ван Гельмонт (рисунок 1.1 а) в своей книге сделал вывод о том, что вода используется для построения органической массы растения.

Выращивая в течение 5 лет ивовую ветвь в горшке со взвешенной почвой, Ван Гельмонт установил, что за время опыта вес ветви увеличился в 30 раз, тогда как вес почвы почти не изменился. Гельмонт пришёл к заключению, что основной источник питания растения не почва, а вода. Несмотря на ошибочность такого вывода, этот опыт имел большое значение, т.к. при изучении растений впервые был применен количественный метод – взвешивание

1727 г. С. Гейлс (рисунок 1.1 б) установил, что движение воды по растению вызывают корневое давление и транспирация.



а) Я.Б. Ван Гельмонт



б) С. Гейлс

1771 г. Дж. Пристли (рисунок 1.1 а) открыл способность зеленых растений выделять на свету кислород.

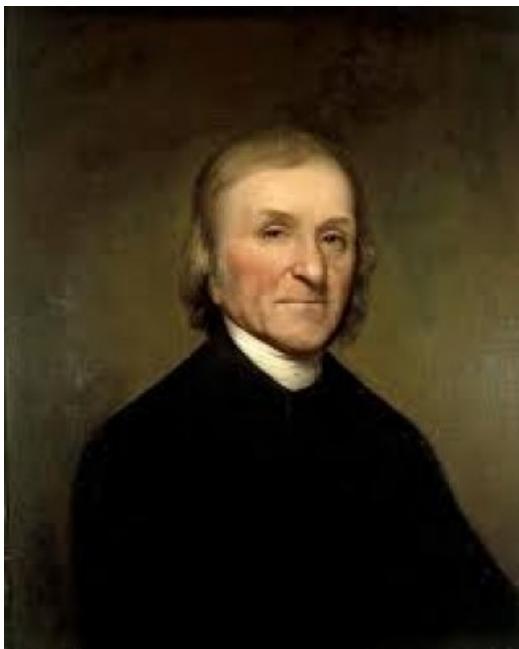
1782 г. Ж. Сенебье (рисунок 1.1 б) назвал поглощение CO_2 на свету «углекислотным дыханием».

1797–1804 гг. Н. Т. Соссюр открыл дыхание у растений и рассчитал баланс газов при фотосинтезе.

Этап формирования физиологии растений как науки

1800 г. Ж. Сенебье опубликовал пятитомный трактат «Physiologie vegetale», в котором впервые определил физиологию растений как самостоятельную науку.

1896 Русский биохимик А.Н. Бах создал перекисную теорию биологического окисления, являющуюся фундаментом современной теории радикалов.



а) Пристли



б) Ж. Сенебье

Немецкий биохимик О. Варбург открыл роль железа как структурного элемента ферментов, связанных с биологическим окислением.

Английский учёный Д. Кейлин открыл Цитохромы – важнейшую группу соединений, участвующих в транспорте электронов как в фотосинтезе, так и в дыхании.

Цель и задачи физиологии растений

Согласно современному определению **Физиология растений** изучает общие закономерности жизнедеятельности растительных организмов и является частью биологической науки

Задачами физиологии на сегодняшний момент являются:

1. Изучение закономерностей жизнедеятельности растений (механизмы питания, роста, движения, размножения и др.);
2. Разработка теоретических основ получения максимальных урожаев сельскохозяйственных культур;
3. Разработка установок для осуществления процессов фотосинтеза в искусственных условиях.

Физиология растений делится на две ветви: общую и прикладную. Задачей прикладной физиологии является изучение конкретных видов растений в конкретных экологических условиях.



Рис. 1.1: Н. Т. Соссюр

Физиология растений служит основой для ряда других наук: агрохимии (наука о почвенном питании растений), растениеводства (наука о возделывании отдельных видов растений), селекции (наука о выведении новых сортов растений), фитопатологии (наука об инфекционных заболеваниях растений).

Место зеленого растения в природе и жизни человека

Автотрофные растения Мирового океана за год способны превращать в органическое вещество $20\text{--}155 \cdot 10^9$ т углерода. Наземные растения фиксируют $16\text{--}24 \cdot 10^9$ т углерода. Только наземные растения накапливают ежегодно в форме углеводов $5 \cdot 10^{17}$ ккал. Даже 1 % этой энергии достаточно для питания 5 млрд. человек.

1.2 Структурная и функциональная организация растительной клетки

Традиционно, деление живых организмов на царства осуществляется на основе особенностей организации их клетки. Ниже приведены особенности строения клетки растений, которые служат основанием для выделения растений в отдельное царство *Planta*.

Клетка — основная функциональная часть растительного организма.

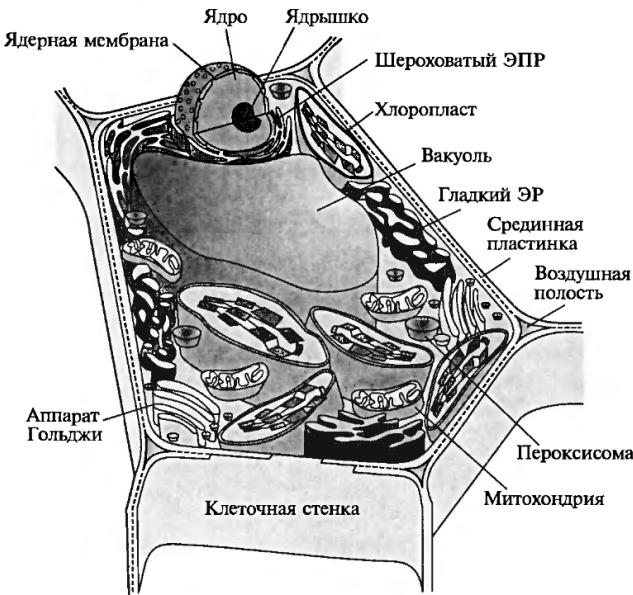


Рис. 1.2: Строение растительной клетки

Все растения являются многоклеточными организмами, клетки которых дифференцированы согласно выполняемым функциям ¹

Строение растительной клетки во многом сходно со строением клеток животных и грибов: как и у всех *эукариотических* организмов, клетки растений имеют в своем составе ядро, цитоплазму, ряд клеточных органелл и систему мембран (рисунок 1.2) ²

Специфической особенностью строения растительной клетки является:

1. наличие прочной полисахаридной **клеточной стенки**
2. наличие крупной **центральной вакуоли**
3. наличие системы **пластид**

Клеточная стенка

Химический состав и структура клеточной стенки обеспечивают ее важнейшие свойства – прочность, эластичность и высокую способность впитывать воду – *гидрофильность*.

¹В 70-80 годах растения разделяли на высшие и низшие. В последнюю группу включались ряд одноклеточных организмов, таких как хлорелла и хламидомонада. Однако сейчас все одноклеточные организмы объединены в царство Простейшие

²Так как строение клетки и функции ее компонентов подробно рассматриваются на курсе «Цитология», то мы не будем подробно останавливаться на общих чертах растительной клетки а опишем лишь структуры характерные только для клеток растений. Общее же строение клетки можно повторить на основе учебника по физиологии растений, например В.М. Юрина [23].

Основой химического состава клеточной стенки являются полисахариды: целлюлоза – 25%, гемицеллюлоза – 40 % и пектиновые вещества – 30 %. На долю белков и остальных веществ приходится только 5 % от массы клеточной стенки.

Тонкие нити целлюлозы переплетаются образуя сеть, которая погружена в аморфный *матрикс*.

Таким образом, клеточная стенка напоминает по структуре железобетон, где сеть из железных прутьев погружена в слой бетона

В клеточной стенке различают первичную и вторичную оболочки.

Первичная оболочка отличается большим количеством гемицеллюлозы и пектина. Она очень гигроскопична. Формирование первичной оболочки заканчивается с окончанием роста клетки.

Вторичная оболочка начинает формироваться по окончании роста клетки. Откладывается на внутренней поверхности клеточной стенки. Образованна целлюлозой.

Между первичными оболочками соседних клеток находится прослойка пектина – *серединная пластинка*. При разрушении срединной пластины (*масштабации*) клетки разъединяются.

Функции клеточной стенки

1. Опорная – КС придает постоянную форму растительным клеткам, и растения в целом³
2. Защитная – КС защищает клетку от разрушения гидростатическим давлением и от проникновения инфекций.
3. Принимает участие в поглощении минеральных веществ.

Клеточная стенка пронизана порами *плазмодесмами*, благодаря которым цитоплазма всех клеток объединена в единое целое – *симвласт*. Через плазмодесмы осуществляется транспорт воды, минеральных веществ и гормонов.

Каждая плазмодесма представляет собой тяж *гипоплазмы*, окруженный плазмалеммой, центральную часть которого занимает *десмотрубка*, которая связывает эндоплазматический ретикулум соседних клеток. Непрерывную систему эндоплазматического ретикулума растения называют эндопластом.

³На прочности клеточной стенки основано функционирование механических тканей растения - колленхимы и склеренхимы

Цитоплазматическая мембрана и протопласт

Клеточная мембрана или *плазмолема*, находится под клеточной стенкой. Основу мембраны составляет двойной слой *фосфолипидов*. Важной составляющей частью плазмолемы являются так же белки и гликолипиды.

Белки, входящие в состав цитоплазматической мембранны делятся на две группы

1. Переферийные белки – гидрофильные белки, которые возможно легко отделить от мембранны
2. Интегральные – гидрофобные белки, прочно связанные с мембраной [22]

Функции мембранных белков

1. *ферменты* катализируют ассоциированные с мембраной реакции.
2. структурные белки, не имеют ферментативной активности, образуют мембранны
3. транспортные белки, переносят вещества через мембранны,
4. белки-рецепторы, воспринимают раздражения,
5. обеспечивают связь плазмалеммы с цитоскелетом.

Функции плазмолемы

1. Транспортная – избирательно пропускает вещества из и внутрь клетки.
2. Осмотическая – поддерживает осмотические свойства клетки.
3. Регуляторная – регулируют обмен веществ (транспорт веществ, активность ферментов);
4. Структурная – делят клетку на компартменты (замкнутые полости), имеющие разный химический состав; благодаря мембранам в клетке возникают разные градиенты (химического состава, концентрации, электрические, вязкости);

Избирательная проницаемость – это ключевое свойство всех биологических мембран, лежащие в основе способности клетки к поддержанию постоянства состава внутренней среды

Протопласт – живое содержимое клетки. Протопласт состоит из цитоплазмы и органелл: ядра, митохондрий, аппарата Гольджи, рибосом и др., погруженных в матрикс цитоплазмы – гиалоплазму.

По химическому составу цитоплазма на 80% состоит из воды, а на 20% из сухого вещества – белков и небольшого количества липидов.

Ядро: основная органелла клетки, где сосредоточена большая часть наследственной информации. В молодой клетке – в центре, потом смещается центральной вакуолью на периферию клетки. Оболочка ядра двойная с порами. Цитоплазма ядра **кариоплазма** содержит деспирализованные хромосомы – **хроматин**, одно или несколько ядрышек.

Функция ядра – хранение и передача наследственной информации.

Митохондрии – тела палочковидной формы, число митохондрий зависит от физиологического состояния клетки (десятки или тысячи). Имеют сложную структуру: двойная мембрана образует впячивания кристы, на поверхности которых ферменты дыхательной цепи.

В отличии от клеток животных, содержащих, как правило, одну большую разветвленную митохондрию, клетки растений содержать множество мелких митохондрий

Функция митохондрий – участие в аэробном этапе дыхания.

Рибосомы – немембранные органеллы, которые состоят из двух субъединиц (большой и малой) и представляют собой сложный комплекс из **белков** и **Рибонуклеиновая кислота (РНК)**. Функция рибосом – участие в синтезе белка на этапе трансляции.

Комплекс Гольджи представляет собой стопу одномембранных цистерн – **диктиосом**. Количество таких цистерн может быть различно в зависимости от типа и стадии развития клетки.

Например в клетках апикальной меристемы иван-чая содержится примерно 20 единиц, а в клетках хлопка, которые продуцируют волокна – более 1000 [22].

В отличии от животной клетки, где КГ локализован в центре клетки, в растительной клетки диктиосомы комплекса Гольджи рассеяны по всей цитоплазме. Кроме того КГ в клетки растения остается целостным и активным в течении **митоза**, чтобы обеспечить синтез клеточной стенки [22].

Эндоплазматический ретикулум – система каналов образованных одной мембраной, пронизывающих цитоплазму, связанных с ядром и ретикулумом других клеток через плазмодесмы. Функции – участие в синтезе белка, транспорт веществ, разделение клетки на отсеки

Центральная вакуоль

Центральная вакуоль это одномембранные органеллы характерна только для растительных клеток. Мембрана центральной вакуоли носит название **Тонопласт**. В ходе **онтогенеза** растительной клетки центральная вакуоль формируется из мелких протовакуолей. У зрелой клетки центральная вакуоль занимает большую часть объема.

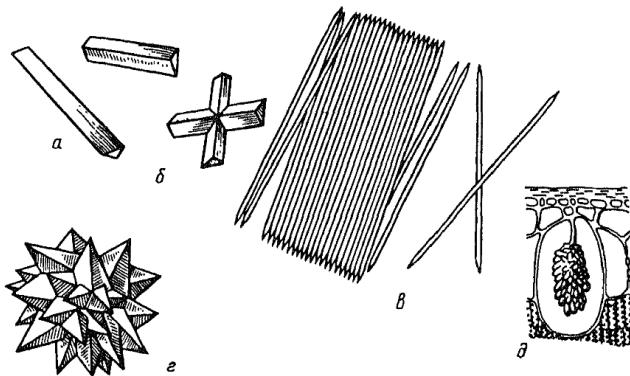


Рис. 1.3: Различные типы включений из вакуолей растительной клетки (согласно И.И. Андреевой [2])

Функции центральной вакуоли

1. Увеличение площади поверхности клетки

Для растений, как для фототрофных организмов, важна большая площадь поверхности клеток, позволяющая разместить большее количество хлоропластов. Центральная вакуоль позволяет увеличить размер, а следовательно и площадь поверхности клетки не за счет структурированной богатой азотом цитоплазмы, а за счет большей вакуоли, наполненной «дешевым для производства» соком [22]

2. Создание и поддержание тургорного давления

3. Регуляция pH –вакуоль служит резервуаром для протонов

4. Защитная –в вакуоли содержится ряд веществ, защищающих растения от поедания насекомыми и млекопитающими. Среди данных веществ можно выделить токсины (фенольные соединения, алкалоиды), полимеры (каучук, гутта), ферменты

5. Участие в придании растению окраски – вакуоли могут содержать водорастворимые пигменты (антоцианы и беталаины)

6. Запасание питательных веществ

7. Запасание вредных для клетки веществ – внутри вакуолей растения утилизируют токсины и тяжелые металлы в виде оксалатов (рисунок 1.3) и избавляются от них в результате листопада.

Пластиды

Пластиды делятся на:

1. Хлоропласти

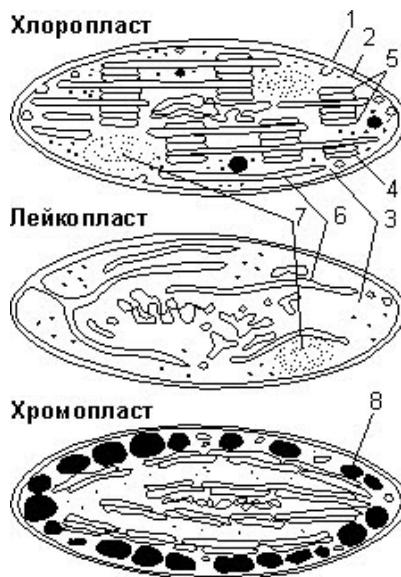


Рис. 1.4: Различные типы пластид

2. Хромопласты
3. Лейкопласты (рисунок 1.4).
4. Этиопласты

Хлоропласти

Хлоропласти – двумембранные органоиды линзообразной формы и размером 4-10 мкм. Внутренняя мембрана хлоропласта образует многочисленные вмячивания – *тилакоиды*, служащие для увеличения ее поверхности. Стопка, образованная внутренними мембранами – тилакоидами называется *грана*. Соседние граны связаны одиночными мембранами-тилакоидами, носящими название *ламеллы*. На мембранах тилакоидов находятся пигменты (хлорофиллы) и белки, принимающие участие в фотосинтезе.

Внутри хлоропласта есть своя цитоплазма – *матрикс*, свои рибосомы. Хлоропласти имеют кольцевую ДНК и все необходимые для синтеза **белка** компоненты. Геном хлоропластов кодирует лишь часть необходимых белков; другую часть кодирует ядерный геном фотосинтезирующей клетки.

Хлоропласти возникают *de novo* из инициальных частиц, а также могут размножаться путем простого деления.

В растениях хлоропласти локализуются в основном клетках листьев и молодых стеблей. Число хлоропластов обычно составляет от 20 до 100 на клетку. Хлоропласти содержат следующие типы пигментов:

1. хлорофиллы А и В
2. каротиноиды (оранжевый каротин и желтый ксантофилл)

Основная функция хлоропластов – фотосинтез ⁴. Хлоропласти большинства растений способны перемещаться по клетке в зависимости от интенсивности и направления освещения.

Остальные пластиды

Хромопласти встречают в клетках лепестков, зрелых плодов, листьев. Форма хромопластов может быть:

1. дисковидная
2. шаровидная
3. палочковидная
4. веретенообразная

Хромопласти содержат красные, оранжевые и желтые пигменты из группы каротиноидов. Функция хромопластов – привлечение насекомых-опылителей и животных-распространителей семян.

Лейкопласти – бесцветные пластиды, шарообразной или веретенообразной формы.

Функция лейкопластов – запас питательных веществ.

Особенно много лейкопластов в запасающих органах – корнях, семенах, плодах, молодых листьях и др.

В зависимости от природы накапливающихся веществ лейкопласти делят на:

1. амилопласти – запасаются углеводы (в большинстве случаев)
2. олеопласти – запасаются жиры
3. протеинопласти – запасаются белки

Этиопласти – пластиды, формирующиеся при недостаточном освещении и не содержащие хлорофиллов

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Повторите строение прокариотической клетки. Составьте таблицу, отражающую различия в строении прокариотической и эукариотической клеток.
2. На какие стадии подразделяется митоз, чем деление путем митоза отличается от мейотического деления? Данные сведения вы можете повторить по любому учебнику общей биологии.
3. Сравните строение хлоропласта и бактериальной клетки. В чем проявляется сходство между ними, а в чем различия.

⁴Более подробно строение и функции хлоропластов будут рассмотрены в разделе, посвященном фотосинтезу

1.3 Химический состав растительной клетки

Химический состав растительной клетки

Все химические вещества, входящие в состав клетки можно условно разделить на две группы:

1. Конституционные – служат для построения различных структур клетки
2. Запасающие – синтезируются как запас питательных веществ

Массовая доля различных химических, входящих в состав клетки растения следующая:

- 85% вода
- 1,5% другие неорганических веществ
- 10% белки
- 1,1% нуклеиновые кислоты
- 2% липиды
- 0,4% углеводы

Минеральные вещества

Вода

В основном (80-90%) **воды** в клетке находится в особой органелле – **центральной вакуоли**.

Большая часть воды в клетке находится в **связанном** состоянии

Различают следующие типы связанный воды:

1. Осмотически-связанная низкомолекулярными соединениями (моносахаридов, ионов и др.). Гидратирует ионы и коллоиды
2. Колloidно-связанная высокомолекулярными соединениями (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин, молекулы белка). Поддерживает структуру коллоидов и обеспечивает функционирование ферментов. Малоподвижна – не участвует в растворении и транспорте веществ.
3. Капиллярно-связанная – в капиллярах клеточной стенки
4. Химически связанная

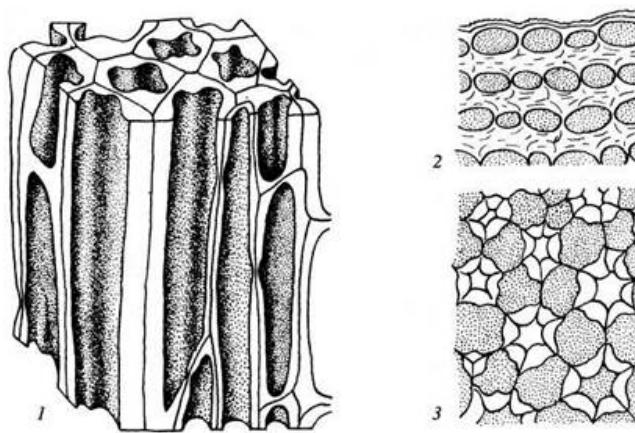
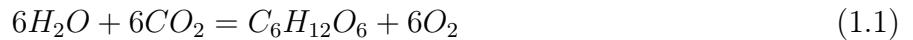


Рис. 1.5: Колленхима

Роль воды в клетке растения:

1. Участие в химических реакциях. Вода является средой где протекают химические реакции и непосредственным участником химических реакций. Например реакции фотосинтеза 1.1 идут в водной среде матрикса хлоропластов и при участии молекул воды.
2. Поддержание структуры клеток. Форма клетки поддерживается за счет *тургорного* давления воды. За счет высокого тургорного давления функционирует, например, механическая ткань *колленхима* (рисунок 1.5).
3. Транспорт веществ – как органические так и неорганические вещества перемещаются внутри клетки и всего организма растения в растворенном виде.
4. Участие в терморегуляции – благодаря высокой теплоемкости вода способна смягчать воздействие на клетку резкого перепада температур.
5. Участие в росте клетки – клетка увеличивается в размерах за счет действия тургорного давления на клеточную стенку.



Другие неорганические вещества

Неорганические вещества, составляющие в клетке незначительную долю, представлены в основном ионами (H^+ , K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , NH_4^+ и анионами OH^- , SO_4^{2-} , CO_3^{2-} , NO_3^- , Cl^-).

Часть от всего запаса неорганических ионов клетки всегда находится в вакуоли в растворенном состоянии и используется клеткой по мере необходимости.

Функции ионов в клетке растения:

1. Участие в биохимических процессах – ионы могут являться элементами ферментов.

2. Создание электрического потенциала на мембране клетки
3. Создание определенного осмотического давления. Оsmos лежит в основе процессов поступления воды в растение и ее транспорта. Подробнее этот вопрос будет рассмотрен в разделе, посвященном **водному обмену**.

Органические вещества

Органические вещества растительной клетки относятся к четырем основным группам⁵

1. углеводы
2. липиды
3. белки
4. нуклеиновые кислоты

Углеводы: строение, классификация и функции

Углеводы или, сахара являются самыми распространенными в растении органическими веществами. Часть углеводов, например глюкоза, синтезируется в процессе фотосинтеза, другая часть синтезируется в ходе **Метаболизма** из других органических веществ. В дальнейшем, в процессе **Метаболизма** углеводы участвуют в создании различных органических веществ.

Углеводы делятся на 3 группы:

1. моносахариды или монозы (простые сахара)
2. олигосахариды
3. полисахариды или полиозы

Моносахариды – простые молекулы с числом атомов углерода от 2 до 7. В соответствии с этим они называются: биозы, триозы, тетрозы, пентозы, гексозы, гептозы. Первые три - имеют линейную структуру молекул, последние - циклическую. Общая формула моноз $(CH_2O)_n$. Большинство углеводов в растительной клетке – пентозы и гексозы.

Наиболее известные представители моноз – глюкоза, фруктоза и рибоза (рисунок 1.8). Монозы легко растворяются в воде, легко вступают в биохимические реакции.

Одни моносахариды в клетке легко превращаются в другие путем образования и распада фосфорных эфиров (рисунок 1.7)

⁵Так как особенности строения молекул и химические свойства органических веществ изучаются в курсе «Органическая химия», то в данном разделе будет рассмотрена лишь роль различных органических веществ в клетке

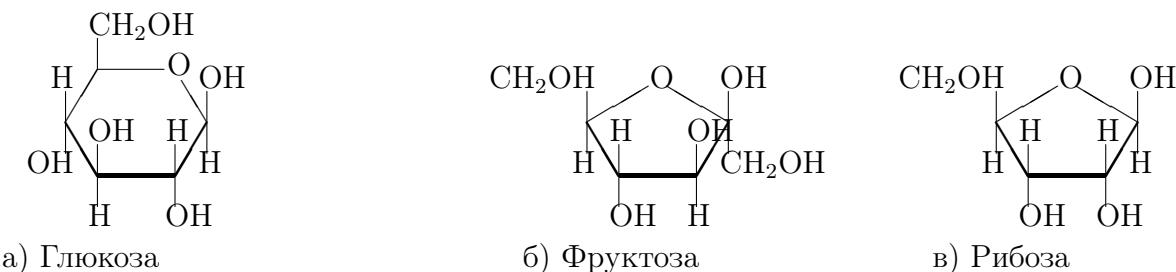


Рис. 1.6: Моносахариды

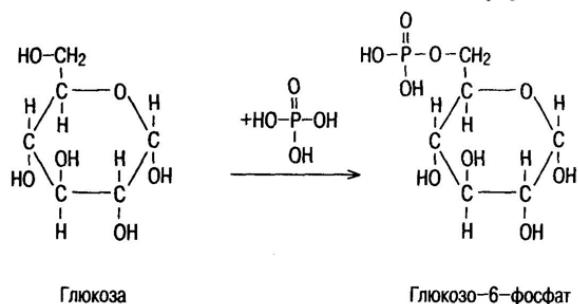


Рис. 1.7: Образование глюкозо фосфата

Как вам известно из курса органической химии, моносахарам свойственна стереохимическая **изомерия**. При этом в живых организмах сахарины представлены D-изомерами.

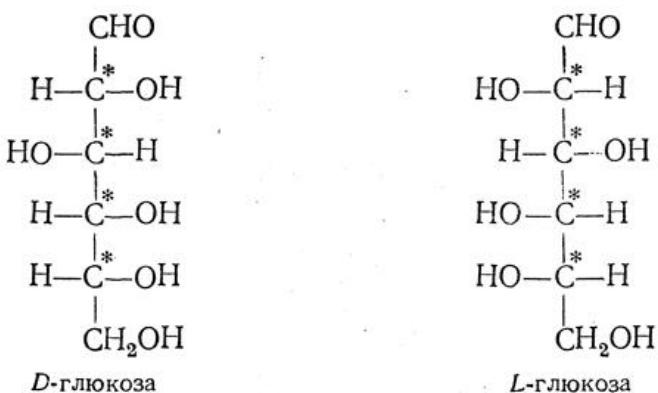


Рис. 1.8: Моносахариды

Функции моносахаридов:

1. Метаболитическая – глюкоза является субстратом для процессов дыхания и брожения. Глюкоза является исходным веществом для синтеза **крахмала** и **целлюлозы**. Рибулоза участвует в синтезе углеводов в ходе фотосинтеза, являясь одним из звеньев цикла Кальвина
2. Структурная – Рибоза и дезоксрибоза входят в состав нуклеиновых кислот и **Аденозин три фосфат (АТФ)**

3. Запасающая – Глюкоза и фруктоза выступают запасающими веществами в плодах

Олигосахара – это относительно простые молекулы, состоящие всего из 2-3 молекул моносахаридов. В результате гидролиза олигосахарида образуются моносахара (рисунок 1.9).

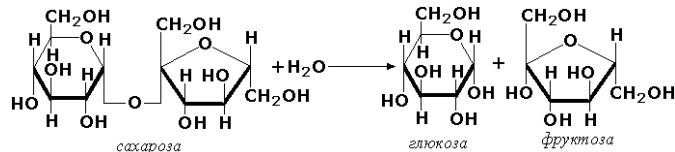


Рис. 1.9: Гидролиз сахарозы

Наиболее известный представитель олигосахарида – сахароза. Олигосахариды легко растворяются в воде, участвуют в реакциях синтеза более сложных сахаров.

Функции олигосахарида

- Запасающая – сахароза выступает запасающим веществом в корнеплодах свеклы, луковицах лука [6]
- Транспортная – углеводы перемещаются по организму растения в основном в виде сахарозы

Полисахариды – *полимеры*, т.е. сложные молекулы, мономерами которых являются моносахариды. Полисахариды нерастворимы в воде и обладают сложной структурой.

Наиболее известные представители полисахаридов: крахмал, гликоген, целлюлоза, пектины.

Крахмал – это полимер образованный α -D глюкозой (рисунок 1.10).

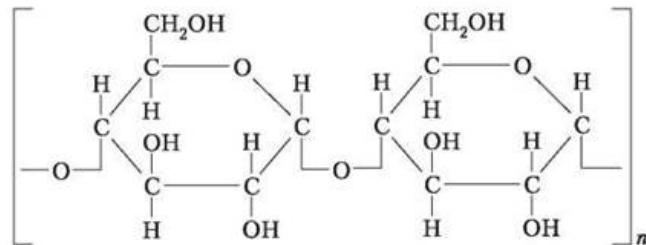


Рис. 1.10: Структура молекулы крахмала

Крахмал – смесь двух гомополисахаридов: линейного – *амилозы* и разветвленного – *амилопектина*, общая формула которых $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$. Как правило, содержание амилозы в крахмале составляет 10–30%, амилопектина – 70–90%. Крахмал имеет молекулярную массу $10^5 \sim 10^7$ Да

При действии ферментов или нагревании с кислотами подвергается гидролизу.

Целлюлоза – это полимер образованный β -D глюкозой (рисунок 1.11).

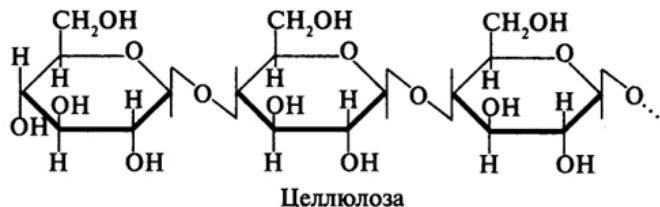


Рис. 1.11: Структура молекулы целлюлозы

При частичном гидролизе целлюлозы образуется дисахарид *целлобиоза*, а при полном гидролизе – D-глюкоза. Молекулярная масса целлюлозы 1000–2000 кДа.

Инулин – полисахарид, содержащийся в клубнях и корнях георгинов, артишоков и одуванчиков. При его гидролизе образуется фруктоза.

Функции Полисахаридов:

1. Энергетическая – при гидролизе полисахаридов образуется глюкоза или фруктоза которые затем могут использоваться растениями в ходе метаболизма.
2. Строительная – Целлюлоза и пектин входят в состав **клеточной стенки**
3. Запасающая – крахмал является основным запасным питательным веществом в растении. Главным образом накапливается в семенах (зерна злаков содержат до 70% крахмала), а также в луковицах, клубнях и сердцевине стебля растений (до 30%). В небольших количествах он содержится в листьях.

Крахмал является основным запасным питательным веществом в растении

Липиды: строение, классификация и функции

Липиды представляют собой достаточно сложные по химической структуре вещества. В их состав также входят углерод, кислород, водород, но в отдельные группы липидов могут входить фосфор, сера, и азот (фосфатиды, пигменты). Все липиды гидрофобны. Функции липидов различны в зависимости от химического строения. Липиды не являются биополимерами.

Так как жиры не растворимы в воде, они не способны передвигаться по растению. Жиры синтезируются в митохондриях и остаются там до момента использования

Липиды классифицируются на 5 больших групп по признаку функции и сложности строения:

1. Жиры
2. Воска
3. Фосфатиды
4. Пигменты
5. Стероиды

Жиры или это эфиры состоящие из глицерина и жирных кислот

Твердые жиры содержат насыщенные жирные кислоты, например *пальмитиновую* и *стеариновую* называют «жирами», а жидкие жиры с ненасыщенными жирными кислотами, например *олеиновую*, *линиловую* - «маслами». Твердые жиры - в основном животного происхождения, и масла - растительного, исключения из правила рыбий жир и арахисовое масло⁶.

Основные функции жиров:

1. Энергетическая – жиры могут служить субстратом для дыхания
2. Строительная – фосфолипиды входят в состав **цитоплазматической мембранны**
3. Запасающая – жиры содержатся в плодах и семенах в качестве запасного питательного вещества
4. Защитная – накапливаются в зимней период в коре у некоторых древесных растений [6]

Воска – это жироподобные вещества, твердые при комнатной температуре. По химической структуре это сложные эфиры жирных кислот и высокомолекулярных одноатомных спиртов жирного ряда.

Основная функция восков - защитная.

Фосфатиды, к которым относятся *глицерофосфатиды*, *лецитины* и *кефалины* - это молекулы сложных эфиров глицерина, жирных кислот и фосфорной кислоты. Эти вещества входят в состав запасных жиров и предохраняют их от прогоркания.

Кроме того фосфолипиды входят в состав **цитоплазматической мембранны**. Сочетание в молекуле фосфолипида остатка фосфорной кислоты и остатков жирных кислот делает молекулу липида полярной – остаток фосфорной кислоты образует гидрофильную «головку», а остатки жирных кислот – гидрофобные «хвосты». Благодаря этому в воде молекулы фосфолипидов образуют липидные капли, в которых гидрофильные «головки» обращены наружу – в сторону воды, а гидрофобные «хвосты» вовнутрь.

⁶Насыщенность жира ненасыщенными жирными кислотами определяют по йодному числу (т.е. по количеству граммов йода, связывающегося 100 г жира).

Пигменты – это особая группа липидов, имеющая сложное строение, куда входят и азотистые радикалы. К пигментам относят две группы веществ: хлорофиллы и каротиноиды.

Основная функция пигментов - участие в энергетической (световой) фазе фотосинтеза.

Стероиды и терпены – это производные сложного гетероциклического соединения – циклопентанпергидрофенантрена. В эту группу соединений входят высокомолекулярные спирты стеролы и их сложные эфиры (стерины).

Терпены обуславливают аромат эфирных масел растений. К этому классу веществ относится ментол и камфора

Основная функция стероидов - строительная – они входят в состав мембран

Аминокислоты: строение, классификация и функции

Аминокислоты, это химические соединения, в состав которых входит одновременно аминогруппа и карбоксильная группа. Кроме того, в состав аминокислот может так же входить сера.

Главная функция аминокислот – строительная. Аминокислоты являются мономерами из которых построена молекула **белка**. Причем в состав белковой молекулы могут входить только α -аминокислоты.

Все аминокислоты классифицируются на 4 группы:

1. моноаминомонокарбоновые (глицин, аланин, цистеин, метионин, валин),
2. моноаминодикарбоновые (аспарагиновая кислота, глутаминовая кислота),
3. диаминомонокарбоновые (лизин, аргинин),
4. гетероциклические (триптофан, гистидин).

Аминокислоты обладают **амфотерными свойствами**, способны к образованию между собой особого типа химической связи – *пептидной* и *дисульфидной* (рисунок 1.12) Последовательность из остатков аминокислот, соединенных пептидной связью образуют первичную структуру белковой молекулы.

В настоящие времена в клетках растений обнаружено более 170 видов аминокислот, при этом в состав белка могут входить только 20 видов [5]

Витамины: строение, классификация и функции

Витамины – это низкомолекулярные физиологически активные органические соединения различного химического состава. В растениях синтезируются все витамины, а провитамины, которые используют затем животные для создания витаминов животного происхождения, имеют растительное происхождение (например провитамин А и витамин Д).



Рис. 1.12: Схема образования пептидной связи

Согласно Грину [5]

Витамины классифицируются на:

1. водорастворимые (C, B, PP, H, пантотеновая кислота, инозит, фолиевая кислота, пара-аминобензойная кислота),
2. жирорастворимые (A, Д, Е, К).

Для растений особенно важны витамины группы В, PP – тиамин, ниацин, пиридоксин. Особо нужны витамины группы В, PP – тиамин, ниацин, пиридоксин. Особо нуждаются в притоке витаминов от фотосинтезирующих органов нефотосинтезирующие органы растения (корни, цветки, плоды).

Функция витаминов - участие в биохимических процессах в составе ферментов.

- Провитамин A – *каротин* (рисунок 1.13) наряду с хлорофиллом участвует в поглощении энергии света. Кроме того, он предохраняет хлорофилл от разрушения;
- Витамина B₁ или *тиамин* (рисунок 1.13) входит в состав фермента отщепляющего углекислоту от пировиноградной кислоты и присоединяющего к этой кислоте углекислого газа;
- Витамин B₂ *рибофлавин* (рисунок 1.13) способен соединяться с более чем 20-ю различными белками, образуя различные типы ферментов, например карбоксилазу – фермент, необходимый для превращений углеводов;
- Витамин C или *аскорбиновая кислота* (рисунок 1.13) защищает хлорофилл от окисления. Совместно с витамином K участвует в сложных синтетических реакциях, происходящих при фотосинтезе;

- Витамины РР или *никотиновая кислота* (рисунок 1.13), *фолиевая кислота, биотин, пантотеновая кислота*, входя в состав ферментов, принимающих участие в процессе дыхания, в превращениях азотистых веществ, серы;

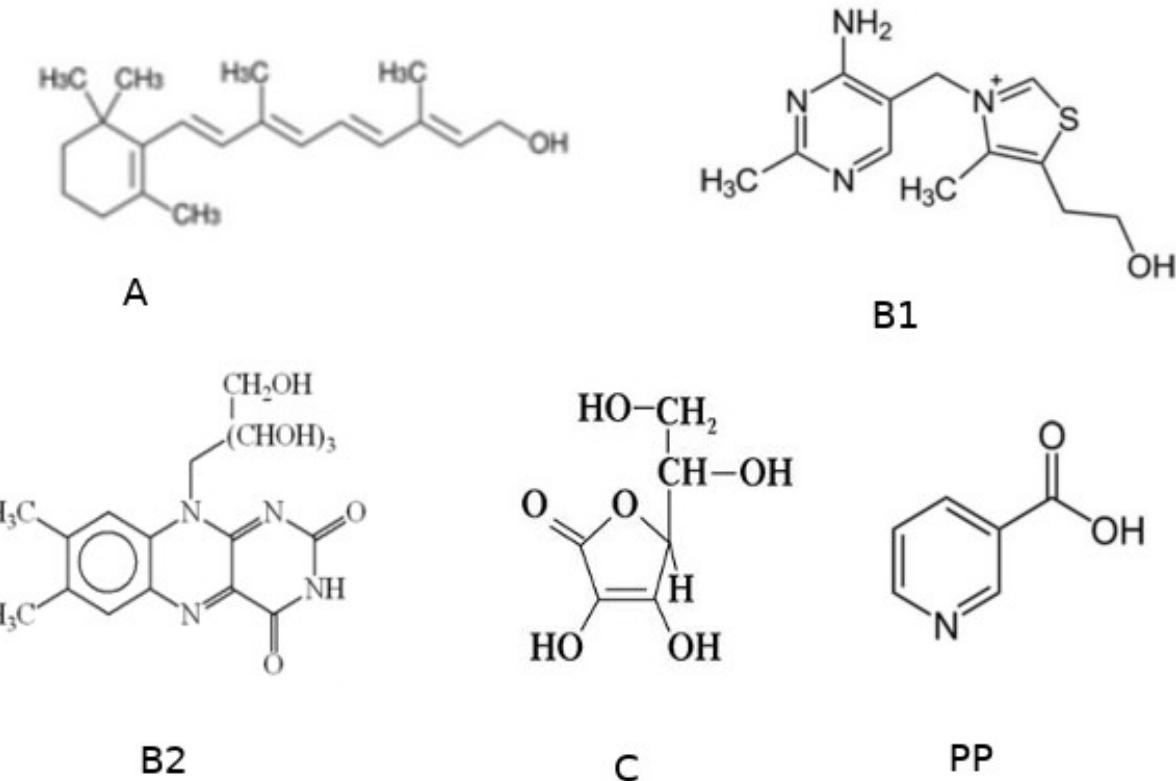


Рис. 1.13: Формулы некоторых витаминов

Согласно Грину [5]

Белки: строение, классификация и функции

Белки – это сложные биополимеры, мономером которых являются **аминокислоты**. Доля белков в растении гораздо меньше, чем в животном организме.

Молекула белка – это довольно сложна, и в ее структуре можно выделить 3-4 уровня организации (рисунок 1.14).

При этом пространственная структура молекулы поддерживается меж- и внутримолекулярными взаимодействиями следующих типов:

1. **Пептидные связи** – участвуют в образовании полипептидной цепочки белковой молекулы. Последовательность аминокислот в полипептидной цепочке – это первичная структура белка.

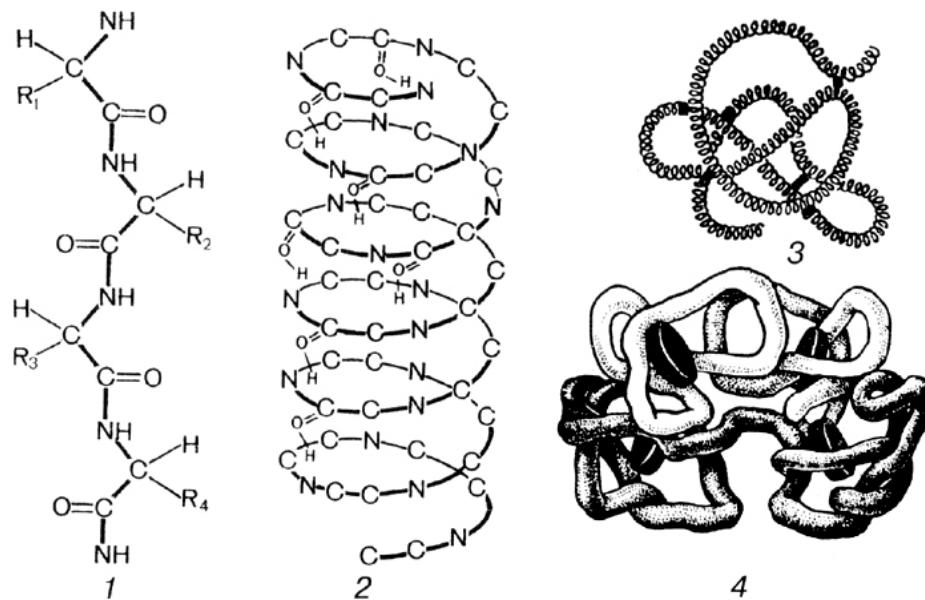


Рис. 1.14: Уровни организации белковой молекулы

2. Нековалентные водородные связи между соседними аминокислотами – участвуют в образовании вторичной структуры белка
3. Дисульфидные связи – образуются между остатками серосодержащих аминокислот. Обуславливают формирование третичной структуры белковой молекулы
4. Гидрофобные – силы участвующие в формировании третичной и четвертичной структуры
5. Электростатические – силы участвующие в формировании третичной и четвертичной структуры. Четвертичная структура белковой молекулы присуща только сложным белкам, состоящим из нескольких белковых молекул-субъединиц.

В основном по конфигурации белковые молекулы делят на

1. фибриллярные
2. глобулярные

Наиболее характерное свойство белков, присущее только им и определяемое их сложной организационной структурой (пространственной конфигурацией) – **Денатурация** и обратная ей **ренатурация**.

