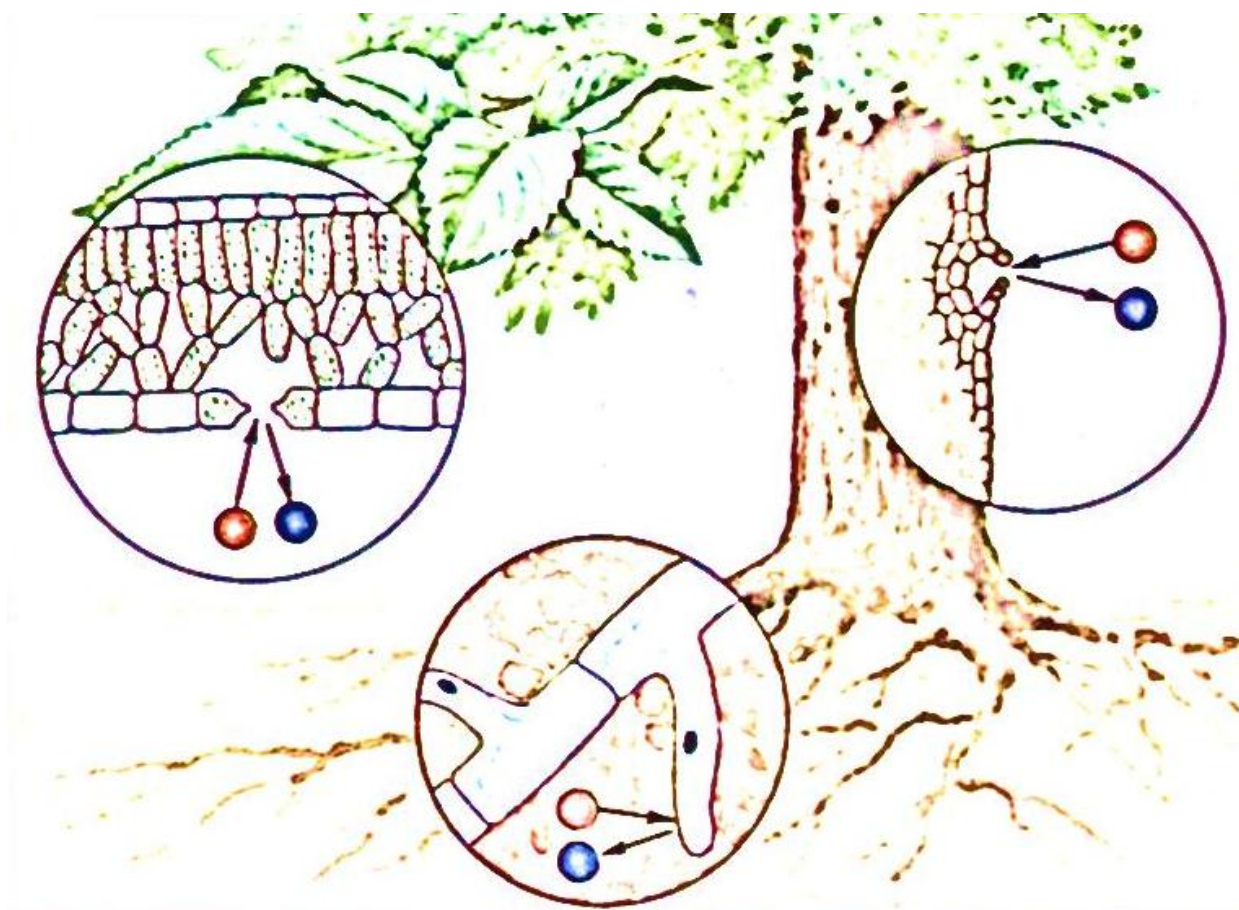


Е.Г. Куликова, Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина

# ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Лабораторный практикум



Пенза 2018

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ**

**Кафедра селекции, семеноводства и биологии растений**

**Е.Г. Куликова**

**Ю.В. Корягин**

**Н.В. Корягина**

**ФИЗИОЛОГИЯ  
РАСТЕНИЙ**

**Лабораторный практикум  
для бакалавров направления подготовки 35.03.01 Лесное дело**

**Пенза 2018**

УДК 581.1(075)  
ББК 28.073(я7)  
К 90

Рецензент – доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры растениеводства и лесного хозяйства ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ В.А. Гущина.

Куликова, Е.Г.

К 90 Физиология растений: лабораторный практикум / Е.Г. Куликова, Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО Пензенского ГАУ, 2018. – 192 с.

Лабораторный практикум предназначен для проведения лабораторных занятий со студентами, обучающимися по направлению подготовки 35.03.01 Лесное дело (квалификация – бакалавр). В лабораторном практикуме представлен теоретический материал и практические работы для ознакомления студентов с процессами, происходящими в живом растительном организме, что дает возможность управлять ими с целью повышения продуктивности растений и улучшения качества получаемой продукции. Для закрепления и контроля знаний студентов имеются вопросы и упражнения, а также тестовые задания к каждой изученной теме.

© ФГБОУ ВО  
Пензенский ГАУ, 2018  
© Е.Г. Куликова,  
Ю.В. Корягин,  
Н.В. Корягина, 2018

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	6
ТЕМА 1 ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ.....	8
Работа 1.1 Явления плазмолиза и тургора.....	10
Работа 1.2 Влияние температуры на проницаемость клеток кожицы лука для раствора мочевины...	12
Работа 1.3 Влияние катионов солей на форму и время плазмолиза.....	15
Работа 1.4 Наблюдение колпачкового плазмолиза.....	16
Работа 1.5 Определение осмотического давления клеточного сока рефрактометрическим методом...	16
Работа 1.6 Определение водного потенциала листьев методом струек (по Шардакову).....	21
Работа 1.7 Состояние воды в клетке и организме.....	23
Тестовые контрольные задания.....	26
Вопросы для самоконтроля.....	35
ТЕМА 2 ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ.....	36
Работа 2.1 Определение интенсивности транспирации и относительной транспирации весовым методом...	39
Работа 2.2 Наблюдение над механизмом устьичных движений.....	43
Работа 2.3 Определение состояния устьиц методом инfiltrации (по Молишу).....	44
Тестовые контрольные задания.....	46
Вопросы для самоконтроля.....	57
Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме: «Водный режим растений».....	57
ТЕМА 3 ФОТОСИНТЕЗ.....	59
Работа 3.1 Образование крахмала на свету (проба Сакса)....	65
Работа 3.2 Влияние внешних условий на процесс ассимиляции.....	66
Работа 3.3 Определение содержания хлорофилла в листьях колориметрическим методом.....	68
Работа 3.4 Приготовление вытяжки пигментов и их разделение (по Краусу).....	70

Работа 3.5 Действие на хлорофилл щёлочи и кислоты.....	73
Работа 3.6 Разделение пигментов методом бумажной хроматографии (по Цвету).....	74
Тестовые контрольные задания.....	75
Вопросы для самоконтроля.....	83
Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме: «Фотосинтез».....	83
ТЕМА 4 ДЫХАНИЕ.....	85
Работа 4.1 Определение интенсивности дыхания по количеству выделенного CO <sub>2</sub> (по Бойсен-Йенсену).	88
Работа 4.2 Анаэробное дыхание семян.....	90
Работа 4.3 Определение дыхательного коэффициента.....	92
Тестовые контрольные задания.....	93
Вопросы для самоконтроля.....	101
Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме: «Дыхание» .....	102
ТЕМА 5 МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ.....	102
Работа 5.1 Микрохимический анализ золы.....	107
Работа 5.2 Определение общей и рабочей адсорбционной поверхности корней методом Д.А. Сабина и И.И. Колосова.....	109
Тестовые контрольные задания.....	111
Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме: «Минеральное питание растений» .....	123
ТЕМА 6 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ.....	124
Работа 6.1 Определение жизнеспособности и всхожести семян.....	132
Работа 6.2 Влияние света на процесс прорастания семян.....	133
Работа 6.3 Периодичность роста древесных побегов.....	137
Работа 6.4 Значение листьев для укоренения черенков (по Руге).....	138
Тестовые контрольные задания.....	139
Вопросы для самоконтроля.....	149

ТЕМА 7 ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ.....	150
Работа 7.1 Оценка жизнеспособности озимых путём окрашивания тканей.....	157
Работа 7.2 Определение засухоустойчивости растений методом крахмальной пробы.....	158
Работа 7.3 Определение засухоустойчивости растений путём проращивания семян на растворах сахарозы.....	159
Работа 7.4 Определение солеустойчивости растений по ростовым процессам.....	160
Работа 7.5 Определение солеустойчивости растений по степени выцветания хлорофилла (по Генкелю).....	162
Тестовые контрольные задания.....	162
Вопросы для самоконтроля.....	174
Глоссарий .....	175
Литература.....	185

## ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений является экспериментальной наукой, которая имеет специфические, свойственные только ей методы исследования процессов жизнедеятельности растений на различных уровнях организации, начиная от молекулярного уровня, где изучаются функции различных веществ, до биогеохимического, где изучаются системы «растение – почва» и глобальные процессы в биосфере Земли.

Целью курса физиологии растений является ознакомление студентов с процессами, происходящими в живом растительном организме. Знание физиологии растений и ее законов дает возможность управлять этими процессами для повышения продуктивности растений и улучшения качества получаемой продукции.

К основной задаче дисциплины относится: формирование у студентов знаний об основных физиологических процессах, протекающих в растительном организме на всех уровнях организации (клетка, ткани, органы, целое растение, ценозы); зависимость этих процессов от внешних факторов. Обучающиеся приобретают навыки экспериментальной работы, как в лабораториях, так и в полевых условиях, овладевают классическими и современными методами физиологических анализов. Студенты должны уметь по отдельным физиологическим показателям определить состояние растений и своевременно принимать необходимые меры для восстановления их функций.

В результате освоения дисциплины студенты должны *знать* особенности структурно-функциональной организации растительного организма; специфику физиологических процессов, связанных с особенностями прикрепленного типа существования у растений; механизмы протекания и регуляции процессов, связанных с жизнью растений (поглощение воды и минеральных веществ, фотосинтез и дыхание, рост и развитие); механизмы адаптации растений к изменяющимся условиям среды; механизмы взаимодействия растений в биогеоценозе; физиологическую роль растений в биосфере;

*уметь* систематизировать знания о растительном организме, полученные при изучении научной литературы; пользоваться современными методами исследования при изучении растений и

процессов, протекающих в них; грамотно излагать теоретический материал о жизни растительного организма, о его огромной роли в жизни нашей планеты, вести дискуссию; использовать знания, полученные в этом курсе, в своей практической деятельности;

*владеть* базовыми представлениями об основных закономерностях и современных достижениях физиологии растений, методами выращивания растений в условиях лаборатории, методами исследования растительных организмов.

Умения и навыки приобретаются на лекционных и лабораторных занятиях, в процессе прохождения учебной практики.

Роль практических занятий по физиологии растений очень велика, так как в результате выполнения конкретных заданий будущей специалист овладевает современными методами исследования и получения информации о ходе физиологических процессов в растительном организме, навыками обработки и анализа получаемых экспериментальных данных, приемами поиска новых сведений в области физиологии растений, связанных с получением качественной продукции.



## Тема 1 ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Все организмы на нашей планете состоят из клеток. Каждая из них обладает такими свойствами живого, как способность к самовоспроизведению и движению, метаболизм, раздражимость, рост, изменчивость и адаптация к внешней среде. Клетки имеют сложную специфическую организацию. На ее основе еще в прошлом столетии они были разделены на две группы, или типа: прокариоты и эукариоты. Из названия типов следует, что в основу классификации клеток положена организация ядра. Однако последующие исследования субклеточной структуры, особенно при использовании электронной микроскопии и дифференциального центрифугирования, показали более значительные различия между типами клеток.

Прокариоты (бактерии, сине-зеленые водоросли, микоплазмы), как правило, невелики, диаметром не более 10 мкм, имеют относительно простое строение, лишены морфологически оформленного ядра, специализированных клеточных мембранных систем: пластид, митохондрий, эндоплазматической сети, аппарата Гольджи и т. п. Генетический аппарат прокариотов представлен единственной хромосомой, состоящей из ДНК, не связанной с белками. Полифункциональная плазматическая мембрана может образовывать различного рода выпячивания, например мезосомы у бактерий. Специализация мембран у прокариотов лишь слегка намечена, и внутренние мембранные структуры имеют изменчивую, эволюционно неустоявшуюся форму. Основные компоненты растительной клетки эукариотов и их главные функции представлены в таблице 1.

Наряду с особенностями в структуре клеток прокариотов и эукариотов имеются и общие черты в организации, что позволяет говорить о сходстве их функциональной деятельности. Так как именно функциональная деятельность организмов, процессы, происходящие в живых организмах, органах, тканях, клетках, лежат в центре внимания физиологов, то, чтобы понять физиологию растений, прежде всего, должны быть изучены свойства, отличающие живые клетки растений от неживых.

Одно из самых распространенных и легко обнаруживаемых в живых клетках явлений – движение протоплазмы. Скорость его

можно использовать для оценки уровня жизнедеятельности клетки. О наличии движения протоплазмы и его скорости судят по перемещению органелл клетки (пластид, сферосом), взвешенных в ней. Исключительный интерес представляют автономные движения компонентов клетки: хлоропластов под действием света, хромосом при митозе. Топография органелл и их взаимное расположение в клетке непрерывно меняются.

*Таблица 1 – Основные физиологические функции структурных компонентов растительной клетки*

Структурные компоненты клетки		Основные физиологические функции	
Клеточная оболочка		Обеспечение прочности, защита, опорная функция	
Протопласт	вакуоль	Осморегуляция, запасание веществ, переваривание	
	протоплазма	ядро	Хранение и передача генетической информации
		ядрышко	Синтез и перераспределение РНК
		митохондрии	Дыхание
		хлоропласты	Фотосинтез
		аппарат Гольджи	Накопление углеводов, секреция, образование клеточной оболочки
		эндоплазматическая сеть	Транспорт веществ, образование метаболических центров
		лизосомы	Внутриклеточное пищеварение
		сферосомы	Накопление и хранение жира
		микротела, пероксисомы, глиоксисомы	Фотодыхание, глиоксилатный цикл
		микротрубочки	Ориентация микрофибрилл целлюлозы
		рибосомы	Синтез белка
		плазмалемма	Контроль за транспортом веществ, защита, рецепция
основная плазма	Гликолиз		

Об уровне жизнедеятельности клетки можно также судить по вязкости клетки, от влияния внешних условий, температуры,

влажности, минерального питания и т. д. Для характеристики жизненного состояния клетки, кроме определения абсолютной вязкости протоплазмы, большое значение придают и определению структурной вязкости, о которой судят по минимальной величине центробежного ускорения, необходимого для смещения структурных элементов протоплазмы.

Типичным для всех клеток является наличие на поверхности протоплазмы тонкой невидимой в световой микроскоп структуры, так называемой плазматической мембраны, или плазмалеммы. Эта пограничная мембрана обладает замечательным свойством полупроницаемости, или избирательной проницаемости, т. е. выполняет барьерную функцию, не пропуская или почти не пропуская молекулы крупнее, чем молекулы воды. Однако такой барьер существует только в живых клетках. Когда клетка теряет свойство полупроницаемости, все растворенные вещества быстро выходят наружу и клетка гибнет. Существуют два простых метода определения, сохраняет ли клетка полупроницаемость: плазмолиз, открытый более столетия назад, и – витальное, или прижизненное, окрашивание.

Сейчас общепринято, что мембранный принцип организации характерен не только для плазмалеммы, но и для всех основных клеточных органелл.

## **Работа 1.1 Явления плазмолиза и тургора**

**Цель работы:** ознакомиться с различными формами плазмолиза.

**Оборудование и материалы.** Микроскопы, предметные и покровные стекла, полоски фильтровальной бумаги, лезвия, 1М раствор NaCl, дистиллированная вода, луковица синего цвета.

**Вводные пояснения.** Растительная клетка представляет собой осмотическую систему. Ее целлюлозная оболочка хорошо проницаема для воды и растворенных в ней веществ. Плазмалемма же и тонопласт одни вещества пропускают легко, другие – слабо, а третьи – совсем не пропускают. В этом проявляется важнейшее свойство клеточных мембран – полупроницаемость, бла-

годаря которому живая клетка существует как открытая, саморегулирующаяся система.

Для ряда веществ клеточные мембраны растительной клетки также легко проницаемы, как для воды и газообразных соединений. Чем мельче молекула вещества и чем больше ее растворимость в липидах, тем лучше она проникает через мембрану. Одним из способов изучения проницаемости клеточных мембран является прижизненное окрашивание, т. е. проникновение красителя из наружной среды во внутренние области живой клетки и постепенное их окрашивание. Например, если кончик молодого корня водокраса поместить в раствор нейтрального красного (1:10 000, на водопроводной воде), то можно наблюдать, как через некоторое время центральная вакуоль становится диффузно красной. Катионные (основные) красители (нейтральный красный или метиленовый синий) проникают в живую клетку в молекулярной форме и проходят через плазмалемму, основной цитоплазматический матрикс, тонопласт в вакуоль, где они под влиянием кислой среды переходят в ионную форму. Поскольку мембраны не пропускают ионы красителя, они накапливаются в вакуоли и окрашивают ее в красный цвет. Такие клетки могут оставаться живыми в окрашенном состоянии в течение нескольких часов или дней. В мертвых клетках мембраны становятся легко проницаемы для любой формы красителя, поэтому в вакуоли не происходит его накопление.

Об избирательной проницаемости мембран свидетельствует также плазмолиз. В гипертоническом растворе вода выходит из клетки, вакуоль сокращается в результате потери воды, цитоплазма отстает от жесткой клеточной стенки и сжимается вслед за вакуолью. Однако если плазмалемма и тонопласт проницаемы для плазмолитика, то через некоторое время он проникает в вакуоль и происходит деплазмолиз. Скорость деплазмолиза зависит от проницаемости мембран для данного вещества, поэтому ее можно использовать при определении проницаемости мембраны.

Наиболее простым методом изучения полупроницаемости клеточных мембран является метод, основанный на явлении плазмолиза. Плазмолизом называется отхождение протопласта от клеточной стенки. Это явление легко вызвать, поместив кусочек растительной ткани в раствор, концентрация которого выше кон-

центрации клеточного сока. Между раствором и клеточным соком, разделенными полупроницаемыми мембранами, возникает осмотическое давление, под воздействием которого часть воды из вакуоли выходит во внешний раствор. В результате объем вакуоли уменьшается и протопласт отходит от клеточной стенки. Различают несколько форм плазмолиза: вогнутый (протопласт отстает от клеточной стенки во многих местах), угловый (протопласт отстает в углах клетки) и выпуклый (протопласт принимает округлую форму). Если плазмолизированную клетку перенести из раствора соли в воду, протопласт быстро восстанавливает свой объем. Этот процесс называется деплазмолизом. Количество воды в клетке постепенно увеличивается, объем вакуоли возрастает, клеточный сок давит на цитоплазму и прижимает ее к клеточной стенке. Под влиянием внутреннего давления клеточная стенка растягивается и приходит в напряженное состояние, которое называется тургором. Явления плазмолиза и тургора присущи только живым растительным клеткам.

**Ход работы.** Сделать тонкие срезы эпидермы с выпуклой стороны чешуи цветного лука. Поместить срезы в каплю воды на предметное стекло, закрыть покровным стеклом и рассмотреть под большим увеличением микроскопа. Зарисовать одну-две клетки, отметить детали строения. Затем заменить воду одномолярным раствором поваренной соли. Для этого нанести каплю раствора рядом с покровным стеклом и отсосать воду кусочком фильтровальной бумаги, прикладывая его с противоположной стороны стекла. Повторить этот прием 2–3 раза, до полной замены воды раствором. Все время следить в микроскоп за тем, что происходит в клетках. Зарисовать угловый, вогнутый и выпуклый плазмолиз. Затем вновь поместить препарат в воду, отсосав фильтровальной бумагой раствор соли. Проследить за явлением деплазмолиза.

## **Работа 1.2 Влияние температуры на проницаемость клеток кожицы лука для раствора мочевины**

**Цель работы:** изучить влияние температуры на проницаемость клеточных мембран.

**Оборудование и материалы.** Микроскопы, предметные и покровные стекла, бюксы, дистиллированная вода, 10 % раствор мочевины, холодильник, водяная баня, термометр, чешуи цветного лука, листочки элодеи.

**Вводные пояснения.** Проницаемость клеточных мембран тесно связана с условиями окружающей среды, в частности, с температурой. Левитт (Levitt, 1972), обобщая данные по действию субоптимальных температур на растение, указывает, что повреждение мембран является первичным (прямым) действием повышения температуры. Повреждение может быть вызвано дегидратацией молекул белков, в мембранах, нарушением водородных и S-S-связей. Увеличение кинетической энергии молекул воды может привести к тому, что ранее адсорбированные молекулы переходят в свободную форму. Это позволяет молекулам белка сблизиться настолько, что могут возникнуть новые связи и произойти агрегация молекул. Кроме того, изменение температуры приводит к изменению состояния липидов в клеточных мембранах. Ферментативная активность многих мембранных белков, проницаемость и транспортная активность мембран резко меняются при переходе липидов из «жидкого» состояния в «твердое». Повреждения растений низкими положительными температурами также характеризуются изменением физического состояния мембран, которое ведет к повышению их проницаемости.

Проницаемость мембран может быть использована как показатель устойчивости растений в экстремальных условиях. Определить влияние каких-либо условий или веществ на проницаемость клеточных мембран можно с помощью разных методов, в частности с помощью деплазмолиза или измеряя выход различных метаболитов из клетки.

**Ход работы.** Делают тонкие срезы эпидермы с выпуклой стороны чешуи цветного лука или берут молодые листочки элодеи. Помещают четыре-пять срезов в бюкс с 10 % раствором мочевины и отмечают время. Бюкс закрывают крышкой, чтобы избежать испарения раствора и оставляют при комнатной температуре. Определяют время плазмолиза и деплазмолиза для всех срезов. С этой целью через каждые 5–7 минут вынимают срезы из бюкса и помещают его в каплю того же раствора мочевины, закрывают предметным стеклом и рассматривают под малым

увеличением микроскопа. Когда 50 % клеток на срезе будут находиться в состоянии выпуклого плазмолиза, отмечают время наступления плазмолиза для данного среза. После плазмолиза срез помещают обратно в бюкс и затем для этих же срезов определяют время деплазмолиза, заменив в нем раствор мочевины дистиллированной водой. Время наступления деплазмолиза также отмечают, когда он будет наблюдаться у 50 % клеток. Подобные опыты проделывают, помещая срезы в бюкс, находящийся в холодильнике, где температура  $0 + - 3^{\circ}$ , и в три пробирки, одна из которых находится на водяной бане с температурой  $+35^{\circ}$ , другая  $+45^{\circ}$ , третья  $+100^{\circ}$ . Определяют время плазмолиза и деплазмолиза при этих температурах.

*Таблица 2 – Влияние температуры на проницаемость клеток кожицы лука для раствора мочевины*

Температура	№ среза	Время в минутах	
		плазмолиз	деплазмолиз
$0 + - 3^{\circ}$	1		
	2		
	3		
	Среднее		
$+ 22^{\circ}$	1		
	2		
	3		
	Среднее		
$+ 35^{\circ}$	1		
	2		
	3		
	Среднее		
$+ 100^{\circ}$	1		
	2		
	3		
	Среднее		

Делают выводы о влиянии температуры на проницаемость клеточных мембран.

### Работа 1.3 Влияние катионов солей на форму и время плазмолиза

**Цель работы:** определить характер воздействия на проницаемость цитоплазмы катионов одно- и двухвалентных металлов.

**Оборудование и материалы.** Микроскопы, предметные и покровные стекла, лезвия, лук с окрашенными чешуями, 1М растворы KCl и CaCl<sub>2</sub>.

**Вводные пояснения.** Проницаемость цитоплазмы зависит не только от температуры. На нее могут оказывать влияние также катионы различных металлов.

Катионы солей оказывают специфическое и многообразное действие на цитоплазму. Проявлением этого действия являются изменения в степени набухания и вязкости цитоплазмы, для наблюдения за которыми используют время плазмолиза.

Временем плазмолиза называется период, который проходит с момента погружения ткани растения в раствор плазмолитика до наступления выпуклого плазмолиза. Этот показатель может характеризовать вязкость цитоплазмы: чем больше время плазмолиза, тем выше вязкость цитоплазмы.

*Таблица 3 – Влияние катионов солей на форму и время плазмолиза*

Соль	Концентрация раствора в молях	Время начала опыта	Время наступления выпуклого плазмолиза	Время плазмолиза в минутах
CaCl <sub>2</sub>	1,0			
KCl	1,0			

**Ход работы.** Срезы кожицы лука или листья элодеи помещают в каплю раствора испытуемой соли и засекают время. Далее препарат накрывают покровным стеклом и приступают к его просматриванию под микроскопом. Следят за сменой форм плазмолиза. Определяют время плазмолиза в каждой соли. Результаты записывают в таблицу 3.

Сделать вывод о влиянии ионов калия и кальция на время и форму плазмолиза.



## **Работа 1.4 Наблюдение колпачкового плазмолиза**

**Цель работы:** ознакомиться с явлением колпачкового плазмолиза.

**Оборудование и материалы.** Микроскопы, предметные и покровные стекла, стеклянные палочки, лезвия, лук с окрашенными чешуями, 1М раствор KCl или KCNS.

**Вводные пояснения.** Колпачковый плазмолиз возникает при воздействии на клетку растворов солей, проникающих через плазмолемму, но не проникающих через тонопласт. Они вызывают набухание мезоплазмы и изменение ее структуры. Колпачковый плазмолиз наблюдается в виде образовавшихся колпачков из набухшей цитоплазмы на узкой стороне вакуоли.

**Ход работы.** Срез эпидермиса с выпуклой поверхности чешуи цветного лука помещают на предметное стекло в каплю 1М раствора KCl или KCNS и покрывают покровным стеклом. Через 1–2 часа препарат рассматривают под микроскопом, сначала под малым, потом под большим увеличением.

Зарисовывают одну клетку с хорошо выраженным колпачковым плазмолизом. Делают вывод о свойствах цитоплазмы и ее мембран.

## **Работа 1.5 Определение осмотического давления клеточного сока рефрактометрическим методом**

**Цель работы:** ознакомиться с рефрактометрическим методом определения концентрации клеточного сока.

**Оборудование и материалы.** Ступка с пестиком, марля, ножницы, пипетки, рефрактометр, фильтровальная бумага, листья комнатных растений.

**Вводные пояснения.** Жизнедеятельность организмов возможна лишь при условии непрерывного протекания в них процесса обмена веществ с окружающей средой, который осуществляется через плазмалемму, обладающую избирательной проницаемостью.

В поглощении и выделении веществ клеткой большую роль играют явления диффузии и осмоса. Диффузией называется пе-

редвижение диспергированного вещества из одной части системы в другую. Диффузия зависит от активности молекул и от градиента концентрации растворов. В присутствии полупроницаемой перепонки молекулы растворителя будут передвигаться более интенсивно из растворов менее концентрированных в растворы более концентрированные. Явления, происходящие в системе, состоящей из двух растворов, разделенных полупроницаемой пленкой называются осмотическими. Осмотическое давление, развиваемое водным раствором какого-либо вещества, отделенным от воды полупроницаемой пленкой, пропорционально количеству вещества, содержащегося в единице объема растворителя. Растворы одной концентрации, имеющие одинаковую величину осмотического давления, будут изотоническими, а раствор по отношению к раствору с меньшим давлением, гипертоническим, тогда как второй, по отношению к первому – гипотоническим.

Клеточный сок – водный раствор различных органических и неорганических веществ, концентрация которых зависит от местообитания растений и обеспеченности его водой. Концентрация клеточного сока является важной величиной, которая позволяет определить осмотическое давление и сосущую силу клетки. Зная концентрацию клеточного сока, легко рассчитать осмотическое давление, применив уравнение Вант-Гоффа:

$$P=R \cdot C \cdot T \cdot I,$$

где  $P$  – осмотическое давление;

$R$  – универсальная газовая постоянная (8,314);

$T$  – абсолютная температура ( $273^{\circ} + t$ );

$C$  – концентрация раствора в молях;

$I$  – изотонический коэффициент (для неэлектролитов, например, для сахарозы он равен 1).

Осмотическое давление выражает максимальную способность клетки всасывать воду. Величина этого показателя указывает на возможность произрастания растения на почвах с различной водоудерживающей способностью. Повышение осмотического давления клеточного сока при засухе является критерием обезвоживания растений и необходимости проведения полива.

Существует несколько методов определения осмотического давления клеточного сока. Наиболее быстрым и точным из них,

применимым в полевых условиях, является рефрактометрический метод. Он основан на определении показателя преломления света клеточным соком с помощью прибора рефрактометра.

**Ход работы.** При помощи ручного пресса готовят сок из двух–трех листьев исследуемых растений, предварительно завернутых в кусочек марли. При отсутствии пресса растительную массу измельчают в ступке, переносят на двойной слой марли и отжимают сок в чашку. Концентрацию клеточного сока определяют сразу после получения с помощью рефрактометра ИРФ-454 Б2М.

### **Правила работы с рефрактометром ИРФ-454 Б2М**

Рефрактометр ИРФ-454 Б2М состоит из следующих основных частей: корпуса, измерительной головки с призмами и зрительной трубы с отсчетным устройством. Отклонив верхнее полушарие головки, в которое вмонтирована осветительная призма, наносят несколько капель испытуемого раствора, в данном случае сока растения, на нижнюю измерительную призму рефрактометра, предварительно приведя ее в горизонтальное положение при помощи маховичка, находящегося с левой стороны корпуса. Раствор должен покрыть поверхность нижней призмы равномерно, чтобы между ней и верхней призмой, которой она закрывается при опускании верхнего полушария измерительной головки, не было пузырьков воздуха. Проверить это можно через окно впереди верхней призмы. Поворотом зеркала равномерно освещают поле зрения верхней трубы. В таком положении зеркало закрепляют винтом. Устанавливают окуляр на фокус так, чтобы четко были видны нити, расположенные крестообразно. Затем добиваются четкого изображения измерительной шкалы, освещая ее зеркалом, находящимся с левой стороны корпуса рефрактометра. Измеряя угол наклона призм при помощи маховичка, смотря в окуляр, добиваются такого положения призм, чтобы граница раздела светлой и темной частей поля зрения точно проходила через точку пересечения нитей. Если при этом граница не резкая, а радужная, то уничтожение аберрации достигается поворотом маховичка конденсатора, находящегося ниже вращающегося барабана.

По измерительной шкале определяют коэффициент прелом-

ления с точностью до десятичных долей единицы (последнее отмечают на глаз). По термометру, вмонтированному в оправу призмы, отмечают температуру, при которой производилось определение. Если температура при дальнейшей работе будет отклоняться от +20 °С, то в полученный показатель преломления вносят поправку (см. таблицу 4).

*Таблица 4 – Содержание сахарозы (%) в растворе по показателю преломления этих растворов при 20 °С*

Показатель преломления	% сахарозы	Показатель преломления	% сахарозы	Показатель преломления	% сахарозы
1,33443	1	1,34937	11	1,36551	21
1,33588	2	1,35093	12	1,36719	22
1,33733	3	1,35250	13	1,36888	23
1,33880	4	1,35408	14	1,37059	24
1,34027	5	1,35567	15	1,37230	25
1,34226	6	1,35728	16	1,37400	26
1,34326	7	1,35890	17	1,37580	27
1,34477	8	1,36063	18	1,37730	28
1,34629	9	1,36228	19	1,37930	29
1,34783	10	1,36384	20	1,38110	30

Показатель преломления для каждого варианта определяют не менее трех раз. После каждого определения призму протирают сначала влажной, а затем сухой фильтровальной бумагой, чтобы смыть предыдущий раствор.

Полученные коэффициенты преломления переводят в показатели концентрации клеточного сока, которую выражают в г-молях сахарозы, пользуясь таблицей 4. Осмотическое давление рассчитывают по уравнению Вант-Гоффа.

Таблица 4 – Поправка к содержанию сахара в растворе

Температура, °С	Процент сахарозы					
	5	10	15	20	25	30
Вычесть из найденного процента сахарозы						
15	0,29	0,31	0,33	0,34	0,34	0,35
16	0,24	0,25	0,26	0,27	0,28	0,29
17	0,18	0,19	0,20	0,21	0,21	0,21
18	0,13	0,13	0,14	0,14	0,14	0,14
19	0,06	0,06	0,07	0,07	0,07	0,07
20	0	0	0	0	0	0
Прибавить к найденному проценту сахарозы						
21	0,07	0,07	0,07	0,07	0,08	0,08
22	0,13	0,14	0,14	0,15	0,15	0,15
23	0,20	0,21	0,21	0,22	0,23	0,23
24	0,27	0,28	0,29	0,30	0,30	0,31
25	0,35	0,36	0,37	0,38	0,38	0,39

Таблица 5 – Определение осмотического давления  
клеточного сока

Вид растений	Показатель шкалы рефрактометра	Концентрация клеточного сока, г-моль	Осмотическое давление, атм

Делают выводы о величине осмотического давления клеточного сока у разных видов растений, приуроченных к различным условиям увлажнения.

## Работа 1.6 Определение водного потенциала листьев методом струек (по Шардакову)

**Цель работы:** ознакомиться с методом Шардакова по определению водного потенциала листьев растений.

**Оборудование и материалы.** Штативы с двумя рядами пробирок, мерные пипетки на 0,5 и 10 мл, сверла диаметром 0,9 см, трубочки с оттянутыми концами, пробки для пробирок, препаровальные иголки, полоски фильтровальной бумаги, одномолярный (1 М) раствор сахарозы, метиленовый синий, растения герани, бегонии, бальзамина с различной водообеспеченностью.

**Вводные пояснения.** От соотношения между величинами осмотического и тургорного давления внутри клетки и осмотическим давлением окружающей клетку водной среды в значительной мере зависит способность клетки поглощать воду. Эта способность называется водным потенциалом. Его величина равна разности между осмотическим и тургорным потенциалом клетки:  $S = P - T$ .

Растительную клетку можно рассматривать как саморегулирующийся осмотический механизм, который всасывает воду тем сильнее, чем больше ее требуется. В состоянии завядания тургорное давление равно нулю, а водный потенциал равен осмотическому давлению. По мере насыщения клетки водой тургорное давление увеличивается, а водный потенциал уменьшается. В связи с тем, что в состоянии полного насыщения водой находятся только клетки подводных растений, а наземные растения всегда ощущают дефицит увлажнения, тургорное давление в их клетках обычно не достигает больших величин. Поэтому при расчетах водного потенциала клеток листьев комнатных растений мы условно принимаем, что  $S = P$ , т.е. водный потенциал равен осмотическому потенциалу.

Способы определения величины водного потенциала растительных клеток и тканей основываются на том же приеме подбора соответствующей концентрации внешнего раствора, какой применяется при плазмолитическом методе определения осмотического давления.

**Ход работы.** Смешивая соответствующие количества молярного раствора сахарозы и дистиллированной воды, пригото-

вить по 10 мл растворов следующих концентраций: 0,7 М; 0,6 М; 0,5 М; 0,4 М; 0,3 М; 0,2 М; 0,1 М. Использовать для этого большие пробирки.

После тщательного перемешивания отлить в маленькие пробирки по 1 мл приготовленных растворов, закрыть пробирки пробками и снабдить этикетками с указанием концентрации растворов. Так как в таком маленьком объеме, как 1 мл легко изменить концентрацию раствора при пользовании одной и той же пипеткой, нужно тщательно следить за чистотой работы, и каждый раз пипетку промывать дистиллированной водой и сушить фильтровальной бумагой.

Пробирки установить в штативы по порядку убывающей концентрации. После этого приступить к закладке в растворы маленьких пробирок опытного материала. Их листьев растений пробочным сверлом выбивается по четыре-пять, которые тут же закладываются в маленькую пробирку. Желательно во все пробирки заложить кружочки из одного и того же листа. Работая с пробочным сверлом, следует избегать захвата крупных жилок листа. При малых размерах листьев можно выбивать кружки из двух, трех соседних листовых пластин. Кружочки остаются в растворах в течение 30 минут. При этом надо следить, чтобы они были погружены в раствор, а сами пробирки необходимо периодически встряхивать.

По истечении времени растворы в маленьких пробирках, не вынимая кружков растительной ткани, окрасить одним-двумя кристалликами метиленовой сини, которые вносятся с помощью иглы. Встряхнув содержимое пробирки, набрать окрашенную жидкость в пипетку с оттянутым в капилляр концом и опустить в соответствующую пробирку с исходным раствором так, чтобы конец пипетки был погружен в раствор на 2–3 см. Медленно выпуская раствор, проследить за направлением движения струйки окрашенной жидкости. Каждый раствор следует брать чистой сухой пипеткой, результаты записать в следующую таблицу.

Если струйка пойдет вниз, то это будет свидетельствовать об увеличении, концентрации раствора, если поднимется вверх, то концентрация раствора уменьшилась. Если струйка осталась на месте, то удельный вес раствора не изменился и водный потенциал клетки равен осмотическому потенциалу данного раствора.

Вычислить его можно, пользуясь уравнением Вант-Гоффа.

