

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ**

И.В. Куркова

**ПРАКТИКУМ
ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**



**Благовещенск
Издательство ДальГАУ
2014**

УДК 581.1 (075. 8)

Куркова, И.В. Практикум по физиологии растений: учебное пособие / И.В. Куркова; Дальневосточный государственный аграрный университет. – Благовещенск, 2014. - 141 с.

Учебное пособие содержит описание лабораторных работ по основным разделам физиологии растений. Для каждой работы дано краткое теоретическое обоснование, приведен перечень оборудования и материалов, изложены ход работы и форма записи результатов. Настоящее руководство составлено в соответствии с программой по курсу «Физиология и биохимия растений» для студентов сельскохозяйственных вузов, обучающихся по направлениям: «Агрохимия и агропочвоведение», «Агрономия», «Садоводство».

Утверждено и рекомендовано к изданию методическим советом агрономического факультета (протокол № 8 от 3 апреля 2014 г.).

Рецензенты: В.Т. Синеговская, д. с.-х. н., профессор, член-корреспондент Россельхозакадемии, заслуженный деятель науки РФ, зам. директора по науке ВНИИ сои

С.А. Фокин, к. с.-х. н., доцент кафедры экологии, почвоведения и агрохимии ФАЭ

Л.Л. Чамлай, агроном по научному обеспечению ООО «Амурагрокомплекс»

Издательство ДальГАУ

2014

ВВЕДЕНИЕ

Физиология растений, по определению К.А. Тимирязева, - основа рационального земледелия. Только изучив процессы, происходящие в растении и в их фитоценозах, можно управлять ими и планировать урожай. Таким образом, физиология растений изучает физиологические процессы и функции растительных организмов, их взаимосвязи и зависимость от факторов внешней среды. Биохимия растений изучает химический состав клетки, свойства и функции основных классов органических соединений.

Задачей физиологии сельскохозяйственных растений является получение максимально возможного количества высококачественной продукции растениеводства с единицы площади.

Лабораторно-практические занятия являются неотъемлемой частью учебного процесса. Проведение экспериментов способствует улучшению понимания отдельных процессов, протекающих в растительном организме, и закреплению теоретических знаний. В ходе практических занятий студенты изучают различные методы проведения исследований в биохимии и физиологии растений, которыми можно определить физиологическое состояние растительного организма и количество разнообразных веществ в нем, оценить селекционный материал, выявить влияние факторов внешней среды, провести мониторинг различных функций и процессов. Лабораторные работы учат студентов работать самостоятельно и в группе, формируют навыки проведения экспериментов, способность мыслить, оценивать полученные результаты и делать правильные выводы.

Для выполнения лабораторных занятий необходимо

- знать технику безопасности проведения лабораторных работ;
- подготовить теоретический материал по заданной теме, используя лекции, учебники и другие пособия;
- предварительно разобрать с преподавателем порядок выполнения работы;
- выполнить лабораторную работу и оформить результаты в виде таблиц, рисунков, графиков и сделать соответствующие выводы;
- сдать работу преподавателю.

ПРАВИЛА ТЕХНИКИ БЕЗОПАСНОСТИ ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

1. На первом занятии студенты должны изучить правила техники безопасности при выполнении лабораторных работ и расписаться в журнале проведения инструктажа.
2. Запрещается входить в аудиторию в верхней одежде, шуметь, сорить и загромождать столы вещами.
3. На занятия студент обязательно надевает белый халат.
4. Нельзя трогать реактивы и оборудование, которые не используются в данной лабораторной работе.
5. Нельзя пользоваться лабораторной посудой для питья и еды.
6. Нельзя нюхать, пробовать на ощупь и вкус, химические реактивы и приготовленные в качестве объектов исследования биологические материалы.
7. Нельзя пользоваться реактивами без этикеток.
8. Необходимо наливать в бюретки только те реактивы, для которых они предназначены, согласно этикеткам.
9. Категорически запрещается смешивать реактивы и пользоваться грязными пипетками.
10. Нельзя набирать щелочи, кислоты, растворители и другие ядовитые вещества в пипетки ртом, для этого есть груши, резинки и мерные цилиндры.
11. Все работы с концентрированными кислотами, щелочами и летучими веществами необходимо проводить в вытяжном шкафу.
12. Запрещается нагревать растворы в плотно закрытых сосудах и брать руками горячие колбы и пробирки.
13. Запрещается оставлять без присмотра включенные электроприборы.
14. В случае попадания кислоты на кожу немедленно промыть водой и нейтрализовать раствором бикарбоната натрия.
15. В случае попадания щелочи на кожу немедленно промыть водой и нейтрализовать раствором борной кислоты.
16. Нельзя пользоваться треснутой и отколотой посудой.
17. При воспламенении горючих веществ тушить их песком, огнетушителем или противопожарным одеялом. Вызвать пожарных по телефону 01.
18. Если имеются пострадавшие, вызвать скорую помощь по телефону 03.
19. По окончании практического занятия сделать уборку на рабочем месте.

Раздел 1

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Клетка является элементарной структурной и функциональной единицей живого организма. Существуют одноклеточные растительные организмы, состоящие из одной клетки (некоторые водоросли, грибы), и многоклеточные, состоящие из комплексов клеток (цветковые растения). Величина и формы клеток очень разнообразны. Это зависит от вида растений и месторасположения. Растительные клетки, в отличие от животных, имеют ряд особенностей.

Первым отличием является наличие **системы пластид**. В растительных клетках существуют хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. Хлоропласты содержат хлорофилл, который способен поглощать энергию солнца и преобразовывать ее в химическую энергию углеводов. Только растения могут осуществлять фотосинтез.

Вторым отличием является **клеточная оболочка**. Основу клеточной оболочки составляют микрофибриллы целлюлозы. Они скрепляются между собой гемицеллюлозами и пектиновыми веществами. Клеточная оболочка выполняет ряд важных функций. Это защита от факторов внешней среды, придание пространственного расположения органам, транспорт воды и веществ, запас веществ. Клеточная оболочка начинает формироваться сразу после деления ядра. Со временем в ней могут откладываться лигнин, суберин и кутин. Клеточная оболочка пронизана цитоплазматическими нитями - плазмодесмами. Они соединяют протопласты соседних клеток, обеспечивая их взаимодействие.

Третьим отличием является **большая центральная вакуоль**. У сформировавшихся клеток вакуоль может занимать около 80% объема клетки. Основной ее функцией является регуляция водного обмена. А также она хранит вещества, временно не востребованные, и защищает от токсичных веществ, разлагая их.

Структурную основу клетки составляют **цитоплазматические мембраны**. Они имеют жидкокристаллическую структуру. Основу мембраны составляют два слоя фосфолипидов, обращенных друг к другу гидрофобными

концами. Обязательный компонент мембраны – белки (рис. 1). По расположению относительно липидных слоев они разделяются на три группы. Периферические белки расположены на поверхности мембраны. Они выполняют ферментативную, структурную и рецепторную функции. Полуинтегральные белки погружены в липидный слой. Интегральные белки пронизывают мембрану насквозь.

