Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«КАЛИНИНГРАДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

О. М. Бедарева

Биология сельскохозяйственных растений

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины для студентов, обучающихся в бакалавриате по направлению подготовки
35.03.04 Агрономия

Калининград
Издательство ФГБОУ ВО «КГТУ»
2022

УДК 574 (075.8)

Рецензент
кандидат биологических наук, доцент кафедры агрономии и агроэкологии
Е. А. Барановская

Бедарева, О. М.

Биология сельскохозяйственных растений: учеб.-методич. пособие по изучению дисциплины для студентов, обучающихся в бакалавриате по напр. подгот. 35.03.04 Агрономия / О. М. Бедарева. – Калининград: Изд-во ФГБОУ ВО «КГТУ», 2022. – 37 с.

В учебно-методическом пособии по изучению дисциплины «Биология сельскохозяйственных растений» представлены учебно-методические материалы по освоению тем лекционного курса, включающие подробный план лекции по каждой изучаемой теме, вопросы для самоконтроля, форма обучения очная, заочная.

Табл. 1, список лит. – 14 наименований

Учебно-методическое пособие рассмотрено и рекомендовано к опубликованию кафедрой агрономии и агроэкологии 8 ноября 2022 г., протокол № 5

Учебно-методическое пособие по изучению дисциплины рекомендовано к изданию в качестве локального электронного методического материала методической комиссией института агроинженерии и пищевых систем ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» 30 ноября 2022 г., протокол № 12

УДК 574 (075.8)

© Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Калининградский государственный технический университет», 2022 г.
© Бедарева О. М., 2022 г.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ……. 4
МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ…… 6
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК……. 36

ВВЕДЕНИЕ

Целью освоения дисциплины является формирование систематизированных знаний о физических, химических и биологических методах исследования растений; особенностях организации и разнообразии растительных организмов, некоторых принципах их классификации, связи растений с окружающей средой, надорганизменных системах; экологии и охране природы; экосистемах, их структуре, динамике, пределах устойчивости, роли антропогенных воздействий, принципах рационального природопользования.

Задачи изучения дисциплины:

– изучение общей характеристики зерновых культур – морфологические и биологические особенности хлебов I и II групп;

– изучение фаз роста и этапов органогенеза зерновых хлебов по Ф. М. Куперману;

– изучение общей характеристики зерновых бобовых культур;

Изучение биоэкологических особенностей кормовых трав: многолетние бобовые, однолетние бобовые, мятликовые травы – многолетние и однолетние.

При реализации дисциплины «Биология сельскохозяйственных растений», организуется практическая подготовка путем проведения практических и лабораторных работ, предусматривающих участие обучающихся в выполнении отдельных элементов работ, связанных с будущей профессиональной деятельностью.

В результате изучения дисциплины студент должен:

знать:

– историю введения диких видов в культуру, влияние зоны происхождения растений на их генотип, теорию центров происхождения культурных растений, факторы среды и их влияние на рост, развитие и урожай, законы растениеводства;

– морфологическое строение полевых культур, их плодов и семян, основные фазы роста и развития растений;

– структуру формирования урожая и основы его программирования;

уметь:

– применять современные методы научных исследований биологических особенностей наиболее распространенных сельскохозяйственных культур;

– распознавать сельскохозяйственные культуры по морфологическим признакам;

– определять анатомо-морфологические признаки семян и плодов;

– определять фазы и стадии развития растений; оценивать адаптационный потенциал полевых растений на основе биологических особенностей;

– анализировать состояние растений на основе визуальных диагностических признаков;

владеть:

– навыками использования основных понятий и терминов биологии растений;

– методами распознавания растений по морфологическим признакам; навыками ведения наблюдений за растениями и постановки эксперимента.

Для успешного освоения дисциплины «Биология сельскохозяйственных растений», студент должен активно работать на лекционных и практических занятиях, организовывать самостоятельную внеаудиторную деятельность.

Для оценивания поэтапного формирования результатов освоения дисциплины (текущий контроль) предусмотрены практические задания. Промежуточная аттестация проводится в виде зачета, к которому допускаются студенты, успешно освоившие темы курса и имеющие положительные оценки.

Для успешного освоения дисциплины «Биология сельскохозяйственных растений» в учебно-методическом пособии по изучению дисциплины приводится краткое содержание каждой темы занятия, перечень ключевых понятий, вопросов для самоконтроля и подготовки к практическим занятиям и организации самостоятельной работы студентов.

При необходимости для обучающихся инвалидов или обучающихся с ОВЗ предоставляется дополнительное время для подготовки ответа с учетом их индивидуальных психофизических особенностей.

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

Осваивая курс «Биология сельскохозяйственных растений», студент должен научиться работать на лекциях, практических занятиях и организовывать самостоятельную внеаудиторную деятельность. В начале лекции необходимо уяснить цель, которую лектор ставит перед собой и студентами. Важно внимательно слушать, отмечать наиболее существенную информацию и кратко ее конспектировать; сравнивать то, что услышано на лекции с прочитанным и усвоенным ранее материалом в области биологии сельскохозяйственных растений, укладывать новую информацию в собственную, уже имеющуюся, систему знаний. По ходу лекции необходимо подчеркивать новые термины, определения, устанавливать их взаимосвязь с изученными ранее понятиями.

Тематический план лекционных занятий (ЛЗ) представлен в таблице.

Таблица – Объем (трудоемкость освоения) и структура ЛЗ

Номер темы	Содержание лекционного занятия	Кол-во часов ЛЗ	
		очная форма	оаочная форма
1	Строение растительной клетки	2	–
2	Биохимия растительной клетки	2	–
3	Специфика обмена веществ у зеленых растений	2	–
4	Водный обмен растений	2	–
5	Минеральное питание растений	2	–
6	Приспособление и устойчивость растений	2	–
7	Рост и развитие растений	2	2
Итого		14	2

Если лектор приглашает студентов к дискуссии, то необходимо принять в ней активное участие. Если на лекции студент не получил ответа на возникшие у него вопросы, он может в конце лекции задать эти вопросы лектору курса дисциплины.

Тема 1. Строение растительной клетки.

Ключевые вопросы темы

1. Определение клетки. Ее структурной организации. Наличие мембранных комплексов.
2. Типы клеток по наличию или отсутствию ядра.
3. Различия между клетками животного и растительного происхождения.
4. Мембранные структуры в организации клетки растительного происхождения.
5. Особенности движения цитоплазмы в клетке.

Ключевые понятия: клетка, зигота, прокариоты, эукариоты, цитокинез, мембранные комплексы.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** акцентируем внимание на эволюции растительного и животного царств.

Увеличение разнообразия клеток, составляющих организмы, происходило одновременно с разграничением функций, которые выполняют эти клетки. Каждая клетка многоклеточного организма является потомком единственной зародышевой клетки – *зиготы* – и образуется в результате ряда последовательных делений. Поэтому она обладает тем же генетическим материалом, что и исходная зигота. Между тем, каждая клетка реализует лишь незначительную часть своих генетических потенций, что определяется положением клетки внутри организма и временем ее функционирования.

При ответе на **второй вопрос** обращается внимание на структурные и функциональные особенности клеток многоклеточного организма, связанных с их специализацией. Однако любая клетка способна осуществлять многие функции, и имеет ряд свойств, которые присущи также свободнодвижущим одноклеточным организмам. К ним должны быть отнесены такие фундаментальные явления, как взаимодействие клетки с внешней средой (поглощение и выделение различных веществ, рецепция сигналов различной природы – температурных, световых, химических, электрических), взаимодействие клеток друг с другом (в ассоциациях одноклеточных организмов, симбиотических комплексах, в тканях многоклеточного организма), подвижность клеток и цитоплазматического содержимого, раздражимость, размножение, изменчивость, использование и трансформация энергии, временная и пространственная организация работы биохимических систем внутри клетки за счет их компартментации.

Клетка является структурной единицей живого. По особенностям строения клетки делят на прокариотические и эукариотические. В основу такого деления положена организация ядра. Прокариотические клетки (бактерии и сине–зеленые водоросли) не содержат оформленного ядра, отграниченного от цитоплазмы. Кроме этого, они отличаются от эукариотических еще и размерами, отсутствием специализированных мембранных систем: пластид, митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи и т. д. Генетический аппарат прокариот представлен одной хромосомой, состоящей из кольцевой молекулы ДНК, не связанной с белком. В отличие от прокариотической, эукариотическая клетка, свойственная всем другим организмам, имеет ядро и органоиды, ограниченные мембранами.

В **третьем вопросе** отмечаем следующее, что клетки растений и животных сходны по своему строению, но в то же время, имеют некоторые морфологические различия, связанные с образом жизни и способом питания растений и животных. К ним следует отнести наличие у растительной клетки клеточной стенки, системы пластид, формирование в зрелых клетках центральной вакуоли. Особенностью животных клеток является наличие в них клеточного центра, участвующего в делении клетки.

При ответе на **четвертый вопрос** внимание уделяется реализации многих процессов, связанных с наличием в клетке сложных мемебранных комплексов,

обеспечивающих пространственную и временную упорядоченность ее работы. Распределение клетки мембранами на компартменты (компартментация) дает возможность увеличить эффективность метаболических процессов, разделить заряды, реакции, создать локальные условия среды. В мембранах обнаружены многочисленные мультиферментные комплексы (например, цепи переноса электронов в митохондриях и хлоропластах), транспортные системы, рецепторные молекулы. Между отдельными мембранами клетки существует временная непрерывность, они находятся в состоянии функционального и морфологического динамического равновесия. Всем мембранам живой клетки присуще свойство избирательной проницаемости, которое они теряют, когда происходит биохимическая деструкция клетки при ее гибели. Мембраны образуются, развиваются и разрушаются на протяжении всей жизни клетки. Состав, структура и свойства мембран определяются их природой и зависят от условий окружающей среды. Изменчивость мембран играет важную роль в жизнедеятельности клетки.