*Таблица 6 – Определение водного потенциала листьев растений*

Концентрация сахарозы, моль/л	Количество, мл		Направление движения струек	Каким является раствор по отношению к клеткам изо-, гипо- или гипертоническим?
	сахарозы	H <sub>2</sub> O		
0,7				
0,6				
0,5				
0,4				
0,3				
0,2				
0,1				

*Таблица 7 – Величина водного потенциала растений*

Название растения	Водный потенциал

Полученные данные по сосущей силе у различных видов растений всеми звеньями обобщаются, и на их основе делают выводы. В выводах указывается величина водного потенциала в листьях растений различной водообеспеченности.

### **Работа 1.7 Состояние воды в клетке и организме**

**Цель работы:** Ознакомиться с определением содержания свободной и связанной воды в листьях по методу Н.А. Гусева.

**Оборудование и материалы.** Рефрактометр ИРФ-22, 30 % раствор сахарозы, маленькие пробирки с притертыми пробками, мерные пипетки, аналитические весы, пробочное сверло, препа-



ровальная игла, бюксы, сушильный шкаф, комнатные растения.

**Вводные пояснения.** Все физиологические процессы в организме протекают при полном обеспечении его водой. Вода не только растворитель, но и активный структурный компонент клетки. В среднем в клетке содержится 85 % воды. Содержание воды в клетках и органах зависит от условий внешней среды, возраста и вида растений. Вода содержится в живых клетках, в мертвых элементах ксилемы и в межклетниках. В межклетниках вода находится в основном в парообразном состоянии. Вода в клетках находится в двух формах: свободной и связанной. Свободная вода составляет 95 % всей воды в клетке, она используется как дисперсионная среда коллоидной системы цитоплазмы. Связанная вода составляет 4–5 %. Ее молекулы связаны водородными и другими типами связей с белками. К связанной воде относится также вода, которая входит в состав фибриллярных структур макромолекул.

Физиологическое отличие между двумя формами воды проявляется в том, что при отрицательных температурах вода, связанная с белками, замерзает медленнее, поэтому имеется прямая корреляция между содержанием связанной воды и устойчивостью растений к переохлаждению.

От содержания свободной воды зависит интенсивность физиологических процессов, в частности, темпов роста.

Метод определения свободной и связанной воды в клетках разработан Н.А. Гусевым. Суть метода состоит в том, что высечки листьев, предварительно взвешенные, помещают в раствор сахарозы. По снижению концентрации этого раствора, определенной при помощи рефрактометра, можно определить, сколько отнята воды раствором из высечек. Раствор отнимает из клеток свободную, вернее, слабо связанную, легко подвижную воду. Прочно связанная с белками клетки вода остается в листьях. Количество отнятой свободной воды зависит от концентрации применяемого раствора. Поэтому деление на фракции «свободную» и «связанную» весьма условно.

**Ход работы.** Приготовить 30 % раствор сахарозы. Точность концентрации проверить при помощи рефрактометра ИРФ-22.

Взвесить на аналитических весах две маленькие пробирки с притертыми пробками. В них градуированной пипеткой прилить

по 1 мл раствора сахарозы и снова взвесить, чтобы установить точное количество прилитого раствора.

При помощи пробочного сверла выбить из средней части листа высечки. Диаметр высечек из листьев кукурузы 9–12 мм, пшеницы – 7 мм. Количество высечек для каждого определения для пшеницы – 40 штук, для кукурузы и других растений – 20 штук. Препаровальной иглой высечки перенести в пробирки. Пробирки с раствором и высечками вновь взвесить. При погружении высечек надо следить, чтобы ни одна капля раствора не была унесена и высечки были полностью погружены.

Высечки должны находиться в растворе два часа. Подсчитано, что за это время свободная вода переходит в раствор сахара. Через два часа высечки следует вынуть из пробирок и определить концентрацию растворов в обеих пробирках при помощи рефрактометра.

Для определения общего содержания воды, такое же количество высечек, которое было в пробирках, помещают в бюксы и взвешивают, после чего помещают в сушильный шкаф. Там высечки просушивают при температуре 100–105° С. После чего бюксу вновь взвешивают. По разности в весе находят количество общей воды.

Методика расчета содержания свободной воды значительно сложнее. Для ее проведения нужны следующие данные:

А – процент сахарозы в исходном растворе до опыта;

Б – процент сахарозы после опыта;

В – вес пустой пробирки;

Г – вес пробирки с раствором;

Д – вес пробирки с раствором и высечками;

Е – вес исходного раствора, (Г–В);

Ж – вес высечки (Д–Г).

Принимая вес прилитого исходного раствора сахарозы  $E$  за 100 %, а определенный при помощи рефрактометра процент сахарозы в нем  $A$  за  $X$ , находят вес сахара в исходном растворе:

$$E - 100 \% \qquad X = \frac{A \cdot E}{100}$$

$$X - A \%$$

Так как вес сахара в опытном растворе остается прежним, то, зная его и определив процент сахара в опытном растворе с помощью рефрактометра ( $B$ ), можно составить следующее соотношение, из которого найти вес опытного раствора ( $Y$ ):

$$X - B \% \qquad Y = \frac{X \cdot 100}{B}$$

$$Y - 100 \%$$

Увеличение веса опытного раствора ( $Y$ ) по сравнению с весом исходного раствора ( $E$ ) равно количеству отнятой от высечек свободной воды. Найденное количество свободной воды рассчитывают в процентах от сырого веса высечек ( $Ж$ ).

Количество связанной воды в процентах к сырой навеске определяется путем вычитания из количества общей воды процентного содержания свободной воды.

В выводах указывается количество свободной и связанной воды в клетках листьев различных комнатных растений.

### Тестовые контрольные задания

1. Физиология растений изучает ..... растительного организма.
  - 1) жизнедеятельность
  - 2) строение
  - 3) использование
  - 4) состав
2. Наружная клеточная мембрана обеспечивает ...
  - 1) избирательную проницаемость
  - 2) перемещение органелл клетки
  - 3) формирования веретена деления
  - 4) синтез белка
3. Наука, изучающая процессы жизнедеятельности и функций растительного организма на всем протяжении онтогенеза при всех возможных условиях среды, называется ...
  - 1) анатомией
  - 2) физиологией растений
  - 3) ботаникой
  - 4) генетикой
4. Основные положения клеточной теории сформулированы ...
  - 1) Р. Броуном

- 2) Я. Пуркинъе
  - 3) Т. Шванном и М. Шлейденем
  - 4) Р. Гуком и А. Левенгуком
5. Химическое соединение, содержание которого больше всего в растительной клетке (% на сырую массу) – это...
- 1) белки
  - 2) нуклеиновые кислоты
  - 3) вода
  - 4) жиры
6. В образовании клеточной стенки принимают участие ...
- 1) липосома
  - 2) аппарат Гольджи
  - 3) сферосома
  - 4) пероксисома
7. Органоидом клетки растений, накапливающим конечные продукты обмена веществ, являются ...
- 1) комплекс Гольджи
  - 2) вакуоль
  - 3) эндоплазматический ретикулум
  - 4) ядро
8. Веществами, выполняющими защитную (иммунную) функцию, являются ...
- 1) углеводы
  - 2) белки
  - 3) нуклеиновые кислоты
  - 4) липиды
9. Пограничная (наружная) мембрана цитоплазмы называется ...
- 1) плазмалеммой
  - 2) гликокаликсом
  - 3) тонопластом
  - 4) оболочкой
10. Водорастворимые белки – ...
- 1) проламины
  - 2) альбумины
  - 3) глютелины
  - 4) глобулины
11. При более высоких скоростях центрифугирования осаждаются...

- 1) рибосомы
  - 2) хлоропласты
  - 3) ядра
  - 4) клеточные стенки
12. Служит резервом фосфора и являет(ют)ся важным запасным веществом семян ...
- 1) липиды
  - 2) алеирионовые зерна
  - 3) фитин
  - 4) крахмал
13. Основой клеточных мембран являются ...
- 1) белковый слой
  - 2) двойной липидный слой
  - 3) целлюлозные волокна
  - 4) пептидный слой
14. Избирательная проницаемость клетки обеспечивается ...
- 1) клеточной стенкой
  - 2) плазмодесмой
  - 3) аппаратом Гольджи
  - 4) плазмалеммой
15. Водорастворимым антиоксидантом является ...
- 1) токоферол
  - 2) аскорбиновая кислота
  - 3) ксантофилл
  - 4) ретинол
16. Мономерами дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) являются...
- 1) нуклеотиды
  - 2) пептиды
  - 3) нуклеозиды
  - 4) гистоны
17. В клетках растений наружной структурой служит ...
- 1) плазматическая
  - 2) цитоплазматический матрикс
  - 3) эндоплазматическая
  - 4) клеточная стенка
18. В стабилизации вторичной структуры белка принимают участие .... связи.

- 1) парафенольные
  - 2) дисульфидные
  - 3) пептидные
  - 4) ионные
19. Синтез АТФ происходит на внутренней мембране митохондрий в специализированных грибовидных образованиях, получивших название.....
- 1) пероксисомы
  - 2) лизосомы
  - 3) оксисомы
  - 4) граны
20. Пептидные связи имеются в молекуле ...
- 1) жиров
  - 2) нуклеиновых кислот
  - 3) углеводов
  - 4) белков
21. Ферментативную функцию мембран обеспечивают ...
- 1) липоиды
  - 2) жиры
  - 3) белки
  - 4) углеводы
22. Получением трансгенных растений занимается ...
- 1) клеточная инженерия
  - 2) биохимия
  - 3) генетика
  - 4) микробиология
23. По химической природе ферменты являются ...
- 1) белками
  - 2) углеводами
  - 3) нуклеиновыми кислотами
  - 4) жирами
24. Митохондрии в отличие от хлоропластов содержат ...
- 1) строму
  - 2) межмембранное пространство
  - 3) кристы
  - 4) граны

25. Для характеристики содержания в масле ненасыщенных жирных кислот используется показатель...., выражающий количество йода, которое связывается со 100 г жира.
- 1) дыхательный коэффициент
  - 2) йодное число
  - 3) липидное число
  - 4) жировой коэффициент
26. Фермент амилаза осуществляет гидролиз крахмала при наличии ...
- 1) кислорода
  - 2) АТФ
  - 3) воды
  - 4) углекислого газа
27. В клетках растений в отличие от клеток животных содержатся ...
- 1) лизосомы
  - 2) пластиды
  - 3) митохондрии
  - 4) рибосомы
28. При нарушении третичной и четвертичной структур молекул белка в клетке перестают функционировать ...
- 1) ферменты
  - 2) липиды
  - 3) витамины
  - 4) углеводы
29. Пространственная конфигурация, образованная дисульфидными и гидрофобными связями, характерна для структуры белка ...
- 1) первичной
  - 2) вторичной
  - 3) третичной
  - 4) четвертичной
30. Клеточная стенка растительных клеток состоит в основном из ...
- 1) хитина
  - 2) белков
  - 3) целлюлозы
  - 4) липидов

31. В клеточной стенке растений содержится много ...
- 1) солей
  - 2) белков
  - 3) полисахаридов
  - 4) липидов
32. Белковые фракции зерна различаются по аминокислотному составу, в том числе по содержанию незаменимых аминокислот. Наиболее высокую биологическую ценность имеют водорастворимые белки, в их составе все незаменимые аминокислоты содержатся практически в оптимальных соотношениях. Это – ...
- 1) глобулины
  - 2) альбумины
  - 3) проламины
  - 4) глютелины
33. Свободное пространство соответствует такой составляющей клетки, как...
- 1) ядро
  - 2) вакуоль
  - 3) цитоплазма
  - 4) клеточная стенка
34. В состав каталитических центров ферментов полифенолоксидазы и аскорбатоксидазы входит...
- 1) магний
  - 2) медь
  - 3) цинк
  - 4) калий
35. При пластическом обмене в клетке количество органического вещества...
- 1) уменьшается, энергии – увеличивается
  - 2) уменьшается, энергии – уменьшается
  - 3) увеличивается, энергии – увеличивается
  - 4) увеличивается, энергии – уменьшается
36. Протекание химических реакций с большей скоростью объясняется наличием в живой клетке ...
- 1) активаторов
  - 2) ингибиторов
  - 3) ферментов
  - 4) катализаторов



37. Фосфолипиды в клетке выполняют .... роль.
- 1) структурную
  - 2) энергетическую
  - 3) ферментативную
  - 4) иммунную
38. Образование рибосом осуществляется в ...
- 1) ядрышках
  - 2) пластидах
  - 3) митохондриях
  - 4) цитоплазме
39. Физиология растений возникла в начале..... века.
- 1) 18
  - 2) 20
  - 3) 19
  - 4) 17
40. Липиды в клетке...
- 1) обеспечивают энергетический запас
  - 2) взаимодействуют с водой
  - 3) разрушают молекулы белка
  - 4) выполняют ферментативную функцию
41. Для изучения строения и функций молекул растительных белков используют ... метод.
- 1) популяционный
  - 2) биохимический
  - 3) физиологический
  - 4) цитогенетический
42. Внутренней средой клетки является...
- 1) цитозоль
  - 2) апопласт
  - 3) вакуоль
  - 4) строма
43. Количественное соотношение одно- и двухвалентных ионов регулирует вязкость цитоплазмы, при этом преобладание ионов ..... характерно для стареющих клеток.
- 1) калия
  - 2) натрия
  - 3) магния
  - 4) кальция

44. Удвоение ДНК называется...
- 1) процессингом
  - 2) трансляцией
  - 3) репликацией
  - 4) транскрипцией
45. Синтез белка в рибосомах называется...
- 1) трансляцией
  - 2) процессингом
  - 3) транскрипцией
  - 4) репликацией
46. Необходимые для биосинтеза нуклеотидов азотистые основания образуются из...
- 1) спиртов
  - 2) кетокислот
  - 3) глюкозы
  - 4) аминокислот
47. В состав пиридиновых дегидрогеназ входит витамин...
- 1) А
  - 2) В<sub>6</sub>
  - 3) РР
  - 4) В<sub>2</sub>
48. ДНК яблони отличается от ДНК кукурузы ...
- 1) локализацией в клетке
  - 2) сложностью организации
  - 3) выполняемыми функциями
  - 4) последовательностью нуклеотидов
49. Основными объектами органного уровня изучения растений являются ...
- 1) хлоропласты
  - 2) митохондрии
  - 3) клетки
  - 4) корни
50. Для изучения строения и функций молекул растительных белков используют ..... метод.
- 1) биохимический
  - 2) цитогенетический
  - 3) популяционный
  - 4) физиологический

51. Жиры откладываются в ядрах семян масличных культур в ...
- 1) сферосомах
  - 2) лейкопластах
  - 3) аминокислотах
  - 4) глиоксисомах
52. Основными рецепторами в клетке являются ...
- 1) белки
  - 2) полисахариды
  - 3) нуклеиновые кислоты
  - 4) жиры
53. Матриксом, или основным веществом цитоплазмы, является ...
- 1) тонопласт
  - 2) гиалоплазма
  - 3) протопласт
  - 4) плазмалемма
54. Структурой основной мембраны являются ...
- 1) фосфолипиды
  - 2) жиры
  - 3) белки
  - 4) аминокислоты
55. В растительной клетке кальций в большом количестве входит в состав...
- 1) митохондрий
  - 2) хлоропластов
  - 3) клеточных стенок
  - 4) рибосом
56. Основными компонентами клеточных стенок растений являются ...
- 1) белки
  - 2) моносахариды
  - 3) липиды
  - 4) полисахариды
57. Ферменты, осуществляющие распад крахмала до глюкозы, относятся к классу...
- 1) гидролаз
  - 2) оксидоредуктаз
  - 3) изомераз
  - 4) лигаз

58. Выращивание изолированных клеток называется ...
- 1) культурой клеток и тканей
  - 2) водной культурой
  - 3) вегетационным методом
  - 4) дифференциальным центрифугированием
59. Мономерами белков являются ...
- 1) моносахариды
  - 2) нуклеотиды
  - 3) аминокислоты
  - 4) нуклеиновые кислоты
60. Информацию о первичной структуре молекулы белка несет ...
- 1) ген
  - 2) молекула белка
  - 3) триплет
  - 4) нуклеотид
61. Укажите верное утверждение ...
- 1) все организмы имеют одинаковые белковые молекулы
  - 2) в состав белков всегда входят 10 разных аминокислот
  - 3) все белки являются ферментами
  - 4) все ферменты являются белками
62. Нарушения структуры хромосом происходит при недостатке ...
- 1) железа
  - 2) цинка
  - 3) кальция
  - 4) калия
64. В состав мембран входят ...
- 1) аминокислоты
  - 2) фосфолипиды
  - 3) нуклеотиды
  - 4) жиры

### Вопросы для самоконтроля

1. Какие виды движения цитоплазмы вы знаете?
2. От чего зависит скорость движения цитоплазмы?
3. Объяснить принцип рефрактометрического метода определения концентрации клеточного сока.

4. Дать объяснение явлению плазмолиза клетки.
5. Какие виды плазмолиза вы знаете?
6. Как зависит форма и время плазмолиза от влияния катионов солей?
7. Объяснить принцип плазмолитического метода определения концентрации клеточного сока.
8. Что такое диффузия?
9. Что такое осмотическое давление? Что такое тургорное давление?
10. Что такое водный потенциал? От чего зависит величина водного потенциала?
11. В каких формах содержится вода в клетках растения?
12. Зависит ли устойчивость растений к холоду от оводненности клеток?

## **Тема 2 ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ**

**Вводные пояснения.** Вода составляет большую часть массы живых организмов: в среднем от 70 до 90 % сырой, массы. Биополимеры, в том числе и белки, могут нормально функционировать лишь в водной среде. Поэтому некоторые исследователи считают, что многие физиологические явления обусловлены особенностями не только растворенных веществ, но в равной мере и растворителя – воды.

Роль воды в жизни растений проявляется во всех аспектах их жизнедеятельности. Вода является и средой, и непосредственным участником большинства биохимических реакций. Вода служит компонентом структуры протоплазмы. Нормальная обеспеченность клеток водой необходима для поддержания их оболочек в упругом состоянии, в состоянии тургора. Благодаря тургесцентному состоянию поддерживается форма органов растений со слабо развитой механической тканью и осуществляется их расположение в пространстве. С изменениями тургорного давления связаны некоторые движения частей растений. Поскольку вода является хорошим растворителем, она способна переносить по растению как минеральные вещества, так и органические соединения. Питательные вещества поглощаются из почвы в раство-

ренном виде. Испарение воды (транспирация) служит основным средством терморегуляции у растений, так как удельная теплота испарения воды очень велика.

Значение воды для живых организмов, в частности для растений, обусловлено ее уникальными свойствами, которые подробно рассматриваются в специальной литературе. Укажем лишь на основные особенности воды, имеющие значение для биологических объектов по Н. А. Гусеву. Теплоемкость, теплопроводность, теплота плавления и испарения, наиболее высокие среди жидкостей (кроме  $\text{NH}_3$ ), уменьшают пределы температурных колебаний, способствуют сохранению постоянства температуры организма, дают термостатирующий эффект в точке заморозания.

Высокое поверхностное натяжение способствует передвижению воды по капиллярам. Способность растворять большинство веществ важна для почвенного питания растений и передвижения веществ по растению; немалую роль для дыхания и фотосинтеза играет растворимость в воде газов, в первую очередь  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$ .

Свойства воды определяются ее высокой структурированностью. Молекулы воды, представляющие собой диполи, соединяются между собой водородными связями, образуя ажурную квазикристаллическую структуру с тетраэдрической координацией соседних молекул. Это отличает воду от других жидкостей, в том числе и ассоциированных. Не все молекулы воды входят в состав кристаллической структуры, существуют и более подвижные молекулы, не имеющие Н-связей или имеющие малое количество их. Сложная структура воды обуславливает ее взаимодействие с электролитами и неэлектролитами, в том числе и биополимерами, делает воду структурным ингредиентом цитоплазмы, способствует переносу протонов и электронов, таким образом, во многом влияет на ход физиолого-биохимических процессов в растении.

Принято считать, что вода в клетке может быть в двух состояниях: свободная и связанная. Под связыванием подразумевается возникновение взаимодействий между молекулами воды и неводного компонента, ведущих к снижению подвижности молекул воды, отчего изменяются и другие ее свойства. Конечно, существование действительно свободной воды, сохранившей все

свойства чистой воды, в биологической системе маловероятно, поэтому понятие категорий свободной воды довольно условно. Правильнее деление воды на фракции, различающиеся по подвижности и другим свойствам. Эти фракции связаны с определенной прочностью с различными соединениями, поэтому для их извлечения требуются факторы разной водоотнимающей силы.

На основании проведенных исследований современными методами установлено, что на более подвижную фракцию приходится 85–90 % общего количества воды. Сюда относятся *резервная вода*, заполняющая вакуоли и компартменты клетки, служащие резервуарами растворов (эта вода обычно осмотически связана с сахарами, органическими кислотами и другими растворенными в ней веществами), и *интерстициальная вода*, выполняющая транспортные функции в межклетниках и сосудах растения. Эти формы воды условно относят к категории свободной воды; она активно участвует в физиологических процессах.

Фракция малоподвижной воды составляет 10–15 % всей воды клетки. Это вода *конституционная* химически связанная, и *гидратационная*, образующая оболочки вокруг ионов и молекул растворенных в воде веществ. Коллоидносвязанная гидратаионная вода, окружающая коллоидные частицы белков и других полимеров, необходима для нормального функционирования клетки и ее устойчивости при попадании в неблагоприятные условия. Гидратационная вода представляет особый интерес для биологов, поскольку она непосредственно взаимодействует с биополимерами и по принципу обратной связи влияет на их свойства.

В основе расходования воды лежит физический процесс испарения – переход из жидкого состояния в парообразное, происходящий при соприкосновении органов растений с насыщенной водой атмосферой. Этот процесс связан с анатомическими и физиологическими особенностями растений. Он называется **транспирацией**. Значение транспирации очень велико. Во-первых, она спасает растения от перегрева; во-вторых, транспирация создает непрерывный ток воды от корневой системы к листьям, с которым передвигаются растворимые минеральные и некоторые органические вещества.

Основным транспирирующим органом является лист. В процессе эволюции выработались приспособления к сопротивле-

нию выхода паров воды из тканей и сокращению испарений.

Различают два вида транспирации: кутикулярную и устьичную. Кутикулярная транспирация осуществляется через наружные стенки эпидермальных клеток. Она составляет 10 % от общей потери воды листом. Остальная вода теряется листом в процессе устьичной транспирации, которую можно разделить на три этапа:

1) переход воды из клеточных оболочек, где она находится в капельно-жидком состоянии, в межклетники (парообразное состояние). Это собственно процесс испарения;

2) выход паров воды из межклеточников через устьичные щели в атмосферу. Этот этап зависит от степени раскрытия устьиц. В зависимости от факторов, запускающих двигательный механизм (свет или начинающийся водный дефицит в тканях листа), различают **фото-** и **гидроактивное** движение устьиц;

3) диффузия паров воды от поверхности листа в удаленные слои воздуха. Этот этап регулируется внешними условиями среды: насыщенностью атмосферы парами воды, светом, температурой, влажностью почвы и ветром.

Транспирация зависит и от внутренних факторов: содержания воды в листьях, концентрации и осмотического давления клеточного сока, эластичности клеточных стенок, величины листовой поверхности и возраста растения.

## **Работа 2.1 Определение интенсивности транспирации и относительной транспирации весовым методом**

**Цель работы:** ознакомиться с весовым методом определения транспирации. Изучить влияние факторов среды на интенсивность транспирации.

**Оборудование и материалы.** Технические весы, приборы Веска, электролампа, вентилятор, стеклянный колпак, вата, бюксы, бумага для определения площади листа, линейка, ножницы, фарфоровые стаканы, комнатный термометр, вода водопроводная, листочки герани.

**Вводные пояснения.** Эффективность использования воды растением выражается рядом показателей. Интенсивность транс-



пирации – количество воды, испаренное с единицы листовой поверхности в единицу времени. Ее величина колеблется в пределах от 15 до 250 г/м<sup>2</sup>час. Она зависит от таких факторов внешней среды, как: влажность воздуха и почвы, освещенности, температуры воздуха и ветра. **Транспирационный коэффициент** – количество воды, (в г) испаряемой растением при накоплении им 1 г сухого вещества (транспирационный коэффициент обычно колеблется от 300 до 1500 г). **Продуктивность транспирации** – величина, обратная транспирационному коэффициенту, – это количество сухого вещества (в г), накопленного растением за период, когда оно испаряет 1 кг воды. **Относительная транспирация** – отношение интенсивности испарения со свободной водной поверхности при тех же условиях. Этот показатель характеризует способность растений регулировать транспирацию и выражается обычно цифрами 0,1–0,5, поднимаясь иногда до 1 и опускаясь у некоторых хорошо защищенных от потери воды листьев до 0,01 и ниже.

**Ход работы.** Опыт проводится в нескольких вариантах всей подгруппой. Каждое звено выполняет задание по изучению влияния на интенсивность транспирации и относительную транспирацию одного из перечисленных ниже факторов: а) дополнительное электрическое освещение, б) повышенная температура воздуха (30 °С), в) повышенная влажность воздуха, г) темнота, д) ветер, ж) нормальные условия. Последний вариант проводится при комнатной температуре, без дополнительных источников освещения. Он является контрольным при анализе результатов опыта.

Для проведения опыта используются отрезанные листья герани или другого комнатного растения и прибор Веска, представляющий собой V-образную трубку.

В прибор осторожно, стараясь не смачивать верхнего участка трубки, с помощью маленькой воронки налить воды так, чтобы ее уровень не доходил до края 2,0–2,5 см. Одно из отверстий трубки плотно закрыть ватной пробкой, в другую поместить лист, предварительно подрезав черешок под водой и обернув его плотно ватой.

При этом особенно тщательно надо следить, чтобы черешок был погружен в воду и не был раздавлен, а ватные пробки были сухими. Заложенный таким образом прибор взвесить на техниче-

ских весах до второго знака, подвесив к крючку на коромысле весов, затем поставить в фарфоровый стакан и поместить в опытные условия. Время взвешивания следует считать началом опыта.

Для определения относительной транспирации берется маленький кристаллизатор и наполняется водой почти до краев. Во избежание потерь при взвешивании наливать воду до самых краев не рекомендуется. Затем кристаллизатор следует взвесить, отметить время и поставить в те же условия, что и прибор Веска. Время и результаты взвешивания занести в схему оформления результатов. Выдержав прибор с листом и кристаллизатор в опытных условиях 1–2 часа, снова произвести взвешивание. По разности полученных результатов взвешивания вычислить количество воды, испарившейся с поверхности листа и из кристаллизатора. На основании полученных данных рассчитывают интенсивность транспирации, т.е. количество воды в граммах, которое испаряет единица листовой поверхности ( $1 \text{ м}^2$ ) в единицу времени (1 час).

Чтобы сделать такой расчет, нужно взять площадь листа, взятого для опыта. При ее определении можно использовать весовой метод. Вырезают из бумаги квадрат размером  $100 \text{ см}^2$  ( $10 \times 10 \text{ см}$ ) и взвешивают. На другой листок такой же бумаги кладут исследуемый лист, тщательно обводят его контур остро отточенным карандашом, вырезают его и взвешивают.

Из полученных данных составляют пропорцию и находят площадь листа. Если квадрат бумаги площадью в  $100 \text{ см}^2$  имеет массу  $A$  г, а контур листа неизвестной площади –  $B$  г, то искомую площадь листа  $S$  находят следующим образом:

$$S = \frac{100 \times B}{A} \quad (\text{см}^2) \quad (1)$$

Интенсивность транспирации (в  $\text{г}/\text{м}^2$  час) рассчитывают по формуле

$$I_T = \frac{10000 \times C}{S \times T} \quad (\text{г}/\text{м}^2 \text{ час}), \quad (2)$$

где  $C$  – убыль в массе за время опыта в г;

$S$  – площадь листа в  $\text{см}^2$ ;

$T$  – продолжительность опыта в часах.

Так как интенсивность транспирации измеряют в  $\text{г}/\text{м}^2$  за час, то для перехода от  $\text{см}^2$  в  $\text{м}^2$  умножают на 10000.

Для определения испарения со свободной водной поверхности ( $E$ ) определяют площадь кристаллизатора по формуле

$$S = n \times z^2 \quad (\text{см}^2) \quad (3)$$

Интенсивность испарения со свободной водной поверхности (в  $\text{г}/\text{м}^2$  час) рассчитывают по формуле

$$E = \frac{10000 \times C}{S \times T} \quad (\text{г}/\text{м}^2 \text{ час}), \quad (4)$$

Относительную транспирацию ( $T$ ) рассчитывают по формуле 4:

$$T = \frac{I_T}{E}, \quad (5)$$

где  $I_T$  – интенсивность транспирации с поверхности листа,  $E$  – интенсивность испарения со свободной водной поверхности.

Таблица 8 – Определение транспирации растений

Условия опыта	Транспирация				Интенсивность транспирации, $\text{г}/\text{м}^2 \cdot \text{час}$	Испарение						
	в начале опыта	в конце опыта	Убыль в массе, г	Площадь листа, $\text{см}^2$		Продолжительность опыта, час	Масса бюкса с водой, г	Убыль в массе, г	Площадь испаряющей поверхности, $\text{см}^2$	Продолжительность опыта, час	Интенсивность испарения, $\text{г}/\text{м}^2 \cdot \text{час}$	Относительная транспирация

В выводах указывают влияние изученных факторов на интенсивность транспирации и интенсивность свободного испарения.

## **Работа 2.2 Наблюдение над механизмом устьичных движений**

**Цель работы:** провести наблюдения над механизмом устьичных движений.

**Оборудование и материалы.** Лезвия, микроскопы, предметные и покровные стекла, 5 % раствор глицерина, полоски фильтровальной бумаги, цельнокрайние листья комнатных растений: бегонии, герани, бальзамина.

**Вводные пояснения.** У большинства растений устьица замыкаются клетками полулунной или бобовидной формы. Устьица могут открываться и закрываться. Рассмотрим факторы, обуславливающие их движение. Необходимо указать на анатомические особенности строения клеток, замыкающих устьица. В области, примыкающей к устьичной щели, оболочка замыкающихся клеток плотнее и толще. Основным фактором, обуславливающим движение устьиц, является содержание воды в листе. При достаточном ее количестве в растении устьица открыты. На свету они у большинства растений тоже открыты, а в темноте закрыты.

В клетках, которые замыкают устьица, на свету крахмал превращается в сахар. Сахар как осмотическое действующее вещество, способствует поглощению воды замыкающими клетками устьиц, что приводит к их открытию. Если поместить кусочек эпидермы листа в раствор слабого плазмолитика, например, глицерина, устьица закроются, так как часть воды из замыкающихся клеток перейдет в окружающий раствор.

**Ход работы.** В качестве опытного материала используются комнатные растения, выдержанные предварительно на свету во влажной атмосфере.

Сделать лезвием безопасной бритвы несколько срезов эпидермы с нижней стороны листа комнатного растения и поместить их на предметное стекло в воду. Рассмотреть под микроскопом под средним увеличением. Отметить состояние устьиц и зарисо-

вать участок эпидермы с устьицами. Затем перенести срезы на чистое предметное стекло в каплю 5 % раствора глицерина, закрыть покровным стеклом и рассмотреть под микроскопом. Произвести наблюдения и сделать рисунок. Через 15–20 мин сделать повторное наблюдение. Закрывшиеся устьица зарисовать. Затем нанести рядом с покровным стеклом каплю воды и ввести ее под покровное стекло, отсасывая глицерин полоской фильтровальной бумаги. Отметить изменения в состоянии устьиц и дать объяснения, помня о том, что глицерин относится к числу веществ, дающих нестойкий плазмолиз.

### **Работа 2.3 Определение состояния устьиц методом инфильтрации (по Молишу)**

**Цель работы:** ознакомиться с методикой определения состояния устьиц. Изучить влияние недостатка влаги на состояние устьиц.

**Оборудование и материалы.** Капельницы с 96 % спиртом, бензолом и ксилолом, стеклянные палочки, комнатные растения.

**Вводные пояснения.** Исследованиями устьичных движений у разных растений установлено, что в ясную погоду, но не очень сухую, у большинства растений устьица открываются на рассвете и достигают максимума в утреннее время; в полдень устьичная щель начинает немного сужаться, и закрывается во время захода солнца. В пасмурную погоду устьица обычно открыты, но не так широко, как в солнечную. В сухую погоду, как правило, они открываются утром, а к 10–11 часам закрываются.

Различают три типа реакций устьичного аппарата на условия среды: а) фотоактивная реакция, когда устьица на свету открываются, а в темноте закрываются; б) гидроактивная – когда устьица закрываются при сильной потере воды листом; в) гидропассивная – когда устьица закрываются в дождливую погоду при насыщении клеток листа водой. Это бывает при значительном увеличении объема клеток эпидермы в результате разбухания, что приводит к сдавливанию замыкающих клеток.

Определение состояния устьиц методом инфильтрации основано на способности жидкостей, смачивающих клеточные

стенки, проникать через открытые устьичные щели в ближайшие межклетники, вытесняя из них воздух. При инфильтрации межклетников соответствующие участки листа становятся прозрачными.

В качестве инфильтрирующих растворов берут органические жидкости, обладающие различной вязкостью и неодинаковой способностью смачивать клеточные стенки и поэтому по-разному проникающие в межклетники. Относительно легко проникает ксилол, труднее – бензол, еще труднее – спирт. Различная способность этих жидкостей проникать в устьичные щели дает возможность определить степень открытости устьиц.

Степень открытия устьиц может служить показателем для установления сроков полива.

**Ход работы.** Исследуют состояние устьиц у растений, находящихся в условиях оптимального и недостаточного водоснабжения.

На соседние участки листа с нижней стороны наносят последовательно спирт, бензол и ксилол, выдерживают лист в горизонтальном положении до полного исчезновения капель, которые могут либо испариться, либо проникнуть внутрь листа, и рассматривают его в проходящем свете. Если жидкость проникла в межклетники листа, то на нем появляются прозрачные пятна. В схеме оформления результатов знаком плюс отмечают проникновение жидкости, знаком минус – отсутствие инфильтрации.

*Таблица 9 – Влияние водоснабжения на степень открытости устьиц*

Условие опыта	Проникновение жидкости			Степень раскрытия устьиц
	Спирт	Бензол	Ксилол	
Оптимальное водоснабжение				
Недостаточное водоснабжение				

На основании полученных данных делают заключение о разной степени открытия устьиц, исходя из того, что при слабой

инфильтрации только ксилолом они открыты слабо; ксилолом и бензолом – средне; ксилолом, бензолом и спиртом – сильно.

### Тестовые контрольные задания

1. При .... засухе у растений усиливается транспирация, что может привести к большей потере воды.
  - 1) почвенной
  - 2) атмосферной
  - 3) продолжительной
  - 4) короткой
2. Для выяснения роли разных элементов в жизни растений имел метод водных культур, разработанный ...
  - 1) Н.Т. Сосюр и Ж.Б. Буссенго
  - 2) В.И. Палладиным и С.П. Коствчевым
  - 3) Д.Н.Прянишниковым и Д.А. Сабининым
  - 4) Ю. Саксом и И. Кнопом
3. Создает возможность равномерного распределения теплоты между тканями растений такое свойство воды, как ...
  - 1) гидрофильность
  - 2) наличие максимальной плотности при 4 °С
  - 3) высокая теплопроводность
  - 4) гидрофобность
4. Различают устьичную и кутикулярную транспирации. В ..... листе интенсивность кутикулярной транспирации будет наивысшей.
  - 1) молодом
  - 2) отмирающем
  - 3) старом
  - 4) зрелом
5. Весной до распускания почек вода передвигается по растению вверх по стеблю в результате действия ...
  - 1) верхнего концевого двигателя
  - 2) транспирации
  - 3) атмосферного давления
  - 4) корневого давления

6. Отражает влияние на активность воды силы тяжести и заметно сказывается только при поднятии воды на относительно большую высоту ..... потенциал.
- 1) гидростатический
  - 2) гравитационный
  - 3) матричный
  - 4) осмотический
7. Вязкость обусловлена трением молекул при их скольжении, которая зависит от содержания в цитоплазме воды, от величины сил сцепления между отдельными белковыми молекулами, от их строения и конфигурации. К увеличению вязкости цитоплазмы приводит введение ионов ...
- 1) калия
  - 2) натрия
  - 3) хлора
  - 4) кальция
8. Избыточное искусственное орошение почв приводит, как правило, к их ...
- 1) эрозии
  - 2) опустыниванию
  - 3) засолению
  - 4) защелачиванию
9. Движение устьиц, не связанное с функционированием замыкающих клеток и наблюдаемое в период продолжительных дождей, называется ...
- 1) гуттацией
  - 2) гидропассивным
  - 3) фотоактивным
  - 4) гидроактивным
10. Подъем воды по стеблю растений на большие расстояния происходит за счет непрерывных водных нитей, образованных водородными связями и благодаря таким свойствам воды, как ...
- 1) высокая температура замерзания
  - 2) растворимость и текучесть
  - 3) когезия и адгезия
  - 4) теплоемкость и теплопроводность
11. Поглощение воды корнем происходит за счет зоны ...