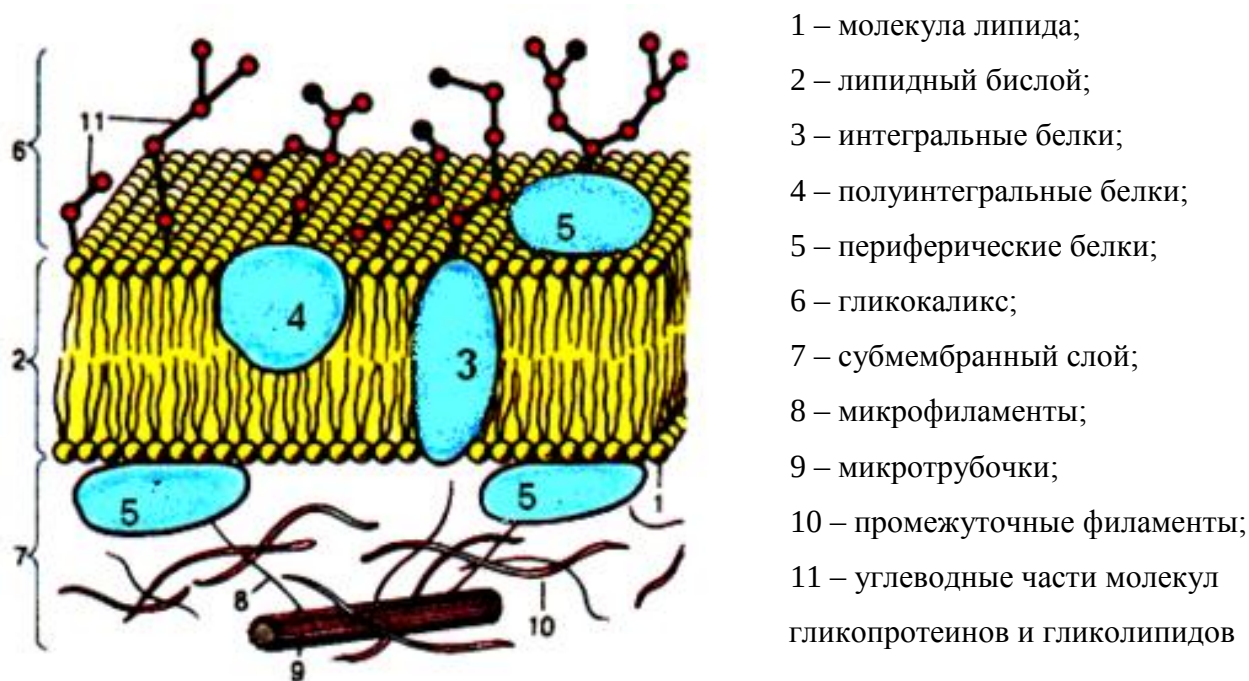


Рис. 1. Схема строения клеточной мембраны (плазмалеммы)

Внутренние мембраны хлоропластов и митохондрий обеспечивают пространственную организацию молекул, осуществляющих трансформацию энергии в клетке и образование универсальных аккумуляторов энергии – **молекул АТФ**.

Главный органоид клетки – **ядро**. Оно окружено двойной мембраной с порами. В ядре имеются ядрышки, молекулы ДНК, РНК и большое количество ферментов. Функции ядра – передача наследственной информации и регуляция обмена веществ в клетке. С ядерной мембраной связана эндоплазматическая сеть (ЭПС). Основной ее функцией является транспорт веществ и передача сигналов. На ее поверхности могут располагаться рибосомы, которые осуществляют синтез белков. Это органоиды, которые не имеют мембраны. В ЭПС синтезируются также липиды и вещества вторичного происхождения. **Аппарат**

Гольджи выполняет секреторную функцию и снабжает строительным материалом клеточную оболочку. **Митохондрии** – это энергетические центры клетки. В них происходит окисление органических веществ и синтез молекул АТФ. В **сферосомах** идет синтез липидов, в **пероксисомах** – процесс фотодыхания, **глиоксисомах** – глиоксилатный цикл.

Таблица 1

Общая характеристика растительной клетки

Структура 1	Функции 2	Состав 3
Ядро	Центр управления процессами в клетке, хранение и передача генетической информации	Две мембраны с порами, ДНК и белки (гистоны)
Рибосомы	Синтез белка	РНК и белки
Эндоплазматический ретикулум	Делит цитоплазму на компартменты, место синтеза белков и липидов, транспорт веществ	Мембраны
Аппарат Гольджи	Секреция веществ, синтез полисахаридов, присоединение углеводов к липидам и белкам	Мембраны
Митохондрии	Дыхание, синтез АТФ	Две мембраны, белки, ДНК, рибосомы
Пластиды (пропластиды, амилопласты, лейкопласты, хромопласты)	Запасание крахмала, терпеноидов, каротиноидов	Две мембраны, ДНК, белки, рибосомы, запасные вещества
Хлоропласты	Фотосинтез, синтез веществ	Две мембраны, ДНК, белки, рибосомы, хлорофилл, крахмал
Микротельца (пероксисомы, глиоксисомы)	Окислительные реакции, фотодыхание, глиоксилатный цикл	Мембрана, белки, фермент каталаза
Вакуоли	Осмотическая функция, хранение конечных продуктов обмена, функции лизосом (переваривание структур и молекул, отслуживших свой срок)	Мембрана, вода, минеральные соли, сахара, пигменты, органические кислоты, ферменты гидролазы

Продолжение таблицы 1

1	2	3
Сферосомы (липидные тела)	Запасание липидов	Мембрана, липиды, ферменты липаза и эс- тераза
Цитоскелет (микротрубочки и микрофила- менты)	Внутренний скелет клетки, внутриклеточное движение	Белок
Цитозоль	Связь органелл	Вода, минеральные и органические вещества
Клеточная стенка	Механическая опора и за- щита клетки, запас и транс- порт воды	Целлюлоза, гемицеллю- лоза, пектины

Единственные органеллы, не имеющие мембран, - **рибосомы**. В них осуществляется сборка специфических белков из аминокислот согласно информации, поступающей от ДНК.

Взрослая растительная клетка имеет большую вакуоль с водным раствором органических и минеральных веществ, концентрация которых определяет максимальную способность клетки насасывать воду - ее осмотическое давление. Осмотическое давление у растений разных экологических групп неодинаково: наибольшее оно у ксерофитов и галофитов, наименьшее - у гигрофитов. У мезофитов, к которым относятся все культурные растения, оно среднее - 500-1500 кПа. Реальная сила, с которой клетка поглощает воду в каждый конкретный момент (водный потенциал клетки - Ψ_w), определяется разностью химических потенциалов воды в клетке и чистой воде, отнесенной к молярному объему воды.

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w},$$

где Ψ_w – химический потенциал воды в клетке, μ_w^0 – химический потенциал чистой воды, V_w - молярный объем воды.

Так как μ_w^0 всегда выше, чем μ_w , водный потенциал имеет отрицательный знак. При недостатке воды в растении Ψ_w уменьшается, при достаточном

количестве - возрастает. Этот показатель можно использовать для правильного выбора времени полива.

Под действием повреждающих агентов, достигших пороговой силы, в клетках происходит изменение нативной (прижизненной) структуры белков – **денатурация**. В зависимости от силы и времени действия агента денатурация может быть обратимой и необратимой. Независимо от природы агента при повреждении в клетке возникает комплекс **неспецифических ответных реакций**: уменьшение степени дисперсности цитоплазмы (оструктурирование, помутнение), повышение вязкости, увеличение проницаемости (выход веществ из клетки), повышение сродства к красителям у цитоплазмы и ядра, падение мембранного потенциала. Каждый из этих показателей может служить критерием повреждения клетки и использоваться для диагностики ее устойчивости к неблагоприятным условиям среды.

Молекулярная и клеточная биология в настоящее время активно развивается. Главными ее направлениями следует считать познание принципов действия и природы экспрессоров и репрессоров генома, регуляцию клеточной деятельности, внутриклеточный транспорт белков. Этим занимаются ведущие лаборатории мира.

Работа 1. Наблюдение признаков повреждения клетки (повышение сродства к красителям; оструктурирование цитоплазмы и ядра)

Общие сведения. Цитоплазма обладает сложной прижизненной структурой, с которой связаны ее свойства и функции. Важнейшее из этих свойств - избирательная проницаемость. Живая цитоплазма не удерживает в себе витальные красители, которые свободно проходят в вакуоль и окрашивают клеточный сок. После гибели или при повреждении клетки красители задерживаются в самой цитоплазме в результате изменения нативной (прижизненной) структуры белков. Цитоплазма и ядро приобретают соответствующую окраску.

Подобно метиленовой синей краска нейтральный красный способна проникать в живые клетки и накапливается в них в больших количествах. При непродолжительном пребывании клеток в растворе нейтрального красного цитоплазма не отмирает, в чем можно убедиться, вызвав плазмолиз окрашенных клеток (плазмолизироваться могут только живые клетки). Нейтральный красный – двухцветный индикатор: в кислой среде ($\text{pH} < 6$) он имеет малиновую окраску, в щелочной – желтую.

Объект исследования. Луковица с непигментированными чешуями.

Реактивы и оборудование. Раствор нейтрального красного (1:1000), 1 М KNO_3 , 10-процентный раствор аммиака, химические стаканы на 100 мл. Микроскопы, предметные и покровные стекла, стеклянные палочки, кисточки, препаровальные иглы, лезвия безопасной бритвы, пипетки.

Порядок выполнения работы. Срез с чешуи непигментированной луковицы выдерживают в слабом растворе нейтрального красного в течение 20 мин. После окрашивания срез помещают на предметное стекло в каплю воды, накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом при малом, а затем при среднем увеличении.

У живых клеток вакуоли окрашиваются нейтральным красным в малиновый цвет, а цитоплазма и ядро не окрашиваются. У мертвых клеток структурные цитоплазма и ядро окрашиваются этим красителем. Не снимая препарат со столика микроскопа, фильтровальной бумагой отсасывают воду из-под покровного стекла и вводят под него каплю 1 М раствора KNO_3 . После этого наблюдается плазмолиз клеток, накопивших краску в вакуолях, подтверждающий, что эти клетки живые.