Пространственная и временная организация деятельности клетки обеспечивается также существованием такой морфологической структуры как *цитоскелет*. Клеточные органеллы определенным образом ориентированы и находятся в состоянии направленного движения. Белки цитоскелета, взаимодействуя друг с другом, образуют сложные динамические структуры, которые отвечают за согласованное поведение частей клетки. Цитоскелет участвует в движении клеток и цитоплазмы внутри них, в транспорте веществ и частиц, в митозе, обеспечивает форму и прочность клеток, локализацию ферментных систем в цитоплазме и т. д. Любой тип движения приводит к постоянным изменениям пространственной организации клетки, которые не влияют на постоянство биохимических реакций и функций. Измерение скорости движения цитоплазмы позволяет оценивать уровень жизнедеятельности клетки.

Универсальность морфологических блоков, из которых построена клетка, является основой для процессов специализации, происходящих у растений в определенных анатомических зонах. В многоклеточном растительном организме существуют небольшие участки – *меристемы,* внутри которых протекает постоянный процесс пролиферации (деления). Специализация клеток связана с выходом из меристематических зон.

Специализация клеток растений (и животных) – это появление качественных различий между ними в результате дифференциальной активности генов. В составе организма клетка реализует только часть своей генетической информации, однако, изоляция соматической растительной клетки или кусочка ткани, а также создание определенных условий питания, освещенности и т. п. могут привести к самым различным типам морфогенеза. Это означает, что растительная клетка обладает *тотипотентностью*.

Растительная клетка окружена жесткой оболочкой – *клеточной стенкой,* которая защищает содержимое клетки, определяет ее форму и размеры, является одним из путей транспорта различных веществ по растению (апопласт), играет важную роль в росте и дифференцировке и их регуляции.

Клеточные стенки пронизаны *порами,* через которые проходят *плазмодесмы*, соединяющие цитоплазму соседних клеток. Клеточную оболочку можно разрушить (например, с помощью ферментов), в этом случае образуется клетка без оболочки – *протопласт*, сразу приобретающий округлую форму.

Быстрое или почти незаметное движение цитоплазмы, которое происходит в клетках в естественных условиях, называют *первичным*. Движение же, индуцированное каким-либо фактором внешней среды (светом, температурой, химическим или механическим воздействием и т. п.), – *вторичным.* Скорость движения цитоплазмы увеличивается с повышением температуры до определенного предела последней (чаще 27–37 ^{0}С). При дальнейшем увеличении температуры движение замедляется, а затем прекращается. Свет может либо ускорить движение (*фотодинез),* либо замедлить и остановить его. Характер реакции зависит от количества световой энергии и качественного состава света. Различные химические агенты, физические факторы также влияют на движение цитоплазмы.

В **пятом вопросе** отмечаем, что выделяют несколько типов *движения цитоплазмы.* Наиболее широко распространенно *колебательное* движение. Его считают наименее упорядоченным, так как при этом одни частицы находятся в покое, другие скользят в периферии, третьи – к центры клетки. Движение имеет неустойчивый, случайный характер. *Циркуляционное* движение характерно для клеток, которые имеют цитоплазматические тяжи, пересекающие центральную вакуоль. Направление и скорость движения частиц, находящихся внутри или на поверхности слоя цитоплазмы, а также в цитоплазматических тяжах, непостоянны.

При *ротационном* движении цитоплазма находится только на периферии клетки и движется подобно приводному ремню. Движение этого типа, в отличие от циркуляционного, имеет более или менее упорядоченный характер, поэтому удобно для количественного изучения.

Помимо перечисленных выделяют еще ряд типов движения, например *фонтанирующее* и *челночное*. Типы движения различают между собой условно и в одной и той же клетке могут переходить из одного в другой.

В организации движения цитоплазмы участвуют белки, образующие цитоскелет клетки. Структуры цитоскелета подразделяют на *микротрубочки, толстые, тонкие и промежуточные микрофиламенты и микротрабекулы.* Цитоскелет – очень лабильная, постоянно меняющаяся система. Его элементы способны быстро распадаться (деполимеризоваться) и вновь собираться в структуры (полимеризоваться).

Внутриклеточное движение или движение самой клетки зависит главным образом от скольжения одного структурного элемента по другому. Это скольжение происходит за счет взаимодействия белков. Два основных белка, ответственных за двигательную систему, существуют во всех клетках. Это *актин* и *миозин*.

Наряду с актин- и миозинсодержащими микрофиламентами во всех эукариотических клетках найдены *микротрубочки*. Микротрубочки растительных и животных клеток одинаковы по морфологии. Основная

единица конструкции микротрубочек – *протофиламент,* который состоит из цепи субъединиц *тубулина.* Тубулин – гетеродимер, он представлен и субъединицами, является консервативным белком и имеет сходную структуру вразличных организмах. Тринадцать протофиламентов, закручиваясь друг вокруг друга, образуют трубочку. Одна из удивительных особенностей микротрубочек – способность выстраиваться в правильные геометрические комплексы, где они связаны тонкими поперечными мостиками. Микротрубочки образуют в жгутиках и ресничках эукариот структуру типа 9+2.

Микротрубочки выполняют в клетке различные функции. Они включены в образование препрофазной полосы, митотического веретена, фрагмопласта, центриолей, жгутиков, участвуют в движении хромосом, передвижении клеток, внутриклеточном транспорте, в формировании каркаса клетки, образовании клеточной стенки, в секреции. Движение, регулируемое микротрубочками, основано на процессе полимеризации – деполимеризации трубочек, или скольжении между ними, или взаимодействии с другими структурами клетки.

Объектом многих исследований по движению цитоплазмы являются клетки междоузлий харовых водорослей.

Японские исследователи N Kamiya и K. Kuroda, анализируя распределение скоростей движущейся цитоплазмы клеток харовой водоросли нителлы, пришли к заключению, что механизм, приводящий в движение цитоплазму, находится на поверхности раздела эктоплазмы и эндоплазмы.

Эктоплазма, или кортикальная цитоплазма (кортекс), – это наружный слой цитоплазмы, стационарный гель. *Эндоплазма* – внутренний жидкий золеобразный слой. В очень тонком слое, близком к внутренней поверхности коркового геля, обнаружен редкий градиент скорости цитоплазмы; фактически же вся эндоплазма течет с одной и той же скоростью. Описываемый механизм получил название *активного скольжения*, поскольку эндоплазма скользит, как целая, по внутренней поверхности коркового слоя. Текущая эндоплазма сдвигается вдоль неподвижной эктоплазмы, запускаемая молекулами миозина, которые движутся вдоль пучков актиновых микрофиламентов, локализованных в эктоплазме.

Другим объектом, удобным для изучения движения цитоплазмы, являются морские сифоновые зеленые водоросли и ксантофиты. Показано, что кортикальная цитоплазма этих клеток содержит сотни взаимосвязанных пучков микротрубочек, выстроенных вдоль длинной оси клетки. Вблизи этих пучков расположены актиновые микрофиламенты. Хлоропласты двигаются параллельно пучкам.

Источником энергии для движения протоплазмы является АТФ. Поэтому свет может влиять на скорость этого движения, изменяя уровень АТФ, образованной в процессе фотосинтетического фосфорилирования.

Биологическое значение движения цитоплазмы состоит в том, что оно способствует переносу веществ от одной части клетки к другой. Перемещения в клетки окруженных мембраной пузырьков, образованных в результате деятельности эндоплазматической сети и аппарата Гольджи, видимо, также

осуществляется с помощью движения цитоплазмы. Различные внешние воздействия способны изменять скорость движения цитоплазмы.

Например, скорость передвижения цитоплазмы может регулироваться продуктами метаболизма клетки – метаболитами, гормонами, некоторыми аминокислотами.

Усиление движения цитоплазмы служит показателем особого состояния клетки. Так, проникновение фитофторы, гриба – паразита, в клетки листьев картофеля вызывает бурное движение цитоплазмы, которое свидетельствует о перестройках, происходящих в клетках. Движение цитоплазмы в замыкающих клетках устьиц тесно связано с регуляцией изменения ширины устьичной щели. Несомненно, что движение цитоплазмы, играет важную роль в осуществлении обмена и распределения веществ клетки, в реакциях раздражимости.

Движение цитоплазмы можно охарактеризовать, определив его скорость. Однако нельзя забывать о том, что последняя зависит не только от движущей силы, но и от вязкости цитоплазмы. Скорость движения цитоплазмы можно измерить под микроскопом, наблюдая за передвижением ее частиц.

Цитоплазматическая мембрана (плазмалемма) первой воспринимает информацию о внешней среде и передает ее внутрь клетки. Она выполняет защитную функцию, участвует в узнавании клетками друг друга, обмене информацией между ними, агрегации, адгезии, восприятии различных химических и физических воздействий, на ней протекают биоэлектрические реакции. Плазмалемма, как и мембраны других компартментов, отличается высокой лабильностью, ее полное обновление может произойти за несколько минут.

Плазмалемма обладает избирательной проницаемостью, то есть способностью пропускать только определенные молекулы и ионы. Она контролирует поступление веществ в клетку и выход из нее. Благодаря этому сохраняется постоянство внутриклеточной среды.

При повреждении клетки цитоплазма теряет это свойство и вещества, находящиеся в клеточном соке, свободно выходят наружу. Степень повреждения коррелирует с количеством выделяющихся в водную среду веществ. Таким образом, интенсивность выхода веществ из клетки служит критерием ее повреждения. Поэтому определить влияние каких-либо веществ или условий на проницаемость клеточных мембран можно, измеряя выход различных метаболитов из клетки. Различными методами (электронного парамагнитного резонанса, ядерного магнитного резонанса, поляризацией флуоресценции) показано, что изменения в скорости выхода веществ связаны с изменением свойств мембран.

Плазмалемма, тонопласт и клеточная стенка являются органеллами, участвующими в создании осмотических свойств растительной клетки.

Вопросы для самопроверки

1. Назовите отличия прокариотических и эукариотических клеток.

2. Перечислите структурные элементы эукариотической клетки, расскажите об их строении и функциях.

3. Назовите черты сходства и различия растительной и животной клетки.