- 1) растяжения
  - 2) деления
  - 3) корневых волосков
  - 4) опробковения
12. Наиболее чувствительны растения к недостатку воды на следующем этапе онтогенеза ...
- 1) ювенильный (молодости)
  - 2) размножения
  - 3) старости
  - 4) зрелости
13. После обильного полива или дождя величина сосущей силы (S) в клетках растений будет равна ...
- 1) осмотическому давлению минус тургорное давление
  - 2) осмотическому давлению плюс тургорное давление
  - 3) осмотическому давлению
  - 4) нулю
14. Степень удовлетворения потребности сельскохозяйственных растений во влаге называется ...
- 1) водообеспеченностью посева
  - 2) засухоустойчивостью
  - 3) влажностью почвы
  - 4) адгезией
15. Корень, как орган поступления воды, обладает свойством ...
- 1) положительного фототропизма
  - 2) отрицательного хемотропизма
  - 3) отрицательного гидротропизма
  - 4) положительного гидротропизма
16. Физиологическое значение свободной и связанной воды различно. Известно, что устойчивость растений против неблагоприятных внешних воздействий зависит в основном от содержания ..... воды.
- 1) связанной
  - 2) свободной
  - 3) гидратной
  - 4) иммобилизованной
17. Путь воды в растении состоит из трех различных по строению и протяженности частей: по живым клеткам корня; по

мертвым элементам ксилемы корня, стебля, черешка и жилок листа; по живым клеткам листа до испаряющей поверхности. Наименьшая скорость передвижения воды характерна для ...

- 1) ксилемы корня
- 2) ксилемы стебля
- 3) жилок листа
- 4) клеток листа

18. Свободное пространство соответствует такой части клетки, как ...

- 1) ядро
- 2) вакуоль
- 3) цитоплазма
- 4) клеточная стенка

19. Замыкающие клетки устьиц отличаются от прилегающих клеток эпидермы наличием ...

- 1) вакуоли
- 2) ядра
- 3) хлоропластов
- 4) митохондрий

20. В регулировании устьичных движений участвует гормон ...

- 1) цитокинин
- 2) этилен
- 3) абсцизовая кислота
- 4) ауксин

21. Для транспортировки воды и ионов служит ...

- 1) флоэма
- 2) экзодерма
- 3) первичная кора
- 4) ксилема

22. Засуху в состоянии анабиоза переносит ...

- 1) перекати-поле
- 2) верблюжья колючка
- 3) полынь
- 4) дикий арбуз

23. Мальпиги М. с помощью кольцевания побега было обнаружено ..... тока веществ

- 1) два

- 2) три
  - 3) четыре
  - 4) один
24. Путь воды в растении состоит из 3-х различных по строению и протяженности частей: по живым клеткам корня; по мертвым элементам ксилемы корня, стебля, черешка и жилок листа; по живым клеткам листа до испаряющей поверхности. Наибольшая скорость передвижения воды характерна для ...
- 1) клеток корня
  - 2) ксилемы стебля
  - 3) клеток листа
  - 4) жилок листа
25. Работа нижнего концевых двигателя водного тока у растения обеспечивается ...
- 1) циторризом
  - 2) гуттацией
  - 3) транспирацией
  - 4) корневым давлением
26. Процесс диффузии воды в раствор, отделенный от нее полупроницаемой мембраной, которая пропускает только молекулы воды, называется ...
- 1) осмосом
  - 2) сосущей силой
  - 3) плазмолизом
  - 4) тургором
27. Значение рН среды, при котором устанавливается равенство положительных и отрицательных зарядов, получило название ...
- 1) нейтральной среды
  - 2) щелочной среды
  - 3) изоэлектрической точки
  - 4) кислотной среды
28. Доказательством работы нижнего концевых двигателя является явление ...
- 1) адгезии
  - 2) гуттации
  - 3) транспирации

- 4) когезии
29. В процессе транспирации вода из жидкого состояния переходит в парообразное состояние. Данная реакция, идущая с затратой большого количества энергии, происходит на таком этапе транспирации, как ...
- 1) переход воды из клеточных стенок в межклетники
  - 2) выход паров воды из межклетников
  - 3) диффузия воды через воздушную полость
  - 4) диффузия паров воды от поверхности листа в более далекие слои атмосферы
30. Количество воды, подаваемое при поливах на 1 га посева за вегетационный период, называется ...
- 1) оросительной нормой
  - 2) продуктивностью транспирации
  - 3) нормой полива
  - 4) дождеванием
31. Ассоциации молекул воды образуются за счет ..... связей.
- 1) ионных
  - 2) гидрофобных
  - 3) сульфидных
  - 4) водородных
32. Сильное уплотнение почвы затрудняет поглощение воды корнями в следствие ...
- 1) недостатка минеральных веществ
  - 2) снижения интенсивности транспирации
  - 3) уменьшения количества доступной воды
  - 4) подавления дыхания
33. В регулировании устьичных движений принимает участие ...
- 1) натрий
  - 2) магний
  - 3) кальций
  - 4) калий
34. Транспирация снижает температуру листа за счет высокой (высокого) ..... воды.
- 1) скорости диффузии
  - 2) поверхностного натяжения
  - 3) теплоты парообразования
  - 4) растворяющей способности

35. При засухе первыми увядают нижние (более старые) листья в связи с тем, что ...
- 5) осмотическое давление в них ниже, чем в верхних
  - 6) в них нарушается азотный обмен
  - 7) в них происходит отравление
  - 8) водный потенциал верхних листьев ниже
36. Все молекулы воды соединены водородными связями и организованы в правильные гексагональные структуры в ..... агрегатном состоянии.
- 1) газообразном
  - 2) жидком
  - 3) связанном
  - 4) твердом
37. Специалистами рекомендуется перед тем, как поставить в вазу цветы (розы, гладиолусы, хризантемы) подрезать кончик стебля в воде. Это необходимо для того, чтобы ...
- 1) укротить стебель
  - 2) улучшить декоративность
  - 3) восстановить непрерывность водных нитей
  - 4) очистить от грязи
38. Доказательством работы верхнего концевого двигателя является такое явление, как ...
- 1) гуттация
  - 2) транспирация
  - 3) испарение
  - 4) адсорбция
39. Вегетационный метод позволяет изучить ..... растений.
- 1) анатомию
  - 2) водный режим
  - 3) филогенез
  - 4) эволюцию
40. Биоиндикация – это оценка состояния окружающей среды по присутствию соответствующих организмов – индикаторов. Так, индикатором избыточного увлажнения является...
- 1) калужница болотная
  - 2) солерос травянистый
  - 3) молочай кипарисовый
  - 4) черноголовник кровохлебковый

41. Поглощение воды растениями затруднено из уплотненных и заболоченных почв, т.к. ...
- 1) снижена подвижность воды
  - 2) понижена аэрация и метаболизм корней
  - 3) повышена токсичность почвы
  - 4) повышена водоудерживающая способность воды
42. Замыкающие клетки устьиц отличаются от прилегающих клеток эпидермы ..... формой.
- 1) бобовидной
  - 2) продолговатой
  - 3) округлой
  - 4) прямоугольной
43. Сущность «Эффекта Бриллиант» заключается в том, что у растений лучше идут процессы обмена веществ при .... процентном недостатке воды.
- 1) 90
  - 2) 0
  - 3) 10
  - 4) 50
44. Для установления необходимости полива определяют ...
- 1) интенсивность транспирации
  - 2) водный дефицит
  - 3) относительную транспирацию
  - 4) продуктивность транспирации
45. Вода предохраняет растительную клетку от резких изменений температуры благодаря тому, что ...
- 1) имеет максимальную плотность при 4 °С
  - 2) обладает большой теплопроводностью
  - 3) замерзает при температуре 0 °С
  - 4) является хорошим растворителем
46. Препарат эпидермиса чешуи лука был выдержан в течение нескольких минут в растворе соли, после чего наблюдался длительный плазмолиз. Элемент, который входил в состав соли, называется ...
- 1) натрием
  - 2) калием
  - 3) железом
  - 4) кальцием

47. Наибольшей чувствительностью к водному дефициту характеризуется ...
- 1) рост
  - 2) транспорт веществ
  - 3) дыхание
  - 4) поглощение веществ
48. Увеличение осмотического давления клеточного сока при открывании устьиц происходит за счет ионов ...
- 1) натрия и нитрата
  - 2) калия и хлора
  - 3) магния и меди
  - 4) кальция и сульфата
49. Направление транспорта воды определяется градиентом .... потенциала.
- 1) водного
  - 2) гидростатического
  - 3) осмотического
  - 4) матричного
50. На ширину устьичной щели значительное влияние оказывает концентрация ..... в замыкающих клетках.
- 1) протонов
  - 2) кислорода
  - 3) калия
  - 4) магния
51. В корне самое низкое значение водного потенциала у ...
- 1) коры
  - 2) эндодермы
  - 3) корневых волосков
  - 4) сосудов ксилемы
52. Живая клетка при погружении в гипертонический раствор отличается от мертвой ..... плазмолиза.
- 1) отсутствием
  - 2) наличием
  - 3) формой
  - 4) временем
53. В системе почва–корень–лист–атмосфера самое низкое значение водного потенциала имеет ...
- 1) лист

- 2) корень
  - 3) атмосфера
  - 4) почва
54. В жаркий летний полдень у листьев, расположенных в глубине кроны дерева, интенсивность транспирации ...
- 1) снижается
  - 2) прекращается
  - 3) повышается
  - 4) сохраняется на высоком уровне
55. Если поступление воды в растение не компенсирует ее расходование, наблюдается ...
- 1) водный дефицит
  - 2) апоптоз
  - 3) смерть
  - 4) агония
56. Максимальную способность вакуолизированной клетки поглощать воду характеризует .... потенциал.
- 1) водный
  - 2) гидростатический
  - 3) осмотический
  - 4) матричный
57. Атмосферная засуха обычно является причиной .... завядания.
- 1) временного
  - 2) глубокого
  - 3) утреннего
  - 4) ночного
58. В системе почва – корень – лист – атмосфера самое высокое значение водного потенциала имеет ...
- 1) лист
  - 2) корень
  - 3) атмосфера
  - 4) почва
59. Вода обеспечивает транспорт веществ в растение за счет высокой (ого) ...
- 1) поверхностного натяжения
  - 2) теплоемкости
  - 3) растворяющей способности



- 4) химической активности
60. При засухе водный дефицит растений возрастает ...
- 1) в течение дня, ночью снижается
  - 2) с утра до полудня, снижается к вечеру и полностью исчезает ночью
  - 3) с утра до вечера, ночью полностью не исчезает
  - 4) с утра до ночи
61. Продуктивность транспирации культурных растений составляет ...
- 1) 3–4
  - 2) 8–10
  - 3) 30–40
  - 4) 15–20
62. Значение транспирационного коэффициента может быть использовано для характеристики ...
- 1) влагообеспеченности
  - 2) водного баланса растения
  - 3) скорости расходования воды
  - 4) способности растения эффективно расходовать воду
63. Количество граммов воды, израсходованной растением на накопление 1 г сухого вещества – это ...
- 1) коэффициент водопотребления
  - 2) интенсивность транспирации
  - 3) транспирационный коэффициент
  - 4) продуктивность транспирации
64. При засухе в растении увеличивается ...
- 1) концентрация клеточного сока
  - 2) фотосинтез
  - 3) транспирация
  - 4) корневое давление
65. При недостатке воды в растении увеличивается активность ...
- 1) гиббереллина
  - 2) цитокинина
  - 3) ауксина
  - 4) абсцизовой кислоты
66. Корневое давление зависит от ...
- 1) интенсивности газообмена растений

- 2) энергетической эффективности дыхания
- 3) освещенности растений
- 4) количества минеральных удобрений

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Что такое транспирация? И чем она отличается от простого испарения?
2. Каково значение транспирации для растений?
3. Какие типы реакций устьичного аппарата в зависимости от внешней среды вы знаете?
4. Какое значение имеет степень открытия устьиц в агрономической практике?
5. Какое влияние оказывают на процесс транспирации влажность воздуха, температура, свет, влажность почвы, ветер, содержание воды в листьях, величина листовой поверхности, возраст растений, суточный ход транспирации?
6. Рассказать (с физиологической точки зрения) о формах почвенной влаги в зависимости от степени доступности их для растения.
7. Какими физиологическими особенностями обладают засухоустойчивые растения?
8. В чем сходство и различие процесса завядания от процесса плазмолиза?
9. Каковы физиологические процессы растительного организма при водном дефиците?
10. В чем отличие водного потенциала от сосущей силы?
11. Что такое корневое давление?

### **Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме «ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ»**

1. Поступление воды в растительную клетку
  1. Свободная и связанная вода клетки.
  2. Диффузия и осмос.
  3. Клетка как осмотическая система.
  4. Плазмолиз, виды плазмолиза.
  5. Сосущая сила клетки.

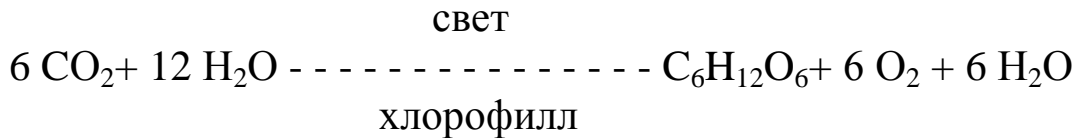
6. Влияние внешних условий на поступление воды в растения.
7. Формы почвенной влаги
8. Зависимость поступления воды от температуры, аэрации,  $\text{CO}_2$ , концентрации раствора и др.

## 2. Поступление и передвижение воды растением

1. Корневая система как орган поглощения воды.
2. Корневое давление, его зависимость от экологических условий ( $t^\circ$ , газовый состав среды и др.).
3. Пасока, ее химический состав. Гуттация.
4. Транспирация, ее значение. Кутикулярная и устьичная транспирация.
5. Лист как орган транспирации.
6. Влияние условий (внешних и внутренних факторов) на процесс транспирации.
7. Показатели транспирации.
8. Влияние экологических факторов на степень открытости устьиц.
9. Механизм движения устьиц.
10. Двигатели водного тока.
11. Деление растений на группы по отношению к воде.
12. Влияние на растение недостатка воды.
13. Физиологические основы орошения.
14. Влияние на растения избытка воды.
15. Методы определения сроков полива.

### Тема 3 ФОТОСИНТЕЗ

**Вводные пояснения.** Фотосинтез – это синтез органических веществ из неорганических с использованием света. В ходе этого процесса энергия солнечного света превращается в энергию химических связей. Общее уравнение фотосинтеза:



Фотосинтез – сложный многоступенчатый процесс. Он осуществляется при участии многих ферментов. Условно в нем выделяют две фазы: световую или фотохимическую и темновую или химическую. Первая включает в себя реакции поглощения хлорофиллом и другими пигментами квантов света и последующую трансформацию световой энергии в энергию химических связей АТФ и восстановленного НАДФ. В темновой фазе происходит восстановление  $\text{CO}_2$  до уровня углеводов с использованием энергии АТФ и НАДФ· $\text{H}_2$ .

Процесс фотосинтеза – образование органического вещества из неорганических соединений – играет огромную роль в энергетике биосферы. За счет фотосинтеза обеспечиваются потребности человечества в запасах пищи, топлива, кислорода, а также сырья для разных отраслей промышленности.

В химическом аспекте процесс фотосинтеза это реакция синтеза сложных органических веществ из простых соединений воды и углекислоты, которая, в отличие от других биохимических реакций синтеза, протекает за счет энергии света. С термодинамической точки зрения это реакция эндергоническая и идет с запасанием энергии.

Фотосинтез зеленых растений представляет собой окислительно-восстановительную реакцию, в которой 4 электрона переносятся «вверх» против термодинамического потенциала, преодолевая разность потенциалов 1,2 В. Движущей силой при этом служит энергия света.

Однако не у всех фототрофов источником водорода при фотосинтезе служит вода. У фотосинтезирующих микроорганизмов в качестве донора водорода используются другие водородсодержащие вещества, например, органические кислоты и неорганические

ские соединения серы.

Преобразование поглощенной энергии света осуществляется в серии 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 происходит дальнейшая стабилизация первичных фотопродуктов и преобразование их в стабильные химические соединения.

Необходимыми компонентами фотосинтезирующих систем являются пигменты, которые 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 представляют собой систему сопряженных двойных связей, включающие большое число легко возбуждаемых светом  $\pi$ -электронов. Для перехода  $\pi$ -электронов в возбужденное состояние достаточно энергии квантов видимой области спектра. Все пигменты фотосинтезирующих организмов обычно подразделяются на три группы: хлорофиллы и фикобилинпротеиды – пигменты тетрапиррольной природы, а также каротиноиды.

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

Хлорофиллы. Все фотосинтезирующие организмы содержат эти зеленые пигменты. 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 двой-

ными связями. Чередующиеся ординарные и двойные связи включают множество делокализованных  $\pi$ -электронов, которые принимают участие в поглощении света. Кроме того, в структуре хлорофилла имеется одно циклопентановое кольцо (V), которое включает высокоактивную в химическом отношении кетогруппу, которая участвует в образовании ассоциатов молекул хлорофилла и комплексов пигмента с молекулами 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 липидами и гидрофобными белками. Все это имеет значение для создания определенной пространственной ориентации молекул хлорофилла и поддержания структуры хлоропластов.

В настоящее время известно около 10 пигментов, входящих в группу хлорофиллов и отличающихся друг от друга некоторыми структурными особенностями. Наиболее распространены среди них хлорофиллы *a*, *b* и бактериохлорофилл. Хлорофилл *a* входит в состав пигментного аппарата всех фототрофов, кроме фотосинтезирующих бактерий, содержащих бактериохлорофиллы. Хлорофилл *b*, который находится в хлоропластах высших растений и в зеленых водорослях, отличается от хлорофилла *a* тем, что вместо  $-\text{CH}_3$  у 3-го углеродного атома (в II кольце) имеется  $-\text{COH}$ - группа.

Порфириновое кольцо хлорофилла поглощает красные и сине-фиолетовые лучи, пропуская значительную часть зеленых. Этим объясняется зеленый цвет хлорофилла. Именно молекулы хлорофилла *a* (у растений) и бактериохлорофилла *a* (у фотосинтезирующих бактерий) являются теми пигментами, которые непосредственно входят в реакционный центр фотосинтеза и принимают участие в преобразовании световой энергии. Остальные хлорофиллы служат «антеннами». Они поглощают энергию света и передают ее к хлорофиллу *a* или бактериохлорофиллу *a*.

Фикобилинпротеиды (билихромпротеиды) – водорастворимые пигменты красного или голубого цвета. Они входят в состав пигментных систем сине-зеленых и красных водорослей, а также криптофитов. Хромофорами фикобилинпротеидов являют-

ся фикоцианобилин и фикоэритробилин, состоящие из четырех пиррольных колец, которые образуют открытую, не содержащую металла цепь. По химической структуре фикобилины близки к желчным пигментам. Хромофорные группы фикобилинов очень прочно связаны с белком, и для их отщепления требуются жесткие воздействия, приводящие к разрушению ковалентных связей между белком и хромофором. Конфигурация  $\pi$ -электронной системы фикобилинов отличается от циклической системы хлорофилла, что определяет отличие спектров поглощения у данных групп пигментов. Фикобилины поглощают световую энергию в зеленой и желтой областях центра. Поглощенную световую энергию они с высокой эффективностью передают к фотохимически активным формам хлорофилла а.

Каротиноиды – большая группа пигментов желтого, оранжевого и красного цвета. В настоящее время их найдено больше 300. Однако непосредственно в фотосинтезе участвуют лишь некоторые из них. По химическому строению каротиноиды 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.

Большая часть каротиноидов имеет молекулу, состоящую из 8 изопреновых остатков, которые соединены в длинную цепь. Система конъюгированных двойных связей является хромофорой каротиноидов. Каротиноиды могут быть ациклическими, моноциклическими (имеющими одно замкнутое кольцо) и бициклическими (имеющими два кольца).

Каротиноиды поглощают свет преимущественно в синеволетовой области спектра, чем и объясняется их желто-красная окраска. Основными каротиноидами пластид высших растений и зеленых водорослей являются  $\beta$ -каротин и ксантофиллы лютеин, виолаксантин и неоксантин. Эти четыре пигмента составляют около 98 % от общего количества каротиноидов зеленых листьев. Большое разнообразие каротиноидных пигментов характерно для сине-зеленых водорослей, которые являются первыми фотосинтезирующими организмами, перешедшими от фоторедукции к фотосинтезу с выделением кислорода. Состав каротиноидов сине-зеленых водорослей заметно отличается от пигментного со-

става высших растений. Из каротиноидных пигментов у них преобладают  $\beta$ -каротин, эхиненон и миксоксантофилл. Два последних не обнаружены у других представителей растительного мира. Многообразие каротиноидов у сине-зеленых водорослей связано с их филогенетическим происхождением, со способностью к существованию при очень разнообразных, порою экстремальных условиях внешней среды, с их чрезвычайной эврибионтичностью.

Роль каротиноидов при фотосинтезе полностью не раскрыта. Доказано, что каротиноиды играют роль вспомогательных пигментов, которые передают энергию поглощенных квантов хлорофиллу или бактериохлорофиллу. Благодаря этому более полно используется та часть видимого спектра, которая не поглощает хлорофилл. Во-вторых, существенное значение в реакциях фотосинтеза имеет защитная функция каротиноидов, которые, поглощая в области больших энергий, выполняют роль экранов, предохраняющих хлорофилл и другие биологически активные соединения клетки от фотодеструкции. В-третьих, каротиноиды принимают участие в процессах выделения кислорода растениями на свету.

Наличие разных 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 зависит от систематического положения фототрофов, от их онтогенетического состояния и условий существования. В процессе эволюции растения разных местообитаний вырабатывали свой характерный набор пигментов, позволяющих им при различных условиях существования наиболее эффективно использовать доступный свет.

Интенсивность и спектральный состав солнечного света, доступные для растений разных экологических групп, различаются. Травянистые растения в лиственных и хвойных лесах довольствуются светом, который проникает сквозь кроны деревьев и ярус кустарников. На долю тропических трав, растущих под тенью раскидистых деревьев и лиан, проникает едва лишь десятая часть полного дневного света. Даже в посевах одной культуры на долю нижних ярусов листьев приходится гораздо меньше световой энергии, чем на долю верхних. При прохождении через тол-



щю листьев уменьшается интенсивность света, увеличивается доля рассеянного света, инфракрасной и коротковолновой радиации. С экологической точки зрения виды травяного покрова в лесу относятся к числу теневыносливых растений. Они лучше растут в затененных местах и часто не встречаются за пределами леса. К тенелюбивым и теневыносливым относятся многие комнатные растения (асpidистра, папоротники, плющ, аспарагус), которые на своих естественных местах обитания растут в условиях довольно слабого освещения. Эти растения приспособлены к меньшей интенсивности света и плохо растут под прямыми солнечными лучами.

Приспособленность растений к определенному световому режиму отражается в их пигментном аппарате. Хлоропласты в листьях теневыносливых растений крупные и богаты хлорофиллом. По сравнению со светолюбивыми теневыносливые растения содержат больше хлорофилла на единицу массы. Их листья имеют насыщенно зеленую окраску. В связи с этим теневыносливые растения очень эффективно поглощают доступный им свет. Кроме того, в «теневых» растениях увеличивается содержание хлорофилла *B*, сильно поглощающего коротковолновые лучи. В результате этого соотношение  $chl\ a/chl\ b$  уменьшается. Если у светолюбивых растений соотношение  $chl\ a/chl\ b$  в среднем колеблется в пределах от 3,5 до 3,9, то у теневыносливых растений оно примерно 2,5. Теневые растения содержат также относительно много каротиноидов. Хотя эти изменения в соотношении отдельных пигментов у теневыносливых растений не дают видимых цветовых эффектов в окраске листьев, их можно рассматривать как явление «хроматической адаптации» к существованию растений в определенном световом экотипе.

Растения гор привыкли к мощному потоку ультрафиолетовых лучей. Альпийские растения крайне светолюбивы и имеют высокое соотношение  $chl\ a/chl\ b$  (5,5). Клеточный сок многих из них богат антоцианами. Поглощая активный ультрафиолетовый свет, они предохраняют фотосинтетический аппарат растений от перегрева и фотоокисления.

Приспособленность пигментного аппарата к интенсивности и спектральному составу света особенно ярко выражена у водных фототрофов. Солнечный свет, проходя через слой воды, толщи-

ной несколько метров, становится менее интенсивным и синезеленым. Глубоководные водоросли, подобно «теневым» растениям, характеризуются высоким содержанием пигментов. У бурых и красных водорослей, которые обитают в глубокой воде, куда проникает мало красных лучей и где преобладает синевато-зеленый свет, в пигментном аппарате вместе с хлорофиллом содержатся фукоксантин, фикоэритрин и каротиноиды. Эти пигменты способны поглощать лучи той спектральной области, которые пропускаются толстыми слоями воды.

Кроме того, для водорослей характерны хроматические изменения, вызванные фенотипическими причинами (фенотипическая адаптация). Перестройки в пигментном аппарате водорослей настолько выражены, что изменяется их окраска. Она может изменяться в зависимости от условий внешней среды: температуры, освещения, среды питания. Красные водоросли, растущие на поверхности водоемов, часто имеют зеленую окраску, синезеленые водоросли зеленеют в красном свете, синеют — в зеленом, желтеют — в синезеленом и т. д. Изменения окраски водорослей в этом случае связано с перераспределением соотношения пигментов фотосинтетического аппарата, главным образом хлорофилла а и фикобилинпротеидов.

Пигментный комплекс фототрофов представляет собой сложную и лабильную систему, которая чутко реагирует на изменение условий внешней среды и приспособляется к ним в пределах своей наследственно закрепленной программы.

### **Работа 3.1 Образование крахмала на свету (проба Сакса)**

**Цель работы:** обнаружить в листе продукт фотосинтеза — крахмал.

**Оборудование и материалы.** Пробирки, спиртовки, водяная баня, фарфоровые чашки, непрозрачный экран с вырезанными фигурами, скрепки, электролампа, колбы на 100 мл, спирт, реактив Люголя.

**Ход работы.** Для опыта используют листья этиолированного, т.е. выдержанного в темноте в течение 2–3 суток, растения герани.

Перед началом опыта нужно убедиться в отсутствии крахмала в листе. Для этого от края листовой пластинки отрезают кусочек, который помещается в пробирку с горячей водой и кипятится на спиртовке. Затем вода сливается и заменяется спиртом, пробирка помещается на водяную баню и выдерживается там до полного обесцвечивания кусочка листа. После этого он помещается в фарфоровую чашку, промывается горячей водой, а затем обрабатывается раствором йода в водном растворе йодистого калия (реактив Люголя). При отсутствии синего окрашивания лист может быть использован для опыта. Черешок листа подрезается под водой и помещается в колбочку или пробирку с водой. Вся листовая пластинка или часть ее закрывается с обеих сторон непрозрачным экраном (из фольги или черной бумаги) с вырезанными фигурами, который закрепляется с помощью скрепок или булавок. После этого лист помещается под стеклянный колпак и выставляется на яркий солнечный или электрический свет на 1,0–1,5 часа. По окончании опыта лист освобождается от экрана, ткани листа убиваются кипячением в колбочке, затем обесцвечиваются спиртом. После промывания лист переносится в фарфоровую чашку и заливается реактивом Люголя. Наблюдаемую картину зарисовать и дать объяснение.

В выводах указать, какие условия необходимы для процесса фотосинтеза.

### **Работа 3.2 Влияние внешних условий на процесс ассимиляции**

**Цель работы:** изучить влияние интенсивности освещения и температуры на процесс фотосинтеза.

**Оборудование и материалы.** Пробирки, электролампа, теплая и холодная вода, растения элодеи.

**Вводные пояснения.** Процесс фотосинтеза тесно связан с влиянием факторов окружающей среды. Среди них важнейшее значение имеет интенсивность освещения. Для фотосинтеза, как процесса, включающего фотохимические реакции, характерно наличие нижнего порога освещенности, при котором он только начинается. Первоначально увеличение света приводит к про-

порциональному увеличению фотосинтеза. В последующем увеличении света фотосинтез продолжает возрастать, но медленнее. При дальнейшем увеличении света ход фотосинтеза не изменяется. Это обстоятельство связано с тем, что конечный выход продуктов фотосинтеза зависит не только от скорости световых, но и от скорости темновых реакций.

**Ход работы.** Влияние внешних условий на интенсивность процесса фотосинтеза легко может быть продемонстрировано в опытах с водными растениями (элодеей, роголистником и др.).

Отбирают здоровые веточки с неповрежденной верхушкой, обрезают под водой и помещают в пробирки обрезанным концом вверх.

1. **Влияние температуры.** Налить в наружный сосуд теплую, а затем холодную воду и провести при одинаковом расстоянии от источника света.

*Таблица 10 – Влияние интенсивности освещения*

*и температуры на процесс фотосинтеза*

Условие опыта	Повторность	Количество пузырьков
Яркий свет	1	
	2	
	3	
	Среднее	
Рассеянный свет	1	
	2	
	3	
	Среднее	
Температура, 22 °С	1	
	2	
	3	
	Среднее	
Температура, 10 °С	1	
	2	
	3	
	Среднее	

**2. Влияние освещенности.** Вначале пробирку с растением, закрепленную в стакане с водой, выставляют на яркий свет. На свету из срезанного конца начинают выделяться пузырьки газа. Когда ток пузырьков станет ровным, отмечают время по секундомеру и ведут подсчет пузырьков в течение одной минуты. Отсчет проводят три раза с перерывом в одну минуту. Затем ведут наблюдения на рассеянном свете.

В выводах отметить оптимальные освещенность и температуру для процесса фотосинтеза.

### **Работа 3.3 Определение содержания хлорофилла в листьях колориметрическим методом**

**Цель работы:** ознакомиться с колориметрическим методом определения количества хлорофилла в листьях.

**Оборудование и материалы.** Весы технические, разновесы, ступки, стеклянные палочки, фильтры, воронки, мерные колбы на 25 мл, этиловый спирт, вазелин, ФЭК, листья герани, бегонии, бальзамина.

**Вводные пояснения.** Процесс фотосинтеза в основном идет в листьях зеленых растений, анатомическое строение которых обеспечивает поступление  $\text{CO}_2$  к клеткам, содержащим зеленые пластиды – хлоропласты. В хлоропластах протекает весь процесс фотосинтеза. В хлоропластах содержатся фоторецепторы-пигменты, которые поглощают свет в процессе фотосинтеза. Важнейшую роль в процессе фотосинтеза играет зеленый пигмент хлорофилл. По химическому строению это сложный эфир дикарбоновой органической кислоты хлорофиллина и двух остатков спиртов – фитола и метилового.

Количество хлорофилла в листьях зависит от биологических особенностей растений, возраста листьев и факторов окружающей среды: почвенно-климатических условий, минерального питания, освещения и т.п.

Для сравнительного определения количества хлорофилла в листьях можно применять колориметрический метод, сущность которого заключается в сравнении интенсивности окраски двух одинаково окрашенных растворов – испытуемого и стандартного.

Концентрация последнего известна. Поглощение света двумя растворами будет одинаковым в том случае, если концентрация пропорциональна толщине слоя.

Если  $C_x$  – концентрация исследуемого раствора,  
 $C$  – концентрация стандартного раствора,  
 $H_x$  – толщина слоя исследуемого раствора,  
 $H$  – толщина слоя стандартного раствора, то

$$C_x = \frac{C \times H}{H_x}$$

Данное количество хлорофилла будет соответствовать навеске листьев, из которых он извлечен. Результаты выражают в процентах на сырой вес листа.

Наряду с оптическим колориметром в настоящее время широко применяется фотоэлектроколориметр ФЭК-56 Пм. При работе с ним расчеты проводятся по формуле:

$$X = \frac{a \times D_1 \times U \times 100}{D_2 \times H},$$

где  $X$  – содержание хлорофилла в мг на 100 г растительного материала;  
 $a$  – количество мг хлорофилла в 1 мл раствора, которому соответствует стандарт;

$D_1$  –; оптическая плотность стандарта;

$D_2$  – оптическая плотность испытуемого раствора;

$U$  – объем раствора хлорофилла в мл;

$H$  – навеска растительного материала;

Стандартный раствор по окраске соответствует содержанию 85 мл омыленного хлорофилла в 1 литре.

**Ход работы.** Для определения количества хлорофилла берут листья разных видов растений или одного вида растения. В последнем случае используют растения, выращенные в разных условиях, или берут листья с разных ярусов.

Навеску из листовых пластинок в 250 мг тщательно измельчают в ступке с 2–3 мл этилового спирта. Носик ступки смазывают вазелином и полученный раствор по стеклянной палочке

сливают через фильтр в мерную колбочку на 25 мл так, чтобы не разлить ни одной капли раствора.

В ступку к растертой массе листьев снова приливают немного спирта, продолжают растирать и сливают на фильтр. Эту операцию повторяют до полной экстракции пигментов. Вытяжку в колбочке доливают спиртом до метки, перемешивают и колориметрируют по стандартному раствору. Результат выражают в процентах к сырому весу листьев.

Примерный расчет содержания хлорофилла в 25 мл, ранее  $C_x$  мл, соответствует навеске листьев в 250 мг. Примерное содержание хлорофилла определяется по формуле:

$$X\% = \frac{C_x \times 100}{250}$$

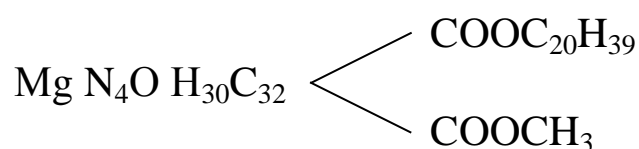
Записать выводы о содержании хлорофилла в листьях различных растений.

### **Работа 3.4 Приготовление вытяжки пигментов и их разделение (по Краусу)**

**Цель работы:** ознакомиться с методом получения вытяжки пигментов и их разделения (по Краусу).

**Оборудование и материалы.** Ножницы, фарфоровые ступки, фильтры, пробирки, кварцевый песок, листья кливии, этиловый спирт, бензин, 20 % спиртовая щелочь КОН.

**Вводные пояснения.** Все хлорофиллы являются магниевыми солями пиррола. В центре молекул находится магний и четыре пиррольных кольца, соединенные друг с другом метиловыми мостиками. Хлорофиллы – это сложные эфиры хлорофиллиновой дикарбоновой кислоты, соединенной с двумя спиртами – фитолом и метанолом. Поэтому суммарную формулу хлорофилла-«а» –  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$  можно изобразить так:



Таким образом, в карбоксильных группах водород замещен остатками метилового спирта и фитола.

Наряду с хлорофиллом-«а», в зеленом листе содержится хлорофилл -«b». В отличие от хлорофилла-«а», он содержит во втором пиррольном кольце альдегидную группу – СОН. Хлорофилл «а» имеет сине-зеленую окраску, а хлорофилл-«b» – желто-зеленую.

Важнейшим свойством хлорофиллов является флуоресценция – способность под влиянием падающего света излучать свет. При этом длина волны излучаемого света обычно больше длины волны возбуждающего света.

Наряду с хлорофиллами в хлоропластах содержатся каротиноиды – пигменты желтого и оранжевого цветов. Одной из важнейших функций каротиноидов является защита хлорофиллов от фотосенсибилизированного окисления.

Для извлечения пигментов из растительных тканей и их разделения обычно пользуются смесью полярных (спирт, ацетон) и неполярных (петролейный эфир, гексан, бензин) растворителей. Так как пигменты быстро выцветают на свету, их экстракцию проводят в затемненном помещении с предварительно охлажденными растворителями. Чтобы предотвратить изомеризацию пигментов, экстракцию следует провести как можно возможно быстрее. Пигменты извлекают последовательно несколькими порциями растворителя, фильтруя каждый раз раствор пигментов через стеклянный фильтр. При растирании листьев добавляют небольшое количество  $MgCO_3$  или  $CaCO_3$  для нейтрализации кислот клеточного сока и предотвращения феофитинизации пигментов.

Количественное определение пигментов основано на их способности поглощать лучи определенной длины волн. Регистрацию оптической плотности раствора пигментов проводят на спектрофотометре. При использовании спектрофотометрии для определения концентрации хлорофилла а и b в растворе без их разделения вопрос осложняется тем, что спектры хлорофиллов а и b сильно перекрываются и невозможно найти две длины волн, в которых поглощение обуславливалось бы полностью одним пигментом. Однако имеющиеся различия в спектрах поглощения обоих хлорофиллов все же позволяют выбрать точки, где поглощение одного пигмента заметно превышает поглощение другого.



Это обстоятельство и используется при проведении количественного определения хлорофилла а и в без их разделения.

**Ход работы.** Взять несколько свежих листьев комнатных растений, мелко изрезать ножницами и растереть в фарфоровой ступке, прибавив предварительно немного кварцевого песка и этилового спирта. При разрезании крупные жилки лучше выбрасывать. Когда растительная масса превратится в мелкую кашицу, прибавить этилового спирта и продолжать растирать, пока спирт не примет интенсивно зеленую окраску, при одновременном обесцвечивании растительного материала. Избегать избыточного приливания спирта, так как в этом случае может получиться слишком слабое окрашивание. Полученную вытяжку отфильтровать через складчатый фильтр, предварительно смоченный несколькими каплями спирта, в сухую пробирку. Для выполнения последующей работы необходимо иметь  $\frac{2}{3}$  объема пробирки спиртовой вытяжки.