Денатурация – это разрушение структуры белка под действием неблагоприятных факторов, таких, как воздействие:

1. температуры
2. кислот
3. щелочей

4. рентгеновских или ультрафиолетовых лучей
5. высокого давления
6. механического воздействия

При денатурации происходит последовательное разрушение четвертичной, третичной, вторичной структуры белка. Первичная структура остается неизменной. Если воздействие фактора оказывается слабым или кратковременным, то не все уровни белка разрушаются и молекула способна к ренатурации или восстановлению третичного и четвертичного уровней организации. При воздействии фактора в течение длительного времени или в высокой концентрации денатурация белка становится необратимой.

Классификация белков основана на их структуре. Белки делятся на протеины (простые белки) и протеиды (сложные белки).

Протеины, в свою очередь, разделяются на 7 групп. В основе данной классификации лежит способность белка растворяться в воде и его нахождение в клетки

1. Альбумины - растворяются в воде, находятся в цитоплазме, например *лейкозин* (в зародыше пшеничного зерна), *легумелин* (в семенах гороха)
2. Глобулины - растворяются в слабых водных растворах солей, находятся в цитоплазме, к глобулинам относятся многие белки семян, особенно бобовых и масличных.
3. Проламины - растворяются в 60-80% спирте, находятся в цитоплазме, характерны исключительно для семян злаковых. Например *глиадин* в семенах пшеницы и ржи, *зеин* в кукурузе.
4. Глютелины - растворяются в 0,2% щелочи, находятся в цитоплазме,
5. Фосфопroteины (казеин), содержащие фосфатный ион в составе молекулы, и не растворяются в воде, находятся в цитоплазме,
6. Протамины - находятся в ядрах клеток,
7. Гистоны - находятся в ядрах клеток и в **рибосомах**

Протеиды представляют собой сложные белковые молекулы, состоящие из нескольких простых белков и обязательной небелковой части, которая называется простетической группой. В зависимости от состава этой группы протеиды подразделяются на 6 групп:

1. нуклеопroteиды (**рибосомы**, вирусы) – небелковая часть представлена нуклеиновой кислотой
2. липопротеиды – небелковая часть представлена **липидом**
3. гликопротеиды – небелковая часть представлена **углеводом**
4. фосфопротеиды – в качестве небелковой части выступает остаток фосфорной кислоты

5. гемопротеиды – в качестве небелковой части выступает железо связанное с порфирионовым кольцом
6. металлопротеиды – в качестве небелковой части выступает ион металла

Функции белков

1. ферментативная (т.е. ведут катализ биохимических реакций),
2. структурная (строительные молекулы),
3. запасные вещества
4. транспортная (перенос кислорода, углекислого газа, жиров, железа и т.д.),
5. сократительная,
6. защитная (токсины)
7. Управляющая (гормоны).

Ферменты

По своей природе ферменты являются белками, играющими, однако ключевую роль в функционировании живых систем

Ферменты (энзимы) — биологические **катализаторы** белковой природы.

В зависимости от особенностей структуры молекулы, ферменты делятся на:

1. Однокомпонентные – молекула состоит только из белка
2. Двухкомпонентные – в состав молекулы фермента, кроме самого белка, входит небелковый компонент.

В том случае, если небелковый компонент прочно связан с белком, он носит название **простетическая группа**. Если же небелковый компонент может отсоединяться от белка, он называется **коферментом**. В качестве коферментов могут выступать различные ионы (Fe^{2+} , Cu^{2+}).

Белковая часть сложного фермента — апофермент специфичен для каждого вида растений, а коферменты, для типа реакции

Катализ химической реакции ферментом осуществляется в результате образования фермент-субстратного комплекса. В результате происходит

- либо сближение реагирующих молекул
- либо создание напряженных химических связей путем их растягивания

Субстрат должен соответствовать активному центру не только пространственно, но и по распределению зарядов, расположению групп атомов и так далее. Обычно для описания взаимодействия молекул фермента и субстрата используют образ ключа и замка. То есть форма молекулы субстрата подходит к форме активного центра фермента как ключ подходит к определенному замку. Однако, в отличии от ключа и замка, при взаимодействии изменяется форма молекул как субстрата, так и фермента. То есть происходят конформные изменения фермента и субстрата.

Продукты реакции отделяются от фермента и молекулы фермента регенерируются.

Благодаря своей способности регенерироваться, то есть возвращаться к первоначальному состоянию, одна и та же молекула фермента может катализировать большой объем превращений

Свойства ферментов

1. Высокая специфичность. Реакция — фермент, Тип реакции — фермент. (Неоганические катализаторы неспецифичны.)
2. Обратимость действия фермента.

Факторы, влияющие на активность фермента.

1. Температура. Оптимум для ферментов 20-30 °С. Пессимум — 70-80 °Сградусов. Скорость ферментного катализа, как и других химических реакций подчиняется правилу ВанГоффа.
2. Кислотность среды — для разных ферментов нужны разные значения кислотности среды: инвертаза — 4,7, фосфатаза — 5.
3. Наличие активаторов и ингибиторов. Активаторами чаще служат ионы щелочных металлов — K, Ca, Na, а ингибиторами — ионы тяжелых металлов, вызывающие денатурацию белка. Кроме того существуют специфические ингибиторы.

Регуляция ферментативной активности

В настоящие времена известны следующие механизмы внутриклеточной регуляции активности ферментов:

1. Метаболитная регуляция. Происходит в результате изменения концентрации метаболитов и не затрагивает активность или число ферментных молекул.
2. Ферментная регуляция. При этом типе регуляции изменяется активность ферментов. Изменение ферментативной активности может осуществляться несколькими путями:
 - Обратимое или необратимое превращение неактивных предшественников ферментов в активные ферменты.

Например, β -амилаза в клетках эндосперма семян злаковых находится в инактивированном состоянии из-за соединения с запасными белками посредством **дисульфидных** связей ($-S-S-$). К началу прорастания семян из живых клеток алейронового слоя в эндосперм поступают вещества, разрушающие дисульфидные связи. Активированная β -амилаза принимает участие в гидролизе запасного крахмала

- Изменение активности фермента под влиянием веществ **эффекторов**. Связываясь с ферментом, эффекторы могут либо повышать его активность (**активаторы**) либо уменьшать ее (**ингибиторы**). Эффектор может влиять на активность фермента, взаимодействуя с активным центром (**изостерический эффект**) или изменяя конформацию ферментной молекулы в результате связывания с ее дополнительным управляющим (алlostерическим) центром (**алlostерический эффект**). Изостерический эффект происходит в том случае, когда эффектор и субстрат похожи по своему строению и конкурируют друг с другом за активный центр фермента. Такой тип ингибирования называют конкурентным ингибированием.
- 3. Генная регуляция. Количество ферментных молекул в клетке изменяется из-за включения или выключения синтеза ферментов. Регулирующие факторы действуют на **Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), РНК** или **рибосомы**.
- 4. Мембранные регуляторы. Различают контактную и дистанционную мембранные регуляцию активности ферментов. Контактная регуляция – связывание ферментов с мембранами или их освобождение меняет их активность. Дистанционная мембранные регуляция активности ферментов осуществляется косвенным путем в результате транспорта через мембранные субстратов и коферментов, удаления продуктов реакции, ионных и pH сдвигов в компартментах клетки.

Классификация ферментов

В данное время общепринята международная классификация ферментов, согласно которой все ферменты разделяются на шесть классов. При этом название ферментов образуется, как правило, от названия субстрата, на который действует данный фермент или от названия катализируемой ферментом реакции. Название фермента заканчивается на суффикс

-аза

1. *Оксидоредуктазы* – ферменты, катализирующие окислительно-восстановительные реакции. Чаще окисление происходит путем переноса водорода и электронов по следующей схеме: $AH_2 + B = A + BH_2$
2. *Трансферазы* – ферменты переносящие радикалы между молекулами по схеме $AX + B = BX + A$. Среди трансфераз выделяют
 - *Протеазы* – ферменты расщепляющие белки *папаин*⁷.
 - *Карбогидразы* – ферменты синтеза и расщепления углеводов,
 - *Эстеразы* – ферменты синтеза и расщепления сложных эфиров,
 - *Амидазы* – ферменты синтеза и расщепления нуклеотидов и азотистых оснований.
3. *Фосфотрансферазы* – это ферменты, катализирующие перенос остатка фосфорной кислоты. В результате действия фосфотрансфераз образуются фосфорные эфиры различных органических соединений, многие из которых обладают повышенной реакционной способностью и более легко вступают в последующие реакции.

Следовательно, фосфорилирование органических соединений можно считать процессом их активации. Чаще всего донором фосфатных групп является молекула аденоциантифосфорной кислоты (**АТФ**).

Фосфотрансферазы, использующие в качестве донора фосфатной группы молекулу **АТФ**, называются *киназами*. К киназам относится, например, глицерокиназа, ускоряющая перенос остатка фосфорной кислоты от молекулы **АТФ** к молекуле глицерина:

4. *Изомеразы* – ферменты катализирующие превращение одних веществ в другие. Например трифосфат-изомераза в процессе брожения превращает 3-фосфоглицериновый альдегид в фосфидоксиакетон
5. *Лиазы* – ферменты расщепляющие вещества без использования воды по схеме $AB = A + B$
6. *Лигазы* – ферменты, принимающие участие в синтезе веществ. Например ДНК-лигазы катализируют образование фосфодиэфирной связи в однонитевом разрыве (ОР) ДНК между смежными 3'-гидроксильным и 5'-фосфатным концами разорванной нити.
7. *Гидролазы* – ферменты, принимающие участие в расщеплении сложных веществ с участием воды, например фермент, гидролизирующий гликозид *синигрин*, содержащийся в горчичном семени

⁷Папаин расщепляет и белки, и жиры, и углеводы

Вопросы и задания для самоконтроля

- Самостоятельно по учебнику химии или физиологии растений повторите строение молекулы воды например по учебнику химии Н.Е. Кузьменко [10]. Благодаря каким особенностям структуры молекулы вода имеет характерные для нее свойства?
- Повторите ранее изученный материал о строении клетки и опишите строение и функции центральной вакуоли.
- Повторите строение молекулы и химические свойства углеводов. Что такое изомерия, какие типы изомерии свойственны углеводам?
- Какой, жир по вашему мнению будет жидким – тристеорин или триолеин? [5]
- По учебнику химии, например Н.Е. Кузьменко [10], повторите особенности строения и химических свойств аминокислот. Приведите несколько примеров химических реакций, подтверждающих амфотерные свойства аминокислот.
- Что такое катализатор? Какова связь между веществом катализатором и энергией активации катализируемой реакции?
- По учебнику химии повторите тему «Химическая связь». Каковы механизмы образования химической связи ковалентного и водородного типов?

1.4 Водный обмен растений

Формы воды в почве и их доступность для растений

Собственно весь водный обмен в растении состоит из трех основных этапов:

- Поглощения воды из почвы;
- Передачи воды из корня ко всем органам растения;
- Испарение воды из листьев;

В почве имеются водоудерживающие силы, которые определяют притяжение воды к почвенным частицам, поэтому далеко не вся вода, находящаяся в почве доступна растениям.

Почвенный раствор обладает собственной сосущей силой, поэтому механизм поступления воды в растение прежде всего обуславливается разницей между **осмотическим давлением** корневого волоска и почвенного раствора

Концентрация почвенного раствора зависит от количества солей в почве, механического состава почвы, соотношения минеральных и коллоидных частиц в почве.



Вода, находящаяся в почве, в зависимости от своего состояния может находиться в одной из следующих форм:

1. *Гравитационная* – вода, заполняющая большие почвенные капилляры, попадающая в почву при дожде или поливе, быстро двигающаяся вниз в глубокие слои почвы под действием силы тяжести собственного веса. Для растений существенного значения не имеет.
2. *Капиллярная* – заполняющая узкие капилляры и удерживающаяся силами поверхностного натяжения менисков. Она находится в почве длительное время, незначительно притягивается к почвенным частицам, является наиболее доступной для растений формой.
3. *Пленочная* – покрывающая непосредственно почвенные частицы, удерживающаяся на их поверхности силами молекулярного притяжения или адсорбционными силами почвенных частиц. Эта вода труднодоступна для растений.
4. *Гигроскопическая* – находящаяся в воздушно-сухой почве, удерживаемая внутри почвенных частиц силой свыше 100000 кПа. Ее количество колеблется от 5% в песчаной почве до 14% в глинистой почве. Для растений эта вода недоступна.
5. *Имбибиционная* – это вода, находящаяся внутри коллоидных частиц почвы, вызывающая их набухание, при этом в набухшей коллоидной частице создаются значительные водоудерживающие силы. Эта форма воды характерна для торфяников. Для растений она также практически недоступна.

Для различных видов растений (засухоустойчивых или влаголюбивых) оптимальное значение влажности почвы может варьировать в достаточно широких пределах. Семена растений обладают настолько большой сосущей силой, что способны при прорастании даже использовать недоступную гигроскопическую форму воды

Влагоемкость почвы – это величина, количественно характеризующая водоудерживающую способность почвы (это свойство почвы удерживать в себе то или иное количество влаги от стекания действием капиллярных и сорбционных сил).

Различают следующие разновидности влагоемкости:

1. общую,
2. полную,
3. капиллярную или относительную,
4. полевую или предельную или наименьшую,
5. максимальную молекулярную.

Для определения необходимости полива чаще всего используют понятие предельной полевой влагоемкости (ППВ).

Поливы назначают при показателе влажности почвы равном 70-75% от предельной полевой влагоемкости

Полевая или наименьшая или предельная влагоемкость – это наибольшее возможное содержание подвешенной влаги в данном слое почвы в ее естественном сложении при отсутствии слоистости и подпирающего действия грунтовых вод, после стекания всей гравитационной влаги.

Коэффициент завядания для данной почвы – это такая величина влажности почвы при которой в специально поставленных опытах наступает длительное завядание растения. Этот показатель зависит только от типа почвы.

Чем легче почва (Например, песчаные, супесчаные), тем полнее используется растениями имеющаяся в ней вода, собственная влагоемкость почвы при этом меньше, т.е. меньше воды находится в виде мертвого запаса, недоступного растениям. Наоборот, влагоемкость тяжелых глинистых почв выше, значит и мертвый запас воды в ней больше.

Поступление воды в растение

Практически вся вода поступает в растение через корневую систему. Корневая система распространяется в почве в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Так как вы уже должны знать анатомическое строение растения из курса «Ботаника», здесь приводится лишь рисунок анатомического строения корня рисунок 1.15.

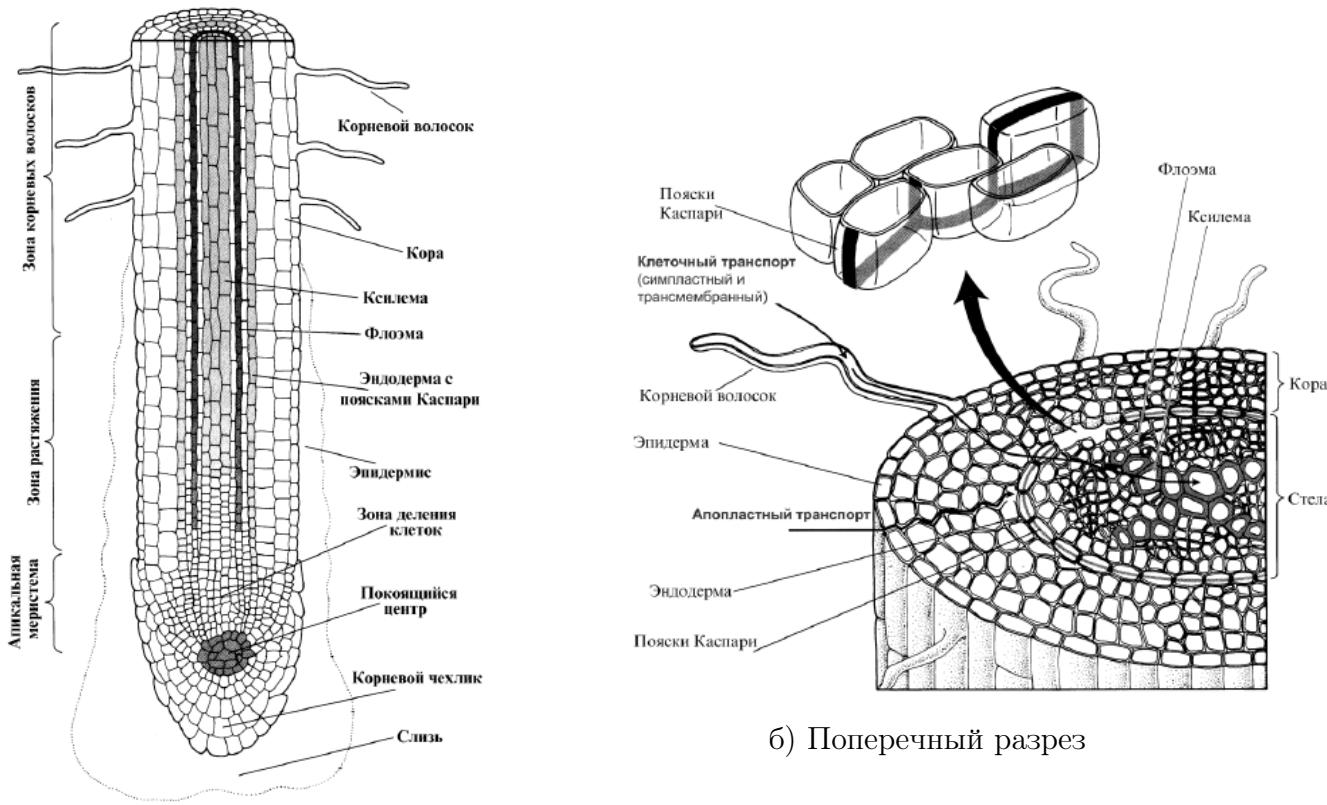
Корневая система поглощает воду через корневые волоски, находящиеся в *зоне всасывания*.

Попав в клетку корневого волоска вода становится частью живой системы - клетки растения – и подчиняется закономерностям, действующим в живой клетке.

Поступление воды в корневую систему растения и перемещение ее по тканям корня осуществляется путем *диффузии*. При этом перемещение воды идет по градиенту ее концентрации.

Передвижение по растению определяется двумя основными *двигателями водного потока* в растении:

1. нижним двигателем водного потока или корневым давлением
2. верхним двигателем водного потока или присасывающим действием атмосферы



б) Поперечный разрез

Рис. 1.15: Схема строения корня

Согласно С.С. Медведева [12]

Действие присасывающей силы корня является причиной таких явлений, как:

1. *Гуттация* – это выделение капельно-жидкой влаги листьями через *гидатоды* в условиях затрудненного испарения (рисунок 1.16 б)
2. *Плач растения* – это вытекание *пасоки* (воды с растворенными в ней минеральными веществами, находящейся в ксилеме) из стеблей растений со срезанными побегами (рисунок 1.16 а)

Явление гуттации особенно широко распространено в *тропиках*, где иногда даже можно попасть под дождь, вызванный гуттирующими растениями [12]



а) Плач



б) Гуттация

Рис. 1.16: Схема строения корня

Состав пасоки сильно варьирует в зависимости от вида растения и фазы его вегетации и фазы органогенеза. Пасока однолетнего травянистого растения и многолетнего древесного растения сильно отличаются друг от друга, так же как и пасока у одного и того же растения весной, летом и осенью. Пасокой является березовый сок и кленовый сок. Пасока, выделяющаяся при гуттации, имеет в своем составе очень мало минеральных веществ и сахаров, поскольку происходит их естественная фильтрация при прохождении пасоки через эпителию (ткань, выстилающую воздушную полость гидатоды)

Передвижение воды по тканям корня

Различают два пути перемещения воды по тканям корня:

1. *Симплластный*, когда вода перемещается по **протопласту** клетки и передается от клетки к клетке через **плазмодесмы**
2. *Апопластный*, когда вода перемещается по межклетникам

Проникнув в корневой волосок, далее вода поступает через **эндодерму** в **центральный цилиндр**, где находятся сосуды **ксилемы** и **флоэмы**.

Переход воды по клеткам паренхимы корня до эндодермы так же осуществляется по законам осмоса и обуславливается разностью осмотического давления как разных «полюсов» одной клетки, так и соседних клеток. При этом, разность осмотического давления внутри клетки создается следующим образом:

- В одной части **протопlasста** преобладают процессы синтеза осмотически-активных веществ, например **сахаров**. При этом концентрация раствора, а следовательно и осмотическое давление в этой части увеличиваются.

- Одновременно в другой части клетки протопласта происходит постоянное превращение осмотически активных веществ в осмотически неактивные (например глюкозы в **крахмал**), вследствие чего осмотическое давление в этой части клетки уменьшается.

Возникающий при этом ток воды обуславливает появление гидростатической силы и передачу воды внутри клетки и от клетки к клетке.

Эндодерма является препятствием свободному поступлению воды в центральный цилиндр за счет того, что оболочки эндодермальных клеток сильно утолщены и лигнифицированы. Такие утолщенные оболочки носят название *пояски Каспари* (рисунок 1.15). Попасть в проводящие ткани центрального цилиндра вода может только через специальные *пропускные клетки* эндодермы, оболочка которых достаточно тонкая. Именно через эти клетки вода под давлением проникает из клеток коры корня в центральный сосудистый цилиндр.

Корневое давление зависит от:

1. условий влажности почвы (чем больше гидромодуль почвы, т.е. количество воды на единицу площади, тем интенсивнее идет поглощение воды растением),
2. температуры почвы (ниже 12 °C и выше 30 °C поглощение воды замедляется),
3. аэрации почвы (так как при нарушении аэрации ухудшается процесс дыхания, т.е. получения энергии клеткой, а, значит, и поглощения и передачи воды).

Механизм образования корневого давления состоит из двух **аспектов**:

1. Пассивного переноса воды по законам осмоса
2. Активного, за счет дополнительной сократительной деятельности актомиозиновых белков, находящихся в *перицикле* и *паренхимных клетках* корня.

Передвижение воды по растению

При передвижении по клеткам паренхимы корня вода обогащается минеральными веществами и в таком составе попадает в клетки ксилемы, скелетной основой которой являются сосуды и трахеиды

Находящаяся в сосудах и трахеидах вода имеет форму тончайших нитей, которые своими верхними концами как бы подвешены к испаряющим клеткам листьев, а нижними концами упираются в паренхимные клетки корня.

Удерживание воды в сосудах ксилемы в виде нитей обуславливается силами:

- *Когезии* – прочного **сцепление** молекул воды между собой.
- *Адгезии* – прилипания молекул воды к гидрофильным стенкам клеток ксилемы.

Присасывающее действие атмосферы определяется концентрацией водяных паров в атмосфере. Этот показатель в атмосфере почти всегда меньше, чем в листе растения, за исключением условий повышенной влажности воздуха, например, во время дождя, тумана. Присасывающее действие атмосферы объясняется тем, что в атмосфере содержится меньше воды, чем в растении за счет чего образуется отрицательный водный потенциал атмосферы и, следовательно, развивается сосущая сила атмосферы. **Гаметофит** в испаряющихся клетках листа достигает 2-4 тысяч кПаскаль (Па).

Транспирация

Транспирация – это физиологически активный процесс перехода воды в парообразное состояние и диффузию образовавшегося пара в окружающее пространство.

Значение транспирации для растения заключается в следующем:

1. Верхний двигатель тока воды, участвующий в передвижении воды по растению;
2. Испаряющаяся вода охлаждает растение и защищает его от перегрева;
3. Нормализация функционирования коллоидных систем клеток листа;

Таким образом, даже в условиях водного дефицита растение вынужденно транспирировать влагу для того чтобы обеспечить передвижение воды и растворенных в ней веществ по организму. Именно по этому транспирацию иногда называют «Необходимым злом»

Водный потенциал как движущая сила транспирации

Движущей силой транспирации является очень большой градиент водный потенциал ϕ , который создается между атмосферой и воздухом в полости листа

Водный потенциал, являясь мерой активности воды, определяет термодинамически возможное направление ее транспорта. Молекулы воды всегда перемещаются от более высокого водного потенциала к более низкому, подобно тому, как вода течет вниз. Водный потенциал имеет размерность энергии, деленной на объем, поэтому его выражают в барах или паскалях (1 атмосфера = 1,013 бар = 10^5 Па. 10^6 Па равны 1 мПа)

В системе «почвенный раствор – растение – атмосфера» водный потенциал изменяется от самого высокого значения в почвенном растворе до самого низкого в воздухе.

Вода переходит из растения в окружающий воздух в парообразном состоянии. В мезофилле листа имеются обширные межклеточные пространства и каждая клетка мезофилла хотя бы одной стороной граничит с таким межклетником. Вследствие испарения воды с влажных клеточных стенок воздух в межклетниках насыщен водяными парами, часть которых через устьица выходит наружу.

При 100% влажности воздуха, его водный потенциал равен нулю. Уже при снижении влажности воздуха на 1-2% его водный потенциал становится отрицательной величиной, а при снижении влажности воздуха до 50% показатель водного потенциала выражается отрицательной величиной порядка 200-300 бар в зависимости от температуры воздуха. При этом в клетках листьев показатель водного потенциала, как правило, выше нуля, поэтому диффундирование воды из межклетников в атмосферу наблюдается почти всегда.

Чем меньше влажность атмосферного воздуха, т.е. чем меньше его водный потенциал, тем интенсивнее будет идти транспирация.

Транспирация характеризуется следующими показателями:

1. *Интенсивность транспирации* – количество воды, испаряемой растением с единицы листовой поверхности в единицу времени
2. *Продуктивность транспирации* – это количество созданного сухого вещества на 1 кг транспирированной воды.

В среднем эта величина равна 3г/1 кг воды

3. *Транспирационный коэффициент* – показывает сколько воды растение затрачивает на построение единицы сухого вещества, т.е. этот показатель является величиной, обратной продуктивности транспирации

В среднем равен 300, т.е. на производство 1 тонны урожая затрачивается 300 тонн воды

Интенсивность транспирации рассчитывается по следующей формуле 1.2

$$T = \frac{10000 * C}{St} \quad (1.2)$$

Где T - интенсивность транспирации, C - убыль массы листа за единицу времени; S - площадь листа (м^2); t - время (ч)

Расчету данного показателя посвящена одна из [лабораторных работ](#)

Механизм работы устьиц

Большая часть воды в растении испаряется через устьица. При этом устьичная транспирация слагается из следующих процессов:

1. Передвижение воды из сосудов в клеточные стенки клеток мезофилла листа
2. Испарение воды с поверхности клеток мезофилла
3. Диффузия водяных паров в межклеточных пространствах рыхлого мезофилла
4. Выход воды через устьица

Замыкательные клетки устьиц – это единственныe клетки в эпидермисе листа, содержащие хлоропласти так как механизм открывания устьиц связан с процессом фотосинтеза. В основе процесса открытия устьиц лежит следующая цепочка событий:

1. На свету в хлоропластах замыкательных клеток устьиц начинается процесс синтеза сахаров. В следствии этого осмотическое давление внутри клетки возрастает
2. Из соседних клеток в замыкательные клетки устьица начинает поступать вода
3. В следствии этого внутри замыкательных клеток возрастает **Тургорное давление**
4. Так как клеточная стенка замыкательной клетки устьица утолщена неравномерно, из за повышения тургорного давления замыкательные клетки выгибаются, открывая, тем самым, устьичную щель.

За счет эластичности клеточной стенки, замыкательные клетки устьиц могут увеличиваться на 40–100% [12]

Влияние различных факторов на интенсивность транспирации

На интенсивность транспирации наиболее существенное влияние оказывают следующие факторы:

1. Температура воздуха. Чем выше температура воздуха, тем выше будет и температура листа, при этом температура внутри клеток листа может быть на 10 °С выше, чем в атмосфере. Происходит нагрев воды, находящейся в листе, что также способствует процессу испарения.
2. Влажность воздуха. С ростом относительной влажности воздуха, интенсивность транспирации падает.
3. Концентрация углекислого газа в подустичной полости. Чем ниже концентрация, т.е. меньше 0,03%, находящихся в воздухе, тем больший приток воды в замыкающие клетки устьица и тем шире устьичная щель,
4. Наличие солнечного света. На свету крахмал превращается в простые сахара, т.е. концентрация клеточного сока выше, поэтому наблюдается больший приток воды в замыкающие клетки устьица и раскрытие устьичной щели. Наибольшую роль для открывания устьиц играет **синий** свет.

5. Скорость ветра. Непосредственно к испаряющей поверхности прилегает слой воздуха, в котором водяной пар постепенно испаряется далее в атмосферу, при этом в безветренную погоду скорость испарения выражается линейной зависимостью между дефицитом насыщения воздуха и расстоянием от испаряющей поверхности. Однако, при наличии ветра, который «сдувает» испаряющиеся молекулы воды, происходит увеличение дефицита насыщения воздуха и увеличение интенсивности транспирации
6. Количество устьиц на единицу площади листа
7. Форма листа листа
8. Наличие ионов $+$. Чем выше концентрация, тем больший приток воды в замыкающие клетки устьица и тем шире устьичная щель
9. Наличие абсцизовой кислоты. Чем выше концентрация этого гормона, тем меньше раскрытие устьица

Например - мутант томата *wilty*

Суточный ход транспирации у всех растений определяется максимальной транспирацией в утренние часы и минимальной – в полуденные. При этом на интенсивность транспирации существенное влияние оказывают такие факторы, как:

1. температура почвы и воздуха,
2. влажность почвы и воздуха,
3. интенсивность солнечного излучения,
4. наличие ветра.

Сезонный ход транспирации у многолетних растений определяется фазами развития растения.

Водный баланс в растении

Водный баланс в растении поддерживается тогда, когда скорость поглощения воды равна скорости ее испарения

Обычно водный баланс в растении меняется в течение суток, зависит от уровня агротехники при выращивании растений.

Важной характеристикой водного баланса является *степень оводненности тканей растения*. Этот показатель рассчитывается по формуле 1.3.

$$S = \frac{m_w - m_{dr}}{m_{w.f} - m_{dr}} * 100 \quad (1.3)$$

Где S – степень оводненности тканей, m_w – масса образца сырой ткани, m_{dr} – масса образца сухой ткани, $m_{w.f}$ – масса сырой ткани в состоянии полного насыщения.

У большинства мезофитов степень оводненности составляет 85–95%. Если поглощение и потребление воды растением сбалансированы, степень оводненности не меняется. Если оводненность меньше 50%, то ткани начинают отмирать. Поэтому растения стремятся регулировать потоки воды таким образом, чтобы поддерживать оводненность клеток и тканей на необходимом уровне [12].

Несбалансированность поступления и испарения воды проявляется в наличии [водного дефицита](#), который наблюдается, как правило, у растений днем и отсутствует ночью.

В практике сельского хозяйства используются приемы, снижающие водный дефицит у растений. Как правило эти приемы заключаются в использовании:

1. Освежительных поливов
2. Антитранспираントв

Антитранспиранты делятся на две разновидности веществ:

1. вызывающие закрытие устьиц (абсцизовая кислота, фенилмеркурацетат),
2. образующие пленки на листьях (полиэтилен, латекс).

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Что такое осмос и осмотическое давление. От каких факторов зависит величина осмотического давления? Информацию о природе осмоса можно повторить по учебнику физической и коллоидной химии А.Г. Стромберга [20].
2. Какой из двух механизмов переноса воды в корне – осмотический или перенос с помощью белков можно отнести к активным, а какой к пассивным явлениям? Почему?
3. Воспользовавшись учебником по ботанике, например за авторством И.И. Андреевой [2], повторите строение проводящих тканей. В чем состоят особенности строения и функционирования клеток **ксилемы** и флоэмы?
4. Воспользуйтесь учебником химии и повторите строение молекулы воды. За счет каких особенностей строения, молекулы воды способны образовывать друг с другом непрочные водородные связи?
5. Как вы считаете, почему гуттация так широко распространена именно в тропиках?

1.5 Фотосинтез

Масштабы фотосинтетической деятельности в биосфере

Фотосинтез – это процесс синтеза органических веществ из неорганических при участии **Хлорофилла** и за счет энергии солнца.

В процессе фотосинтеза на Земле первично создаются органические вещества. **Фотосинтез** включен в глобальный газообмен на планете, обеспечивая необходимый для жизни уровень кислорода, а также необходимый для биосферы в целом уровень углекислого газа.

Ежегодно в процессе фотосинтеза наземные и морские растения поглощают около $15,6 \times 10^{10}$ т углекислоты, то есть $1/16$ всего мирового запаса. В среднем на 1^2 суши приходится 110 т. углерода в год. Одна тонна органического углерода аккумулирует приблизительно 107 ккал световой энергии. Это составляет 0,02–0,03 % от световой энергии в области **Фотосинтетически активная радиация (ФАР)**. Определяющими состояние биосферы параметрами являются количество запасенного органического вещества (валовая первичная продукция), количество выделившегося кислорода, балансовый уровень углекислого газа в атмосфере (глобальная температура, глобальный климат).

Краткий систематический обзор фотосинтетиков

Фотосинтетики – это **Автотрофные организмы** организмы, встречаются в:

1. надцарстве Доядерных организмов (*Prokaryota*):

- подцарствах Бактерии (*Bacteriobionta*) и
- подцарство Цианеи (*Cyanobionta*)⁸. В качестве фотосинтетического пигмента присутствует **Хлорофилл А**. Дополнительные пигменты – фикобилины.

2. в надцарстве Ядерные организмы (*Eucaryota*),

- царстве Растений (*Plantae*):

- подцарства Багрянок (*Rhodobionta*). Пигменты представлены **Хлорофиллом А**, редко хлорофиллом D, фикоэритрином и фикоцианином, но без хлорофилла C;
- Настоящих водорослей (*Phycobionta*). В качестве пигментов присутствуют хлорофиллы (A+C) (A+B), но без хлорофилла D
- Высших растений (*Embryobionta*). В качестве пигментов присутствуют хлорофиллы (A+C) (A+B), но без хлорофилла D;

⁸Раньше цианеи называли сине-зелеными водорослями. Однако использовать слово водоросли применительно к данной группе неправильно, так как водоросли это эукариотические организмы, а цианеи – прокариотические

Структурная организация фотосинтетического аппарата прокариот и эукариот

Клетки прокариот – наиболее просто организованные автономные фотосинтезирующие структуры. Фотосинтетические пигменты и белки электрон-транспортной цепи у этих организмов не обособлены в специальных органеллах, а встроены в **клеточную мембрану**. При этом, в отсутствие света белки фотосинтеза могут переключаться на **дыхание**. У цианобактерий тилакоиды заполняют большую часть клетки и не организованы в граны.

Фотосинтезирующие же клетки эукариот обязательно имеют в своем составе органеллы – **хлоропласты** или хроматофоры. Хлоропласты способны выполнять весь комплекс процессов фотосинтеза, связанных с поглощением света, и основную часть ферментативных реакций, обеспечивающих ассимиляцию углекислого газа.

Весь комплекс ферментативных реакций фотосинтеза требует кооперации хлоропластов (кооперативный фотосинтез у C4 – растений) или хлоропластов, **митохондрий**, глиоксисом и пероксисом (у C3 – растений при фотодыхании).

Пигменты фотосинтеза

Основным пигментами участвующими в фотосинтезе являются хлорофиллы. **Хлорофиллы** – это целая группа пигментов. У высших растений присутствуют, как было сказано выше, хлорофиллы A, B, C и D.

Эмпирическая формула хлорофилла A – $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$.

Молекула хлорофилла (рисунок 1.17) состоит из:

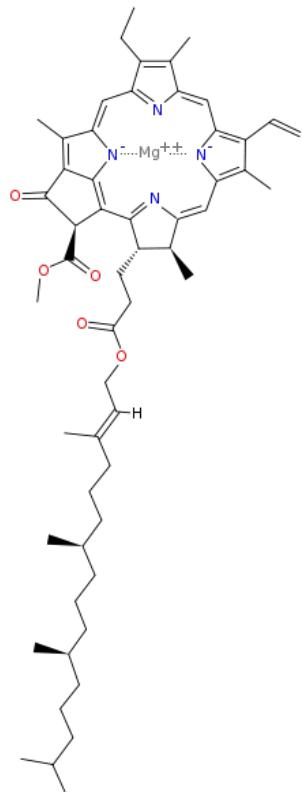
1. *Порфиринового кольца* (тетрапиррола);
2. Дикарбоновой кислоты – *хлорофиллина*, **этерифицированной** остатком метилового спирта;
3. Высокомолекулярного одноатомного спирта – *фитола*;

У хлорофилла B в пиррольном кольце II метильная группа при С3 заменена альдегидной. Его эмпирическая формула – $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

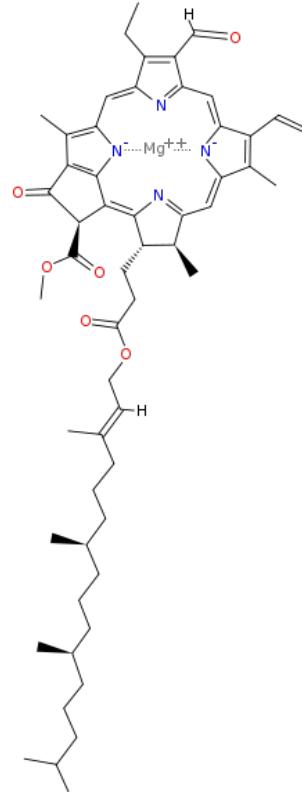
Химические свойства хлорофилла

Ядро хлорофилла обладает гидрофильными свойствами а остаток фитола – гидрофобными свойствами. Это позволяет молекуле хлорофилла взаимодействовать как с белками, так и с липидами.

Хлорофиллы легкорастворимы в ацетоне, серном эфире, этаноле, метаноле, сероуглероде, бензоле, плохо растворимы в петролейном эфире.



a) Хлорофилл А



б) Хлорофилл Б

Рис. 1.17: Схема строения молекулы хлорофилла

При потере магния хлорофилл превращается в *фкофитин*, магния и фитола – в *фкофорбид*, только фитола – в *хлорофилид*.

Рассмотрению химических свойств хлорофилла будет посвящена одна из лабораторных работ.

Окраска хлорофилла настолько интенсивная, что на покраску одного гектара тропического леса понадобилось бы лишь одно ведро хлорофилла

Различные типы хлорофилла отличаются и по длине волны поглощаемого света:

1. Максимумы поглощения хлорофилов А и В лежат в синей части спектра (полоса Соре) 428,5-430 нм и 452,5-455 нм и в красной части спектра 660-662 нм и 642-649 нм (рисунок 1.18)
 2. Максимумы поглощения хлорофилла С (в 80 % ацетоне) – 446 нм и 631 нм.
 3. Максимумы поглощения хлорофилла D (в диэтиловом эфире) – 445 нм и 686 нм.

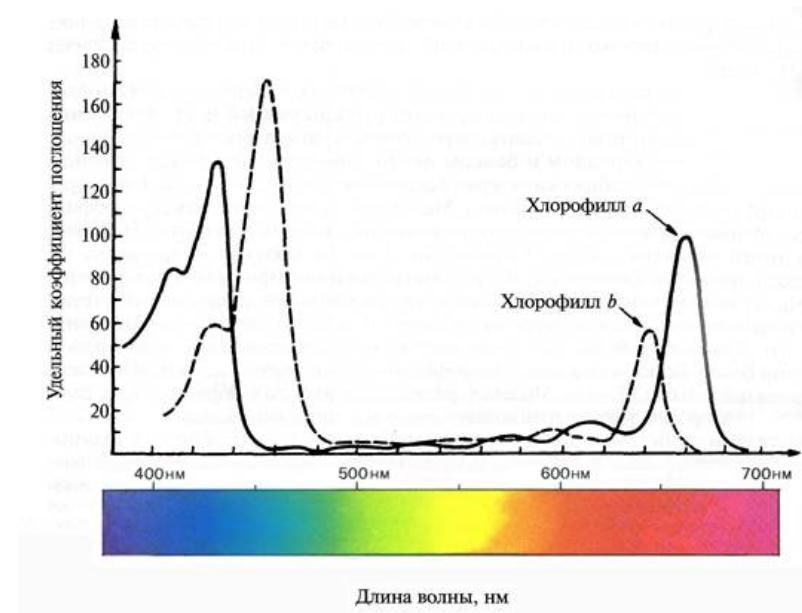


Рис. 1.18: Спектры поглощения хлорофиллов

Таким образом, «полезным» для фотосинтеза является только свет с определенной длиной волны.

Та часть солнечного спектра, которая способна возбудить молекулу хлорофилла называется **ФАР**

В физиологических исследованиях важным показателем является отношение вспомогательных хлорофиллов (B, C, D) к хлорофиллу A, которое характеризует степень адаптации к низкому уровню облученности.

Структура молекулы хлорофилла такова, что хлорофилл является хорошим **сенсибилизатором** – то есть под действием света хлорофилл легко возбуждается и способен вступать в окислительно-восстановительные реакции. Легкость, с которой молекула хлорофилла переходит в возбужденное состояние объясняется системой **сопряженных** кратных связей в порфириновом кольце.

Фотосинтетическая единица

В выделении одной молекулы кислорода в процессе фотосинтеза участвуют не одна, а сразу множество молекул хлорофилла, функционирующие совместно. Эта совокупность молекул получила название **фотосинтетическая единица**. У высших растений в состав **фотосинтетической единицы** обычно входит от 200 до 400 молекул хлорофилла. Таким образом, свет поглощается сотнями молекул хлорофилла, которые затем переносят свою энергию возбуждения к тому месту, где протекают химические реакции. Это место называется **реакционным центром**.

В составе фотосинтетической единицы выделяют два функциональных типа фотосинтетических пигментов:

- поглощающие и передающие энергию возбуждения: антенные комплексы
- первичные фотохимические реакции: реакционные центры

Хлорофиллы в реакционном центре химически идентичны другим хлорофиллам фотосинтетической единицы, но обладают особыми свойствами, обусловленными их особым окружением. Одно из различий состоит в том, что энергетический уровень возбужденного состояния хлорофиллов реакционного центра ниже, чем у других хлорофиллов, и они поэтому способны улавливать энергию [19]

Энергия, поглощенная молекулами хлорофилла, перемещается по фотосинтетической единице, пока не достигнет хлорофилла *реакционного центра*. Фотохимическую функцию в составе реакционных центров выполняет хлорофилл А.

Реакционные центры

Реакционные центры находятся в центре особых белковых комплексов – фотосистем, интегрированных в мембрану **тилакоидов**.

Фотосистема представляет собой функциональную и структурную единицу белковых комплексов, которые осуществляют первичные фотохимические реакции фотосинтеза: поглощение света, преобразование энергии и перенос электронов.

Различают два типа фотосистем – **Фотосистема 1 (ФС1)** и **Фотосистема 2 (ФС2)**. В **хлоропластах** растений присутствуют и согласованно работают оба этих типа фотосистем.