4. В чем состоит принцип мембранной организации растительной клетки?

5. Формы движения цитоплазмы в клетках животного и растительного происхождения.

Тема 2. Биохимия растительной клетки.

Ключевые вопросы темы

1. Запасные и структурные химические компоненты в клетке растительного происхождения.

2. Роль растительной клетки при целевом возделывании культуры.

3. Типы крахмала, образующиеся в результате биосинтеза.

4. Роль жиров в растительной клетке – кислотное число; число эфирности.

5. Клейковина

Ключевые понятия: белки, жиры, углеводы, кислотное число, число эфирности.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** выделяем, что условно все органические химические компоненты растительной клетки можно разделить на запасные и структурные (конституционные), целесообразно также выделить группу биологически активных соединений, к которым относятся ферменты, витамины, фитогормоны и регуляторы роста, и группу продуктов выделения – фитонциды, экскреты эфиромасличных желез и пр.

Основную массу составляют углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты, органические и аминокислоты, пептиды, белки. Именно они представляют наибольшую пищевую и кормовую ценность.

При ответе на **второй вопрос**: в зависимости от целевого назначения растительной продукции к ней предъявляется целый ряд стандартных требований, связанных в первую очередь с оценкой химического состава, а также соотношения и технологических свойств различных химических веществ, синтезирующихся и накапливающихся в растениях в процессе их роста и развития.

Так, цель возделывания зерновых и зернобобовых культур – это, прежде всего, получение белков и углеводов, а также липидов и некоторых витаминов. Главные химические вещества, от которых зависит ценность кормовых корнеплодов и трав, – это легко усвояемые формы углеводов в сочетании с витаминами, биологически полноценными белками и другими азотистыми веществами. При выращивании конкретных технических культур представляет интерес накопление в растениях одного или группы родственных химических соединений. Например, в корнеплодах сахарной свеклы – сахаров, в семенах масличных растений – жиров, в хлопчатнике и льне – клетчатки, в

эфироносных растениях – эфирных масел и т. д. Все эти соединения в основном и определяют питательные, технологические и семенные свойства сельскохозяйственных культур, а значит и качество продукции.

При ответе на **третий вопрос** внимание обращено на полисахарид – крахмал. Крахмал – основной запасной полисахарид большинства растений. Он всегда содержится в зеленых листьях, где образуется в процессе фотосинтеза (это т. н. **первичный, или ассимиляционный** крахмал), но основными органами, в которых обычно накапливается наибольшее количество крахмала (т. н. **вторичного, или запасного** крахмала), являются семена и клубни некоторых растений. Особенно много его в семенах риса (70–80 %), кукурузы (65–75 %), пшеницы (60–70 %) и клубнях картофеля (12–22 %).

Крахмал относится к полисахаридам с формулой $(C_6H_{10}O_5)_n$; молекула его велика, а число *n* пока неизвестно. Крахмал представляет собой смесь двух высокомолекулярных полисахаридов - амилозы и амилопектина, которые построены из остатков глюкозы. Амилоза с раствором йода в йодистом калии дает синее окрашивание, а амилопектин фиолетовое.

Содержание амилозы и амилопектина в крахмале зависит от вида растения, его возраста, а также органа, из которого выделен крахмал. Например, в процессе созревания мозгового гороха содержание амилозы возрастает с 44 до 69 % по мере увеличения размера горошин.

Крахмалообразование связано с деятельностью пластид – хлоро-, хромо- и лейкопластов.

Крахмал всегда встречается в виде зерен той или иной формы, характерной для отдельных растений; значительно варьируют и размеры зерна. Крахмальные зерна имеют слоистое строение; они представляют собою ряд сферокристаллов, слои которых слагаются из тончайших иголочек (трихитов), расположенных от центра радиально наружу.

При ответе на **четвёртый вопрос** особое внимание уделяется жирам, как основным питательным веществам. Главным запасным продуктом семян большинства растений являются растительные жиры, или масла. Жиры в семенах могут накапливаться в большом количестве – до 30–40 % общей массы и до 50–60 % массы ядра. Чистые растительные масла – бесцветные вещества; окраска природных масел обусловливается продуктами распада хлорофилла и каротиноидами.

Жиры представляют собой смесь триглицеридов – сложных эфиров глицерина и высших жирных кислот и построены по следующей схеме:

$$\begin{array}{l} CH_2OCO\text{-}R_1 \\ | \\ CHOCO\text{-}R_2 \\ | \\ CH_2OCO\text{-}R_3 \end{array}$$

, где R_1, R_2 и R_3 – остатки высших жирных кислот.

Всего в состав растительных жиров может входить до 50-ти различных жирных кислот, но в наибольшем количестве содержатся миристиновая,

пальмитиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая, линоленовая и рицинолевая кислоты.

Насыщенные жирные кислоты – твердые (при комнатной температуре), а ненасыщенные – жидкие вещества.

Растительные жиры, кроме триглицеридов, всегда содержат в небольшом количестве и другие вещества: свободные жирные кислоты, моно- и диглицериды, фосфатиды, некоторые жирорастворимые витамины.

Растительные масла очень разнообразны по своим свойствам. Для общей характеристики входящих в их состав жирных кислот принят ряд констант. Основными константами жиров являются ***кислотное число, число омыления, эфирное, йодное и перекисное числа.***

Кислотное число, или кислотность, жира – количество миллиграммов едкого калия, необходимое для нейтрализации свободных жирных кислот, содержащихся в 1 г жира.

В жирах почти всегда имеются свободные жирные кислоты, причем в растительных жирах их концентрация обычно более высокая, чем в животных. Особенно много свободных жирных кислот в масле недозрелых семян. При созревании их количество уменьшается и, соответственно, понижается кислотное число. Содержание свободных жирных кислот может увеличиваться при длительном хранении семян масличных культур и прорастании семян в результате гидролиза жиров. Таким образом, величина кислотного числа масла непостоянна.

Числом омыления называется количество миллиграммов едкого кали, необходимого для нейтрализации всех свободных и связанных кислот, содержащих 1 г жира. Число омыления характеризует среднюю величину молекулярной массы кислот, входящих в состав жира. Число омыления растительных масел может заметно изменяться. Как правило, кокосовое, пальмовое и некоторые другие масла имеют высокое число омыления, а масло крестоцветных растений и касторовое масло – низкое.

На основании определений числа омыления и кислотного число можно вычислить и так называемое ***число эфирности*** – количество миллиграммов едкого калия, которое необходимо для нейтрализации освобождающихся при омылении жирных кислот в 1 г жира. Число эфирности вычисляют по разности между числом омыления и кислотным числом. На основании этих определений можно рассчитать и содержание глицерина, имея в виду, что на омыление 1-ой молекулы триглицерина расходуется 3 молекулы КОН и выделяется 1 молекула глицерина.

Йодное число показывает, какое количество йода может быть связано со 100 г жира. Йодное число – важная константа, так как оно характеризует степень непредельности (ненасыщенности) кислот, входящих в состав данного жира. Высокое йодное число указывает на большое количество непредельных кислот, что делает масло особенно ценным при использовании его для технических и пищевых целей. Высокими йодными числами характеризуются льняное и конопляное масло, а низкими – соевое масло, масло хлопчатника и других растений южных широт.

По величине йодного числа можно судить также о том, натуральное ли это масло или имеет примеси, а также об изменениях, которые могут происходить в масле при его хранении.

В присутствии кислорода воздуха кислоты, водящие в состав жиров, могут частично окисляться и образовывать перекиси. Это явление наблюдается при порче жиров, а также при их высыхании. Таким образом, ***перекисное число*** служит показателем окислительных изменений жиров.

Обычно ***перекисное число***, как и йодное, выражается в количестве г йода, которое может прореагировать с перекисями, содержащимися в 100 г жира.

При ответе на **пятый вопрос** выделяем, что белки являются наиболее важным химическим компонентом зерновых и зернобобовых культур. В зерне злаков белковая масса представлена клейковиной.

Клейковина – специфический комплекс белковых веществ, содержащихся в зерне некоторых злаков (главным образом в зерне пшеницы). Белки клейковины представляют собой вязкую, довольно упругую массу. Количество клейковины, отмываемой из определенной навески пшеничной муки или размолотого зерна, называют **выходом клейковины**. Различают выход сырой и сухой клейковины. Сырая клейковина обычно содержит примерно 2/3 воды и 1/3 сухого вещества.

Химический состав ее непостоянен, но основную массу (не менее 80 %) составляют спирторастворимые и щелочерастворимые белки – глиадин и глютенин. Содержащиеся в клейковине крахмал, жиры и сахара прочно связаны с белками.

Клейковина определяет хлебопекарные качества пшеницы. Так называемая «сила муки» зависит в основном от состояния белкового комплекса, и, прежде всего от количества и качества клейковины. Содержание ее резко изменяется в зависимости от сортовых особенностей пшеницы и условий выращивания растений. Количество сырой клейковины в зерне пшеницы колеблется от 20 до 50 %.

Помимо этого, в растениях имеются и многочисленные другие группы веществ. Среди них на качество сельскохозяйственной продукции весьма важную роль играют органические кислоты.

Органические кислоты в клетках растительных организмов содержатся в значительном количестве. Они являются промежуточными продуктами обмена запасных питательных веществ: углеводов, белков, жиров. Любой дыхательный субстрат, имеющийся или поступающий в клетку, в конечном итоге превращается в одну из органических кислот, которая окисляется с высвобождением энергии в дыхании (цикле Кребса и глиоксилатном цикле) до конечных продуктов – CO_2 и H_2O. Органические кислоты сами также используются в качестве энергетического материала при дыхании растений.

По химическому строению органические кислоты – органические вещества, способные образовывать при диссоциации в водных растворах ионы водорода H^+.

Самую многочисленную группу органических кислот составляют

карбоновые кислоты. В составе их молекул обязательно содержится хотя бы одна карбоксильная группа -COOH. По количеству карбоксильных групп различают одноосновные (муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная, молочная, гликолевая), двухосновные (щавелевая, яблочная, янтарная) и многоосновные (лимонная, аконитовая) кислоты.