Отфильтрованную вытяжку рассмотреть сначала в проходящем свете, поставив пробирку прямо перед собой на пути падающего света, и отметить окраску. Затем пронаблюдать явление флуоресценции хлорофилла, рассматривая вытяжку в отраженном свете. Для этого нужно поместить позади пробирки темный фон и рассмотреть вытяжку со стороны падающего света.

В чистую пробирку отлить 3–4 мл спиртовой вытяжки и поставить на яркий солнечный свет. Через два часа произвести наблюдение за окраской и дать объяснение наблюдаемому явлению. Сравнить устойчивость хлорофилла к действию солнечного света в спиртовой вытяжке и листе.

Для разделения пигментов в другую чистую пробирку отлить 3 мл вытяжки, прибавить полуторное количество бензина, 3–4 капли воды и сильно встряхнуть несколько раз, закрыв отверстие пробирки большим пальцем. Пронаблюдать разделение слоев и их окраску. Объяснить получение двух слоев разной окраски. В случае плохого разделения слоев прибавить еще 2–3 капли воды и снова сильно встряхнуть. Взять чистую пробирку, осторожно слить в нее верхний зеленый слой из пробирки, в которой производилось первое разделение. Затем прибавить такой же объем 20 % спиртовой щелочи (для этого уровень отмечается предварительно пальцем), несколько капель воды и сильно

встряхнуть несколько раз, как в предыдущем случае. Рассмотреть окраску двух желтых слоев, обусловленную наличием двух желтых пигментов. Зарисовать все три пробирки, отметив разделение слоев цветными карандашами. Объяснить принцип метода. Рассмотреть фильтр, через который фильтровалась вытяжка, отметить различно окрашенные полосы на ней, зарисовать и дать объяснение. Сделать выводы о наличии в зеленом листе различных пигментов. Из пробирок ничего не выливать.

### **Работа 3.5 Действие на хлорофилл щелочи и кислоты**

**Цель работы:** ознакомиться с характером изменения окраски хлорофилла под воздействием кислоты и щелочей.

**Оборудование и материалы.** Этиловый спирт, бензин, 20 % раствор NaOH, 10 % раствор HCl, уксуснокислая медь, пробирки, спиртовки.

**Вводные пояснения.** Важнейшей частью молекулы хлорофилла является центральное ядро. Наличие в нем конъюгированной по кругу системы десяти двойных связей и магния обуславливает характерный для хлорофилла зеленый цвет.

**Ход работы.** Для наблюдения за действием на хлорофилл щелочи отлить 3 мл спиртовой вытяжки хлорофилла в чистую пробирку и добавить несколько капель раствора NaOH. Записать уравнение реакции взаимодействия хлорофилла со щелочью, дать объяснение, почему сохраняется зеленая окраска.

Для наблюдения за действием на хлорофилл кислоты налить в пробирку 3 мл спиртовой вытяжки пигментов и прибавить 4 капли 10 % соляной кислоты и осторожно перемешать. Пронаблюдать изменение окраски. Написать уравнение реакции взаимодействия хлорофилла с кислотой. Затем опустить в пробирку маленький кристаллик уксуснокислой меди и осторожно нагреть пробирку на спиртовке. Провести наблюдение за восстановлением зеленой окраски. Дать объяснение наблюдаемому явлению.

Сделать выводы о зависимости зеленой окраски молекулы хлорофилла от строения его молекулы.

### **Работа 3.6 Разделение пигментов методом бумажной хроматографии (по Цвету)**

**Цель работы:** ознакомиться с хроматографическим методом разделения пигментов.

**Оборудование и материалы.** Весы, разновесы, ступки, колба Бунзена, стеклянный фильтр, стеклянные бюксы, кварцевый песок, мел, ацетон, бензин, полоски хроматографической бумаги, листья тенелюбивых растений.

**Вводные пояснения.** Этот метод основан на распределении пигментов между целлюлозной фазой хроматографической бумаги и подвижной фазой растворителя. Когда по бумаге под действием капиллярных сил движутся растворители, молекулы пигментов, нанесенные на бумагу, распределяются между двумя фазами в соответствии с их коэффициентом распределения. Чем выше растворимость пигмента в подвижной фазе, тем дальше он продвигается по бумаге вместе с растворителем и наоборот.

**Ход работы.** Для выделения пигментов берут навеску листьев весом в один грамм, кладут их в ступку, добавляют немного кварцевого песка и мела, растирают, постепенно приливая 10 мл ацетона. Полученную смесь фильтруют через стеклянный фильтр в сухую колбу Бунзена.

Вытяжку наливают в бюкс и погружают в нее на несколько секунд конец полоски хроматографической бумаги. Когда вытяжка поднимется по бумаге на 1,5 см, вынуть и высушить бумагу на воздухе и снова погрузить ее на несколько секунд в раствор пигментов.

Погружение бумаги в раствор пигментов повторяют 3–7 раз, пока у верхней границы распространения пигментов на бумаге не образуется темно-зеленая полоса. Затем погружают конец бумажной полоски в чистый ацетон на несколько секунд, чтобы все пигменты поднялись на 1,0–1,5 см. Полоску сушат до полного исчезновения запаха ацетона. Верхний конец полоски зажимают двумя стеклянными палочками длиной немного меньше диаметра цилиндра, в который и опускают в вертикальном положении полоску. На дно цилиндра предварительно должен быть налит петролейный эфир или бензин, но этот растворитель не должен касаться окрашенной зоны полоски. Цилиндр плотно закрывают

пробкой или крышкой. За 10–15 минут растворитель поднимается по бумаге на 10–12 см. Пигменты расположатся на хроматографической бумаге в виде полосок в следующем порядке: внизу хлорофилл «b», над ним хлорофилл «a», затем ксантофилл и сверху каротин, поднимающийся вместе с фронтом растворителя.

Полученную хроматограмму зарисовывают цветными карандашами или подклеивают в рабочую тетрадь. Обозначают местоположение пигментов, делают вывод о причине их разделения.

### Тестовые контрольные задания

1. Светолюбивые растения отличаются от теневыносливых лучшим развитием ...
  - 1) эпидермы
  - 2) кутикулы
  - 3) губчатой паренхимы
  - 4) столбчатой паренхимы
2. Пигменты водорослей, состоящие из четырех пиррольных колец, не замкнутых в цепь, называются ...
  - 1) фикобилинами
  - 2) хлорофиллами
  - 3) антоцианами
  - 4) каротиноидами
3. Функция живого вещества, связанная со способностью изменять и поддерживать определенный состав атмосферы, называется ...
  - 1) газовой
  - 2) транспортной
  - 3) деструктивной
  - 4) концентрационной
4. У кактусов и агавы утром клеточный сок кислый, а во второй половине дня кислотность исчезает или значительно уменьшается, т.к. для данных растений характерен процесс фотосинтеза ..... с образованием органических кислот ночью.
  - 1) САМ-метоболизм
  - 2) цикл Хетча-Слэка

- 3) цикл Кальвина
  - 4) гликоксилатный цикл
5. В естественных условиях произрастания растений коэффициент полезного действия (КПД) использования солнечной радиации составляет 0,2 % падающей фотосинтетически активной радиации (ФАР). Для сельскохозяйственных растений КПД будет равен ...
- 1) 0,1–0,2
  - 2) 10–15
  - 3) 2,5–4,5
  - 4) 20–25
6. Несмотря на многообразие растений, населяющих нашу планету, способы добывания ими энергии одинаковы: фотосинтез, гликолиз, цикл Кребса, пентозофосфатный цикл. Филогенетически первым поставщиком энергии был ...
- 1) фотосинтез
  - 2) гликолиз
  - 3) пентозофосфатный цикл
  - 4) цикл Кребса
7. Важным компонентом цепи транспорта электронов при фотосинтезе является ...
- 1) Fe
  - 2) Zn
  - 3) Mo
  - 4) Co
8. Выросшие в темноте этиолированные проростки содержат ...
- 1) хлоропласты
  - 2) хромопласты
  - 3) пигменты
  - 4) лейкопласты
9. Удалить спиртовые группы в молекуле хлорофилла можно при помощи реакции ...
- 1) флуоресценции хлорофилла
  - 2) получения феофитина
  - 3) разделения пигментов
  - 4) омыления хлорофилла щёлочью

10. Группа организмов, представители которой в агроэкосистеме начинают преобразование солнечной энергии, называется...
- 1) продуцентами
  - 2) редуцентами
  - 3) консументами 1 порядка
  - 4) консументами 2 порядка
11. Интенсивность фотосинтеза повышается при ...
- 1) уменьшении количества  $H_2O$  в почве
  - 2) понижении содержания  $CO_2$  в воздухе
  - 3) повышении содержания  $O_2$  в воздухе
  - 4) увеличении освещённости
12. В регуляцию газовой функции биосферы вносит большой вклад процесс ...
- 1) минерального питания
  - 2) окислительно-восстановительных реакций
  - 3) выветривания горных пород
  - 4) фотосинтеза
13. Изучая механизм действия света на прорастание семян, был открыт новый пигмент – фитохром, который по химической природе сходен с такими пигментами растений, как ...
- 1) ксантофиллы
  - 2) каротины
  - 3) антоцианы
  - 4) фикобилины
14. В темновой фазе фотосинтеза используются следующие продукты световой фазы фотосинтеза ...
- 1) 3-фосфоглицериновая кислота и  $НАДФ+H^+$
  - 2) 3-фосфоглицериновая кислота и АТФ
  - 3) АТФ и  $НАДФ+H^+$
  - 4) 3-фосфоглицериновый альдегид и  $НАДФ+H^+$
15. Основной фотосинтетической тканью листа является ...
- 1) запасающая
  - 2) губчатая паренхима
  - 3) столбчатая паренхима
  - 4) эпидерма
16. Дневной ход интенсивности фотосинтеза выражается ...
- 1) прямой линией

- 2) одновершинной кривой
  - 3) двухвершинной кривой
  - 4) прерывистой линией
17. Растения получают энергию в результате процессов...
- 1) фотосинтеза и дыхания
  - 2) дыхания и хемосинтеза
  - 3) хемосинтеза и фотосинтеза
  - 4) хемосинтеза и брожения
18. Интенсивность фотосинтеза повышается при ...
- 1) увеличении освещенности
  - 2) повышении содержания  $O_2$  в воздухе
  - 3) уменьшении количества  $H_2O$  в почве
  - 4) понижении содержания  $CO_2$  в воздухе
19. В экосистеме зелёные растения являются...
- 1) консументами I порядка
  - 2) продуцентами
  - 3) редуцентами
  - 4) консументами II порядка
20. Суть автотрофного питания заключается в ...
- 1) использовании АТФ
  - 2) потреблении органического вещества
  - 3) синтезе АТФ
  - 4) синтезе органических веществ из неорганических
21. Цикл Хетча-Слэка функционирует у таких сельскохозяйственных культур, как ...
- 1) кукуруза
  - 2) картофель
  - 3) рожь
  - 4) пшеница
22. В процессе световой фазы фотосинтеза молекула хлорофилла перетягивает (отнимает) электроны от молекулы воды, что приводит в конечном счете к образованию ...
- 1) молекулярного кислорода
  - 2) перекисных радикалов
  - 3) суперокисных радикалов
  - 4) озона
23. Зеленый цвет растений обусловлен ...
- 1) растворимостью в органических растворителях

- 2) поглощением красной и синей частей спектра
  - 3) наличием металлорганической связи в центре молекулы хлорофилла
  - 4) наличием спиртовых группировок в молекуле хлорофилла
24. Большой вклад в изучение процессов фотосинтеза внес русский ученый ...
- 1) А.А. Красновский
  - 2) К.А. Тимирязев
  - 3) В.И. Паллади
  - 4) С.П. Костычев
25. Органоидами, в которых происходит процесс фотосинтеза, являются ...
- 1) лейкопласты
  - 2) олеопласты
  - 3) амилопласты
  - 4) хлоропласты
26. Преобразование энергии солнечного света в энергию химических связей АТФ происходит в ходе ...
- 1) темновой фазы фотосинтеза
  - 2) карбоксилирования
  - 3) фотолиза воды
  - 4) световой фазы фотосинтеза
27. Первой с восходом солнца начинается реакция ...
- 1) образования глюкозы
  - 2) синтеза крахмала
  - 3) фотолиза воды
  - 4) фиксации  $\text{CO}_2$
28. Продуктами фотосинтеза являются ...
- 1)  $\text{O}_2$  и  $\text{CO}_2$
  - 2)  $\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{O}_2$
  - 3)  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$
  - 4)  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$  и  $\text{O}_2$
29. При взаимодействии спиртовой вытяжки хлорофилла с соляной кислотой образуется феофитин, который имеет ..... цвет.
- 1) оранжевый
  - 2) бурый



- 3) зеленый
  - 4) красный
30. Вид передачи энергии от пигмента, имеющего более коротковолновый уровень возбуждения к более длинноволновому пигменту (реакционному центру), получил название .... энергии.
- 1) миграции
  - 2) передачи
  - 3) перескока
  - 4) потока
31. Методом меченых атомов изучил темновые стадии фотосинтеза и предложил последовательность протекания этих реакций в виде цикла, ученый ...
- 1) Е.Ф. Вотчал
  - 2) М. Кальвин
  - 3) Г. Кребс
  - 4) Ю. Сакс
32. Компенсационная точка – это интенсивность света, при которой ...
- 1) интенсивность фотосинтеза равна нулю
  - 2) интенсивность фотосинтеза равна половине максимального значения
  - 3) количество выделившегося в ходе фотосинтеза  $O_2$  равно количеству  $O_2$ , поглощенного в процессе дыхания
  - 4) интенсивность фотосинтеза достигает максимального значения
33. Основная функция фотосинтеза в плацентарном масштабе – это ...
- 1) превращение световой энергии в тепловую
  - 2) превращение тепловой энергии в химическую
  - 3) синтез органического вещества
  - 4) утилизация органических веществ
34. Наибольшим ассимиляционным числом характеризуются ..... листья.
- 1) темно-зеленые
  - 2) бледно-зеленые
  - 3) желто-зеленые
  - 4) зеленые

35. Под интенсивностью фотосинтеза (ИФ) понимают количество  $\text{CO}_2$ , усвояемое единицей листовой поверхности за единицу времени. Наиболее распространенным методом определения ИФ как в полевых, так и лабораторных условиях является метод ...
- 1) кондуктометрический
  - 2) радиометрический
  - 3) спектрофотометрический
  - 4) газометрический
36. Присоединение  $\text{CO}_2$  к первичному акцептору в цикле Хетча-Слека осуществляет фермент ...
- 1) декарбоксилаза
  - 2) фосфофруктокиназа
  - 3) малатдегидрогеназа
  - 4) ФЕП-карбоксилаза
37. Первичным источником энергии для растений являются ...
- 1) кванты света
  - 2) белки
  - 3) жиры
  - 4) углеводы
38. Гидрофобные свойства молекуле хлорофилла придает ...
- 1) магний
  - 2) остаток фитола
  - 3) карбоциклическое кольцо
  - 4) порфириновое кольцо
39. Хлоропласты высших растений содержат следующий набор фотосинтетических пигментов ...
- 1) хлорофиллы *a*, *c* и каротиноиды
  - 2) хлорофиллы *c*, *v* и каротиноиды
  - 3) хлорофиллы *a*, *v* и каротиноиды
  - 4) хлорофиллы *a*, *v* и фикобилины
40. В результате циклического транспорта электронов образуется ...
- 1) АТФ
  - 2)  $\text{O}_2$
  - 3)  $\text{H}_2\text{O}$
  - 4) Глюкоза
41. Коэффициент полезного действия фотосинтеза агрофитоценоза составляет в процентах ...
- 1) 25–30

- 2) 10–15
  - 3) 1,5–3,0
  - 4) 20–25
42. К  $C_3$ -растениям относится ...
- 1) просо
  - 2) сорго
  - 3) кукуруза
  - 4) пшеница
43. Теневыносливые растения характеризуются ...
- 1) мочковатой корневой системой
  - 2) толстой листовой пластинкой
  - 3) тонкой листовой пластинкой
  - 4) стержневой корневой системой
44. Растения получают энергию в результате процессов ...
- 1) дыхания и хемосинтеза
  - 2) хемосинтеза и брожения
  - 3) фотосинтеза и дыхания
  - 4) хемосинтеза и фотосинтеза
45. Увеличить интенсивность фотосинтеза можно, повысив ...
- 1) освещенность
  - 2) водный дефицит
  - 3) скорость ветра
  - 4) концентрацию  $O_2$
46. На восстановление одной молекулы  $CO_2$  в цикле Кальвина расходуется ...
- 1) АТФ и 3 НАДФН
  - 2) 3 АТФ и 2 НАДФН
  - 3) АТФ и 2 НАДФН
  - 4) 2 АТФ и 2 НАДФН
47. Оптимальный индекс листовой поверхности посева полевых культур составляет...
- 1) 0,1–0,3
  - 2) 0,3–1
  - 3) 8–10
  - 4) 3–4
48. Сумма величин площади листьев за каждые сутки в течение вегетации характеризует...
- 1) индекс листовой поверхности
  - 2) густоту стояния растений

- 3) чистую продуктивность фотосинтеза
- 4) фотосинтетический потенциал посева

49. Что такое флюоресценция?

- 1) тепловое излучение
- 2) ультрафиолетовое
- 3) свечение тел, возбужденное освещением

50. Сколько хлорофилла содержится в хлоропластах?

- 1) 5 %
- 2) 9 %
- 3) 11 %
- 4) 15 %

### **Вопросы для самоконтроля**

1. В чем состоит сущность фотосинтеза?
2. Каково значение фотосинтеза в общей энергетике растительного организма?
3. Какое влияние оказывают условия обитания на содержание хлорофилла в листьях растений?
4. Каково назначение отдельных участков солнечного спектра для фотосинтеза?
5. Какие пигменты входят в состав зеленого листа?
6. В каких растворителях пигменты растворимы?
7. Как получить феофитин?
8. Как провести омыление хлорофилла?
9. На каких свойствах пигментов основан хроматографический метод их разделения?
10. История развития учения о фотосинтезе. Работы К.А. Тимирязева?

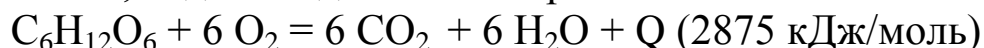
### **Программа для самостоятельной подготовки к коллоквиуму по теме: «Фотосинтез»**

1. Значение процесса фотосинтеза и история его изучения.
2. Лист как орган фотосинтеза.

3. Хлоропласты, их строение и образование:
  - 1) химический состав и строение хлоропластов;
  - 2) онтогенез пластид;
  - 3) физиологические особенности хлоропластов.
4. Пигменты листа:
  - 1) хлорофиллы:
    - а) химические свойства хлорофилла;
    - б) физические свойства хлорофилла;
    - в) биосинтез хлорофилла;
    - г) условия образования хлорофилла;
  - 2) каротиноиды;
  - 3) фикобилины.
5. Энергетика фотосинтеза:
  - 1) значение отдельных участков солнечного спектра для фотосинтеза;
  - 2) фотофизический этап фотосинтеза.
6. Химизм фотосинтеза:
  - 1) происхождение кислорода при фотосинтезе;
  - 2) фотохимический этап фотосинтеза; циклическое и нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование.
  - 3) темновая фаза фотосинтеза:
    - а) С-3 путь фотосинтеза (цикл Кальвина);
    - б) С-4 путь фотосинтеза (цикл Хетча-Слэка);
    - в) САМ-метаболизм;
  - 4) фотодыхание.
7. Влияние условий на интенсивность процесса фотосинтеза:
  - 1) экологические аспекты фотосинтеза:
    - а) влияние света;
    - б) влияние температуры;
    - в) влияние содержания  $\text{CO}_2$  в воздухе;
    - г) влияние снабжения водой;
    - д) снабжение кислородом;
    - ж) влияние минерального питания.
  - 2) влияние внутренних факторов на процесс фотосинтеза.
8. Дневной ход фотосинтеза.
9. Фотосинтез и урожай.

## Тема 4 ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыхание – один из центральных процессов обмена веществ растительного организма. Подобно фотосинтезу он представляет собой комплекс окислительно-восстановительных реакций, идущих через ряд этапов. В процессе дыхания образуются углекислый газ, вода и выделяется энергия:



Если фотосинтез – синтетический процесс, то дыхание – процесс распада, т.е. траты органических веществ. В тех случаях, когда энергия выделяется в виде тепла, дыхание ведет к бесполезной потере сухого вещества. Основным субстратом дыхания, являются углеводы. При недостатке углеводов могут использоваться и другие субстраты – белки и липиды. Особенно это характерно для дыхания прорастающих семян, у которых в качестве запасного питательного вещества содержатся жиры или белки. Интенсивность дыхания зависит от ряда внутренних и внешних факторов. Она возрастает с повышением температуры воздуха, с увеличением содержания воды в тканях.

Различные виды и экологические формы растений дышат по-разному. Светолюбивые растения дышат интенсивнее, чем теневыносливые. Высокой интенсивностью дыхания характеризуются прорастающие семена, эмбриональные ткани, молодые растущие органы, цветки.

Ряд веществ, входящих в состав организма, может окисляться самопроизвольно, без участия ферментов, т. е. происходит неэнзиматическое окисление. Сущность дыхания составляет поглощение кислорода, катализируемое энзиматическими системами.

Дыхание является одной из важных сторон общего метаболизма веществ и связанных с ним превращений энергии в живых организмах. Оно (дыхание) представляет собой совокупность многозвенных окислительно-восстановительных процессов, в ходе которых сложное органическое соединение преобразуется в более простые метаболиты. Электроны и водород дыхательного субстрата совершают многозвенный путь. Окислительные этапы этого пути катализируются окислительно-восстановительными

ферментами. Конечный акцептор электронов окисляемых продуктов (также и водорода) – кислород.

Свободным окислением называют окислительно-восстановительные процессы, идущие без генерирования энергии в АТФ (трансмембранный потенциал не возникает). В ходе процессов свободного окисления образуется ряд важных для клетки метаболитов, у теплокровных организмов большое значение имеет выделение тепловой энергии, поддерживающей температуру тела. Роль свободного окисления для растений еще мало изучена.

Фосфорилирующее окисление. Реакции в цепи окислительно-восстановительных превращений субстрата сопряжены с процессом запасания выделяющейся при этом энергии в форме фосфатных связей АТФ. Сопряженность с фосфорилированием удалось показать лишь для небольшого количества окислительных реакций метаболизма. В ходе работы митохондриальной дыхательной цепи происходит образование трансмембранного потенциала, которое предшествует синтезу АТФ. Энергия трансмембранного потенциала может уже непосредственно быть использована, например на перенос ионов через мембраны против градиента в процессах поглощения и передвижения ионов минеральных веществ. Естественно, в данном случае, несмотря на то что процессы окисления сопряжены с накоплением энергии, синтеза АТФ происходить не будет. Такое окисление можно назвать нефосфорилирующим.

Физиологическая значимость дыхания многообразна. В результате фотосинтеза энергия света, преобразованная в химическую форму достаточно стабильных соединений, откладывается в запас. Для того чтобы энергия этих соединений, обладающих высоким энергетическим потенциалом, могла использоваться, она должна быть вновь преобразована в лабильную форму, которая легко утилизируется. Такой универсальной формой является энергия связей АТФ. Аккумуляция энергии в доступной для использования форме (АТФ) – важнейшая функция биологического окисления, но эта далеко не единственная функция дыхания.

В ходе окисления образуется восстановительный потенциал, например НАД-Н или НАДФ-Н, который используется в ряде восстановительных синтезов.

При окислительном преобразовании сложных и относительно инертных молекул появляются более простые и лабильные, метаболиты, являющиеся «строительным» материалом в разнообразных синтезах. Так, в процессе дыхания создаются как энергетическая, так и материальная базы клетки, необходимые для обеспечения жизненных функций организма.

Одной из известных функций дыхания является детоксикация некоторых ядов, попадающих в организм извне или образующихся в нем, происходящая путем их окислительной деструкции. Дыхание приводит в движение метаболизм не только опосредованно через образование богатых энергией соединений, но и прямым путем, так как необратимые окислительно-восстановительные процессы приводят в движение цепь равновесных реакций, задавая им поступательное значение.

Изучая химизм процессов гликолиза, цикла Кребса, гексозомонофосфатного пути и других дыхательных циклов, необходимо представить себе физиологическое значение отдельных этапов окисления, так же как и значение существующего многообразия этих путей.

Дыхание – важнейшее звено метаболизма, от которого зависят многие жизненные функции организма. Естественно, в тех клетках, органах и организмах, где наиболее активно протекают различные жизненные функции, велика потребность в энергии, в простых метаболитах, используемых в пластическом обмене и др., интенсивность дыхания особенно велика. Так, в более молодых организмах дыхание активнее и продуктивнее, чем в старых. Чем выше напряженность различных жизненных функций, тем как правило, выше и интенсивность дыхания.

Одним из внешних проявлений дыхания является поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Измерение интенсивности, или скорости, дыхания можно проводить, измеряя скорость поглощения кислорода (или выделения  $\text{CO}_2$ ). Осуществлять это можно различными методами: манометрическим, полярографическим, химическим методом Винклера (в водной среде) и другими.

Показатели интенсивности дыхания противоположны показателям интенсивности фотосинтеза. Интенсивность дыхания определяют: а) по количеству поглощенного кислорода; б) по ко-



личеству выделяемого углекислого газа; в) по убыли сухой массы. Все эти показатели рассчитывают на единицу массы в единицу времени.

#### **Работа 4.1 Определение интенсивности дыхания по количеству выделенного $\text{CO}_2$ (по Бойсен-Йенсену)**

**Цель работы:** определить интенсивность дыхания различных органов растений. Выяснить зависимость интенсивности дыхания от эндогенных и экзогенных факторов.

**Оборудование и материалы.** Стеклянные банки емкостью 0,75 л, притертые пробки к банкам, деревянные парафинированные пробки с двумя отверстиями, бюретки на 20 мл со штативами, технические весы, разновесы, листья комнатных растений, сухие, замоченные и проросшие семена зерновых и масличных культур, водяная баня, марлевые салфетки, нитки в катушке, раствор  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  (7–9 г на 1 л воды), раствор щавелевой кислоты (2,8636 г на 1 л воды), капельницы с раствором фенолфталеина.

**Ход работы.** Опыт проводится в стеклянной банке с притертой пробкой. Убрав стеклянную пробку и вставив вместо нее деревянную пробку с двумя отверстиями, через одно из них налить из бюретки 20 мл раствора  $\text{Ba}(\text{OH})_2$ , который готовится заранее. На 1 л дистиллированной воды берут 7–9 г барита и быстро закрывают банку притертой пробкой, затем отвешивают на технических весах 12–15 г опытного материала (листьяев – 5 г). В случае работы с проросшими семенами, при взвешивании их помещают на часовое стекло, при работе с листьями, цветками и т.д. взвешиваемый материал можно помещать прямо на чашку весов. После взвешивания опытный материал завязывают в чистую и сухую марлевую салфетку, оставляя длинный конец ниток свободным. Затем быстро открывают банку с баритом и осторожно опускают в нее, держа за нитку, салфетку с опытным материалом, чтобы узелок не соприкасался с баритом и стенками банки. Банку вновь закрывают пробкой, зажав оба конца нитки, к которой привязан узелок. Затем помещают прибор с опытным материалом, в соответствии с заданием, в определенные опытные

условия, например, на водяную баню определенной температуры или оставляют при комнатной температуре (вариант с семенами).

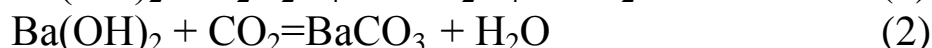
При работе с листьями прибор помещают в темное место, например, в шкаф. Продолжительность опыта – 40 минут.

В течение этого времени необходимо несколько раз осторожно взбалтывать барит для разрушения образовавшейся на его поверхности пленки из  $\text{BaCO}_3$ , мешающей поглощению  $\text{CO}_2$ .

Для получения результатов необходимо определить титр  $\text{Ba(OH)}_2$ , взятого для опыта. В чистую банку налить 20 мл раствора  $\text{Ba(OH)}_2$ , прибавить две капли фенолфталеина и оттитровать щавелевой кислотой, налитой в бюретку, до исчезновения розовой окраски. Полученный результат записать в схему, прилагаемую в конце работы.

По истечении 40 минут из банки быстро вынимают салфетку с опытным материалом и проводят титрование щавелевой кислотой, после чего определяют разницу в титрах исходного и опытного растворов. Каждый мл  $\text{C}_2\text{H}_2\text{O}_4$  будет соответствовать одному мг выделившейся в процессе дыхания углекислоты.

При этом исходят из следующего: едкий барий реагирует в одинаковых количествах со щавелевой кислотой и углекислотой, т. е.



Молекулярный вес  $\text{H}_2\text{C}_2\text{O}_4$  с учетом кристаллизационной воды – 126 г. Молекулярный вес  $\text{CO}_2$  – 44 г. Следовательно, 126 г  $\text{H}_2\text{C}_2\text{O}_4$  соответствует 44 г  $\text{CO}_2$ , т.е.  $126 : 44 = 2,8636$  г. Щавелевая кислота готовится из расчета 2,8636 г на 1 л воды. Один мл такого раствора будет соответствовать 1 мг  $\text{CO}_2$ . Разница в титрах в мл до и после опыта показывает количество выделенной опытным материалом  $\text{CO}_2$ .

Интенсивность дыхания выражают в мг  $\text{CO}_2$  на 100 г сырого веса растительного материала за 1 час и вычисляют по формуле

$$I_{\text{Д}} = \frac{100 \cdot (a - б)}{z \cdot в},$$

где  $I_{\text{Д}}$  – интенсивность дыхания, мг  $\text{CO}_2$  / 100 г/час;

$(a - б)$  – разность титров до и после опыта, мл;

$z$  – вес растительного материала, г;

$в$  – продолжительность опыта, час.

Таблица 11 – Определение интенсивности дыхания

Вариант опыта	Титр исходного раствора	Титр опытного раствора	Разность титров	Интенсивность дыхания в мг CO <sub>2</sub> на 100 г сырого веса за час
Сухие семена				
Проросшие семена при комнатной температуре				
Листья комнатных растений				
Цветки комнатных растений				

На основании данных, полученных с разным растительным материалом и в разных условиях, сделать выводы об интенсивности дыхания разных органов растений и о влиянии на этот процесс условий внешней среды.

#### Работа 4.2 Анаэробное дыхание семян

**Цель работы:** установить наличие процесса анаэробного дыхания у замоченных семян пшеницы.

**Оборудование и материалы.** Ступки с пестиками, спиртовки, пробирки химические, семена, замоченные в анаэробных условиях (слой воды над семенами – 1 см), лакмусовая бумага, дистиллированная вода, 10 % раствор NaOH, йод кристаллический.

**Вводные пояснения.** Растительным организмам свойствен, как аэробный, так и анаэробный тип дыхания. Высшие растения являются типичными аэробами. Однако наряду с аэробным дыханием в них одновременно протекает анаэробный процесс. Установлено, что у зародышей семян, даже при достаточном доступе кислорода, интенсивно протекают анаэробные процессы. Анаэробные процессы наблюдаются также в плодах, корнеплодах и клубнях. Оно протекает в соответствии с суммарным уравнением спиртового брожения:



Конечным продуктом этого процесса является этиловый спирт и  $CO_2$ . Одновременно выделяется также энергия, количество которой на грамм-молекулу гексоз составляет 28 ккал, т.е. значительно меньше, чем при аэробном дыхании.

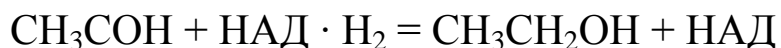
Наличие в растениях всех ферментов, катализирующих при спиртовом брожении превращение сахара, и всех образующихся из него промежуточных продуктов служит убедительным подтверждением наличия у высших растений наряду с аэробным и анаэробного дыхания, между которыми существует тесная связь.

Высшие растения в среде, лишенной кислорода, некоторое время поддерживают жизнь клеток при помощи анаэробного процесса дыхания. Однако длительное время без доступа кислорода они жить не могут. Низкий энергетический баланс анаэробного дыхания требует затраты большого количества дыхательного материала, что приводит к истощению растений (прежде всего углеводами). Одновременно в растениях накапливается большое количество спирта и других вредных соединений, что приводит к их гибели.

Первые фазы аэробного и анаэробного дыхания одинаковы. Они состоят в активировании гексоз под действием ферментов и распада их на промежуточные соединения (триозы). Наиболее важным из промежуточных соединений является пировиноградная кислота.

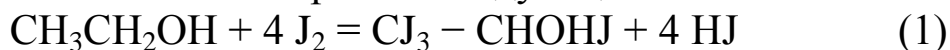
При анаэробном процессе  $CH_3COCOON$  подвергается расщеплению под действием фермента пируватдекарбоксилазы на углекислый газ и уксусный альдегид.

Уксусный альдегид вступает во взаимодействие с восстановленной формой алкоголь-дегидрогеназы, активной группой которой является  $НАД \cdot H_2$ . В ходе реакции образуется этиловый спирт:



**Ход работы.** На технических весах отвешивают 2,5 г замоченных в анаэробных условиях семян пшеницы или других крахмалистых семян. Семена переносят в фарфоровую ступку и тщательно растирают. Растертую массу переносят в пробирку и приливают 5 мл воды, встряхивают и дают отстояться. Отстояв-

шуюся жидкость сливают в другую пробирку, доводят NaOH до слабо-щелочной реакции (проба на лакмусовую бумагу) и на спиртовке подогревают до 60–70 °С. В подогретую жидкость вносят несколько кристалликов йода и продолжают нагревать до появления запаха йодоформа  $\text{CHI}_3$ , который образуется при наличии в пробе этилового спирта по следующей схеме:



Присутствие в семенах спирта, который, взаимодействуя с йодом и NaOH, образует йодоформ, указывает на наличие в них процесса анаэробного дыхания.

### Работа 4.3 Определение дыхательного коэффициента

**Цель работы:** ознакомиться с методикой определения дыхательного коэффициента.

**Оборудование и материалы.** Колбы конические на 50 мл, изогнутые стеклянные трубки с пробками, пипетки медицинские, пробирки на 2–3мл, линейки, наклюнувшиеся семена подсолнечника и пшеницы, 10 % раствор NaOH.

**Вводные пояснения.** Дыхательный коэффициент – это объемное или молярное отношение  $\text{CO}_2$ , выделившегося в процессе дыхания, к поглощенному за этот промежуток времени  $\text{O}_2$ . Эта величина может служить показателем используемого субстрата дыхания. Если дыхательный коэффициент равен единице, то в качестве субстрата используются углеводы, если органические кислоты – то больше единицы, если белки и жиры – то меньше единицы.

**Ход работы.** Насыпают в колбы до половины их объема семена масличных растений. Колбы закрывают плотно прилегающими резиновыми пробками со вставленными в них изогнутыми под прямым углом стеклянными трубками. В конец трубок вводят капли воды с помощью пипетки и отмечают положение внутреннего мениска каждой капли. Опыт ведут при комнатной температуре.

Большее поглощение семенами кислорода, по сравнению с выделением углекислого газа, создает в колбе разреженное пространство, что приводит к передвижению капли по трубке. Через 15–10 минут, в зависимости от скорости движения капли, измеряют пройденное ею линейное расстояние. После измерения колбу открывают, каплю перемещают в конец трубки и за такой же промежуток времени определяют ее перемещение. Из полученных двух измерений выводят среднее, которое будет характеризовать преобладание объема поглощенного семенами кислорода над выделенным ими углекислым газом (первый отсчет –  $A$ ).

Колбу открывают, вставляют в нее пробирку на  $3/4$  заполненную 10 % раствором NaOH. Каплю воды перемещают в конец трубки, закрывают колбу пробкой и проводят два замера перемещения капли за тот же промежуток времени (второй отсчет –  $B$ ). Средняя величина вторых измерений ( $B$ ) выражает собой объем поглощенного кислорода, т.к. выделяемый  $CO_2$  поглощается NaOH. Количество  $CO_2$  определяется разницей между величинами  $B$  и  $A$ :  $B - A = C$ .

Отсюда дыхательный коэффициент  $K$  будет равен:

$$K = C : B$$

Подставляя в это отношение полученные данные, определяют величину дыхательного коэффициента.

В выводах дают объяснение величины дыхательного коэффициента анализируемых семян.