Реакционным центром **ФС1** является длинноволновая форма хлорофилла а с максимумом поглощения при 700 нм (P_{700}).

Антенный комплекс **ФС2** состоит из 36 молекул хлорофилла А, комплекс **ФС1** – из 96 молекул. Размеры светособирающего комплекса не постоянны и зависят от условий, в которых формируется и функционирует фотосинтетический аппарат.

Результатом работы реакционных центров является разделение зарядов (отрицательный заряд на внутренней поверхности, мембранны положительный – на внешней).

Электрон-транспортная цепь фотосинтеза

Компоненты фотосинтетической цепи переноса электронов локализованы в мембране **тилакоидов** (рисунок 1.19)

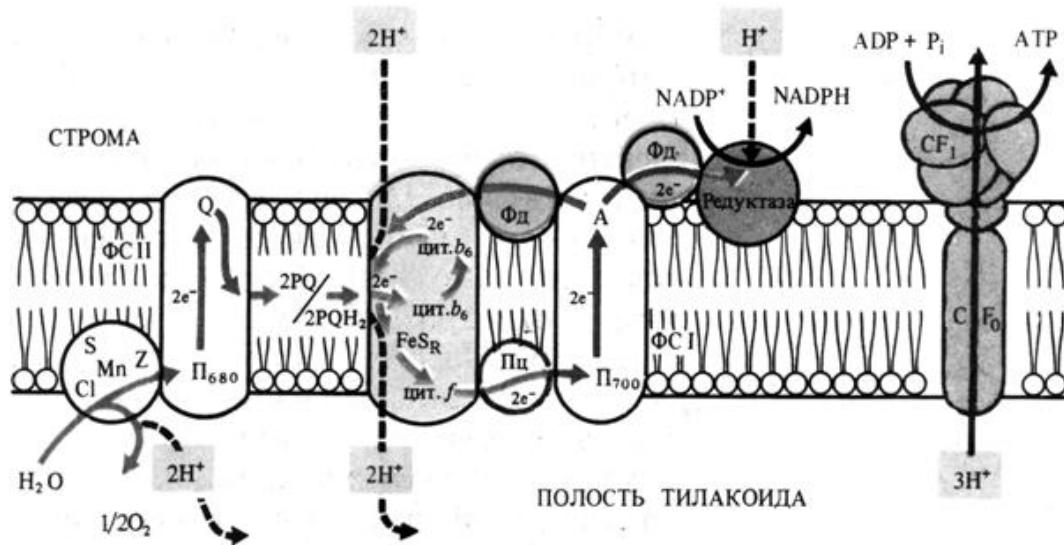


Рис. 1.19: Схема расположения белков электрон-транспортной цепи на мемbrane

Различают следующие компоненты электрон-транспортной цепи:

1. Цитохромный комплекс белков-переносчиков электронов, в который входят 2 Цитохрома b_6 , Цитохром f и железосерный белок Риске FeSR.
 2. Белок ферродоксин, который находится поверхности мембраны со стороны стромы
 3. Фермент ФАД-редуктаза, белок пластроцианин, который расположен со стороны просвета тилакоида.

Последовательность переносчиков электронов в Электрон-транспортная цепь (ЭТЦ) фотосинтеза определяют на основе величины их окислительно-восстановительного потенциала.

Электрон самостоятельно может переходить от донора к акцептору, если редокс-потенциал донора (E_D) меньше, чем редокс-потенциалом акцептора (E_A). В противном случае перенос электрона происходит в результате фотохимической реакции за счет энергии света.

В цепи транспорта электрона выделяют пять **белковых комплексов**, дифференцированных структурно и функционально:

Таким образом, фотосинтетический аппарат растения включает в себя следующие компоненты:

1. ФС2, состоящая из
 - a) Хлорофилл P_{680} ,
 - b) Переносчики электронов – феофитин, хиноны Q а и Q_b .

2. **ФС1**, состоящая из

- a) Хлорофилл P_{700} ,
- b) переносчики электронов A_0 (хлорофилл), A_1 (филлохинон витамин К), 3 железо-серных белка FeS

3. **ЭТЦ**

Световая фаза фотосинтеза

Световая фаза – это этап фотосинтеза, в течение которого за счёт энергии света образуются богатые энергией соединения **АТФ** и молекулы — носители энергии.

Осуществляется на внутренних мембранах **хлоропластов**, на которых располагаются молекулы хлорофилла и представляет собой последовательность из фотофизических и photoхимических процессов.

В фотофизических реакциях передачи энергии между пигментами и в photoхимических реакциях передачи электронов принимают участие возбужденные молекулы пигментов. У хлорофиллов, фикобилинов и каротиноидов при поглощении кванта света в возбужденное состояние переходят π -электроны, участвующие в образовании двойной связи.

Поглощение света и передача энергии возбуждения

Преобразование световой энергии в химическую энергию продуктов фотосинтеза происходит в следующей последовательности.

1. На первой, *фотофизической* стадии квант света поглощается молекулами хлорофилла и направляется в реакционный центр
2. В реакционном центре происходит следующая стадия — *фотохимическая*, в результате которой энергия возбужденной молекулы хлорофилла расходуется на разделение зарядов энергия в реакционном центре.

Разделение зарядов – это ключевое событие фотосинтеза, потому что именно на этом этапе происходит преобразование физической формы энергии в химическую [12]

3. На третьем этапе, в результате *фотохимических* процессов осуществляется синтез **АТФ** и **Никотинамидадениндинуклеотидфосфат (НАДФН₂)**, которые являются главными продуктами световой стадии фотосинтеза.

В последующем, энергия, запасенная в продуктах световых реакций используется в темновой (физиологической) фазе фотосинтеза и расходуется на синтез органических соединений и регенерацию акцептора углекислого газа.

Процесс синтеза **АТФ** за счет энергии света в процессе световой стадии фотосинтеза называется фотофосфорилирование

Различают два пути фотофосфорилирования:

1. Циклическое
2. Нециклическое

Циклическое фосфорелирование

Циклическое фотофосфорилирование – это более простой эволюционно древний путь. В нем участвует **ФС1** и цитохромный комплекс и его единственным продуктом является **АТФ**.

При поглощении 2 квантов света хлорофилл P_{700} переходит в возбужденное состояние и отдает 2 электрона, трем железосерным белкам (FeS). Попав в электрон-транспортную цепь электроны движутся по ее белкам в следующей последовательности: ферридоксину \rightarrow пластохиноны PQ внутри мембранны \rightarrow Цитохромы b6 \rightarrow железосерный белок Риске FeSR \rightarrow пластоцианин. С пластоцианина электрон опять возвращается к молекуле P_{700} . Освобождающаяся энергия используется для синтеза одной молекулы **АТФ**.

Таким образом, электрон движется по кругу – он выбивается светом из хлорофилла и затем, пройдя по цепи переносчиков возвращается в эту же молекулу.

Нециклическое фосфорелирование

При нециклическом фосфорилировании P_{680} , поглотив 2 кванта света, переходит в возбужденное состояние и отдает 2 электрона феофитину, затем электроны передает последовательно по следующей цепи из белков хиноны Q_a и Q_b , \rightarrow пластохиноны PQ внутри мембранны \rightarrow железосерный белок FeSR \rightarrow Цитохром f \rightarrow пластоцианин и P_{700} (рисунок 1.20).

Молекула хлорофилла P_{700} , поглотив 2 кванта света, переходит в возбужденное состояние и отдает 2 электрона, трем железосерным белкам (FeS) \rightarrow ферридоксину \rightarrow ферменту ФАД-редуктазе, которая восстанавливает **НАДФН2**.

Недостающие электроны в P_{700} переходят с пластоцианина.

Энергия, освобождающаяся при движении электронов от P_{680} ($E=-0,8\text{В}$) до P_{700} ($E=+0,4\text{В}$) используется для синтеза 3 **АТФ**.

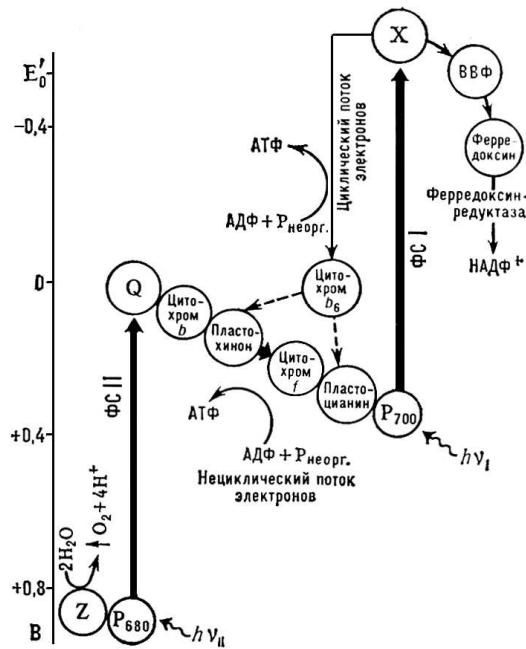


Рис. 1.20: Схема ациклического пути фотосинтеза

Таким образом, при нециклическом фосфорилировании обе фотосистемы работают согласованно.

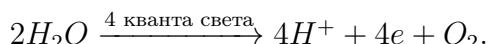
Процесс фотофосфорилирования продолжается даже при отрицательных температурах

Фотоокисление воды

Как было сказано выше, в ходе нециклического фосфорилирования молекула хлорофилла 700 теряет свой, поэтому клетке растения необходим источник электронов, с помощью которого хлорофилл 700 мог бы восполнить потерянные электроны. Таким источником является фотолиз или фотоокисление воды.

Комплекс фотоокисления воды интегрирован в белок в составе ФС2. Реакции фотоокисления воды протекают на внутренней стороне мембраны тилакоида.

В общем виде реакция фотоокисления воды идет по следующей схеме:



Таким образом, после удаления четырех электронов из воды образуется молекулярный кислород. Состав катализитического центра, участвующего в фотоокислении Mn_4O_4Ca . В качестве кофактора реакции фотоокисления воды выступают ионы хлора.

Именно фотоокисление воды является источником молекулярного кислорода, выделяемого растениями

Стехиометрия сопряжения электронного транспорта и образования АТФ

Фосфорилирование представляет собой процесс синтеза молекулы АТФ из пирофосфата и АДФ за счет свободной энергии, освобождающейся в ходе сопряженной химической реакции, или за счет электрохимического потенциала ионов водорода.

Поскольку накопление электрохимического градиента в тилакоидах происходит за счет энергии света, синтез АТФ в хлоропластах получил название фотосинтетического фосфорилирования, или фотофосфорилирования.

Реакция синтеза АТФ, катализируемая локализованной в мемbrane обратимой АТФазой,

Энергетически зависимая стадия синтеза АТФ представляет собой отщепление образованной АТФ от энзимного комплекса.

Образование АТФ в хлоропластах можно вызвать в темноте за счет искусственного создания протонного градиента в условиях кислот-основного перехода. В единицах pH величина градиента ионов водорода, необходимая для синтеза АТФ, составляет 3-3,5 ед. При этом pH стромы составляет величину порядка 7,8-8,0, pH внутри тилакоида – 4,0-4,5 ед.

Градиент электрохимического потенциала ионов водорода на мембране тилакоида возникает в результате:

- выхода Протонов во внутреннее пространство тилакоида при фотоокислении воды,
- связывании ионов водорода в пространстве стромы при восстановлении акцептора электронов НАДФН₂,
- транспорта Протонов посредством подвижного переносчика – пластрохинона.

Темновая стадия фотосинтеза

На темновой стадии⁹, поглощаемый растениями углекислый газ связывается с различными сахарами. Итогом этой реакции является образование пировиноградной кислоты, а затем и глюкозы.

⁹Темновая стадия – это традиционное название, не совсем точно отражающее суть процесса. Правильнее было бы называть эту стадию светонезависимой. Реакции темновой стадии не нуждаются в энергии света, однако нуждаются в продуктах световой стадии, поэтому эти реакции не могут идти в темноте, когда продукты световой стадии нерабатываются

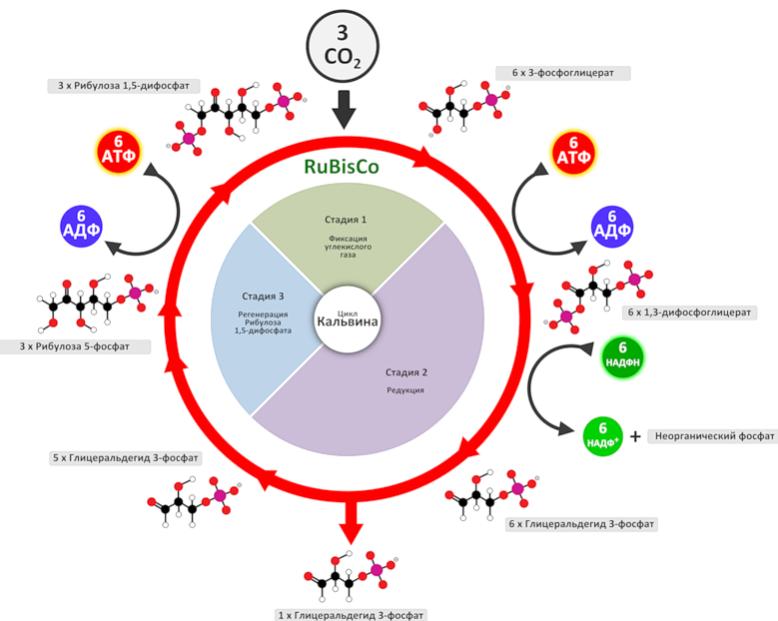


Рис. 1.21: Схема ациклического пути фотосинтеза

Процесс присоединения молекулы CO_2 к органическому соединению с образованием карбоксильной группы называют **карбоксилированием**, а **ферменты**, осуществляющие этот процесс, – **карбоксилазами**.

Карбоксилирование свойственно как гетеротрофным, так и автотрофным организмам.

Источником энергии для карбоксилирования является **АТФ**, накопленная во время световой стадии, а источником **Протонов**, необходимых для восстановления углерода из углекислого газа выступают восстановленные формы $НАДН+Н$ или $НАДФН_2$ которые так же являются продуктами световой стадии.

Фиксация углекислого газа в цикле Кальвина -Бенсона, ключевые ферменты

Пути фиксации и превращения углерода в процессе фотосинтеза стали понятны благодаря развитию методов хроматографии в сочетании с применением радиоизотопа углерода ^{14}C . в ходе опытов М. Кальвина, Дж. Бассема, Э. Бенсона

Различают три этапа восстановительного пентозофосфатного цикла (ВПФ-цикл) фиксации углерода (рисунок 1.21):

1. Карбоксилирование. На этом этапе, молекула CO_2 соединяется с пятиуглеродным сахаром **рибулозо-1,5-бифосфатом**. В результате образуется две молекул **3-фосфоглицериновой кислоты** (ФГК). Реакцию карбоксилирования катализирует **фермент рибулобисфосфат-карбоксилаза** (Сокращенно РУБисКО).

Молекулярная масса этого фермента очень высока – 540 кДа, он состоит из 8 больших (55 кДа) и 8 малых (13 кДа), кодируемых как геномом хлоропластов, так и ядерным геномом. Этот этап фотосинтеза наиболее важен для биосфера. РУБИСКО является наиболее распространенным ферментом в биосфере – его количество на нашей планете составляет около 10 млн. т, или около 2 кг на каждого жителя Земли. С участием этого фермента фотосинтезирующие организмы Земли ежегодно ассимилируют около 200 млн т CO_2 , превращая его в органические соединения, используемые всеми живыми организмами планеты [12]

2. Восстановление 3-Фосфоглицериновая кислота (**ФГК**). На этой стадии **ФГК** восстанавливается до 3-фосфоглицеринового альдегида

Путь превращения 3-ФГК – это центральное звено темновой стадии

. Этот Процесс идет в два этапа.

- Вначале, под действием фермента фосфоглицераткиназы от молекулы **АТФ** на 3-ФГК переносится еще одна фосфатная группа и образуется 1,3-дифосфоглицериновая кислота (1,3-ФГК) с макроэргической связью [12].
- Затем происходит восстановление 1,3-ФГК в 3-фосфоглицериновый альдегид (3-ФГА) за счет **НАДФН₂**. Этот процесс катализируется ферментом *триозофосфатдегидрогеназой*.

Восстановление 1,3-ФГК до 3-3-Фосфоглицериновый альдегид-1,3 (ФГА) – единственный восстановительный процесс цикла Кальвина, в котором используется **НАДФН₂**, образуемый в фотохимических реакциях фотосинтеза. Последующие процессы цикла Кальвина необходимы для того, чтобы регенерировать (синтезировать) первичный акцептор CO_2 – рибулозо-1,5-бисфосфат для того, чтобы он вновь участвовал в фиксации CO_2 .

3. Регенерация акцептора углекислого газа. На этой стадии, в результате внутримолекулярные перегруппировки фосфорсодержащих сахаров, 5 молекул трехуглеродного соединения **ФГА** превращаются в 3 молекулы пятиуглеродно сахара *рибулозо-1,5-бифосфата*. На этом этапе цепь реакций цикла Кальвина замыкается.

Баланс веществ в цикле Кальвина

Таки образом, в ходе реакций цикла Кальвина синтезируется шесть молекул **ФГА**, одна из которых выводится из цикла, а пять идут на регенерацию рибулозо-2-фосфата.

Так как на синтез глюкозы необходимы 2 молекулы **ФГА**, образующиеся в результате двух оборотов цикла Кальвина, можно подсчитать, что на синтез одной молекулы глюкозы расходуется 12 молекул **НАДФН₂** и 18 молекул **АТФ**.

Фиксация углекислого газа в цикле Хэтча-Слэка-Карпилова

Основой для биохимических исследований фотосинтеза у C4-растений стали работы Коршака и его сотрудников (Гонолулу), в СССР – Ю.С. Карпилова и его сотрудников, в Австралии – Хэтча, Слэка и Джонсона.

Растения, способные усваивать углекислый газ по C4 пути имеют некоторые характерные черты анатомического строения:

1. Проводящие пучки листьев таких растений окружены двойным слоем зеленой ассимиляционной паренхимы, внешний слой которой состоит из клеток мезофилла, а внутренний из клеток обкладки пучка.
2. При этом клетки обкладки отличаются как структурно так и функционально:
 - a) Хлоропласти клеток обкладки содержат много зерен крахмала и не содержат гранн
 - b) В хлоропластах клеток обкладки наблюдается низкая активность фотосистемы 2, в результате чего практически не происходит **фотолиза** воды и не выделяется кислород.
3. В листе содержится много воздушных полостей

Так же как и в случае цикла Кальвина, при образовании C4-соединений в цикле Хэтча-Слэка-Карпилова, расходуются продукты **световой фазы** фотосинтеза (**АТФ** и **НАДФН₂**), однако, C4-путь фиксации углерода заметно отличается от цикла Кальвина. Можно выделить следующие черты, отличающие C4-растения от C3-растений следующие:

1. Источником CO_2 для ВПФ-цикла служат C4-органические кислоты, а не CO_2 атмосферы;
2. Первоначально атмосферный углекислый газ соединяется с C3-соединением **фосфоенолпируват** (**ФЕП**), которое превращается в C4-соединение щавлево-уксусной кислоты (оксалоацетат), или ЩУК, с участием цитоплазматического фермента **ФЕП** – карбоксилазы;
3. У C4 растений реакции фиксации CO_2 пространственно разделены между двумя типами клеток.
4. При этом C4-соединения выполняют роль членков, переносящих углерод и свободную энергию в клетки обкладки проводящих пучков, где локализованы ферменты ВПФ-цикла;
5. После декарбоксилирования образующиеся C3-соединения возвращаются в клетки, где локализованы соответствующие им карбоксилазы.

В настоящее время составляет около 10000 видов однодольных и двудольных растений, среди которых такие сельскохозяйственно-значимые культуры как кукуруза, сорго, просо и сахарный тростник

Появление С4-пути связано с тем, что **фермент** Рубиско обладает высокой окислительной активностью, так как изначально был приспособлен для работы в условиях высокой концентрации углекислого газа. По этой причине работа этого фермента в условиях низкой концентрации углекислого газа малоэффективна. Карбоксилазы С3-соединений, в отличие от фермента Рубиско, не имеют оксигеназной активности и способны работать при крайне низких отношениях CO_2/O_2 в атмосфере. Таким образом, С4-путь позволяет увеличить эффективность как первичной фиксации углекислого газа, так и вторичной, связанной с ферментом Рубиско (за счет увеличения концентрации CO_2 и снижения концентрации O_2).

Дефицит углекислого газа может наблюдаться в условиях засушливого климата, когда устьица подолгу закрыты и, следовательно, поступление углекислого газа из атмосферы к ассимиляционному мезофиллу затруднено.

С4-путь ассимиляции углерода это приспособление к существованию растений в условиях низкой концентрации углекислого газа. Смысл С4-пути состоит в том, что углекислый газ изначально концентрируется в виде четырехуглеродных сахаров в клетках обкладки, а затем переправляется в клетки мезофилла. За счет этого в клетках мезофилла создается нужная для работы Рубиско концентрация углекислого газа

Первичные продукты фотосинтеза

Первичными можно считать продукты фотосинтеза, образующиеся из промежуточных соединений ВПФ-цикла раньше конечных углеводов. К таким продуктам у хлореллы относятся аминокислоты

1. аланин,
2. серин,
3. аспарагиновая кислота,
4. глутаминовая кислота.

Аминокислоты, появившиеся в хлоропластах во время фотосинтеза, включаются в белок раньше и с большей эффективностью, чем аминокислоты, образованные в темновых реакциях превращения сахаров. На свету активируется синтез липидов, в который вовлекаются ДОАФ и двухуглеродные фрагменты, присутствующие в реакциях с участием транскетолаз.

Факторами, регулирующими пути усвоения CO_2 при фотосинтезе, являются

1. физиологическое состояние растения,
2. освещенность,
3. водоснабжение,
4. минеральное питание,
5. содержание CO_2 .

6. Отношение восстановленного НАДФН₂ к АТФ. При недостатке АТФ превращение 3-ФГК в 3-ФГА может быть затруднено и 3-ФГК будет направлена на образование ФЕП.

Фотодыхание

Фотодыхание – процесс поглощения кислорода и выделения CO_2 хлоропластами на свету. Точно измерить интенсивность фотодыхания трудно, так как при этом одновременно идут и фотосинтез и митохондриальное дыхание.

Разветвление процессов фотосинтеза и фотодыхания происходит на уровне ключевого фермента ВПФ-цикл-Рубиско. Фермент проявляет свойства оксигеназы. Конечным продуктом фотодыхания, как и ВПФ-цикла, является молекула ФГК. Поэтому фотодыхание можно рассматривать как биохимический шунт, обеспечивающий работу цикла в условиях, когда фермент Рубиско функционирует при недостатке CO_2 или избытке кислорода.

В основе фотодыхания лежит гликолатный путь С3-растений. При этом, процесс фотодыхания имеет следующие особенности:

1. CO_2 образуется в реакции превращения двух молекул глицина в серин
2. кислород расходуется как при образовании гликолата с участием фермента Рубиско, так и при окислении гликолата с участием гликолатоксидазы
3. образуется свободный аммиак
4. в гликолатном цикле расходуется энергия АТФ и НАДФН₂
5. ФГК может расходоваться на синтез сахарозы и крахмала (гликогенолиз)
6. Цикл основан на челночном переносе метаболитов между компартментами клетки – цитоплазмой, хлоропластами, митохондриями и пероксисомами

Фотодыхание свойственно С3-растениям и эукариотическим водорослям.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. По учебнику органической химии повторите суть реакции этерефикации. Для каких классов химических веществ характерна эта реакция?
2. Что такое **фотосинтетическая единица**, фотосистема, реакционный центр?
3. Какие особенности структуры молекулы хлорофилла позволяют ей легко возбуждаться под действием солнечного света?
4. Какие процессы световой стадии фотосинтеза являются фотофизическими, а какие – photoхимическими и почему?
5. Объясните, в чем заключается согласованная работа двух фотосистем при нециклическом фосфорилировании?

1.6 Дыхание

Общие сведения о процессе дыхания

Суммарное уравнение дыхания



Данная формула характеризует начальный и конечный момент процесса дыхания. В действительности этот процесс многоступенчатый. Он состоит из целого ряда последовательно идущих окислительно-восстановительных реакций.

Субстраты дыхания

В процессе дыхания окислению могут подвергаться большое количество разнообразных органических веществ, чаще всего это:

1. углеводы
2. белки
3. жиры.

Типичным и наиболее выгодным для дыхания соединением, окисляемым в процессе дыхания, является глюкоза.

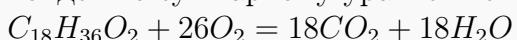
По отношению объемов поглощенного организмом кислорода и выделенного углекислого газа, можно сделать вывод о химической природе используемого в процессе дыхания. Так, при окислении глюкозы, как следует из балансового уравнения 1.4 объемы выделенного при дыхании углекислого газа и поглощенного кислорода, должны быть равны.

Отношение объема выделившегося углекислого газа к объему поглощенного кислорода CO_2/O_2 называется **Дыхательный коэффициент**

Если исходным дыхательным материалом является сахар, то этот коэффициент обычно равен 1.

В том случае, когда исходным материалом будут жиры или белки, на окисление которых нужно больше кислорода из воздуха, дыхательный коэффициент снизится до 0,7-0,8.

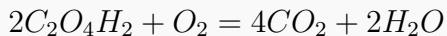
Например, если исходным веществом будет стеариновая кислота, то процесс дыхания пойдет по суммарному уравнению:



В данном случае, дыхательный коэффициент будет равен $18:26 = 0,69$.

Если же исходным веществом будут соединения, богатые кислородом, то для их окисления потребуется меньше кислорода воздуха, и дыхательный коэффициент повысится.

Так, при дыхании за счет щавелевой кислоты уравнение примет следующий вид:



Дыхательный коэффициент будет равен $4/1 = 4$.

Чем выше дыхательный коэффициент, тем ниже тепловой эффект, и наоборот. Поэтому жиры и белки отличаются более высоким тепловым эквивалентом.

Определению дыхательного коэффициента прорастающих семян посвящена одна из [лабораторных работ](#).

Установлено, что растущие органы дышат интенсивнее нерастущих. Прорастающие семена, цветки, плоды, мицелий грибов дышат более интенсивно, чем другие органы.

Фотосинтез и дыхание можно рассматривать как два противоположных процесса. Если в растении оба процесса будут протекать с одинаковой интенсивностью, то накопления органического вещества не будет. В пасмурную и холодную погоду такое явление может произойти.

Интенсивность света, при которой количество создаваемого органического вещества при фотосинтезе равно трате его на дыхание, называется компенсационной точкой. Для световых и теневых растений компенсационная точка будет различная.

Факторы, влияющие на интенсивность дыхания

На интенсивность дыхания влияют следующие факторы

1. температура,
2. влажность,
3. наличие ядовитых веществ и физических агентов,
4. содержание кислорода в воздухе.

Влияние температуры воздуха и почвы

Влияние температуры на жизненные процессы подчиняется правилу Вант-Гоффа, согласно которому, при повышении температуры на каждые 10°C скорость процесса удваивается. Это ускорение носит название температурного коэффициента. Он равен примерно 2. [Правило Ван-Гоффа](#) действует в пределах до 40°C .

Дыхание у растений происходит в довольно широких границах температур.

У зимующих растений дыхание можно обнаружить и при $20\text{--}25^{\circ}\text{C}$ мороза

Оптимальная температура для дыхания прорастающих семян 30 и 40 °С. При температуре 50 °С дыхание прекращается, так как белки цитоплазмы свертываются.

Насыщенность клеток водой

Вода необходима для набухания коллоидов цитоплазмы. Сухие семена выделяют очень незначительное количество углекислого газа. Во влажных семенах выделение CO_2 увеличивается в 10000 раз. Поэтому хранение зерна, имеющего влажность свыше 12-14 %, приводит к потере органического вещества и всхожести. Зерно темнеет и портится («сгорает»).

Например, семена ячменя (с 10-12 % гигроскопической воды) выделяют за сутки ничтожное количество углекислого газа (0,3-0,4 мг). При повышении содержания воды до 33 % (почти полном набухании) количество выделенного CO_2 достигает 2 г

Наличие ядовитых веществ и физических агентов

Такие вещества, как

1. эфир
2. хлороформ
3. нейтральные соли щелочных и щелочно-земельных металлов

в больших дозах вызывают быстрое падение дыхания вследствие отравления растения. В малых дозах они действуют стимулирующее – интенсивность дыхания повышается.

Влияние концентрации кислорода в воздухе

Небольшие колебания в содержании кислорода в воздухе (20,95 %) особого влияния на процесс дыхания не оказывают. Падение же его содержания до 1-2 % приводит обычно к снижению интенсивности дыхания.

Недостаток кислорода возможен и внутри некоторых семян, имеющих плотную кожурку. Накопившийся в них углекислый газ действует на семена как анестезирующее средство (делающее их нечувствительными). Не теряя всхожести, такие семена могут длительное время находиться в почве, не прорастая (многие сорняки). В настоящее время CO_2 применяют для сохранения плодов и овощей.

Гликолиз

Гликолиз – это процесс распада сахаров, который происходит с образованием глюкоза-6-фосфата и заканчивается образованием прировиноградной кислоты.

Гликолиз является первой стадией как брожения так и аэробного дыхания.

Реакции гликолиза происходят в **цитоплазме** и в **хлоропластах**. Последовательность реакций гликолиза можно разделить на три стадии:

- Подготовительный этап. В ходе данного этапа образуется фруктозо-1,6-бисфосфат, который затем расщепляется на две фосфотриозы: **ФГА** и **фосфодиоксиацитон**.
- Первое субстратное фосфорилирование. На этом этапе **ФГА** сначала окисляется с образованием **Никотинамидаадениндинуклеотид (НАД)** и 1,3-бисфосфоглицериновой кислоты (**1,3-ФГК**). Затем **1,3-ФГК** дефосфорилируется с образованием **АТФ** и **3-ФГК**.
- Второе субстратное фосфорилирование. В ходе этого этапа происходит образование еще одной молекулы **АТФ** при переносе фосфатной группы с фосфоглицериновой кислоты **ФЕП** на **АДФ**.

Обобщив вышесказанное, можно составить следующую цепь превращений, происходящих в ходе **Гликолиза**:

Глюкоза → Глюкозо-6-фосфат → Фруктозо-1,6-дифосфат → **ФГА** → Дифосфоглицериновая кислота → **3-ФГК** → 2-Фосфоглицериновая кислота → Фосфоглицериновая кислота → Энолпировиноградная кислота → **Пировиноградная кислота (ПВК)**.

Энергетика гликолиза

На образование фруктоза-1,6-бифосфата тратится 2 молекулы **АТФ**. В результате же двух субстратных фосфорелирований образуется 4 молекулы **АТФ**. Таким образом, «чистый» энергетический выход гликолиза – 2 молекулы **АТФ** ($4-2=2$). Кроме того, в результате гликолиза образуется 2 молекулы **НАД**.

Учитывая то, что в аэробных условиях окисление **НАД** приведет к образованию еще 6-и молекул **АТФ**, энергетический выход гликолиза в аэробных условиях будет 8 молекул **АТФ** ($2+6=8$).

В дальнейшем, образовавшаяся пировиноградная кислота в процессе дыхания претерпевает превращения в ходе реакций цикла Кребса.

Отличительные особенности гликолиза в клетках растений

В отличии от клеток животных, процесс **Гликолиза** в растительной клетке имеет следующие особенности [12]:

- У растений **Гликолиз** может идти не только в цитоплазме, но и в хлоропластах
- В отличии от животных, исходным соединением для гликолиза является не глюкоза а сахароза.
- Конечным продуктом гликолиза может быть не только **ПВК**, но и малат

Цикл Кребса

Цикл Кребса¹⁰, является основным этапом процесса дыхания. Этот процесс практически универсален, является главным путем окисления остатков уксусной кислоты у всех живых организмов. Цикл Кребса происходит в матриксе.

Цикл Кребса (рисунок 1.22) включает в себя 8 последовательных реакций и состоит из двух стадий.

1. В начале цикла от молекулы ПВК отделяется одна молекула углекислого газа, а оставшийся фрагмент, в виде ацетильного остатка соединяется с коэнзимом А. Отщепление углекислого газа от пировиноградной кислоты носит название *декарбоксилирование*. Образовавшийся при этом **комплекс ацетильной группы и СоA (Ацетил-КоА)**, является ключевым веществом, входящим в собственно цикл Кребса¹¹
2. **Ацетил-КоА** включается в цикл Кребса путем присоединения его к щавелевоуксусной кислоте (четырехуглеродному соединению, дикарбоновой кислоте), в результате чего образуется лимонная кислота (шестиуглеродное соединение, трикарбоновая кислота). После образования лимонной кислоты через ряд промежуточных соединений происходит образование щавелевоуксусной кислоты, при этом выделяются две молекулы CO_2 и $8H^+$.

Ниже перечислена последовательность реакций цикла Кребса и **ферменты** участвующие в этих реакциях:

1. Ацетильная группа **Ацетил-КоА** конденсируется с оксалоацетатом, в результате чего образуется лимонная кислота. Реакция катализируется *цитрат-синтазой*
2. Лимонная кислота подвергается дегидратированию с образованием *цис-аконитовой кислоты*, затем, к цис-аконитовой кислоте присоединяется молекула воды. При этом цис-аконитовая кислота переходит в изолимонную кислоту (изоцитрат). Катализирует эти обратимые реакции фермент *аконитатгидратаза*. В результате происходит взаимо-перемещение Н и OH в молекуле цитрата:
3. Изолимонная кислота дегидрируется при участии фермента *НАД-зависимой изо-цитратдегидратазы*
4. В результате окислительного декарбоксилирования α -кетоглутаровой кислоты образуется высокоэнергетическое соединение сукцинил-КоА. В данной реакции принимают участие 5 **Коферментов**: ТПФ, амид липоевой кислоты, HS-КоА, ФАД и НАД+.
5. Сукцинат дегидрируется в фумаровую кислоту. Окисление сукцината катализируется сукцинатдегидрогеназой, в молекуле которой с белкомочно (ковалентно) связан **Кофермент ФАД**.

В свою очередь сукцинатдегидрогеназаочно связана с внутренней митохондриальной мембраной

¹⁰Нередко цикл Кребса называют лимонно-кислым циклом или циклом трикарбоновых кислот

¹¹Ацетил-КоА может образовываться и в результате ряда других химических реакций



Рис. 1.22: Схема реакций цикла Кребса

Приведена из [12]

6. Фумаровая кислота гидратируется, продуктом реакции является яблочная кислота (малат). Реакция осуществляется под влиянием фермента *фумаратгидратазы* (фумаразы).
7. Под влиянием митохондриальной НАД-зависимой малатдегидрогеназы происходит окисление L-малата в оксалоацетат

Через образование **ПВК** и ряда других органических кислот в процесс дыхания поступают также продукты разложения белков – аминокислоты. При этом углеродные скелеты аминокислот подвергаются окислительному расщеплению на фрагменты.

Такие аминокислоты как аланин, цистеин, глицин, серин и треонин образуют **Ацетил-КоА** через пировиноградную кислоту, а лейцин, лизин, фенилаланин, тирозин и триптофан образуют **Ацетил-КоА** через ацетоацетилКоА. Пролин, гистидин, аргинин, глутамин и клутаминовая кислота включаются в цикл Кребса через а-кетоглутаровую кислоту, метионин, изолейцин и валин - через янтарную кислоту, фенилаланин и тирозин - через фумаровую кислоту, аспарагин и аспарагиновая кислота - через щавлевоуксусную кислоту.

Физиологический смысл цикла Кребса состоит в том, что именно здесь происходит разложение органического вещества (**ПВК**) до неорганических веществ (углекислого газа и ионов водорода), при этом образуется большое количество энергии в виде молекул **АТФ**.

Энергетика цикла Кребса

Таким образом, одна молекула **НАД** образуется при окислительном декарбоксилировании пирувата в**Ацетил-КоА**. При участии данной молекулы позже образуются 3 молекулы **АТФ**

При расщеплении одной молекулы глюкозы образуется 2 молекулы пировиноградной кислоты, а при окислении их до 2 молекул **Ацетил-КоА** и последующих 2 оборотов цикла Кребса синтезируется еще 30 молекул **АТФ**.

Если учесть, что 8 молекул **АТФ**, образующихся при аэробном **гликолизе**, то, суммарно, при расщеплении в тканях одной молекулы глюкозы по уравнению 1.4 синтезируется 38 молекул **АТФ**.

Значение цикла Кребса

1. **Ацетил-КоА** служит исходным продуктом для синтеза жирных кислот, для некоторых гормонов, терпенов, изопреноидов и стероидов.
2. Промежуточные продукты цикла Кребса являются «сырьем» для синтеза аминокислот, которые могут быть использованы растением в обмене веществ. Так некоторые кислоты (фумаровая, яблочная и др.), при присоединении к ним аминогруппы преобразуются в аминокислоты. Важную роль в этом процессе играют реакции трансаминирования, при этом аминогруппы большинства аминокислот переносятся на пировиноградную, щавлевоуксусную или а-кетоглутаровую кислоты.

Гликооксалатный путь

Вопросы и задания для самоконтроля

1. В чем состоит значение процесса дыхания в **Метаболизме** клетки?
2. Каково суммарное уравнение реакций аэробного дыхания?
3. Повторите особенности организации белковой молекулы. Почему, на ваш взгляд, интенсивность дыхания резко падает при температуре выше 50 °C.
4. Что такое окислительное фосфорилирование?
5. В чем заключается роль гликолиза в **Метаболизме** клетки?
6. Какие вещества поступают в цикл Кребса а какие выходят из него?
7. В чем заключается значение цикла Кребса для **Метаболизма** клетки?
8. В чем заключается сходство и различие между анаэробным дыханием в растительной клетки и спиртовым брожением?
9. Как происходят масляно-кислое и молочно-кислое брожения? У каких организмов происходит брожение такого типа?

1.7 Минеральное питание растений

Поглощение веществ

В процессе жизнедеятельности, растение поглощает из окружающей среды вещества, включающие в себя различные химические элементы. При этом, надо понимать, что значительная часть этих химических элементов необходимы растению для нормальной жизнедеятельности и не могут быть заменены на какие либо **другие**. Такие, незаменимые химические элементы называются **Питательные элементы**. А соединения, в состав которых входят питательные элементы носят название **Питательные вещества**. Для растения питательными веществами служат минеральные соли, содержащиеся в почве.

Питательные элементы могут содержаться в почве в следующих формах:

1. В недоступной для растения форме
 - a) В виде прочно фиксированных в различных минералах веществ;

например, ионы K^+ и NH_4^+ в некоторых глинистых минералах [11]
 - b) В виде труднорастворимых неорганических солей;

например различные сульфаты, фосфаты, карбонаты

2. В доступной для растения форме

- В виде адсорбированных на поверхности коллоидов, доступных для растений благодаря **ионному обмену**;
- В виде растворенных в воде и поэтому легко доступных для растений;

Поглощаемые растением ионы поступают в клетки **ризодермы** следующими путями:

- Непосредственно из почвенного раствора
- Благодаря контактному обмену H^+ , HCO_3^- и анионов органических кислот на ионы минеральных веществ почвенных частиц.

Поглощение веществ путем контактного обмена

Обменные катионы и анионы – один из важнейших источников питания для растений

При контактном обмене, растение обменивает катионы и анионы, находящиеся на частичках почвы на ионы, адсорбированные на поверхности клеток корня.

Путем контактного обмена может происходить поступление как катионов, так и анионов. Так, при поглощении катионов K^+ , Ca^{2+} , Na^+ растение обменивает их на **Протоны** H^+ . Анионы NO_3^- , PO_4^{3-} поступают в корень в обмен на гидрокарбонат-ионы HCO_3^- или анионы органических кислот.

Контактный обмен ионов между **клеточными стенками** клеток ризодермы и частицами почвы осуществляется без перехода ионов в почвенный раствор. Необходимый для этого тесный контакт между частицами почвы и клетками ризодермы обеспечивается благодаря следующим механизмам:

- Выделению слизи корневыми волосками
- Отсутствию у ризодермы кутикулы и других защитных покровов

В целом, можно отметить следующие особенности поглощения растением минеральных веществ:

- Количество минеральных веществ, поступивших в растение и накапливающихся в нем, не **пропорционально** количеству прошедшей через растение воды.
- Из очень разбавленных растворов соли поглощаются быстрее, чем вода.
- Из концентрированных растворов в растение быстрее поступает вода.
- Минеральные соли и вода поступают в растение относительно независимо друг от друга и с помощью различных механизмов.

Этапы поглощения веществ

Путь иона из почвенного раствора в органеллы клетки можно представить как последовательность следующих событий:

1. Поступление ионов из почвенного раствора или из свободного пространства соседней клетки в свободное пространство **клеточной стенки** ризодермы;
2. Транспорт ионов через **цитоплазматическую мембрану** клетки в цитоплазму.
3. Транспорт ионов в различные органеллы клетки через их мембранны.

Непосредственно через саму **цитоплазматическую мембрану** ионы и **полярные молекулы** проникнуть не могут. Это связанно с тем, что:

1. Внутренняя часть двойного липидного слоя мембраны гидрофобна и через нее заряженные частицы проникнуть не способны;
2. Внешняя сторона цитоплазматической мембраны, в свою очередь, имеет электрический заряд. Так, поверхность **плазмалеммы** заряжена отрицательно а поверхность **тонопласта** – положительно. По этой причине поверхность мембраны будет отталкивать одноименно заряженные ионы;
3. Находящиеся в растворе ионы окружены гидратными оболочками, увеличивающими их размер.
4. Концентрация веществ в клетке больше, чем в свободном пространстве, т.е. вещество должно двигаться против градиента концентрации.

Для того, чтобы растворенные в воде вещества смогли пройти через мембрану клетки в ней есть поры, образованные специальными **белками**.

Механизмы транспорта

Различные механизмы транспорта веществ через мембрану можно разделить на следующие типы:

1. **Пассивный транспорт веществ** – это транспорт через мембрану без затраты энергии (в виде молекул **АТФ**). При пассивном транспорте движение ионов происходит по градиенту электрохимического потенциала (рисунок 1.23). Основным механизмом пассивного транспорта является **Диффузия**.
2. **Активный транспорт веществ** – это транспорт, идущий против электрохимического потенциала с затратой энергии (в виде молекул **АТФ**), выделяющейся в процессе **Метаболизма** (рисунок 1.23). Основными механизмами активного транспорта являются:
 - a) Везикулярный транспорт, включающий **Эндоцитоз**, экзоцитоз
 - b) Молекулярный транспорт, происходящий через мембранные транспортные белки (белки-переносчики и каналообразующие белки).