Многие органические кислоты имеют дополнительные функциональные группы, определяющие их новые свойства. Так, оксикислоты содержат дополнительные гидроксильные группы – OH (винная, яблочная, лимонная); кетокислоты дополнительно содержат кетонную группу >C=O

(пировиноградная, щавелевоуксусная и др.); фенолкарбоновые кислоты содержат фенильный радикал – C_6H_5 в боковой цепи (кофейная и хлорогеновая); иминокислоты имеют иминогруппу =NH (пролин), аминокислоты – аминогруппу – NH_2. Аминокислоты имеют самостоятельное биологическое значение и обычно рассматриваются отдельно.

Кислоты могут быть летучими и нелетучими. К летучим относятся уксусная, пропионовая, масляная и некоторые другие кислоты. Они легко испаряются, перегоняются с водяным паром, имеют резкий запах.

К некарбоновым органическим кислотам относятся также алифатические, гомо- и гетероциклические соединения с кислыми свойствами (аскорбиновая и др.).

Благодаря своим свойствам органические кислоты играют исключительно большое значение в обмене веществ. Они обуславливают необходимое соотношение катионов и анионов (ионное равновесие) при поступлении питательных веществ в корни растений, создают в клетках буферные смеси с заданными значениями pH, являются начальными, промежуточными или конечными продуктами биохимических превращений; входят в состав липидов, эфирных масел, амидов; при синтезе белков они образуют углеродную основу аминокислот. Большое значение в процессах жизнедеятельности организмов играют также кислые и нейтральные соли органических кислот, в частности соли калия, натрия и кальция. Особенно много этих солей в листьях, главным образом, бобовых культур – 15–20 % сухого вещества.

В плодах и ягодах органические кислоты содержатся в основном в свободном состоянии. В некоторых растениях (щавель, ревень, бегония, кактусы и другие суккуленты) много свободных кислот и в листьях, поэтому кислотность клеточного сока этих растений высокая.

В виде эфиров (метилового, этилового, пропилового) органические кислоты входят в состав летучих веществ, определяющих аромат ягод и плодов.

Количество кислот в растениях непостоянно и зависит от сортовых особенностей плодов и овощей, степени их зрелости, а также от условий выращивания растений. Большое влияние на кислотность растений оказывают формы минеральных удобрений. Например, при внесении нитратных форм азотных удобрений содержание кислот в растениях будет более высоким, чем при внесении аммиачных форм.

Разные растения различаются и по составу накапливаемых в них кислот. Например, в яблоках, рябине, барбарисе преобладает яблочная кислота; в лимонах и других цитрусовых -– лимонная, в винограде – винная кислота.

Органические кислоты широко используются в кулинарии, пищевой промышленности, медицине, научных исследованиях и т. д. Поэтому определение количества и состава органических кислот в растениях имеет не только теоретический интерес, но и представляет важное практическое значение.

Получают их из природных сахаристых веществ в результате сбраживания (молочнокислое, лимоннокислое, уксуснокислое и другие виды брожения), а также при окислении альдегидов, спиртов, некоторых углеводов.

Очевидно, что пищевая и кормовая ценность растительных продуктов определяется накоплением в них, главным образом, запасных питательных веществ, а вкусовые качества – веществами иного рода.

Вопросы для самопроверки

1. Расскажите о строении, классификации, свойствах и биологической роли аминокислот, пептидов, белков, нуклеиновых кислот, органических кислот.
2. Какие из перечисленных в п. 1 соединений относятся к запасным, а какие к конституционным веществам?
3. В каких органеллах откладываются в запас крахмал (ассимиляционный и запасной), сахароза, жиры, белки?
4. Чем определяется полноценность бека для животного организма?
5. Назовите основные источники получения масла, крахмала, сахара в народном хозяйстве.
6. Какие группы соединений относятся к биологически активным веществам и к продуктам выделения? Назовите основных представителей каждой из этих групп, расскажите об их роли в растительном организме.

Тема 3. Специфика обмена веществ у зеленых растений.

Ключевые вопросы темы

1. Ассимиляция и диссимиляция - две стороны обмена веществ.
2. Общие представления о фотосинтезе и дыхании.
3. Характеристика пигментов.
4. Метаболизм углерода в растении.

Ключевые понятия: фотосинтез, окислительное фосфорилирование, автотрофы, гетеротрофы, анаболизм, катаболизм, пигменты, реакции фотосинтеза, дыхание.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** рассматриваем метаболизм (обмен веществ) – совокупности всех ферментативных процессов, протекающих в клетке, и двух его сторонах – ассимиляции, (анаболизме) и диссимиляции

(катаболизме).

По типу углеродного питания растений (автотрофные и гетеротрофные – паразиты, сапрофиты и насекомоядные растения). Подавляющее большинство растений – автотрофы. Они используют для своей жизнедеятельности энергию солнечного света, которую запасают в процессе фотосинтеза в энергии химических связей органических соединений. Происходит это в соответствии с общим уравнением:

свет

$6\ CO_2 + 6\ H_2O$ ------- $C_6H_{12}O_6 + 6\ O2$ (1)

хлорофилл

Из этого уравнения видно, что вместо связей С-О и О-Н, обладающих малым запасом свободной энергии, появляются связи С-С, обладающие большим запасом свободной энергии. Эта энергия является преобразованной солнечной энергией.

Во втором вопросе рассматриваем процессы, связанные с фотосинтезом. Фотосинтез – процесс синтеза органических веществ растениями и бактериями за счет энергии света. Суммарное уравнение фотосинтеза.

В химическом аспекте фотосинтез – процесс синтеза сложных органических веществ из простых соединений – воды и диоксида углерода, однако в отличие от других биохимических реакций синтеза, источником энергии в этом случае является свет. С термодинамической точки зрения этот процесс идет с запасанием энергии (ΔG = 469 КДж/моль CH_2O).

В основе фотосинтеза лежит окислительно-восстановительный процесс переноса электронов от воды к НАДФ против термодинамического градиента. При этом преодолевается разность потенциалов порядка 1,2 В. Движущей силой в этом случае служит энергия света.

Преобразование энергии света при фотосинтезе осуществляется серией последовательных реакций и может быть подразделено на три этапа.

1. Поглощение света пигментами и образование возбужденных молекул.

2. Первичные фотохимические реакции, в которых принимают участие возбужденные молекулы пигментов. На этом этапе происходит трансформация энергии, преобразование энергии возбужденного состояния в химическую.

3. Химические темновые реакции, в которых участвуют продукты фотохимических реакций. На этой стадии осуществляется дальнейшая стабилизация первичных фотопродуктов и преобразование их в стабильные химические соединения.

Процессы поглощения энергии света и преобразования ее в форму НАДФ·Н и АТФ составляют световую стадию фотосинтеза. Дальнейшие реакции фиксации CO_2 и синтеза органических соединений с использованием продуктов световой стадии фотосинтеза (НАДФ·Н и АТФ) составляют темновую стадию фотосинтеза.

Организация и работа фотосинтетического аппарата растений находится под контролем внутренних, т. е. эндогенных (генетических, гормональных) и внешних, т. е. экзогенных (освещенность, концентрации CO_2 и O_2,

температура и др.) факторов. Регуляция фотосинтеза затрагивает все уровни организации фотосинтетических реакций, начиная с молекулярного и кончая организменным уровнем и уровнем биогеоценоза. Важнейшим регуляторным фактором на уровне целого растения являются донорно-акцепторные отношения.

Характеристика организации и функционирования фотосинтетического аппарата и механизмов регуляции фотосинтеза включает как интегральные показатели (общая интенсивность фотосинтеза, накопление биомассы, содержание пигментов и их набор в листьях и др.), так и показатели активности отдельных реакций фотосинтеза (фотохимическая активность хлоропластов, активность фотофосфорилирования, образование фотоиндуцируемого электрохимического потенциала H^+, каталитическая активность отдельных ферментов и др.). Важным условием проведения исследований является учет физиологического состояния растений и условий их выращивания.

Необходимыми компонентами фотосинтезирующих систем являются пигменты. Они служат первичными фоторецепторами в процессе фотосинтеза. Пигменты – это соединения, избирательно поглощающие свет в видимой части солнечного спектра. При освещении белым светом их окраска определяется теми лучами, которые они отражают или пропускают. Поглощение пигментами световой энергии обусловлено наличием в их молекуле хромофорных групп. Хромофорные группы, представляющие систему двойных связей, содержат большое число легко возбуждаемых светом π-электронов. Для их перехода в возбужденное состояние достаточно энергии квантов видимой области спектра. Все пигменты фотосинтезирующих организмов обычно подразделяют на три группы: хлорофиллы, фикобилипротеины (пигменты тетрапиррольной природы) и каротиноиды.

У всех эукариотных растений пигменты локализованы в хлоропластах – органоидах клетки, являющихся центрами превращения солнечной энергии. У прокариотных водорослей и фотосинтезирующих бактерий хлоропластов нет. Пигменты, принимающие участие в фотосинтезе, локализованы у них в мембранных структурах – тилакоидах и ламеллах.

При ответе на **третий вопрос** рассматриваются различные пигменты, учавствующие в процессах фотосинтеза.

Хлорофиллы. Все фотосинтезирующие организмы содержат эти зеленые пигменты. По химическому составу они являются эфирами дикарбоновой кислоты хлорофиллина ($C_{32}H_{30}N_4Mg(COOH)_2$) со спиртами – фитолом ($C_{20}H_{39}OH$) и метанолом (CH_3OH) (рис. 1). По своей природе хлорофиллы являются Mg-порфиринами. Центральным атомом, связывающим четыре пиррольных кольца (I–IV), служит Mg. В результате образуется большое порфириновое кольцо с сопряженными по кругу двойными связями. Чередующиеся одинарные и двойные связи включают делокализованные π-электроны, которые принимают участие в поглощении света.

Кроме того, в структуре хлорофилла имеется одно циклопентановое кольцо (V), включающее высокоактивную в химическом отношении кето-

группу. Последняя участвует в образовании ассоциатов молекул хлорофилла и комплексов пигмента с образованием воды.