### Тестовые контрольные задания

1. Наиболее часто используемым субстратом дыхания растений является ...
  - 1) жиры
  - 2) нуклеиновые кислоты
  - 3) белки
  - 4) углеводы
2. Распад сложных органических веществ до более простых без участия кислорода происходит в результате ...
  - 1) дыхания

- 2) переваривания
  - 3) брожения
  - 4) фотосинтеза
3. Наибольшей восстановительной способностью обладает ...
- 1) пировиноградная кислота
  - 2) глюкоза
  - 3) цитохром С
  - 4) убихинон
4. В результате работы электронотранспортной цепи дыхания образуется ...
- 1) углекислый газ
  - 2) цитохром
  - 3) АТФ
  - 4) кислород
5. Интенсивность дыхания можно определить по ...
- 1) количеству выделившегося  $O_2$
  - 2) количеству поглощенного  $O_2$
  - 3) количеству поглощенного  $CO_2$
  - 4) увеличению биомассы
6. Если дыхательным материалом являются сахара, дыхательный коэффициент будет равен ...
- 1) 0,9
  - 2) 0,5
  - 3) 1,0
  - 4) 1,25
7. Конечным продуктом гликолиза является ...
- 1) ацетил-коэнзим А
  - 2) углекислый газ и вода
  - 3) щавелево-уксусная кислота
  - 4) пировиноградная кислота
8. Окисление органического вещества в бескислородных условиях с получением энергии АТФ называется ...
- 1) хемосинтез
  - 2) гидролиз
  - 3) брожение
  - 4) дыхание
9. Гликолиз является .... процессом.
- 1) циклическим

- 2) аэробным
  - 3) линейным
  - 4) псевдоциклическим
10. Процессы брожения впервые были изучены ...
- 1) О. Варбургом
  - 2) Л. Пастером
  - 3) С.П. Костычевым
  - 4) В.И. Палладиным
11. Раздел физиологии растений, в котором изучается цикл Кребса и гликолиз, называется ...
- 1) минеральное питание
  - 2) дыхание растений
  - 3) водный режим
  - 4) фотосинтез
12. Различные органы растений обладают способностью дышать с различной интенсивностью, так наиболее интенсивно дышат ...
- 1) корни
  - 2) стебли
  - 3) побеги
  - 4) цветки
13. В электроннотранспортной цепи дыхания непосредственно с кислородом воздуха реагирует ...
- 1) убохинон
  - 2) пируватдегидрогеназа
  - 3) сукцинатдегидрогеназа
  - 4) цитохромоксидаза
14. Наибольшей положительной величиной окислительно-восстановительного потенциала в дыхательной цепи обладает ...
- 1) убохинон
  - 2) цитохром *b*
  - 3) цитохром *c*
  - 4) кислород
15. Наиболее часто используемым субстратом дыхания растений являются ...
- 1) жиры
  - 2) белки



- 3) нуклеиновые кислоты
  - 4) углеводы
16. Интенсивность дыхания можно определить по ...
- 1) количеству выделившегося  $\text{CO}_2$
  - 2) количеству выделившегося  $\text{O}_2$
  - 3) количеству поглощенного  $\text{CO}_2$
  - 4) увеличению биомассы
17. Различные органы растений обладают способностью дышать с различной интенсивностью, так наиболее интенсивно дышат ...
- 1) корни
  - 2) стебли
  - 3) цветки
  - 4) побеги
18. Последовательность переносчиков, транспортирующих электроны от восстановленных коферментов (НАД и ФАД) на кислород называется ...
- 1) электроннотранспортная цепь дыхания
  - 2) нециклический транспорт электронов
  - 3) циклический транспорт электронов
  - 4) цикл Кребса
19. Если дыхательным материалом является щавелевая кислота, тогда дыхательный коэффициент будет равен ...
- 1) 0,9
  - 2) 1,0
  - 3) 0,5
  - 4) 1,25
20. Торможение дыхания наступает, если концентрация углекислого газа превысит ..... процентов.
- 1) 1,0
  - 2) 0,5
  - 3) 10
  - 4) 40
21. Источником энергии для синтеза АТФ в митохондриях является ...
- 1) свет
  - 2)  $\text{CO}_2$
  - 3)  $\text{H}_2\text{O}$

- 4) пировиноградная кислота
22. Интенсивность дыхания прорастающих семян составляет ..... мг/г·ч.
- 1) 0,5–1,5
  - 2) 3–5
  - 3) 0,01–0,10
  - 4) 6–8
23. В состав флавиновых дегидрогеназ входит витамин ...
- 1) А
  - 2) РР
  - 3) В<sub>2</sub>
  - 4) С
24. Подготовка запасных веществ к окислению состоит в их ...
- 1) полимеризации
  - 2) изомеризации
  - 3) гидролизе
  - 4) транспорте
25. При гликолизе одна молекула глюкозы расщепляется до ...
- 1) молекулы этилового спирта
  - 2) молекулы масляной кислоты
  - 3) двух молекул пировиноградной кислоты
  - 4) углекислого газа и воды
26. Гликолиз начинается с ...
- 1) субстратного фосфорилирования
  - 2) активирования дыхательного субстрата
  - 3) гидролиза
  - 4) образования пировиноградной кислоты
27. Переносчики электронов образуют на внутренней мембране митохондрий четыре комплекса; при этом НАДН – дегидрогеназный комплекс называется .... комплекс.
- 1) 3
  - 2) 4
  - 3) 2
  - 4) 1
28. Теорию перекисного окисления обосновал ...
- 1) А.Н. Бах
  - 2) О. Варбург
  - 3) С.П. Костычев

- 4) В.И. Палладин
29. Реакции гликолиза протекают в ...
- 1) хлоропластах
  - 2) ядре
  - 3) митохондриях
  - 4) цитоплазме
30. В процессе расщепления одной молекулы глюкозы до конечных продуктов, т.е. углекислого газа и воды, синтезируется ..... молекул АТФ.
- 1) 38
  - 2) 36
  - 3) 6
  - 4) 10
31. Величина дыхательного коэффициента зависит от ...
- 1) содержания  $O_2$
  - 2) природы органического вещества
  - 3) содержания  $CO_2$
  - 4) температуры
32. Если дыхательным материалом является щавелевая кислота, дыхательный коэффициент будет равен ...
- 1) 0,9
  - 2) 0,5
  - 3) 1,0
  - 4) 1,25
33. Температурный оптимум дыхания составляет ..... градусов.
- 1) 10–15
  - 2) 40–50
  - 3) 20–25
  - 4) 30–35
34. В первую очередь в клетке будет(ут) окисляться ...
- 1) глицерин
  - 2) аминокислоты
  - 3) глюкоза
  - 4) жирные кислоты
35. Реакции гликолиза происходят в ...
- 1) рибосомах
  - 2) митохондриях
  - 3) сферосомах

- 4) цитозоле
36. Аккумуляция энергии окисления в АТФ происходит в ...
- 1) митохондриях
  - 2) рибосомах
  - 3) сферосомах
  - 4) хлоропластах
37. Дыхательный коэффициент прорастающих семян подсолнечника равен ...
- 1) 0,3–0,6
  - 2) 1,0–1,5
  - 3) 0,05–0,1
  - 4) 2–3
38. Дыхательная электроннотранспортная цепь во внутренней мембране митохондрий включает ..... комплекса переносчиков
- 1) 6
  - 2) 2
  - 3) 3
  - 4) 4
39. При аэробном окислении глюкозы образуется ... молекула(ы) АТФ.
- 1) 38
  - 2) 30
  - 3) 2
  - 4) 12
40. Фотосинтез – процесс уникальный, локализованный в зеленых клетках; дыхание – процесс ... характерный для всех живых организмов Земли.
- 1) индивидуальный
  - 2) специфический
  - 3) универсальный
  - 4) особый
41. Универсальным источником энергии для процессов жизнедеятельности является ...
- 1) глюкоза
  - 2) крахмал
  - 3) АТФ
  - 4) жиры

42. Увеличение интенсивности дыхания .... величину биологического урожая.
- 1) не изменяет
  - 2) сначала увеличивает, а затем уменьшает
  - 3) уменьшает
  - 4) увеличивает
43. Для биосинтеза аминокислот дыхание поставляет ...
- 1) кетокислоты
  - 2) фосфоглицериновый альдегид
  - 3) ацетильные остатки
  - 4) этиловый спирт
44. Последовательность переносчиков, транспортирующих электроны от восстановленных коферментов (НАД и ФАД) на кислород называется ...
- 1) циклом Кредса
  - 2) циклическим транспортом электронов
  - 3) нециклическим транспортом электронов
  - 4) электроннотранспортной цепью дыхания
45. В благоприятных условиях растение запасает в макроэргических связях АТФ около ..... % энергии окисляемого вещества
- 1) 10
  - 2) 40
  - 3) 5
  - 4) 80
46. Ступенчатость окисления глюкозы позволяет ...
- 1) экономнее расходовать кислород
  - 2) предохранять клетку от перегрева
  - 3) выделить больше энергии
  - 4) экономнее расходовать воду
47. Если в ходе дыхания количество выделившегося в единицу времени  $\text{CO}_2$  было равно количеству поглощенного  $\text{O}_2$ , то субстратом дыхания служили...
- 1) органические кислоты
  - 2) жиры
  - 3) белки
  - 4) углеводы

48. В результате распада пировиноградной кислоты в цикле Кребса образуются ..... пар(ы) протонов водорода, которые направляются в электроннотранспортную цепь дыхания.
- 1) 8
  - 2) 5
  - 3) 2
  - 4) 6
49. Клеточное дыхание осуществляется в ...
- 1) хлоропластах
  - 2) ядре
  - 3) митохондриях
  - 4) рибосомах
50. Функцией цитохромов *b* и *c* является ...
- 1) промежуточный перенос водорода
  - 2) промежуточный перенос электронов
  - 3) перенос электронов непосредственно на кислород
  - 4) акцептирование водорода от субстрата

### Вопросы для самоконтроля

1. Каково значение дыхания в жизни растения?
2. В чем сущность методов определения интенсивности дыхания?
3. Какова взаимосвязь дыхания с другими процессами обмена?
4. Перечислить конечные продукты анаэробного дыхания.
5. Какие конечные продукты образуются при аэробной фазе дыхания?
6. Какие процессы происходят при прорастании в крахмалистых и масличных семенах?
7. Что происходит с запасными белками?
8. Какую роль играет дыхание при прорастании семян?
9. Способы управления дыханием растений при хранении сельскохозяйственной продукции?
10. Митохондрии как органеллы аэробного дыхания?
11. Какова роль макроэргических соединений в процессе дыхания?

## Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме: «Дыхание»

1. Сущность и значение процесса дыхания в жизни растения.
2. Субстраты дыхания.
3. Пути дыхательного обмена.
  - 1) Гликолиз + цикл Кребса:
    - а) анаэробная фаза дыхания (гликолиз);
    - б) аэробная фаза дыхания:
      - 1) окислительное декарбоксилирование пировиноградной кислоты;
      - 2) цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса);
      - 3) ЭТЦ – электроннотранспортная цепь.
    - в) энергетический баланс процесса дыхания.
  - 2) Пентозофосфатный путь дыхательного обмена.
  - 3) Глиоксалатный цикл.
  - 4) Химизм процесса брожения.
4. Влияние внешних и внутренних факторов на интенсивность дыхания.
  - 1) Экологические аспекты дыхания:
    - а) температура;
    - б) концентрация  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ ;
    - в) содержание воды;
    - г) свет;
    - д) минеральное питание;
    - е) ионизирующее излучение.
  - 2) Влияние внутренних факторов на процесс дыхания.
5. Взаимосвязь дыхания с другими процессами обмена.

## Тема 5 МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Анализ элементарного состава растений показывает, что они в среднем содержат углерода – 45 %, водорода – 6,5 %, кислорода – 42, азота – 1,5 %. При сжигании эти элементы улетучиваются, и остается зола. Содержание золы колеблется в широких пределах: в семенах – 3 %, в корнях и стеблях 4 – 5 %, в листьях –

4–5 %, в мертвых клетках древесины – 0,4–1,0 %. Состав золы сложен. В нее входят как макро-, так и микроэлементы. Питательными веществами считаются вещества, которые необходимы для жизни организмов. Кроме перечисленных выше четырех элементов к ним относятся К, Mg, P, Ca. Кроме того, для нормальной жизнедеятельности необходимы бор, марганец, цинк, медь, молибден, в отдельных случаях – хлор, кобальт, натрий. Все элементы минерального питания входят в состав сложных органических веществ и ферментов.

Неорганические питательные вещества, необходимые для нормального развития растений, подразделяют на макро- и микроэлементы в зависимости от количественной потребности. К первым принадлежат С, О, Н, N, S, P, К, Са, Mg, а также Na, Si, Cl. Содержание их в растении довольно велико – от 0,1 до нескольких процентов от сухой массы растений. При концентрации до 200–300 мг/л в наружном растворе Они не оказывают вредного действия на растение. Микроэлементы – это В, Mn, Си, Zn, Мо, Со, V и др. Их содержание в растении составляет сотые, тысячные и десятитысячные доли процента от сухой массы растения. Большинство элементов этой группы при концентрации выше 0,1–0,5 мг/л угнетают рост растения. Железо занимает промежуточное место между микро- и макроэлементами. Его оптимальная концентрация в наружном растворе – 5–10 мг/л.

Поглощение перечисленных элементов, за исключением С, Н и О<sub>2</sub>, у высших наземных растений происходит через корни из почвы или питательного раствора. Водные, а также низшие растения поглощают питательные вещества из окружающей среды всей своей поверхностью. В почвенном растворе ионы либо находятся в свободном состоянии, либо связаны с почвенными коллоидами. Поглощаются элементы минерального питания чаще всего в ионной форме.

В соответствии с современными представлениями процесс поглощения ионов растением можно разделить на две фазы: I – проникновение ионов в «свободное пространство» корня, II – передвижение их в протопласты клеток тканей корня. «Свободное пространство» включает клеточные стенки и межклеточное пространство паренхимы коры корня. Оно локализовано вне протопластов клеток и составляет 4–6 % объема корня. Ионы могут по-



ступать в «свободное пространство» и выделяться обратно путем свободной диффузии и ионного обмена.

«Свободное пространство» представляет собой систему каналов и пор, стенки которых имеют отрицательный заряд (например, за счет карбоксильных групп пектиновых веществ) и могут адсорбционно связывать катионы. Поэтому концентрация катионов и анионов в центре каналов и около их стенок различна. В центральной части пор концентрация катионов и анионов равна их концентрации в наружном растворе. Отсюда ионы могут быть выделены в воду путем диффузии. Около стенок пор концентрация катионов увеличивается, а анионов – уменьшается, и ионы могут быть выделены только в солевой раствор путем обмена. По «свободному пространству» корня ионы передвигаются пассивно апопластным путем, т. е. по взаимосвязанной системе всех клеточных стенок и межклетников. Такое передвижение ионов возможно только до эндодермы корня, так как суббериновые участки клеток этой ткани (пояски Каспари) плотно соприкасаются с цитоплазматической мембраной и создают преграду апопластному транспорту. Поступление ионов в «свободное пространство» считается первым, подготовительным, этапом поглощения.

Второй этап поглощения – проникновение ионов в цитоплазму клеток корневых тканей. На этом этапе ионы должны пройти через полупроницаемые мембраны, и прежде всего плазмалемму. Транспорт ионов может происходить в соответствии с электрохимическим градиентом этого иона. В этом случае говорят о пассивном транспорте без затраты дополнительной энергии. При движении иона против градиента электрохимического потенциала осуществляется активный, потребляющий энергию и, следовательно, зависящий от фотосинтеза и дыхания процесс. По современным представлениям он идет при участии веществ переносчиков. Специфическим характером переносчиков объясняют избирательную способность растений при поглощении питательных элементов из среды.

Корень – не только орган поглощения ионов, но и их ассимиляции, в нем происходит синтез органических соединений. Ряд элементов, в первую очередь N, P, S, попадая в ткани корня, претерпевают сложный цикл метаболических превращений. Поэтому поглощение ионов из среды зависит и от процессов, опре-

деляющих проникновение их через мембранные структуры клетки, и от общего метаболизма в корне и растении в целом. Отсюда поглощение во многом зависит от условий выращивания растений – освещения, температуры, pH питательного раствора, снабжения корневой системы кислородом, от количества и соотношения ионов в питательном растворе.

Зависимость скорости поглощения от света. Свет влияет на поглощение косвенным путем. Образовавшиеся на свету в процессе фотосинтеза углеводы являются субстратом дыхания – процесса, очень важного для поглощения и как источника энергии, и как поставщика пластических веществ, необходимых для ассимиляции неорганических веществ (например N). Кроме того, в процессе фотосинтеза образуются сильные восстановители, которые могут участвовать в восстановлении ионов  $\text{NO}_3^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$ . На свету активируется транспирационный ток в сосудах ксилемы, что также сказывается на поглощении минеральных элементов.

Зависимость скорости поглощения от температуры. Характер зависимости поглощения от температуры при 0–2 °С, в интервале от 5 до 40 °С и после 40 °С имеет существенные различия. С повышением температуры от 5 °С до 40 °С скорость поглощения увеличивается до максимальной. Дальнейшее повышение температуры приводит к снижению поглощения солей. Это связано с инактивацией ферментных систем, принимающих участие в поглощении и ассимиляции ионов. Кроме того, при высоких температурах (супероптимальных) обнаруживается повышенная проницаемость мембран, что способствует усилению пассивной утечки солей. В интервале температур от 5 °С до 40 °С  $Q_{10}$  для поглощения ряда ионов (K, Ca,  $\text{NH}_4^+$  и др.) равен 2–3. Это свидетельствует об определяющей роли метаболических реакций в развитии скорости процесса поглощения в данных температурных условиях.

При температурах, близких к 1–3 °С, поглощение солей снижается как за счет замедления биохимических реакций, так и за счет повышения вязкости, а следовательно, сопротивления клеточных мембран.  $Q_{10}$  поглощения ионов обычно равно 1–2. В этих условиях определяющими скорость поглощения оказываются физические процессы (диффузия, массовый ток, адсорбция).

Зависимость скорости поглощения от концентрации водо-

родных ионов. Кислотность среды оказывает влияние на ряд процессов, определяющих величину поглощения того или иного иона. От нее зависит степень растворимости ряда солей в почве и, следовательно, доступность их для растения. В почвенном растворе, в питательной смеси рН может обуславливать степень диссоциации многоосновных солей. Так, подщелачивание среды от 5,5–6,0 и выше приводит к видоизменению преобладающей формы фосфатов от одновалентной ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ) к двухвалентной ( $\text{HPO}_4^{2-}$ ) и к трехвалентной ( $\text{PO}_4^{3-}$ ). В значительном количестве поглощаются только одновалентные ионы.

Увеличение концентрации водородных ионов (снижение рН) приводит обычно к снижению поглощения катионов, в том числе  $\text{NH}_4^+$ , вероятно, вследствие конкуренции между одинаково заряженными ионами за возможность вступать в реакцию с переносчиками. В зависимости от рН среды могут меняться и поглощательные свойства самого растения. Например, высокая кислотность среды увеличивает проницаемость мембранных структур клеток.

Зависимость скорости поглощения ионов от их концентрации в среде. Скорость поглощения растением ионов из раствора зависит от концентрации данного иона так же, как и скорость ферментативной реакции – от концентрации субстрата; зависимость подчиняется уравнению Михаэлиса – Ментон.

Взаимодействие между ионами. Ионное окружение существенно влияет на поглощение какого-то иона. Из раствора одной соли катион будет поглощаться быстрее в присутствии легко поглощаемого аниона. На скорость поглощения иона влияет величина гидратной оболочки. Поэтому одновалентные ионы поглощаются быстрее, чем двух- или трехвалентные. Но, кроме этого, важную роль играют специфические особенности, свойственные самой поглощающей системе. Калий, например, из щелочных катионов поглощается лучше всего, хотя диаметр гидратированных ионов рубидия и цезия меньше. Если в среде присутствуют два или больше ионов, то могут наблюдаться явления либо антагонизма, либо синергизма ионов. Часто химически близкие ионы мешают один другому при поглощении, различные же ионы не конкурируют между собой. Такие анионы, как нитраты, сульфаты, фосфаты, оказывают стимулирующее действие на поглоще-

ние других ионов, по-видимому, вследствие активации процессов обмена.

Щелочные катионы в большей или меньшей степени конкурируют друг с другом при поглощении растением и с увеличением концентрации одного уменьшается поглощение другого катиона.

Взаимоотношения ионов при поглощении (конкурентные и неконкурентные) могут быть определены по анализу зависимости скорости поглощения от концентрации иона в среде. Для этого определяют зависимость скорости поглощения иона от его концентрации в присутствии какого-то другого иона и без него. Строят графики зависимости обратных величин скорости поглощения (ось ординат) и концентрации (ось абсцисс) в разных условиях. При конкурентном поглощении прямые пересекутся в одной точке на оси ординат. При неконкурентном поглощении прямые будут почти параллельны.

### Работа 5.1 Микрохимический анализ золы

**Цель работы:** выяснить с помощью микрохимических реакций, какие элементы входят в состав золы.

**Оборудование и материалы.** Древесная зола, пробирки, воронки, стеклянные палочки, фильтры, предметные стекла, салфетки марлевые, палочки с оттянутым носиком, микроскопы, 1 % раствор  $H_2SO_4$ , 1 % раствор  $NH_4OH$ , 1 % раствор  $Na_2HPO_4$ , 1 % раствор  $HNO_3$ , 1 % раствор  $(NH_4)_2MoO_4$ , 1 % раствор  $Sr(NO_3)_2$ , 1 % раствор желтой кровяной соли  $K_4/Fe(CN_6)/$ , 10 % раствор  $HCl$ .

**Ход работы.** Насыпать в пробирку табачной или печной золы и осторожно прилить 2–3 мл 10 %  $HCl$  для растворения зольных элементов. Жидкость отфильтровать через складчатый фильтр в чистую пробирку. В фильтрат опустить тонкую стеклянную палочку, с помощью которой капля фильтрата наносится на предметное стекло для открытия того или другого элемента.

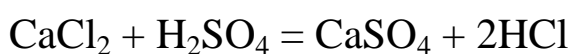
Капля зольного раствора наносится на предметное стекло, рядом с ней на расстоянии 1 см наносится капля реактива для открытия того или другого элемента. Обе капли соединяют узким

дугообразным канальцем с помощью специальной палочки с острым оттянутым концом.

Такой способ соединения капель обеспечивает медленный ход химических реакций, в результате которых получаются характерные кристаллы, за выпадением которых следят в микроскоп с малым увеличением. Препарат рассматривают без покровного стекла.

Применяя последовательно реактивы, открывать зольные элементы в нижеследующем порядке

### *1. Открытие кальция*



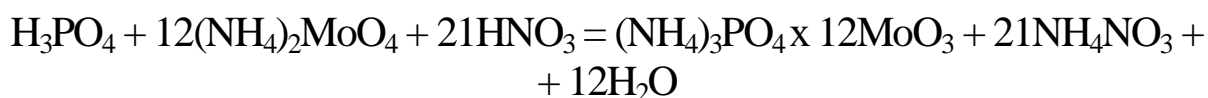
### *2. Открытие магния*

При открытии магния капля раствора сначала нейтрализуется аммиаком, а затем соединяется канальцем с реактивом.

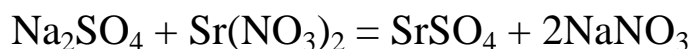


### *3. Открытие фосфора*

Капелька реактива (молибденовокислого аммония) соединяется сначала с каплей азотной кислоты, а затем соединяется канальцем с каплей раствора золы:

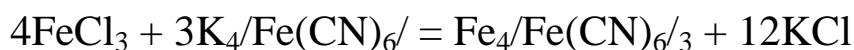


### *4. Открытие серы действием азотнокислого стронция*



### *5. Открытие железа*

Капли раствора золы смешиваются на предметном стекле, положенном на белую бумагу, с каплей раствора желтой кровяной соли:



Наблюдения под микроскопом не требуются.

## **Работа 5.2 Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корней методом Д.А. Сабинина и И.И. Колосова**

**Цель работы:** ознакомиться с методикой определения общей и рабочей адсорбирующей поверхности корней.

**Оборудование и материалы.** Бюретки, стаканы, цилиндры мерные, ФЭК, раствор метиленовой сини 0,0002 N, вода дистиллированная, проростки злаков с хорошо развитой корневой системой.

**Вводные пояснения.** Способ определения адсорбирующей поверхности корней основан на представлении об адсорбционном характере начального этапа поглощения веществ корнями растений. Определить поглощающую поверхность корней можно по адсорбции какого-либо иона, допуская, что при этом происходит равномерное покрытие корней молекулярным слоем адсорбируемого вещества. В качестве адсорбируемого вещества служит метиленовая синь, поглощение которой можно точно определить колориметрическим методом по изменению концентрации опытного раствора. Известно, что 1 миллиграмм метиленовой сини при молекулярной адсорбции покрывает  $1,05 \text{ м}^2$  поверхности адсорбента. При погружении корней в раствор метиленовой сини она через полторы-две минуты появляется внутри первого слоя клеток. И.И. Колосов установил, что при двукратном полутораминутном погружении корневой системы в раствор метиленовой сини концентрации 0,0002 N и происходит адсорбционное насыщение, как деятельной, так и недеятельной поверхности корневой системы.

При третьем полутораминутном погружении метиленовая синь поглощается только деятельной поверхностью, которая за этот промежуток времени адсорбировала поглощенную ранее метиленовую синь внутри клеток. Следовательно, рабочую адсорбирующую поверхность корней мы узнаем по изменению концентрации метиленовой сини при третьем погружении корней. Общая поверхность может быть определена по количеству поглощенной метиленовой сини при первых двух погружениях, когда достигнуто полное адсорбционное насыщение деятельной и недеятельной поверхности корня.

**Ход работы.** Налить из бюретки в три стакана одинаковое количество метиленовой сини (0,0002 N раствор). Объем раствора в стакане должен быть примерно в десять раз больше объема корневой системы. Стаканы необходимо пронумеровать.

Корни, извлеченные из сосуда с водой, осторожно обсушить фильтровальной бумагой и погрузить последовательно в сосуды с метиленовой синью на 1,5 минуты в каждый. При этом растворы необходимо перемешивать путем осторожного поворачивания корней.

Определить при помощи колориметра концентрацию метиленовой сини в стаканах после пребывания в них корней, используя в качестве раствора (стандартного) исходный раствор метиленовой сини, разбавленный в десять раз (1 часть раствора на 10 частей дистиллированной воды). Опытные растворы также необходимо развести в десять раз. Приготавливать разбавленные растворы следует в чистых сухих пронумерованных колбах.

*Таблица 12 – Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корней*

№ стаканов	Н <sub>1</sub> стандартного раствора	Н <sub>2</sub> испытуемого раствора				Концентрация метиленовой сини в мг/мл	
		отсчеты				стандартного раствора	испытуемого раствора
		1	2	3	среднее		

Объем раствора в мл	Количество метиленовой сини			Поглощение метиленовой сини				Адсорбирующая поверхность	
	до погружения	после погружения		из 1-го	из 2-го	из 1-го и 2-го	из 3-го	общая	рабочая
		1-й стакан	2-й стакан						

## Расчет адсорбирующей поверхности корня.

Умножая объем раствора в стакане на концентрацию раствора, вычислить количество метиленовой сини до и после погружения корней и по разности полученных величин количество краски, поглощенной корневой системой. Поглощение метиленовой сини в первых двух стаканах характеризует общую адсорбируемую поверхность корня, поглощение в третьем стакане – рабочую адсорбирующую поверхность. Умножая количество миллиграммов поглощенной метиленовой сини на  $1,05 \text{ м}^2$ , получим величину поверхности в квадратных метрах.

В выводах указывают величину общей и адсорбирующей поверхности корня у изученных растений.

## Тестовые контрольные задания

1. Атмосферный азот включается в круговорот веществ, благодаря деятельности ..... бактерий.
  - 1) хемосинтезирующих
  - 2) нитрозных
  - 3) азотфиксирующих
  - 4) денитрофицирующих
2. Аммонификаторы – это ...
  - 1) микроорганизмы, фиксирующие азот в аммонийной форме
  - 2) ферменты, аминирующие органические кислоты
  - 3) растения, предпочитающие питание аммонийным азотом
  - 4) микроорганизмы, осуществляющие процесс аммонификации
3. Количественное соотношение одно- и двухвалентных ионов регулирует вязкость цитоплазмы, при этом преобладание ионов ..... характерно для стареющих клеток.
  - 1) магния
  - 2) кальция
  - 3) калия
  - 4) натрия
4. Признаком недостатка калия является ...



- 1) потеря тургора
  - 2) снижение опушенности листьев
  - 3) пожелтение листьев с краев (ржавые пятна)
  - 4) усыхание точек роста
5. Пассивный транспорт ионов происходит ...
- 1) без затрат метаболической энергии
  - 2) за счет белковых переносчиков
  - 3) с затратой метаболической энергии
  - 4) идет против градиента концентрации
6. К легко утилизируемым элементам минерального питания относится ...
- 1) фосфор
  - 2) калий
  - 3) железо
  - 4) сера
7. Повторное, иногда многократное использование растением поглощенных корнями минеральных веществ, называется ...
- 1) утилизация
  - 2) реутилизация
  - 3) синергизм
  - 4) антагонизм
8. Значение калия для растительного организма заключается в том, что он ...
- 1) регулирует активность ферментов
  - 2) участвует в синтезе белка
  - 3) стабилизирует клеточную мембрану
  - 4) обеспечивает движение устьиц клеток
9. Процесс поступления в клетку из внешней среды ионов минерального питания с противоположными зарядами, в результате которого происходит взаимное ускорение транспорта каждого из них, называется ....
- 1) синергизмом
  - 2) антагонизмом
  - 3) фиксацией
  - 4) утилизацией
10. Симптомом фосфорного голодания растений является ...
- 1) нарушение структуры проводящих пучков листа
  - 2) хлороз листьев

- 3) деструкция хлоропластов
  - 4) синевато-зеленая окраска всей листовой пластины
11. Круговорот веществ осуществляется на ..... уровне организации живого.
- 1) клеточном
  - 2) популяционно-видовом
  - 3) биосферном
  - 4) организменном
12. Наибольшее влияние на величину катионообменной емкости корней оказывает такой элемент минерального питания, как ...
- 1) натрий
  - 2) цинк
  - 3) кальций
  - 4) хлор
13. Денитрификаторы – это ...
- 1) микроорганизмы, восстанавливающие нитраты до молекулярного азота
  - 2) ферменты, восстанавливающие нитраты в растениях
  - 3) ферменты, транспортирующие азот в клетку
  - 4) растения, предпочитающие нитратный азот
14. Элементы, которые в наибольшем количестве поглощаются растением; содержание их в растениях исчисляется целыми (десятыми) долями процентов, относятся к группе .... элементов.
- 1) макро
  - 2) незаменимых
  - 3) биогенных
  - 4) микро
15. Почвенный раствор, в котором катионы и анионы находятся в оптимальном соотношении, что обеспечивает наиболее эффективное использование растением питательных веществ, называется...
- 1) водным
  - 2) питательным
  - 3) физиологически уравновешенным
  - 4) ионным

16. Теория о механизме флоэмного транспорта была предложена Э. Мюнхеном и получила название «теория массового тока под давлением». По данной теории транспорт ассимилятов происходит по ..... законам.
- 1) химическим
  - 2) биологическим
  - 3) физическим
  - 4) физиологическим
17. Аммонификаторы являются важнейшими ... агроэкосистем.
- 1) редуцентами
  - 2) потребителями
  - 3) продуцентами
  - 4) консументами
18. К микроудобрениям относятся ...
- 1) удобрения, содержащие золу
  - 2) небольшое количество обычных элементов
  - 3) удобрения, содержащие микроорганизмы
  - 4) удобрения, включающие микроэлементы
19. Накоплению вегетативной массы растений способствует усиленное питание ....
- 1) P
  - 2) K
  - 3) N
  - 4) S
20. Восстановление нитратов до нитритов осуществляется ферментом ...
- 1) нитроаминотрансферазой
  - 2) нитратредуктазой
  - 3) нитрогеназой
  - 4) нитритредуктазой
21. Вязкость обусловлена трением молекул при их скольжении, которая зависит от содержания в цитоплазме воды, от величины сил сцепления между отдельными белковыми молекулами, от их структуры и конфигурации. К увеличению вязкости цитоплазмы приводят введение ионов ...
- 1) калия
  - 2) натрия
  - 3) хлора

- 4) кальция
22. Непосредственно соприкасается с почвенным раствором ...  
корня.
- 1) кора
  - 2) эпиблема
  - 3) перицикл
  - 4) эндодерм
23. Понятие о лимитирующих факторах было разработано ...
- 1) К.А. Тимирязевым
  - 2) В. Шелфордом
  - 3) Б. Коммонером
  - 4) В.И. Вернадским
24. В растении существует два градиента распределения элементов минерального питания: количество элемента по направлению от основания к верхушке растения уменьшается (базипетальный градиент) или увеличивается (акропетальный градиент). Первый тип характерен для ...
- 1) кальция
  - 2) калия
  - 3) фосфора
  - 4) азота
25. Предотвратить накопление нитратов в продукции защищенного грунта можно ...
- 1) оптимизацией условий освещения
  - 2) повышением температуры воздуха
  - 3) внесением высоких доз калийных удобрений
  - 4) частыми поливами
26. Для формирования прочной соломины и предотвращения полегания зерновым культурам требуется ...
- 1) молибден
  - 2) кремний
  - 3) марганец
  - 4) кобальт
27. Азот входит в состав ...
- 1) белков
  - 2) углеводов
  - 3) кетокислот
  - 4) жиров

28. Химические элементы, входящие в состав золы, остающейся после сжигания растительных тканей, называются ... элементами.
- 1) биогенными
  - 2) незаменимыми
  - 3) зольными
  - 4) микро
29. Восстановление нитритов до аммония осуществляется ферментом ...
- 1) нитроаминотрансферазой
  - 2) нитритредуктазой
  - 3) нитратредуктазой
  - 4) нитрогеназой
30. Теорию минерального питания сформулировал ...
- 1) И. Кноп
  - 2) Ю. Сакс
  - 3) О. Варбург
  - 4) Ю. Либих
31. Фермент нитрогеназа, осуществляющий фиксацию молекулярного азота, состоит из ... субъединиц.
- 1) двух
  - 2) трех
  - 3) четырех
  - 4) одной
32. Учение о круговороте элементов минерального питания было сформулировано ...
- 1) С.П. Костычевым
  - 2) Д.А. Сабининым
  - 3) Ж. Б. Буссенго
  - 4) Д.Н. Прянишниковым
33. На первом этапе восстановления нитратов необходим ...
- 1) марганец
  - 2) медь
  - 3) цинк
  - 4) молибден
34. Первым этапом поглощения веществ корнем является ...
- 1) активный перенос
  - 2) диффузия

- 3) обменная адсорбция
  - 4) пиноцитоз
35. Градиент концентрации кальция по оси растения ...
- 1) акропетальный
  - 2) прерывистый
  - 3) постоянный
  - 4) базипетальный
36. Повреждение апикальных меристем двудольных растений вызывает недостаток ...
- 1) кобальта
  - 2) магния
  - 3) меди
  - 4) бора
37. В растительной клетке кальций в большом количестве входит в состав ...
- 1) митохондрий
  - 2) хлоропластов
  - 3) клеточных стенок
  - 4) рибосом
38. При недостатке азота в первую очередь происходит подавление ...
- 1) водного обмена
  - 2) дыхания
  - 3) роста
  - 4) поглотительной деятельности корня
39. В условиях уплотнения почвы в корнях накапливается ...
- 1) углекислота
  - 2) глюкоза
  - 3) пировиноградная кислота
  - 4) этиловый спирт
40. Радиальный транспорт веществ по апопласту прерывается ...
- 1) ризодермой
  - 2) перициклом
  - 3) корой
  - 4) эндодермой
41. Основы вегетационного метода исследований разработал ...
- 1) К.А. Тимирязев
  - 2) Н.Т. Сосюр

- 3) Ж.Б. Буссенго
  - 4) А.С. Фаминцын
42. Фиксацию атмосферного азота осуществляет фермент ...
- 1) нитритредуктаза
  - 2) нитрогеназа
  - 3) нитратредуктаза
  - 4) трансфераза
43. Вегетационный метод позволяет изучить ... растений
- 1) эволюцию
  - 2) филогенез
  - 3) анатомию
  - 4) физиологию
44. Физические и технологические свойства почвы определяются, главным образом, ...
- 1) свободными ионами
  - 2) содержанием гумуса
  - 3) концентрацией почвенного раствора
  - 4) алюмосиликатными комплексами
45. Появление фиолетовой окраски листьев свидетельствует о недостатке ...
- 1) кальция
  - 2) азота
  - 3) фосфора
  - 4) калия
46. Ученый, который впервые показал, что превращение азота растений является циклическим процессом, был ...
- 1) И. Кноп
  - 2) Д.Н. Прянишников
  - 3) Д.А. Сабинин
  - 4) Ю. Сакс
47. Наблюдается хлороз верхних листьев при недостатке ...
- 1) калия
  - 2) железа
  - 3) кальция
  - 4) азота
48. При участии протонной помпы корни поглощают ...
- 1) хлор
  - 2) фосфаты

- 3) нитраты
  - 4) бор
49. «Метаболическим реактором» корня называют ...
- 1) перицикл
  - 2) кору
  - 3) эндодерму
  - 4) центральный цилиндр
50. Неблагоприятное действие алюминия на усвоение фосфора заключается в подавлении поступления фосфора в ...
- 1) вакуоли коры
  - 2) эндодерму
  - 3) эпидерму корня
  - 4) надземные органы
51. Накоплению нитратов в сельскохозяйственной продукции способствует(ют) ...
- 1) высокое содержание перегноя
  - 2) низкая влажность воздуха
  - 3) высокое значение рН среды
  - 4) высокие дозы азотных удобрений
52. Для сахаронакопления в корнеплодах большое значение имеет ... питание.
- 1) калийное
  - 2) фосфорное
  - 3) нитратное
  - 4) аммонийное
54. Физиологически нейтральной солью является ...
- 1) сульфат натрия
  - 2) аммиачная селитра
  - 3) хлористый калий
  - 4) натриевая селитра
55. Закладке репродуктивных органов способствует повышенное ... питание.
- 1) калийное
  - 2) фосфорное
  - 3) магниевое
  - 4) азотное
56. Почвенный поглощающий комплекс – это ...