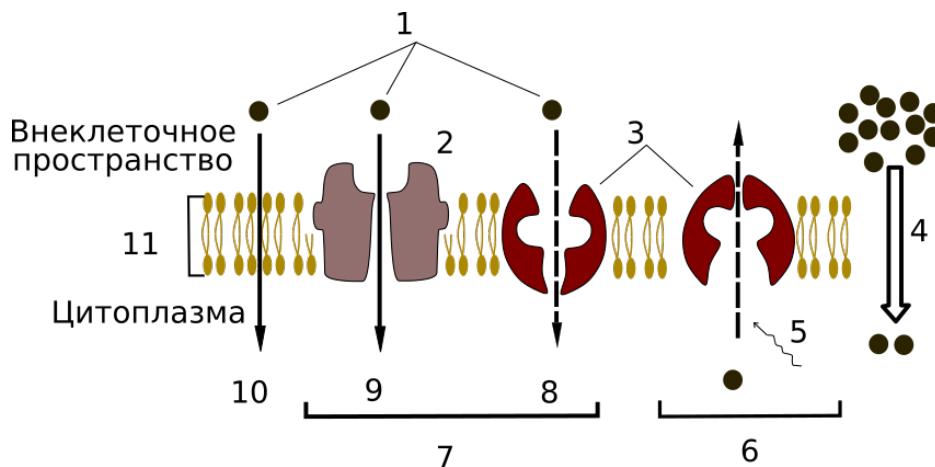


Рис. 1.23: Активный и пассивный транспорт вещества через цитоплазматическую мембрану

1. Транспортируемая молекула;
2. Каналобразующий белок;
3. Белок переносчик;
4. Электрохимический градиент;
5. Энергия;
6. Активный транспорт веществ;
7. Пассивный транспорт веществ;
8. Диффузия с помощью белка-переносчика;
9. Диффузия через канал;
10. Простая диффузия
11. Липидный слой.

Рисунок приведен согласно Альбертсу Б [14]

Пассивный транспорт

Один из важнейших видов пассивного транспорта через мембранны – это диффузия. **Диффузия** – это самопроизвольное проникновение одного вещества в другое при их соприкосновении. Движение вещества путем диффузии происходит по градиенту концентрации;

Путем диффузии в свободное пространство клеточной стенки поступают:

1. вещества, растворимые в жирах
2. O_2 , CO_2
3. этанол

Через цитоплазматическую мембрану эти вещества попадают через специальные белки-Порины

Белки-Порины (рисунок 1.24) – образуют в липидном бислое мембранны «поры», заполненные водой. Внутренняя поверхность этих белков гидрофильна, что позволяет проходить через нее молекулам воды и ионам. Внешняя же часть белка гидрофобна, что позволяет ему закрепиться в липидном слое мембранны. Поры, образованные белками, могут открываться на короткое время и закрываться. Белковые каналы плазмалеммы обладают избирательностью, т.е. через них могут проходить ионы только определенного вида и размера.

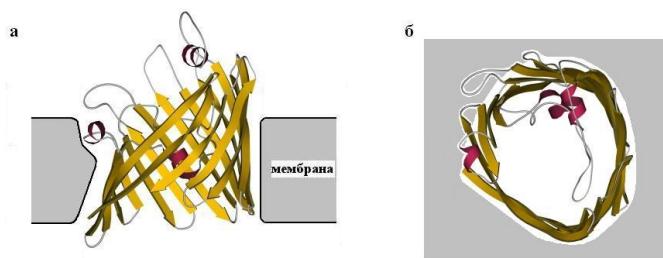


Рис. 1.24: Структура белка-порина

Через каналы, образованные белками, ионы транспортируются со скоростью 106 ионов в сек, т.е. в 1000 раз быстрее, чем с помощью белка-переносчика. Транспорт через каналы является всегда пассивным [11]

Активный транспорт

Мембранные транспортные белки переносят маленькие водорастворимые молекулы (сахара, аминокислоты, нуклеотиды и др.)

Белки-переносчики переносят растворенные вещества через цитоплазматическую мембрану, изменяя свою форму, при этом участки белка, с которыми связывается ион, открываются то с одной, то с другой стороны мембраны

У высших растений большое значение имеет деятельность такого белка переносчика, как протонная помпа. **Протонная помпа** – это интегральный мембранный белок, осуществляющий перемещение **Протонов** через мембрану. Поскольку насос прокачивает протоны против градиента их концентрации, процесс идет с затратой **АТФ** или **НАДФН₂**. Вынос протонов на внешнюю сторону цитоплазматической мембраны сопровождается поступлением внутрь клетки катионов. Вместе с **Протонами** в ту же сторону могут передвигаться и анионы.

Эндоцитоз – это активный способ поглощение макромолекул клеткой, сопровождающийся впячиванием участков мембраны и образованием везикул. В ходе эндоцитоза происходит следующая последовательность событий (рисунок 1.25):

- Поглощаемые клеткой макромолекулы адсорбируются на поверхности клеточной мембраны (рисунок 1.25 I);
- Небольшой участок мембраны впячивается, окружая транспортируемое вещество (рисунок 1.25 II);
- В результате смыкания краев впячивания мембраны, образуя внутриклеточный пузырек – **Везикула III**;

4. Везикула отделяется от мембраны (например, плазмалеммы) и передвигается в цитозоле (рисунок 1.25 IV);
5. Везикула соединяется с лизосомой, ферменты которой или разрушают мембрану везикулы или разрушают само вещество находящиеся внутри везикулы (рисунок 1.25 V);
6. Образовавшиеся мелкие фрагменты содержимого везикулы проходят через мембрану везикулы в цитозоль

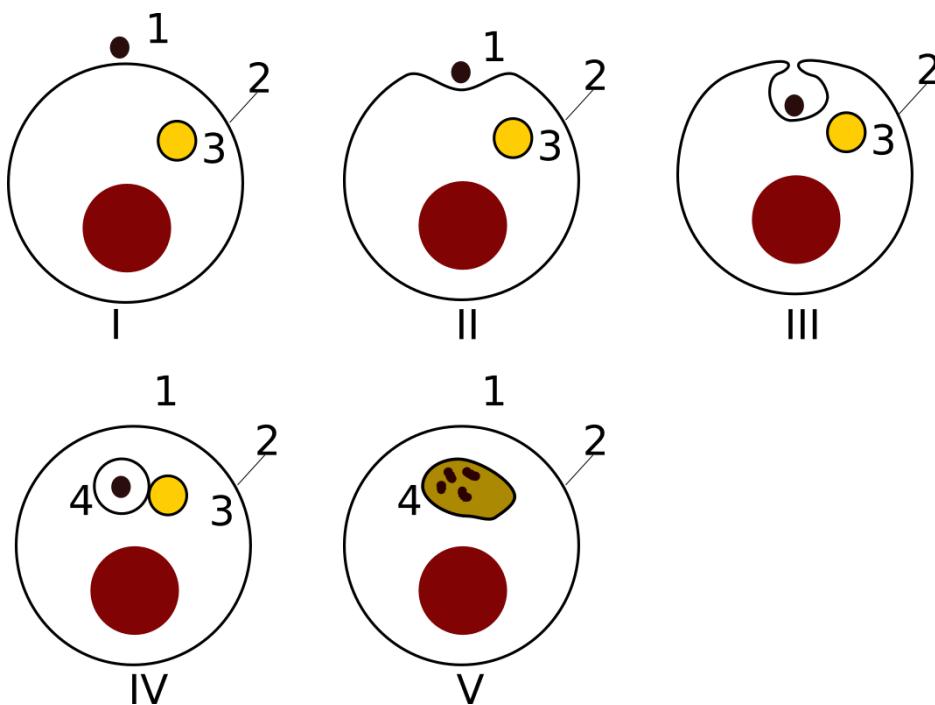


Рис. 1.25: Стадии эндоцитоза

Влияние факторов окружающей среды на активность поглощения минеральных веществ

Температура

При температуре, близкой к 0 °C, поглощение солей идет медленно, затем, в пределах до 40 °C, оно усиливается. Увеличение интенсивности поглощения солей идет согласно правилу Ван-Гоффа – увеличение температуры на 10 °C может вызвать возрастание поглощения в 2-3 раза.

Свет

Свет может оказывать на интенсивность поглощения солей как прямое, так и косвенное влияние.

- Прямое влияние заключается в том, что в темноте поглощение солей замедляется и постепенно прекращается, а на свету – ускоряется.

При этом, на прямое влияние света указывает быстрота с которой изменяется скорость поглощения ионов растением

- Косвенное влияние заключается в том, что на свету, в процессе **фотосинтеза**, образуются **углеводы**, которые необходимы для **дыхания** и образования **АТФ**, энергия которой используется на поступление веществ.

Концентрация кислорода

При уменьшении содержания кислорода до 2–3% интенсивность поступления солей остается на одном уровне. Лишь снижение концентрации кислорода ниже 3% вызывает падение поглощения примерно в два раза.

Влияние внутренних факторов на поступление солей

На интенсивность поступления минеральных веществ в корень оказывают влияние такие внутренние факторы, как:

- Интенсивность **дыхания**. При этом можно выделить следующие направления влияния
 - В процессе **дыхания** выделяется углекислый газ, который в воде образует угольную кислоту. Адсорбируясь на поверхности корня, эти ионы служат обменным фондом для поступающих катионов и анионов.
 - В процессе дыхания накапливается энергия (в форме макроэргических связей **АТФ**), необходимая для активного поступления ионов
- Наличие токсинов-ингибиторов дыхания. Ингибиторы процесса **дыхания** (в частности, цианистый калий) резко тормозят поступление солей.

Сопоставление количества воды, испаренной в процессе транспирации, и количества поступивших солей показывает, что прямой зависимости между этими процессами обычно нет [11]

Физиологическая роль основных элементов питания

Углерод

Физиологическая роль

Является основным компонентом органического вещества, синтезируемого в процессе **фотосинтеза**. В процессе **дыхания** органические вещества расщепляются. При этом растения потребляют кислород и выделяют углекислый газ. Таким образом, растения участвуют в круговороте углерода на нашей планете.

Источники углерода

Растение получает углерод из воздуха, поглощая углекислый газ, 2-5 % углерода усваивается корнями в виде углекислоты из почвы.

Фосфор

Физиологическая роль фосфора

Фосфор входит в состав ряда важнейших органических соединений, таких, как:

1. Нукleinовых кислот;
2. Нуклеотидов;
3. **Фосфолипидов;**
4. **Витаминов;**
5. **АТФ**

Многие фосфорсодержащие витамины и их производные являются **Коферментами**.

Для фосфора характерна способность к образованию химических макроэргических связей с высоким энергетическим потенциалом.

Фосфорилирование, то есть присоединение остатка фосфорной кислоты, активирует клеточные белки и углеводы и необходимо для таких процессов, как **дыхание**, синтез **РНК** и белка, деление и дифференцировка клеток, защитные реакции против патогенов и т.д.

Источники фосфора

Растения поглощают фосфор из почвы в виде:

1. Свободной ортофосфорной кислоты
2. Двух- и однозамещенных солей фосфорной кислоты,
3. Некоторых органических соединений фосфора, такие как фосфаты сахаров и фитин.

Симптомы недостатка фосфора

При дефиците фосфора:

1. Снижается скорость поглощения кислорода;
2. Снижается активность дыхательных **ферментов**, локализованных в митохондриях;
3. Активируются **ферменты** немитохондриальных систем окисления;
4. Происходит распад фосфорорганических соединений;
5. Тормозится синтез белков и свободных нуклеотидов. Наиболее чувствительны к недостатку фосфора молодые растения.

Замедление интенсивности вышеназванных процессов метаболизма при недостатке фосфора связано с уменьшением количества **АТФ**, которая служит переносчиком энергии, необходимой для осуществления многих реакций и для синтеза которой необходим фосфор

6. При недостатке фосфора, листья, особенно старые, приобретают синевато-зеленую окраску, нередко с пурпурным из-за накопления антоцианов или бронзовым оттенком (свидетельство задержки синтеза **белка** и накопления сахаров).
7. Листья становятся мелкими и более узкими. Приостанавливается рост растений, задерживается созревание урожая;

Сера

Физиологическая роль серы

1. Сера участвует в образовании в образовании ковалентных, водородных и меркаптидных связей, поддерживающих трехмерную структуру белка.

Дисульфидные мостики между полипептидными цепями и двумя участками одной цепи (по типу S-S-мостика в молекуле цистеина) стабилизируют молекулу **белка**

2. Сера входит в состав важнейших аминокислот – цистеина и метионина (рисунок 1.7), которые могут находиться в растениях в свободной форме или в составе белков.

Метионин относится к числу 10 незаменимых аминокислот, входит в состав активных центров многих ферментов. Метиониновые остатки могут придавать молекуле **белка** гидрофобные свойства, что играет важную роль в стабилизации активной конформации **ферментов** в солевом окружении

3. Сера входит в состав многих витаминов и **Коферментов**, таких как биотин, коэнзим А, глутатион, липоевая кислота.

По этой причине сера необходима для многих процессов обмена веществ (например, аэробная фаза дыхания, синтез жиров и так далее)

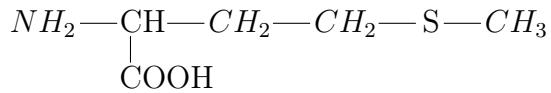
- Сера участвует в образовании полиаминов, которые влияют на структуру нуклеиновых кислот и рибосом, регулируют процессы деления клеток.

Источники серы

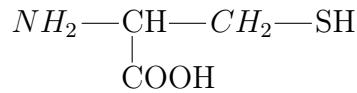
Основные неорганические соединения серы в почве – сульфаты ($CaSO_4$, $MgSO_4$, Na_2SO_4). В затопляемых почвах сера находится в восстановленной форме в виде FeS , FeS_2 или H_2S .

Растения поглощают из почвы сульфаты и, в очень незначительных количествах, серосодержащие аминокислоты.

Сера содержится в растениях в двух основных формах – окисленной в виде неорганического сульфата и восстановленной (аминокислоты, глутатион, белки). Процесс восстановления сульфата происходит в **хлоропластах**.



а) Метионин



б) Цистеин

Симптомы недостатка серы

Недостаточное снабжение растений серой тормозит синтез серосодержащих аминокислот и **белков**, снижает **фотосинтез** и скорость роста растений, приводит к разрушению **хлоропластов**. Симптомы дефицита серы – побледнение и пожелтение молодых, а затем и старых листьев.

Калий

Источники калия

Калий поглощается растениями в виде K^+ .

В растениях калий сосредоточен в молодых растущих тканях. Около 80 % калия содержится в вакуолях и 1 % калияочно связан с белками **митохондрий** и **хлоропластов**. Калий стабилизирует структуру этих органелл.

Физиологическая роль калия

- Участвует в создании разности электрических потенциалов на мембранах и между клетками.
- Нейтрализует отрицательные заряды неорганических и органических анионов.

3. определяет коллоидные свойства цитоплазмы, так как способствует поддержанию состояния гидратации коллоидов цитоплазмы, повышая ее водоудерживающую способность.

Тем самым калий увеличивает устойчивость растений к засухе и морозам

4. Необходим для работы устьичного аппарата.
5. Активирует различные ферменты

Известно более 60 ферментов, активируемых калием

6. Необходим для реакций присоединения и переноса фосфатных групп,
7. Участвует в синтезе рибофлавина – компонента ферментов flavиновых дегидрогеназ.

Симптомы недостатка калия

При недостатке калия он может заменяться натрием, но некоторые активируемые калием ферменты ингибируются натрием. При недостатке калия:

1. Листья желтеют снизу вверх – от старых к молодым. Их края и верхушки приобретают буро-красную окраску, иногда с красными пятнами, затем происходит отмирание этих участков;
2. Снижается функционирование камбия;
3. Нарушается развитие сосудистых тканей;
4. Уменьшается толщина кутикулы и стенок эпидермальных клеток;
5. Тормозятся процессы деления и растяжения клеток, что приводит к появлению розеточных форм растений;
6. Недостаток калия вызывает остановку развития и гибель верхушечных почек, в результате чего активируется рост боковых побегов и растение принимает форму куста.

Кальций

Источники кальция

Кальций поступает в растение из почвенного раствора.

В почве содержится много кальция и кальциевое голодание встречается редко, например, при сильной кислотности или засоленности почв и на торфяниках

Нахождение в растении

Содержится в цитоплазме и, в виде нерастворимых солей щавелевой, лимонной и других кислот откладывается в **центральной вакуоли**.

Кальций накапливается в старых органах и тканях. Это связано с тем, что реутилизация кальция в виде нерастворимых соединений затруднена

В растениях имеется два запасных пула ионов кальция:

1. Внеклеточный (апопластный). Большое количество кальция связано с пектиновыми веществами срединной пластинки и **клеточной стенки**;
2. Внутриклеточный в **вакуоле** и эндоплазматическом ретикулуме, в **хлоропластах, митохондриях** и ядре в комплексах с биополимерами в виде неорганических фосфатов и в форме иона;

Физиологическая роль кальция

1. Взаимодействует с отрицательно заряженными группами фосфолипидов, и стабилизирует, тем самым, **клеточные мембранны**;
2. Изменения концентрации кальция влияют на структурные перестройки цитоскелета, которые определяют:
 - a) Процессы движения цитоплазмы
 - b) Перемещение по клетке органелл
 - c) Изменение вязкости цитоплазмы
3. Необходим для митоза, так как комплекс кальция с кальмодулином регулирует сборку микротрубочек веретена деления;
4. Кальций участвует в слиянии везикул комплекса Гольджи при формировании новой **клеточной стенки**;
5. Кальций активирует ряд **ферментов**, так как способствует объединению субъединиц белка. При этом ион кальция служит мостиком между ферментом и субстратом, влияя на состояние аллостерического центра фермента;
6. Используется растением как вторичный посредник для контролирования многих процессов (закрытие устьиц, тропизм, рост пыльцевых трубок, акклиматизация к холоду, экспрессия генов, фотоморфогенез).

Регулирующее действие кальция на многие стороны **Метаболизма** зависит от его взаимодействия с внутриклеточным рецептором кальция белком **кальмодулином**.

Это термостабильный низкомолекулярный (16,7 кДа) белок, обладающий большим сродством к кальцию. Его комплекс с кальцием активирует многие ферменты. Кальмодулин может связываться с мембранами в клетке и легко переходит в цитозоль [11]



Симптомы недостатка кальция

1. У делящихся клеток не образуются клеточные стенки, поэтому образуются многоядерные меристематические клетки;
2. Происходит прекращение образования боковых корней и корневых волосков;
3. Пектиновые вещества набухают, что вызывает ослизнение клеточных стенок и разрушение клеток;
4. При недостатке кальция увеличивается проницаемость мембран и нарушается их целостность;
5. Нарушается структура плазмалеммы и мембран клеточных органелл;
6. Наступает побеление с последующим почернением кончиков и краев листьев;
7. Листовые пластинки искривляются и скручиваются;
8. На плодах, в запасающих и сосудистых тканях появляются некротические участки;

Магний

Источники магния

Магний поглощается растением из почвы в виде иона Mg^{2+} .

Много магния в сероземах, черноземы занимают промежуточное положение. Водорасстворимого и обменного магния в почве 3-10 %. При снижении pH почвенного раствора магний поступает в растения в меньших количествах

Кальций, калий, аммоний и марганец действуют как конкуренты в процессе поглощения магния растениями.

Физиологическая роль магния

1. Входит в состав хлорофилла;
2. Необходим для синтеза протопорфирина – непосредственного предшественника хлорофиллов;
3. Активирует ряд реакций переноса электронов при фотофосфорилировании;
4. Необходим при передаче электронов от **ФС1** к **ФС1**;
5. Является кофактором **ферментов**, катализирующих перенос фосфатных групп.

Это связано со способностью магния к комплексообразованию

;

6. Необходим для многих ферментов **гликолиза** и **цикла Кребса**.

Для 9 из 12 реакций гликолиза требуется участие металлов-активаторов и 6 из них активируются магнием. За исключением фумаразы, все ферменты цикла Кребса активируются магнием или содержат его как компонент структуры. Для двух из семи (глюкозо-6-фосфат-дегидрогеназа и транскетолаза) ферментов пентозофосфатного пути необходим магний

;

7. Необходим для работы ферментов молочнокислого и спиртового брожения;
8. Усиливает синтез эфирных масел, каучука, витаминов А и С;
9. Ионы магния необходимы для формирования рибосом и полисом, связывая РНК и белок, активации аминокислот и синтеза белка;
10. Активирует ДНК- и РНКполимеразы, участвует в формировании пространственной структуры нуклеиновых кислот;

Симптомы недостатка магния

Недостаток в магнии растения испытывают на песчаных и подзолистых почвах

1. Недостаток магния приводит к уменьшению содержания фосфора в растении, даже если фосфаты в достаточных количествах имеются в питательном субстрате;
2. При недостатке магния тормозится превращение моносахаров в **крахмал**;
3. Слабо функционирует механизм синтеза белков;
4. Нарушается формирование **пластида**: матрикс хлоропластов просветляется а граны слипаются, ламеллы стромы разрываются и не образуют единой структуры;
5. При магниевом голодании на листьях, между зелеными жилками появляются пятна и полосы светло-зеленого, а затем желтого цвета;
6. Края листовых пластинок приобретают желтый, оранжевый, красный или темно-красный цвет и такая как бы мраморная окраска наряду с хлорозом служит характерным симптомом нехватки магния;

Признаки магниевой недостаточности сначала появляются на старых листьях, а затем распространяются на молодые листья.

Азот и азотный обмен

Физиологическая роль

Азот входит в состав большинства видов биологически-активных молекул: белков, нуклеиновых кислот, пигментов, **Коферментов**, фитогормонов и витаминов.

Симптомы недостатка азота

При недостатке азота наблюдаются следующие симптомы:

1. Тормозится рост растений;
2. Ослабляется образование боковых побегов и кущение у злаков;
3. Наблюдается мелколистность;
4. Уменьшается ветвление корней;
5. Наблюдается хлороз листьев;

Длительное азотное голодание ведет к гидролизу **белков** и разрушению **хлорофилла** в нижних более старых листьях и оттоку растворимых соединений азота к молодым листьям, точкам роста и генеративным органам. Из-за разрушения **хлорофилла** окраска нижних листьев в зависимости от вида растения приобретает желтые, оранжевые или красные тона, а при сильно выраженному азотном дефиците возможно высыхание и отмирание тканей.

Доступные для растений формы азота

Основными формами существования азота на Земле являются:

1. Связанный азот литосферы;
2. Газообразный молекулярный азот атмосферы (около 76 % воздуха по массе);

Молекулярный азот атмосферы не усваивается высшими растениями. Только от 0,5 до 2 % почвенного азота доступно растениям. Этот азот представлен в форме нитрат ионов NO_3^- и ионов аммония NH_4^+ -ионов.

Ионы NO_3^- подвижны и плохо фиксируются в почве. Катион NH_4^+ напротив, менее подвижен, хорошо адсорбируется отрицательно заряженными частицами почвы и меньше вымывается осадками.

Процесс превращения органического азота почвы в NH_4^+ -ионы называется **Аммонификация**

В свою очередь аммоний может подвергаться биологическому окислению. Биологическое окисление NH_4^+ до NO_3^- , или **Нитрификация** – это двухступенчатый процесс, осуществляемый двумя группами автотрофных бактерий: Nitrosomonas и Nitrobacter.

Биологическая азотфиксация

Газообразный азот может превращаться в доступные для растений соединения в ходе химической и биологической азотфиксации. Химическое связывание N_2 в форме NO_3^- и NH_4^+ -ионов в небольших размерах происходит в результате фотохимических процессов и электрических разрядов в атмосфере.

Основная масса азота, содержащегося в живых организмах, возникла в следствии деятельности микроорганизмов, способных ассимилировать молекулярный азот атмосферы, восстанавливая его до аммиака. Этот процесс называется биологической азотфиксацией.

Азотфиксирующие микроорганизмы

Микроорганизмы, осуществляющие биологическую азотфиксацию, разделяют на:

1. Свободноживущие. Представители данной группы – бактерии родов Azotobacter, Clostridium, а также фотосинтезирующие бактерии гетеротрофы и нуждаются в углеводном источнике питания. Бактерии рода Azotobacter поселяются на поверхности корней высших растений и используют корневые выделения;
2. Существующие в симбиозе с высшими растениями;

Группа свободноживущих азотфиксаторов

Заселение цианобактериями рисовых полей увеличивает урожай риса примерно на 20 %. Однако сельскохозяйственное значение свободноживущих азотфиксаторов невелико. В умеренном климате ежегодная фиксация ими азота составляет не более 20 - 40 кг азота на гектар [11]

Симбиотические азотфиксирующие бактерии

К данной группе относятся бактерии рода Rhizobium, образующие клубеньки на корнях бобовых растений и фиксирующие, в среднем, от 100 до 400 кг азота на га.

В настоящее время насчитывается около 190 видов растений из разных семейств, способных симбиотически усваивать азот. Например некоторые деревья и кустарники: ольха, восковница, лох, облепиха и другие

Симбиотические азотфиксирующие бактерии рода Rhizobium проникают в растение-хозяина через клетки корневых волосков. Затем бактерии мигрируют в клетки коры и вызывают интенсивное деление инфицированных клеток, что приводит к образованию клубеньков на корнях. В клубеньках бактерии превращаются в **Бактероиды**, которые в 40 раз больше по объему исходной бактерии.

Кроме фиксации азота клубеньковые бактерии синтезируют ряд важных для растения вещества. В клетках бактероидов синтезируется витамин B12 и аминокислота метионин.

При старении клубеньков и прекращении фиксации азота выходит в цитоплазму клеток клубеньков

Процесс биологической фиксации азота

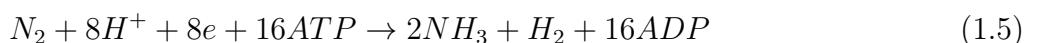
Ключевую роль в процессе фиксации азота играет фермент **Нитрогеназа** содержащийся в клетках бактерий.

Молекула азота химически инертна. Для разрыва трех ее ковалентных связей в химическом процессе синтеза аммиака требуются катализаторы, высокие температура и давление. Биологическая же фиксация азота осуществляется при невысокой температуре и нормальном давлении, что свидетельствует об очень высокой эффективности участвующего в этом процессе фермента нитрогеназы

Нитрогеназа состоит из двух компонентов:

1. высокомолекулярного (200-250 кДа) белка, содержащего в активном центре Mo и Fe – собственно нитрогеназы
2. низкомолекулярного (50-70 кДа) железосодержащего белка – гидрогеназы.

Молекула N_2 связывается и восстанавливается на Mo, Fe-белке, а Fe-белок служит переносчиком электронов от ферредоксина на Mo, Fe-белок. Реакция идет с затратой **АТФ**. Процесс восстановления N_2 до NH_3 идет согласно следующему балансовому уравнению 1.5

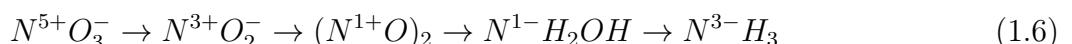


Нитрогеназный комплекс разрушается в присутствии кислорода, поэтому у азотфиксирующих микроорганизмов есть ряд механизмов для защиты нитрогеназного комплекса.

У *Rhizobium* функцию защиты нитрогеназы выполняет гемсодержащий белок **Леггемоглобин**, который обладает очень высоким сродством к кислороду. Он синтезируется клетками растения-хозяина и встраивается в мембрану бактероида.

Редукция нитрата

В органические соединения включается только аммонийный азот, поэтому ионы нитрата, поглощенные растением, восстанавливаются в клетках до аммиака по схеме 1.5:



Редукция нитрата в растениях осуществляется в два этапа.

1. восстановление нитрата до нитрита, сопряженное с переносом 2 электронов и катализируемое ферментом нитратредуктазой при участии **НАД**:
2. восстановление нитрита до аммония ферментом нитритредуктазой, который в качестве донора электронов использует ферредоксин

В зеленых частях растения **Нитритредуктаза** находится в хлоропластах и использует в качестве восстановителя ферредоксин, который получает электроны из фотосинтетической **электротранспортной цепи**. В корнях нитрит восстанавливается в пропластидах. Так как в корнях ферредоксин отсутствует, то источником электронов здесь служит **НАДФН₂**, образующийся в пентозофосфатном пути дыхания.

Пути ассимиляции аммиака

В процессе азотфиксации образовавшийся аммоний включается в органические вещества через образование аминокислот и амидов. При этом α -кетоглутаровая кислота, реагируя с NH_3 , и образует глютаминовую аминокислоту, транспортируемую затем в клетки растения-хозяина (рисунок 1.26)

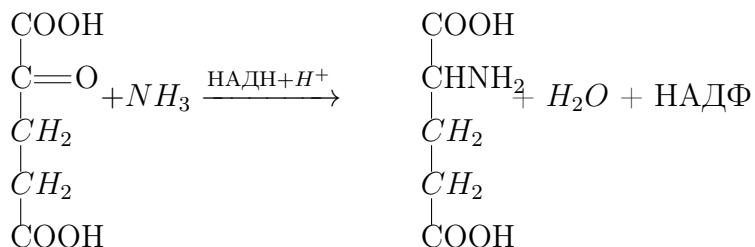


Рис. 1.26: Схема образования глютаминовой кислоты

Реакция присоединения аминогруппы α -кетоглутаровой кислоте катализируется ферментом глютаматдегидрогеназой. Фермент глютаматдегидрогеназа катализирует восстановительное аминирование α -кетоглутаровой кислоты с образованием глютаминовой кислоты. Для этой реакции необходима **АТФ**:

Глютаматдегидрогеназа (мол. масса 200-300 кДа) обнаружена в листьях и корнях у всех высших растений. Фермент локализован в митохондриях, хотя имеется в цитоплазме и в хлоропластах. Он состоит из 4-6 субъединиц. Это фермент обратимого действия и зависит от pH. Оптимум pH для аминирования на 1,5 единицы выше, чем для дезаминирования

Образование амидов катализируется ферментом глютаминсингтетазой. Кофакторами глютаминсингтетазы выступают ионы марганца, кобальта, кальция. Фермент обнаружен во всех органах растений и локализован в цитоплазме.

Кроме α -кетоглутаровой кислоты, играющей основную роль в первичном связывании аммиака, в растениях аммиак может присоединяться в виде аминогруппы и к другим карбоновым кислотам, которые с помощью соответствующих ферментов взаимодействуют с NH_3 , образуя так называемые первичные аминокислоты. Они же могут участвовать в различных реакциях переаминирования, когда аминогруппа переносится на них от каких либо аминокислот. К числу этих органических кислот относятся щавелевоуксусная, пировиноградная, гидроксипировиноградная, глиоксиловая и другие, в процессе восстановительного аминирования которых получаются соответственно аспарагиновая кислота, аланин, серин, глицин

Роль амидов в растении

1. Растения утилизируют аммиак в форме амидов
2. Азотные соединения транспортируются по растению в виде амидов
3. Амиды и их предшественники аминокислоты являются материалом для создания многих других аминокислот в реакциях переаминирования, когда аминогруппа аминокислоты обменивается с кетогруппой кетокислоты с образованием аминокислоты

Физиологическая роль микроэлементов

Железо

Пути поступления железа в организм растения Ионы Fe^{3+} почвенного раствора восстанавливаются редокс-системами плазмалеммы клеток ризодермы до Fe^{2+} и в такой форме поступают в корень.

Роль железа в растении

1. Необходимо для функционирования основных редокс-систем фотосинтеза и дыхания;
2. Участвует в синтезе **хлорофилла**;
3. Для восстановления нитратов и фиксации молекулярного азота клубеньковыми бактериями, входя в состав нитратредуктазы и **нитрогеназы**;

Недостаточное поступление железа в растения в условиях переувлажнения и на карбонатных почвах приводит к снижению интенсивности **дыхания** и **фотосинтеза** и выражается в пожелтении (хлорозе) листьев и быстрым их опадении.

Марганец

Пути поступления марганца

Марганец поступает в клетки в форме ионов Mn^{2+} и накапливается в листьях

Роль марганца в Метаболизме растения

1. Необходим для **фотолиза воды** с выделением кислорода и восстановления углекислого газа при **фотосинтезе**;
2. Способствует увеличению содержания сахаров и их оттоку из листьев;
3. активирует некоторые ферменты

Например, два фермента **цикла Кребса** – малат- и изоцитратдегидрогеназы – активируются ионами марганца

- ;
4. Необходим для функционирования нитратредуктазы при восстановлении нитратов;
 5. Является кофактором РНКполимеразы и ауксиноксидазы, разрушающей фитогормон **3-индолилуксусную кислоту**;

Симптомом марганцевого голодаия – точечный хлороз листьев, когда между жилками появляются желтые пятна, а затем клетки в этих участках отмирают.

Молибден

Пути поступления молибдена в растение

Молибден поступает в растения в форме аниона MoO_4^{4-} и концентрируется в молодых, растущих органах. В листе сосредоточен, в основном, в **хлоропластах**.

Роль молибдена в метаболизме растения

1. Входит в состав нитратредуктазы и нитрогеназы, а также необходим для биосинтеза **легоглобина**;
2. Является активатором ферментов аминирования и переаминирования, ксантиноксидазы и различных фосфатаз;

Симптомы при недостатке молибдена

1. В тканях накапливается большое количество нитратов;
2. Не развиваются клубеньки на корнях бобовых;
3. Наблюдаются деформации листовых пластинок. молодые листья по краям приобретают серую, а затем коричневую окраску затем ткани листа отмирают и остаются только жилки в виде хлыстиков.

Кобальт

Роль кобальта в метаболизме растения

В растениях кобальт встречается в форме иона и в составе витамина В12.

1. Необходим бобовым растениям для обеспечения размножения **клубеньковых бактерий**;
2. Участвует в синтезе метионина;
3. Наряду с магнием и марганцем активирует фермент гликолиза фосфоглюкомутазу и фермент аргиназу, гидролизующий аргинин;

Внешние признаки недостатка кобальта сходны с признаками **азотного голода**.

Медь

Поступление меди в растение

Медь поступает в клетки в форме иона Cu^{2+} .

Около 70 % всей меди, находящейся в листьях, сосредоточены в **хлоропластах**.

Медь входит в состав многих важных окислительно-восстановительных ферментов

Роль меди в **Метаболизме**

1. Входит в состав **Пластоцианина** – белка-переносчика электронов между фотосистемами **ФС2** и **ФС1**;
2. Входит в состав **ферментов**, катализирующих окисление аскорбиновой кислоты, дифенолов и гидроксилирование монофенолов;
3. Входит в состав ферментов дыхательной цепи **митохондрий**;
4. Входит в состав **нитратредуктазного** комплекса и влияет на синтез **Леггемоглобина**
5. Повышает устойчивость растений к полеганию так как влияет на активность ингибиторов роста фенольной природы;
6. Повышает засухо-, морозо- и жароустойчивость;

Недостаток меди вызывает

1. Задержку роста и цветения;
2. Хлороз;
3. Потерю тургора и завядание растений;
4. У злаков при недостатке меди не развивается колос;
5. у плодовых появляется суховершинность;
6. При дефиците меди белеют и отмирают кончики листьев, листья и плоды плодовых деревьев покрываются бурыми пятнами;

Цинк

Поступление цинка в растение Цинк поступает в растение в форме катиона Zn^{2+} .

Роль цинка в метаболизме растения

1. Необходим для функционирования ряда ферментов **гликолиза** –

Например гексокиназы, енолазы, триозофосфатдегидрогеназы, альдолазы

2. Активирует ферменты, катализирующие расщепление угольной кислоты до углекислого газа и воды;

Это помогает использованию углекислого газа в процессе **фотосинтеза**

3. Участвует в образовании аминокислоты триптофана;

Именно с этим связано влияние цинка на синтез белков, а также фитогормона **Инодол уксусная кислота (ИУК)**, предшественником которой является триптофан. Подкормка цинком способствует увеличению содержания ауксинов в тканях и активирует их рост

Симптомы дефицита цинка

1. Нарушается фосфорный обмен: **фосфор** накапливается в корнях, задерживается его транспорт в надземные органы, замедляется превращение фосфора в органические формы.
2. Уменьшается содержание сахарозы и **крахмала**;
3. Увеличивается количество органических кислот и небелковых соединений азота – амидов и аминокислот.

4. В 2-3 раза подавляется скорость деления клеток. Это приводит к морфологическим изменениям листьев, нарушению растяжения клеток и дифференциации тканей.
5. Наиболее характерный признак цинкового голодания – это задержка роста междуузлий и листьев, появление хлороза и развитие розеточности.

Бор

В клетках большая часть бора сосредоточена в клеточных стенках.

Роль бора в метаболизме растения

1. Усиливает рост пыльцевых трубок, прорастание пыльцы, увеличивает количество цветков и плодов;
2. Снижает активность некоторых дыхательных ферментов, оказывает влияние на углеводный, белковый и нуклеиновый обмен;

Симптомы недостаток бора

1. Нарушается формирование репродуктивных органов, оплодотворение, плодоношение и созревание семян;
2. Наруваются синтез, превращения и транспорт **углеводов**;
3. Так как бор не может реутилизироваться и поэтому при борном голодании прежде всего отмирают конусы нарастания, останавливается рост побегов и корней, листовые пластинки утолщаются, скручиваются, становятся ломкими, цветки не образуются.

Влиянию различных микроэлементов на рост растения будет посвящена одна из приведенных в данном пособии **лабораторных работ**.

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Из курса экологии вы должны уже быть знакомы с таким понятием как «Бочка Либиха». Используя учебник экологии, например за авторством Н.А. Березиной [3] и материал этого раздела, объясните, почему нехватка хотя бы одного из химических элементов является лимитирующим фактором для растения?
2. С помощью учебника ботаники повторите строение корня. Что такое ризодерма? Как она образуется?
3. Как вы думаете, о преобладании какого типа транспорта веществ это свидетельствует – активного или пассивного? Почему?
4. Какие особенности структуры молекулы какого либо вещества делают ее полярной?
5. Кукую физиологическую роль в метаболизме растений играют сера, азот, калий, кальций, магний?

6. Атомы каких элементов играют важную роль в поддержании третичной структуры белка за счет образования ковалентных связей между различными участками полипептидной цепи?
7. Какова роль леггемоглобина в процессе усвоения растениями азота?
8. Какие важные для метаболизма растения вещества синтезируются в бактероидах?
9. Вспомните, атомы каких металлов входят в состав активных центров ферментов дыхательной цепи?

1.8 Рост и развитие растения

Рост и развитие – неотъемлемые свойства любого живого организма.

Рост растения, как и любого другого организма тесно связан с таким понятием как **Онтогенез**.

Термином **Онтогенез** обозначается индивидуальное развитие организма от зиготы или вегетативного зародыша до его естественной смерти.

В ходе онтогенеза реализуется наследственная информация организма – генотип. А под воздействием **генов** и конкретных условий окружающей среды формируется фенотип – совокупность всех признаков и свойств данного индивидуального организма.

Необходимо понимать различия между понятиями **Рост** и **Развитие**

Рост – это необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма растения, связанное с новообразованием элементов составляющих его структуру.

Развитие, же – это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей в процессе онтогенеза. Возникновение качественных различий между клетками, тканями и органами получило название **Дифференцировка**

Рост и развитие тесно взаимосвязаны, однако не всегда развитие сопровождается ростом. Например растение может долгое время расти и при этом находиться в одной и той же фазе развития, например ювенильной. В то же время, в процессе онтогенеза растение может уменьшать свои размеры, например, когда осенью у двулетних растений отмирает надземная часть побега. Кроме того, быстрый рост может сопровождаться медленным развитием и **наоборот**

Процессы роста и развития происходят на всех уровнях организации:

1. Субклеточном;
2. Клеточном;
3. Организменном;

Особенности роста клеток

Различают следующие фазы **Онтогенеза** растительной клетки:

1. Эмбриональная фаза;
2. Фаза растяжения;
3. Фаза дифференцировки;
4. Фаза зрелости;
5. Старение и смерть;

Эмбриональная фаза

Находясь на эмбриональной стадии развития клетка растения способна к делению. При этом, период существования клетки от момента её образования путём деления материнской клетки до собственного деления или гибели носит название **Клеточный цикл** (рисунок 1.27) Эмбриональная фаза или митотический цикл клетки делится на два периода:

1. Собственно **деление клетки** или **Митоз**, длительностью 2-3 часа;
2. Период между делениями или интерфаза длительностью 15-20 часов. В свою очередь интерфаза подразделяется на несколько периодов:
 - a) Пресинтетический – период G1 (от англ. gap – интервал). В этот период в клетке синтезируются нуклеотиды и ферменты, необходимые для синтеза **ДНК**. Происходит синтез **РНК**.
 - b) Синтетический период – S. В данный период происходит удвоение **ДНК** и образование белков-гистонов.
 - c) Премитотический период – G2. В течении данного периода продолжается синтез **РНК** и белков. Репликация митохондриальной и пластидной **ДНК** происходит на протяжении всей интерфазы.

Клетки образовательных тканей находятся на эмбриональной стадии в течении всей своей жизни

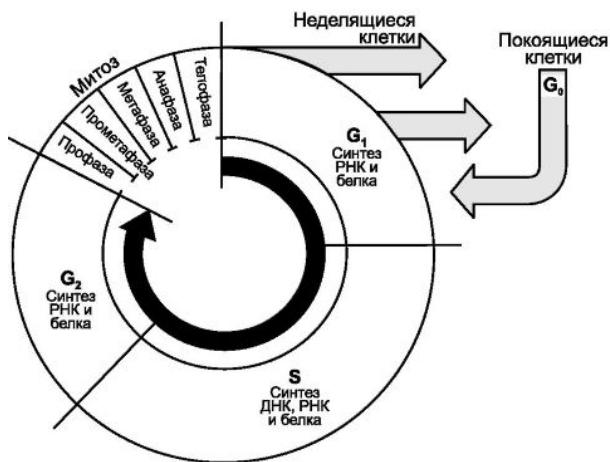


Рис. 1.27: Схема клеточного цикла

Фаза растяжения

Прекратившие деление клетки переходят к росту путем растяжения. Процесс роста клетки растяжением можно описать следующей цепочкой событий:

1. Под действием гормона **ауксина** активируется транспорт протонов в **клеточную стенку**
2. **Клеточная стенка** разрыхляется, становится более упругой, вследствие чего в **центральную вакуоль** клетки начинает поступать вода.
3. Растущая клетка начинает увеличиваться в размерах за счет образования **большой центральной вакуоли** и формирования органелл и цитоплазмы.
4. В везикулах аппарата Гольджи из галактуроновой кислоты начинает синтезироваться пектин, а на наружной стороне плазмалеммы – **целлюлозные волокна**
5. В **клеточную стенку** начинают включаться новые волокна целлюлозы и пектиновые вещества.
6. В конце фазы растяжения усиливается лигнификация клеточных стенок, что снижает ее упругость и проницаемость, накапливаются ингибиторы роста, повышается активность оксидазы **ИУК**, снижающей содержание **ауксина** в клетке.