Чтобы проследить за изменениями в клетке при ее повреждении и гибели, применяют сильный яд – аммиак. Из-под покровного стекла фильтровальной бумагой отсасывают KNO_3 и заменяют его каплей 10-процентного аммиака. Окраска среза становится желтой, так как в присутствии аммиака кислая реакция клеточного сока изменилась на щелочную (в щелочной среде нейтральный красный имеет желтый цвет). В погибших под действием аммиака клетках ци-

топлазма и ядро приобретают видимую в микроскоп структуру и окрашиваются в желто-бурый цвет.

Зарисовывают живые клетки лука, накопившие нейтральный красный в вакуолях; эти же клетки, плазмолизированные в 1 М растворе KNO_3 ; клетки лука с оструктуренными и окрашенными цитоплазмой и ядром, убитые аммиаком. По результатам работы делают выводы о признаках повреждения и гибели клетки.

Работа 2. Влияние катионов и анионов солей на форму и время плазмолиза

Общие сведения. Катионы и анионы солей оказывают специфическое и многообразное действие на цитоплазму. Одним из легко заметных внешних проявлений этого действия являются изменения в степени набухания и вязкости цитоплазмы, для наблюдения за которыми можно использовать плазмолиз.

Плазмолиз - это отставание цитоплазмы от стенок клетки, помещенной в раствор с большей концентрацией, чем концентрация клеточного сока (гипертонический). В ходе плазмолиза очертания поверхности цитоплазмы меняются (рис. 2). Вначале ее поверхность будет вогнутой - **вогнутый плазмолиз**, затем становится выпуклой - **выпуклый плазмолиз**.

Ионы минеральных солей способны влиять на свойства коллоидов цитоплазмы, изменяя ее вязкость, причем ионы одно- и двухвалентных металлов проявляют противоположное действие.

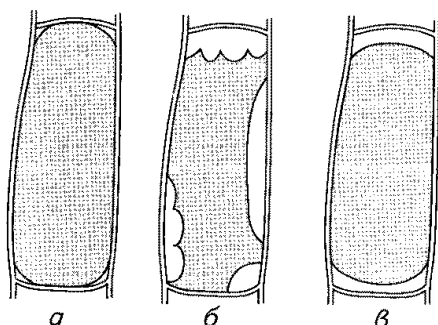


Рис. 2. Формы плазмолиза:

- а – уголковый плазмолиз;
- б – вогнутый;
- в – выпуклый плазмолиз

Время плазмолиза - это период 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. Время плазмолиза определяют, используя в качестве плазмолитиков различные соли одинаковой осмотической силы.

Объект исследования. Луковица с пигментированными чешуями.

Реактивы и оборудование. Раствор солей: 0,7 М $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 1 М KNO_3 . Микроскопы, предметные и покровные стекла, лезвия безопасной бритвы.

Порядок выполнения работы. Срез эпидермиса с выпуклой поверхности пигментированной чешуи луковицы помещают в каплю раствора испытуемой соли, накрывают покровным стеклом и сразу же микроскопируют. Следят за сменой форм плазмолиза. Определяют время плазмолиза в каждой соли. Результаты опыта записывают в таблицу по приведенной форме.

Влияние анионов и катионов на форму и время плазмолиза

Вариант	Соль	Концентрация раствора, моль/л	Время погружения ткани в раствор	Время наступления выпуклого плазмолиза	Длительность плазмолиза, мин
1	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,7			
2	KNO_3	1,0			

В зависимости от природы плазмолизирующей соли время плазмолиза обычно составляет от 1 до 20 мин.

На основании полученных результатов делают выводы о влиянии катионов и анионов солей на вязкость цитоплазмы.

В выводе отмечают вопросы:

Виды плазмолиза.

Какой вид плазмолиза вызывают 1) одновалентные катионы?
2) двухвалентные катионы?

Работа 3. Определение потенциального осмотического давления клеточного сока методом плазмолиза

Общие сведения. Клеточный сок - водный раствор различных орга-

нических и неорганических веществ. Потенциальное осмотическое давление зависит от числа частиц, находящихся в этом растворе, то есть от концентрации и степени диссоциации растворенных молекул. **Потенциальное осмотическое давление** выражает максимальную способность клетки всасывать воду. Величина этого показателя указывает на возможность растения произрастать на почвах различной водоудерживающей силы. **Повышение осмотического давления** при засухе служит критерием обезвоживания растений и необходимости полива.

Данный метод основан на подборе такой концентрации наружного раствора, которая вызывает самый начальный (уголковый) плазмолиз в клетках исследуемой ткани. В этом случае осмотическое давление раствора примерно равно осмотическому давлению клеточного сока. Такой наружный раствор называют **изотоническим**.

Объект исследования. Луковица с пигментированными чешуями.

Реактивы и оборудование. 1М раствор сахарозы, безопасные бритвы, микроскопы, предметные и покровные стекла, бюксы, градуированные пипетки на 10 мл, препаровальные иглы, фильтровальная бумага.

Порядок выполнения работы. В бюксах готовят по 10 мл растворов согласно форме таблицы. Для опыта можно взять сахарозу 1 М (или KNO_3) и с помощью разбавления дистиллированной водой получить нужную концентрацию. Растворы тщательно перемешивают, бюксы закрывают крышками, чтобы предотвратить испарение, и ставят в ряд по убывающей концентрации.

Лезвием безопасной бритвы делают тонкие срезы с выпуклой поверхности пигментированной чешуи луковицы размером примерно 25 мм^2 из среднего хорошо окрашенного участка.

В каждый бюкс, начиная с высокой концентрации, с интервалом 3 мин опускают по два-три среза. Через 30 мин после погружения срезов в первый бюкс их исследуют под микроскопом. Затем через каждые 3 мин наблюдают срезы из последующих бюксов. Таким способом достигают равную продолжительность пребывания срезов в растворах плазмолитиков. Срезы рассмат-

ривают под микроскопом в капле раствора из того бюкса, откуда они были взяты.

Определяют степень плазмолиза клеток в каждом растворе и находят изотоническую концентрацию как среднюю арифметическую между концентрацией, при которой плазмолиз только начинался, и концентрацией, которая уже не вызывает плазмолиза.

Результаты опыта записывают в таблицу

Концентрация раствора, моль/л	На 10 мл раствора		Продолжительность пребывания срезов в р-ре		Степень плазмолиза	Изотоническая концентрация, моль/л	Потенциальное осмотическое давление, кПа
	1М р-р сахарозы, мл	Воды, мл	Время погружения	Время наблюдения			
0,7	7	3					
0,6	6	4					
0,5	5	5					
0,4	4	6					
0,3	3	7					
0,2	2	8					
0,1	1	9					

Потенциальное осмотическое давление

$$\Pi = RTci,$$

где R – газовая постоянная, равная 8,3; T – абсолютная температура по Кельвину ($273^0 + \text{комнатная}$); c – изотоническая концентрация, М.; i – изотонический коэффициент Вант-Гоффа, 101,3 – множитель для перевода атмосфер в килопаскалы.

Коэффициент Вант-Гоффа характеризует ионизацию растворов и для не электролитов (сахароза) равен 1.

В зависимости от вязкости цитоплазмы в клетках чешуи репчатого лука осмотическое давление варьирует, как правило, от 300 до 1300 кПа.

Вывод.

Работа 4. Наблюдение колпачкового плазмолиза

Общие сведения. Плазмалемма и тонопласт гораздо медленнее пропускают

соли, чем воду. Тонoplast обладает более плотной структурой, чем плазмалемма, и, следовательно, меньшей проницаемостью. В этом можно убедиться на примере колпачкового плазмолиза, который можно видеть на плазмолизированной клетке после ее длительного пребывания в растворе нитрата калия (KNO_3). После достижения клеткой стадии выпуклого плазмолиза калий начинает проникать через плазмалемму. Концентрация калия увеличивается в мезоплазме, и в ней начинает оттягиваться вода из вакуоли, коллоиды мезоплазмы набухают. Специфическое действие калия связано с разжижающим действием на протоплазму. За это время калий не проникает в тонoplast. Наблюдается колпачковый плазмолиз: на противоположных концах протопласта в плазмолизированных клетках возникают прозрачные колпачки (рис.