- 1) подземная часть растений, активно поглощающая воду и элементы питания
  - 2) частички почвы, механически и физико-химически удерживающие ионы элементов минерального питания
  - 3) специфические добавки к микроэлементам
  - 4) сообщество микроорганизмов, ассоциированных с корнями растений
57. Условия эффективного использования растением нитратного и аммонийного азота установлены ...
- 1) Д.Н. Прянишниковым
  - 2) К.А. Тимирязевым
  - 3) Н.А. Максимовым
  - 4) Д.А. Сабининым
58. Практически не поглощается растением ...
- 1)  $\text{PO}_4^{-3}$
  - 2)  $\text{HPO}_4^{-2}$
  - 3)  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$
  - 4)  $\text{H}_3\text{PO}_4$
59. Инициация боковых корней происходит из ...
- 1) эпидермиса
  - 2) коры
  - 3) эндодермы
  - 4) перицикла
60. В составе аниона поглощается ...
- 1) калий
  - 2) сера
  - 3) магний
  - 4) кальций
61. На завершающем этапе восстановления нитратов необходим ...
- 1) марганец
  - 2) калий
  - 3) цинк
  - 4) хлор
62. Связь поглощательной деятельности корневой системы с дыханием установлена ...
- 1) Д.Н. Прянишниковым

- 2) К.А. Тимирязевым
  - 3) Н.А. Максимовым
  - 4) Д.А. Сабининым
63. Пустозерность у злаковых растений вызывает недостаток ...
- 1) Zn
  - 2) Cu
  - 3) Mo
  - 4) B
64. Задерживает репродуктивное развитие растений повышенное ... питание.
- 1) фосфатное
  - 2) азотное
  - 3) калийное
  - 4) сульфатное
65. В слабощелочной почве значительно снижается доступность для растений ...
- 1) кальция
  - 2) аммония
  - 3) железа
  - 4) калия
66. По свободному пространству осуществляется транспорт веществ за счет ...
- 1) антипорта
  - 2) симпорта
  - 3) диффузии
  - 4) активного переноса
67. Для выяснения роли разных элементов в жизни растений имел метод водных культур, разработанный ...
- 1) Д. Н. Прянишниковым и Д. А. Сабининым
  - 2) Ю. Саксом и И. Кнопом
  - 3) В. И. Палладиным и С. П. Костычевым
  - 4) Н. Т. Сосюр и Ж. Б. Буссенго
68. Атмосферный азот включается в круговорот веществ благодаря деятельности .... бактерий.
- 1) денитрофицирующих
  - 2) азотфиксирующих
  - 3) хемосинтезирующих
  - 4) нитрозных

69. Наибольшее содержание зольных элементов в ...
- 1) корнях
  - 2) стеблях
  - 3) листьях
  - 4) цветках
70. Повреждение концевых меристем (апексов) растения вызывает недостаток ...
- 1) Ca
  - 2) Mn
  - 3) N
  - 4) Cu
71. Мелколиственность плодовых и других сельскохозяйственных растений вызывает недостаток ...
- 1) Mo
  - 2) Zn
  - 3) Cu
  - 4) Mn
72. Период онтогенеза, на котором потребность растений в элементах минерального питания наибольшая. Это период ...
- 1) размножения
  - 2) старения
  - 3) цветения
  - 4) молодости
73. Элемент минерального питания, практически не реутилизирующийся в растении, это – ...
- 1) Ca
  - 2) K
  - 3) Mg
  - 4) N
74. Наибольший барьер в радиальном транспорте ионов в корне представляет ...
- 1) кора
  - 2) эндодерма
  - 3) перицикл
  - 4) эпидермис

## **Программа для самостоятельной подготовки к семинару по теме: «Минеральное питание растений»**

1. Содержание в растениях азота и зольных элементов и их распределение по тканям и органам растений.
2. Макроэлементы, их усвояемые соединения и физиологическая роль.
3. Микроэлементы, их усвояемые соединения и физиологическая роль.
4. Корневая система как орган поглощения и усвоения минеральных солей. Роль отдельных зон корня.
5. Обменная адсорбция ионов как первый этап поглощения.
6. Зависимость поглощения и ассимиляции солей от фотосинтеза, дыхания, синтетической деятельности, роста и развития растений.
7. Физиологически кислые и физиологически щелочные соли.
8. Роль корней в жизнедеятельности растений.
9. Взаимное действие ионов на растения (антагонизм, синергизм, аддитивность).
10. Аллелопатия. Реутилизация – вторичное использование элементов минерального питания.
11. Питательные вещества в почве и их усваиваемость.
12. Отношение растений к кислотности и щёлочности почвенного раствора.
13. Почва как среда развития микроорганизмов. Особенности питания бобовых растений. Симбиотические азотфиксаторы.
14. Физиологические основы применения удобрений.
15. Потребление солей в разные периоды роста и развития растений.
16. Методы диагностики минерального питания растений (основа вегетационного и полевого методов).
17. Визуальная диагностика. Физиологические расстройства при недостатке отдельных элементов.

## Тема 6 РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост и развитие растений – главные физиологические процессы, определяющие структуру, величину и качество урожая. Поэтому агроном должен хорошо знать их, уметь исследовать и контролировать. Рост – необратимое увеличение размеров и массы тела, связанное с новообразованием элементов структуры организма. Он складывается из роста клеток, тканей и органов.

Развитие – качественное изменение структуры и функций растения и его отдельных частей – органов, клеток, тканей, возникающих в процессе онтогенеза.

Все процессы роста и развития растений осуществляются через деление, растяжение и дифференциацию клеток. Рост в длину и ветвление побегов и корней происходит благодаря деятельности апикальных меристем, рост в толщину – благодаря деятельности камбия.

Каждая клетка в своем росте проходит три фазы:

- 1) меристематическую или эмбриональную,
- 2) роста или растяжения,
- 3) дифференциации.

Общий закон роста – его неравномерность и периодичность. Вначале рост органа или всего растения происходит медленно, затем быстрее, затем вновь замедляется. Нарастание общей массы органа или растения выражают в виде плавной, более или менее симметричной кривой с одним максимумом. Рост растения регулируется фитогормонами – веществами высокой физиологической активности. К ним относятся стимуляторы роста: ауксины, гиббереллины, кинины. Существуют фитогормоны, ингибирующие рост.

Наряду с внутренними факторами гормональной регуляции на рост растений сильное воздействие оказывают факторы внешней среды: свет, температура, влажность, условия минерального питания.

Процессы роста и развития растения относятся к числу важнейших проявлений их жизнедеятельности. Явления роста и развития не однозначны, они представляют собой две взаимосвязанные стороны единого процесса жизни.

Рассматривать рост как простое увеличение массы и размеров организма ошибочно. В таком определении не отражены сложные процессы обмена веществ, новообразования элементов структуры клеток, органов, организма, влияющих на увеличение массы и размеров. В настоящее время существует общепринятое понятие роста. Рост – это процесс новообразования, элементов структуры, сопровождающийся увеличением количественных и качественных показателей, обусловленных доминированием процесса синтеза над распадом. Развитие – качественные изменения обмена веществ, приводящие к новым формам роста. Процессы роста и развития неразрывно связаны между собой.

Наиболее общей закономерностью роста, присущей всем живым организмам, является его ритмичность. Согласно представлению о «большом периоде роста», отдельный орган или его участок сначала растут медленно, затем их рост ускоряется, достигает максимальной величины, после чего постепенно замедляется. Обширный экспериментальный материал свидетельствует о том, что ритм роста зависит от внутренних причин, от характера обмена веществ, хотя может изменяться и под влиянием внешних факторов.

Рассматривать рост отдельных клеток, определяющий увеличение размера и массы органа, необходимо различать три фазы (или три этапа) роста: эмбриональную, растяжения и дифференцировки. Эти этапы роста различаются по направленности процессов обмена веществ, по скорости увеличения объема клеток, по их готовности к выполнению специфических функций в организме.

В целом растении четко регулируются последовательность и закономерности протекания тех или иных процессов. В первую очередь направление, а также характер роста и развития растений зависят, конечно, от потенциальных возможностей организма, заложенных в их геноме. Однако реализация этих возможностей обусловлена рядом факторов, регулирующее действие которых может проявляться по-разному: во-первых, – через управление синтезом ферментов (транскрипция, трансляция, работа рибосомного аппарата), во-вторых, – через регуляцию активности ферментов (в основном за счет аллостерического действия), в-третьих, – изменяя свойства цитоплазматических мембран. Строгая кооперация деятельности всех органов целого растения до-

стигается наличием различных систем регулирования, к которым относятся и фитогормоны.

По определению Д. А. Сабина, к фитогормонам относятся вещества, обладающие способностью в небольших количествах вызывать физиологические процессы, протекающие на основе физических и химических изменений; являющиеся продуктами обмена веществ организма; действующие в иных частях организма, помимо тех, где они вырабатываются.

Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что фитогормоны влияют на все стороны метаболизма растений, однако для нормальной жизнедеятельности последних необходимо кооперативное действие всех фитогормонов в определенных концентрациях.

Многочисленные проявления роста растений нельзя рассматривать в отрыве от их соответствия определенному периоду индивидуального развития, или жизненного цикла растения. В зависимости от выбранных критериев онтогенез растения можно расчленить на вегетативный и репродуктивный периоды, на возрастные периоды, фенологические фазы, этапы органогенеза и т. д. Переход растений из одного качественного состояния в другое характеризуется не только изменением формы, но в первую очередь коренными изменениями характера обмена веществ. Регулирующее действие внешних воздействий проявляется в задержке или же ускорении прохождения отдельных этапов развития. Природа рецепторов, воспринимающих сигнал внешней среды, и механизм ответных реакций привлекают внимание физиологов на протяжении многих десятилетий. Установлена важная роль фитохромной системы растений в фотоперидической реакции и целом ряде метаболических процессов.

На S-образной кривой роста можно выделить четыре основных элемента: 1 – начальный индукционный, или лаг-период; 2 – логарифмическая фаза; 3 – фаза замедления роста; 4 – фаза стационарного состояния, во время которого отсутствует видимый рост. Продолжительность отдельных фаз различна у разных растений и может значительно колебаться в зависимости от ряда внутренних и внешних факторов. Существенно различна также в отдельных случаях крутизна подъема и падения кривой.

Во время лаг-фазы рост растения крайне замедлен. Здесь

идут скрытые процессы, подготавливающие организм к интенсивному (видимому) росту во время логарифмической фазы. Наступающее затем замедление роста связано с общим старением организма – смещением равновесия в сторону накопления инактивирующих веществ, торможением синтеза и обновления белков, затуханием физиологических функций. По окончании ростовых процессов растение переходит в стационарную фазу.

Ритмичность роста. Одной из характерных особенностей роста всех живых организмов является чередование замедленного и интенсивного роста клетки, органа, организма и популяции, называемой ритмичностью роста. Так, если измерять рост растения через определенные промежутки времени и полученные величины приростов затем изобразить графически, то получится волнообразная кривая.

Замедление и полное прекращение роста растений в природных условиях часто совпадают с наступлением неблагоприятных внешних условий, что и дало основание считать ритмичность роста лишь следствием действия внешних условий. Однако имеются многочисленные факты, подтверждающие эндогенную причину ритмичности роста. Установлено, что в тропиках, где температура колеблется незначительно, практически все растения имеют периодическую приостановку роста. Изучая интенсивность роста древесных пород нашей страны, Д. А. Сабинин обнаружил, что приостановка роста

у них происходит еще в июле, хотя по погодным условиям этот месяц наиболее благоприятен для роста. По его мнению, причина ритмичности ростовых процессов состоит в несоответствии скоростей синтеза жизненно важных веществ во время роста, в частности она зависит от уровня нуклеиновых кислот в меристеме точек роста.

Наличие длительных периодов отсутствия видимого роста приводит растение состоянию покоя побегов многолетних и семян однолетних растений. Такая приостановка роста у растений средней полосы северного полушария совпадает с наступлением осенне-зимнего периода. Во время покоя происходят значительные биохимические и структурные изменения в точках роста, обеспечивающие дальнейший интенсивный рост.

В формировании растения участвуют тонкие механизмы ре-



гуляции и координации деятельности различных органов и клеток организма. Для осуществления координации в растениях могут использоваться два типа механизмов: системы химических «посыльных», направляющих активность клеток и, таким образом, вынуждающих их выполнять те или иные необходимые функции, и системы физических полей. К первому типу относятся растительные гормоны, ко второму – электрические и метаболические градиенты давления и газообмена. Продуктом деятельности всех этих систем является сложный растительный организм.

Химические вещества, которые могут участвовать в управлении ростом, называются регуляторами роста. Физиологи растений различают четыре типа таких регуляторов: ауксины, гиббереллины, цитокинины и ингибиторы. Рассмотрим физиологическую роль одной группы этих веществ – ауксинов.

Открытие ауксинов способствовали опыты, цель которых была в изучении одного из корреляционных эффектов, а именно – фототропизма. Ч. Дарвин нашел, что фототропическая реакция колеоптиля злака зависит от верхушки колеоптиля, в котором, как обнаружил Вент, имеется некоторое вещество, регулирующее рост, – ауксин. Кенль и др. показал, что ауксин является (3-индолилуксусной кислотой (р-ИУК, или просто ПУК). Число химических веществ, обладающих способностью стимулировать рост по типу ИУК, весьма велико. Это соединения группы индола, нафтильные производные, фено-кислосоединения и бензоаты. Однако корреляционный эффект, подобный эффекту ауксина, вызывается значительно меньшим числом веществ, так как очень немногие синтетические регуляторы роста способны к поляризованному передвижению по растительным тканям.

Первыми надежными биометодами определения ауксинов, применяемыми и в наши дни, являются изучение реакции изгиба (при односторонней обработке) или исследование действия на прямой рост (при погружении в раствор регулятора роста) колеоптилей. В настоящее время тест на вытягивание в длину в сочетании с методом хроматографии на бумаге позволяет изучать природу и локализацию эндогенных ауксинов.

Увеличение концентрации ауксина выше некоторой оптимальной приводит к обратному эффекту – резкому замедлению

роста. Ауксины играют существенную роль в различных корреляционных эффектах, например тропизмах. С ними же связано и явление апикального доминирования, опадения листьев, дифференцировка органов и тканей.

В высших растениях ауксин обычно образуется в меристемах и растущих тканях. Классическим примером может служить синтез этого гормона в верхушке coleoptily злаков. Ауксин обладает способностью полярно передвигаться по многим растительным тканям, и в силу этого он оказывает физиологическое влияние на зоны, расположенные на значительном расстоянии от мест его образования. Растения часто получают ауксин от своих паразитов лг. и от симбионтов, например, образование клубеньков на корнях бобовых происходит под действием ауксина, синтезируемого клубеньковой бактерией.

Продукты окисления ауксина разнообразны. В процессе разложения ауксина образуется ряд промежуточных продуктов, что затрудняет их идентификацию.

Не только образование гормона роста, но и его разложение, перевод в неактивную форму путем связывания, – это рычаги тонкого механизма регуляции роста и развития растения.

Специфические свойства coleoptily злаков как объектов для изучения влияния ростовых веществ. При изучении ростовых процессов принципиальное методическое значение имеет выбор объекта. Для этой цели с успехом могут быть использованы coleoptily проростков злаков, где фазы роста клеток четко разграничены во времени. Продолжительность одной и той же фазы роста клеток у coleoptily различных злаков различна. У пшеницы деление клеток в coleoptily продолжается 48 ч, у овса – 54 ч, у кукурузы – 72 ч. Неодинакова продолжительность и фазы «чистого» растяжения, которая зависит от условий выращивания и сортовых особенностей культуры. После прорыва coleoptily настоящим листом происходит прекращение роста в длину и увеличение массы coleoptily.

Известно, что из семян злаков в coleoptily переходит предшественник гормона роста, который перемещается в верхушку coleoptily, и там происходит превращение предшественника в деятельный ростовой гормон (ауксин). Затем этот гормон роста распространяется вниз по coleoptily. Если отделенный от

семени колеоптиль декапитировать, то клетки, находящиеся в фазе растяжения, не в состоянии сами синтезировать ростовые вещества. Поэтому изолированные участки колеоптиля, клетки которого находятся в одной фазе роста – растяжения, являются хорошим объектом для изучения влияния экзогенных гормонов роста.

Индивидуальное развитие растений – процесс многоплановый и взаимообусловленный, в котором старение и отмирание одних органов идет параллельно с новообразованием и развитием других. С возрастом происходят физиолого-биохимические изменения отдельных частей и всего растения в целом, приводящие в конце концов к естественной смерти организма. В неблагоприятных условиях внешней среды могут происходить необратимые нарушения метаболизма, приводящие к быстрой гибели растения. Удобной моделью для выяснения некоторых закономерностей деградации растений могут служить одноклеточные организмы. Полагают, что у бактерий, дрожжей и многих растительных форм, размножающихся вегетативным путем, естественный процесс старения отсутствует, а отмирание их клеток происходит в результате действия неблагоприятных факторов внешней среды. Известно, однако, что многие микроорганизмы в течение более или менее длительного времени способны переживать действие таких факторов, сохраняя свою индивидуальность.

Процессы выживания, а также сохранения в темноте нежизнеспособных клеток *Anabaena variabilis* – облигатно фототрофной нитчатой сине-зеленой водоросли – сопровождается деструкцией их внутриклеточных компонентов. Поскольку для облигатно фототрофных сине-зеленых водорослей свет является единственным фактором, который обеспечивает их рост и развитие, только он может быть индикатором повреждений в клетках, вызванных нахождением их в темноте. Эти повреждения могут оказаться существенными или несущественными для последующей световой жизни водоросли. Продление периода инкубации клеток в темноте до трех недель приводит к снижению скоростей биосинтетических реакций, однако на свету происходит постепенное восстановление скорости роста и функций клетки.

Дальнейшее пребывание культуры водоросли в темноте (более месяца) приводит к таким повреждениям в клетках, которые

не репарируются на свету. В клетке начинается деструкция, при сохранении постоянного числа клеток в культуре в короткие сроки происходит разрушение их внутриклеточных компонентов: белка, РНК, ДНК. Очень интенсивному процессу деградации на свету подвергаются пигменты, быстрее всего – каротиноиды, вслед за ними – хлорофилл, и еще медленнее – фикоцианин, в результате чего происходит быстрое обесцвечивание культуры через промежуточную стадию интенсивной голубой окраски клеточных суспензий. Процесс световой деструкции клеток *Atiabaena variabilis* сопровождается значительным возрастанием скоростей поглощения ими  $O_2$ . Удаление из среды  $O_2$  перед перенесением клеток на свет защищает клетки от фотодеструкции.

Обнаружение процесса фотодеструкции клеток *Anabaena variabilis* на определенном этапе их темновой инкубации при последующем перенесении на свет, естественно, ставит вопрос о природе этого явления. Процесс фотодеструкции происходит в полноценной питательной среде, т. е. в условиях, обеспечивающих интактным клеткам их нормальное развитие. Процесс индуцируется светом, независимо от его интенсивности. И, кроме того, в процессе фотодеструкции участвуют фотосинтетические пигменты и кислород.

Видимый свет потенциально вреден для многих клеток, включая растительные и животные, клетки эукариотных и прокариотных микроорганизмов, как фотосинтезирующих, так и нефотосинтезирующих. Причиной повреждающего действия света на живые клетки является образование синглетного кислорода в результате переноса энергии на  $O_2$  с возбужденной светом и находящейся в синглетном состоянии окрашенной молекулы (например хлорофилла).

Каротиноиды считаются универсальным защитным механизмом от повреждающего действия фотоокисления не только у фотосинтезирующих, но и у нефотосинтезирующих организмов. Возможно, в клетках сине-зеленых: водорослей защитную функцию от фотоокисления; может иметь и фикоцианин.

Длительное выдерживание культуры клеток; водоросли в темноте приводит к необратимым изменениям, «поломкам» в системе защиты клетки от фотоокисления, и поэтому оно становится причиной быстрой деструкции клеток при перенесении их на

свет. Вероятно, что и массовое отмирание сине-зеленых водорослей в местах вызываемого ими «цветения» воды в природе может протекать по тому же механизму.

## **Работа 6.1 Определение жизнеспособности и всхожести семян**

**Цель работы:** ознакомиться с методикой жизнеспособности и всхожести семян.

**Оборудование и материалы.** Растильни, полоски фильтровальной бумаги шириной 10–12 см, марлевые салфетки, лезвия, раствор 0,2 % кислого фуксина, намоченные семена укропа, проса, пшеницы, овса, ячменя, гороха.

**Вводные пояснения.** В строении семян выделяют три части: семенную кожуру, эмбриональную часть или зародыш и вместилище запасных питательных веществ – эндосперм или перисперм. Питательные вещества могут концентрироваться также в семядолях зародыша. Всхожесть семян во многом зависит от степени развития и состояния зародыша, то есть от их жизнеспособности. Жизнеспособность может быть определена путем их окрашивания в различных красителях. Живая цитоплазма не проницаема для красок, тогда как мертвая быстро и хорошо окрашивается.

**Ход работы.** Для определения жизнеспособности и всхожести семян отбирают четыре пробы по 100 штук мелкосемянных культур (моркови, петрушки, хлебных злаков) и по 50 крупносемянных (гороха, фасоли, бобов). Семена до начала работы помещают в чашки Петри и выдерживают 10 часов.

Две пробы по 100–50 семян разделяют вдоль так, чтобы срез прошел через середину зародыша. Половинки семян (одну из них) помещают в раствор 0,2 % кислого фуксина на 25 минут. Затем семена промывают водой на марлевой салфетке и помещают на бумагу или стекло. Далее отделяют окрасившиеся семена (нежизнеспособные) от неокрасившихся семян (жизнеспособных) и определяют процент жизнеспособности. Оставшиеся пробы по 100–50 штук закладываются в растильни на сложенную гармошкой фильтровальную бумагу, которую смачивают ежедневно во-

дой в течение 1–2 недель. На очередном занятии подсчитывают количество проросших семян.

*Таблица 13 – Определение жизнеспособности и всхожести семян*

Культура	Количество семян в пробе, шт.	Количество семян, шт.		Количество семян, шт.		Отношение реальной всхожести к потенциальной
		окрашенных	неокрашенных	проросших	непроросших	

Результаты определения жизнеспособности и всхожести семян сопоставляют и делают выводы о реальной всхожести семян.

## **Работа 6.2 Влияние света на процесс прорастания семян**

**Цель работы:** провести сравнение роста растений, выращенных в темноте и на свету. Дать анализ полученных данных.

**Оборудование и материалы.** Весы технические, разновесы, влажные опилки, пластмассовые горшки, сушильный шкаф, линейки, бумага для пакетов, воздушно-сухие семена (гороха, фасоли, люпина, пшеницы, ячменя, овса).

**Вводные пояснения.** В семенах различных растений преобладают либо жиры, либо углеводы в форме крахмала. Содержание жира в масличных семенах достигает 30–60 %. В крахмалистых жира мало. Белковые вещества составляют меньшую часть запасов семени, у некоторых видов достигая 25 % от веса семени. Масличные семена обычно содержат больше белков, чем крахмалистые. В совершенно сухих покоящихся семенах все группы веществ способны сохраняться в неизменном состоянии в тече-

ние долгого времени. При замачивании семян в них начинаются сложные биохимические процессы, в ходе которых сложные органические вещества превращаются в более простые. Все эти реакции идут при участии гидролитических ферментов и принадлежат к общему типу гидролитических реакций. Процессы распада в прорастающих семенах переходят в процессы синтеза, связанные с образованием молодых органов. При этом одни части семени (эндосперм, семядоли) дегенерируют, отдавая содержащиеся в них питательные вещества, а другие (эмбриональные части зародыша) быстро увеличиваются в размерах и дают начало вегетативным органам. Происходит передвижение веществ по телу растения: передвигаются сахара, аминокислоты, амиды. На свету в семядолях и листьях происходит процесс фотосинтеза и образования органических веществ. Из листьев органические вещества распределяются по всему телу растения: часть их утилизируется растущими частями, часть превращается в образующиеся запасные органы. При этом происходят процессы, обратные тем, которые происходят при прорастании. Прорастающие семена активно дышат.

Если прорастание семян идет в отсутствие света, то рост вегетативных органов идет в основном за счет запасных веществ семени, растение вытягивается, не имеет зеленой окраски. Такие растения называются этиолированными. Их вес меньше, чем вес растений, выросших на свету, так как ими не создаются органические вещества в процессе фотосинтеза.

#### **Ход работы. Закладка опыта.**

Отобрать тщательно две порции семян по 30 штук, если опыт ведется с горохом, фасолью, люпином или кукурузой; по 100 штук, если в качестве объекта исследований используются семена пшеницы или ячменя. Отобранные семена взвесить на технических весах. Вес обеих порций должен быть примерно одинаковым. Цифры записать в таблицу 14.

Семена первой пробы посеять в горшок с влажными опилками, проделав отверстия в дне горшка. Для более равномерной заделки дно горшка покрывают небольшим слоем опилок, который уплотняют и выравнивают. На него раскладывают семена на одинаковом расстоянии друг от друга и засыпают сверху опилка-

ми на 1–2 см. На горшке написать простым карандашом фамилии работающих и номер группы, и поставить в темный шкаф.

*Таблица 14 – Вес проб и количество семян в пробе*

№ пробы	Вес пробы, г	Количество семян в пробе, шт.
1		
2		

Вторую пробу семян заложить в бумажный пакетик, предварительно сделав на нем соответствующую надпись, и поместить в сушильный шкаф на 6 часов, для того, чтобы определить влажность семян. Ликвидация опыта проводится через две недели после закладки.

**Ликвидация опыта.**

1. Сделать описание опытных растений, обратив внимание на признаки этиоляции (цвет, положение стеблей в пространстве и т. д.).

2. Измерить 10 опытных растений, вывести среднее и сравнить с данными, полученными при измерении растений, выращенных на свету.

Результаты измерений оформить по таблице 15.

*Таблица 15 – Определение высоты растений, выращенных на свету и в темноте*

№ растения	Высота выращенных растений, см	
	в темноте	на свету
1		
2		
3		
4		
5		
6		
7		
8		
9		
10		
Среднее значение		



Осторожно отмыть от опилок все проростки, выросшие в темноте, пользуясь большой простоквашницей. Отобрать все целые растения, обратив внимание, в случае работы с бобовыми, чтобы количество кожурок с семян строго соответствовало количеству отобранных проростков. Проростки обсушивают фильтровальной бумагой и взвешивают. Затем закладывают в пакет из фильтровальной бумаги, на котором записывают номер растения и фамилии работающих. Затем материал помещается в сушильный шкаф для определения содержания воды в проростках. При работе с люпином семенную кожуру просушивают в отдельном пакете.

Расчеты и подведение итогов работы производятся на следующем занятии.

### **1. Определение влажности семян**

Взвесить семена, не вынимая из пакета; полученные данные занести в таблицу 17. Затем высыпать семена и взвесить пакет. Вес сухих семян определить по разности между первым и вторым весом.

Зная вес воздушно-сухих семян (таблица 15) и абсолютно сухих семян, рассчитать по разности между ними содержание воды в семенах. Высчитать влажность семян в процентах (процент воды от веса воздушно-сухих семян).

### **2. Определение количества абсолютно сухих веществ в семенах и проростках**

Если число взятых для учета проростков равно числу посеянных семян, то количество абсолютно сухого вещества в посевном материале определяется просто путем имевшейся в них воды. Если же была отобрана только часть проростков, то высчитывается вначале воздушно-сухой, а затем абсолютно-сухой вес количества семян, соответствующих числу проростков. Данные заносятся в схему

### **3. Определение содержания воды в проростках**

Взвесить проростки вместе с пакетом, вес записать. Высыпать содержание пакета (без потерь на чистую бумагу), взвесить пакет, записать вес и материал снова поместить в пакет. По потере в весе растительного материала при высушивании определить содержание воды в проростках в процентах.

4. Сравнивая абсолютно сухой вес семян и абсолютно сухой вес проростков в процентах, определить потерю запасных питательных веществ при проращении.

*Таблица 16 – Трата запасных веществ на дыхание в процессе проращения семян*

Масса 10 семян, г		Содержание воды в семенах, %	Масса 10 проростков, г		Содержание воды в проростках, %	Потеря сухого вещества	
Воздушно сухая	Абсолютно сухая		Сырая	Абсолютно сухая		в г на 10 семян	в % от абсолютно сухой массы семян

Сделать выводы о причинах изменения сырой и сухой массы при проращении семян.

### **Работа 6.3 Периодичность роста древесных побегов**

**Цель работы:** ознакомиться с характером роста древесных побегов.

**Оборудование и материалы.** Побег древесных растений (клена, березы, тополя, дуба, липы, яблони, груши), линейки.

**Вводные пояснения.** Побег растет неравномерно. Вначале наблюдается медленный рост, затем он достигает максимума и, наконец, снова замедляется и прекращается. Таким образом, наблюдается периодичность роста побега, которая характеризуется законом большого периода роста. Периодичность роста про-

является в том, что междоузлия, образующиеся по мере нарастания побегов, имеют неодинаковую длину. В большинстве случаев она увеличивается от основания к середине, где достигает максимума, а к верхушке – опять уменьшается.

**Ход работы.** Измеряют линейкой длину междоузлий растения какой-либо древесной породы. Результаты измерений записывают в нижеследующую таблицу 17.

*Таблица 17 – Длина междоузлий побега*

Номер междоузлия от основания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Длина междоузлий, см												
Длина побега, см												

На основании полученных результатов строят кривые роста междоузлий и роста побега.

По ординате откладывают длину междоузлия и длину побега, по абсциссе номера междоузлий, считая от основания побега.

В выводах отмечают неравномерность ростовых процессов.

#### **Работа 6.4 Значение листьев для укоренения черенков (по Руге)**

**Цель работы:** показать значение листьев для образования придаточных корней.

**Оборудование и материалы.** Стаканы фаянсовые или стеклянные, обернутые черной бумагой, лезвия бритвы, растения традесканции.

**Вводные пояснения.** Ауксины образуются в верхушечных меристемах стеблей, в растущих зародышах, в верхушках колелоптилей, а также в листьях. Из листьев они транспортируются в стебли, где и могут вызывать образование придаточных корней. Сравнительно немногие растения (тополь, некоторые виды ивы)

содержат в стеблях большой запас ауксинов и способны к укоренению безлистных черенков. Для вегетативного размножения большинства растений используют зеленые (облиственные) черенки.

**Ход работы.** Срезать шесть по возможности одинаковых черенков традесканции с пятью-шестью листьями. У двух черенков удалить все листья, у двух других оставить два верхних листа, у третьей пары оставить все листья. Поставить черенки в стаканы с водопроводной водой и выставить на свет (в связи с тем, что свет тормозит корнеобразование, нужно использовать фаянсовые стаканы или обернуть стеклянные стаканы черной бумагой).

Через 1–2 недели осмотреть и зарисовать растения.

Сделать выводы о значении листьев для образования придаточных корней.

### Тестовые контрольные задания

1. Большая кривая роста, описывающая ростовые процессы, носит S-образный характер и делится на отдельные участки (фазы). В период генеративной стадии развития растений наблюдается такая фаза роста, как ...
  - 1) замедления
  - 2) лаг
  - 3) ускоренного роста
  - 4) стационарного
2. Для замедления созревания плодов рекомендуется...
  - 1) хранить их в атмосфере углекислоты
  - 2) хранить их в атмосфере этилена
  - 3) обработать дефолиантами
  - 4) обработать малатом
3. Растения, не способные переходить к репродуктивной фазе без воздействия в течение определенного времени пониженными (отрицательными) температурами, называются ...
  - 1) озимыми
  - 2) короткодневными
  - 3) холодолюбивыми
  - 4) яровыми
4. Критерием развития растений является ...