Фаза дифференцировки

На данной стадии клетка приобретает морфологические и физиологические особенности, необходимые ей для дальнейшего функционирования в составе определенной ткани (рисунок 1.28) В основе процессов дифференцировки лежит изменение активности или **Экспрессия генов** различных генов.

Сигналами для экспрессии только определенных генов служат сочетания фитогормонов, метаболитов и физико-химических факторов (например, давление соседних клеток)

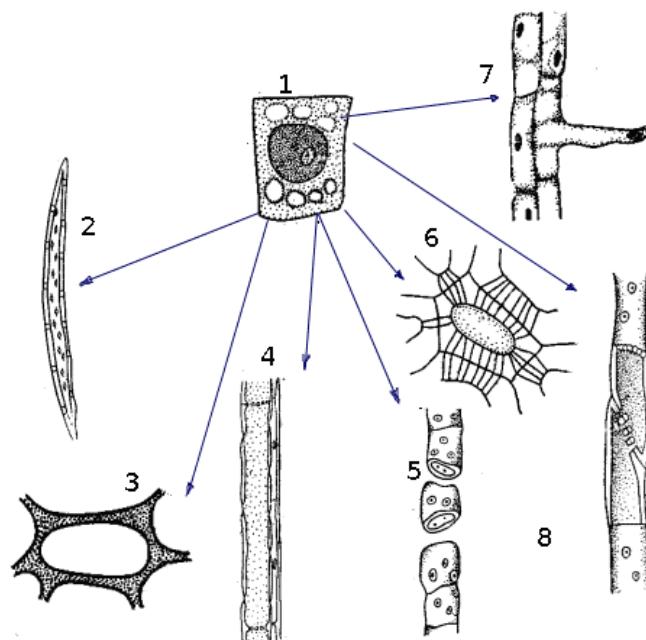


Рис. 1.28: Различные типы растительных клеток

Таким образом, каждая клетка растения содержит в своем геноме полную информацию о развитии всего организма и, потенциально, может дать начало формированию целого растения. Данное свойство носит название **Тотипатентность**.

Однако, находясь в составе организма, эта клетка будет реализовать только часть своей генетической информации.

Фаза зрелости

Зрелая клетка начинает выполнять функции, свойственные клеткам той **ткани**, в состав которой она входит.

Некоторые ткани состоят из мертвых клеток. Такими тканями являются, например ксилема и склеренхима

Старение и смерть

Старение и смерть клетки происходит в результате:

1. Накопления повреждений в генетическом аппарате, клеточных мембранах и включениях;
2. Генетической програмированной клеточной смерти¹²

¹²Генетически запограммированная смерть клеток животных называется апоптоз

При старении клеток происходит усиление процессов гидролиза входящих в состав клетки веществ и одновременное ослабление процессов синтеза новых веществ. В органеллах и цитоплазме образуются автофагические вакуоли, разрушаются **хлорофилл** и **хлоропласти**, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, ядрышко, набухают **митохондрии**, в них снижается число крист, вакуолизируется ядро.

Гибель клетки становится необратимой после разрушения **клеточных мембран**, в том числе и **тонопласта**, выхода содержимого вакуоли и лизосом в цитоплазму

Этапы онтогенеза высших растений

Каждый растительный организм в своем развитии проходит ряд этапов, характеризующихся морфологическими и физиологическими особенностями.

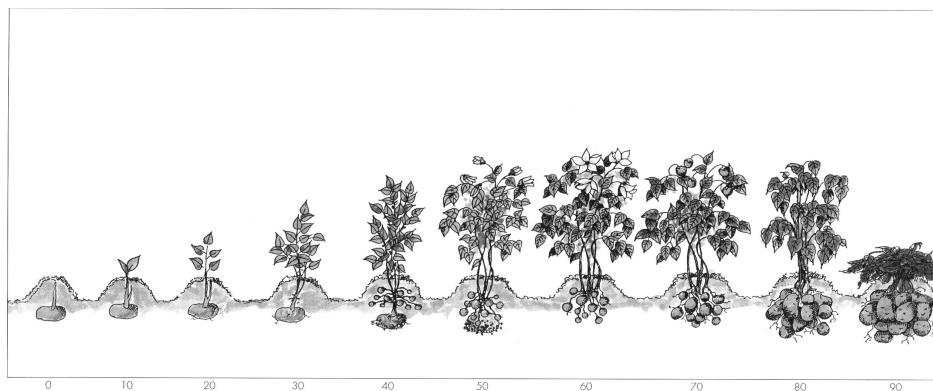


Рис. 1.29: Этапы онтогенеза растения

Ювенильный этап

Ювенильный этап (рисунок 1.29) начинает с прорастания семян или органов вегетативного размножения и характеризуется накоплением вегетативной массы. Растения на этом этапе не способны к половому размножению.

Этап зрелости и размножения

Зрелое (взрослое) растение способно к половому размножению. Происходит формирование генеративных органов и образование плодов.

У растений выделяют следующие типы размножения:

1. **Половое размножение**, когда новый организм появляется в результате слияния половых клеток – гамет;
2. **Бесполое размножение**, когда новый организм развивается из спор;
3. **Вегетативное размножение** – воспроизведение растений из вегетативных частей растения (клубней, луковиц, отводок)

;

Жизненный цикл всех растений характеризуется чередованием двух поколений – гаплоидного Гаметофита и диплоидного Спорофита. При этом, эволюция растений была направлена в сторону постепенной редукции гаметофита. Так, у споровых растений гаметофит и спорофит являются самостоятельными организмами. У семянных же растений гаметофит утратил самостоятельность, женский гаметофит существует в виде семязачатка внутри завязи цветка, а мужской гаметофит – это пыльцевое зерно (рисунок 1.30 б).

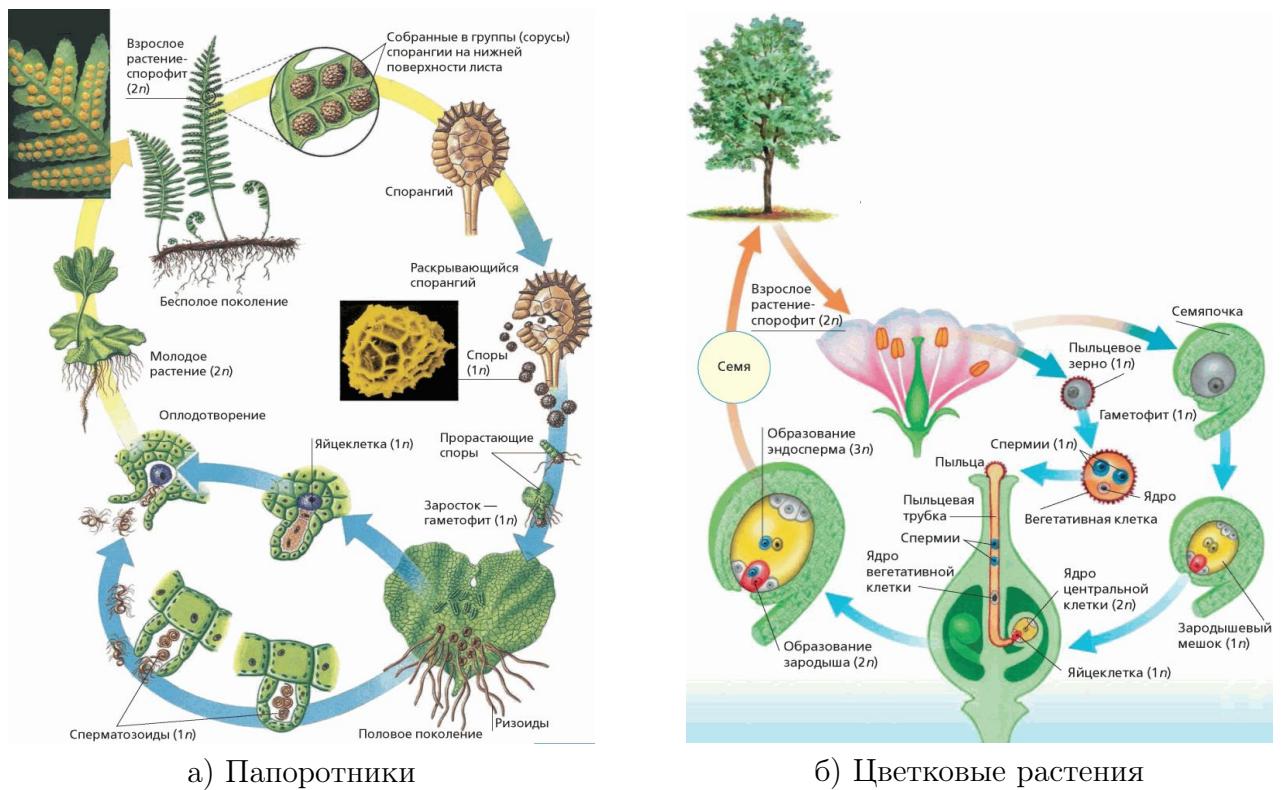


Рис. 1.30: Схема жизненного цикла споровых и цветковых растений

Схема взята из [18]

В зависимости от количества циклов полового размножения в жизненном цикле, все растения делятся на две большие группы:

1. **Монокарпические растения** (плодоносящие один раз). К монокарпическим относятся все однолетние растения, некоторые двулетние и многолетние.
2. **Поликарпические растения** (плодоносящие многократно). Большинство многолетних растений

Среди монокарпических растений выделяют такие жизненные формы, как

1. **Эфимеры** – растения, Жизненный цикл которых занимает всего несколько недель
2. Однолетники (яровые и озимые злаки, картофель, бобовые)

3. Двулетники (корнеплоды, капуста, лук)
4. Многолетники (агавы, некоторые пальмы)

В свою очередь, серди поликарпических растений выделяют виды, цветущие на [17]:

1. 1-ый год жизни (ряд многолетних злаков);
2. 2-ой год жизни (люцерна, многолетний люпин);
3. 3-ий год жизни (ягодные кустарники);
4. 8-12 год жизни (яблоня, груша);
5. 25-30 год жизни (липа, клен);
6. 40-60 год жизни (дуб);

Инициация перехода к цветению осуществляется под действием внешних факторов, таких как температура (**Яровизация**), чередование дня и ночи (**Фотопериодизм**) или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения. Растения, нуждающиеся в яровизации, называют озимыми, а развивающиеся без нее – яровыми.

Различия между озимыми и яровыми формами зерновых культур обусловлены генетически. Так, озимая и яровая рожь различаются всего по одному гену

В зависимости от реакции на длину дня, растения делятся на

1. Короткодневные, переходящие к цветению только тогда, когда день короче ночи (рис, соя);
2. Длиннодневные (хлебные злаки, крестоцветные, укроп);
3. Растения, нуждающиеся в чередовании разных фотопериодов, а также
4. Нейтральные по отношению к длине дня (гречиха, горох);

Длиннодневные растения распространены, в основном, в умеренных и приполярных широтах, короткодневные – в субтропиках

У большинства растений наибольшей чувствительностью к фотопериоду обладают листья, только что закончившие рост. Основную роль в восприятии фотопериода играет белок **фитохром**, который под действием света может менять свою конформацию.

Цветы – это органы полового размножения (**Генеративные органы**). Цветки как органы полового размножения могут быть обоеполыми или раздельнополыми. Они формируются на одних и тех же (однодомность) или на разных (двудомность) растениях.

Факторы внешней среды, приводящие к увеличению содержания в растении цитокининов и **ауксинов**, увеличивают долю женских цветков, а повышающие концентрацию гиббереллинов – мужских.

Двойное оплодотворение

Одной из особенностей цветковых растений является двойное оплодотворение. При этом, в процессе оплодотворения выделяют три фазы:

1. Опыление, когда пыльцевое зерно попадает на рыльце пестика;
2. Прорастание пыльцы и рост пыльцевой трубы в тканях пестика;
3. Собственно оплодотворение, то есть образование зиготы;

При двойном оплодотворении зигота образуется при слиянии спермия пыльцевой трубы (мужской **Гаметофит**) с яйцеклеткой зародышевого мешка (женский **Гаметофит**). В это же время, второй спермий соединяется с вторичным диплоидным ядром центральной клетки зародышевого мешка.

Плод развивается из завязи цветка и, как правило, содержит семена. Плоды могут формироваться без оплодотворения и образования семян. Это явление называется **Партенокарпия**. Образование партенокарпических (бессемянных) плодов может происходить при обработке растений **ауксинами** и гиббереллинами. Однако обычно цветки без опыления и оплодотворения опадают.

Этап старости и отмирания

Этап старости и отмирания (рисунок 1.29) включает в себя период от полного прекращения плодоношения до смерти организма. Для него характерно прогрессирующее ослабление жизнедеятельности.

У многих растений периодически отмирают отдельные элементы побега:

1. Однолетние растения погибают целиком;
2. У многолетних трав ежегодно полностью отмирает надземная часть, а корневая система остается жизнеспособной;
3. У многих растений стареют и опадают ранее образовавшиеся листья;
4. У листвопадных деревьев осенью одновременно стареют и опадают все листья одновременно.

Перед опадением листа или плода в основании черешка листа или плодоножки образуется отделительный слой – зона, где у клеток размягчаются и частично растворяются клеточные стенки и срединные пластинки. Этот процесс начинается под воздействием этилена, который вырабатывается стареющими листьями и созревающими плодами.

Дифференцировка и рост растений

У животных в течение жизни происходит лишь увеличение размеров заложенного перед рождением органа, а у растений – заложение и увеличение размеров органа идет параллельно в течение всего онтогенеза

Характерной чертой растений является то, что новые ткани и органы растений формируются за счет деятельности специальной образовательной ткани, которая носит название **Меристемы**

Существование меристем поддерживается инициальными клетками **Инициалии**, длительное время способными к делению путем митоза.

У мхов, хвоцей и папоротников в апикальной меристеме имеется только одна инициация в виде трехгранной пирамиды с выпуклым основанием, у других высших растений инициаций несколько и они трудноотличимы от остальных клеток **Апекса** [1]

Более длительная способность к делению является следствием меньшей частоты делений и большей длительности интерфазы.

Различают следующие типы меристем:

1. Апикальные (верхушечные) **Меристемы** расположены на концах побегов и корней – **Апексах** (рисунок 1.31). Апикальные меристемы побега и корня представляют собой не только образовательные ткани, но и главные координирующие центры влияющие на морфогенетические процессы в целом растении;

Так как кончики растущего корня или стебля первыми ощущают на себе действие факторов окружающей среды, в них расположены многие рецепторные системы растения

2. Латеральные (боковые) **Меристемы** образуют слои клеток вдоль побега и корня В результате деления клеток камбия образуются ксилема и флоэма;
3. Интерколлярные или вставочные **Меристемы** – расположены в основании междуузлий и листьев;

Морфогенез, то есть формообразование у растений включает в себя процессы заложения, роста и развития

1. Клеток (цитогенез);
2. Тканей (гистогенез);

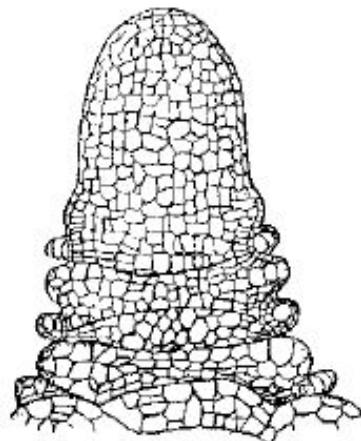


Рис. 1.31: Апекс побега элладеи

Рисунок приведен согласно [8]

3. Оганов (органогенез);

Процессы морфогенеза генетически запрограммированы и скоординированы между собой

Включение и выключение генетических программ в клетке зависит от поступления в клетку сигналов, особенно **фитогормонов**, из других клеток.

В процессе морфогенеза растительного организма наблюдается поляризация развития отдельных структур. **Поляризация** биологических структур – это ориентация процессов и структур в пространстве, то есть физиолого-биохимические и анатомо-морфологические свойства изменяются в определенном направлении.

Поляризация вызывается:

1. Градиентами осмотического давления;
2. pH;
3. Концентрации кислорода и углекислого газа;
4. Гормональными, электрическими и трофическими контактами с соседними клетками;
5. Механическим давлением;

У растительных клеток найдены рецепторы фитогормонов, позволяющие клеткам «ощущать» наличие гормонов в окружающей среде. При культивировании клеток в искусственной среде проявляется так называемый «эффект массы». Он выражается в том, что единичная изолированная клетка редко переходит к делению. Чем гуще суспензия клеток, тем большее их число начинает делиться. Для дифференциации большое значение имеет наличие в клеточной стенке белков лектинов, участвующих в узнавании и взаимодействии клеток

В процессе роста наблюдается также зависимость роста и развития одних органов от других – **Ростовые корреляции**.

Например, очевидно, что развитие побега зависит от корня, поставляющего минеральные вещества и воду. В свою очередь, побег поставляет в корень органические соединения. По этой причине, площадь коневой системы дерева сопоставима с площадью его кроны

Основную роль в процессе роста играют гормональные взаимодействия между частями растения.

Примером гормональной регуляции служит явление апикального доминирования, которое заключается в торможении верхушкой побега или корня развития соответственно пазушных почек или боковых корней

Апикальное доминирование доминирование обусловлено тем, что:

1. Точка роста побега, содержащая большое количество **ауксина**, является мощным центром, притягивающим питательные вещества и гормон **цитокин** синтезированный в корне;
2. **Ауксин** задерживает образование проводящих пучков, соединяющих боковые почки с центральной проводящей системой;

Апикальное доминирование исчезает при удалении апекса центрального побега. После этого начинается интенсивный рост боковых побегов.

Ростовые корреляции используются в растениеводстве для получения большего количества продукции. Например, пасынкование – удаление боковых побегов у томатов способствует образованию более крупных плодов, пикировка – обрывание кончиков корней при пересадке рассады овощей увеличивает число боковых корней

Процессам роста, как и другим физиологическим явлениям, свойственна периодичность, которая вызывается как особенностями самих процессов, так и факторами внешней среды.

Наиболее распространены в организме растения процессы с периодичностью около суток. К таким процессам относятся

1. Изменения митотической активности в меристемах
2. **Фотосинтез**
3. **Дыхание**
4. Открытие и закрытие цветков

Суточные ритмы связаны с суточными колебаниями освещенности и температуры.

Кроме суточной для растений характерна сезонная периодичность, заключающаяся в наступлении периодов покоя. Различают следующие типы покоя:

1. **Вынужденный покой**, обусловленный факторами внешней среды, препятствующими прорастанию;
2. Физиологический покой (глубокий покой), который регулируется балансом стимуляторов и ингибиторов роста

Из состояния вынужденного покоя растение выходит как только условия окружающей среды становятся благоприятными.

Растения, находящиеся в физиологическом покое, не переходят к росту даже при благоприятных условиях среды. Для выхода семян из глубокого покоя их подвергают стратификации. **Стратификация** заключается в выдерживании влажных семян при пониженной температуре.

Кинетика ростовых процессов

Кривую, описывающую скорость роста, можно разделить на 4 участка (рисунок 1.32):

1. Лаг-период – рост почти не заметен и идут процессы, подготовливающие организм к видимому росту;
2. Лог-фаза – скорость роста изменяется логарифмически;
3. Фаза замедления роста;
4. Стационарная фаза;

Для измерения скорости роста используются следующие показатели.

Удельная скорость роста r – прирост массы растения или отдельного его органа в единицу времени, который рассчитывается по формуле Блекмана 1.7 [11]

$$r = \frac{\lg \frac{W_1}{W_0}}{x} 2,3026t \quad (1.7)$$

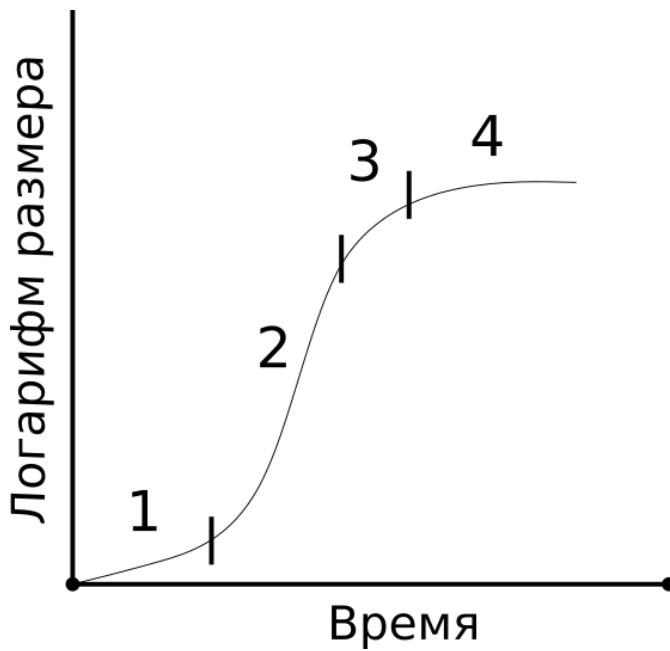


Рис. 1.32: Кривая роста

где W_0 – начальный, а W_1 – конечный вес сухого вещества, t – промежуток времени между определениями.

Относительный или процентный рост R – прирост, вычисленный в процентах от исходного веса растения или органа 1.8:

$$R = \frac{W_1 - W_0}{W_0} \times 100 \quad (1.8)$$

Абсолютная скорость роста K – величина прироста за промежуток времени, отнесенная к единице времени 1.9:

$$K = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \quad (1.9)$$

Влияние факторов внешней среды на рост растений

На рост растений оказывают влияние такие факторы, как

1. Продукты жизнедеятельности одних растений могут подавлять рост других – аллелопатия;
2. Продукты жизнедеятельности микроорганизмов (антибиотики, регуляторы роста)
3. Факторы внешней среды, такие как температура воздуха, уровень освещенности и т.д.

Свет

Растения воспринимают свет не только как источник энергии, но и в качестве сигнала, характеризующего условия среды. Растение воспринимают изменение длины светового дня с помощью специальных молеку-рецепторов – фитохрома, опосредующего действие света на морфогенез. **Фитохром** состоит из двух белковых субъединиц и хромофора – незамкнутого тетрапиррола, относящегося к группе фикобилинов. **Фитохром** синтезируется в форме, поглощающей красный свет ($\Phi 660$). Под действием красного света эта форма фитохрома переходит в активную форму, поглощающей дальний красный свет ($\Phi 730$). Под действием дальнего красного света и в темноте $\Phi 730$ превращается обратно в $\Phi 660$.

Фитохром оказывает на клетку следующие физиологическое воздействие:

1. Изменяет проницаемость **клеточных мембран**;
2. Регулирует движение **хлоропластов**;
3. Влияет на синтез ферментов и стимуляторов роста **гиббереллинов** и **цитокининов**;

Температура

Различают три основные температурные точки:

1. Минимальная температура, при которой начинается рост растения;
2. Оптимальная температура, наиболее благоприятная для роста растения;
3. Максимальная, при которой рост растения прекращается;

В зависимости от приспособленности к температурному режиму различают:

1. Теплолюбивые растения (минимальная температура выше 10 °C, оптимальная 30-40 °C)
2. Холодостойкие растения (минимальная температура 0-5 °C, оптимальная 25-30 °C)

Водный режим

Недостаточное снабжение растений водой задерживает рост побегов и кратковременно стимулирует с последующим торможением рост корней.

Минеральное питание

Для нормального роста необходимо достаточное снабжение всеми питательными элементами.

Фитогормоны

Фитогормоны образуются в процессе обмена веществ растений и оказывают в очень малых количествах регуляторное и координирующее влияние на физиологические процессы в разных органах. Различают стимуляторы и ингибиторы роста.

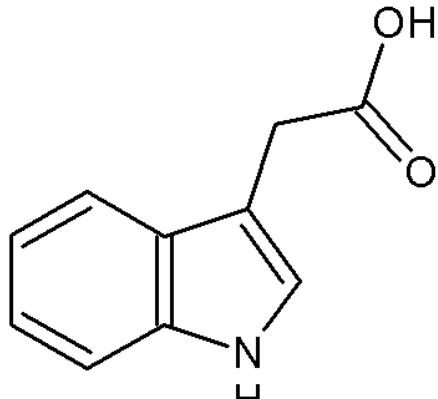
Следует помнить, что стимуляторы роста, применяемые в сверхоптимальных дозах, способны подавлять ростовые процессы

Ауксины

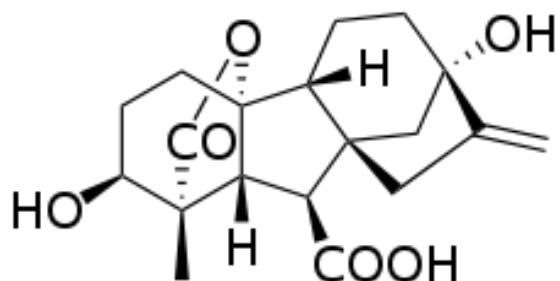
Главным представителем Ауксинов в растениях является ИУК (рисунок 1.8) Она синтезируется из триптофана в верхушке побега. Разрушается ИУК ферментом ИУК-оксидазой.

Ауксин оказывает стимулирующие влияние на следующие процессы, происходящие в растении:

1. Стимулирует деление и растяжение клеток;
2. ИУК активирует протонную помпу в плазмалемме, что приводит к закислению и разрыхлению **клеточной стенки** во время роста клетки за счет **растяжения**;
3. Необходим для образования проводящих пучков и корней;
4. Комплекс ИУК с рецептором транспортируется в ядро и активирует синтез РНК, что в свою очередь, приводит к усилению **синтеза белков**;



a) Ауксин



б) Гибберелин

Цитокинины

Цитокинины образуются путем конденсации аденоzin-5-монофосфата и изопентенилпирофосфата в апикальной меристеме корня. Много цитокининов в развивающихся семенах и плодах.

Цитокины стимулируют следующие процессы:

1. В присутствии вызывает **ауксина** деление клеток;
2. Активируют дифференциацию **пластид**;
3. Повышают активность АТФ-сингтетазы;
4. Способствуют выходу почек, семян и клубней из состояния покоя;
5. Предотвращают распад **хлорофилла** и деградацию клеточных органелл;

6. Комплекс цитокининов с белковым рецептором повышает активность РНК-полимеразы. При повышается Экспрессия генов этом увеличивается число полисом и активируется синтез белка;

Гиббереллины

В настоящее время известно более 70 гиббереллинов кислой и нейтральной природы

Наиболее известным и распространенным гиббереллином является гибберелловая кислота (рисунок 1.8). Исходным веществом для синтеза гибберелинов является Ацетил-КоА. Гибберелины синтезируются в листьях и корнях.

Гибберелины способствуют:

1. Удлинению стебля;
2. Выходу семян из состояния покоя;
3. Формированию гранулярного эндоплазматического ретикулума;
4. Образованию цветоноса и цветению;
5. Активируют деление клеток в апикальных и интеркалярных меристемах;
6. Повышают активность ферментов синтеза фосфолипидов;
7. Комплекс гиббереллина с белковым цитоплазматическим рецептором стимулирует синтез нуклеиновых кислот и белка;

Абсцизовая кислота

Синтезируется в листьях и корневом чехлике двумя путями: из мевалоновой кислоты или путем распада каротиноидов. Абсцизовая кислота (АБК) тормозит рост растений и является антагонистом стимуляторов роста.

Однако у огурца АБК активирует удлинение гипокотиля, а у черенков фасоли образование корней

АБК ускоряет распад нуклеиновых кислот, белков, хлорофилла, ингибирует мембранный протонный помп.

АБК накапливается в клетках

1. При неблагоприятных условиях внешней среды;
2. В стареющих листьях;
3. В покоящихся семенах;
4. В отделительном слое черешков листьев и плодоножек;

Этилен

Газ этилен синтезируется из метионина или путем восстановления ацетилена. Много этилена накапливается в стареющих листьях и созревающих плодах.

Этилен вызывает следующие физиологические эффекты:

1. Тормозит рост стеблей и листьев;
2. Изменяет направление роста клеток с продольного на поперечное, что приводит к утолщению стебля;
3. Ускоряет образование корней;
4. Ускоряет созревание плодов, прорастание пыльцы, семян, клубней и луковиц.

Брассиностероиды

Брассиностероиды содержатся в разных органах растений, но особенно много их в пыльце. Они стимулируют рост в длину и толщину проростков, усиливая как деление, так и растяжение клеток.

Синтетические регуляторы роста

Различают следующие типы синтетических регуляторов роста:

1. **Ретарданты** ингибируют рост стебля благодаря торможению растяжения клеток и подавлению синтеза гиббереллинов. Стебли становятся более короткими и утолщаются, в результате повышается устойчивость растения к полеганию.
2. **Морфактины** препятствуют прорастанию семян, образованию и росту побегов, ослабляют апикальное доминирование у побегов и усиливают его у корней.
3. Гербициды служат для уничтожения растительности.

Есть гербициды общего действия, когда погибают все растения, и селективные для избирательного уничтожения определенных классов растений. Они могут подавлять **фотосинтетическое** или **окислительное** фосфорилирование

4. Дефолианты ускоряют листопад у растений, что активирует созревание семян и плодов и облегчает механизированную уборку урожая.
5. Десиканты вызывают ускоренное высушивание листьев и стеблей, что позволяет вести сбор семенников бобовых культур и уборку картофеля комбайнами.
6. Сениканты – смесь физиологически активных веществ, вызывающих ускорение созревания и старения сельскохозяйственных растений

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Приведите примеры, когда у растения происходит быстрый рост при медленном развитии?
2. Воспользуйтесь учебником общей биологии, например учебником Грина [5] и повторите тему «Генетический код». Каким образом в молекуле ДНК хранится наследственная информация?
3. На какой стадии своего развития клетка способна к делению?
4. Клетки какой ткани все время находятся на эмбриональной стадии развития?
5. Воспользуйтесь учебником общей биологии повторите тему «Клеточный цикл». Сравните деление клетки митозом и мейозом. В чем сходство и в чем различие этих способов деления? Какие клетки делятся путем мейоза?
6. Какие типы тканей растения вы знаете, по каким характерным чертам различаются клетки той или иной ткани?
7. Какие факторы окружающей среды способны привести к нарушениям в генотипе?
8. Какие растения относятся к высшим споровым?
9. В жизненном цикле каких растений преобладает Гаметофит, а Спорофит представлен коробочкой на ножке?
10. Если клетки-инициалии долгое время способны поддерживать деление митозом, то на какой стадии развития они находятся?
11. Какую роль в синтезе белка играет РНК
12. Назовите основные этапы онтогенеза злаковых.

1.9 Приспособление и устойчивость растений

Понятие о стрессе

Рост и развитие растения происходят под воздействием постоянно меняющихся условий окружающей среды. В ответ на действие неблагоприятных факторов среды растение начинает испытывать стресс

Стресс – это общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов.

Стрессоры – это неблагоприятные факторы внешней среды, способные вызвать **Стресс**.

Для растений, как и для других организмов характерны три фазы стресса:

1. Первичная стрессовая реакция;
2. Фаза адаптации;
3. Фаза истощения;

Действие стрессора зависит от:

1. Величины повреждающего фактора
2. Длительности его воздействия
3. Сопротивляемости растения
4. Фазы онтогенеза

Наиболее устойчивы растения, находящиеся в состоянии покоя. Наиболее чувствительны растения в молодом возрасте

Первичная стрессовая реакция

Реакция на стресс на клеточном уровне

К первичным неспецифическим процессам, происходящим в клетках растений при действии любых **Стрессоров**, относятся:

1. Повышение проницаемости мембран, деполяризация мембранныго потенциала **плазмалеммы**.
2. Вход ионов **кальция** в **цитоплазму** из **клеточных стенок** и органелл (**вакуоль**, эндоплазматическая сеть, **митохондрии**)
3. Сдвиг pH цитоплазмы в кислую сторону.
4. Активация сборки актиновых микрофилааментов цитоскелета, в результате чего возрастаает вязкость цитоплазмы.
5. Усиление поглощения кислорода и трата **АТФ**, развитие процессов, идущих с образованием свободных радикалов.

6. Повышение содержания аминокислоты пролина, которая может образовывать гидрофильные коллоиды способствующие удержанию воды в клетке.

Пролин может связываться с белковыми молекулами, защищая их от денатурации

7. Активация синтеза стрессовых **белков**
8. Усиление активности протонной помпы в **плазмалемме**, препятствующей неблагоприятным сдвигам в концентрации ионов.
9. Усиление синтеза **этилена** и **абсцизовой кислоты**, торможение деления и роста, поглотительной активности клеток.

Белки теплового шока

Эти белки локализуются в ядре, цитозоле, клеточных органеллах.

Гены белков теплового шока лишены инtronов, а сами белки имеют период жизни около 20 ч, в течение которого клетка сохраняет устойчивость к высокой температуре – **Термоустойчивость**.

В ядре и ядрышке **Белки теплового шока (БТШ)** образуют гранулы, связывая **ДНК** и защищая ее тем самым от распада. После прекращения **Стрессового состояния ДНК** вновь освобождается и начинают функционировать.

БТШ стабилизируют **плазмалемму**, проницаемость которой в условиях **Стресса** возрастает.

Реакция на стресс на уровне организма

В невысоких дозах повторяющиеся **Стрессы** приводят к закаливанию организма,

Причем закаливание к одному **Стрессору** способствует повышению устойчивости организма и другим повреждающим факторам

На уровне организма сохраняются все клеточные механизмы адаптации, а так же начинают проявляться новые механизмы, которые связаны с взаимодействием органов в целом растении. К механизмам адаптации всего растения как целостного организма относятся:

1. Конкурентные отношения между отдельными органами за физиологически активные вещества и пищу;

Это позволяет растениям в экстремальных условиях сформировать лишь такой минимум органов, которые они в состоянии обеспечить необходимыми веществами для созревания

2. Ускорение процессов старения и опадения нижних листьев и использование продуктов их гидролиза для питания молодых листьев и формирования генеративных органов;

Реакция на стресс на уровне популяции

На популяционном уровне включается **естественный** отбор, приводящий к появлению более приспособленных к данным условиям организмов и новых видов.

В условиях длительного и сильного **Стресса** в первую очередь гибнут неустойчивые растения, тогда, когда более устойчивые, могут выжить и оставить потомство в виде семян. В результате общий уровень устойчивости в популяции возрастает.

Засухоустойчивость и устойчивость к перегреву

Действие засухи в первую очередь приводит к уменьшению в клетках свободной воды, что влияет на гидратные оболочки **белков** и функционирование **ферментов**

При длительном завядании в организме растения происходят следующие изменения:

1. Активируются процессы гидролиза, и, как следствие, увеличивается содержание в клетках низкомолекулярных **белков** и **углеводов**;
2. В листьях замедляется синтез **РНК** и активируются синтез **рибонуклеаз**;
3. В **цитоплазме** наблюдается распад полисом.
4. Изменения **ДНК**, происходят лишь при длительной засухе;
5. Из-за уменьшения количества свободной воды возрастает концентрация вакуолярного сока.
6. Быстро тормозится клеточное деление и растижение, что приводит к образованию мелких клеток и замедлению **Роста** растений.
7. Скорость роста корней в начале засухи увеличивается и снижается лишь при длительном недостатке воды в почве.
8. При засухе в корнях ускоряется дифференцировка клеток и происходит опробковение и субернизация экзодермы.

При обезвоживании у растений, не приспособленных к засухе, вначале значительно усиливается, а затем снижается интенсивность **дыхания**

У засухоустойчивых растений в этих условиях существенных изменений **дыхания** не наблюдается.

Во время засухи наряду с обезвоживанием происходит еще и перегрев растений. Под действием высокой температуры наблюдается:

1. Увеличивается концентрация клеточного сока и проницаемость **клеточных мембран**.
2. В результате выхода из клетки веществ, растворенных в клеточном соке, постепенно снижается осмотическое давление.
3. При температуре выше 35 °C усиливается гидролиз крахмала и белков. Это приводит к увеличению содержания моносахаров, аминокислот и аммиака и, как следствие к повышению осмотического давления.

Аммиак токсичен для клеток неустойчивых к перегреву растений

4. У жаростойких растений наблюдается рост содержания органических кислот, связывающих избыточный аммиак.
5. В клетках растений начинают синтезироваться стрессовые **белки теплового шока**.

Засухоустойчивость сельскохозяйственных растений повышается в результате предпосевного закаливания семян:

перед посевом семяна ненадолго намачиваются водой, а затем вновь высушиваются

Устойчивость растений к низким температурам

Растения различных мест обитания имеют неодинаковую устойчивость к низким температурам: многие растения Крайнего Севера выдерживают охлаждение до -60 °C, тогда как большинство теплолюбивых растений южного происхождения плохо переносит низкие положительные температуры. Например, хлопчатник гибнет в течение суток при 1-3 °C.

Устойчивость растений к низким температурам подразделяют на:

1. **Холодоустойчивость** или устойчивость теплолюбивых растений и растений умеренной зоны к низким положительным температурам
2. **Морозостойкость** или способность растений переносить температуру ниже 0 °C.

У теплолюбивых растений при низких положительных температурах:

1. **Тургорное давление** клеток надземной части резко уменьшается, так как нарушается доставка воды;
2. Усиливается распад белков и накопление в тканях растворимых форм азота.
3. Изменяется функциональная активность **мембран** из-за перехода липидов из жидкокристаллического состояния в состояние геля.

Холодоустойчивость сельскохозяйственных культур можно усилить внесением калийных удобрений и предпосевным закаливанием семян.

Наклонувшиеся семена теплолюбивых культур (огурцы, томаты, дыня и др.) в течение нескольких суток выдерживают в чередующихся через 12 часов условиях низких ($1\text{--}5^{\circ}\text{C}$) и более высоких ($10\text{--}20^{\circ}\text{C}$) температур. Таким же способом можно затем закаливать рассаду

Холодоустойчивость повышается при замачивании семян в 0,25 % растворах микроэлементов или нитрата аммония.

Под воздействием отрицательных температур клетки растения гибнут в основном из-за их обезвоживания и повреждения клеточных структур растущими кристаллами льда. Обезвоживание возникает из-за того, что растущие в межклетниках кристаллы льда оттягивают на себя воду из цитоплазмы клеток. При длительном действии мороза кристаллы льда вырастают до значительных размеров и могут повреждать плазмалемму.

Среди приспособлений, позволяющих морозостойким растениям вынести низкие температуры можно выделить следующие:

1. Повышено содержание ненасыщенных жирных кислот в клеточных мембранах.
Поэтому фазовый переход липидов мембран из жидкокристаллического состояния в гель происходит при отрицательных температурах
2. В состоянии геля резко снижается проницаемость мембран.
3. Активно синтезируются **Криопротекторы** гидрофильных белков, моно- и олигосахаров.

Вода, входящая в состав гидратных оболочек этих веществ, не замерзает и не выходит из клеток

Закаливание растений

Закаливание – обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям, происходящее под влиянием определенных внешних условий

В результате процесса закаливания морозоустойчивость организма резко повышается.

Способность растения к закаливанию зависит от таких факторов, как:

1. Вид растения;
2. Его происхождение;

Растения южного происхождения к закаливанию не способны. У растений северных широт процесс закаливания может происходить лишь на определенном этапе **развития**

Для приобретения способности к закаливанию растения должны закончить процессы роста, должен завершится отток веществ.

Сигналом к прекращению **Роста** и стимулом для изменений в гормональной системе для растений является сокращение фотопериода и снижение температуры

Если в течение лета у древесных растений процессы роста не успели закончиться, то это может вызвать массовую гибель растений зимой. Так, зимняя гибель часто вызывается летней засухой. Засуха приостанавливает рост летом и не позволяет древесным культурам завершить ростовые процессы к осени. В результате растения оказываются неспособными пройти процессы закаливания и гибнут даже при небольших морозах

Способность к закаливанию утрачивается весной в связи с началом **Роста** растения.

К закаливанию способен лишь целостный организм, при обязательном наличии корневой системы. Клетки корня вырабатывают вещества, повышающие устойчивость организма против мороза

Собственно процесс закаливания требует комплекса внешних условий и проходит в две фазы.

Первая фаза закаливания

Первая фаза закаливания проходит при следующих условиях

1. На свету. Свет в процессе закаливания оказывает регуляторное влияние на генетический аппарат клетки и способствует активизации генов, участвующих в переходе в покоящееся состояние;
2. При несколько пониженных плюсовых температурах;

Так, защитное действие сахаров проявляется только в том случае, если происходит при одновременном понижении температуры

3. При умеренной влажности;

Излишняя влажность почвы (дождливая осень) препятствует прохождению процесса закаливания

В эту фазу продолжается замедление ростовых процессов вплоть до их полного прекращения. В растении накапливаются вещества-**Криопротекторы**, выполняющие защитную функцию. Криопротекторами являются:

1. Сахароза;
2. Моносахарины;
3. Растворимые белки;

Эти вещества локализуются в разных частях клетки: клеточном соке, цитоплазме, органеллах.

Роль сахаров в повышении устойчивости растений к низким температурам :

1. Сахара повышают концентрацию клеточного сока, снижают водный потенциал.
- Как вам уже известно из курса химии, чем выше концентрация раствора, тем ниже его точка замерзания
2. Сахара повышают устойчивость специфических белков, образующихся при пониженной температуре.

Кроме вышеназванных процессов, в первый период закаливания происходит:

1. Уменьшение содержания свободной воды.
- Чем меньше в клетках и тканях содержание воды, тем меньше образуется льда и тем меньше опасность повреждения
2. В составе мембран возрастает уровень и изменяется структура фосфолипидов
 3. Повышается содержание ненасыщенных жирных кислот. Это позволяет поддерживать высокую проницаемость мембран, необходимую для транспорта воды.
 4. Происходит перестройка ферментных систем процесса дыхания, возрастает альтернативный путь дыхания

Белки холодового шока

Белки холодового шока (БХШ) – эти гидрофильные белки синтезируются в цитоплазме под действием низких температур и выделяются в клеточную стенку.

БХШ выполняют в клетке следующие функции:

1. Располагаются на поверхности кристаллов льда, препятствуют их росту
2. Разобщают окислительное фосфорилирование, что позволяет использовать энергию окисления на повышение температуры органов растений на 4-7 °С выше окружающего воздуха.

К концу первой фазы закаливания клетки растений переходят в покоящееся состояние. Цитоплазма обособляется от **клеточной стенки**, что, в свою очередь, снижает возможность повреждения цитоплазмы образующимися в межклетниках кристаллами льда. Особенно интенсивно перестройка обмена веществ происходит в период второй фазы закаливания.

Вторая фаза закаливания

1. Начинается при дальнейшем понижении температуры (около 0 °С);
2. Не требует света;

Для травянистых растений она может протекать и под снегом

В эту фазу происходит

1. Отток воды из клеток;
2. Перестройка структуры протопласта;
3. Продолжается новообразование специфических, устойчивых к обезвоживанию белков;

Перестройка структуры протопласта

Из-за того, что вода оттягивается из цитоплазмы растущими в межклетниках кристаллами льда, происходит обезвоживание клетки и сближение белков протопласта. Связи между белками разрываются и не восстанавливаются в прежнем виде из-за слишком сильного сближения и деформации белковых молекул.