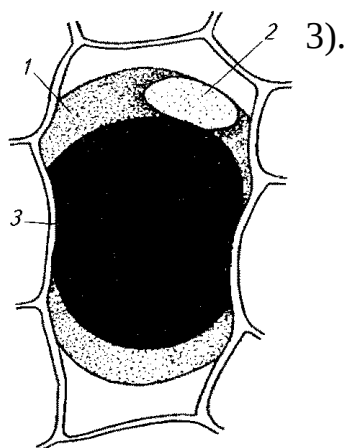


Рис. 3. Колпачковый плазмолиз:

- 1 – набухшая протоплазма, образовавшая колпачки;
- 2 – ядро;
- 3 – вакуоль с окрашенным клеточным соком.

Объект исследования. Луковица с пигментированными чешуями или красный репчатый лук.

Реактивы и оборудование. 1 н. раствор KNO_3 . Микроскопы, предметные и покровные стекла, лезвия безопасной бритвы.

Порядок выполнения работы. За 1,5 – 2 ч до работы готовят на группу срезы эпидермиса красного репчатого лука, которые помещают в фарфоровую чашку с 1 н. KNO_3 . Срезы помещают в каплю KNO_3 на предметное стекло, накрывают покровным стеклом и рассматривают под большим увеличением. Записывают колпачковый плазмолиз. Отмечают стенку клетки, мембраны протопласта и колпачки.

Работа 5. Проницаемость живой и мертвой протоплазмы

Общие сведения. Проницаемость протоплазмы клеток листа для минеральных и низкомолекулярных органических веществ, находящихся в клетках, существенно возрастает при длительном обезвоживании. Это приводит к частичному вымыванию этих веществ из клетки во время последующего дождя.

Температуры от 0 до 10⁰С повреждают мембраны в клетках не холодоустойчивых растений (огурец, кабачок, перец и др.). При длительном их воздействии растение теряет тургор и погибает.

Температуры ниже -20⁰С у зимующих в вегетативном состоянии растений, находящихся под снегом (озимые злаки, земляника, клевер и др.), настолько разрушают мембраны клеток, что на поверхности листьев выступает клеточное содержимое - «инфекционная роса», которая стимулирует развитие фитопатогенных грибов.

Большинство растений переносит температуру до 44⁰С, но температуру выше - только жароустойчивые. При температуре 100⁰С разрушаются мембраны протоплазмы и клеточный сок вытекает из клетки. На этом основаны процессы консервирования и приготовления пищи горячим способом.

При нарушении метаболизма клетки в ней могут накапливаться вещества (например, спирт и уксусная кислота), увеличивающие проницаемость мембран. Спирт возникает при анаэробном (бескислородном) дыхании, уксусная кислота - промежуточный продукт цикла Кребса (аэробное дыхание). Условия жизни для клетки - их быстрая переработка. Цель экспериментальной работы - определить влияние высокой температуры, спирта, уксусной кислоты на проницаемость протоплазмы клеток.

Объект исследований. Свекла столовая.

Реактивы и оборудование. Нож, штатив для пробирок, пробирки (4 шт.), пробочное сверло диаметром 1 см, выталкиватель, стеклянные стаканы на 100 см³, пипетки на 5 см³, спиртовки, спички, спирт, 50-процентный, уксусная кислота, 30-процентная, дистиллированная вода.

Порядок выполнения. Из корнеплода красной столовой свеклы вырезают диск толщиной 1-1,5 см. Из него с помощью сверла вырезают пять цилиндров, которые последовательно входят в трубку сверла. Свекольные цилиндры равной величины освобождаются из сверла с помощью выталкивателя. Последний цилиндр, в который упирался выталкиватель, выбраковывают.

Цилиндры свеклы промывают в стакане водопроводной водой до полного отсутствия следов антоциана, вытекшего из поврежденных клеток. Свекольные цилиндры помещают по одному в четыре пробирки с 5 см³ реагентов. В первую и вторую пробирки наливают водопроводную воду. Во второй пробирке свеклу кипятят над спиртовкой в течение 1 мин. Воду сливают и к свекле снова приливают новую порцию воды. В третьей пробирке цилиндр свеклы помещается в 50-процентный раствор спирта, в четвертый – в 30-процентный раствор уксусной кислоты. По истечению времени экспозиции (20 – 30 мин) содержимое пробирок взбалтывают и по выходу антоциана из клеточного сока судят о степени повреждения мембран клеток. Данные заносят в таблицу.

Проницаемость протоплазмы после пребывания свеклы в различных условиях

Варианты опыта	Выход антоциана	Вывод о проницаемости
Водопроводная вода		
После кипячения в водопроводной воде		
50-процентный спирт		
30-процентная уксусной кислота		

Тренировочные тесты

1. Общебиологической функцией растения является ...

- 1) опыление
- 2) фотосинтез
- 3) дыхание
- 4) минеральное питание

2. Мембрана, отделяющая клетку от внешней среды, называется ...

- 1) плазмалеммой
- 2) оболочкой
- 3) гликокаликсом
- 4) тонопластом

3. Одревеснение клеточной стенки связано с отложением ...

- 1) оксалата
- 2) суберина
- 3) лигнина
- 4) кутина

4. Уникальным свойством растения является ...

- 1) устойчивость
- 2) гетеротрофность
- 3) раздражимость
- 4) автотрофность

5. В виде кристаллов в вакуолях откладывается в основном ...

- 1) нитрат кальция
- 2) оксалат кальция
- 3) нитрат калия
- 4) оксалат калия

6. Колпачковый плазмолиз наблюдается при помещении клеток в раствор ...

- 1) сахарозы
- 2) мочевины
- 3) роданида калия
- 4) хлористого кальция

7. Метод выращивания растений в специальных сосудах, заполненных почвой, в которые добавляли разные вещества, называется ...

- 1) синтетическим
- 2) биохимическим
- 3) биофизическим
- 4) вегетационным

8. Основными химическими компонентами клеточной стенки у растений являются ...

- 1) жиры
- 2) углеводы
- 3) фосфолипиды
- 4) белки

9. Комплекс рибосом на одной и-РНК называется ...

- 1) фибриллами
- 2) микрофибриллами
- 3) квантосомой
- 4) полисомой

10. Самой крупной органеллой клетки является ...

- 1) аппарат Гольджи
- 2) хлоропласт
- 3) лизосома
- 4) ядро

11. Две соседние клеточные стенки соединяются посредством ...

- 1) сульфата калия
- 2) нитрата магния
- 3) пектата кальция
- 4) сульфата кальция

12. Живую клетку от мертвой клетки можно определить по ...

- 1) составу белков
- 2) содержанию липидов
- 3) наличию плазмолиза
- 4) содержанию воды

Коллоквиум по разделу «Физиология и биохимия растительной клетки»

- 1. Общий план строения растительной клетки.
- 2. Функции мембран в клетке. Транспорт веществ через мембраны.
- 3. Ядро, рибосомы.
- 4. Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи.
- 5. Пластиды, митохондрии.
- 6. Вакуоль, микротельца, сферосомы.
- 7. Цитоплазма, цитоскелет, плазмодесмы.
- 8. Клеточная стенка: строение функции.
- 9. Белки, их состав структура и функции.
- 10. Нуклеиновые кислоты, их строение и роль в жизни растений.
- 11. Липиды, их состав и функции.
- 12. Углеводы растений, их классификация и значение отдельных групп.
- 11. Фермент, природа их каталитического действия, общие свойства и роль в превращении веществ.
- 12. Витамины, классификация и функции.
- 13. Реакции протоплазмы на повреждающие воздействия.

Дополнительная литература:

1. Нобель, П. Физиология растительной клетки / П. Нобель. Пер с англ. И.И. Рапоновича под ред проф. И.И. Гунара – М.: Мир, 1973. – 288 с.
2. Жизнь растений. Т. 1; под ред. чл.-кор. АН СССР. проф. Н.А.Красильникова и проф. А.А.Уранова. -М.: Просвещение, 1974. – 487 с.
3. Свенсон, К Клетка / К. Свенсон, П Уэбстер; пер с англ. Т. Днепровской. М.: Мир, 1980. – 304 с.
4. Саламатова Т.С. Физиология растительной клетки / Т.С. Саламатова: Учеб. Пособие. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. – 232 с.
5. Рейвен, П.И. Современная ботаника / П. Рейвен, Р. Эверт, С. Айкхорн; пер. с англ. В.Н. Гладковой под ред. А.Л. Тахтаджяня; в 2-х Т М.: Мир, 1990. – 438 с.

Раздел 2

ВОДООБМЕН РАСТЕНИЙ

Водный обмен растений – это совокупность процессов поглощения, усвоения и выделения воды растениями. Все физиологические процессы в растении нормально протекают лишь при полном его обеспечении водой. Вода не только растворитель, но и активный компонент клетки. Она участвует в биологических превращениях, например, облегчает взаимодействие между молекулами, служит субстратом для фотосинтеза, участвует в дыхании и многочисленных гидролитических и синтетических процессах.