- 1) увеличение размеров листьев
  - 2) переход к цветению
  - 3) увеличение размеров корней
  - 4) увеличение числа клеток
5. Ускоренное развитие озимых культур однолетних растений при предварительном воздействии на них определенного периода низких положительных температур, называется ...
- 1) этиоляцией
  - 2) яровизацией
  - 3) скарификацией
  - 4) стратификацией
6. Для прерывания покоя клубней картофеля и луковиц некоторых однолетних растений применяют ...
- 1) фосфаты
  - 2) калийные удобрения
  - 3) тиомочевину
  - 4) марганцовокислый калий
7. Вещества, образующиеся в очень малых количествах в одной части растения, транспортирующиеся в другую его часть, вызывающие там специфическую ростовую или формообразовательную реакцию, называются ...
- 1) ингибиторами
  - 2) ассимилятами
  - 3) пигментами
  - 4) фитогормонами
8. Активируют работу нижнего концевого двигателя, а также открывание устьиц ...
- 1) этилен
  - 2) ауксины
  - 3) цитокинины
  - 4) гиббереллины
9. Для гиббереллинов характерны следующие признаки ...
- 1) тормозят биосинтез хлорофилла
  - 2) активируют рост стеблей растений
  - 3) регулируют рост тех клеток, где образовались
  - 4) образуются во всех органах растений
10. Рост растения – это ...
- 1) новообразования структуры элементов

- 2) увеличение количества органических веществ
  - 3) увеличение размеров
  - 4) увеличение массы
11. Геотропическую реакцию растений контролирует ...
- 1) гиббереллин
  - 2) цитокинин
  - 3) этилен
  - 4) ауксин
12. Прорастание семян начинается с ...
- 1) гидролиза запасных веществ
  - 2) набухания
  - 3) разрастания эмбриональной ткани
  - 4) деления клеток
13. Ростовые движения бывают двух типов: тропизмы и настии. Движениями, относящимся к настиям, являются ...
- 1) закрывание соцветий одуванчика вечером
  - 2) рост корней по направлению к центру земли
  - 3) изгиб корней гороха к воде
  - 4) поворачивание корзинок подсолнуха к солнцу
14. Накопление в растительных тканях ингибиторов роста происходит ...
- 1) после помещения растений в темноту
  - 2) перед вступлением растений в состояние покоя
  - 3) перед выходом растений из состояния покоя
  - 4) при увеличении интенсивности освещения
15. Сигналом для перехода растений в состояние вынужденного покоя является ...
- 1) влажность
  - 2) ветер
  - 3) продолжительность
  - 4) температура
16. Круговые или качательные движения растущих органов растений (усики, вьющиеся стебли), называются ...
- 1) тропизмами
  - 2) нутацией
  - 3) настиями
  - 4) сейсмонастическими движениями

17. Гормоны роста и развития растений, активирующие рост отрезков coleoptилей, стеблей и корней, вызывающие тропические изгибы, называются ...
- 1) гиббереллинами
  - 2) цитокининами
  - 3) абсцизовой кислотой
  - 4) ауксинами
18. Отсутствие благоприятных условий для роста растений, называется ... покоем.
- 1) глубоким
  - 2) вторичным
  - 3) предварительным
  - 4) вынужденным
19. Максимальной способностью к вегетативному размножению растение обладает на таком этапе онтогенеза, как ...
- 1) зрелость
  - 2) размножение
  - 3) старости
  - 4) ювенильный
20. Для цитокининов характерны следующие признаки: ...
- 1) активируют рост стебля растения
  - 2) активируют деление клеток
  - 3) регулируют рост тех клеток, где образовались
  - 4) действуют в сравнительно высоких концентрациях
21. Изучение возрастных изменений растительного организма позволило ... создать теорию циклического старения и омолаживания растений.
- 1) А.Т. Мокроносову
  - 2) А.Л. Курсанову
  - 3) Н.П. Кренке
  - 4) Н.И. Якушкиной
22. Растения, цветущие и плодоносящие несколько раз в году, называются ...
- 1) длиннодневными
  - 2) тропическими
  - 3) репродуктивными
  - 4) ремонтантными

23. Формирование характерных особенностей в соответствии с принадлежностью к конкретной специализированной ткани происходит в фазу ... клетки.
- 1) дифференциации
  - 2) деления
  - 3) растяжения
  - 4) эмбриональную
24. Весной переходу древесных растений в активное состояние способствует ...
- 1) увеличение длины дня
  - 2) увеличение влажности почвы
  - 3) изменение влажности воздуха
  - 4) повышение освещенности
25. Процесс эволюционного развития растительных организмов, принадлежащих к определенному таксону, называется ...
- 1) морфогенезом
  - 2) онтогенезом
  - 3) филогенезом
  - 4) возрастным спектром
26. Стратификация, т.е. выдерживание семян во влажных условиях при пониженной температуре, ...
- 1) продлевает покой
  - 2) снабжает гормонами
  - 3) тормозит прорастание
  - 4) способствует их прорастанию
27. Фотопериодическая реакция успешно осуществляется лишь при освещении растений светом определенной длины волны. Наиболее активны при фотопериодической реакции ... лучи солнечного спектра.
- 1) желтые
  - 2) красные
  - 3) голубые
  - 4) зеленые
28. Направление транспорта веществ регулируется ...
- 1) фитогормонами
  - 2) витаминами
  - 3) нуклеиновыми кислотами
  - 4) белками



29. Стратификация семян эффективна для ... культур.
- 1) зерновых
  - 2) плодовых
  - 3) бобовых
  - 4) технических
30. В комплекс гормонов цветения входят ...
- 1) этилен и полифенолы
  - 2) ауксины и этилен
  - 3) цитокинины и абсцизовая кислота
  - 4) гиббереллины и антезины
31. Движение при одностороннем действии фактора называется ...
- 1) тропизмами
  - 2) настьями
  - 3) тургорными
  - 4) нутациями
32. Онтогенез делится на .... этапов.
- 1) 12
  - 2) 10
  - 3) 15
  - 4) 5
33. В процессе созревания в семенах уменьшается содержание ...
- 1) воды
  - 2) магния
  - 3) азота
  - 4) фосфора
34. Физиологическую самостерильность перекрестно опыляемых растений установил ...
- 1) С.Г. Навашин
  - 2) М.Х. Чайлахян
  - 3) К.А. Тимирязев
  - 4) Ч. Дарвин
35. Мевалоновая кислота является предшественником ...
- 1) гиббереллина
  - 2) этилена
  - 3) цитокинина
  - 4) ауксина
36. Только на коротком дне на яровизацию реагируют ...
- 1) двулетники

- 2) озимые
  - 3) яровые
  - 4) двуручки
37. У пшеницы во время налива семян формируется ...
- 1) плотность колоса
  - 2) озерненность колоса
  - 3) масса зерновки
  - 4) число колосков в колосе
38. Для эмбриональной фазы роста клетки наиболее характерно ...
- 1) образование центральной вакуоли
  - 2) увеличение размеров
  - 3) утолщение клеточной стенки
  - 4) клеточное деление
39. Влияние одних частей организма на скорость и характер роста других называют ...
- 1) настиями
  - 2) корреляцией
  - 3) гомеостазом
  - 4) полярностью
40. В основе пикировки (удаления кончика корня) рассады лежит ... роста.
- 1) корреляция
  - 2) непрерывность
  - 3) периодичность
  - 4) полярность
41. Отсутствие видимого роста характеризуется как состояние ...
- 1) старения
  - 2) гомеостаза
  - 3) омоложения
  - 4) покоя
42. Критическая влажность семян масличных культур равна (в %) ...
- 1) 6–8
  - 2) 15–20
  - 3) 12–14
  - 4) 2–4
43. Круговые движения верхушек растений называются ...
- 1) сейсмонастическими
  - 2) никтинастическими

- 3) тропизмами
  - 4) нутациями
44. Большинство растений умеренной зоны фотопериодически ...
- 1) нейтральные
  - 2) длиннодневные
  - 3) короткодневные
  - 4) длинно-короткодневные
45. Газообразным фитогормоном является ...
- 1) этилен
  - 2) гиббереллин
  - 3) ауксин
  - 4) цитокинин
46. Продлить покой и улучшить лежкость луковиц, корнеплодов и клубней можно обработкой посевов за 12–15 дней до уборки ...
- 1) тиомочевинной
  - 2) гидразидом малеиновой кислоты
  - 3) марганцево-кислым калием
  - 4) нитратом калия
47. Пониженная активность зародыша в сочетании с ухудшением газообмена покровов обуславливает ... покой.
- 1) физический экзогенный
  - 2) морфологический эндогенный
  - 3) физиологический эндогенный
  - 4) химический экзогенный
48. Фотопериодическое воздействие воспринимают ...
- 1) листья
  - 2) стебли
  - 3) корни
  - 4) апикальные меристемы
49. Старение листьев и плодов происходит при повышении содержания ...
- 1) гиббереллина
  - 2) ауксина
  - 3) абсцизовой кислоты
  - 4) цитокинина

50. Ускоренное развитие озимых культур однолетних растений при предварительном воздействии на них определенного периода низких положительных температур, называется ...
- 1) стратификацией
  - 2) скарификацией
  - 3) яровизацией
  - 4) этиоляцией
51. Критическая влажность семян зерновых культур равна ... %
- 1) 6–8
  - 2) 20–25
  - 3) 2–4
  - 4) 12–14
52. Ауксин синтезируется в ...
- 1) листьях
  - 2) корнях
  - 3) стеблях
  - 4) верхушечной меристеме
53. При недостатке воды в растении увеличивается активность ...
- 1) гиббереллина
  - 2) цитокинина
  - 3) ауксина
  - 4) абсцизовой кислоты
54. Корнеобразование у черенков можно усилить обработкой ...
- 1) гиббереллином
  - 2) цитокинином
  - 3) ауксином
  - 4) этиленом
55. Процессы старения и омоложения уравнивают друг друга на этапе ...
- 1) размножения
  - 2) молодости
  - 3) зрелости
  - 4) старости
56. Движение листьев при смене дня и ночи называются ...
- 1) нутациями
  - 2) никтинастическими
  - 3) сейсмонастическими
  - 4) тропизмами

57. Образование мужских цветков у однодомных растений индуцирует ...
- 1) этилен
  - 2) цитокинины
  - 3) ауксин
  - 4) гиббереллин
58. Формирование цветков начинается на этапе ...
- 1) размножения
  - 2) зрелости
  - 3) молодости
  - 4) плодоношения
59. Полную спелость семян можно определить по ...
- 1) накоплению запасных веществ
  - 2) содержанию золы
  - 3) способности к прорастанию
  - 4) морфологическим признакам
60. Растения наиболее устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов среды во время ...
- 1) цветения
  - 2) вегетативного роста
  - 3) покоя
  - 4) плодоношения
61. Прорастание светочувствительных семян стимулирует ... свет
- 1) зеленый
  - 2) красный
  - 3) желтый
  - 4) синий
62. Фитогормоны, активирующие рост стеблей растений, вызывающие прорастание семян, нарушающие период покоя у многолетних растений, называются ...
- 1) цитокининами
  - 2) гиббереллинами
  - 3) ауксинами
  - 4) брассиностероидами

## Вопросы для самоконтроля

1. Объяснить понятия «рост» и «развитие» растений?
2. Каковы этапы роста растений?
3. Каково прямое и косвенное воздействие света на рост растений?
4. В чем проявляется явление этиолирования?
5. Каковы причины полегания растений и меры борьбы с ним?
6. В чем суть гормональной теории развития растений?
7. Каковы физиолого-биохимические основы покоя?
8. Как можно управлять периодом покоя у растений?
9. Рост растений и необходимые для него условия.
10. Суточная и сезонная периодичность роста у растений различных экологических групп.
11. Понятие об онтогенезе, основные этапы онтогенеза.
12. Органогенез и его связь с развитием растений.
13. Ростовые движения, их виды и физиологические основы ростовых движений (тропизмов и настий).
14. Фазы роста, их биологическая и физиологическая характеристика.
15. Фитогормоны, их использование в сельскохозяйственной практике.
16. Покой растений, типы покоя, физиологическое значение покоя.
17. В чем суть явления яровизации?
18. В чем суть явления фотопериодизма?
19. Теория циклического старения и омоложения растений.
20. Физиология опыления и оплодотворения растений.
21. Какова значимость раздражимости и возбуждения для растительного организма?

## Тема 7 ПРИСПОСОБЛЯЕМОСТЬ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

На протяжении жизни растительного организма в процессе эволюции выработались определенные потребности к условиям существования. Вместе с тем каждый организм обладает способностью к адаптации – приспособлению к меняющимся условиям. Эти свойства организма заложены в его наследственной основе. Чем шире способность организма изменять метаболизм в соответствии с меняющимися условиями среды, тем шире его норма реакции и больше его способность к адаптации. Реакция растения на изменившиеся условия является комплексной, включающей изменения биохимических и физиологических процессов.

Устойчивость растений при неблагоприятных условиях имеет разный характер. Она может быть основана на механизмах, которые позволяют растениям избежать неблагоприятных воздействий (состояние покоя, эфемеры и др.); на специальных структурных приспособлениях; физиологических свойствах, позволяющих растениям преодолевать пагубное влияние окружающей среды. Наибольшее значение имеет устойчивость, основанная на выносливости клеток, т.е. способности в процессе адаптации перестраивать как скорость, так и направление метаболических реакций таким образом, чтобы и в изменившихся условиях среды вырабатывать все необходимые продукты.

Из неблагоприятных условий, которые вызывают стресс у растительных организмов, наиболее часто встречающимися являются недостаток воды, высокая температура, низкая температура, высокая концентрация солей. Устойчивость к каждому из этих воздействий определяется рядом физиолого-биохимических особенностей растительного организма.

Растения в процессе онтогенеза часто испытывают воздействие неблагоприятных факторов среды (жара, холод, засуха, избыточное увлажнение, засоление почв, загрязнение среды). Способность растений сохранять относительно стабильное состояние (гомеостаз) при изменяющихся условиях среды называется устойчивостью. В основе устойчивости лежит адаптация – генетическая приспособленность к закономерно меняющимся условиям среды.

При воздействии на растение неблагоприятных условий в нем возникает напряженное состояние – стресс, мобилизующий защитные силы организма. Сила стресса зависит от скорости нарастания неблагоприятной ситуации. При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспосабливается к ним. Это может даже привести к повышению устойчивости. Происходит закаливание, т. е. обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям под влиянием внешних условий. Причем во многих случаях закаливание по отношению к одному фактору способствует повышению устойчивости к некоторым другим. В основе почти всех повреждающих воздействий лежит денатурация белков, т. е. утрата ими пространственной структуры, поэтому повышение устойчивости белков или накопление сахаров, обладающих защитным действием, обеспечивает неспецифичную устойчивость к разнообразным повреждающим воздействиям.

Устойчивость растений к неблагоприятным условиям имеет разный характер. В ее основе может лежать избегание неблагоприятного воздействия, например, путем синхронизации жизненного ритма с сезонными изменениями. Так, растения с коротким вегетационным периодом (эфемеры) растут и развиваются во время выпадения осадков. Другие растения (кактусы) запасают воду, некоторые (люцерна) – имеют мощную корневую систему, подающую воду с большой глубины. У многих растений есть разные защитные приспособления для уменьшения потери воды: сильно развитая кутикула, заглубленные устьица, сокращение транспирирующей поверхности за счет свертывания листьев и т. д., т. е. существуют морфоанатомические и физиологические особенности, обеспечивающие устойчивый водный баланс в условиях недостатка влаги. Благодаря этому растения избегают действия засухи на цитоплазму.

В основе другого вида устойчивости лежит выносливость, т. е. способность в процессе адаптации перестраивать как скорость, так и направление процессов обмена веществ таким образом, чтобы процессы жизнедеятельности были возможны в изменившихся условиях.

Устойчивость растений к неблагоприятному воздействию зависит от фазы его развития. Наибольшую устойчивость имеет



растение в покое состоянии. Активный вегетативный рост и особенно переход к размножению (формированию гамет) являются критическим периодом. В это время растения очень чувствительны к неблагоприятным условиям и существенно снижают свою продуктивность.

**Морозоустойчивость растений.** Под морозоустойчивостью понимают способность растений переносить без вреда кратковременные заморозки и длительные зимние морозы, т. е. температуры ниже 0 °С. Повреждение растений морозами связано с замерзанием воды в межклетниках и обезвоживанием протоплазмы. При обезвоживании белки и другие макромолекулы, а также мембраны теряют водные чехлы своих гидратных оболочек, поэтому утрачивают структуру и не могут нормально функционировать. Нарушение структуры мембран приводит к утрате избирательной проницаемости и гибели клеток. Кроме того, образующиеся в межклетниках кристаллы льда оказывают на цитоплазму механическое давление. Морозоустойчивость, как и любой другой вид устойчивости к неблагоприятным факторам, имеет разный характер. Она может быть основана на том, что организм тем или иным путем избегает их воздействия.

Однако мы можем назвать лишь немногие растения, которые имеют настолько короткий вегетационный период, что, начав свое развитие после весенних заморозков, успевают закончить его до наступления осенних.

Большинство растений умеренной зоны принадлежит к числу многолетних или озимых культур, подвергающихся всем невгодам зимнего времени. Поэтому значительно большее значение имеет устойчивость; основанная на выносливости клеток растений, т. е. способности в процессе адаптации перестраивать метаболизм, проходить закаливание.

Физиологическая природа закаливания была раскрыта благодаря работам И. И. Туманова и его учеников. Способностью к закаливанию обладают не все растения – это наследуемое свойство. Растения южного происхождения не способны к закаливанию. Морозоустойчивые сорта отличаются от неморозоустойчивых именно способностью к закаливанию. Способность пройти процессы закаливания тесно связана с торможением ростовых процессов, с переходом растений в покое состояние.

Процесс закаливания требует определенного комплекса внешних условий и проходит в две фазы.

Первая фаза закаливания осуществляется при пониженных плюсовых температурах (днем около 10 °С, ночью около 2 °С) и умеренной влажности. Особое значение в повышении устойчивости растений к морозу в эту фазу имеет накопление сахарозы и некоторых других олигосахаридов. Древесные растения образуют сахарозу за счет гидролиза запасных полисахаридов, в озимых – идет фотосинтез, поэтому требуется ясная погода.

В тканях древесных растений накапливается 7–10 % сахаров, озимых – до 20 %. Пониженные ночные температуры снижают расход сахаров на дыхание. Влияние сахаров на повышение морозоустойчивости растений многостороннее. Сахароза в растворенном состоянии снижает температуру замерзания и, следовательно, заметно уменьшает количество образовавшегося льда. Сахара образуют с белками гликопротеидные комплексы, в которых белки находятся в более устойчивом и функциональном менее активном состоянии. Это стабилизирует и сохраняет все клеточные структуры.

Во время первой фазы закаливания происходит увеличение содержания ненасыщенных жирных кислот в липидах мембран, что повышает их устойчивость. Уменьшается содержание способной замерзнуть свободной воды. Происходит процесс обособления цитоплазмы от клеточных стенок, что снижает возможность ее повреждения образующимися в межклетниках кристаллами льда.

Вторая фаза закаливания протекает при постепенном понижении отрицательных температур. Мороз помогает переносить низкие температуры. Продолжительность второй фазы закаливания от 2 недель до 1 месяца. В это время происходит постепенный выход воды из клеток и цитоплазма приобретает более уплотненную структуру. У древесных культур может остаться только 8–10% воды в клетке, остальная выходит в межклетники. В тканях озимых культур остается 30–40 % воды, но она переходит в связанное состояние, т.е. увеличивается количество трудно-замерзаемой воды. Закаливающей температурой считается та, которая еще не повреждает, но повышает устойчивость растений к более низкой. При оттепелях оводненность тканей повышается и

резкое похолодание может быть губительным для клеток.

Озимые растения неодинаково устойчивы к морозам. Большое значение имеет глубина залегания узлов кущения. Зимостойкие сорта озимой пшеницы имеют глубину залегания узла кущения 2–8 см, менее зимостойкие в тех же условиях – 1,3–3 см. В первую очередь погибают растения с мелко расположенными узлами кущения. Выход растений из состояния покоя характеризуется усилением жизнедеятельности, что ведет за собой потерю закаливания и морозоустойчивости. Именно поэтому так губельно действуют весенние заморозки.

**Зимостойкость растений.** Низкая температура не является единственным фактором, от которого растения страдают зимой. Зимостойкость растений – это способность противостоять целому комплексу неблагоприятных условий зимы, включающему, кроме устойчивости к морозу, еще и устойчивость к выпреванию, вымоканию, действию ледяной корки, выпиранию и зимней засухе.

Выпревание вызывает гибель растений под глубоким снежным покровом. Под снегом температура всегда несколько выше, чем в воздухе, поэтому снежный покров защищает растения. Но слишком глубокий снежный покров – 100 см и больше – может отрицательно сказаться на зимующих растениях. Под глубоким снегом температура держится около 0 °С или несколько выше. При таких температурах наблюдается довольно интенсивное дыхание и растение растрчивает запасные вещества задолго до схода снега. Растения истощаются. На истощенных ослабленных растениях поселяется сапрофитный грибок – снежная плесень и ускоряет их гибель. После схода снега озимые в этом случае представляют бурую массу отмерших растений.

Ледяная корка образуется, когда морозы сменяются частыми оттепелями. Под ледяной коркой создается недостаток кислорода и растения переходят на энергетически малоэффективное анаэробное дыхание. Ткани растений также повреждаются механическим давлением ледяной корки.

Выпирание растений вызывается неравномерным промерзанием почвы при больших заморозках и образованием в почве прослойки льда. Прослойка льда поднимает верхний слой почвы. Корни при этом разрываются. Когда лед растает, приподнятая

почва оседает, а растения с оборванными корнями оказываются лежащими на поверхности почвы и погибают от засыхания. Своевременное прикатывание посевов, пострадавших от выпирания, позволяет им снова укорениться.

Вымокание наблюдается весной, когда после таяния снега часть растений остается под водой. У таких растений усиливается анаэробное дыхание. Они погибают от истощения и отравления. Средством, предотвращающим вымокание озимых, является выравнивание полей и проведение сточных борозд.

От зимней засухи страдают деревья и кустарники. Их ветви находятся под иссушающим действием ветра и солнца. Поступления воды из замерзшей почвы не происходит.

Устойчивость растений к засолению. Большое количество почв характеризуется повышенным содержанием солей, которое может оказывать вредное и даже губительное действие на растение. Вредное влияние концентрации солей может проявляться и при применении высоких доз минеральных удобрений, нерациональном орошении.

Засоление связано главным образом с повышенным содержанием натрия в почве. В зависимости от преимущественного накопления отдельных солей натрия засоление может быть сульфатным, хлоридным, карбонатным или смешанным. Наиболее вредное влияние на растение оказывает карбонатное засоление (анион  $\text{HCO}_3^{2-}$ ) почвы.

Растения на засоленных почвах страдают от затруднений в поглощении воды, нарушения поступления необходимых веществ вследствие сильной конкуренции, токсического действия натрия и анионов хлора, карбоната на физиолого-биохимические процессы.

Полегание растений. Значительный ущерб урожайности сельскохозяйственных и особенно зерновых культур наносит полегание. В отдельные годы суммарные потери зерна составляют около 25–30 %.

Полегание у растений возникает при нарушении соотношения между массой надземной части растения и прочностью нижней части стебля, вызванного недостаточным утолщением соломины и слабым развитием в ней механических элементов.

Полегание могут индуцировать различные факторы внеш-

ней среды.

Загущенные посевы. При загущенных посевах происходит вытягивание стебля и недоразвитие механических тканей.

Избыточное внесение азотных удобрений и чрезмерный полив. В таких условиях растения сильно кустятся и развивают большую листовую поверхность. Это приводит к взаимному затенению, а следовательно, и к снижению фотосинтеза. Уменьшение количества углеводов тормозит образование механических элементов в растении.

Сильный ветер с дождем. Увлажняя и утяжеляя колос, сильный ветер с дождем вызывает полегание растений.

Борьба с полеганием является одной из важнейших задач агронома. Необходимо в каждом конкретном случае использовать различные агротехнические приемы. Это правильная обработка почвы, необходимая глубина заделки семян, четкое соблюдение норм высева и густоты стояния растений. Важными также являются правильная организация поливов, соотношение азотных, фосфорных и калийных удобрений, подбор сортов, устойчивых к полеганию. Главной задачей селекционеров является выведение новых короткостебельных сортов зерновых культур, устойчивых к полеганию.

Диагностика устойчивости растений. Для диагностики устойчивости растений используют как полевые, так и лабораторные методы.

В полевых условиях обычно регистрируют ростовые процессы, т.е. учитывают высоту растений, кустистость, формирование листового аппарата при действии тех или иных неблагоприятных условий.

В основе лабораторных методов лежит определение изменений физиолого-биохимических процессов, происходящих в растениях под действием различных факторов. Высокая способность растений сохранять относительно стабильное состояние при изменяющихся условиях внешней среды обуславливает их большую устойчивость. Чем меньше амплитуда отклонения физиологического процесса от нормы и чем быстрее он возвращается к ней после какого-то воздействия, тем выше устойчивость растений. Следовательно, устойчивость может характеризоваться площадью разрегулирования процесса (амплитудой отклонения и

временем возвращения к норме), а также пределами переносимых колебаний факторов среды.

Хорошим диагностическим показателем степени повреждения является выход электролитов из тканей растений, связанный с утратой проницаемости мембран клетки. Чем в большей степени произошло повреждение мембран, тем интенсивнее выход веществ.

В зависимости от вида действующего фактора физиологические показатели могут различаться. Для характеристики засухоустойчивости определяют водоудерживающую способность тканей. При диагностике морозоустойчивости учитывают накопление сахаров. Устойчивость к засолению можно определить, проращивая семена на растворах с разными концентрациями солей.

Установлено, что устойчивость одного и того же сорта существенно меняется под влиянием разнообразных условий среды, при которых развиваются растения. Поэтому следует ориентироваться не на абсолютную, а на относительную устойчивость, выявляя уровни устойчивости сортов относительно друг к другу. Для этого необходимо использовать сорта-классификаторы, в качестве которых следует брать два-три хорошо известных сорта из числа районированных в данной зоне, четко различающихся между собой по уровню устойчивости к данному типу стресса (высокий, средний и неустойчивый сорта).

### **Работа 7.1 Ранняя диагностика устойчивости растений к вымоканию**

**Цель работы:** определить устойчивость к вымоканию у различных сортов озимых культур.

**Оборудование и материалы.** Кюветы, термостат, фильтровальная бумага, семена различных сортов озимых культур.

**Вводные пояснения.** Наибольшая чувствительность растений к избытку влаги проявляется на ранних этапах развития, в период от набухания семян до прорастания. Поэтому оценить устойчивость к вымоканию можно по прорастанию семян в условиях избыточного увлажнения.

**Ход работы.** Семена погружают в кюветы, наполненные водой, на 3–4 см при температуре 22–24 °С. На пятые сутки семена помещают в растильни для проращивания на гофрированную фильтровальную бумагу. Через 6–7 суток подсчитывают развившиеся проростки.

*Таблица 18 – Определение устойчивости озимых культур к вымоканию*

Вариант	Количество проросших семян, шт.	Количество непроросших семян, шт.

В выводах указать сорта озимых культур, устойчивых к вымоканию.

## **Работа 7.2 Определение засухоустойчивости растений методом крахмальной пробы**

**Цель работы:** ознакомиться с методом крахмальной пробы, позволяющим определить устойчивость растений к засухе.

**Оборудование и материалы.** Ножницы, этиловый спирт 96 %, раствор Люголя, растения пшеницы, выращенные в следующих условиях: на поливе, без полива, при внесении удобрений.

**Вводные пояснения.** Проблема засухоустойчивости растений является актуальной для многих районов страны. Физиологическая устойчивость складывается из способности переносить обезвоживание и действие высоких температур. При изучении засухоустойчивости необходимо исследовать, как способность переносить обезвоживание, так и перегрев.

Засухоустойчивые растения сохраняют более высокую синтетическую способность при действии засухи и содержат больше крахмала, чем растения с низкой устойчивостью.

**Ход работы.** Для опыта отбирают растения одного вида, выращенные в различных условиях: а) без полива, б) на поливе, в) при внесении удобрений, изменяющих их засухоустойчивость.

В 11–12 часов дня в солнечную погоду, когда в листьях скапливается значительное количество крахмала, срезают 5–10 листьев одного яруса с опытных растений и помещают в воду в тень на 2–3 часа. Затем каждый лист или его часть обесцвечивают спиртом и определяют крахмал, обрабатывая раствором Люголя. Содержание крахмала определяют по интенсивности окраски, пользуясь трехбалльной шкалой:

- 1 – крахмала нет;
- 2 – крахмала мало;
- 3 – крахмала много.

*Таблица 19 – Определение засухоустойчивости растений методом крахмальной пробы*

Вариант опыта	Количество баллов

Делают выводы о засухоустойчивости растений, выращенных в различных условиях.

### **Работа 7.3 Определение засухоустойчивости растений путем проращивания семян на растворах сахарозы**

**Цель работы:** ознакомиться с методикой определения засухоустойчивости растений на ранних стадиях онтогенеза.

**Оборудование и материалы.** Чашки Петри, растительный, фильтровальная бумага, термостат, растворы сахарозы с осмотическим давлением в 10, 14, 18, и 20 атм, семена злаковых культур.

**Вводные пояснения.** Способность растения на первых этапах развития использовать влагу в условиях недостаточного увлажнения является одним из важных биологических и хозяйственноценных признаков. Определяя количество проросших семян на растворах с высоким осмотическим давлением, имитируя условия биологической сухости, представляется возможным определить на ранних этапах онтогенеза относительную засухоустойчивость видов и органов растений.



**Ход работы.** Семена проращивают на фильтровальной бумаге в растильнях или чашках Петри по 50–100 штук в трехкратной повторности. Фильтровальную бумагу увлажняют раствором сахарозы с осмотическим давлением в 10, 14, 18 и 24 атм. Подсчет проросших зерен проводят через 3 дня, через неделю и через 14 дней.

*Таблица 20 – Определение засухоустойчивости растений путем проращивания семян на растворах сахарозы*

Вариант	Проросло семян					
	на 3 <sup>-ий</sup> день		на 7 <sup>-ой</sup> день		на 14 <sup>-ый</sup> день	
	штук	%	штук	%	штук	%

Делают выводы о засухоустойчивости изученных видов и сортов растений.

#### **Работа 7.4 Определение солеустойчивости растений по ростовым процессам**

**Цель работы:** ознакомиться с методикой определения солеустойчивости растений.

**Оборудование и материалы.** Термостат, чашки Петри, прокаленная фильтровальная бумага, дистиллированная вода, раствор формалина, 7 % и 10 % растворы NaCl, семена пшеницы, ржи, ячменя, кукурузы, проса, свеклы, моркови.

**Вводные пояснения.** Значительное распространение засоленных почв на территории нашей страны и существенное снижение продуктивности сельскохозяйственных культур в этих условиях вызывает необходимость оценки солеустойчивости растений.

Определяют солеустойчивость растений прямым и косвенным методами – чаще по показателям прорастания семян в растворах соли, по сравнению с дистиллированной водой.

**Ход работы.** Семена каждого вида помещают в марлевые мешочки и обрабатывают раствором формалина (1 мл на 300 мл

воды) в течение 3–5 минут. Затем слегка обсушивают и укладывают в чашки Петри на фильтровальную бумагу по 25–50 штук.

Предварительно фильтровальную бумагу прокаливают в термостате при 150 °С в течение часа. Затем в чашку Петри раскладывают семена и наливают требуемое количество раствора поваренной соли необходимой концентрации, а для контрольного варианта дистиллированную воду. Опыты закладывают в двух повторностях.

Семена проращивают в термостате при температуре 22–24 °С. Количество проросших семян подсчитывают на двух последующих занятиях.

*Таблица 21 – Определение солеустойчивости растений по ростовым процессам*

Культура	Количество раствора, мл	Количество семян в пробе, шт.	Число проросших семян на 7 <sup>ой</sup> день, шт.			Число проросших семян на 14 <sup>ый</sup> день, шт.			Концентрация раствора, %
			1	2	среднее	1	2	среднее	
Ячмень	6–7	50–100							
Кукуруза	8–10	25–50							
Рожь	5–7	50–100							
Пшеница	4–5	50–100							
Просо	4–5	50–100							
Морковь	4–5	50–100							
Свекла	7–10	25–50							

Сделать выводы о солеустойчивости различных культур.

## Работа 7.5 Определение солеустойчивости растений по степени выцветания хлорофилла (по Генкелю)

**Цель работы:** провести наблюдения за изменением окраски листьев под воздействием избыточного содержания солей.

**Оборудование и материалы.** Ножницы, стаканы на 100–200 мл, 4 % раствор  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ , 2 % раствор  $\text{NaCl}$ , листья различных растений.

**Вводные пояснения.** При ухудшении влагообеспеченности под воздействием солей происходит деструкция хлоропластов, нарушается синтез хлорофиллов «а» и «б», изменяется прочность связей в хлорофилл-белково-липоидном комплексе пластид. Определить солеустойчивость растений можно по скорости и степени выцветания хлорофилла.

**Ход работы.** Листья растений различных видов или сортов срезают под водой у основания черешка. Контрольные растения помещают черешками в воду, опытные в 2–4 % растворы  $\text{NaCl}$  или  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  и выдерживают на рассеянном свете неделю. Под влиянием солей в результате разрушения хлорофилл-белкового комплекса происходит изменение общей окраски или появление светлых участков – солевых пятен, площадь которых увеличивается. Изменение окраски отмечают на третьи и седьмые сутки.

*Таблица 22 – Определение солеустойчивости растений по степени выцветания хлорофилла*

Вариант	Изменение окраски листьев	
	3 <sup>-ий</sup> день	7 <sup>-ой</sup> день

Сделать выводы о солеустойчивости изученных растений.

### Тестовые контрольные задания

1. Структурными компонентами биоценоза являются ...
  - 1) растения, животные и микроорганизмы
  - 2) микроорганизмы в почве

- 3) растения и почва
- 4) растения, микроорганизмы и почва
2. Растения пресных местообитаний, обладающие весьма ограниченными способностями приспособляться в процессе онтогенеза к высокому содержанию солей в почве, относятся к группе
  - 1) галофиты соленепроницаемые
  - 2) галофиты соленакапливающие
  - 3) галофиты солевывделяющие
  - 4) глигофиты
3. Анатомо-морфологической адаптацией растений к засушливым условиям среды является ...
  - 1) толстая восковая кутикула
  - 2) редукция корневой системы
  - 3) уменьшение числа устьиц
  - 4) широкая листовая пластинка
4. Биоиндикация – это оценка состояния окружающей среды по присутствию соответствующих организмов – индикаторов. Так, индикатором избыточного увлажнения является ...
  - 1) черноголовник кровохлебковый
  - 2) молочай кипарисный
  - 3) калужница болотная
  - 4) солерос травянистый
5. Виды, имеющие узкие пределы выносливости к изменению экологических факторов среды, называются ...
  - 1) доминантными
  - 2) толерантными
  - 3) стенобионтами
  - 4) эврибионтами
6. Свойство живых организмов приобретать новые признаки – это ...
  - 1) адаптация
  - 2) наследственность
  - 3) раздражимость

- 4) изменчивость
7. К стеблевым суккулентам относятся ...
- 1) кактус
  - 2) молодило
  - 3) агава
  - 4) алоэ
8. Приспособлению растений к неблагоприятным условиям среды способствует изменение ...
- 1) периодичности выпадения осадков
  - 2) длины дня
  - 3) влажности воздуха
  - 4) освещенности
9. Растения, поглощающие значительное количество солей, но не накапливающие их в клеточном соке, а выделяющие наружу, относятся к группе ...
- 1) галофиты салонепроницаемые
  - 2) гликофиты
  - 3) галофиты солевывделяющие
  - 4) галофиты соленакапливающие
10. Наиболее опасен для растений ... тип засоления.
- 1) содовый
  - 2) карбонатный
  - 3) смешанный
  - 4) сульфатный
11. Биоиндикация – это оценка состояния окружающей среды по присутствию соответствующих организмов- индикаторов. Так, индикатором высокого содержания азота в почве является ...
- 1) калужница болотная
  - 2) крапива глухая
  - 3) вероника лекарственная
  - 4) молочай кипарисный
12. Акклиматизация – это адаптация к ...
- 1) целому комплексу факторов среды

- 2) зиме
  - 3) перепаду температур
  - 4) одному фактору среды
13. Группа экологических факторов, к которой относятся такие воздействия как вырубка лесов, осушение болот, распашка земель, называется ... факторами.
- 1) антропогенными
  - 2) биотическими
  - 3) непериодическими
  - 4) абиотическими
14. Гибель растений при выпадении глубокого снега на недостаточно охлажденную землю в результате продолжающегося интенсивного дыхания и значительной траты запасных питательных веществ, называется ...
- 1) выпиранием
  - 2) вымерзанием
  - 3) выпреванием
  - 4) вымоканием
15. При ... засухе у растений усиливается транспирация, что может привести к большой потере воды.
- 1) атмосферной
  - 2) короткой
  - 3) почвенной
  - 4) продолжительной
16. Среди сельскохозяйственных культур отдельные виды растений отличаются большей засухоустойчивостью; к таким видам относятся ...
- 1) томаты
  - 2) горох
  - 3) кукуруза
  - 4) огурцы
17. Холодоустойчивость растений характеризует способность переносить ...
- 1) весь комплекс неблагоприятных температур

- 2) низкие положительные температуры
  - 3) перепады температур
  - 4) низкие отрицательные температуры
18. Наиболее чувствительны растения к недостатку воды на следующем этапе онтогенеза ...
- 1) ювенильный (молодости)
  - 2) старости
  - 3) зрелости
  - 4) размножения
19. Наиболее устойчивы к холоду следующие органы растений:
- 1) листья
  - 2) цветки
  - 3) стебли
  - 4) корни
20. Увеличение доли связанной воды в клетке приведёт к ... устойчивости растений к засухе.
- 1) увеличению
  - 2) снижению
  - 3) относительному выравниванию
  - 4) циклическому характеру
21. Физиологическое значение свободной и связанной воды различно. Известно, что устойчивость растений против неблагоприятных внешних воздействий зависит от содержания воды ...
- 1) иммобилизованной
  - 2) свободной
  - 3) связанной
  - 4) гидратной
22. Применение удобрений способствует более успешному перенесению растениями засоления, т.к. ...
- 1) снижает неуравновешенность почвенного раствора
  - 2) повышается неуравновешенность почвенного раствора

- 3) интенсифицируется обмен веществ
  - 4) замедляются процессы обмена веществ
23. Эволюционно закрепленная способность растений переносить недостаток воды без значительных необратимых нарушений жизненных функций и без резкого снижения урожая сельскохозяйственных культур, называется ...
- 1) солеустойчивостью
  - 2) холодоустойчивостью
  - 3) засухоустойчивостью
  - 4) жаростойкостью
24. Жаростойкость – это способность растений переносить действие высоких температур. При этом сельскохозяйственные растения относятся к ... группе растений по отношению к температурному фактору.
- 1) засухоустойчивой
  - 2) жаростойкой
  - 3) не жаростойкой
  - 4) жаровыносливой
25. Закаливание – процесс повышения устойчивости растений к низким температурам под влиянием определенных внешних условий, происходящий в две фазы. Первая фаза закаливания характеризуется следующими признаками ...
- 1) происходит на свету при пониженных плюсовых температурах
  - 2) наблюдается новообразование специфических, устойчивых к обезвоживанию белков
  - 3) протекает при температуре около 0 °С и не требует света
  - 4) происходит отток воды и перестройка структуры протопласта
26. Основные причины неустойчивости агроэкосистем кроются в ...
- 1) неудачном территориальном размещении
  - 2) небольших размерах



- 3) плохих почвах, на которых размещены агроэкосистемы
  - 4) монокультуре и полной зависимости
27. В качестве биоиндикаторов загрязнения атмосферного воздуха можно использовать ...
- 1) папоротники
  - 2) хвощи
  - 3) лишайники
  - 4) грибы
28. Растения, растущие на мокрых солончаках, по берегам морей, соленых озер и накапливающие соль в вакуолях, относятся к группе ...
- 1) галофиты соленакапливающие
  - 2) гликофиты
  - 3) галофиты соленепроницаемые
  - 4) галофиты солевывделяющие
29. Область биологии, осуществляющая целенаправленное изменение и использование биологических объектов в промышленности, медицине и других отраслях, называется ...
- 1) генетикой
  - 2) селекцией
  - 3) систематикой
  - 4) биотехнологией
30. Защитными веществами у растений являются ...
- 1) органические кислоты
  - 2) спирты
  - 3) масла
  - 4) сахара
31. Отсутствием доступной для растений воды характеризуется ...
- 1) атмосферная засуха
  - 2) мгла
  - 3) суховей
  - 4) почвенная засуха

32. Способность растений переносить низкие положительные температуры – это ...
- 1) холодостойкость
  - 2) зимостойкость
  - 3) неспецифическая устойчивость
  - 4) морозостойкость
33. Засоление связано главным образом с повышенным содержанием ... в почве.
- 1) азота
  - 2) кальция
  - 3) калия
  - 4) натрия
34. При зимней выгонке тюльпанов применяют вещество ...
- 1) медный купорос
  - 2) нитрат калия
  - 3) мочевины
  - 4) этиленхлоргидрин
35. При действии высоких температур в клетках растений ...
- 1) синтезируются белки теплового шока
  - 2) накапливается вода
  - 3) усиливаются реакции световой стадии
  - 4) уменьшается интенсивность дыхания
36. Пестициды, широко используемые в сельском хозяйстве, относятся к ... типу загрязнения окружающей среды.
- 1) физическому
  - 2) радиоактивному
  - 3) электромагнитному
  - 4) химическому
37. В системе «воздух – почва – вода» осуществляется миграция ...
- 1) радионуклидов
  - 2) нефтепродуктов
  - 3) пестицидов
  - 4) нитратов

38. Поведенческой адаптацией растений к засухе является ...
- 1) уменьшение числа устьиц
  - 2) синтез осмолитов
  - 3) короткий онтогенез
  - 4) редукция корневой системы
39. Общим признаком повреждения растений токсическими газами является ...
- 1) появление бурых пятен на стебле
  - 2) обесцвечивание листьев
  - 3) некроз листьев
  - 4) фиолетовый налет на листьях
40. Нанесение царапин на кожуру для преодоления твердости семян называется ...
- 1) скарификацией
  - 2) продлением покоя
  - 3) ингибированием прорастания
  - 4) стратификацией
41. В обеспечивании холодоустойчивости важную роль играют ...
- 1) десатуразы
  - 2) гидролазы
  - 3) дегидрогеназы
  - 4) оксидазы
42. Соленепроницаемые растения – это ...
- 1) гликогалофиты
  - 2) криптогалофиты
  - 3) эвгалофиты
  - 4) гликофиты
43. В состав антиоксидантной системы клетки входит ...
- 1) амилаза
  - 2) пептидаза
  - 3) липаза
  - 4) каталаза
44. Условия закаливания к отрицательным температурам установил ...