Вероятность разрушения белков уменьшает наличие в составе белковой молекулы сульфогидрильных и других гидрофильных группировок, которые способствуют удержанию воды и препятствуют сближению молекул белка.

Перестройка цитоплазмы способствует увеличению ее проницаемости для воды. Благодаря более быстрому оттоку воды уменьшается опасность образования льда внутри клетки

Таким образом, в процессе закаливания возникает **Морозостойкость**, которая определяется рядом изменений:

1. У закаленных растений благодаря высокой концентрации клеточного сока, уменьшению содержания воды кристаллы льда образуются не в клетке, а в межклетниках.
2. Значительно уменьшается количество образовавшегося в межклетниках льда
3. Изменение свойств белков цитоплазмы делает их более устойчивыми к обезвоживанию.
4. Накопление сахаров оказывает дополнительное защитное влияние. Важное значение имеет повышение устойчивости мембран к обезвоживанию и механическому давлению.

Морозостойкость – комплексный признак, запрограммированный генетически, однако он проявляется в определенных условиях среды. Повышение температуры весной сопровождается противоположными изменениями. Поэтому весной растения часто гибнут даже от небольших заморозков.

Усиление фосфорного питания повышает устойчивость растений к морозу, тогда как азотные удобрения, способствуя процессам роста, делают растения более чувствительными

Солеустойчивость

Растения, устойчивые к засолению, называют **Галлофиты**. Растения же незасоленных водоемов и почв носят название **Гликофиты**. У гликофитов при засолении снижается рост клеток растяжением, нарушается азотный обмен и накапливается токсичный аммиак.

Все галофиты делят на три группы:

1. Настоящие галофиты (эугалофиты) - наиболее устойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительные количества солей. Поэтому они обладают большой сосущей силой, позволяющей поглощать воду из сильно засоленной почвы. Для растений этой группы характерна мясистость листьев, которая исчезает при выращивании их на незасоленных почвах.
2. Соловыделающие галофиты (криногалофиты), поглощая соли, не накапливают их внутри тканей, а выводят из клеток на поверхность листьев с помощью секреторных железок. Выделение солей железками осуществляется с помощью ионных насосов и сопровождается транспортом больших количеств воды. Соли удаляются с опадающими листьями. У некоторых растений избавление от избытка солей происходит без поглощения больших количеств воды, так как соль выделяется в вакуоль клетки-головки листового волоска с последующим ее обламыванием и восстановлением.
3. Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты) растут на менее засоленных почвах. Высокое осмотическое давление в их клетках поддерживается за счет продуктов фотосинтеза, а клетки малопроницаемы для солей.

Солеустойчивость растений увеличивается после предпосевного закаливания семян.

1. Для повышения устойчивости к хлоридному засолению семяна замачивают один час в 3 % растворе NaCl с последующим промыванием водой в течение 1,5 часа
2. Для повышения устойчивости к сульфатному засолению семена в течение суток вымачивают в 0,2 %-ном растворе сульфата магния

Устойчивость к недостатку кислорода

Кислородная недостаточность (**Гипоксия**) возникает при следующих условиях:

1. Временном или постоянном переувлажнении;
2. При заболачивании почвы;
3. При образовании ледяной корки на озимых посевах и хранении сельскохозяйственной продукции;

У растений могут присутствовать следующие приспособления предотвращающие гипоксию:

1. У растений, корни которых постоянно испытывают недостаток кислорода происходит разрастание основания стебля, образование дополнительной поверхностной корневой системы и вентиляционных систем межклетников, необходимых для транспорта кислорода из надземной части растения в корни (рисунок 1.33)
2. У некоторых растений активируется пентозофосфатный и гликоловический пути дыхания.
3. В устойчивых к кислородному дефициту растениях не накапливаются токсичные продукты анаэробного распада.
4. **Аноксическое окисление**, в ходе которого электроны переносятся на нитраты и двойные связи ненасыщенных соединений;

Для повышения устойчивости к гипоксии замачивают семена в растворах хлорхолин-хлорида, никотиновой кислоты или сульфата марганца

Газоустойчивость

Газоустойчивость – способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. Токсичные газы, попадая в листья, образуют кислоты или щелочи. Это приводит к:

1. Изменению pH цитоплазмы;
2. Разрушению хлорофилла;
3. Нарушению клеточных мембран;

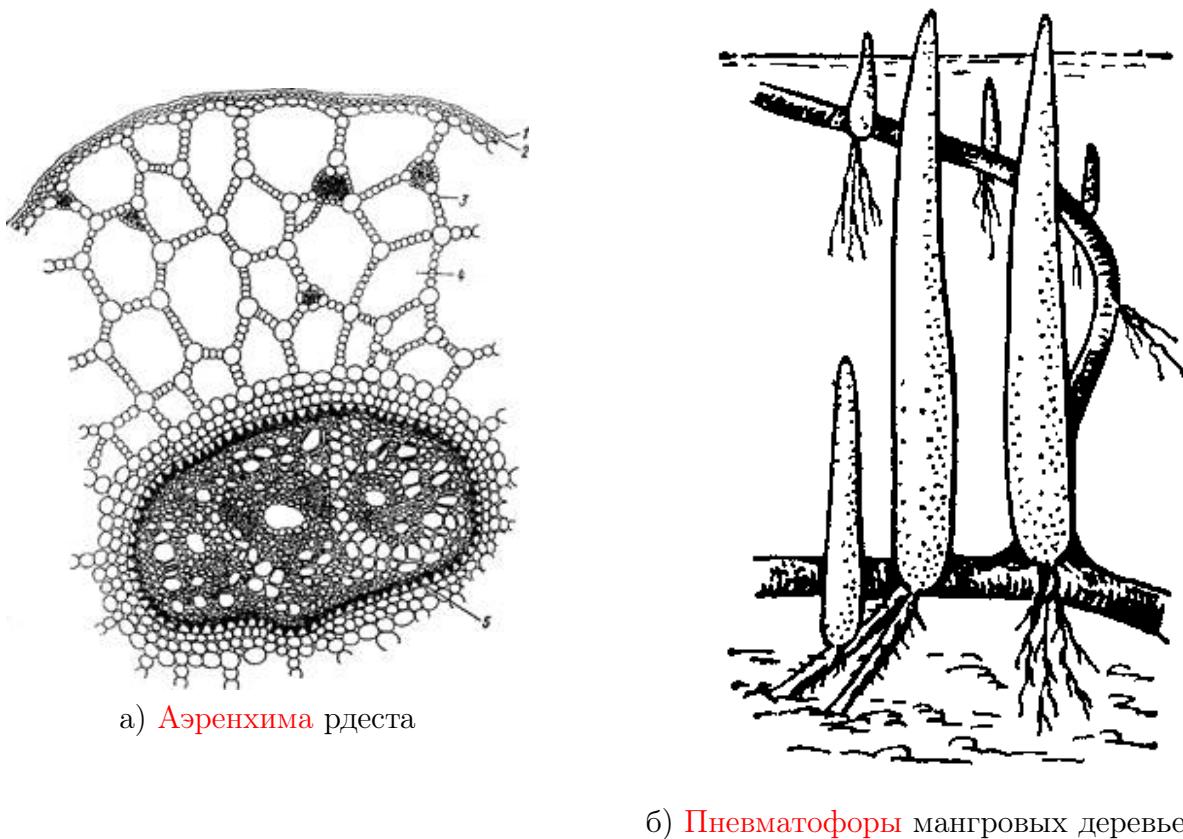


Рис. 1.33: Приспособление растений к недостатку кислорода

Для разных видов растений характерен свой безопасный для жизнедеятельности уровень накопления токсичных газов.

Так, лох, тополь и клен более устойчивы к хлору и сернистому газу (SO_2), чем липа и каптан

Растения, устойчивые к засолению и другим стрессорам, имеют более высокую газоустойчивость.

Газоустойчивость растений повышается при оптимизации минерального питания и водоснабжения, а также в результате закаливания семян.

Замачивание семян в слабых растворах соляной и серной кислот повышает устойчивость растений к кислым газам

Радиоустойчивость

Прямое действие энергии излучения на молекулу переводит ее в возбужденное или ионизированное состояние. Особенно опасны повреждения структуры ДНК:

1. Разрывы связей сахар-фосфат;

2. Дезаминирование азотистых оснований;
3. Образование димеров пириимидиновых оснований;

Косвенное действие радиации заключается в повреждениях молекул, продуктами радиолиза воды. Заряженная частица излучения, взаимодействуя с молекулой воды, вызывают ее ионизацию. Ионы воды способны образовать химически активные свободные радикалы и пероксиды. Эти сильные окислители могут повредить нуклеиновые кислоты, белки-ферменты, липиды мембран.

Устойчивость растений к действию радиации определяется следующими факторами:

1. Постоянным присутствием ферментных систем восстановления (**Репарация ДНК**). При контакте с поврежденным участком **ДНК**, ферменты репарации разрушают его, а затем восстанавливают целостность молекулы **ДНК**.
2. Наличием в клетках веществ-радиопротекторов

сульфгидрильные соединения, аскорбиновая кислота, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза

- . **Радиопротекторы** нейтрализуют свободные радикалы и пероксиды, возникающие при облучении.
3. Действием механизмов, обеспечивающих восстановления всего организма:
 - a) Неоднородностью популяции делящихся клеток меристем, которые содержат клетки на разных фазах **митотического цикла** с неодинаковой радиоустойчивостью;
 - b) Присутствием в апикальных меристемах покоящихся клеток, которые приступают к делению при остановке деления клеток основной меристемы;
 - c) Наличием спящих почек, которые после гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение;

Устойчивость растений к биотическим факторам

Устойчивость к инфекции – это способность растения предотвращать, ограничивать и задерживать ее развитие

Выделяют следующие виды устойчивости:

1. Неспецифическую (видовую) или фитоиммунитет;
2. Специфическую (сортовую)

Фитоиммунитет

Фитоиммунитет представляет собой полную невосприимчивость (возбудитель не поражает данный вид растения).

Например, бобовые не поражаются болезнями пасленовых

Неспецифический иммунитет защищает растения и от множества **Сапротрофных** организмов, в окружении которых они постоянно находятся. Благодаря данному типу иммунитета растения поражаются лишь небольшим числом возбудителей.

В процессе эволюции некоторые **Патогены** сумели преодолеть видовой иммунитет и стали паразитами, специфичными для этого вида. На такие **Патогены** приходится 90% потерь урожая сельскохозяйственных культур

Гены устойчивости происходят от генов, кодировавших необходимые для развития белки, участвующие в эндогенных сигнальных системах. Для растений характерен специфичный механизм быстрой эволюции генов устойчивости, отсутствующий у животных, которые имеют развитую соматическую иммунную систему.

Механизмы защиты от патогенов и теории устойчивости

Общая стратегия защиты растения от **Патогенов** – не допустить со действие патогена на клетки, локализовать инфекцию и уничтожить патоген.

Есть несколько **теорий**, объясняющих причины устойчивости растений к определенным **Патогенам**:

1. Хемотропическая теория: растения могут поражаться определенным патогеном, если содержат привлекающие паразитов вещества, диффундирующие через клеточную стенку, а если таких веществ нет, то растение устойчиво.

Однако было показано, что споры грибов могут прорастать не только через живую ткань, но и через клетки эпидермиса, лишенные содержимого как у восприимчивых, так и у устойчивых растений. Заражение же зависит от процессов, развивающихся при взаимодействии продуктов патогена с мембраной клетки

2. Тормозящая теория: устойчивые растения содержат вещества, тормозящие развитие патогена.
3. Питательная теория (теория «неполной среды») связывает устойчивость растения с отсутствием в нем необходимых паразиту веществ.

Защита растений от патогенов – это комплексное явление, включающее два вида механизмов:

1. Конституционные, которые присутствуют в организме растения еще до его контакта с патогеном;
2. Индуцированные, которые возникают в ответ на контакт с паразитом или с его выделениями;

Конституционные механизмы включают:

1. особенности клеток и тканей, обеспечивающие механический барьер для проникновения инфекции;
2. способность выделять антибиотические вещества;
3. создание в тканях недостатка важных веществ для роста и развития паразита.

Индуцированные механизмы устойчивости к инфекции растение проявляет через:

1. Усиление дыхания и энергетического обмена;
2. Накопление веществ, обеспечивающих общую неспецифическую устойчивость (фитонциды, фенолы и продукты их окисления);
3. Создание дополнительных механических барьеров;
4. Возникновение реакции сверхчувствительности;
5. Быстрый синтез низкомолекулярных защитных веществ – фитоалексинов.

Устойчивость растений к воздействию **Биотрофов** поддерживается при помощи:

1. Механизмов распознавания паразита;
2. Включения реакции сверхчувствительности и последующего уничтожения патогена в некрозной зоне с участием синтезированных в ответ на инфекцию фитоалексинов;

Устойчивость же к **Некротрофам** обеспечивается с помощью:

1. Способности обезвреживать токсины паразита;
2. Потери устойчивыми растениями чувствительности к специализированным токсинам;
3. Присутствия на **мембране** клетки хозяина рецептора, связывающего токсин;
4. Инактивации экзоферментов неспецифическими ингибиторами;

5. Задержки синтеза экзоферментов паразита устраниением или маскировкой субстратов

Экзоферменты – ферменты, выделяемые растениями во внешнюю среду

например, усиление суберинизации и лигнификации клеточных стенок в месте поранения маскирует пектиновые вещества, необходимые для начала синтеза пектиназ паразита

6. Повреждения клеточных стенок паразита ферментами растения (хитиназой, глюконазой);
7. Синтеза белков-антиферментов в ответ на гидролитические ферменты паразита [15].

Взаимодействие с паразитом начинается на поверхности растения. Патоген или его споры должны сначала удержаться на ней, а потом проникнуть в растительную клетку. Препятствовать этому может ряд механических барьеров:

1. Создания на поверхности эпидермы воскового слоя, делающего эпидерму гладкой и плохо смачиваемой водой, необходимой для прорастания спор.

Патоген может преодолеть этот барьер, проникнув внутрь растения через устьица, чечевички и раны. Грибы, кроме того, могут разрушать кутикулу своими выделениями

2. Покровные ткани могут содержать в своем составе антибиотики;
3. Усиленное одревеснение (лигнификация) клеток;

Лигнификация повышает механическую прочность клеточных стенок, ограничивает распространение токсинов паразита и притока питания к нему, защищает стенку клетки от действия ферментов паразита. Лигнифицироваться может и клеточная стенка грибов-паразитов, что останавливает их рост [15].

4. Механической преградой для патогенов, распространяющихся по сосудам растения, становятся образующиеся в них **Тилы** – покрытые пектиновым чехлом выпячивания содержимого соседних паренхимных клеток;

Питательная теория

Питательная теория (теория «неполной среды») объясняет устойчивость растения к патогенам отсутствием в нем необходимых паразиту веществ. Паразит в процессе эволюции так приспосабливается к обитанию внутри своего хозяина, что со временем утрачивает способность к самостоятельному синтезу различных необходимых ему веществ. Эти вещества он берет из клеток своего хозяина.

Примером может быть устойчивость пшеницы к фузариозу. Растение теряет устойчивость к грибу *Fusarium graminearum* во время цветения, так как заражение происходит через пыльники, в которых содержатся азотсодержащие метилированные спирты, входящие в состав его фосфолипидов. Экспериментальное добавление этих веществ усиливает инфекционность гриба, но не влияет на другие патогены, не нуждающиеся в них. И в целом круг растений, поражаемых этим грибом, ограничен видами, содержащими высокие концентрации данных спиртов

Формирование «неполной среды» может происходить в ответ на заражение. При этом растение исключает из обмена необходимые паразиту вещества.

Например, установлено, что устойчивые к фитофторозу сорта картофеля лишают патоген стеринов, которые тот получает из клеток картофеля. β -ситостерин необходим фитофторе для образования зооспор. У устойчивых растений на инфицированном участке он перестает синтезироваться, так как его предшественник быстро потребляется для начавшегося синтеза защитных веществ [13]

Фитонциды

Важную роль в неспецифической защите растений от патогенов играют вырабатываемые растениями антибиотические вещества – **Фитонциды**. Внутри клеток фитонциды часто накапливаются в вакуолях.

Летучие **Фитонциды**, выделяемые при повреждении клеток, защищают растения от патогенов уже над поверхностью органа.

Например у лука и чеснока

Нелетучие фитонциды содержатся в покровных тканях, и защищают от патогена поверхность листьев, стеблей и.т.д. После повреждения растений их содержание резко возрастает, предотвращая инфицирование раны.

Специализированные паразиты довольно легко приспосабливаются к антибиотическим веществам растения хозяина, но роль фитонцидов в неспецифическом фитоиммунитете достаточно велика

С химической точки зрения фитонциды – это низкомолекулярные вещества разных групп. Среди них наиболее распространены:

1. Терпеноиды;
2. Алкалоиды;
3. Эфирные масла;

4. Пигменты;
5. Глюкозиды;
6. Фенольные соединения;

Защитные свойства многих фитонцидов появляются при их химических превращениях.

Например, при выходе из состояния покоя в луковицах лука активируется фермент аллииназа, под влиянием которого основной компонент эфирных масел лука аллиин превращается в фитонцид аллицин, обладающий фунгицидным действием. При повреждении патогеном окрашенных органов растений антоциановые пигменты распадаются с образованием токсичного для микроорганизмов антоцианидина

В поврежденных и инфицированных клетках активируются процессы, приводящие к накоплению фенольных соединений [9]. Значение фенолов для растения заключается в том, что они

1. Инактивируют ферменты, находящиеся на поверхности **Патогенов**;
2. Ограничивают диффузию токсинов и питательных веществ, поступающих к **Патогену**;
3. Придают прочность механическим тканям; растения
4. Тормозят рост гифов грибов;
5. Необходимы для синтеза лигнина, который защищает клеточные стенки от действия **Патогена**;

Предполагают, что появление деревьев, могло стать побочной реакцией борьбы растений с грибной инфекцией [7]

Так, луковицы с сухими окрашенными чешуями устойчивы к грибам. При удалении сухих чешуй луковица будет поражена

Вопросы и задания для самоконтроля

1. Естественный отбор – это один из факторов эволюции видов. Вспомните, как согласно Дарвину происходит эволюция животных и растений?
2. Опираясь на название вещества «рибонуклеаза» предположите, к какому классу органических веществ оно относится и какие функции может выполнять в клетке?
3. Назовите наиболее опасных вредителей монофагов. К каким отрядам насекомых они относятся, какой вред наносят растению?
4. Назовите описанные выше три теории, объясняющие механизмы заражения растения патогеном и его устойчивости к патогену.

2



Практический раздел

2.1 Перечень лабораторных работ

Лабораторная работа № 1 Наблюдение плазмолиза

Цель работы: изучить, реакцию клетки на нарушение баланса катионов. Провести наблюдения плазмолиза различного типа

Оборудование: Луковица с пигментированными чешуями. Микроскопы, предметные и покровные стекла, бритвы, секундомер;

Реактивы: растворы солей: 0,7 Моль (M) $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 1 M KNO_3 , 1 M KCNS;

Ход работы

С выпуклой поверхности пигментированной чешуи лука срежьте участок эпидермиса и поместите его на предметное стекло в каплю раствора нитрата кальция.

Накройте, подготовленный таким образом препарат кожицы лука, покровным стеклом и рассмотрите его под микроскопом, следя за сменой форм плазмолиза.

С помощью секундомера определите время начала плазмолиза клеток.

Определите время плазмолиза для клеток эпидермиса, помещённых в раствор нитрата калия.

На примере препарата, помещённого в растворе родонида калия (KCNS) пронаблюдайте за наступлением колпачкового плазмолиза.

Зарисуйте в альбом клетки, находящиеся на разных стадиях плазмолиза.

Сделайте выводы, в которых обоснуйте, каким образом плазмолиз доказывает тот факт, что цитоплазматическая мембрана является полупроницаемой.

Вопросы для самоконтроля

- Дайте определение понятию гомеостаз.
- Что такое осмотическое давление, в каких единицах оно измеряется. Что такое гипертонический, гипотонический и изотонический растворы [10]?
- От каких факторов зависит величина осмотического давления?
- Что такое тургорное давление?
- Наблюдаются ли различия в характере плазмолиза вызванного разными солями? Чем это можно объяснить?
- В растворах каких веществ будет наблюдаться обратимый плазмолиз? Почему?
- Способны ли плазмолизироваться мертвые клетки? Почему?
- Какова физическая природа процессов диффузии и осмоса?
- Каким образом ионы и вода проходят через цитоплазматическую мембрану клетки. В чем различия между активным и пассивным транспортом?

Лабораторная работа № 2 Определение потенциального осмотического давления клеточного сока путем плазмолиза

Цель работы: экспериментально определить величину потенциального осмотического давления клетки;

Оборудование: Луковица с пигментированными чешуйками, микроскоп, предметные и покровные стекла, бритвы, бюксы, градуированные пипетки;

Реактивы: растворы сахарозы 0,1 М и KNO₃, 0,1 М;

Ход работы

Наблюдение плазмолиза в растворах различной концентрации

В бюксах необходимо приготовить по 10 мл растворов сахарозы и KNO₃ различной концентрации. Данные растворы готовятся путем разбавления дистиллированной водой исходного 1 М раствора сахарозы согласно таблице 2.1.

Сделайте тонкий срез эпидермиса с выпуклой стороны пигментированной чешуи луковицы.

Затем, с интервалом времени в 3 минуты, поместите полученные срезы чешуй (по 2-3) в каждый из бюков с приготовленными растворами, начиная с того бюкса, в котором концентрация раствора самая высокая (0,7 М). Через 30 минут извлеките срезы из первого бюкса и исследуйте их под микроскопом. Срезы из остальных бюков извлекаются, через каждые 3 минуты и так же исследуются под микроскопом.



Срезы исследуются в капле того раствора, из которого их извлекли.

Таблица 2.1: Рабочая таблица для расчета потенциального осмотического давления

Концентрация раствора, M/l	1 моль раствора сахара-розы, мл	воды мл	время погружения	время наблюдения	степень плазмолиза	изотоническая концентрация, M/l	осмотическое давление, кПа
0,7	7	3					
0,6	6	4					
0,5	5	5					
0,4	4	6					
0,3	3	7					
0,2	2	8					
0,1	1	9					

В каждом из исследуемых под микроскопом срезов определите степень выраженности плазмолиза. На основе этих наблюдений – *изотоническую концентрацию* клеточного сока, которая рассчитывается как среднее арифметическое между концентрацией раствора, в котором ещё не наблюдается плазмолиза и концентрации раствора, в котором плазмолиз уже начался.

Результаты опыта запишите в таблицу 2.1.

Потенциальное осмотическое давление цитоплазмы клетки рассчитывается по формуле 2.1:

$$P = RTci \quad (2.1)$$

Где P - потенциальное осмотическое давление, R - универсальная газовая постоянная Больцмана, равная 8,3 Дж/ M^*K , T – температура в Кельвинах, c - изотоническая концентрация, найденная ранее опытным путем, i - изотонический коэффициент Вант-Гоффа, который показывает степень ионизации раствора и определяется по формуле 2.2:

$$i = 1 + \alpha(n + 1) \quad (2.2)$$

Где α - степень диссоциации раствора данной концентрации, n - число ионов, на которое диссоциирует данное вещество. Например, для KNO_3 $n = 2$, так как данная соль диссоциирует с образованием двух ионов:



Для сахарозы, которая не является электролитом и не диссоциирует, $n = 1$.

Ниже приводится степень диссоциации KNO_3 в зависимости от концентрации раствора

Таблица 2.2: Степень диссоциации KNO_3 в зависимости от концентрации раствора

Концентрация (M)	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1
Степень диссоциации	0,71	0,74	0,76	0,79	0,83

Таблица приведена согласно [16]

Сделайте вывод, в котором сопоставьте определенную вами в опыте величину осмотического давления клеток кожицы лука с величиной осмотического давления клеток других **растений**, которые упоминаются в теоретических положениях к данному опыту.

Вопросы для самоконтроля

- Какие растения относятся к ксерофитам? Какими чертами организации они обладают?
- Что такое коллигативные свойства раствора. Перечислите эти свойства;
- Почему во время засухи осмотическое давление в клетках растения повышается?
- Что такое водный потенциал клетки, каковы его составляющие?
- Какое практическое значение имеет определение величины осмотического давления клеток растения?

Лабораторная работа № 3 Определение интенсивности транспирации весовым методом

Цель работы: Определить весовым методом интенсивность **транспирации** у подсолнечника;

Оборудование: Трехнедельные растения подсолнечника, аналитические весы, часы, прибор Веска, чашки Петри, ножницы, бумага, линейка, вата;

Ход работы

Подготовка прибора Веска

С стебля используемого для опыта растения, срежьте лист вместе с черешком. Черешок срезанного листа поместите в отверстие резиновой пробки прибора Веска и плотно укрепите там ватой.

 Следует помнить, что конец черешка должен выступать из нижней части пробки настолько, чтобы в собранном приборе он был погружен в воду.

Нижний конец черешка подрезается наискосок под водой примерно на 1 см. Эта операция необходима для восстановления водяных нитей в проводящих сосудах. Пробка с укрепленным на ней листом вставляется в прибор Веска, наполненный водой комнатной температуры (рисунок 2.1).

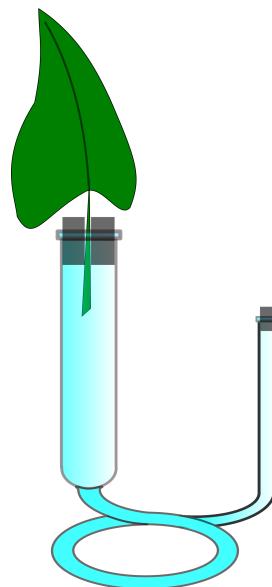


Рис. 2.1: Прибор Веска в собранном виде

Для обеспечения точности измерения, смонтированный и готовый к работе прибор Веска должен быть совершенно сухим, плотно закрытым, пробка не должна касаться воды.

Описанным выше образом необходимо приготовить два прибора Веска. Перед началом опыта, приборы с закрепленными листьями необходимо взвесить на аналитических весах и снабдить этикетками с указанием веса прибора. Один из приборов помещается под прямой солнечный свет, например на окно лаборатории, а другой в [темную камеру](#).

Через 1 час после начала опыта взвеси приборы повторно. По разнице с первоначальной массой установите количество воды, которое испарил лист за время опыта.

Измерение площади листа

Для того, чтобы выполнить расчеты интенсивности транспирации, необходимо знать площадь листа. Площадь листа измеряется следующим способом: из бумаги вырезается квадрат со стороной 10 см. Таким образом, площадь этого квадрата будет составлять 100 см^2 . Приготовленный для опыта лист необходимо приложить к бумаге, обвести карандашом и вырезать по полученному контуру.

Затем на аналитических весах определите массу квадрата и бумажного контура листа. Площадь листа определяется по пропорции 2.4:

$$S_l = \frac{S_{sq} * m_l}{m_{sq}} \quad (2.4)$$

Где S_l – площадь листа, S_{sq} – площадь бумажного квадрата, m_l – масса бумажного контура листа, m_{sq} – масса квадрата.

Вычисление интенсивности транспирации

На основании полученных результатов рассчитайте интенсивность транспирации, то есть количество воды в граммах, которое испаряет единица листовой поверхности (1м^2) в единицу времени (1 ч).

Интенсивность транспирации рассчитывается по следующей формуле 2.5

$$T = \frac{10000 * C}{St} \quad (2.5)$$

Где T - интенсивность транспирации, C - убыль массы листа за время опыта; S - площадь листа (м^2); t - время опыта (ч)

Сделайте вывод о том, как сильно отличается уровень транспирации у растения в темноте и на свету. На основе знания о механизме работы устьиц [22, 24] обоснуйте почему.

Вопросы для самоконтроля

- Опишите строение клеток ксилемы и флоэмы. Благодаря каким особенностям строения клетки этих тканей приспособлены к транспорту воды?
- Из каких компонентов складывается водный режим растения?
- Что такое транспирация? В чем заключается значение транспирации для растения?
- От каких факторов зависит интенсивность транспирации?
- Почему интенсивность транспирации снижается при повышении относительной влажности воздуха?
- Почему сильный ветер способствует более интенсивной транспирации?
- В какое время суток интенсивность транспирации наибольшая. Почему?
- Опишите механизм работы устьиц;
- Каким образом растения-ксерофиты уменьшают потерю влаги через устьица?
- Есть ли различия в интенсивности транспирации побегов на свету и в темноте? Как можно объяснить результаты опыта?
- Что такое вещества-антитранспиранты? какие группы антитранспираторов вы знаете;

Лабораторная работа № 4 Наблюдение за движением устьичных клеток под микроскопом

Цель работы: Наблюдение за работой устьичного аппарата под микроскопом;

Оборудование: Листья традесканции, лезвия, препаровальные иглы, предметные и покровные стекла, фильтровальная бумага, микроскоп;

Реактивы: Раствор сахарозы 1 М; Раствор глицерина 5%, вода;

Ход работы

Наблюдение работы устьичного аппарата в растворе сахарозы

На предметное стекло, в каплю воды, поместите срез эпидермиса нижней стороны листа. Рассмотрите под микроскопом устьица, зарисуйте в рабочей тетради строение устьиц и отметить на рисунке утолщения внутренней стенки замыкательных клеток устьиц.

Затем, с помощью фильтровальной бумаги замените воду на предметном стекле на раствор сахарозы и наблюдайте за изменениями устьиц. В рабочей тетради нужно зарисовать устьице в закрытом состоянии. Снова замените воду на предметном стекле на раствор сахарозы и наблюдайте за закрытием устьиц.

Наблюдение работы устьичного аппарата в растворе глицерина

Поместить срез эпидермиса листа в раствор глицерина и наблюдать плазмолиз в замыкательных клетках устьиц. В следствии плазмолиза устьичные клетки закрываются, но через некоторое время открываются вновь. Это происходит из за того, что глицерин проникает в цитоплазму устьичных клеток, вызывая их деплазмолиз.

Замените глицерин на предметном стекле на воду. Для этого с одной стороны капните на предметное стекло каплю воды, а с другой оттяните глицерин с помощью фильтровальной бумаги. Устьица открываются еще шире, чем это было в начале опыта, так как после проникновения в цитоплазму замыкательных клеток глицерина, осмотическое давление в этих клетках начинает повышаться.

Результаты наблюдений запишите в тетрадь.

Сделайте вывод как проведенные вами наблюдения согласуются с известными вами сведениями о механизме работы устьиц.

Вопросы для самоконтроля

- Какое приспособительное значение имеет расположение устьиц на нижней стороне листа?
- Какое значение для работы устьица имеет неравномерное утолщение стенки замыкательной клетки устьица?
- В какое время суток устьица в растении находятся в раскрытом состоянии. Почему?
- Почему осмотическое давление клеточного сока замыкательных клеток устьиц повышается на свету?

Лабораторная работа № 5 Определение химических свойств пигментов листа

Цель работы: Изучить основные химические свойства **пигментов листа**

Оборудование: Сухие или свежие листья, конические колбы с обратным холодильником, водяная баня, штатив с пробирками, пипетки на 1 мл, конические колбочки, воронки, цветные карандаши.

Реактивы: Этиловый спирт, бензин, 20%-й раствор NaOH, 10%-й раствор соляной кислоты, ацетат меди.

Ход работы

Получение спиртовой вытяжки хлорофилла

Измельчите ножницами приготовленные для опыта свежие листья, а затем разотрите их в ступке вместе с частицами мела и песка, постепенно подливая в ступку этиловый спирт.

Полученную массу необходимо слить из ступки в колбу через бумажный фильтр. Закройте колбу, содержащую этот раствор пробкой и поместите на водяную баню с кипящей водой на пять минут. Полученная таким образом спиртовая вытяжка хлорофилла будет использоваться в последующих опытах.

Разделение пигментов по Краусу

Данный метод основан на различной растворимости пигментов в спирте и бензине. Пигменты разделяются благодаря тому, что спирт и бензин не смешиваются, и находясь в одном сосуде образуют две фазы – верхнюю бензиновую и нижнюю спиртовую.

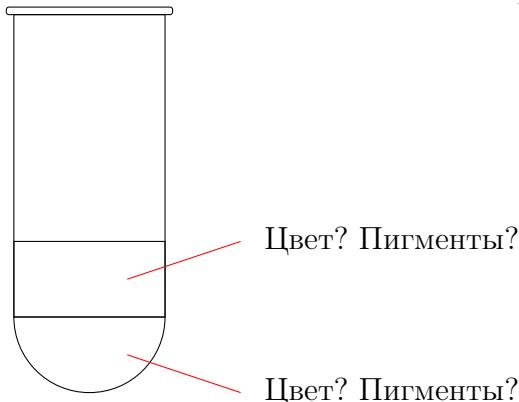
Налейте в пробирку 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов, приготовленной на предыдущем этапе, и добавьте к данной вытяжке 3-4 мл бензин. Затем плотно закройте пробирку пробкой и несколько раз энергично встряхните, для того чтобы жидкости, находящиеся в пробирке смешались. После этого дайте пробирке отстояться.

В результате разной растворимости пигментов, хлорофилл и каротиноиды переходят бензин, и бензин окрашивается в зелёный цвет. Ксантофилл остаётся в спиртовом слое и придаёт ему золотисто-жёлтую окраску.

Если пигменты разделяются недостаточно чётко, добавьте в пробирку три-четыре капли воды и снова встряхните.

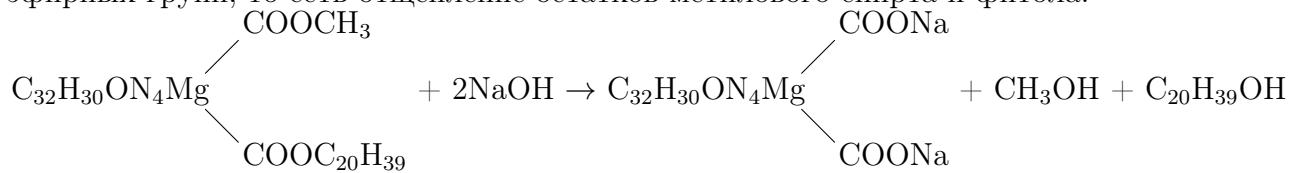
Зарисуйте в отчет окраску слоёв, укажите на рисунке распределение пигментов (рисунок 2.1).

Рис. 2.2: Схема распределения пигментов в пробирке



Омыление хлорофилла щелочью

Как было сказано [выше](#), по своей химической природе хлорофилл является сложным эфиром. По этой причине, при обработке хлорофилла щелочью, можно вызвать омыление эфирных групп, то есть отщепление остатков метилового спирта и фитолы.



В результате омыление образуется соль хлорофилловой кислоты, которая сохраняет зеленую окраску хлорофилла, но при этом приобретает гигрофильные свойства в следствии отсутствия фитольного хвоста.

Для проведения опыта в пробирку с 2-3 мл ранее полученной вытяжки хлорофилла прилейте 1 мл 20%-го раствора NaOH.

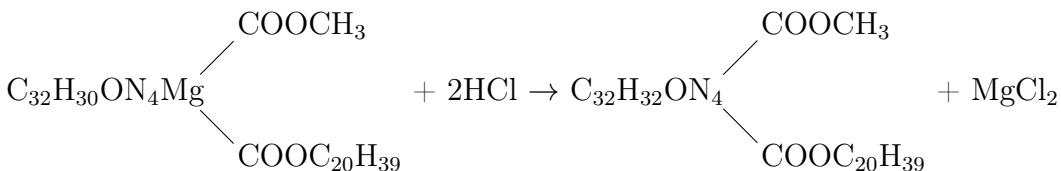
Взболтайте полученную смесь и на несколько минут поместите ее на водянную баню.

После вскипания смеси, снимите пробирку с водяной бани и охладите, опустив низ пробирки в ёмкость с холодной водой. К охлаждённому раствору прилейте равный объем бензина и резко встряхните пробирку. В результате каротин и ксантофилл переходят в бензиновый слой, а натриевая соль хлорофилловой кислоты остаётся в спиртовом растворе.

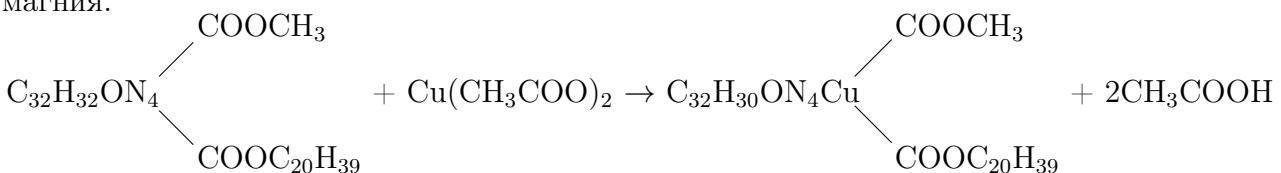
Зарисуйте окраску слоёв в отчет и укажите распределение пигментов.

Получение феофитина и обратное замещение водорода атомом металла

Атом магния сравнительно слабо удерживается внутри порфиринового кольца и, при условии мягкого воздействия, под действием кислоты может замещаться на два атома водорода. При этом образуется вещество бурого цвета - феофитин.



Если на феофитин подействовать солями металлов, например меди, то ион металла встроится в порфириновое кольца, а раствор хлорофилла вновь приобретет зеленую окраску. Это доказывает, что зеленый цвет растений обусловлен присутствием в составе хлорофилла магния.



Для проведения опыта в две пробирки налейте по 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов и добавьте по две капли 10%-го раствора соляной кислоты. При взбалтывании зелёная окраска хлорофилла переходит в бурою, характерную для феофитина.

Оставьте одну пробирку с феофитином в качестве контроля, а во вторую поместите несколько кристаллов ацетата меди. Обе пробирки поместите на водяную баню и нагрейте до кипения. При нагревании бурый цвет раствора меняется на зелёный в результате образования хлорофиллоподобного производного меди.

Зарисуйте в отчет окраску феофитина и меди-производного хлорофилла.

На основе проведенных опытов **сделайте вывод** о химической природе хлорофилла.

Вопросы для самоконтроля

- Какие еще группы фотосинтетических организмов вы знаете?
- В чем суть симбиотической теории возникновения хлоропластов?
- Что такое светособирающий комплекс и фотосистема?
- Что такое фотосинтетически-активная радиация?
- Что такое компенсационная точка фотосинтеза? Что произойдет с растением, находящимся в условиях освещенности ниже компенсационной точки?
- В чем состоит суть C-4 пути фотосинтеза. Фотосинтез каких растений идет по данному пути?

Лабораторная работа № 6 Определение интенсивности дыхания семян в закрытом сосуде

Цель работы: Определить интенсивность дыхания прорастающих семян



Рис. 2.3: Прибор для измерения интенсивности дыхания

Оборудование: Прорастающие семена пшеницы. Аналитические весы, конические колбы на 250 мл с пробками снабженными трубками с натронной известью, марлевые мешочки.

Реактивы: 0,1 Н раствор $Ba(OH)_2$, 0,1 Н раствор щавелевой кислоты $H_2C_2O_4$ 1% раствор фенолфталеина

 $Ba(OH)_2$ ядовит, поэтому при работе с этим реагентом соблюдайте осторожность!

Ход работы

Поместите 4 г заранее подготовленных проросших семян в марлевый мешочек. Затем, при помощи бюретки налейте по 10 мл 0,1 Н раствора баритной воды в две конические колбы. Закройте обе колбы пробками, чтобы баритная вода в них не соприкасалась с углекислым газом окружающего воздуха.

Приоткройте первую колбу и быстро подвесьте мешочек с семенами на закрепленный в её пробке крючок. Другую колбу оставьте в качестве контроля (рисунок 2.3).

Оставьте обе колбы на 1 час при комнатной температуре, при этом содержимое колб периодически осторожно перемешивают, покачивая колбы. Это необходимо для того, чтобы разрушить плёнку углекислого бария, которая со временем образуется на поверхности баритной воды и препятствует поглощению.

Одновременно с первым опытом, проведите такой же опыт на семенах, выдержанных при температуре 30 градусов.

Определение интенсивности дыхания

Через 1 час извлеките из колбы мешочек с семенами, а в саму колбу добавьте три капли фенолфталеина и оттитруйте барит 0,1 н до слабо-розового окрашивания, исчезающего от одной капли кислоты. Так же оттитруйте барит и в контрольной колбе. При проведении титрования колбы надо закрыть пробкой, через которую проходит кончик пипетки, присоединённой к бутылке с баритом¹.

интенсивность дыхания рассчитывается по формуле 2.6:

$$J = \frac{(a - b)K \cdot 2,2}{n} \quad (2.6)$$

Где a и b - количество 0,1 Н щавелевой кислоты, которая была израсходована на титрование барита в контрольном и опытном вариантах, мл; K - поправка к титру 0,1 н раствора щавелевой кислоты; 2,2 - количество CO_2 мг, соответствующее 1 мл 0,1 Н раствора щавелевой кислоты; n - масса сухих семян г

Параллельно определите дыхание семян при 30 градусах. Результаты опыта запишите по форме.

Сделайте вывод о влиянии температуры на интенсивность дыхания.

Вопросы для самоконтроля

- В чем заключается значение дыхания для живых организмов?
- Напишите балансовое уравнение дыхания;
- Какие факторы влияют на интенсивность дыхания?
- Для чего применяется метод титрования. В чем заключается его сущность? Какие типы титрования существуют?

Лабораторная работа № 7 Определение дыхательного коэффициента прорастающих семян

Цель работы: Определить **Дыхательный коэффициент** прорастающих семян гороха;

Оборудование: Наклонувшиеся семена гороха, пробирка с притертой пробкой, изогнутая под прямым углом стеклянная трубка, линейка, штатив для пробирок, фильтровальная бумага, фарфоровые чашки, пинцеты, пипетки, часы;

Реактивы: 20-ный% раствор KOH, окрашенная в химическом стаканчике;

¹При титровании необходимо свести до минимума контакт баритной воды и воздуха так как баритная вода будет продолжать связывать углекислый газ воздуха во время титрования, что приведет к искажению результатов опыта

Ход работы

Поместите в пробирку проклюнувшиеся семена гороха таким образом, чтобы пробирка была заполнена семенами примерно до половины.

В изогнутую трубку поместите каплю окрашенной жидкости. Для этого опустите трубку в стакан с окрашенной жидкостью, после чего противоположный конец трубы закройте пальцем. Затем закройте пробирку с семенами пробкой с изогнутой трубкой.

Собранный и готовый к опыту прибор должен выглядеть следующим образом (рисунок 2.4).