Вода обладает высокой теплоемкостью, поэтому способствует стабилизации температуры растения. Пронизывая все его органы, она создает в нем непрерывную фазу, обеспечивая связь органов друг с другом, а также возможность передвижения по растению питательных веществ. Вода играет существенную роль в сохранении формы травянистых растений, поддерживая их клетки в состоянии тургора.

Водный баланс растения определяется соотношением между поглощением и выделением воды. Для бездефицитного водного баланса необходимо,

чтобы расходование влаги листьями компенсировалось ее поглощением через корни. Подвядание растений приводит к серьезным нарушениям в ультраструктуре клеток и обмену веществ. Даже кратковременный недостаток воды не проходит для растений бесследно. После установления оптимальных условий водоснабжения фотосинтез восстанавливается лишь через 5 – 7 дней, рост – через 2 – 3 недели, что приводит к значительной потере урожая.

Если испарение воды растением (транспирация) больше объема поступающей воды, то в листьях наблюдается водный дефицит, который может привести к потере тургора клеток и их завязанию. Под влиянием дефицита влаги в клетке возникает сосущая сила, с помощью которой клетка вытягивает воду из соседних клеток или из окружающей среды. Сосущая сила передается из листьев в стебель, который сосет воду из почвы. Величина сосущей силы зависит от степени насыщенности клетки водой

$$S = P - T,$$

где P – осмотический потенциал клетки; T – тургорное давление.

Уравнение показывает разность между количеством воды, которое может насосать клетка, и ее количеством в данный момент. Если тургор в клетке равен нулю ($T = 0$), то сосущая сила равна всему осмотическому потенциалу клетки ($S = P$).

Сосущая сила может возрастать еще больше, если в клетке наступает явление циторриза. При этом стенки клетки втягиваются внутрь, и протопласт следует за изгибами стенки, не отставая от них (рис. 4).

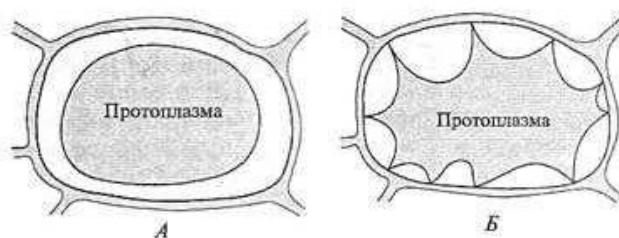


Рис. 4. Растительная клетка при обезвоживании в гипертоническом растворе: А – плазмолиз; Б - циторриз

Тургор приобретает отрицательное значение, а уравнение имеет следующий вид:

$$S = P - (-T), \text{ то есть } S = P + T.$$

Вода поступает в растение в результате корневого давления и присасывающего действия транспирации.

Деятельность нижнего концевого двигателя, состоящая в активном поглощении воды корневой системой, проявляется в плаче и гуттации растений. Силу, поднимающую воду вверх по сосудам, называют **корневым давлением**. Величина его обычно составляет 50 – 150 кПа. Корневое давление имеет большое значение в поглощении воды растением при подземном прорастании и в весеннее время до распускания листьев. Существенна роль корневого давления в поддержании непрерывности водных нитей в сосудах ксилемы. Корневое давление ликвидирует в ночные часы возникший за день водный дефицит.

Работа верхнего концевого двигателя обусловлена испарением воды с поверхности листьев – **транспирацией**. Присасывающее действие транспирации передается корням в форме гидродинамического натяжения, связывающего работу обоих двигателей. Работа верхнего концевого двигателя, основанная на использовании в качестве источника энергии солнечной радиации, регулируется автоматически (усиление потери влаги снижает водный потенциал испаряющих клеток, что ведет к усилению поступления в них воды). У хорошо облиственных растений присасывающая сила транспирации во много раз превосходит силу корневого давления.

Основную роль в регуляции испарения воды растениями играют **устьица**. Поэтому интенсивность транспирации в значительной мере зависит от степени их открытости. Кроме того, растение может уменьшать транспирацию, снижая испарение воды с поверхности клеток в межклетники за счет возрастания вододерживающей способности протоплазмы и клеточных стенок. При выращивании сельскохозяйственных культур большое значение имеет эффективность использования воды растениями, показателем которой служит **транспирационный коэффициент** – количество воды, расходуемое растением на создание единицы массы сухого вещества. Для большинства сельскохозяйственных растений транспирационный коэффициент составляет в среднем 300 – 500.

На величину транспирационного коэффициента влияют условия минерального питания, обеспеченность водой, интенсивность освещения и другие факторы. Степень использования воды растением можно повысить, создавая для него оптимальные условия водоснабжения и питания. Закономерности водного обмена растений важно учитывать при разработке агротехнических приемов, направленных на получение высоких урожаев.

Работа 6. Зависимость набухания семян от характера запасных веществ

При соприкосновении с влажным субстратом сухие семена быстро поглощают воду и увеличиваются в объеме благодаря набуханию белков, крахмала и других гидрофильных коллоидов, причем у некоторых семян возникает большое давление (до 100 МПа). В основе набухания лежит гидратация коллоидов - взаимодействие веществ с водой, приводящее к уменьшению ее подвижности. Главную роль в процессе набухания семян играют белки - наиболее гидрофильные вещества. Гидратация белков включает три процесса: 1) электронеутральную гидратацию путем образования водородных связей между атомами О и N полярных групп (карбоксильной, спиртовой, аминной, амидной и др.) и водородом воды (наиболее важный процесс, приводящий к значительному увеличению объема и повышению температуры); 2) ионную гидратацию - притяжение диполей воды ионизированными группами белка $-\text{COO}^-$ и $-\text{NH}_3^+$; 3) иммобилизацию молекул воды, попадающих в замкнутые полости белковых глобул. Набухание белков имеет большое значение для биохимической активности клетки.

Задача данной работы - сравнение процесса набухания семян, отличающихся разным содержанием основных запасных веществ - крахмала и белка (в семенах пшеницы содержится в среднем около 16 % белка и 70 % крахмала, в семенах гороха - до 34 % белка и 48 % крахмала).

Объект исследования. Семена гороха и пшеницы.

Реактивы и оборудование. Весы технические с разновесом, чашки Пет-

ри, фильтровальная бумага.

Порядок выполнения работы. Поместить в чашки Петри навески (2-5 г) семян пшеницы и гороха и залить водопроводной водой, обратив внимание на полное смачивание семян. Через 3 ч (или через сутки) извлечь семена из чашек, быстро обсушить фильтровальной бумагой и взвесить. Увеличение выразить в процентах от исходной. Результаты записать в таблицу.

Растение	Масса семян, г		Увеличение массы семян	
	исходная	после набухания	г	% от исходной
Пшеница				
Горох				

Ответить на вопросы:

1. Как происходит набухание семян? 2. Какова зависимость этого процесса от содержания основных запасных веществ?

Работа 7. Сравнение транспирации верхней и нижней сторон листа хлоркобальтовым методом (по Шталю)

Общие сведения. Метод хлоркобальтовой пробы по Шталю основан на изменении цвета фильтровальной бумаги, пропитанной хлоридом кобальта, при поглощении ею паров воды, испаряемых поверхностью листа. По времени, необходимому для перехода окраски хлоркобальтовой бумаги из голубой (цвет сухого CoCl_2) в розовую (цвет $\text{CoO}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$), судят о транспирации растений.

Хлоркобальтовый метод определения транспирации листьев, не отделенных от растения, очень прост и доступен. Однако его применение ограничено только сравнительными опытами, так как не позволяет определять абсолютные величины интенсивности транспирации. Существуют количественные модификации этого метода, основанные на взвешивании хлоркобальтовой бумаги до и после определенной экспозиции ее на листе, но они неточные.

Объект исследования. Трехнедельные растения фасоли.

Реактивы и оборудование. Диски из хлоркобальтовой бумаги на цел-

лулоидной подложке, канцелярские скрепки, часы, микроскопы, стекла предметные и покровные, пинцеты, капельницы с водой, лезвия безопасной бритвы, препаровальные иглы.

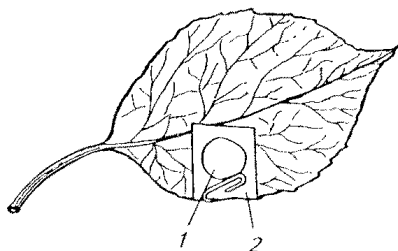


Рис. 5. Определение транспирации хлоркобальтовым методом:

1 – хлоркобальтовая бумажка;

2 – целлулоидная подложка скрепкой

Порядок выполнения работы. Диски из хлоркобальтовой бумаги на целлулоидной подложке прикладывают к верхней и нижней сторонам листа и укрепляют подложку канцелярской скрепкой (рис. 5). Наблюдают, через сколько минут бумажка на верхней и нижней сторонах листа порозовеет. По скорости порозовения определяют, с какой стороны листа испарение идет быстрее.