Длинная углеводородная цепь (остаток фитола), присоединенная к порфириновой части молекулы хлорофилла, обладает липофильными свойствами.

Фитольный остаток служит своего рода неполярным якорем, с помощью которого молекулы хлорофилла взаимодействуют с гидрофобными зонами белков. Все это имеет значение для создания определенной пространственной ориентации молекул хлорофилла и поддержания структуры хлоропластов.

В настоящее время известно около 10-ти пигментов, входящих в группу хлорофиллов и отличающихся друг от друга некоторыми структурными особенностями. У высших растений присутствуют хлорофиллы *a, b*.

Хлорофилл *a* входит в состав пигментного аппарата всех фототрофов, кроме фотосинтезирующих бактерий, содержащих бактериохлорофилл *a*. Хлорофилл *b*, который находится в хлоропластах высших растений и зеленых водорослях, отличается от хлорофилла *a* тем, что вместо CH_3-группы у 3-го углеродного атома (во 2-ом кольце) имеется СОН-группа.

Порфириновое кольцо поглощает красные и сине-фиолетовые лучи, пропуская значительную часть зеленых. Этим объясняется зеленый цвет хлорофилла. Именно молекулы хлорофилла *a* (у растений) и бактериохлорофилл *a* (у фотосинтезирующих бактерий) являются теми пигментами, которые непосредственно входят в реакционный центр фотосинтеза и принимают участие в преобразовании солнечной энергии. Остальные хлорофиллы служат «антеннами».

Они поглощают энергию света и передают ее хлорофиллу *a* или бактериохлорофиллу *a*.

Каротиноиды. Это большая группа пигментов желтого, оранжевого и красного цветов. В настоящее время их найдено более трехсот. Однако непосредственно в фотосинтезе участвуют лишь некоторые из них. Физиологическая роль многих каротиноидов еще не выяснена. По химическому строению каротиноиды могут быть разделены на две группы:

1. **Каротины** – ненасыщенные углеводороды, содержащие только углерод и водород;

2. **Ксантофиллы**, которые кроме углерода и водорода содержат еще и кислород.

Все каротиноиды представляют собой производные изопрена (C_5H_8).

Большая часть каротиноидов имеет молекулу, состоящую из 8-ми изопреновых остатков, которые соединены в длинную цепь. Хромофорная группа каротиноидов представлена системой коньюгированных двойных связей. Каротиноиды бывают ациклическими, моноциклическими (имеющими одно замкнутое кольцо) и бициклическими (имеющими два кольца). Кольца можно рассматривать как производные ионона двух типов α-иононовые и β-иононовые.

Каротиноиды поглощают свет преимущественно в сине-фиолетовой области спектра, чем объясняется их желто-красная окраска. Основными

каротиноидами пластид высших растений и зеленых водорослей является β-каротин и ксантофиллы лютеин, виолаксантин и неоксантин. Эти 4 пигмента составляют около 98 % от общего количества каротиноидов зеленых листьев. Большое разнообразие каротиноидных пигментов характерно для цианобактерий,которые являются первыми фотосинтезирующими организмами, перешедшими от фоторедукции к фотосинтезу с выделением кислорода.

Состав каротиноидов цианобактерий заметно отличается от пигментного состава высших растений. Из каротиноидных пигментов у них преобладают каротин, эхиненон и миксоксантофилл. Два последних не обнаружены у других представителей растительного мира. Многообразие каротиноидов у цианобактерий связано с их филогенетическим происхождением, со способностью к существованию при очень разнообразных, порой экстремальных условиях внешней среды, с чрезвычайной эврибионтностью.

Роль каротиноидов при фотосинтезе полностью не раскрыта. Доказано, что они играют роль вспомогательных пигментов, передающих энергию поглощенных квантов хлорофиллу или бактериохлорофиллу. Благодаря этому более полно используется та часть видимого спектра, которую не поглощает хлорофилл. Кроме того, существенное значение в реакциях фотосинтеза имеет защитная функция каротиноидов, которые, дезактивируя образующиеся на свету активные формы кислорода, предохраняют хлорофилл и другие соединения клетки от фотодеструкции. Возможно также, что каротиноиды принимают участие в процессах выделения кислорода растениями на свету. Предполагают, что светоиндуцированные взаимопревращения зеаксантина и виолаксантина (так называемый виолаксантиновый цикл) могут играть роль в выделении кислорода при фотосинтезе. Механизм этого процесса в настоящее время не выяснен.

Как было отмечено выше, пигменты фотосинтетического аппарата локализованы в мембранах и образуют пигментбелковые комплексы, отвечающие за поглощение света и передачу его энергии в реакционные центры. Пигмент – белковые и пигмент – пигментные взаимодействия, происходящие в мембранах, обусловливают изменения спектральных свойств пигментов. Это ведет к образованию набора различных форм пигмента, обладающих одной и той же химической структурой, но отличающихся спектрами поглощения. Такое разнообразие форм ведет к увеличению спектральной области поглощения фотосинтетического аппарата, т. е. способствует более полному поглощению света и обеспечивает возможность эффективного направленного переноса энергии света наиболее длинноволновым формам хлорофилла *a* реакционных центров.

Таким образом, наличие различных пигментов обеспечивает поглощение растениями солнечного света в широком спектральном диапазоне, эффективную миграцию и локализацию энергии возбуждения на активных центрах. Набор и содержание пигментов в растениях зависят от систематического положения фототрофов, их онтогенетического состояния и условий существования. В процессе эволюции растения разных местообитаний

выработали свой характерный набор пигментов, позволяющих им при различных условиях существования наиболее эффективно использовать доступный свет.

Антоцианы. Кроме пластидных пигментов, растения содержат также пигменты в клеточном соке – антоцианы. Абсорбированная этими пигментами световая энергия в фотосинтезе не используется. Она трансформируется в

тепловую энергию и используется для регулирования температурного режима. Антоцианы по химической природе относятся к группе глюкозидов.

Жизнедеятельность растительных организмов связана с вовлечением кислорода в метаболический и энергетический обмен клеток. Центральное место среди процессов, связанных с поглощением кислорода, занимает дыхание. Дыхание - аэробное окисление органических субстратов до диоксида углерода и воды.

Дыхание, в противоположность фотосинтезу, является одной из форм катаболизма. Процесс идет в соответствии с общим уравнением дыхания:

$$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \text{ ------- } 6\ CO_2 + 6\ H_2O + \text{энергия} \qquad (2)$$

Уравнение показывает, что энергия химических связей органических соединений, запасенная при фотосинтезе, в дыхании вновь высвобождается и используется растением для жизнедеятельности. Вместо связей С-С органических соединений вновь появляются связи С-О и О-Н углекислого газа и воды.

Субстратами окисления в клетке являются в основном углеводы, однако, ими могут быть также липиды и белки. Общее уравнение дыхания при использовании в качестве субстрата глюкозы:

Биологическое окисление глюкозы в процессе дыхания включает ряд стадий: гликолиз (анаэробные реакции), цикл Кребса и стадию, связанную с работой электронтранспортной цепи (ЭТЦ) дыхания. Существуют и другие пути окисления субстратов в растении, например окислительный пентозофосфатный цикл, в котором используется однократно фосфорилированная глюкоза.

В **четвертом вопросе** рассматриваются этапы процесса дыхания в клетке. Окисление субстратов в процессе дыхания происходит с участием окислительных ферментов.

Первый этап окисления осуществляется дегидрогеназами – ферментами, отнимающими от субстрата водород, терминальный этап – оксидазами, передающими восстановительный эквивалент на кислород. Кроме того, в дыхании участвуют ферменты – промежуточные переносчики электронов в ЭТЦ митохондрий.

Дыхание занимает центральное место в энергетике растительной клетки. В ходе дыхания происходит высвобождение энергии органических субстратов и использование ее для процессов жизнедеятельности растений. Большая часть энергии в ходе дыхания запасается в виде макроэргических связей АТФ, однако, она может быть использована организмом на стадии образования

электрохимического градиента протонов, а также в виде тепла. Количество энергии, используемое в каждой из этих форм, определяется внешними условиями и внутренними потребностями организма.

Не менее важна метаболическая роль дыхания. В ходе окисления органических субстратов происходит перестройка углеродных скелетов органических веществ и образования важных промежуточных продуктов, которые используются для синтеза белков, липидов, ароматических веществ и др. Через реакции дыхания в растении осуществляется связь различных процессов обмена веществ. Восстановленные в ходе дыхания коферменты – НАДФ·Н и НАД·Н – используются в реакциях биохимического синтеза, восстановления нитратов до аммиака, восстановительного аминирования кетокислот и других восстановительных процессах.

Большую метаболическую и физиологическую нагрузку несут окислительные реакции, связанные с так называемыми альтернативными путями окисления органических субстратов. Участвующие в этих процессах терминальные оксидазы (например, полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, пероксидаза), а также оксигеназы (например, липоксигеназа) контролируют реакции синтеза и распада ароматических веществ, фенолов, регуляторов роста и развития растений и др. В растениях проходит смена терминальных окислительных систем и изменение их активности в процессе онтогенеза при смене внешних условий (температуры, концентрации кислорода), в ответ на действие патогенов.

Несмотря на то, что общее уравнение дыхания обратно уравнению фотосинтеза, по физиологическому значению эти два процесса близки: дыхание, как и фотосинтез, снабжает клетки энергией и важными метаболитами. Дыхание наряду с фотосинтезом оказывает непосредственное влияние на продуктивность растений. Однако в отличие от фотосинтеза, где процесс в целом направлен против термодинамического градиента за счет поглощенной энергии света, дыхание включает реакции, идущие по термодинамическому градиенту с высвобождением энергии. Конечной формой запасания энергии при фотосинтезе являются достаточно стабильные органические соединения (углеводы, белки, липиды); физиологический смысл дыхания состоит в преобразовании энергии этих соединений в более доступную для растения лабильную форму макроэргических связей АТФ. Набор промежуточных метаболитов, синтезируемых в процессе дыхания, значительно шире, чем набор метаболитов фотосинтеза.