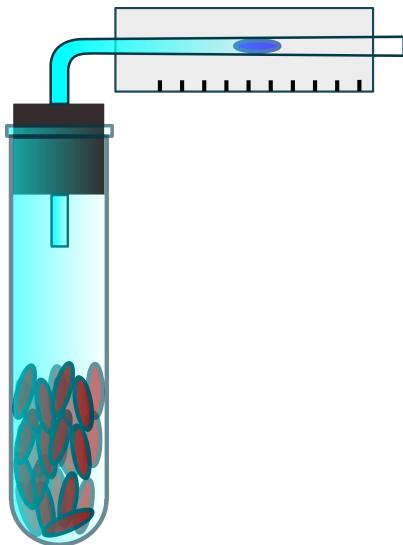


Рис. 2.4: Прибор для измерения дыхательного коэффициента

Собранный таким образом прибор помещается в штатив. Положение мениска, образованного окрашенной жидкостью отмечается в начале опыта и затем через каждые 5 минут. Опыт продолжается 15 минут.

На основании проделанных в результате опыта измерений, вычислите среднее расстояние, пройденное каплей за 5 минут (таблица 2.1 А). Это расстояние соответствует разности между объемами поглощенного кислорода и выделенного углекислого газа.

По окончании первой серии измерений, в пробирку с семенами пинцетом поместите фильтровальная бумага, смоченная раствором NaOH. Снова закройте пробирку пробкой с изогнутой трубкой. Отметят положение мениска в начале опыта и затем в течении 15 минут через каждые 5 минут (таблица 2.1 Б). Расстояние, пройденное окрашенной каплей в трубке, будет соответствовать количеству поглощенного кислорода, так как выделившийся в ходе дыхания углекислый газ будет поглощаться раствором NaOH.

Таблица 2.3: Форма заполнения результатов

Условия	Отсчет, мм 5 мин				(B-A)/B
	1	2	3	Среднее	
Без щелочи (A)					
Со щелочью (B)					

Дыхательный коэффициент вычисляется по формуле 2.7:

$$k = \frac{CO_2}{O_2} = \frac{(B - A)}{B} \quad (2.7)$$

Где A - количество выделившегося углекислого газа, измеренное во время первого опыта, B - количество поглощенного кислорода, измеренное во время второго опыта.

Результаты наблюдения запишите в таблицу 2.1.

На основе измерения дыхательного коэффициента, **сделайте вывод** о природе субстрата, служащего для дыхания прорастающих семян.

Вопросы для самоконтроля

- Какие факторы будут влиять на интенсивность дыхания?
- При каких условиях случается выпревание озимых? Каким образом гибель растений от выпревания связана с дыханием?
- В чем заключается роль кофермента НАД в процессе дыхания?
- В чем заключается сущность окислительного фосфорилирования?
- Какой процесс является общим как для брожения так и для аэробного дыхания? В чем сущность этого процесса?
- В чем заключается роль цикла Кребса для метаболизма растений?

Лабораторная работа № 8 Рост корней пшеницы в чистой соли и смеси солей

Цель работы: Определить различия в характере роста пшеницы в растворе чистой соли и смеси солей.

Оборудование: Десятидневные проростки пшеницы. Конические колбы на 100 мл марля.

Реактивы: Растворы химически чистых солей - KCl , $CaCl_2$, $NaCl$

Таблица 2.4: Развитие растения в зависимости от состава питательной смеси

Вариант	Раствор	Объем раствора мл	Длина надземной части см	Длина корней см
1	Полная смесь			
2	KCl			
3	NaCl			
4	CaCl ₂			

Ход работы

Данная работа рассчитана на два занятия. В ходе первого из них ведётся закладка опыта, а в ходе второго — обработка полученных результатов.

Первое занятие

Используя аналитические весы, сделайте навески и приготовьте растворы солей, согласно схемы опыта. Налейте приготовленные растворы в конические колбы объёмом 100 мл и закройте их горла марлевыми крышками. Высадите на каждую марлевую крышку одинаковое количество заранее приготовленных проростков пшеницы. Следите за тем, чтобы корни проростков были погружены в воду.

Второе занятие

Спустя две недели измерьте высоту проростков, число и длину корней и сделайте соответствующие выводы о **влиянии** на рост корней чистой соли и смеси солей. Результат наблюдений запишите в таблицу 2.1 [21].

Вопросы для самоконтроля

- Какая частица называется ионом? Вспомните, какие ионы играют наиболее важную роль в жизни растений?
- Какой раствор называется уравновешенным?
- Какую роль играют используемые в данном опыте минеральные элементы в жизни растений?
- Каковы механизмы поступления минеральных элементов в растение?
- В чем состоит суть явлений синергизма и антагонизма ионов?
- В каком растворе наблюдался наибольший рост проростков, а в каком рост проростков был сильнее всего угнетен? Почему?

Лабораторная работа № 9 Влияние отдельных элементов питательной смеси на рост растения

Цель работы: Определить влияние недостатка отдельных минеральных элементов на рост и развитие растений;

Оборудование: Стеклянные банки емкостью 1 литр, бумага, деревянные пробки, бюретки на 50 мл, проростки растений;

Реактивы: Растворы химически чистых солей - KNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, NaCl , KH_2PO_4 , NaH_2PO_4 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, MnSO_4 , 0,5% раствор цитрата железа, раствор борной кислоты;

Ход работы

Приготовление питательной среды

Приготовьте для опыта полную питательную смесь по Хогланду-Снайдерсу, а так же смеси из состава которых исключены по отдельности азот, фосфор и калий. Следует учесть, что при исключении из смеси отдельного элемента питания, связанные с ним элементы необходимо внести в эквивалентных количествах, в виде солей, не содержащих исключаемый элемент ².

Перед приготовлением питательного раствора составьте рабочую таблицу, где укажите необходимое количество солей на выбранный объем (таблица 2.1).

Таблица 2.5: Рабочая таблица для приготовления питательной смеси

Соль	Масса соли для маточного раствора	Количество маточного раствора		
		1 норма	0.5 нормы	0.2 нормы
Микроэлементы на 10 л раствора				
KNO_3	510	10.0	5.0	2.0
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	10 % раствор	8.2	4.1	1.6
KH_2PO_4	136	10.0	5.0	2.0
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	490	10.0	5.0	2.0
Микроэлементы на 2 л раствора				
$\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	0.35			
H_3BO_3	0.55			
ZnSO_4	0.05			
CuSO_4	0.05			
MoO_2	0.024			
$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	4.0			

 Во избежании размножения водорослей, приготовленный раствор нужно хранить в посуде из темного стекла.

Смесь без азота

В питательный раствор азот входит в виде нитратов $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и KNO_3 . Для того чтобы сохранить концентрацию ионов K^+ и Ca^{2+} в данном растворе, нитраты калия и кальция заменяются на KCl и $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ соответственно.

²Это делается для чистоты эксперимента, чтобы исключить влияние на растение связанных элементов. Например удаляя калий в форме KH_2PO_4 вместе с ним мы удаляем еще и фосфор входящий в состав иона H_2PO_4^-

Расчет массы KCl которую нужно внести в питательную смесь вместо KNO₃, производится исходя из того что 1 моль KNO₃³ содержит 40 г калия. Массу калия, содержащегося в 510 мг KNO₃ можно рассчитать по пропорции

$$\frac{110g_{KNO_3} - 40g_K}{0,51g_{KNO_3} - xg_K} \quad (2.8)$$

Отсюда

$$x = \frac{40 * 0,51}{110} = 0,19 \quad (2.9)$$

Определив количество калия, содержащиеся в 510 мг KNO₃ можно определить, какое количество KCl необходимо для того чтобы в растворе содержалось 0,19 г калия. Масса KCl так же рассчитывается по пропорции:

$$\frac{75g_{KCl} - 39g_K}{xg_{KCl} - 0,19g_K} \quad (2.10)$$

Отсюда:

$$x = \frac{75 * 0,19}{39} = 0,37 \quad (2.11)$$

Таким образом, для того чтобы сохранить в питательной смеси нужное количество калия, вместо 0,51 г KNO₃ в смесь необходимо внести 0,37 г KCl

Расчет массы KCl и CaSO₄ · 2H₂O которую необходимо внести вместо Ca(NO₃)₂ проводят по аналогичной схеме.

Смесь без фосфора

Фосфор в питательной смеси содержится в виде гидрофосфата калия - KH₂PO₄. При исключении из смеси фосфора данная соль заменяется на KCl.

Расчет массы KH₂PO₄ производят аналогично расчетам массы **калия**.

$$\frac{KH_2PO_4 - K}{136 - 39} \quad (2.12)$$

$$x = \frac{39 * 0,136}{136} = 0,04 \quad (2.13)$$

$$\frac{KCl - K}{75 - 39} \quad (2.14)$$

$$x = \frac{74 * 0,04}{39} = 0,08 \quad (2.15)$$

³молярная масса KNO₃ составляет 101 г/моль.

Таким образом, вместо 0,136 г KH_2PO_4 необходимо взять 0,08 KCl.

Смесь без калия

Вместо гидрофосфата калия KH_2PO_4 в питательную смесь необходимо внести гидрофосфат натрия NaH_2PO_4 а вместо нитрата калия KNO_3 - нитрата натрия - NaNO_3 .

Расчет массы данных веществ производится описанным **выше** способом:

$$\frac{\text{KH}_2\text{PO}_4 - P}{136 - 31} \quad (2.16)$$

$$x = \frac{31 * 0,136}{136} = 0,031 \quad (2.17)$$

$$\frac{\text{NaH}_2\text{PO}_4 - P}{138 - 31} \quad (2.18)$$

$$x = \frac{138 * 0,031}{31} = 0,138 \quad (2.19)$$

Следовательно, на 1 л смеси необходимо взять 0,138 г гидрофосфата натрия. Аналогичным образом рассчитывают массу NaNO_3 необходимую для замены в смеси нитрата калия KNO_3 .

Вопросы для самоконтроля

- Какие элементы относятся к макро-, а какие к микроэлементам?
- Какие элементы являются реутилизируемыми а какие не реутилизируемыми?
- По каким признакам можно отличить нехватку у растения рутилизированных элементов от нехватки нереутилизируемых?
- В чем заключается роль азота в обмене веществ растения? Каковы признаки нехватки данного элемента для растения?
- В чем заключается роль в обмене веществ растительного организма фосфора и серы? Каковы признаки нехватки данных элементов для растения?
- В чем заключается роль в обмене веществ растительного организма марганца и магния? Каковы признаки нехватки данных элементов для растения?

Лабораторная работа № 10 Определение зон роста в органах растения

Цель работы: Определить расположение зон наиболее интенсивного роста побега

Оборудование: Проростки гороха с корнями длиной 1,5-2 см, проростки подсолнечника, чёрная туш и перо или черный маркер, древесные опилки, препаровальные иглы, миллиметровая бумага.

Ход работы

Данная работа рассчитана на два занятия. В ходе первого из них ведётся закладка опыта, а в ходе второго — обработка полученных результатов.

Первое занятие

Прорастите во влажных опилках семена гороха (5 штук). Для обеспечения строго вертикального роста корней, в опилках стеклянной палочкой проделайте вертикальные углубления глубиной в несколько сантиметров.

На предварительно подсушенный фильтровальной бумагой корень гороха нанесите метки, расстояние между которыми составляет 3 мм. Метки должны быть тонкими и хорошо заметными.

 С помощью туши и пера метки получаются более тонкими, а измерения более точными. Однако при нанесении меток тушью соблюдайте осторожность так как можете случайно поранить пером стебель или корень проростка.

Для определения зон роста побега, нанесите метки на расстоянии 3 мм на побег проростка подсолнечника. Всего 10 меток, начиная от верхушки. Затем поместите проростки с нанесёнными метками тёмное место⁴.

Второе занятие

Измерьте расстояние между метками на корнях гороха и побегах подсолнечника, на основании данных измерения нескольких растений вычислите среднесуточный прирост корня и стебля на разных участках. Запишите результаты опыта в 2.1.

По результатам измерения постройте график роста корня, где по оси абсцисс откладывается номер отрезка, а по оси ординат - прирост (рисунок 2.1).

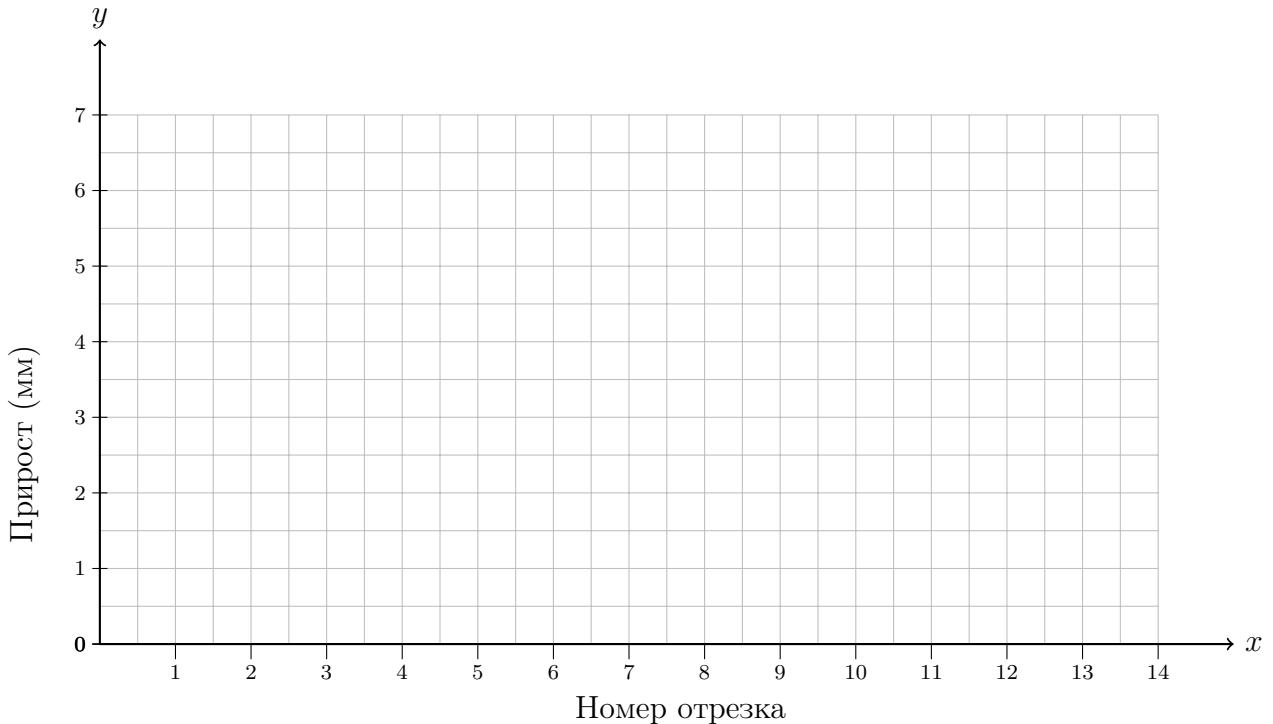
Таблица 2.6: Форма записи результатов

Номер проростка	Зона прироста мм														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1															
2															
3															
4															
5															

На основании наблюдений, **сделайте вывод** о том, где расположены зоны наиболее интенсивного роста растения. С расположением каких образовательных тканей они связаны.

⁴В условиях недостатка света побег начнет интенсивно расти, вытягиваться и, вследствие этого рост будет выражен более отчетливо.

Рис. 2.5: Форма для построения графика



Вопросы для самоконтроля

- Где расположены основные образовательные ткани растения?
- Какие гормоны регулируют рост растения, в чем особенности регуляции роста этими гормонами?
- Как растительные гормоны влияют на этапы онтогенеза растительного организма?
- Что такое тропизмы? Какие основные тропизмы проявляет организм растения?
- Что такое клеточный цикл? Какие события происходят на каждом из этапов клеточного цикла?
- На каком из этапов онтогенеза растительная клетка способна к делению?

Лабораторная работа № 11 Выявление апикального доминирования у гороха

Цель работы: Выявить явление апикального доминирования на примере растений гороха.

Оборудование: Сосуды с молодыми растениями гороха, бритвы, линейки.

Ход работы

Первое занятие

Среди имеющихся молодых растений, срежьте у двух лезвием верхушку, а одно растение оставьте нетронутым в качестве контроля. Сосуды с растениями необходимо поместить в

Таблица 2.7: Форма записи результатов опыта

Растение	Число боковых побегов	Длина боковых побегов	
		Каждого	Суммарная
Интактное			
Декапитированное 1			
Декапитированное 2			
В среднем			

теплицу или климатостат.

Второе занятие

На следующие занятие сравните высоту побега, количество и размер боковых побегов у интактных (не поврежденных) и декапилизованных (лишенных верхушки) растений гороха. Результаты сравнения занесите в отчет в виде таблицы 2.1 [21].

Вопросы для самоконтроля

- Чем рост отличается от развития?
- Какие растительные гормоны-стимуляторы роста вы знаете? Какие из них стимулируют рост путем растяжения клеток, а какие путем деления клеток?
- Какие растительные ткани отвечают за рост растения? В чем заключаются гистологические особенности строения этих тканей?
- Опирайсь на результаты данной лабораторной работы, опишите, в чем заключается смысл такого агротехнического приема как пикировка?
- Перечислите и охарактеризуйте этапы развития растительного организма.

Лабораторная работа № 12 Выявление защитного действия сахаров на протоплазму

Цель работы: Наблюдение защитного действия сахаров на цитоплазму;

Оборудование: Корнеплод свеклы, термометры, скальпели, бритвенные лезвия, пробирки, микроскопы, предметные стекла, карандаш по стеклу, фильтровальная бумага;

Реактивы: раствор сахарозы концентрацией 0,1 и 0,5 М, NaCl, лед;

Ход работы

Из корнеплода свеклы лезвием вырежьте высечки размером 5x5x5 см, которые затем промывают водой. Приготовленные таким образом высечки поместите в три пробирки по 3 высечки в каждую.

Первую пробирку наполните водой, вторую – 0,1 м, а третью - 0,5 м раствором сахарозы. Предварительно подписанные пробирки поместите на 20 минут в охладительную смесь, состоящую из трёх частей льда и одной части NaCl.

По прошествии 20-минут разморозьте пробирки и отметьте, как изменилась окраска жидкости в пробирках. Затем извлеките высечки из пробирок и с помощью остrego лезвия изготовьте из них тонкие срезы, которые поместите на предметное стекло в капле того же раствора, в котором они находились. Подсчитайте количество обесцветившихся клеток в поле зрения микроскопа. Результат запишите в таблицу 2.1.

Таблица 2.8: Влияние раствора сахаров на морозоустойчивость цитоплазмы

Условия	Число клеток в поле зрения		Окр/Неокр клетки	Вывод
	Окрашеные	Неокрашеные		
Вода				
Сахароза 0,5 моль				
Сахароза 0,1 моль				

2.2 Раздел контроля знаний

Примеры тестовых заданий

Структурная и функциональная организация растительной клетки

1. Матрикс **клеточной стенки** составляют следующие вещества:
 - a) целлюлоза, гемицеллюлоза;
 - b) пектиновые вещества, целлюлоза;
 - c) крахмал, пектиновые вещества;
 - d) гемицеллюлоза, пектиновые вещества, белок.
2. Какие формы воды, внутри растительной клетки можно выделить?
 - a) гравитационная и пленочная;
 - b) свободная и труднодоступная;
 - c) свободная и связанная;
 - d) связанная и легкодоступная.
3. В каких типах **пластид** осуществляется процесс фотосинтеза?
 - a) хлоропласти;
 - b) лейкопласти;
 - c) хромопласти;
 - d) митохондрии.
4. Что составляет парапласт растительной клетки?
 - a) **вакуоль, клеточная стенка**;
 - b) макроскопические структуры;
 - c) ядро, цитоплазма;
 - d) неживые внутриклеточные включения.
5. Какие из перечисленных веществ можно отнести к макроэргическим соединениям?
 - a) **белки**;
 - b) **жиры**;
 - c) аминокислоты;
 - d) **АТФ, УТФ, сахарофосфаты**.
6. В каком из вариантов наиболее правильно и полно перечислены компоненты, входящие в состав молекулы **АТФ**?
 - a) рибоза, три остатка фосфорной кислоты, аденин;
 - b) рибоза, два остатка фосфорной кислоты, аденин;

- c) рибоза, два остатка фосфорной кислоты, урацил;
d) рибоза, три остатка фосфорной кислоты, урацил.
7. Как называется вещество, с которым взаимодействует **фермент**, образуя комплекс?
- a) субстрат;
b) изофермент;
c) кофермент;
d) простетическая группа.
8. При увеличении количества **фермента** скоростью ферментативной реакции...
- a) уменьшается;
b) увеличивается;
c) остается неизменной;
d) увеличивается, затем уменьшается.
9. Как называется часть молекулы фермента, которая соединяется с субстратом?
- a) ингибитором;
b) аллостерическим центром;
c) активным центром;
d) активатором.
10. Как называется химическая связь, с помощью которой соединяются между собой аминокислоты в молекуле белка?
- a) пептидной;
b) водородной;
c) ионной;
d) Ван-дер-Ваальса.
11. Какая группа липидов используется растительной клеткой как запасные питательные вещества?
- a) собственно жиры;
b) фосфолипиды;
c) гликолипиды;
d) воска.

Водный обмен растений

1. У каких органов растений интенсивность транспирации выше?
 - a) лист;
 - b) стебель;
 - c) корень;
 - d) цветок.
2. По какой причине большинство растений не могут расти на сильно засоленных почвах?
 - a) из-за высокого осмотического потенциала почвенного раствора в связи с чем корни не могут поглощать воду
 - b) из-за низкого осмотического потенциала почвенного раствора в связи с чем корни не могут поглощать воду
 - c) из-за низкого содержания воды в почве
 - d) из-за токсичного действия на растение растворя соли
3. В каком случае наиболее правильно и полно названы структуры, входящие в состав устьиц?
 - a) замыкающие клетки с хлоропластами, у которых стенки, удаленные от устьичной щели, тоньше и поэтому более эластичные;
 - b) замыкающие клетки с хромопластами, бобовидной формы, устьичная щель;
 - c) замыкающие клетки, передний и задний дворик, устьичная щель;
 - d) две бобовидные клетки с большим количеством митохондрий.
4. Что является нижним концевым двигателем водного тока у растений?
 - a) транспирация;
 - b) гуттация;
 - c) корневое давление;
 - d) адгезия.
5. Основной поглощающей зоной корня, которая направляет воду в русло дальнего транспорта, является зона
 - a) корневого чехлика;
 - b) деления (меристемы);
 - c) растяжения;
 - d) корневых волосков.
6. Количество сухого вещества, которое образуется в растении при испарении 1 кг транспирированной воды, называется...
 - a) коэффициентом водопотребления;

- b) продуктивностью транспирации;
c) интенсивностью транспирации;
d) транспирационным коэффициентом.
7. Количество воды, испаряемой растением с единицы листовой поверхности в единицу времени, называется...
a) коэффициентом водопотребления;
b) продуктивностью транспирации;
c) интенсивностью транспирации;
d) транспирационным коэффициентом.
8. Из каких явлений слагается водный режим растений?
a) испарение воды
b) поступление воды
c) передвижение и испарение воды
d) поступление, передвижение и испарение воды
9. В каком случае наиболее полно и точно дано определение сосущей силы?
a) Сила с которой клетка поглощает воду
b) Сила, равная разности между осмотическим и тургорным давлением в клетке.
c) Сила, равная сумме осмотического и тургорного давления в клетке.
d) Сила, с которой вода давит на внутреннюю часть оболочки клетки
10. Выберите вариант, в котором наиболее правильно дано определение транспирации?
a) Физиологически пассивное испарение воды наземными частями растений
b) Физиологически активное испарение воды наземными частями растений
c) Поступление воды через корневую систему
d) Движение воды по проводящей системе растения
11. По каким тканям по растениям движется вода с растворенными минеральными веществами?
a) По ксилеме
b) По флоеме
c) По апопласту
d) По симпласту
12. Устьица у лиственных пород преимущественно располагаются на...
a) нижней стороне листа
b) верхней части листа

- c) верхней стороне
d) обоих сторонах листа равномерно
13. От каких факторов зависит прежде всего интенсивность транспирации?
- a) От влажности воздуха
b) От физиологического состояния растения
c) От работы устьичного аппарата
d) От времени суток
14. Как называется форма взаимодействия ионов в растворе, при которой суммарный эффект воздействия на растение много больше суммы каждого эффекта:
- a) антагонизм
b) синергизм
c) аддитивное действие
d) конкуренция

Фотосинтез

1. В каком случае определение фотосинтеза дано наиболее полно
- a) Фотосинтез это процесс трансформации химической энергии органических соединений в энергию света;
b) Фотосинтез это процесс, при котором на свету в зеленых частях растений из углекислого газа и воды образуются органические вещества и высвобождается молекулярный кислород;
c) Фотосинтез это процесс выделения кислорода и поглощения углекислого газа;
d) Фотосинтез это процесс образования сложных органических веществ из простых при участии энергии света.
2. Укажите фотосинтетические пигменты высших растений.
- a) антоцианы, хлорофиллы, каротиноиды;
b) каротины, ксантофиллы, хлорофиллы;
c) хлорофиллы, антоцианы, каротины;
d) ксантофиллы, антоцианы, каротиноиды.
3. Какие из пигментов являются вспомогательными при фотосинтезе?
- a) антоцианы;
b) каротиноиды;
c) хлорофилл а;
d) хлорофилл б.

4. Назовите условия, необходимые для биосинтеза хлорофилла.
- a) наличие пластид, света, азота, магния, микроэлементов, воды, температура 15-25 °C;
 - b) наличие пластид, воды, углекислоты, температура 1-15 °C;
 - c) наличие углеводов, азота, магния, температура 15-25 °C;
 - d) наличие азота, микроэлементов, кислорода, температура 15-25 °C.
5. Акцептором CO_2 в цикле Кальвина является...
- a) фосфоенолпируват;
 - b) рибулезо-1,5-дифосфат;
 - c) рибозафосфат;
 - d) фосфоглицериновая кислота.
6. У каких растений фотосинтез идет по пути C4?
- a) пшеница, ячмень, картофель, куриное просо;
 - b) кукуруза, просо, сорго, куриное просо, лебеда, сахарный тростник;
 - c) картофель, пшеница, ячмень, яблоня, одуванчик;
 - d) кукуруза, просо, сорго, ель, сосна, береза.
7. Какую область спектра солнечного света принято считать за фотосинтетически активную радиацию (ФАР)?
- a) 380-720 нм;
 - b) 290-380 нм;
 - c) 450-860 нм;
 - d) 720-4000 нм.
8. В растительных клетках в отличие от животных происходит...
- a) хемосинтез
 - b) биосинтез белка
 - c) фотосинтез
 - d) синтез липидов
9. Какой элемент прежде всего необходим для образования хлорофилла?
- a) железо
 - b) магний
 - c) марганец
 - d) медь
10. Фотосинтетический аппарат растительной клетки локализован в...

- a) клеточных мембранах
b) мемbrane хлоропластов
c) строме хлоропластов
d) мембранах и строме хлоропластов
11. От какой молекулы отщепляется кислород, выделяющийся в ходе фотосинтеза?
- a) CO_2
b) H_2O
c) CO_2 и H_2O
d) $C_6H_{12}O_6$
12. Смысл эффекта Эмерсона заключается в том, что в процессе фотосинтеза участвует...
- a) одна фотосистема, поглощает свет длиной волны 700 нм
b) две фотосистемы, поглощают свет с одной и той же длиной волны
c) две фотосистемы, поглощающие свет с разной длиной волны
13. Какие пигменты содержатся в мембранах тилакоидов хлоропластов высших растений ?
- a) хлорофилл «а»
b) хлорофилл «б»
c) каротин
d) ксантофилл
14. С химической точки зрения хлорофиллы являются...
- a) карбоновыми кислотами
b) ферментами
c) эфирами
d) многоатомными спиртами
15. У сине-зеленых водорослей световая фаза фотосинтеза протекает в...
- a) хлоропластах
b) хромопластах
c) пиреноидах хроматофоров
d) тилакоидах
16. Основными продуктами световой фазы фотосинтеза являются...
- a) углеводы
b) АТФ
c) углеводы, АТФ и НАДФН₂

- d) АТФ и НАДФН2
17. Пигмент-белковый комплекс, включающий хлорофилл а максимумом поглощения 680 нм, феофитин, хиноны и другие компоненты, называется...
- PQ
 - ФС1**
 - ФС2**
 - CCK
18. Какие вещества образуются в результате темновой фазы фотосинтеза?
- белки;
 - углеводы;
 - липиды;
 - нуклеиновые кислоты.
19. Что такая компенсационная точка фотосинтеза?
- освещенность, при которой интенсивность фотосинтеза равна интенсивности дыхания;
 - такое состояние, при котором количество образованного органического вещества больше, чем израсходованного при дыхании;
 - количество света, при котором начинается фотосинтез;
 - освещенность, при которой фотосинтез максимальный.
20. Каким уравнением можно выразить процесс фотосинтеза?
- $6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2 + \text{энергия}$;
 - $6CO_2 + 6H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$;
 - $6CO_2 + H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + O_2$;
 - $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 62 + 6H_2O + \text{ATФ}$

Минеральное питание растений

1. Назовите ферменты, которые в растении участвуют в восстановлении нитратов до аммиака
- нитрогеназа, нитратредуктаза;
 - нитратредуктаза, нитритредуктаза;
 - нитритредуктаза, нитрогеназа;
 - нитрогеназа, аминотрансфераза.
2. Что такое микориза и какова ее роль в жизни растений?

- a) микроорганизмы на корнях растений и вокруг них, потребляющие и снижающие токсичность корневых выделений;
- b) сожительство грибов с корнями; увеличивается поглотительная способность и объем поглощаемых веществ из почвы;
- c) корневые выделения в прикорневой зоне; повышается растворимость минералов;
- d) прикорневая зона, богатая микроорганизмами, минерализующими органические вещества и растворяющими минералы почвы.
3. Что такое уравновешенный раствор?
- a) раствор, в котором нет токсического действия солей, количество и соотношение ионов в котором исключает их вредное влияние;
- b) раствор, в котором одна соль вызывает избыточное поглощение другой;
- c) почвенный раствор, если он имеет pH = 7;
- d) раствор, в котором добавление одних солей повышает эффективность использования других.
4. Какой химический элемент относится к органогенным?
- a) Pb
- b) Cl
- c) O
- d) S
5. Какой химический элемент не относится к макроэлементам?
- a) Fe
- b) P
- c) S
- d) K
6. Какой химический элемент не относится к макроэлементам?
- a) P
- b) S
- c) K
- d) Ni
7. Нитритредуктаза осуществляет катализ процесса:
- a) восстановление NO_3^-
- b) восстановление молекулярного азота до аммония
- c) восстановление NO_2^-
- d) аммонификация

8. Какие реакции азотного обмена в растениях, требуют затраты НАДФН2:

- a) редукция нитратов
- b) редукция нитритов
- c) первичное аминирование кетокислот
- d) переаминирование

9. Что такое микориза и какова ее роль в жизни растений?

- a) микроорганизмы на корнях растений и вокруг них, потребляющие и снижающие токсичность корневых выделений;
- b) сожительство грибов с корнями; увеличивается поглотительная способность и объем поглощаемых веществ из почвы;
- c) корневые выделения в прикорневой зоне; повышается растворимость минералов;
- d) прикорневая зона, богатая микроорганизмами, минерализующими органические вещества и растворяющими минералы почвы.

10. Что такое ризосфера и какова ее роль в питании растений?

- a) микроорганизмы на корнях растений и вокруг них, потребляющие и снижающие токсичность корневых выделений;
- b) сожительство грибов с корнями; увеличивается поглотительная способность и объем поглощаемых веществ из почвы;
- c) корневые выделения в прикорневой зоне; повышается растворимость минералов;
- d) прикорневая зона, богатая микроорганизмами, минерализующими органические вещества и растворяющими минералы почвы.

11. В каком процессе в биологическом круговороте азота, участвуют бактерии рода ризобиум:

- a) симбиотическая азотфиксация
- b) несимбиотическая азотфиксация
- c) аммонификация
- d) нитрификация

12. Какой химический элемент, участвует в образовании макроэргических связей:

- a) N
- b) P
- c) S
- d) K

13. Какой химический элемент, участвует в образовании макроэргических связей:

- a) P
- b) S

- c) K
d) Mg
14. К какой группе элементов следует отнести азот?
- a) к макроэлементам;
b) к микроэлементам;
c) к ультрамикроэлементам;
d) к органогенам.
15. В какое важнейшее органическое соединение в растениях, не входит азот:
- a) хлорофиллы
b) белки
c) АТФ
d) ПВК
16. Нормальный биосинтез хлорофилла невозможен при голодании растений по:
- a) Ca
b) S
c) K
d) Mg
17. К какой группе элементов следует отнести бор и медь?
- a) к макроэлементам;
b) к микроэлементам;
c) к ультрамикроэлементам;
d) к органогенам.
18. Элемент, входящий в состав каталитических центров многих ферментов из класса оксидоредуктаз (цитохромы, каталазы, пероксидазы и др.):
- a) Fe
b) Ca
c) Cu
d) K
19. Какой минеральный элемент растительной клетки, не входит в состав зольных:
- a) P
b) N
c) S
d) K

20. Голодание по какому элементу характеризуется точечным хлорозом листьев, когда жилки остаются зелеными, а участки тканей, расположенные между жилками, бледнеют?
- a) S
 - b) K
 - c) Mg
 - d) Ca
21. Какой химический элемент входящий в состав растительной клетки относится к микроэлементам?
- a) P
 - b) S
 - c) Mg
 - d) Cu
22. Какой химический элемент входящий в состав растительной клетки относится к микроэлементам?
- a) P
 - b) S
 - c) K
 - d) Ni
23. Голодание по какому элементу характеризуется общим хлорозом листьев, когда листья принимают характерную желтую окраску?
- a) S
 - b) K
 - c) Fe
 - d) Ca
24. Какой химический элемент входящий в состав растительной клетки не относится к макроэлементам?
- a) P
 - b) S
 - c) K
 - d) Mn
25. Тесный контактный обмен между ризодермой и частицами почвы обеспечивается...
- a) переходом ионов в почвенный раствор
 - b) прилипанием частиц почвы к корневым волоскам при выделении корневыми воосками слизи

- c) адсорбией почвенных частиц клетками ризодермы
d) отсутствием у ризодермы кутикулы
26. Процесс в биологическом круговороте азота, в котором участвуют бактерии рода азотобактер носит название...
a) симбиотическая азотфиксация
b) несимбиотическая азотфиксация
c) аммонификация
d) нитрификация
27. Какие соединения не синтезируются в корнях растений?
a) цитокинины
b) аминокислоты
c) пигменты
d) азотистые основания.
28. Какое соединение обеспечивает транспорт кислорода к бактероидам при симбиотической азотфиксации?
a) леггемоглобин
b) молибден
c) оксигеназа
d) цитохромоксидаза

Рост и развитие растений

1. Что такое глубокий (органический) покой семян:
 - a) Покой связанный с особенностями внутреннего развития зародыша.
 - b) Покой, связанный с недостатком влаги
 - c) Покой связанный с неблагоприятной температурой
 - d) Покой связанный с особенностями внутреннего развития зародыша и неблагоприятными факторами
2. Что такое общий, или физиологический, возраст:
 - a) определяется от момента его заложения до момента исследования
 - b) определяется календарным возрастом данного органа
 - c) определяется возрастом материнского организма в целом к моменту его заложения.
 - d) определяется календарным возрастом данного органа и возрастом материнского организма в целом к моменту его заложения
3. К каким анатомическим структурам приурочен апикальный рост побега

- a) К верхушечным меристемам
b) К латеральным меристемам
c) К камбию
d) К феллогену
4. Генеративные органы это:
a) органы размножения
b) все органы кроме органов размножения
c) органы полового размножения
d) органы не полового размножения
5. Фотопериодизм это:
a) Реакция растений на соотношение продолжительности дня и ночи
b) Реакция только на длину светового дня
c) Реакция только на длину ночи
d) Реакция растений на длину светового дня и соотношение продолжительности дня и ночи
6. С помощью каких пигментов растения воспринимают длину светового дня?
a) листом с помощью пигmenta фитохрома
b) листом с помощью пигmenta хлорофилла
c) листом с помощью пигментов каротиноидов
d) листом с помощью пигментов антоцианов
7. Какой тип роста органов характерен для стеблей и корней?
a) интеркалярный;
b) апикальный;
c) базальный;
d) латеральный.
8. Для каких органов растений характерен интеркалярный тип роста?
a) кукурузы, картофеля;
b) соломины злаковых культур;
c) стеблей двудольных;
d) листьев двудольных.
9. Для какой части растений характерен отрицательный геотропизм?
a) для надземной части растений;
b) для листьев двудольных;

- c) для корневой системы;
d) для стеблей злаковых.
10. Как называются ростовые движения растений, обусловленные диффузными факторами внешней среды?
- a) корреляция;
b) тропизмы;
c) настии;
d) таксисы.
11. Индивидуальное развитие растительного организма, начинающееся с образования зиготы и заканчивающееся биологической смертью, называется
- a) онтогенез;
b) органогенез;
c) эмбриогенез;
d) метаморфоз.
12. Стимуляция цветения растений при действии пониженных температур называется
- a) термонастии;
b) фотопериодизм;
c) яровизация;
d) фотопериодическая индукция.
13. Фаза дифференциации клетки характеризуется...
- a) образованием вторичной клеточной оболочки, усилением специализации клеток;
b) активным нарастанием новых тканей и органов растений, усилением интенсивности дыхания, повышением концентрации фитогормонов;
c) усилением гидролитических процессов, распадом сложных органических соединений на более простые, повышением концентрации клеточного сока за счет осмотически активных веществ;
d) усилением клеточного деления, образованием макроэргических соединений.
14. В каком случае наиболее правильно названы типы покоя, характерные для растений?
- a) относительный, абсолютный;
b) глубокий, временный;
c) глубокий, вынужденный;
d) абсолютный, глубокий.
15. Полярность растительных клеток и органов растения это...
- a) это ростовое движение побега и клеток

- b) взаимное влияние частей, органов растений, тканей на характер их роста и развития;
- c) физиологическая неравноценность противоположных полюсов клетки, органа и целого растения;
- d) восстановление утраченных частей растения.

Дыхание

1. В каких структурах происходит процесс дыхания у растений?
 - a) в специальных органах
 - b) во всех живых клетках
 - c) только в клетках с хлоропластами
 - d) только в молодых клетках
2. К какому классу относятся ферменты, которые участвуют в процессе переноса электронов и водорода при дыхании?
 - a) оксидоредуктазы;
 - b) трансферазы;
 - c) лиазы;
 - d) изомеразы.
3. В каких органоидах осуществляется глиоксилатный цикл дыхания?
 - a) глиоксисомы;
 - b) пероксисомы;
 - c) рибосомы;
 - d) митохондрии.
4. Процесс восстановления кислорода из воды и окисления субстрата до CO_2 в ходе внутриклеточного дыхания...
 - a) разделены во времени протекания
 - b) разделены в пространстве
 - c) разделены во времени и пространстве
 - d) объединены во времени протекания и в пространстве
5. Макроэргические связи в молекуле АТФ образованы...
 - a) остатками фосфорной кислоты
 - b) аминогруппой в аденине
 - c) группами ОН в рибозе
 - d) связью аденина с рибозой

6. Какое вещество, является промежуточным продуктом окисления субстрата и при дыхании, и при брожении?
 - a) Ацетил-КоА
 - b) глюкоза
 - c) ПВК
 - d) молочная кислота
7. Величина дыхательного коэффициента растительной клетки свидетельствует о...
 - a) эффективности (**Коэффициент полезного действия (КПД)**) дыхания
 - b) интенсивности дыхания
 - c) природе основного субстрата дыхания (типе дыхательного обмена)
 - d) пути окисления глюкозы
8. Гликолиз является процессом...
 - a) циклическим, аэробным
 - b) линейным, аэробным
 - c) циклическим, анаэробным
 - d) линейным, анаэробным
9. Чему равен дыхательный коэффициент для органических кислот?
 - a) больше 1;
 - b) равен 1;
 - c) меньше 1;
 - d) равен 0.
10. Что такое окислительное фосфорилирование?
 - a) процесс образования молекул **АТФ** при дыхании;
 - b) процесс, при котором затрачивается энергия **АТФ** при синтезе органических веществ;
 - c) третий этап анаэробной фазы дыхания;
 - d) первый этап аэробной фазы дыхания.

Вопросы к экзамену

1. Структурные компоненты клетки
2. Химический состав растительной клетки: Неорганические компонент
3. Химический состав растительной клетки: Углеводы
4. Химический состав растительной клетки: Жиры

5. Химический состав растительной клетки: Липиды
6. Химический состав растительной клетки: Белки
7. Химический состав растительной клетки: Ферменты, витамины, макроэргические соединения
8. Классификация и номенклатура ферментов
9. Классификация и биологическая роль витаминов
10. Содержание и формы воды в почве
11. Растительная клетка как осмотическая система
12. Транспорт воды в растении
13. Транспирация и ее роль для растений
14. . Фотосинтез. Световая фаза
15. Структура фотосинтетического аппарата растений
16. Фотосинтетическое фосфорилирование
17. Фотолиз воды
18. Фотосинтез. Темновая фаза. Цикл Кальвина
19. Интенсивность фотосинтеза и методы ее определения
20. Влияние густоты стояния растений, особенностей расположения листьев, и других факторов на эффективность фотосинтеза
21. Дыхание растений. Современные представления о химизме дыхания. Дыхание как универсальный окислительный процесс
22. Аэробное дыхание. Цикл Кребса. Пентозо-фосфатный путь
23. Дыхательная электрон-транспортная цепь
24. Анаэробное дыхание (Брожение). Уксуснокислое брожение, спиртовое брожение
25. Регулирование дыхания при хранении сельскохозяйственных культур
26. Влияние условий хранения на интенсивность дыхания семян и плодов.
27. Пути организации оптимальных условий для хранения плодов и семян
28. Корень как орган поглощения элементов минерального питания
29. Азотное питание растений
30. Почва, как источник минеральных элементов для растений. Физиологические основы применения удобрений

31. Особенности роста органов растений. Влияние экологических факторов на рост
32. Развитие растений. Понятие об онтогенезе
33. Физиология цветения. Физиология покоя семян. Экзогенный и эндогенный покой
34. Способы прекращения и продления покоя семян. Физиологические основы хранения семян
35. Физиология и биохимия формирования качества урожая сельскохозяйственных культур
36. Приспособление и устойчивость растений. Устойчивость к температуре. Холодостойкость, Морозоустойчивость, Жароустойчивость
37. Приспособление и устойчивость растений. Устойчивость к недостатку и избытку влаги. Засухоустойчивость
38. Солеустойчивость, газоустойчивость растений. Действие на растения радиации и пестицидов
39. Устойчивость растений к действию биотических факторов
40. Устойчивость к инфекционным заболеваниям
41. Аллелопатические взаимодействия культурных растений и сорняков.
42. Растение как саморегулирующаяся система
43. Системы саморегуляции и интеграции у растений
44. Взаимодействие растений в ценозах



3

Вспомогательный раздел

3.1 Выписка из учебной программы

3.1.1 Пояснительная записка

Актуальность изучения дисциплины

Физиология и биохимия растений - биологическая дисциплина, которая обеспечивает интеграцию всех биологических знаний на уровне целого растения и агрофитоценоза. Она является теоретической основой агрономических наук: растениеводства, плодоводства, овощеводства, агрохимии, защиты растений, селекции, хранения и переработки продукции растениеводства, биотехнологии, экологии. Знания, полученные в ходе изучения данного курса помогут агроному-агрохимику, плодовоовощеводу, садоводу-декоратору с помощью агротехнических приемов, удобрений, пестицидов и физиологически активных веществ управлять ростом и развитием растений, влиять на качество производимой продукции.