По окончании опыта под микроскопом исследуют эпидермис верхней и нижней сторон листа и подсчитывают количество устьиц в поле зрения. Для этого просматривают по три-пять полей зрения на трех препаратах каждого варианта и вычисляют среднее арифметическое значение.

Зарисовывают эпидермис верхней и нижней сторон листа. Делают выводы о причинах различной интенсивности испарения сторон листа данного растения и о соотношении между устьичной и кутикулярно транспирацией. Результаты записывают в таблицу по приведенной форме.

Интенсивность транспирации листьев

Сторона листа	Период наблюдения		Время, за которое порозовеет бумага, мин	Число устьиц в поле зрения микроскопа	
	Начало опыта	Конец опыта		Отдельные подсчеты	Среднее арифметическое

Работа 8. Определение интенсивности транспирации срезанных листьев при помощи торсионных весов (по Л.И. Иванову)

Общие сведения. Метод основан на учете изменений массы срезанного транспирирующего листа за короткие промежутки времени, что дает возмож-

ность наблюдать транспирацию при том состоянии насыщения листа водой, в каком он находится на растении.

Интервал между взвешиваниями не должен превышать 5 мин. При более длительной экспозиции уменьшается содержание воды в листе и снижается интенсивность транспирации. Для быстрого взвешивания используют **торсионные весы**.

Объект исследования. Десятидневные проростки овса или пшеницы.

Реактивы и оборудование. Торсионные весы, фены, ножницы, подставка для подвешивания листьев.

Порядок выполнения работы. Торсионные весы (рис. 6) устанавливают строго горизонтально по уровню 1 при помощи двух винтов 2 на подставке. Проверяют нулевую точку: устанавливают указатель массы 6 рычагом натяжения 5 в положение «0», освобождают коромысло весов передвиганием закрепительного рычага 4 вправо, при этом указатель равновесия 9 должен совместиться с чертой равновесия 3, закрывают весы передвиганием закрепительного рычага 4 влево. Затем приступают к взвешиванию. На крючок коромысла 7, находящийся сбоку весов в закрытой камере 8, подвешивают другой крючок и определяют его массу. Для этого освобождают коромысло весов передвиганием закрепительного рычага 4 вправо. Поворачивают указатель массы 6 рычагом натяжения 5 влево до совмещения указателя равновесия 9 с чертой равновесия 3. В таком положении указатель массы показывает на шкале массу груза. По-

ворачивают закрепительный рычаг влево (стрелка показывает «закрыто») И возвращают указатель массы к нулевому делению на шкале.

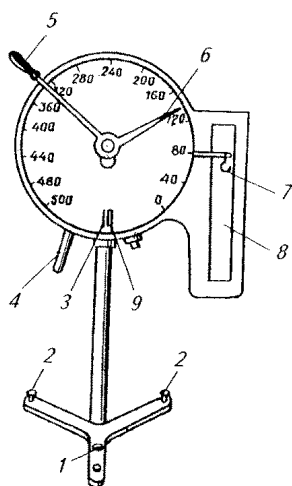


Рис. 6. Торсионные весы:

- 1 – уровень;
- 2 – винты;
- 3 – черта равновесия;
- 4 – закрепительный рычаг;
- 5 – рычаг натяжения;
- 6 – указатель массы;
- 7 – крючок коромысла;

Затем определяют интенсивность транспирации. Для этого срезают лист, надевают на крючок и подвешивают на коромысло весов. Лист быстро взвешивают и помещают на наколку. Таким образом взвешивают листья одного и того же яруса с десяти растений. Через 5 мин после взвешивания первого листа повторно взвешивают все листья в первоначальном порядке.

Массу листьев определяют вычитанием из показаний шкалы массы крючка. Убыль в массе листьев за время между первым и вторым взвешиваниями показывает, сколько воды испарилось за этот период. Все расчеты выполняют по суммарной массе десяти листьев каждого варианта.

Рассчитывают количество воды, испарившейся из 1 г сырых листьев за 1 ч. Определяют интенсивность транспирации в комнатных условиях (контроль) и при сухом теплом ветре (с использованием фена). Результаты опыта записывают в таблицу по приведенной форме.

Определение интенсивности транспирации срезанных листьев

Вариант опыта	Масса листьев, мг	Повторность										Суммарная масса 10 листьев, мг	Потеря воды 10 листьями, мг	Интенсивность транспирации, г/(м ² ·ч)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			

Работа 9. Гуттация

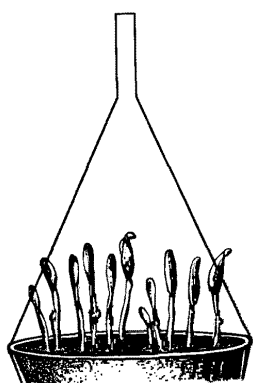
Общие сведения. Гуттация - выделение листьями растений капель воды через водяные устьица (гидатоды) под воздействием корневого давления (рис. 7).

Основной путь расхода воды растением связан с испарением ее листьями. Этот процесс подчиняется основным законам физики: зависит от насыщенности атмосферы водяным паром (влажности воздуха), температуры и ветра. Вместе с тем он в большой степени регулируется растением. Испарение воды листьями зависит от их морфологии (размера, жилкования, наличия кутикулы, опушенности, расположения устьиц и т. д.), физиологии (движения листьев, проницаемости клеток), биохимии (регулирование водоудерживающей силы

клеточного сока, протоплазмы и т.д.). Все эти процессы тесно связаны между собой и определяются физиологическими особенностями разных видов растений. Поэтому процесс испарения воды растением называют транспирацией.

Транспирацию можно описать, анализируя степень открытия устьичных щелей основного канала выхода воды из листа. При этом, применяя высокочувствительную к водяному пару хлоркобальтовую бумагу (бумага-хамелеон), можно показать расположение устьиц на разных сторонах листа.

Для количественной характеристики процесса используют следующие показатели: продуктивность транспирации, транспирационный коэффициент, относительную транспирацию, интенсивность транспирации. В основе всех показателей лежит интенсивность транспирации - количество воды, испаряемое растением в граммах в единицу времени на единицу площади (см^2 , дм^2 , м^2).



Объект исследования. 7 – 8-суточные проростки пшеницы.

Реактивы и оборудование. Пластмассовый контейнер, опилки, широкая воронка, тонкая проволока, фильтровальная бумага, часы с секундной стрелкой.

Рис. 7. Гуттация у проростков

Порядок выполнения работы. Для опыта берут 7- 8-суточные проростки пшеницы, выращенные в пластмассовых контейнерах, заполненных опилками. Сосуды хорошо поливают и закрывают большими воронками.

Во влажном воздухе под колпаком проростки будут гуттировать, выдвигая избыток влаги под действием корневого давления.

Показателем интенсивности процесса служит время (отмеченное по часам с секундной стрелкой), в течение которого на месте удаленной капли появляется новая, такой же величины. Капли удаляют кусочком фильтровальной бумаги, прикрепленной к концу тонкой проволоки. Через отверстие в воронке осторожно снимают капли с верхушки растения. Если воронку снять и сравнить влажность воздуха, то гуттация прекращается.

Работа 10. Определение состояния устьиц и межклетников методом инфильтрации (по Молишу)

Общие сведения. Определение состояния устьиц и межклетников методом инфильтрации основано на способности жидкостей, смачивающих клеточные оболочки, проникать через открытые устьичные щели в ближайшие межклетники, вытесняя из них воздух. При инфильтрации межклетников соответствующие участки листа становятся прозрачными.

В качестве инфильтрующих растворов берут органические жидкости, обладающие различной вязкостью и неодинаковой способностью смачивать клеточные стенки и поэтому по-разному проникающие через устьичные отверстия в межклетники: относительно легко проникает толуол, труднее - бензол и еще труднее спирт. Разная способность этих жидкостей дает возможность определить степень открытия устьиц.

Объект исследования. Герань, традесканция.

Реактивы и оборудование. Пенициллиновые флаконы, в пробку которых вставлена капельница, спирт, бензин, толуол.

Порядок выполнения работы. На лист, отделенный от растения, в разных точках наносят по капле спирта, бензина и толуола. Через 1-2 мин отмечают их проникновение в листовую паренхиму по наличию инфильтрованных пятен, похожих на промасленную бумагу. Данные вносят в таблицу, приведенную ниже.