- 1) Д.А. Сабинин
  - 2) И.И. Туманов
  - 3) Н.А. Максимов
  - 4) К.А. Тимирязев
45. Ионизирующая радиация действует в клетке прежде всего на ...
- 1) генетический аппарат
  - 2) клеточную стенку
  - 3) белки
  - 4) состояние воды
46. Ответная реакция на повреждающее действие, направленная на мобилизацию защитных систем, называется ...
- 1) гомеостазом
  - 2) автолизом
  - 3) стрессом
  - 4) апоптозом
47. Избегание повреждающего действия – это ... адаптация.
- 1) пассивная
  - 2) эволюционная
  - 3) активная
  - 4) срочная
48. К устойчивой к холоду культуре относится ...
- 1) сорго
  - 2) горох
  - 3) просо
  - 4) кукуруза
49. В обеспечении холодостойкости важную роль играют ...
- 1) оксидазы
  - 2) гидролазы
  - 3) десатуразы
  - 4) дегидрогеназы
50. При засухе в растении снижается ...
- 1) интенсивность дыхания
  - 2) энергетическая эффективность дыхания

- 3) гидролиз белков
  - 4) гидролиз крахмала
51. Растения наиболее устойчивы к воздействию неблагоприятных факторов среды во время...
- 1) вегетативного роста
  - 2) покоя
  - 3) плодоношения
  - 4) цветения
52. Способность растений переносить отрицательные температуры – это ...
- 1) морозостойкость
  - 2) холодостойкость
  - 3) неспецифическая устойчивость
  - 4) зимостойкость
53. Свободное вытекание клеточного сока из замороженного клубня картофеля объясняется ...
- 1) гидролизом крахмала
  - 2) снижением интенсивности дыхания
  - 3) повреждением покровных тканей
  - 4) нарушением мембранных структур клеток
54. Водорастворимым антиоксидантом является ...
- 1) токоферол
  - 2) аскорбиновая кислота
  - 3) ксантофилл
  - 4) ретинол
55. Засуху в состоянии анабиоза переносят ...
- 1) перекасти-поле
  - 2) верблюжья колючка
  - 3) полынь
  - 4) дикий арбуз
56. Автором книги «Жизнь растений» является ...
- 1) А.С. Фаминцин
  - 2) К.А. Тимирязев
  - 3) М.В. Ломоносов

- 4) Н.А. Максимов
57. При засухе в растении увеличивается ...
- 1) фотосинтез
  - 2) корневое давление
  - 3) концентрация клеточного сока
  - 4) транспирация
58. Интенсивность (доза) стрессора, вызывающая гибель организма, называется ...
- 1) активной
  - 2) летальной
  - 3) фенотипической
  - 4) адаптационной
59. Способность растений переносить неблагоприятные условия зимы – это ...
- 1) неспецифическая устойчивость
  - 2) морозостойкость
  - 3) холодостойкость
  - 4) зимостойкость
60. Высокую холодоустойчивость обеспечивают ...
- 1) ненасыщенные жирные кислоты
  - 2) полисахариды
  - 3) спирты
  - 4) насыщенные жирные кислоты
61. Радикальным способом предотвращения накопления пестицидов в растениеводческой продукции является ...
- 1) снижение пестицидной нагрузки
  - 2) внесение удобрений
  - 3) орошение
  - 4) выведение устойчивых сортов
62. Гибель растений в результате недостатка кислорода для дыхания корней в связи с избыточным увлажнением или из-за скопления воды на поверхности почвы, называется...
- 1) вымоканием
  - 2) выпреванием

- 3) вымерзанием
- 4) выпиранием

### **Вопросы для самоконтроля**

1. Что такое холодостойкость?
2. Что такое морозостойкость?
3. Что такое зимостойкость?
4. Какие применяются меры борьбы с вымоканием, выпреванием, ледяной коркой?
5. Какие физиологические процессы происходят в растениях при низких отрицательных температурах?
6. Назовите изменения элементов продуктивности растений при недостатке воды в отдельные периоды онтогенеза зерновых культур?
7. Какими агроприемами можно повысить холодостойкость, засухоустойчивость и солеустойчивость растений?
8. Назовите условия, необходимые для прохождения фаз закаливания у травянистых зимующих растений?
9. Какие структурно-анатомические и физиолого-биохимические особенности отличают засухоустойчивые виды сельскохозяйственных растений?
10. Чем вызывается полегание растений, и какими агроприемами можно повысить устойчивость злаков к нему?

## ГЛОССАРИЙ

**Автотрофы** – получают углерод из диоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ) воздуха и создают органическое вещество при помощи энергии, освобождающейся в процессе окисления некоторых минеральных соединений (хемосинтез) или энергии Солнца (фотосинтез).

**Адаптация** – генетически детерминированный процесс формирования защитных систем, обеспечивающих повышение устойчивости и протекание онтогенеза растительного организма в ранее неблагоприятных для него условиях.

**Адгезия** – силы сцепления молекул воды со стенками сосуда.

**Аддитивность** – отсутствие влияния одного соединения на характер действия другого, при этом физиологическая реакция смеси веществ равна сумме действия каждого отдельного соединения.

**Аноксия** – полное отсутствие кислорода.

**Антагонизм** – ослабление или подавление физиологического эффекта смеси веществ по сравнению с действием отдельных соединений.

**Антиоксиданты** – природные или синтетические соединения, замедляющие или предотвращающие процессы окисления органических веществ.

**Антистрессовые препараты** – препараты, повышающие устойчивость растений в стрессовых условиях.

**Антипорт** – сопряженный перенос через мембрану двух различных веществ в противоположных направлениях.

**Акклимация** – процесс повышения устойчивости растений к стрессовому фактору путем закаливания или серии подпороговых стрессовых воздействий.

**Активный транспорт** – перемещение веществ через избирательно проницаемую мембрану против градиента электрохимического потенциала с затратой метаболической энергии (как правило, в форме АТФ или редокс-цепей).

**Апикальный рост** – верхушечный рост органа растения; характерен для стеблей и корней.



**Апикальное доминирование** – присутствие верхушечной точки роста подавляет пробуждение спящих почек и рост боковых побегов.

**Апопласт** – свободное пространство корня, в которое входят межклеточные промежутки, оболочки клеток, а также сосуды ксилемы.

**Ассимиляционное число** – отношение количества поглощенного углекислого газа к количеству хлорофилла, содержащегося в листе.

**АТФ-синтаза (сопрягающий фактор)** – мультиферментный комплекс, осуществляющий сопряжение транспорта протонов через мембрану с синтезом АТФ.

**Ауксины** – фитогормоны, активизирующие деление и растяжение клеток, участвующие в ростовых движениях, обеспечивающие апикальное доминирование, стимулирующие корнеобразование.

**Базипетальный транспорт** – транспорт веществ в растении от вершины органа к основанию.

**Брожение** – анаэробный процесс распада органических соединений на более простые, сопровождаемый выделением энергии.

**Вегетационный метод** – проведение опытов с растениями, выращенными в специальных сооружениях, в искусственной обстановке.

**Водный баланс** – непрерывно идущие в растении два процесса – поступление и испарение воды.

**Водный дефицит** – физиологические нарушения, вызванные дисбалансом: в жаркие летние дни корни не успевают покрывать расход воды на возрастающую транспирацию.

**Водный потенциал** – разность между свободной энергией  $H_2O$  внутри и вне клетки при той же температуре и атмосферном давлении; разность химического потенциала  $H_2O$  в клетке и химического потенциала чистой  $H_2O$ , отнесенная к парциальному молярному объему  $H_2O$  в клетке.

**Галофиты** – растения, произрастающие на засоленных почвах.

**Газоустойчивость** – способность растений сохранять жизнедеятельность в присутствии в атмосфере вредных газов.

**Гиббереллины** – фитогормоны, усиливающие рост стебля в длину, стимулирующие налив бессемянных плодов, регулирующие выход семян из состояния покоя, цветение, увеличивающие количество мужских цветков и соцветий у однодомных растений (огурец, кукуруза).

**Гидролазы** – ферменты, катализирующие гидролиз, а иногда и синтез с участием воды.

**Гидратная оболочка** – водная оболочка, окружающая заряженные макромолекулы и ионы.

**Гликолиз** – анаэробная стадия дыхания происходит в гиалоплазме, где предварительно активированная глюкоза расщепляется и частично окисляется до пировиноградной кислоты.

**Гипоксия** – недостаток кислорода.

**Гипотонический раствор** – раствор вещества, осмотическое давление которого ниже осмотического давления внутри клетки.

**Гипертонический раствор** – раствор вещества, осмотическое давление которого выше осмотического давления внутри клетки.

**Гуттация** – выделение капельножидкой влаги листьями в условиях затрудненного испарения.

**Давление набухания** – связано со способностью гидрофильных коллоидов притягивать к себе молекулы воды.

**Дальний транспорт** – транспорт веществ между органами.

**Деплазмолиз** – процесс возвращения протопласта плазмолизированной клетки в исходное состояние при ее помещении в гипотонический раствор или воду.

**Детерминация** – приобретение клеткой, тканью, органом, организмом способности к реализации определенных наследственных свойств.

**Дифференциация** – комплекс процессов, приводящих к возникновению качественных различий между клетками, тканями, органами.

**Дифференцировка** – состояние специализации клеток, отличающее их от других.

**Диффузия** – процесс, ведущий к равномерному распределению молекул растворенного вещества и растворителя.

**Доминирование** – проявление действия гена одного родительского генома, тогда как гомологичный ген другого родительского генома присутствует, но не проявляется.

**Дыхание** – процесс поглощения кислорода и выделения углекислого газа клетками и тканями растения, в результате которого выделяется энергия, необходимая для роста, развития и других процессов жизнедеятельности.

**Дыхательный коэффициент** – отношение количества выделенного углекислого газа к количеству поглощенного кислорода.

**Дыхательный контроль** – зависимость дыхательных процессов от соотношения количеств АТФ и АДФ.

**Жароустойчивость (термотолерантность)** – устойчивость растений к высоким температурам.

**Закаливание** – обратимое физиологическое приспособление к неблагоприятным воздействиям под влиянием внешних условий.

**Засухоустойчивость** – комплексный признак, связанный со способностью растений переносить обезвоживание без резкого снижения ростовых процессов и урожайности.

**Зимостойкость** – способность растений противостоять целому комплексу неблагоприятных условий зимы, включающему устойчивость к морозу, выпреванию, вымоканию, действию ледяной корки, выпиранию и зимней засухи.

**Зольные элементы** – минеральные элементы, остающиеся после сжигания растения.

**Изотонический раствор (изоосмотический раствор)** – раствор, имеющий одинаковое с клеткой осмотическое давление.

**Индекс листовой поверхности (ИЛП)** – отношение суммарной поверхности всех листьев к площади почвы, занимаемой данным растением.

**Каротиноиды** – жирорастворимые пигменты желтого и оранжевого цвета.

**Корневое давление** – сила, с которой корень нагнетает воду, выталкивая ее в стебель.

**Морозоустойчивость** – способность растений переносить без вреда кратковременные заморозки и длительные морозы, т.е. температуры ниже 0 °С.

**Настии** – ростовые движения, которые возникают в ответ на действие диффузных факторов (температуры, света, толчка или прикосновения и др.).

**Обмен веществ** – совокупность всех происходящих в организме химических процессов.

**Окислительное фосфорилирование** – процесс присоединения остатка фосфорной кислоты к АДФ с образованием АТФ, сопряженный с транспортом электронов от окисляемого субстрата к  $O_2$ .

**Оксидоредуктазы** – окислительно-восстановительные ферменты, играющие большую роль в процессе дыхания, восстановлении  $CO_2$  (диоксида углерода) в процессе фотосинтеза.

**Онтогенез** – комплекс последовательных и необратимых процессов жизнедеятельности от возникновения организма из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки до естественной смерти.

**Осмоз** – диффузия воды или другого растворителя через полупроницаемую перепонку, вызванная разностью концентраций.

**Осмотическое давление** – давление раствора, которое надо приложить к системе, чтобы предотвратить поступление в нее воды.

**Пасока** – содержимое сосудов ксилемы, вытекающее при их повреждении.

**Пассивный транспорт** – перемещение веществ через избирательно проницаемую мембрану по градиенту электрохимического потенциала (простая и облегченная диффузия).

**Пигменты хлоропластов** – вещества, имеющие окраску и обладающие избирательным поглощением света в видимой области солнечного спектра.

**Пигмент-ловушка** – пигмент, входящий в состав реакционного центра и способный осуществлять запуск фотохимической реакции.

**Пигменты-сборщики** – пигменты, поглощающие свет видимой области спектра и передающие поглощенную энергию квантов пигменту-ловушке.

**Плазмалемма** – поверхностная одинарная мембрана, ограничивающая толщу цитоплазмы от пектоцеллюлозной оболочки.

**Плазмолиз** – явление отставания протоплазмы от клеточной оболочки под влиянием концентрированного внешнего раствора. При этом вода выходит из клетки, тогда как растворенные вещества остаются в клетке.

**Плач растений** – вытекание пасоки из поврежденных сосудов ксилемы, обусловленное корневым давлением.

**Покой растений** – периоды резкого замедления или даже почти полной приостановки ростовых процессов, которые у большинства растений возникают периодически.

**Покой вынужденный** – состояние растительного организма, при котором видимый

рост не наблюдается из-за отсутствия необходимых внешних условий (пониженная температура, отсутствие воды, недостаток кислорода, света).

**Покой глубокий (органический)** – состояние, вызванное внутренними факторами, когда видимый рост отсутствует, несмотря на благоприятные условия внешней среды.

**Продуктивность транспирации** – количество граммов сухого вещества, накопленного в растении при испарении 1000 г воды.

**Протопласт** – состоит из цитоплазмы и включенных в нее крупных органелл, видимых в световой микроскоп: ядра, пластид и митохондрий.

**Радиальный транспорт** – транспорт воды и растворенных веществ от поверхности корня к проводящей системе и от проводящей системы к поверхности листа.

**Развитие растений** – изменения в новообразовании элементов структуры организма, связанные с онтогенезом.

**Реакционный центр** – пигмент-белковый комплекс, способный к первичному фотохимическому разделению зарядов.

**Реутилизация** – повторное использование элементов минерального питания.

**Рост** – количественные изменения, которые заключаются в необратимом увеличении размеров, массы клетки, органа или всего организма и сопровождающиеся новообразованием элементов их структур.

**Светособирающая антенна** – пигмент-белковый комплекс, осуществляющий поглощение квантов света и передачу энергии электронного возбуждения на реакционный центр.

**Световая кривая фотосинтеза** – зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности освещения.

**Световая фаза фотосинтеза** – совокупность процессов, в результате которых за счет энергии света синтезируются молекулы АТФ и происходит образование восстановленного НАДФН.

**Светокультура растений** – выращивание растений при искусственном освещении.

**Симпласт** – совокупность протопластов клеток, соединенных плазмодесмами.

**Симпорт** – сопряженный перенос через мембрану двух различных веществ в одном направлении.

**Синергизм** – усиление физиологического эффекта смеси веществ по сравнению с действием отдельных элементов данной смеси.

**Солеустойчивость (галотолерантность)** – устойчивость растений к повышенной концентрации солей в почве или воде.

**Сосущая сила (S)** – сила, равная разности между осмотическим и тургорным давлением в клетке и обеспечивающая поступление воды в клетку.

**Стратификация** – длительное выдерживание семян растений при пониженных положительных температурах для ускорения их прорастания.

**Стресс (неспецифический адаптационный синдром)** – совокупность неспецифических реакций организма, возникающих под влиянием неблагоприятных факторов (стрессоров).

**Стресс-толерантность, или устойчивость** – способность растения переносить действие неблагоприятных факторов и давать в таких условиях потомство.

**Темновая фаза фотосинтеза** – комплекс биохимических реакций, в результате которых происходит восстановление поглощенного листом  $\text{CO}_2$  за счет продуктов световой фазы (АТФ и НАДФН) и образование органических веществ.

**Тонопласт** – мембрана, ограничивающая вакуоль, заполненную клеточным соком.

**Транспирация** – расходование воды растением, в основе которого лежит физиологический процесс испарения, происходящий в результате контактов наземных органов растения с не насыщенной водой атмосферой.

**Транспирационный коэффициент** – количество граммов воды, израсходованной растением при накоплении 1 г сухого вещества.

**Тропизмы** – изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим внешним раздражителем.

**Тургор** – состояние эластической напряженности, растянутости клеточной стенки, обусловленное оводненностью клетки.

**Тургорное давление** – гидростатическое давление протопласта на клеточную стенку.

**Тургорное натяжение** – давление клеточной стенки на протопласт.

**Унипорт** – перенос вещества через мембрану, не сопряженный с транспортом других веществ.

**Уравновешенный раствор** – раствор, в котором питательные элементы находятся в соотношениях, позволяющих растению наиболее эффективно их использовать.

**Урожай биологический** – количество органического вещества, образованного растениями в течение вегетационного периода на единицу площади занимаемых посевов.

**Урожай хозяйственный** – количество хозяйственно важной части урожая (плоды, зерна, клубни и др.) на единицу площади занимаемых посевов.

**Устойчивость** – способность растений сохранять относительно стабильное состояние при изменяющихся условиях среды.

**Устьица** – одно из оригинальных приспособлений листа, обладающее способностью открываться и закрываться.

**Ферредоксин** – железосодержащий белок, передающий электрон на НАДФ при нециклическом фотосинтетическом фосфорилировании.

**Физиологическая засуха** – состояние, при котором растение испытывает водный дефицит, несмотря на достаточное количество воды в окружающей среде.

**Физиологический показатель эффективности дыхания (P/O)** – отношения числа молей неорганического фосфата, ис-

пользованного для фосфорилирования АДФ (Р) к количеству поглощенного кислорода (О).

**Фитогормоны** – соединения регуляторного типа, синтезирующиеся растением в микроколичествах, транспортирующиеся по растению и индуцирующие определенные процессы роста и морфогенеза.

**Фитохелатины** – пептиды, которые синтезируются в ответ на обработку растения тяжелыми металлами и активно связывающие их.

**Фитохром** – фоторецептор из группы хромопротеидов, воспринимающий красный свет и участвующий в фоторегуляции процессов прорастания семян, цветении, фотопериодических явлениях и запускающий морфогенетические реакции.

**Фотолиз воды** – процесс окисления воды в ходе световой стадии фотосинтеза.

**Фотопериод (фотопериодический цикл)** – соотношение длины дня и ночи.

**Фотопериодизм** – регуляция онтогенеза, путем изменений соотношения продолжительности дня и ночи.

**Фотосинтез** – процесс, при котором на свету в зеленом растении из предельно окисленных веществ, диоксида углерода и воды образуется органическое вещество и высвобождается молекулярный кислород. В ходе этого синтеза происходит превращение лучистой энергии Солнца в химическую энергию органических соединений.

**Фотосинтетически активная радиация (ФАР)** – электромагнитное излучение видимой области спектра (300–800 нм), поглощаемое фотосинтетическими пигментами.

**Фотосинтетический коэффициент** – отношение выделенного кислорода к объему поглощенного углекислого газа.

**Фотосинтетическое фосфорилирование (фотофосфорилирование)** – синтез АТФ за счет энергии света.

**Фотосистема** – интегральный полипептидный комплекс, включающий реакционный центр, светособирающую антенну и молекулы-переносчики электронов.

**Хлорофиллы** – зеленые пигменты, играющие важнейшую роль в процессе фотосинтеза.



**Холодоустойчивость** – способность растений длительное время переносить низкие положительные температуры (от 1 до 10 °С).

**Цитокинины** – фитогормоны, ускоряющие деление клеток, задерживающие старение листьев, в каллюсе ткани вызывающие формирование побегов, прерывающие покой спящих почек, увеличивающих количество женских цветков у однодомных растений.

**Цитоплазма** – сложная система клетки, включающая многочисленные, субмикроскопические структуры, такие, как аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, микротрубочки, рибосомы и др.

**Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ)** – количество граммов сухого вещества, накопленное в растении за сутки в пересчете на 1 м<sup>2</sup> листовой поверхности.

**Эвокация** – представляет собой завершающую фазу инициации цветения, во время которой в апексе происходят процессы, необходимые для инициации цветочных зачатков.

**Экономичность транспирации** – количество воды, испаренное растением за единицу времени в процентах от общего запаса воды в растении.

**Энергетический выход фотосинтеза** – отношение запасенной энергии к поглощенной.

**Этилен** – ненасыщенный углеводород (C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>), выполняющий функции эндогенного регулятора роста растений. Он тормозит деление клеток, вызывает утолщение стебля, способствует старению тканей, ускоряет опадение листьев, созревание плодов, способствует закладке женских цветков у однодомных растений.

**Яровизация** – стимуляция цветения, реакция растений (озимых, двулетников), находящихся в вегетативном состоянии, на воздействие в определенный период низких положительных температур (2–10 °С).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Акимов, В.А. Продуктивность картофеля в зависимости от ростостимулирующих веществ в условиях Пензенской области / В.А. Акимов, П.И. Немакин, Е.Ю. Корягина // Сборник статей Международной научно-практической конференции молодых ученых «Вклад молодых ученых в инновационное развитие АПК России». Т.1. – Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – С. 41-43.
2. Бирюлина, Т.Н. Действие отходов грибного производства на биометрические, морфобиологические и фенологические показатели растений огурца / Т.Н. Бирюлина, К.В. Нышонкова, Ю.В. Корягин // Сборник материалов XII международной научной конференции «Агроэкологические аспекты устойчивого развития АПК». – Брянск: Изд. Брянского ГАУ, 2015. – С. 65-67.
3. Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник / А.В. Веретенников. – М.: Академический Проект, 2006. – 480 с.
4. Власова, Т.Г. Физиология растений: методические указания / Т.Г. Власова, В.А. Иванова. – Пенза: РИО ПГСХА, 2011. – 152 с.
5. Гамзиков, Г.П. Значение биологических источников в питании полевых культур и поддержании плодородия почв / Гамзиков Г.П. // Биологические источники элементов минерального питания растений. – Новосибирск, 2006. – С. 9-24.
6. Гусев М. В. Малый практикум по физиологии растений / М. В. Гусев. – М.: МГУ, 1982. – 192 с.
7. Двойникова, С.Д. Биопрепараты группы ризоторфин и продуктивность растений гороха / С.Д. Двойникова, Ю.В. Корягин // Сборник научных трудов по результатам работы II международной молодежной научно-практической конференции «Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов – регионам». Биологические науки.: Т. 3. Ч. 1. – Вологда–Молочное: ФГБОУ ВО Вологодская ГМХА, 2017. – С. 34-39.
8. Двойникова, С.Д. Продуктивность яровой пшеницы в зависимости от инокуляции семян биопрепаратами / С.Д. Двойникова, Н.В. Корягина // Сборник статей Всероссийской научно-практической конференции «Экологические основы прогрессивных технологий» / МНИЦ ПГСХА. – Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – С. 37-41.

9. Двойникова, С.Д. Действие биопрепаратов на продуктивность сельскохозяйственных культур / С.Д. Двойникова, К.В. Нышонкова, Ю.В. Корягин // Сборник статей III Всероссийской научно-практической конференции «Инновационные технологии в АПК: теория и практика» / МНИЦ ПГСХА. – Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – С. 104-108.

10. Девликамов, М.Р. Обработка яровой пшеницы селенизированными биопрепаратами и микроэлементами / М.Р. Девликамов, Ю.В. Корягин // Земледелие. – 2007. – № 3. – С. 42-43.

11. Корягина, Н.В. Оценка использования микробиологических удобрений в растениеводстве для обеспечения экологической безопасности / Н.В. Корягина, Ю.В. Корягин, С.Ю. Ефремова, Е.Ю. Корягина // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2016. – № 2 (30). – С. 179-184.

12. Корягина, Н.В. Применение сидеральных культур и биопрепаратов при возделывании сельскохозяйственных культур / Н.В. Корягина // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2011. – № 01. – С. 118-121.

13. Корягина, Н.В. Ботаника / Н.В. Корягина, Ю.В. Корягин.– Пенза: РИО ПГСХА, 2014. – 350 с.

14. Корягина, Н.В. Ботаника. Часть I. Анатомия и морфология семенных растений / Н.В. Корягина.– Пенза: РИО ПГСХА, 2007. – 225 с.

15. Корягина, Н.В. Ботаника. Часть II. Систематика, основы географии и экологии растений / Н.В. Корягина.– Пенза: РИО ПГСХА, 2007. – 114 с.

16. Корягин, Ю.В. Влияние бактериальных препаратов и микроэлементов на рост и развитие надземной биомассы растений яровой пшеницы/Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина // Сборник Материалов VI Всероссийской научно-практической конференции «Инновационные технологии в АПК: теория и практика» / МНИЦ ПГСХА. – Пенза: РИО ПГСХА, 2018. – С. 85-89.

17. Корягин, Ю.В. Продуктивность фитомассы растений гороха в зависимости от бактериальных препаратов и микроэлементов /Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина // Сборник Материалов VI Всероссийской научно-практической конференции «Инновационные технологии в АПК: теория и практика» / МНИЦ ПГСХА. – Пенза: РИО ПГСХА, 2018. С. 89-92.

18. Корягин, Ю.В. Физиология растений: учебное пособие (курс лекций)/ Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО Пензенского ГАУ, 2017. – 265 с.

19. Корягин, Ю.В. Микробиологические препараты как обеспечение экологичности аграрного производства / Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина, С.Ю. Ефремова, Е.Ю. Корягина // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2016. – № 2 (30). – 29-34.

20. Корягин, Ю.В. Биологические бактериальные удобрения и продуктивность яровой пшеницы / Ю.В. Корягин // Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 65-летию кафедры «Общее земледелие и землеустройство» и Дню российской науки. «Энергосберегающие технологии в ландшафтном земледелии». – Пенза: РИО ПГСХА. – 2016. – С. 191-193.

21. Корягин, Ю.В. Биопрепараты и агроценоз гороха / Ю.В. Корягин // Сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 65-летию кафедры «Общее земледелие и землеустройство» и Дню российской науки. «Энергосберегающие технологии в ландшафтном земледелии». – Пенза: РИО ПГСХА. – 2016. – С. 193-196.

22. Корягин, Ю.В. Почвенная биология: практикум для лабораторных занятий / Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – 230 с.

23. Корягин, Ю.В. Экологическое обоснование приёмов действия комплексного применения органических удобрений и биопрепаратов на продуктивность картофеля в условиях Пензенской области / Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2015. – № 05(27). – С. 146-152.

24. Корягин, Ю.В. Значение бактериальных препаратов и сидератов в биологизированном картофелеводстве / Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина // Нива Поволжья. – 2014. – № 4 (33). – С. 136-142.

25. Корягин, Ю.В. Почвенная биология: лабораторный практикум / Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2014. – 217 с.

26. Корягин, Ю.В. Микробиология: лабораторный практикум / Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2014. – 184 с.
27. Корягин, Ю.В. Практикум для лабораторных и самостоятельных занятий по микробиологии / Ю.В. Корягин, Е.В. Надежкина, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2007. – 230 с.
28. Корягин, Ю.В. Руководство к лабораторным и самостоятельным занятиям по микробиологии / Ю.В. Корягин, Е.В. Надежкина, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2001. – 224 с.
29. Кретович, В.Л. Биохимия растений / В.Л. Кретович. – М.: Высшая школа, 2000. – 445 с.
30. Кузнецов, В.В. Физиология растений в 2 т. Том 2: учебник для академического бакалавриата / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – 4-е изд., пер. и доп. – М: Издательство Юрайт, 2018. – 459 с.
31. Кузнецов, В.В. Физиология растений в 2 т. Том 1: учебник для академического бакалавриата / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – 4-е изд., пер. и доп. – М: Издательство Юрайт, 2018. – 437 с.
32. Куликова, Е.Г. Физиология растений: лабораторный практикум / Е.Г. Куликова, Ю.В. Корягин. – Пенза: РИО Пензенского ГАУ, 2017. – 150 с.
33. Куликова, Е.Г. Физиология растений: учебное пособие (курс лекций) / Е.Г. Куликова, Ю.В. Корягин, Н.В. Корягина. – Пенза: РИО Пензенского ГАУ, 2017. – 153 с.
34. Куликова, Е.Г. Биология с основами экологии: сборник задач, тестов и упражнений / Е.Г. Куликова, Е.В. Надежкина, С.Ю. Шаркова. – Пенза: РИО ПГСХА, 2007. – 159 с.
35. Куликова, Е.Г. Оценка применения биопрепарата Агрика на огурце в условиях АО «Пензенский тепличный комбинат» / Е.Г. Куликова, О.А. Климова // Сурский вестник. – 2018. – № 2(2). – С. 13-16.
36. Куликова, Е.Г. Сельскохозяйственная радиология: учебное пособие / Е.Г. Куликова. – Пенза: РИО Пензенского ГАУ, 2017. – 147 с.
37. Куликова, Е.Г. Экология: учебное пособие / Е.Г. Куликова. – Пенза: РИО Пензенского ГАУ, 2018. – 200 с.

38. Куликова, Е.Г. Эффективность применения фитосейулюса в борьбе с паутинным клещом на огурце в условиях АО «Пензенский тепличный комбинат» / Е.Г. Куликова, О.А. Климова // Сурский вестник. – 2018. – № 2 (2). – С. 16-20.

39. Лебедев, С.И. Физиология растений / С.И. Лебедев. – М.: Колос, 2008. – 544 с.

40. Либберт, Э. Физиология растений / Э. Либберт. – М.: Мир, 2006. – 580 с.

41. Малиновский, В.И. Физиология растений: учебное пособие. / В.И. Малиновский. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 2004. – 106 с.

42. Медведев, С.С. Физиология растений: учебник / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во БХВ-Петербург, 2017. – 512 с.

43. Надежкина, Е.В. Глобальные биогеохимические циклы. Часть II / Е.В. Надежкина, С.А. Сашенкова, Т.Б. Лебедева и др. – Пенза: РИО ПГСХА, 2009. – 120 с.

44. Надежкина, Е.В. Глобальные биогеохимические циклы. Часть I / Е.В. Надежкина, С.А. Сашенкова, Е.Г. Куликова и др. – Пенза: РИО ПГСХА, 2005. – 129 с.

45. Надежкина, Е.В. Сборник задач, по основам сельскохозяйственной радиоэкологии / Е.В. Надежкина, Е.Г. Куликова. – Пенза: РИО ПГСХА, 2007. – 120 с.

46. Немакин, П.И. Биопрепараты группы экстрасол и продуктивность яровой пшеницы / П.И. Немакин, С.Д. Двойникова, Ю.В. Корягин // Сборник научных трудов II международной молодежной научно-практической конференции «Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов – регионам». Биологические науки. Т. 3. Ч. 1.– Вологда–Молочное: ФГБОУ ВО Вологодская ГМХА, 2017. – С. 66-70.

47. Немакин, П.И. Оценка гибридов подсолнечника в условиях Тамбовской области / П.И. Немакин, Ю.В. Корягин // Сборник научных трудов II международной молодежной научно-практической конференции «Молодые исследователи агропромышленного и лесного комплексов – регионам». Биологические науки. Т. 3. Ч. 1.– Вологда–Молочное: ФГБОУ ВО Вологодская ГМХА, 2017. – С. 70-75.

48. Немакин, П.И. Использование биогумуса в условиях лесостепи Среднего Поволжья / П.И. Немакин, Н.В. Корягина //

Сборник статей Всероссийской научно-практической конференции «Экологические основы прогрессивных технологий» / МНИЦ ПГСХА.– Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – С. 81-86.

49. Одеров, О.В. Продуктивность клубней картофеля в зависимости от использования гуминовых удобрений / О.В. Одеров, Н.В. Корягина //Сборник: материалов XIII Международной научно-практической конференции «Агропромышленный комплекс: состояние, проблемы, перспективы» / МНИЦ ПГСХА.– Пенза: РИО ПГСХА, 2017. – С. 46-48.

50. Особенности водного режима при прорастании семян / Н.В. Обручева, И.А. Синькевич, С.В. Литягина, Г.В. Новикова // Физиология растений. – 2017. – Т. 64. – № 4. – С. 311-316.

51. Посыпанов, Г.А. Растениеводство / Г.А. Посыпанов. – М.: КолосС, 2007. – 611 с.

52. Плешков, Б.П. Биохимия сельскохозяйственных растений / Б.П. Плешков. – М.: Агропромиздат, 2007. – 494 с.

53. Полевой, В.В. Физиология растений / В.В. Полевой. – М.: Высшая школа, 2006. – 464 с.

54. Практикум по физиологии растений для студентов биологического факультета / Сост. С. А. Степанов. – Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 2002. – 64 с.

55. Почвенная биология / Ю.В. Корягин, А.И. Иванов, С.М. Надежкин, Н.В. Корягина, Е.В. Надежкина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2001. – 280 с.

56. Рогожин, В.В. Практикум по физиологии и биохимии растений / В.В. Рогожин, Т.В. Рогожина. – СПб.: Изд-во ГИОРД, 2013. – 352 с.

57. Рогожин, В.В. Биохимия растений: учебник. – СПб.: ГИОРД, 2012. – 432 с.

58. Садовников, Н.Г. Продуктивность корнеплодов столовой моркови в зависимости от применения биопрепаратов / Н.Г. Садовников, Ю.В. Корягин, В.А. Иванова // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2011. – № 1. – С. 124-127.

59. Словарь терминов и понятий по физиологии и биохимии растений: уч. пособие. – М.:ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007. – 100 с.

60. Стихарева, Д.Н. Влияние минерального питания на биохимический состав корнеплодов столовой моркови / Д.Н.

Стихарева, Ю.В. Корягин, В.А. Иванова // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. – 2013. – Т. 2. – № 09 (13). – С. 241-248.

61. Стихарева, Д.Н., Влияние микроудобрений на посевные качества и продуктивность столовой моркови в условиях Среднего Поволжья / Д.Н. Стихарева, В.А. Иванова, Ю.В. Корягин // Вестник Саратовского госагроуниверситета им. Н.И. Вавилова. – 2014. – № 04. – С. 37-39.

62. Сашенкова, С.А. Ботаника: лабораторный практикум / С.А. Сашенкова, Н.В. Корягина, Ю.В. Корягин. – Пенза: РИО ПГСХА, 2015. – 275 с.

63. Третьяков, В.В. Практикум по физиологии растений / Под ред. Н.Н. Третьякова. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Колос, 2009. – 288 с.

64. Физиология растений: конспект лекций / В.М. Гольд, Н.А. Гаевский, Т.И. Голованова и др. – Красноярск: ИПК СФУ, 2008. – 148 с.

65. Физиология растений: учебник для студентов вузов / Н.Д. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко и др.; под ред. И.П. Ермакова. – М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 640 с.

66. Фирсов, И.П. Технология растениеводства / И.П. Фирсов, А.М. Соловьев, М.Ф. Трифонова. – М.: КолосС, 2006. – 472 с.ил.

67. Химия окружающей среды / Е.В. Надежкина, А.А. Галиуллин, С.М. Надежкин и др. – Пенза: РИО ПГСХА, 2002. – 290 с.

68. Частная физиология полевых культур / Е. И. Кошкин, Г.Г. Гатаулина, А.Б. Дьяков и др. // Под ред. Е. И. Кошкина. – М.: КолосС, 2005. – 344 с.

69. Чиркова, Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2002. – 244 с.

70. Якушкина, Н.И. Физиология растений: учебник / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 463 с.

71. Периодика: журналы МАИК «Физиология растений», «Экология», «Успехи современной биологии», «Биофизика» за 2010-2018 годы издания.



Евгения Геннадьевна Куликова  
Юрий Викторович Корягин  
Наталья Викторовна Корягина

# ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Лабораторный практикум  
для бакалавров направления подготовки  
35.03.01 Лесное дело

Издается в авторской редакции  
Компьютерная верстка Е.Г. Куликовой

---

Подписано в печать  
Бумага SvetoCopy  
Усл. печ. л. 11,1

Формат 60×84 1/16  
Печать трафаретная  
Заказ №

---

РИО Пензенского ГАУ  
440014, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30