Общая интенсивность дыхательного процесса у растений может быть охарактеризована по скорости поглощения кислорода и выделения углекислого газа, скорости расходования органических веществ. Важными физиологическими показателями дыхательного метаболизма являются также величина дыхательного коэффициента, соотношение различных путей окисления органических субстратов, активность окислительных ферментов. Активность синтеза АТФ в митохондриях и степень сопряженности этого процесса с работой ЭТЦ является характеристикой энергетической эффективности дыхания.

Дыхательным коэффициентом называется отношение объема выделенной при дыхании углекислоты к объему поглощенного кислорода. Величина дыхательного коэффициента зависит, прежде всего, от того, какие вещества используются при дыхании. При окислении сахаров отношение $CO_2 : O_2$ равно единице. Если дыхательным материалом служат вещества более

окисленные, чем углеводы (например, органические кислоты), то величина дыхательного коэффициента будет больше единицы. Наконец, этот коэффициент будет меньше единицы, если используются соединения менее окисленные, чем углеводы (например, белки).

Вопросы для самопроверки

1. Дайте определение понятию «метаболизм», каковы функции метаболизма в клетке?
2. Охарактеризуйте процессы анаболизма и катаболизма.
3. Какова роль АТФ, НАД, НАДФ в клетке?
4. Какой тип углеродного питанияхарактерен для большинства растений?
5. Почему фотосинтез является одной из форм анаболизма? 6.Назовите основные продукты световой стадии фотосинтеза.
7. Какие процессы происходят в растении во время темновой стадии? Как связаны световая и темновая стадии фотосинтеза?
8. Охарактеризуйте дыхание как катаболический процесс.

Тема 4. Водный обмен растений.

Ключевые вопросы темы

1. Значение воды в жизни растений.
2. Транспорт воды в растении; верхний и нижний концевой двигатели.
3. Транспирация, ее механизм и биологическое значение.

Ключевые понятия: элементы ксилемы и флоэмы, вертикальный транспорт, транспирация, гуттация.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** отмечаем роль воды, как лимитирующего фактора в жизни растений. Все физиологические процессы в растении нормально протекают лишь при оптимальном его обеспечении водой. Вода является не только активным растворителем, но и активным структурным компонентом клетки. Она участвует в биологических превращениях, например, облегчает взаимодействие между молекулами, служит субстратом для фотосинтеза, участвует в дыхании и многочисленных гидролитических и синтетических процессах.

Вода обладает очень высокой теплоемкостью, поэтому она способствует стабилизации температуры растения. Пронизывая все органы, она создает в растении непрерывную фазу, обеспечивая связь органов друг с другом, а также возможность передвижения питательных веществ по растению. Вода играет

существенную роль в сохранении формы травянистых растений, поддерживая их клетки в состоянии тургора.

Увядание растений приводит к серьезным нарушениям в ультраструктуре клеток и обмене веществ. Даже кратковременный недостаток влаги не проходит для растения бесследно. После установления оптимальных условий водоснабжения фотосинтез восстанавливается лишь через 5–7 дней, рост через 2–3 недели, что приводит к значительной потере урожая.

Способность регулировать испарение воды растительным организмом оказалась решающим фактором в завоевании растением суши как среды обитания.

Водообмен – это функция целого растения и складывается она из процессов поступления, транспорта и испарения воды. В этой связи следует разобрать особенности строения корней, листьев и транспортной системы растения, закономерности и механизмы, обеспечивающие активное поступление, эффективный транспорт, ограничение и регуляцию испарения.

Во **втором вопросе** рассматривается движение воды в теле растения. Водный баланс растения определяется соотношением между поглощением и выделением воды. Для сведения водного баланса без дефицита необходимо, чтобы расходование влаги листьями компенсировалось её поглощением через корни.

Вода поступает в растение благодаря активному всасыванию воды корневой системой (это ***нижний концевой двигатель водного тока***) и присасывающему действию транспирации (это ***верхний концевой двигатель водного тока в растении***).

При рассмотрении передвижения воды по растению выделяют вертикальный транспорт по сосудам ксилемы и радиальный транспорт по тканям корней до сосудов ксилемы и по тканям листа от проводящих пучков до устьиц. Градиент водного потенциала между листьями и воздухом является ведущим фактором в формировании направленного ксилемного транспорта.

В **третьем вопросе** необходимо дать определение, что такое транспирация. **Транспирацией** называют физиологический процесс испарения воды с поверхности надземных органов растений: листьев, репродуктивных органов, почек, стеблей.

Транспирацией обусловлена работа верхнего концевого двигателя. Присасывающее действие транспирации передается корню в форме гидродинамического натяжения, связывающего работу обоих двигателей. Работа верхнего концевого двигателя, основанная на использовании в качестве источника энергии солнечной радиации, регулируется автоматически. Усиление потери влаги снижает водный потенциал испаряющих клеток, что ведет к усилению поступления в них воды. У хорошо облиственных растений присасывающая сила транспирации во много раз превосходит силу корневого давления.

В отличие от физического процесса испарения, транспирация является регулируемым процессом, зависящим от анатомо-морфологического строения и физиологического состояния транспирирующего растения.

Для характеристики транспирации используют количественные показатели: ***интенсивность транспирации, относительная транспирация, скорость расходования запаса воды, экономность транспирации, транспирационный коэффициент, продуктивность транспирации.***

Две последние величины – транспирационный коэффициент и продуктивность транспирации – имеют большое значение при выращивании сельскохозяйственных культур, поскольку характеризуют эффективность использования воды растением.

Интенсивность транспирации – количество воды, транспирированной растением с единицы поверхности в единицу времени (например, с одного квадратного дециметра за один час).

Относительная транспирация – отношение интенсивности транспирации к интенсивности испарения со свободной водной поверхности. Изменение относительной транспирации при изменении внешних условий является показателем способности растений регулировать транспирацию.

Экономность транспирации – количество испаряемой воды (мг) на единицу (1 кг) воды, содержащейся в растении.

Транспирационный коэффициент – количество воды, расходуемой растением на создание единицы массы (обычно 1 г) сухого вещества. Для большинства сельскохозяйственных растений транспирационный коэффициент составляет в среднем 300–500.

Обратная величина – ***продуктивность транспирации*** – показывает, какое количество (в граммах) сухого вещества синтезировано растением при расходовании 1000 г воды.

Транспирация происходит через кутикулу (кутикулярная транспирация) и через устьица (устьичная транспирация). Доля кутикулярной транспирации от общей потери воды невелика и зависит от вида и возраста растений.

Основную роль в испарении воды растением играют устьица. Поэтому интенсивность транспирации в значительной степени зависит от их открытости. Кроме того, растение может уменьшать транспирацию, снижая испарение воды с поверхности клеток в межклетники за счет возрастания водоудерживающей способности протоплазмы и клеточных стенок.

У растений с очень тонкой кутикулой на долю кутикулярной транспирации может приходиться до 50 % всей испаряемой воды. Однако в большинстве случаев существенно преобладает устьичная транспирация, и транспирирующей поверхностью практически является поверхность устьичных щелей. Хотя устьица даже в полностью открытом виде редко занимают площадь более 2 % всей листовой поверхности, скорость испарения воды из них составляет не менее 50 % испарения с водной поверхности, равной всей площади листа. Это объясняется эффектом малых отверстий.

Силу, поднимающую воду вверх по сосудам, называют корневым давлением. Оно является нижним концевым двигателем водного тока в растении. Величина его обычно составляет 50–150 кПа. Корневое давление имеет большое значение в поглощении воды растением при подземном прорастании и в весеннее время до распускания листьев. Существенна роль

корневого давления в поддержании непрерывности водных нитей в сосудах ксилемы. Корневое давление ликвидирует в ночные часы возникший за день водный дефицит. Деятельность нижнего концевого двигателя проявляется в гуттации и плаче растений.

Гуттация - выделение капель на кончиках листьев - наблюдается в том случае, когда количество нагнетаемой корнями воды больше количества воды, испаряемой наземными органами.

Вопросы для самопроверки

1. Какова роль воды в растении?
2. Охарактеризуйте основные физические свойства воды.
3. В каких состояниях находится вода в растении?
4. Что является движущей силой поступления воды в растение?
5. Какие процессы определяют передвижение воды по растению?
6. Как регулируются процессы поступления и испарения воды растением?

Тема5. Минеральное питание растений.

Ключевые вопросы темы

1. Макро- и микроэлементы, их значение и физиологическая роль.
2. Поглощение минеральных веществ корнем.

Ключевые понятия: макро- и микроэлементы, минеральное питание, корневые системы, ионный и молекулярный транспорт.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** отметим то, что физиология минерального питания включает следующие исследования: значения структурных особенностей тканей и отдельных клеток проводящей системы корня, стебля и листа, обеспечивающих поток ионов и молекул в отдельную клетку и весь растительный организм; движущих сил ионного и молекулярного транспорта, его регуляции на основе знаний физиологии и биохимии проводящих систем растения. Важный раздел физиологии минерального питания занимается изучением зависимости между потоком питательных веществ, климатическими и почвенными факторами.

В состав растений входят почти все известные элементы, однако, многие из них не относят к необходимым или незаменимым. Элемент считается необходимым если:

– его отсутствие исключает нормальный жизненный цикл растения;

– его недостаток вызывает специфические нарушения жизнедеятельности растения, предотвращаемые или устраняемые внесением данного элемента;

– он непосредственно участвует в процессах превращения веществ и энергии.

К необходимым для высших растений элементам (кроме углерода, водорода и кислорода) относят ***макроэлементы*** – азот, фосфор, серу, калий,

кальций и магний; ***микроэлементы*** – железо, марганец, медь, цинк, бор, молибден, кобальт. Содержание макроэлементов в теле растения не падает ниже 0.01 %, содержание микроэлементов в организмах – от 0.01 до 0.00001 %. Элементы, содержание которых меньше стотысячной доли процента, называют ***ультрамикроэлементами.***

Во втором вопросе необходимо рассмотреть то, что при помощи корней растения поглощают макро- и микроэлементы из почвенного раствора в виде соответствующих ионов. Ионы минеральных веществ концентрируются в тканях растений в характерных для каждого семейства, рода или вида количествах и соотношениях. Например, соотношение между калием и кальцием характеризует принадлежность растений к тому или иному типу калий - кальциевого питания.