Определение состояния устьиц и межклетников методом инфильтрации

Растение	Проникновение через устьице в межклетники					
	спирт	бензин	толуол	спирт	бензин	толуол
	нижняя поверхность листа			верхняя поверхность листа		
Герань						
Традесканция						

Спирт проникает в широко открытые устьица, бензин - в средне открытые, толуол - в слабо открытые.

В случае проникновения реагента ставят знак «+», при отсутствии - знак «-». Делают вывод о степени открытости устьиц на нижней и верхней сторонах листа.

Задачи работы могут быть усложнены при проведении ее летом и большим разнообразии растений. Интересными объектами являются плодовые культуры, у которых устьица расположены на тыльной стороне листа, что важно знать при проведении некорневых подкормок, так как питательные растворы проникают в основном через устьичную щель.

У таких растений, как малина, чернобыльник, можно проверить степень открытости устьиц по длине годичного прироста и связать это со степенью ксероморфной структуры листа.

Тренировочные тесты

1. Максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, называется ...

- 1) химическим потенциалом
- 2) водным потенциалом
- 3) активностью воды
- 4) внутренней энергией

2. Давление протопласта изнутри на клеточную стенку называется ...

- 1) сосущей силой
- 2) потерей воды не осмотическим путем
- 3) осмотическим давлением
- 4) тургорным давлением

3. Интенсивность физиологических процессов (рост, фотосинтез и др.) зависит в основном от содержания _____ воды.

- 1) связанной
- 2) иммобилизованной
- 3) свободной
- 4) осмотически-связанной

4. Явление выделения пасоки из срезанного стебля называется ...

- 1) адгезией
- 2) когезией
- 3) транспирацией
- 4) плачем растений

5. Основной водопроводящей тканью сосудистых растений является ...

- 1) хлоренхима
- 2) мезофилл
- 3) флоэма

4) ксилема

6. Гуттация является проявлением ...

- 1) диффузии веществ
- 2) плача растений
- 3) корневого давления
- 4) транспирации

7. Фотоактивное открывание устьиц начинается с ...

- 1) выхода калия из замыкающих клеток
- 2) поступления хлора в замыкающие клетки
- 3) включения протонной помпы
- 4) гидролиза крахмала

8. Процесс открывания устьиц растения начинается с _____ замыкающими клетками осмотически активных соединений.

- 1) синтеза
- 2) выделения
- 3) расщепления
- 4) поглощения

9. Ауксин вызывает _____ устьиц.

- 1) сначала открытие, а затем закрытие
- 2) закрытие
- 3) открытие
- 4) сначала закрытие, а затем открытие

10. Гуттация осуществляется через ...

- 1) устьица
- 2) кутикулу
- 3) гидатоды
- 4) эпидермис

11. Наиболее чувствительны растения к недостатку воды на _____ этапе онтогенеза.

- 1) генеративном
- 2) старом
- 3) ювенильном (молодом)
- 4) зрелом

12. Ослабление поглощения воды корнями при уплотнении почвы или затоплении ее водой вызвано ...

- 1) подавлением дыхания
- 2) нехваткой элементов питания
- 3) механическим повреждением корней
- 4) уменьшением количества доступной воды

Коллоквиум по разделу «Водообмен растений»

1. Структура и свойства воды.
2. Функции и формы воды в растении.
3. Водный потенциал.
4. Клетка как осмотическая система.
5. Поглощение воды корнями (нижний концевой двигатель).
6. Зависимость поглощения воды корнями от внутренних и внешних факторов.
7. Передвижение воды по растению. Симпластный и апопластный пути движения воды.
8. Транспирация (верхний концевой двигатель), ее значение для растений.
9. Виды транспирации.
10. Показатели транспирации.
11. Зависимость транспирации от внутренних и внешних факторов.
12. Водный баланс и водный дефицит.
13. Физиологические основы орошения.

Дополнительная литература

1. Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969. – 415 с.
2. Филиппов, Л.А. Водный режим растений и диагностика полива / Л.А. Филиппов. – Новосибирск: Наука, 1982. – 153 с.
3. Водный режим растений и их продуктивность. М.: Наука, 1968. – 292 с.
4. Нобель, П. Физиология растительной клетки / П. Нобель. Пер с англ. И.И. Рапоновича под ред. проф. И.И. Гунара – М.: Мир, 1973. – 288 с.
5. Рейвен, П.И. Современная ботаника / П. Рейвен, Р. Эверт, С. Айкхорн; пер. с англ. В.Н. Гладковой под ред. А.Л. Тахтаджяна; в 2-х т М.: Мир, 1990. – 348 с.

ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез - процесс усвоения растениями световой энергии и использование ее для образования органических веществ из углекислого газа и воды. Этот процесс протекает при участии многих ферментов и кофакторов. Условно в нем выделяют две фазы: световую, или фотохимическую, и темновую, или химическую. Первая включает реакции поглощения хлорофиллом и другими пигментами квантов света и последующего превращения световой энергии в химическую аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и восстановленного никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ·Н₂). В темновой фазе акцептированный СО₂ восстанавливается до углеводов благодаря энергии, ранее накопленной в форме АТФ и НАДФ·Н₂.

У высших растений фотосинтез осуществляется в специальных клеточных органеллах листьев (и других зеленых частей) - **хлоропластах**, количество которых сильно варьирует в зависимости от вида растения и ткани. Однако, как правило, в листьях оно составляет в среднем 20-30 пластид на клетку.

Хлоропласты имеют вид округлых или дискообразных телец диаметром около 5 мк и толщиной 2-3 мк. Снаружи они окружены двухмембранной оболочкой. Каждая мембрана состоит из двух слоев белка, разделенных бимолекулярным слоем липидов. Внутри оболочки располагается бесцветная строма, в которую погружены 40-50 и больше гран.

Граны – хорошо видимые в электронный микроскоп стопки отграниченных ламеллами уплощенных мешочков, называемых **тилакоидами** (рис. 8). Число тилакоидов в гране колеблется от 5-6 до нескольких десятков. Отдельные тилакоиды соседних гран соединены между собой мембранами стромы.

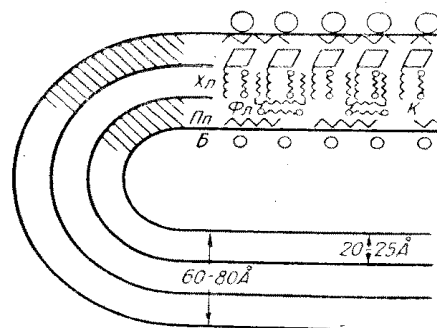


Рис. 8. Схема тилакоидов по Кальвину:

Хл – хлорофилл; К – каротиноиды;

Фл – фосфолипиды; Пп – полипептиды;

Б – глобулярные белки внутри тилакоида.

По строению ламеллы гран сходны с мембранами оболочки и стромы. Различие состоит главным образом в том, что в ламеллах гран один из слоев липидов в бимолекулярном слое замещен мономолекулярным слоем пигментов. Кроме того, в ламеллах тилакоид обнаружены регулярно повторяющиеся субъединицы – **квантосомы**, имеющие форму сплюсненной сферы диаметром 180x160 Å и толщиной 100 Å. Каждая такая частица, помимо белка и липидов, содержит 230 молекул хлорофилла (160 - хлорофилла *a* и 70 - хлорофилла *b*), 48 молекул каротиноидов, цитохромы, пластохиноны, ферредоксин, марганец, медь.

Предполагают, что квантосомы - структурная и функциональная единица хлоропласта. Именно с ламеллярными структурами гран связано протекание световых реакций фотосинтеза. В строме же локализованы ферменты, участвующие в темновых превращениях углекислого газа.

Пигменты, растворенные в клеточном соке (антоциан и др.), в фотосинтезе не участвуют. Фотосинтезировать могут все части растения, имеющие фотосинтетический аппарат, находящийся в пластидах: листья и стебли растений, зеленые части цветков, зеленые плоды яблок, вишни и другие, а также клубни картофеля и корнеплоды моркови при действии света (с чем связано их позеленение при вытеснении их из почвы или при длительном нахождении на солнце после выкопки). Фотосинтезировать могут незрелые колосья и даже их ости.

Самым легко обнаруживаемым продуктом фотосинтеза является крахмал. Но наряду с ним в фотосинтезе могут первично синтезироваться и более простые углеводы, некоторое количество жира и белка. Состав продуктов фотосинтеза зависит от культуры, возраста растений, минерального питания (в частности, от доступного азота), условий освещения и водоснабжения.