Для успешного изучения физиологии и биохимии необходимо иметь прочные знания по ботанике, цитологии, генетике, микробиологии, физике, химии.

Цель и задачи учебной дисциплины

Цель дисциплины:

1. изучение процессов, протекающих в растениях, как на молекулярном уровне, так и на уровне клеточных и субклеточных структур, тканей, органов, целого растения
2. изучение процессов, протекающих в агрофитоценозах: в посевах и насаждениях сельскохозяйственных растений.

Задачи дисциплины:

1. изучение физико-химической сущности и роли важнейших физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания, водообмена, минерального питания, роста и развития, адаптации и устойчивости растений;

2. освоение практических приемов регулирования светового, теплового и водного режимов растений в посевах и насаждениях;
3. получение навыков определения основных физиологических показателей;
4. освоение методов количественного и качественного анализа растений и продукции растениеводства;
5. формирование целостного представления о физиолого-биохимических процессах, происходящих в растениях, о взаимосвязи растений в агрофитоценозах и их роли в экосистемах.

Требования к уровню освоения содержания учебной дисциплины

В результате изучения данной дисциплины студент должен закрепить и развить следующие академические (АК), социально-личностные (СЛК), профессиональные компетенции (ПК), предусмотренные в образовательном стандарте ОСВО 1-74 02 01-2013 .

1. АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.
2. АК-3. Владеть исследовательскими навыками.
3. АК-4. Уметь работать самостоятельно.
4. АК-5. Быть способным вырабатывать новые идеи.
5. СЛК-1. Обладать качествами гражданственности.
6. СЛК-2. Быть способным к социальному взаимодействию.
7. СЛК-3. Обладать способностью к межличностным коммуникациям.

В результате изучения дисциплины студент должен обладать следующими профессиональными компетенциями (ПК), предусмотренными образовательным стандартом ОСВО 1-74 02 01-2013:

1. ПК-2. Совершенствовать и оптимизировать действующие технологические схемы на базе системного подхода к анализу режимов и параметров операций и процессов.
2. ПК-18. Работать с научной, нормативно-справочной и специальной литературой, международной электронной системой.
3. ПК-20. Уметь работать с нормативной и юридической литературой и трудовым законодательством.

Для приобретения профессиональных компетенций ПК-2, 18, 20 в результате изучения дисциплины студент должен:

знать:

1. общие закономерности жизнедеятельности растений и их зависимость от условий среды;
2. химический состав растений, свойства и обмен основных химических компонентов клеток, их биологическую и энергетическую ценность;
3. физиолого-биохимические особенности формирования урожая сельскохозяйственных культур, влияние почвенно-климатических условий, орошения и удобрений на урожайность и качество продукции растениеводства;
4. механизмы устойчивости растений к холodu, морозу, засухе, токсичным газам, засолению, пестицидам, радиоактивному излучению, биотическим факторам;

уметь:

1. объяснять и прогнозировать ход физиолого-биохимических процессов в зависимости от условий среды;
2. управлять процессами жизнедеятельности растений с целью повышения урожайности и улучшения качества продукции растениеводства;
3. определять жизнеспособность растительных тканей при воздействии на них различных факторов;
4. оценивать экологическую безопасность продукции растениеводства;

владеть:

1. навыками физиолого-биохимических исследований.
2. приемами управления ростом и развитием растений для повышения урожайности и качества продукции растениеводства;
3. способами повышения устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.

Структура содержания учебной дисциплины

Содержание дисциплины представлено в виде тем, которые характеризуются относительно самостоятельными укрупненными дидактическими единицами содержания обучения.

Учебная дисциплина рассчитана на 217 академических часов (5 зач. ед.), в том числе 102 часа — аудиторных, из них: 34 часа лекционных, 68 часов лабораторных. Форма контроля — зачет, экзамен.

Методы (технологии) обучения

Преподавание должно осуществляться с использованием современных методов, приемов, технических и других учебных средств, а также форм обучения, направленных на оптимизацию и интенсификацию процесса обучения.

Основными методами (технологиями) обучения, отвечающими целям изучения дисциплины, являются:

1. элементы проблемного обучения (проблемная ситуация, проблемное изложение, обучающе-исследовательский метод);
2. элементы учебно-исследовательского подхода, реализация творческого подхода, реализуемые в самостоятельной работе;
3. элементы коммуникативного обучения (индивидуализация обучения, новизна в обучении).

Организация самостоятельной работы студентов

При изучении дисциплины используются следующие формы самостоятельной работы:

1. изучение теоретического материала не только в учебниках и учебных пособиях, указанных в библиографических списках, но и ознакомление с публикациями в периодических изданиях;
2. выполнение индивидуальных заданий методического характера;
3. подготовка внеаудиторных вопросов к темам курса с консультациями преподавателя;
4. работа по заполнению форм учебной документации.

Диагностика компетенций студентов

Оценка учебных достижений студентов осуществляется на зачете и по результатам промежуточных учебных достижений, используя критерии, утвержденные Министерством образования Республики Беларусь.

Для оценки учебных достижений студентов используется следующий диагностический инструментарий:

1. проведение тестирования (АК-1; ПК-1, ПК-2, ПК-5);
2. защита выполненных самостоятельных заданий (АК-1–АК-3);
3. защита выполненных на лабораторных занятиях индивидуальных заданий (АК-1; ПК-1–ПК-3; ПК-5);
4. сдача экзамена по дисциплине (АК-1–АК-3; СЛК-1; ПК-1; ПК-3; ПК-5).

3.1.2 Содержание учебного материала

Введение

Предмет и задачи физиологии и биохимии растений, ее место в системе биологических дисциплин. Физиология и биохимия как фундаментальная основа агрономических наук и биотехнологии.

Этапы развития физиологии и биохимии растений как науки, вклад в неё отечественных и зарубежных ученых. Основные направления современной физиологии и биохимии растений. Методы и уровни последований физиологии и биохимии растений.

Структурная и функциональная организация растительной клетки

Тема 1.1 Структурная организация растительной клетки.

Клетка как структурная и функциональная единица растительного организма. Основные черты жизнедеятельности растительной клетки. Принцип компартментализации - основа жизнедеятельности клетки. Гомеостаз, его значение для функционирования биологических систем.

Строение, свойства и функции структурных компонентов клетки: клеточной стенки, мембран, ядра, цитоплазмы, пластид, митохондрий, аппарата Гольджи эндоплазматической сети, лизосом, сфероэозом, рибосом, пероксисом, вакуолей, микротрубочек, микрофиламентов. Взаимосвязь клеток в растительных тканях, апопласт, симпласт. Влияние токсичных веществ и радиации на свойства и функции мембран, цитоплазмы и органоидов клетки.

Проницаемость мембран и цитоплазмы. Механизмы транспорта веществ через мембранные, пассивный и активный транспорт. Закономерности диффузии, осмоса, электрофореза. Электротропные и электронейтральные ионные насосы. Мембранный потенциал. Потенциалы покоя и действия.

Тема 1.2 Химический состав растительной клетки

Химический состав растительной клетки. Основные химические компоненты клетки, их классификация по происхождению и выполняемым функциям.

Углеводы: содержание, свойства и роль в растениях моно-, олиго- и полисахаридов.

Липиды, их содержание и роль в растениях.

Жиры: кислотный состав, свойства и функции.

Липоиды: строение, свойства и функции фосфоглицеридов, гликолипидов, восков, стероидов.

Белки, их состав, структура, свойства и функции. Классификация белков по строению и растворимости. Аминокислотный и фракционный состав белков. Протеиногенные, свободные и незаменимые аминокислоты. Биологическая питательная ценность белков.

Нуклеиновые кислоты, их строение, виды и функции.

Ферменты, их природа, строение, свойства и биологическая роль. Одно- и двухкомпонентные ферменты. Природа коферментов и простетических групп. Активные и аллостерические центры ферментов. Механизм действия ферментов.

Кинетика ферментативных реакций. Влияние температуры, кислотности среды, активаторов, ингибиторов и других факторов на скорость ферментативных реакций. Локализация ферментов и регуляция ферментативной активности в клетке.

Классификация и номенклатура ферментов. Участие отдельных представителей классов в окислительно-восстановительных, гидролитических, синтетических и других реакциях. Участие ферментных систем в иммобилизации и детоксикации пестицидов и их метаболитов. Изоферменты и их роль в повышении адаптивных свойств растений и устойчивости к болезням. Применение растворимых и иммобилизованных ферментов в сельском хозяйстве, промышленности, науке и технике.

Витамины, их классификация, свойства и биологическая роль. Катализитическая и регуляторная функции витаминов.

Макроэргические соединения клетки, их классификация и роль. АТФ и пути ее образования.

Раздражимость клетки. Действие инфекции и токсикантов на структуру и функции органоидов клетки.

Водный обмен растений

Тема 2.1 Поступление и транспорт воды в растение.

Содержание, состояние, формы и роль воды в растениях. Термодинамические основы водообмена: активность и химический потенциал воды. Водный потенциал клетки и его компоненты. Явление набухания. Растительная клетка как осмотическая система. Осмотические явления в клетке - тургор, плазмолиз, циторриз, их значение в водообмене и жизнедеятельности растений.

Почва как среда водообеспечения растений, виды почвенной влаги и их доступность растениям. Корневая система как орган поглощения воды, поглотительная способность различных зон корня. Корневое давление, его природа, размеры, зависимость от условий среды. Плач и гуттация.

Транспорт воды в растении. Основные двигатели водного тока. Скорость передвижения воды по растению.

Транспирация, ее размеры и роль. Транспирация устьичная, кутикулярная и перицеральная. Физиология устьичных движений. Фотоактивное, гидроактивное и гидропассивное движения устьиц. Показатели транспирации: интенсивность транспирации, транспирационный коэффициент, продуктивность транспирации, относительная транспирация. Зависимость транспирации от условий среды, суточный ход. Способы снижения уровня транспирации. Антитранспиранты.

Тема 2.2 Водный баланс и водный дефицит растения

Водный баланс и водный дефицит растений. Влияние недостатка воды на растения. Виды завядания. Влияние избытка воды в почве на растения.

Водный режим в посевах сельскохозяйственных культур. Эвапотранспирация, эвапорация, коэффициент водопотребления. Пути повышения эффективности использования воды растениями.

Физиологические основы орошения сельскохозяйственных культур. Физиологические показатели, применяемые для установления необходимости полива. Использование параметров водообеспеченности растений при программировании урожаев.

Фотосинтез

Тема 3.1 Структурная организация фотосинтетического аппарата. Световая фаза фотосинтеза

Фотосинтез – основа энергетики биосферы и производственного процесса растений. Современные представления о механизме фотосинтеза.

Структурная организация фотосинтетического аппарата. Лист как орган фотосинтеза. Радиационный баланс листа. Хлоропласти, их состав, строение, онтогенез. Фотосинтетические пигменты: хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины. Их строение, химические и оптические свойства. Фотосинтетическая активная радиация (ФАР). Организация и функционирование пигментных систем. Светособирающий комплекс, реакционный центр, фотосистема I и II, электронно-транспортная цепь фотосинтеза. Миграция энергии в процессе фотосинтеза.

Световая фаза фотосинтеза. Циклическое и нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование. Фотолиз воды.

Тема 3.2 Темновая фаза фотосинтеза. Методы определения интенсивности фотосинтеза

Темновая фаза фотосинтеза. Метаболизм углерода при фотосинтезе у C3-растений (цикл Кальвина) и C4-растений (цикл Хэтча-Слэка). Фотосинтез по типу толстянковых растений (CAM-метаболизм). Фотодыхание и его роль.

Интенсивность фотосинтеза и методы ее определения. Эндогенные механизмы регуляции фотосинтеза. Зависимость фотосинтеза от факторов внешней среды. Компенсационные точки. Фотосинтез как саморегулируемый процесс.

Посевы и насаждения как фотосинтезирующие системы. Параметры оценки фотосинтетической активности фитоценозов: индекс листовой поверхности, фотосинтетический потенциал, чистая продуктивность фотосинтеза, коэффициент полезного действия (КПД) фотосинтеза. Радиационный режим и структура посева. Параметры оптимального посева.

Тема 3.3 Фотосинтез и урожай

Фотосинтез и урожай. Урожай биологический и хозяйственный.

Влияние густоты стояния растений и структуры посева, особенностей расположения листьев в пространстве, удобрении, орошения на энергетическую эффективность агрофитоценозов. Пути повышения КПД ФАР в посевах. Использование показателей фотосинтеза при программировании урожая.

Светокультура сельскохозяйственных растений. Источники облучения. Влияние искусственного облучения на растения. Выращивание растений при искусственном освещении.

Дыхание

Тема 4.1 Дыхание как универсальный окислительный процесс в живой природе.

Дыхание как универсальный окислительный процесс в живой природе. Значение дыхания. Типы окислительно-восстановительных реакций и ферментные системы дыхания. Субстраты дыхания и энергетическая эффективность их использования. Дыхательный коэффициент.

Тема 4.2 Современные представления о химизме дыхания

Химизм дыхания: Пути дыхательного обмена. Гликолитический путь. Анаэробная фаза дыхания. Аэробная фаза дыхания. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Окислительный пентозофосфатный путь. Дыхательная электрон-транспортная цепь. Окислительное фосфорилирование. Энергетическая эффективность различных путей окисления. Химизм и энергетика анаэробного дыхания (брожения).

Тема 4.3 Роль дыхания в процессах биосинтеза

Связь дыхания и фотосинтеза. Использование энергии дыхания на рост и поддержание гомеостаза. Интенсивность дыхания, методы ее учета, зависимость от внутренних и внешних факторов. Дыхание больного растения. Регулирование дыхания при хранении сельскохозяйственной продукции.

Минеральное питание растений

Тема 5.1 Корень как орган поглощения элементов минерального питания

История развития учения о корневом питании растений. Содержание и физиологическая роль в растениях макро- и микроэлементов, их соединения. Принципы диагностики дефицита питательных элементов. Физиологические нарушения при недостатке необходимых элементов питания.

Корень как орган поглощения элементов минерального питания. Поглощение минеральных веществ клетками корня. Поступление веществ в свободное пространство корня, перенос ионов и молекул через мембрану. Особенности поглощения клетками корня радионуклидов, пути снижения их поступления в растения. Ионный транспорт в растении - внутриклеточный, близкий и дальний. Поглощение ионов клетками листа. Отток ионов из листьев. Перераспределение и реутилизация веществ в растении. Регулирование растением скорости поглощения ионов.

Взаимодействие ионов, аддитивность, антагонизм и синергизм. Физиологическая реакция солей. Физиологически уравновешенные растворы.

Тема 5.2 Азотное питание растений

Особенности усвоения нитратного и аммонийного азота. Ассимиляция нитратного азота. Причины накопления избыточного количества нитратов в растениях и пути их снижения в продукции растениеводства. Ассимиляция аммиака. Особенности азотного питания бобовых культур.

Корневая система как орган синтеза и выделения веществ. Корневые выделения.

Тема 5.3 Физиологические основы применения удобрений

Почва как источник минеральных элементов для растений. Влияние ризосферной микрофлоры на поглощение веществ. Микотрофный способ питания растений. Взаимодействие между растениями. Некорневое питание растений. Особенности питания растений в беспочвенной культуре (гидро- и аэропоника).

Обмен и транспорт органических веществ в растениях

Общие закономерности обмена веществ в растениях. Взаимосвязь обмена веществ и обмена энергии. Анаболизм и катаболизм на различных этапах онтогенеза растений. Биосинтез и взаимное превращение углеводов, липидов, аминокислот, белков, веществ вторичного происхождения при прорастании и созревании семян, плодов, клубней, луковиц и корнеплодов. Факторы, влияющие на направленность обменов веществ в растениях.

Транспорт органических веществ по флоэме. Состав флюэмного сока и скорость его перемещения. Транспортные формы органических веществ и донорно-акцепторные отношения в растении, аттрагирующие зоны. Научные гипотезы, объясняющие транспорт веществ по флоэме. Регуляция транспорта веществ в растениях. Способы управления транспортом веществ с целью повышения урожайности сельскохозяйственных культур и улучшения качества продукции.

Рост и развитие растений

Тема 7.1 Рост растений

Понятие об онтогенезе, росте и развитии растений. Периодизация онтогенеза. Клеточные основы роста и развития. Фитогормоны как факторы, регулирующие рост и развитие растений, их классификация, химическая природа, локализация и транспорт. Особенности действия фитогормонов на рост тканей и органов, формирование семян и плодов, морфогенез растений. Взаимодействие фитогормонов. Использование фитогормонов и физиологически активных веществ в сельскохозяйственной практике.

Локализация зон роста у высших растений. Особенности роста органов растений. Зависимость роста от внутренних факторов. Ростовые явления: периодичность и ритмичность роста, закон большого периода роста, ростовые корреляции, полярность. Методы измерения скорости роста.

Влияние экологических факторов на рост. Свет как фактор, регулирующий рост растений. Фитохромная система растений. Влияние температуры, влажности почвы и воздуха, аэрации, минерального питания, химических средств защиты растений и ксенобиотиков на рост растений. Необратимые нарушения роста. Карликовость и гигантизм. Ритмы физиологических процессов. Движения растений. Тропизмы и настии, их виды и значение.

Тема 7.2 Развитие растений

Теории развития растений. Морфологические, физиологические и биохимические признаки общих возрастных изменений у растений. Влияние внешних условий на развитие растений. Яровизация и термопериодизм. Фотопериодизм.

Физиология старения растений. Циклическое старение и омоложение растений и их органов в онтогенезе. Понятие о росте целостного растения. Управление генеративным развитием и старением растений. Особенности роста растений в фитоценозе. Регуляция роста и онтогенеза.

Физиология цветения, опыления и оплодотворения растений. Формирование семян как эмбриональный период онтогенеза растений. Накопление и превращение веществ при формировании семян. Превращение веществ при формировании сочных плодов. Приёмы нормирования плодоношения и ускорения созревания плодов и овощей. Влияние внутренних и внешних факторов на созревание и качество семян и плодов.

Физиология и биохимия формирования качества урожая

Физиология покоя семян. Экзогенный и эндогенный покой. Послеуборочное дозревание семян. Способы прекращения и продления покоя. Процессы, протекающие при прорастании семян. Физиологические основы хранения семян, плодов, овощей, кормов.

Физиология и биохимия формирования качества урожая сельскохозяйственных культур

Роль генетических и внешних факторов в интенсификации синтеза запасных веществ в различных органах растений. Основные физиологико-биохимические процессы, происходящие при формировании продуктивных органов зерновых, зернобобовых, масличных, овощных, плодово-ягодных культур, картофеля, корнеплодов, волокнистых растений, кормовых трав. Влияние

почвенно-климатических факторов, удобрений, орошения и агротехники на химический состав растений и качество продукции растениеводства.

Физиолого-биохимические аспекты улучшения экологической чистоты растительной продукции.

Приспособление и устойчивость растений

Тема 9.1 Общие представления о стрессе. Устойчивость растений к высокой и низкой температуре

Границы приспособления и устойчивости растений. Понятие о стрессе и стрессорах. Защитно-приспособительные реакции растений на действие повреждающих факторов. Обратимые и необратимые повреждения растений, их тканей и органов. Изменения физико-химических и функциональных свойств растительных клеток и тканей при повреждениях, процессы адаптации. Холодостойкость. Физиолого-биохимические изменения у теплолюбивых растений при пониженных положительных температурах. Приспособление растений к низким положительным температурам. Способы повышения холодостойкости растений. Заморозки, защита растений от заморозков.

Морозоустойчивость. Условия и причины вымерзания растений. Закаливание растений, его фазы. Обратимость процессов закаливания. Способы повышения морозоустойчивости. Методы изучения морозоустойчивости растений.

Зимостойкость как устойчивость к комплексу неблагоприятных факторов перезимовки. Выпревание. Вымокание. Гибель под ледяном коркой. Выпиранье. Повреждение от зимней засухи. Способы повышения зимостойкости растений. Меры предупреждения гибели озимых хлебов. Методы определения жизнеспособности сельскохозяйственных культур в зимний и ранневесенний периоды.

Жароустойчивость растений. Изменения в обмене веществ, росте и репродуктивной способности растений при действии максимальных температур. Диагностика жароустойчивости. Способы повышения жароустойчивости растений.

Тема 9.2 Устойчивость растений к избытку и недостатку влаги

Засухоустойчивость растений. Совместное действие недостатка влаги и высокой температуры на растение. Особенности водообмена у растений различных экологических групп. Диагностика жаро- и засухоустойчивости. Физиологические особенности засухоустойчивости сельскохозяйственных растений. Предпосевное повышение жаро- и засухоустойчивости. Пути повышения засухоустойчивости культурных растений.

Влияние на растения избытка влаги (устойчивость к переувлажнению). Факторы устойчивости против затопления.

Полегание растений и его причины (устойчивость к полеганию). Способы предупреждения полегания.

Солеустойчивость растений. Влияние засоленности на растения, механизмы толерантности. Типы галофитов. Солеустойчивость культурных растений. Диагностика солеустойчивости. Возможности повышения солеустойчивости.

Тема 9.3 Устойчивость растений к другим абиотическим факторам

Газоустойчивость растений. Виды токсичных газов, выделяемых промышленностью и транспортом, пути их поступления в растения. Действие вредных газообразных веществ на растения. Особенности газоустойчивых растений. Защита окружающей среды от токсичных газов.

Действие пестицидов на растения. Поглощение пестицидов растениями. Транспорт и метаболизм пестицидов. Остаточное количество свободных и связанных пестицидов в продукции растениеводства. Устойчивость растений к пестицидам.

Действие радиации на растение. Виды радиоактивного излучения и их действие на генетический аппарат, структурные компоненты клетки, физиологические процессы растений. Радиочувствительность различных органов растений, различных видов растений, ее изменчивость в онтогенезе.

Тема 9.4 Устойчивость растений к биотическим факторам

Устойчивость сельскохозяйственных растений к действию биотических факторов. Устойчивость растений к инфекционным заболеваниям. Аллелопатические взаимодействия в ценозе. Аллелопатическое взаимодействие культурных растений и сорняков. Возможности ослабления негативных аллелопатических эффектов в посевах сельскохозяйственных растений.

Растение как саморегулирующаяся и саморазвивающаяся адаптивная система

Растение как саморегулирующаяся и саморазвивающаяся адаптивная система. Системы регуляции и интеграции у растений. Механизмы регуляции физиологических процессов: внутриклеточные, межклеточные, организменные. Взаимодействие растений в ценозах. Использование физиологических методов и показателей в технологиях возделывания сельскохозяйственных культур, научных исследованиях, мониторинге окружающей среды.

Список рекомендуемых источников

1. Анатомия и морфология высших растений. Словарь терминов / Ed. by О.А. Коровкин. — Москва: Дрофа, 2007.
2. Андреева, И.И. Ботаника / И.И. Андреева, Л.С. Родман. — 2-е издание, переработанное и дополненное edition. — Москва: КолосС, 2002.
3. Березина, Н.А. Экология растений Учеб. пособие для студентов высших Учеб. заведений / Н.А. Березина, Н.Б. Афанасьева. — Издательский центр "Академия" 2009.
4. Биологический энциклопедический словарь / Ed. by С.М. Гиляров. — Москва: Советская энциклопедия, 1986.
5. Грин, Н. Биология в 3-х томах / Н. Грин, У Старт, Д Тейлор; Ed. by Р Сопер. — Москва: Мир, 1990.
6. Зауралов, О.А. Краткий курс физиологии и биохимии растений: учебник для студентов с-х факультетов / О.А. Зауралов. — Саранск: Издательство Мордовского университета, 1995.
7. Карапыгин, И.В. Коэволюция грибов и растений / И.В. Карапыгин. — Гидрометеоиздат, 1993.
8. Коровкин, О.А. Анатомия и морфология высших растений / О.А. Коровкин. — Дрофа, 2007.
9. Косулина, Л.Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам сред / Л.Г. Косулина, Э.К. Луценко, В.А. and Аксенова. — Ростов-на-Дону, 1993.
10. Кузьменко, Н.Е. Начала химии. Современный курс для поступления в вузы / Н.Е. Кузьменко, В.В. Еремин, В.А. Попков. — 7-е edition. — Москва: Издательство "Экзамен" 2002.
11. Малиновский, В.И. Физиология растений. Учеб. пособие / В.И. Малиновский. — Владивосток: Издательство ДВГУ, 2004.
12. Медведев, С.С. Физиология растений: учебник / С.С. Медведев. — СПб: БХВ-Петербург, 2012.
13. Метлицкий, Л.В. Как растения защищаются от болезней / Л.В. Метлицкий, О.Л. Озерецкая. — Либроком, 2013.

14. Молекулярная биология клетки. В 3 томах / Брюс Альбертс, Александр Джонсон, Джуллиан Льюис et al.; Ed. by А Миронов, Л Мочалова. — Регулярная и хаотическая динамика and Институт компьютерных исследований, 2013.
15. Полевой, В.В. Физиология растений / В.В. Полевой. — Высшая школа, 1989.
16. Практикум по физиологии растений: учебно-методическое пособие / В.Н. Воробьев, Ю.Ю. Невмержицкая, Л.З. Хуснетдинова, Т.П. Якушенкова. — Казанский университет, 2013.
17. Рубин, Б.А. Курс физиологии растений / Б.А. Рубин. — Москва: Высшая школа, 1971.
18. Сонин, Н.И. Биология. Многообразие живых организмов. 7 класс / Н.И. Сонин, В.Б. Захаров. — Москва: Дрофа, 2013.
19. Страйер, Л. Биохимия. В 3-х томах / Л Страйер. — Мир, 1985.
20. Стромберг, А.Г. Физическая химия : учебник для студентов вузов по хим. специальностям. / А.Г. Стромберг. — 2006.
21. Третьяков, Н.Н. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Т.В. Карнаухова, Л.А. Паничкин; Ed. by Е.В. Кирсанова. — М.: Агропромиздат, 1990.
22. Физиология растений / М.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко et al.; Ed. by И.П. Ермаков. — Москва: Издательский центр "Академия" 2005.
23. Юрин, В.М. Физиология растений. Учебник / В.М. Юрин. — Минск: БГУ, 2010.
24. Якушкина, Н.И. Физиология растений. Учеб. пособие для студентов биол. спец, пед. ин-тов / Н.И. Якушкина. — Москва: Просвещение, 1980.

Словарь терминов

АБК Абсцисовая кислота. 102, 103

АТФ Аденозин три фосфат. 18, 30, 48, 49, 51–54, 56, 60, 63, 66, 68, 70–72, 80, 81, 105, 144, 150, 151, 154, 159, 160

Абсолютная скорость роста величина прироста за промежуток времени, отнесенная к единице времени. 99, см. Рост

Автотрофные организмы организмы, способные синтезировать органические вещества из неорганических путем фото- или хемосинтеза. 42

Активный транспорт веществ транспорт веществ, идущий через цитоплазматическую мембрану против электрохимического потенциала с затратой энергии, выделяющейся в процессе метаболизма в форме АТФ. 66, 67

Аммонификация процесс превращения органического азота почвы в NH_4^+ -ионы. 78

Аноксическое окисление окисление, в ходе которого электроны передаются не на кислород а на другие вещества – нитраты и двойные связи ненасыщенных соединений. 114

Апекс верхушка побега или корня, представленная первичной меристемой; обеспечивает верхушечный, или апикальный, рост этих органов: образование новых метамеров побега и удлинение корня. 95

Апикальное доминирование торможение верхушечной почкой побега развития боковых побегов из пазушных почек. 97, см. Апекс

Ауксин природный регулятор роста растений (фитогормонов). Влияет на рост, деление и дифференциацию клеток; играет важную роль в явлениях гео- и фототропизма. 101, см. Фитогормоны

Ацетил-КоА сложное органическое вещество, молекулы которого участвуют в главнейших биохимических реакциях, идущих в живой клетке. 61, 63, 102, 160

Аэренхима воздухоносная ткань у растений, построенная из клеток, соединённых между собой так, что между ними остаются крупные заполненные воздухом межклетники. 115

БТШ класс белков, экспрессия которых усиливается при повышении температуры или при других стрессирующих клетку условиях. Повышение экспрессии генов, кодирующих белки теплового шока, регулируется на этапе транскрипции. 106

БХШ Белки холодового шока. 112

Бактероиды форма клубеньковой бактерии (род Rhizobium), образующаяся после проникновения в корни бобовых растений, имеет более крупные размеры клеток, высокое содержание жира, гликогена и др.. [79](#)

Бесполое размножение тип размножения, когда новый организм появляется из спор. [91](#)

Биотроф организм, питающийся биомассой других организмов. Биотрофами являются хищники, паразиты и симбионты. [118](#)

Вегетативное размножение воспроизведение растений из вегетативных частей растения (клубней, луковиц, отводок). [91](#)

Везикула относительно маленькие внутриклеточные органоиды, мембрano-защищённые сумки, в которых запасаются или транспортируются питательные вещества. [68](#), [69](#)

Витамины низкомолекулярные физиологически активные органические соединения различного химического состава. [22](#)

Влагоемкость почвы величина, количественно характеризующая водоудерживающую способность почвы. [32](#)

Вынужденный покой покой растения, вызванный воздействием факторов внешней среды. [98](#)

Газоустойчивость способность растений сохранять жизнедеятельность при действии вредных газов. [114](#), [115](#)

Галлофиты растения, устойчивые к засолению почв. [113](#)

Гаметофит гаплоидная многоклеточная фаза в жизненном цикле растений и водорослей, развивающаяся из спор и производящая половые клетки. [92](#), [94](#), [104](#), см. **Жизненный цикл**

Гаметофит величина, равная разности осмотического и тургорного давления. [37](#), см. **Тургорное давление**

Генеративные органы органы полового размножения растений. [93](#)

Гибберелины группа фитогормонов дитерпеновой природы, которые выполняют в растениях разнообразные функции, связанные с контролем удлинения гипокотиля, прорастания семян, зацветания и т. д.. [102](#), см. **Фитогормоны**

Гипоксия патологической состояния, характеризующееся дефицитом кислорода в организме. [114](#)

Гликолиз процесс анаэробного окисления глюкозы, при котором из одной молекулы глюкозы образуются две молекулы пировиноградной кислоты. [59](#), [60](#)

Гликофиты растения, незасоленных водоемов и почв. [113](#)

ДНК Дезоксирибонуклеиновая кислота. [29](#), [88](#), [104](#), [106](#), [107](#), [116](#)

Да единица измерения молекулярных масс высокомолекулярных соединений, например белков, углеводов, гуминовых кислот. 1 Да = 1 г/моль. 19, 75, 80, 81

Денатурация изменение нативной конформации белковой молекулы под действием различных дестабилизирующих факторов. Аминокислотная последовательность белка не изменяется. 25

Дефолианты синтетические регуляторы роста, которые ускоряют листопад у растений, что активирует созревание семян и плодов и облегчает механизированную уборку урожая. 104

Дифференцировка индивидуальное развитие организма от зиготы или вегетативного зародыша до естественной смерти. 87

Диффузия изменение нативной конформации белковой молекулы под действием различных дестабилизирующих факторов. Аминокислотная последовательность белка не изменяется. 66, 67

Дыхательный коэффициент отношение объема выделившегося углекислого газа к объему поглощенного кислорода. 57, 133, 135

Жизненный цикл закономерная смена всех поколений, характерных для данного вида живых организмов. 92

ИУК Инодол уксусная кислота. 85, 89, 101, см. также **Ауксин**

Инициалии клетки меристем, способные неопределенно долго делиться в результате митоза. 95, см. **Меристемы**

КПД Коэффициент полезного действия. 160

Клеточный цикл период существования клетки от момента её образования путём деления материнской клетки до собственного деления или гибели. 88

Кофермент малая молекула небелковой природы, специфически соединяющаяся с соответствующими белками, называемыми апоферментами, и играющая роль активного центра или простетической группы молекулы фермента. 61, 71, 72, 78

Криопротекторы вещества, защищающие цитоплазму клетки от образования в ней кристаллов льда. 109, 111

Леггемоглобин разновидность гемоглобина, содержащаяся в клубеньках бобовых растений и придающая им красный цвет. Леггемоглобин способствует переносу кислорода в симбиосомы, содержащие азотфикссирующие бактерии, для их дыхания.. 80, 84

М количество вещества системы, содержащей столько же структурных элементов, сколько содержится атомов в углероде-12 массой 0,012 кг. 122–125, 128

Меристемы группа образовательных растительных тканей. Клетки меристемы постоянно делятся. 95

Метаболизм набор химических реакций, которые возникают в живом организме для поддержания жизни. Эти процессы позволяют организмам расти и размножаться, сохранять свои структуры и отвечать на воздействия окружающей среды. 17, 64, 66, 75, 83, 84

Митоз такой способ деления клеток, при котором число хромосом удваивается, так что каждая дочерняя клетка получает набор хромосом, равный набору хромосом материнской клетки.. 88

Монокарпические растения растения, плодоносящие один раз в жизни. 92

Морозостойкость способность растений переносить температуру ниже нуля градусов. 108, 113

Морфактины синтетические регуляторы роста, которые препятствуют прорастанию семян, образованию и росту побегов, ослабляют апикальное доминирование у побегов и усиливают его у корней.. 103

Морфогенез генетически запрограммированный процесс образования клеток, тканей, органов. 95

НАД кофермент, имеющийся во всех живых клетках. 60, 63, 81, 135

НАДФН2 широко распространённый в природе кофермент некоторых дегидрогеназ. 48, 49, 51–54, 56, 68, 81, 150, 151

Некротроф факультативный паразит (и некоторые факультативные сапрофиты), поселяющийся на предварительно убитой им ткани. 118, см. Сапротроф

Нитритредуктаза сложный фермент, катализирующий восстановление нитрита до аммиака в процессе ассимиляции нитрата. 81

Нитрификация процесс биологического окисления аммония NH_4^+ до нитрат-ионов NO_3^- . 78

Нитрогеназа комплекс ферментов (мультифермент), осуществляющий процесс фиксации атмосферного азота. Широко распространён у бактерий и архей, в то время как все эукариоты его лишены. 80

Онтогенез индивидуальное развитие организма от зиготы или вегетативного зародыша до естественной смерти. 87, 88

Относительный или процентный рост прирост, вычисленный в процентах от исходного веса растения или органа. 99, см. Рост

ПВК Пировиноградная кислота. 60, 61, 63, 154, 160

Па единица измерения давления. Паскаль равен давлению, вызываемому силой, равной одному ньютону, равномерно распределённой по перпендикулярной к ней поверхности площадью один квадратный метр. 37, 124

Партенокарпия процесс образования плодов без оплодотворения и образования семян. 94

Пассивный транспорт веществ транспорт веществ через цитоплазматическую мембрану, идущий без затраты энергии, по градиенту электрохимического потенциала. [66](#), [67](#)

Патоген любой микроорганизм (включая грибы, вирусы, бактерии, и проч.), а также особый белок — прион, способный вызывать болезнь другого живого существа. [117](#), [121](#)

Питательные вещества соединения, в которых имеются питательные элементы. [64](#)

Питательные элементы химические элементы, которые необходимы растению и не могут быть заменены никакими другими. . [64](#)

Пластоцианин небольшой водорастворимый белок, основная функция которого заключается в переносе электронов от цитохромного bf комплекса к фотосистеме 1. [84](#), см. **Цитохром**

Пневматофоры надземные дыхательные корни растений, растущие вверх. [115](#)

Поликарпические растения растения, многократно плодоносящие в течении жизни. [92](#)

Половое размножение тип размножения, связанный с образованием и слиянием специализированных половых клеток – гамет. [91](#)

Поляризация ориентация процессов и структур в пространстве, то есть физиолого-биохимические и анатомо-морфологические свойства изменяются в определенном направлении. [96](#)

Порины трансмембранные белки, представляющие собой гидрофильные поры в липофильной мембране. [67](#)

Правило Ван-Гоффа при изменении температуры на 10 °С скорость реакции изменяется в 2-4 раза. [58](#)

Протон элементарная частица обладающая положительным зарядом. В данном пособии под словом «протон» подразумевается ион водорода H+. [51](#), [52](#), [65](#), [68](#)

Протонная помпа интегральный мембранный белок, осуществляющий перемещение протонов через мембрану. Термин «помпа» показывает, что поступление идет с потреблением свободной энергии и против электрохимического градиента. [68](#)

РНК Рибонуклеиновая кислота. [11](#), [29](#), [71](#), [88](#), [101](#), [102](#), [104](#), [107](#)

Радиопротекторы вещества, повышающие устойчивость организма к воздействию ионизирующих излучений. [116](#)

Развитие качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей в процессе онтогенеза. [87](#)

Репарация особая функция клеток, заключающаяся в способности исправлять химические повреждения и разрывы в молекулах ДНК, повреждённой при нормальном биосинтезе ДНК в клетке или в результате воздействия физических или химических агентов. [116](#)

Ретарданты синтетические регуляторы роста, которые подавляют рост стебля благодаря торможению растяжения клеток и подавлению синтеза гиббереллинов. [103](#)

- Рост** необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма растения, связанное с новообразованием элементов составляющих его структуру. [87, 107, 110](#)
- Ростовые корреляции** зависимость роста и развития одних органов от других. [97](#), см. **Рост**
- Сапротроф** организм, питающийся остатками мертвых организмов. [117](#), см. **Некротроф**
- Спорофит** диплоидная многоклеточная фаза в жизненном цикле растений и водорослей, развивающаяся из оплодотворенной яйцеклетки или зиготы и производящая споры. [92, 104](#), см. **Жизненный цикл**
- Стратификация** процесс выдерживания влажных семян при пониженной температуре. [98](#)
- Стресс** общая неспецифическая адаптационная реакция организма на действие любых неблагоприятных факторов. [105–107](#)
- Стрессоры** неблагоприятные факторы внешней среды. [105, 106](#)
- Термоустойчивость** адаптивная устойчивость белков, клеток, органов и целых организмов к экстремальным положительным температурам. [106](#)
- Тилы** пузыревидные выросты клеток осевой или лучевой паренхимы, проникающие через поры в стенках сосудов в просветы последних. [119](#)
- Тонопласт** мембранный центральной вакуоли растительной клетки. [11](#)
- Тотипатентность** способность клетки дать начало всему организму. [90](#)
- Транспирация** физиологически активное испарение воды растением. [37, 38](#)
- Тургорное давление** внутреннее давление, которое развивается в растительной клетке, когда в ней в результате осмоса входит вода, и цитоплазма прижимается к клеточной стенке. [39, 108](#)
- Удельная скорость роста** прирост массы растения или отдельного его органа в единицу времени. [98](#), см. **Рост**
- ФАР** Фотосинтетически активная радиация. [42, 45](#)
- ФГА** 3-Фосфоглицериновый альдегид-1,3. [53, 56, 60](#)
- ФГК** Фосфоглицериновая кислота. [53, 56, 60](#)
- ФЕП** эфир фосфорной кислоты и енольной формы пировиноградной кислоты. [54, 56, 60](#)
- ФС1** Фотосистема 1. [46, 48, 49, 76, 84, 151](#)
- ФС2** Фотосистема 2. [46, 47, 50, 84, 151](#)
- Физиология растений** наука, изучающая общие закономерности жизнедеятельности растительных организмов и является частью биологической науки. [4, 6](#)
- Фитогормоны** низкомолекулярные органические вещества, вырабатываемые растениями и имеющие регуляторные функции. [100](#)

Фитонциды выделяемые растениями биологически активные вещества, убивающие или подавляющие рост и развитие болезнетворных бактерий. [120](#)

Фитохром фоторецептор, сине-зеленый пигмент, существующий в двух взаимопревращающихся формах. Поглотив свет, фитохром переходит из одной формы в другую. Этот пигмент играет важную роль в ряде процессов, таких как цветение и прорастание семян. [100](#)

Фосфорилирование процесс переноса остатка фосфорной кислоты от донора к субстрату, как правило, катализируемый ферментами и ведущий к образованию сложных эфиров фосфорной кислоты. [71](#)

Фотопериодизм реакция живых организмов (растений и животных) на суточный ритм освещённости, продолжительность светового дня и соотношение между темным и светлым временем суток. [93](#)

Фотосинтез процесс синтеза органических веществ из неорганических при участии хлорофилла и за счет энергии солнца.. [42](#)

Фотосистема белковый комплекс, который осуществляет первичные фотохимические реакции фотосинтеза: поглощение света, преобразование энергии и перенос электронов. [46](#)

Хлорофилл зелёный пигмент, окрашивающий хлоропласты растений в зелёный цвет. При его участии осуществляется процесс фотосинтеза. По химическому строению хлорофиллы — магниевые комплексы различных тетрапирролов. [42](#), [43](#)

Холодоустойчивость способность растений переносить действие положительных температур, близких к нулю градусов. [108](#), [109](#)

Цитохром крупные мембранные белки (за исключением наиболее распространённого цитохрома с, который является маленьким глобулярным белком), которые содержат ковалентно связанный гем, расположенный во внутреннем кармане, образованном аминокислотными остатками. Цитохромы катализируют окислительные реакции. [6](#), [47](#), [49](#)

ЭТЦ Электрон-транспортная цепь. [47](#), [48](#)

Экзоферменты ферменты, не связанные с цитоплазмой клетки, они свободно выделяются во внешнюю среду или субстрат. [119](#)

Экспрессия генов изменение активности генов. [89](#), [102](#)

Эндоцитоз активный способ поглощения макромолекул клеткой, который сопровождается втягиванием мембранны и образованием везикул, внутри которых содержатся макромолекулы. [66](#), [68](#)

Эфимеры экологическая группа травянистых однолетних растений с очень коротким вегетационным периодом (некоторые заканчивают полный цикл своего развития всего за несколько недель). [92](#), см. **Жизненный цикл**

Яровизация побуждение семян или растений к росту и более интенсивному развитию с помощью непродолжительного воздействия низких положительных температур. **93**