Исключение любого из макро- или микроэлементов приводит к расстройству структур и обмена веществ, что крайне неблагоприятно сказывается на продуктивности растений. Поэтому при выращивании сельскохозяйственных растений их обеспеченности элементами минерального питания следует придавать первостепенное значение.

Управление питанием растения через корневые системы с помощью внесения удобрений в почву в настоящее время является наиболее простым и эффективным средством повышения урожая. Нормальная жизнедеятельность растительных организмов возможна лишь при условии, что они будут обеспечены элементами минерального питания. К ним относят макроэлементы N, S, P, Ca, K, Mg, содержание которых в организме не падает ниже 0,01 %, и микроэлементы Fe, Cu, Mn, Mo, Zn, B, содержание которых в растении составляет от 0,01 до 0,00001 %.

При сжигании растительного материала углерод, азот, водород улетучиваются в виде углекислого газа, воды и молекулярного азота. Остающийся после сожжения нелетучий остаток (зола) содержит элементы, называемые зольными. Содержание зольных элементов в различных растениях и в разных частях одного и того же растения весьма различно и зависит от состава почвы, физиологических особенностей и возраста растения, а также от соотношения между живыми и мертвыми клетками в исследуемых частях растения.

Процесс поглощения минеральных элементов из почвы или водного раствора состоит из 4-х взаимосвязанных этапов, включающих:

1. Движение ионов или солей в почве по направлению к поверхности корневой системы растения;

2. Транспорт их от поверхности корня в цитоплазму и вакуоль клеток корня;

3. Передвижение в радиальном направлении по тканям корня до сосудов ксилемы;

4. Транспорт по проводящей системе.

Вопросы для самопроверки

1. Почему поглощение минеральных элементов носит избирательный характер?
2. Расскажите о строении корня как органа поглощения минеральных веществ, его росте, формировании тканей.
3. Охарактеризуйте группу макроэлементов, их биологическую роль.
4. Охарактеризуйте группу микроэлементов, их биологическую роль.

Тема 6. Приспособление и устойчивость растений.

Ключевые вопросы темы

1. Разделение растений на экологические группы в зависимости от абиотических факторов.
2. Зимостойкость и холодостойкость.
3. Устойчивость растений к выпреванию, вымоканию, ледяной корке.
4. Засухоустойчивость и солеуствойчивость.

Ключевые понятия: экологические группы, ксерофиты, мезофиты, гигрофиты, гидрофиты, теневыносливые, светолюбивые, фотопериодизм, засухоустойчивость, солеустойчивость, зимостойкость, холодостойкость.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** необходимо учитывать, что растения в процессе своего роста и развития часто испытывают воздействие факторов внешней среды. Потребность растений в различных факторах среды неодинакова. Сходные в этом отношении растения объединяются в экологические группы. Выделяют экологические группы растений по отношению:

1. К интенсивности света (светолюбивые, тенелюбивые и теневыносливые).
2. Влаге (гигрофиты, мезофиты, ксерофиты).
3. Засоленности почв (галофиты, факультативные галофиты, гликофиты).
4. Температуре (теплолюбивые, холодолюбивые и живущие в широкихпределах температур).

Растения отличаются не только по отношению к его интенсивности, но и к продолжительности освещения, т. е. соотношению светового и темнового периода суток (фотопериоду). По реакции на длину дня выделяют следующие фотопериодические группы растений: нейтральные к длине дня; длиннодневные; короткодневные; длинно – короткодневные; коротко – длиннодневные растения. Следует знать, какие явления в жизни растений относятся к фотопериодическим и уметь подробно рассказать о фотопериодической реакции цветения. В конце необходимо обратить внимание на географическое распространение разных фотопериодических групп растений и уметь объяснить роль фотопериодизма в их расселении.

Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды с точки

зрения агрономической науки оценивается по тому, насколько изменяется продуктивность растений под влиянием этих условий по сравнению с продуктивностью их на оптимальном фоне. Оценка устойчивости растений к экстремальным факторам (холоду, морозу, засухе, жаре, засоленности) важна для селекционной и агрономической практики.

При ответе на **второй вопрос** необходимо учитывать, что существуют различные природные зоны с коротким вегетационным периодом и низкими сезонными температурами.

Зимостойкость и холодостойкость. На территории нашей страны наиболее губительны для растений низкие температуры воздуха и почвы. Низкие отрицательные температуры повреждают зимующие растения, низкие положительные температуры оказывают неблагоприятное воздействие на ход физиологических процессов и формирование урожая теплолюбивых растений.

При ответе **на третий вопрос** отметить, что в естественных условиях устойчивость зимующих растений складывается из морозостойкости, устойчивости к выпреванию, вымоканию, действию ледяной корки и зимней засухи (у древесных растений и ксолнечным ожогам).

Используют несколько способов диагностики состояния зимующих растений. Для озимых – это метод отращивания монолитов, ускоренный, водный метод, предложенный Донским научно – исследовательским институтом сельского хозяйства, определения повреждения по окрашиванию тканей красителями, по состоянию конуса нарастания.

Успех селекционной работы, выбор агротехнических приемов, повышающих холодо- и морозостойкость, в значительной мере определяется правильностью выполнения анализов. Наиболее объективны прямые полевые исследования. К косвенным методам определения морозоустойчивости относят: определение динамики углеводов, активности β-фруктофуранозидазы, степени склерификации узла кущения, выхода электролитов, изменения электрической проводимости тканей, биопотенциалов, хемилюминесценции, поляризации, состояния конуса нарастания и др.

Большинство перечисленных методов применимо и к диагностике холодостойкости растений.

Устойчивость к вымоканию и выпреванию определяют обычно при прямых и лабораторных анализах.

В четвертом вопросе отмечаем, что при высоких температурах зонального характера обращаем внимание на такие показатели как: засухоустойчивость и солеустойчивость.

Засухоустойчивость. Проблема засухоустойчивости растений актуальна для многих регионов нашей страны с аридным климатом. Засухоустойчивы те растения, которые способны в процессе онтогенеза приспосабливаться к действию засухи и осуществлять в этих условиях рост, развитие и воспроизведение.

Физиологическая засухоустойчивость складывается из способности растений переносить обезвоживание и действие высоких температур. Поэтому при изучении засухоустойчивости необходимо исследовать способность

выносить как обезвоживание, так и перегрев. Для диагностики засухоустойчивости предпочтительнее использовать прямые методы, непосредственно связанные с засухоустойчивостью. К ним относят: определение засухоустойчивости в засушниках, эксикаторный метод определения способности растений выносить обезвоживание, определение водоудерживающей способности, метод коагуляции белков, определение гидрофильности коллоидов цитоплазмы, содержания свободной и связанной воды, эластичности и вязкости протоплазмы, метод крахмальной пробы и др.

Для массового анализа применяют косвенные методы: определения водного потенциала растений, засухоустойчивости по ростовым реакциям, по выходу электролитов, по содержанию статолитного крахмала, по устойчивости пигментного комплекса, по движению цитоплазмы, по электрическому сопротивлению тканей и др.

Солеустойчивость. Значительное распространение засоленных почв на территории нашей страны и существенное снижение продуктивности сельскохозяйственных культур в этих условиях вызывает необходимость оценки степени солеустойчивости растений. Последнее имеет большое значение для селекции, интродукции и технологии возделывания.

Критерием солеустойчивости растений служит степень снижения продуктивности при засолении по сравнению с продуктивностью на нормальном фоне. Определяют солеустойчивость прямыми, а также менее трудоемкими косвенными методами. На засоленных почвах обычно снижается всхожесть семян, поэтому оценку солеустойчивости выполняют по показателям прорастания семян (энергия прорастания, процент всхожести, скорость прорастания). Из косвенных лабораторных методов наиболее известны: плазмолитический, метод определения скорости раскрытия устьиц в растворах солей, степени и скорости выцветания хлорофилла, количества альбуминов, проницаемости протоплазмы,

Наиболее надежные методы оценки устойчивости растений к экстремальным факторам – прямые полевые и вегетационные методы. Однако большая трудоемкость и продолжительность этих методов вынуждает исследователей применять разнообразные ускоренные лабораторные или лабораторно – полевые методы диагностики устойчивости растений.

Вопросы для самопроверки

1. Назовите факторы абиотической среды.
2. Как классифицируются растения по отношению к фактору света.
3. Как классифицируются растения по отношению к фактору увлажнения.
4. Что такое фотопериодизм?
5. Какие отрицательные факторы воздействуют на характер озимых, зимующих растений?
6. Чем зимостойкость отличается от холодостойкости?
7. В каких зональных условиях мы наблюдаем приспособительные адаптации растений засухоустойчивости и солеустойчивости?

Тема 7. Рост и развитие растений.

Ключевые вопросы темы

1. Этапы онтогенеза растений.
2. Рост как составляющая процесса развития.
3. Роль фитогормонов. Классификация.
4. Общие черты проявления действия гормново.
5. Классификация жизненных форм.

Ключевые понятия: рост, развитие, фитогормоны, ауксины, гиббереллины, жизненные формы.

Методические рекомендации

При ответе на **первый вопрос** отмечаем этапы развития организма, которые представляют собой процессы реализации генетической информации, имеющейся в зиготе, и включает становление многоклеточности, дифференциацию клеточных комплексов в многоклеточной системе и их последовательные морфогенетические изменения.

Процесс развития подразделяют на следующие этапы: формирование зародыша, превращение его в ювенильное растение, образование взрослого растения, которое может переходить к генеративной стадии (этот этап завершается формированием половых клеток – гамет, сливающихся при оплодотворении с образованием зиготы). У однолетних растений далее следуют процессы старения и гибели организма. У многолетних структура отдельных этапов развития сложнее; они протекают более длительное время, и переход в генеративную фазу развития осуществляется многократно на протяжении жизни растения. Программа развития организма включает большое число относительно автономных подпрограмм, например формирование листа, корня, цветка и т. д. Реализацию отдельно взятых подпрограмм можно наблюдать в опытах по культуре тканей и органов, а также в естественных условиях – в процессе вегетативного размножения с помощью черенков или листьев, в случае «живорождения», например у бриофиллюма, и др.

При ответе на **второй вопрос** отмечаем, что рост представляет собой одну из составляющих процесса развития и проявляется в необратимом увеличении размеров и массы клетки, органа или всего организма, которое связано с новообразованием элементов и их структур. Развитие – саморегулируемый процесс реализации генетической информации. Однако морфогенез у растений очень пластичен, что создает основу для их адаптации к изменениям условий окружающей среды в широком диапазоне.

Поэтому процесс развития контролируется внешними, т. е. экзогенными факторами, в том числе факторами внешней среды. Одним из них является свет (например, светозависимая индукция генеративного развития). Кроме того, важная роль в регуляции процесса развития принадлежит и внутренним, т. е. эндогенным факторам, в первую очередь фитогормонами. Им принадлежит важная роль в формировании способности растительного организма к

адаптации. Они осуществляют координацию и интеграцию физиологических и морфогенетических функций растения, обеспечивая существование организма как единого целого.

В **третьем вопросе** акцентируем внимание на роли фитогормонов в росте и развитии растений. ***Фитогормоны*** – относительно низкомолекулярные органические соединения природного происхождения, запускающие сложную последовательность биохимических реакций, конечным проявлением которых является изменение морфологии и/или физиологии ткани или органа. Например, ауксин подавляет рост боковых почек, влияет на ориентацию боковых побегов, процессы корнеобразования. Цитокинин индуцирует образование стеблевых почек, тормозит образование боковых корней, стимулирует рост листьев, семядолей. Цитокинин и абсцизовая кислота (АБК) регулируют изменение ширины устьичной щели: АБК закрывает устьица, цитокинин открывает их. Как правило, фитогормоны образуются в одних органах и тканях, а действуют в других, причем в очень низких концентрациях (10^{-8}–10^{-12} М). Однако они могут действовать и в той ткани, в которой синтезируются. В регуляции того или иного физиологического процесса обычно участвует несколько типов фитогормонов.

В настоящее время выделяют шесть групп фитогормонов:

1. **Ауксины.** Основной природный ауксин – индолил – 3 – уксусная кислота.
2. **Гиббереллины.** В растениях встречается большое количество близкородственных соединений (около 70-ти), относящихся к классу дитерпенов. Различные гиббереллины обозначают сокращением ГК с соответствующим индексом.
3. **Цитокинины.** Производные 6-аминопурина с замещением в аминогруппе при 6-ом углеродном атоме пуринового кольца. Природные цитокинины - зеатин, изопентениладенин, их аналоги и производные.
4. **Абсцизовая кислота.** Оптически активный сесквитерпеноид. В растениях содержится в основном ($\pm$) – 2-цисАБК.
5. **Этилен** $CH_2 = CH_2$.
6. **Брассины (брассиностероиды).** Гормоны стероидного типа.

Роль ряда других биологически активных веществ растительного происхождения еще мало изучена и вполне вероятно, что они смогут дополнить список фитогормонов.

При ответе **на четвертый вопрос** необходимо выявить общие черты правления действия гормонов.

1. Каждый фитогормон полифункционален, т. е. участвует в регуляции многих физиологических процессов у растений.
2. Характер действия каждого фитогормона зависит от специфики, как гормона, так и объекта.
3. В регуляции одного и того же физиологического процесса может принимать участие не один, а несколько гормонов, т. е. система гормональной регуляции жизнедеятельности растений многокомпонентна.
4. Фитогормоны в отличие от веществ субстратного действия влияют

на все стороны метаболизма клетки, регулируют протекание в ней физиологических процессов, интегрирующих в себе многие биохимические, биофизические и структурные изменения.

5. Действие фитогормонов находится в строгой зависимости от их концентрации.

6. Действие фитогормонов проявляется в тесном взаимодействии с факторами питания и зависит от условий, в которых находится растение.

Фитогормоны влияют на клетки, которые обладают компетентностью к ним. Компетентность, т.е. способность специфически отвечать на воздействие гормона, определяется, прежде всего, наличием в клетках рецепторов фитогормонов. Предполагают, что первый этап взаимодействия гормона с клеткой включает образование гормонрецепторного комплекса.

Выделение и исследование рецепторов фитогормонов и определение функциональной роли гормонрецепторного комплекса составляет в настоящее время одно из наиболее актуальных направлений в изучении механизма действия гормонов.

Регулирующее действие гормонов может быть продемонстрировано в опытах по культивированию клеток, тканей и органов на искусственных питательных средах. Используя разные комбинации гормонов и варьируя их концентрации, можно заставить соматическую клетку реализовать программу развития зиготы с образованием зародышеподобной структуры, которая разовьется во взрослое растение; можно также вызвать образование отдельных органов (корней, цветков и т. д.) либо отдельных тканей, например ксилемных элементов.

В настоящее время наиболее изучен механизм ауксин-зависимого роста клеток растяжением. Установлено, что ауксины вызывают выделение ионов H^+ из клетки, гиперполяризацию мембранного потенциала, усиление поглощения К, повышение pH цитоплазмы, накопление малата или других органических кислот.

Во время растяжения в клетке появляется центральная вакуоль, занимающая большую часть ее объема. Образование вакуоли связано с увеличением поступления воды при понижении водного потенциала клетки, при этом осмотический потенциал поддерживается на постоянном уровне в результате гидролиза полимеров и накопления в клетке осмотически активных веществ. Потенциал давления снижается, так как под влиянием ауксина увеличивается растяжимость клеточной стенки.

Ряд исследователей объясняют действие ауксина на рост подкислением клеточных стенок. Это приводит к разрушению кислотолабильных связей компонентов стенки и активации кислых гидролитических ферментов, также разрыхляющих клеточную стенку. Такое представление подтверждают факты выброса H^+ в окружающую среду под влиянием ауксина и существования так называемого «кислого» роста. Последний представляет собой рост отрезков растений в кислом буфере. Однако имеется ряд различий между ростом растяжением, индуцируемым ауксином, и кислыми средами. Прежде всего, различна кинетика роста. Имеются и другие отличия этих двух типов роста.

При ответе на **пятый вопрос** необходимо отметить разнообразие жизненных форм, используя различные классификации, в частности, классиикацию К. Раункиера. В результате роста и развития растений в определенных условиях исторически возникает своеобразный внешний вид (габитус) определенной группы растений, который называется жизненной формой.

Классификация жизненных форм растений основана на структуре их вегетативных органов. Согласно исторически сложившейся классификации основные жизненные формы следующие: деревья, кустарники, полукустарники, суккуленты, лианы, травы. Однако наибольшую популярность завоевала классификация жизненных форм К. Раункиера, основанная на положении почек возобновления по отношению к уровню субстрата и снегового покрова. По Раункиеру, жизненные формы можно разделить на фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, криптофиты, терофиты. Необходимо уметь охарактеризовать эти жизненные формы (согласно обеим упомянутым классификациям).

Вопросы для самопроверки

1. Дайте определение понятиям «толерантность», «эврибионтные» и «стенобионтные» организмы, «устойчивость», «стресс», «адаптация».
2. Какие типы устойчивости вы знаете?
3. Какие приспособления к перенесению недостатка и избытка влаги выможете назвать?
4. Как галофиты противостоят избыточному засолению почв?
5. Охарактеризуйте экологические группы растений по отношению к свету.
6. Какие фотопериодические группы растений Вы знаете? Охарактеризуйте их.
7. Что такое этиоляция, каково ее биологическое значение?
8. Перечислите экологические группы растений по отношению к температуре.
9. Что называется жизненной формой растения? Охарактеризуйте различные жизненные формы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Биологический энциклопедический словарь. – Москва: Советская энциклопедия, 1986. – 831 с.
2. Жизнь растений: В 6 т. – Москва: Просвещение, 1974. – 1982.
3. Киселев, В. Н. Биогеография с основами экологии / В. Н. Киселев. – Минск: Універсітэцкае, 1995. – 352 с.
4. Кретович, В. Л. Биохимия растений / В. Л. Кретович. – Москва: Высшая школа, 1986. – 502 с.
5. Кузнецов, В. В. Физиология растений / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – Москва: Высшая школа, 2005. – 736 с.
6. Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум. – Москва: Мир, 1986.
7. Плешков, Б. П. Биохимия сельскохозяйственных растений / Б. П. Плешков. – Москва: Агропромиздат, 1987. – 494 с.
8. Полевой, В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – Москва: Высш. шк., 1989. – 464 с.
9. Работнов, Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов. –Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1992. – 351 с.
10. Федорук, А. Т. Ботаническая география / А. Т. Федорук. – Минск: Изд-во БГУ, 1976. – 224 с.
11. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н. Н. Третьяков, Е. И. Кошкин, Н. М. Макрушин [и др.]; ред. Н.Н. Третьяков. – Москва: КолосС, 2005. – 655 с.
12. Филиппович, Ю. Б. Основы биохимии / Ю. Б. Филиппович. – Москва: Агар, 1999. – 507 с.
13. Ченцов, Ю.С. Общая цитология / Ю.С. Ченцов. - Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1984. - 352 с.
14. Якушкина, Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – Москва: ВЛАДОС, 2005. – 463 с.

Локальный электронный методический материал

Ольга Михайловна Бедарева

Биология сельскохозяйственных растений

Редактор С. Кондрашова
Корректор Т. Звада

Уч.-изд. л. 3,0. Печ. л. 2,3.

Издательство федерального государственного
бюджетного образовательного учреждения высшего образования
«Калининградский государственный технический университет»,
236022, Калининград, Советский проспект, 1