Большое разнообразие химического состава растений возникает в результате переработки первичных продуктов фотосинтеза с одновременно протекающим в клетках процессом дыхания.

Таким образом, сложная и тонкая структурная организация хлоропласта обеспечивает осуществление и пространственное разобщение отдельных реакций, а тем самым и эффективный ход фотосинтеза.

Образующиеся в пластидах ассимилирующих тканей продукты транспор-

тируются в другие органы и ткани растения, где и потребляются в процессах метаболизма и роста.

В конечном итоге вся совокупность жизненных проявлений организма оказывается тесно связанной с фотосинтезом. Понятно, что активность фотосинтетического аппарата, в свою очередь, определяется состоянием и потребностями растения.

Работа 11. Образование крахмала на свету

Общие сведения. Наиболее простой метод обнаружения фотосинтеза – крахмальная проба. Она состоит в том, что лист, выдержанный на свету, обезпечивают спиртом, а затем обрабатывают раствором йода, окрашивающего образовавшийся в хлоропластах крахмал в темно-синий цвет. Опыт рекомендуется проводить со срезанными и поставленными в воду листьями, у которых крахмал накапливается быстрее, так как отток отсутствует.

Для наблюдения за процессом образования первичного крахмала необходимо, чтобы в начале опыта листья не содержали этого вещества. Обескрахмаливания листьев можно достичь, выдерживая их в течение нескольких дней в темноте; за это время весь имевшийся в листьях крахмал превратится в сахар, который будет частично отведен в стебель, а частично израсходован на дыхание клеток листа.

Объект исследования. Растение герани в горшке.

Реактивы и оборудование. Черная непрозрачная бумага, булавки или скрепки, настольные лампы на 100 Вт., стеклянные стаканы на 100 см², электроплитка, фарфоровая тарелка или растильня, дистиллированная вода, спирт, 96-процентный, раствор йода в йодиде калия $[K(I_2)]I$.

Порядок выполнения работы. Для опыта берут растение, выдержанное в темном шкафу 3 сут. За это время крахмал из листьев расходуется на дыхание или оттекает в корни. Растение хорошо поливают.

На выбранный для опыта лист (не отделяя его от растения) надевают чехол из черной непрозрачной бумаги, в котором сделано сквозное фигурное от-

верстие, через которое будет проникать свет. Края отверстия и бумаги плотно прижимают скрепками к листу, чтобы исключить попадание света в закрытые участки листа.

Горшок с опытным растением ставят на стул и со всех сторон освещают лабораторными лампами, следя за тем, чтобы не обжечь лист. Расстояние затемненного листа от лампы не менее 20 см, длительность опыта не менее 1,5 ч.

После экспозиции лист отрезают от растения, черный чехол снимают. Опытный лист помещают в стакан с дистиллированной водой и нагревают на плитке. Воду доводят до кипения. Лист при этом приобретает оливковый цвет, что свидетельствует о том, что его клетки убиты и образовался феофитин.

Воду сливают, заменяя ее спиртом. Стаканчик с листом снова кипятят, но при меньшей степени нагрева, используя асбестовую сетку или меньший накал плитки. Кипячение проводят до полного обесцвечивания листа. **Во избежание пожара нельзя над плиткой вынимать лист из стаканчика!** Пробу на обесцвечивание выполняют при снятии стакана с листом с плитки. После обесцвечивания спирт сливают, а лист снова помещают в воду и нагревают не более 1-2 мин для размягчения тканей.

Последний этап работы заключается в распрямлении листа на тарелке таким образом, чтобы его черенок и тыльная сторона оказались снизу. Лист обрабатывают раствором йода в иодиде калия. Образовавшийся крахмал дает темно-синее окрашивание с йодом и на листе отпечатывается фигура, через которую проникал свет. С помощью крахмальной пробы и использования негативов можно получить даже фотографии (рис. 9).



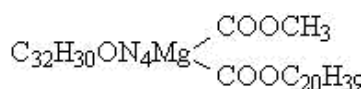
Рис. 9. Крахмальные фотографии на листе герани:

1. К.А. Тимирязев, 2. Д.И. Менделеев

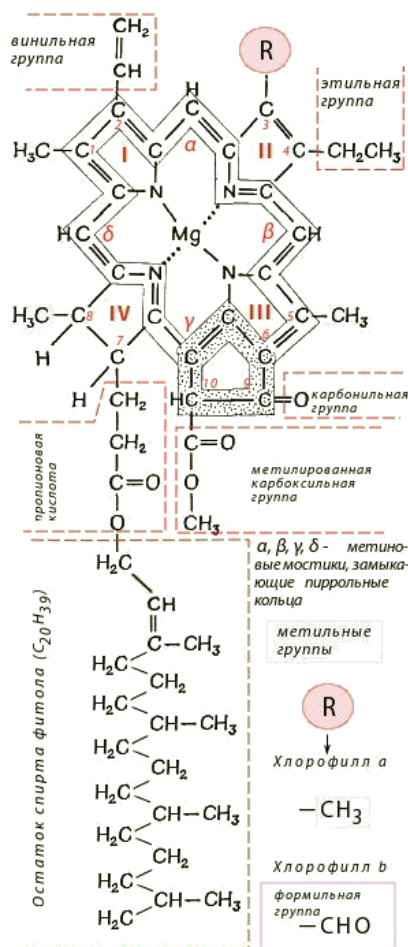
Работа 12. Химические свойства пигментов листа

Общие сведения. Пигментная система хлоропласта представлена двумя типами пигментов: зелеными - хлорофиллами *a* и *b* и желтыми - каротинами и ксантофиллами. Однако основным функциональным пигментом является хлорофилл *a*, который, за исключением бактерий, обнаружен у всех фотосинтезирующих организмов. Именно хлорофилл *a* служит непосредственным донором энергии для фотосинтетических реакций, остальные пигменты лишь передают поглощенную ими энергию хлорофиллу *a*.

По химической природе хлорофиллы *a* и *b* - сложные эфиры дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов - метилового и одноатомного непредельного спирта фитола. Поэтому их можно определить как фитилметилхлорофиллиды.



хлорофилл *a*



Строение молекулы хлорофилла *a* показано на рисунке 10, из которого видно, что структурной основой хлорофиллина служит порфириновое ядро, состоящее из четырех пиррольных колец, связанных друг с другом метиновыми мостиками. В центре ядра находится атом магния, удерживаемый в этом положении за счет связей с атомами азота. Четыре атома азота придают, кроме того, ядру гидрофильный характер. Существенной структурной особенностью хлорофилла является наличие в его молекуле изоциклической группировки - циклопентана.

Рис. 10. Структурная формула хлорофилла *a*

Следовательно, асимметричная молекула хлорофилла включает гидрофильную «головку» и липофильный «хвост», представленный длинной цепью фитола.

Подобного рода поляризация гидрофильных и гидрофобных частей имеет важное значение для пространственного фиксирования молекулы хлорофилла в ламеллах гран. Циклическая система конъюгированных двойных связей порфирина и атом магния определяют фотохимическую активность пигмента.

Хлорофилл *b* отличается от хлорофилла *a* лишь тем, что у третьего углеродного атома во втором пиррольном кольце его молекулы метильная группа замещена на альдегидную.

Каротины - это непредельные углеводороды с эмпирической формулой $C_{40}H_{56}$.

В листьях основным каротином является β -каротин. В его молекуле находятся два симметрично расположенных иононовых кольца, соединенных длинной углеродной цепью с системой регулярно чередующихся двойных связей (рис. 11).



Рис. 11. Структурная формула β -каротина

Ксантофиллы - кислородсодержащие производные каротинов. Среди них преобладает лютеин, который по химической структуре очень близок к α -каротину, но в отличие от него является двухатомным спиртом ($C_{40}H_{56}O_2$), то есть в каждом иононовом кольце один атом водорода замещен на гидроксильную группу. Благодаря присутствию ОН-групп ксантофиллы легко растворяются в спирте и несколько хуже - в липофильных растворителях, чем каротины.

Хроматофорную систему каротиноидов составляют конъюгированные двойные связи. Каротиноиды относятся к тетратерпенам и, следовательно, могут рассматриваться как производные пятиуглеродного соединения изопрена.

Объект исследования. Листья растений.

Реактивы и оборудование. Этиловый спирт, бензин, 20-процентный раствор NaOH, 10-процентная соляная кислота в капельнице, ацетат меди, конические колбы, водяные бани, штативы с пробирками, пипетка на 1 мл, цветные карандаши.

Получение спиртового раствора (вытяжки) пигментов

Обычно пигменты из растительной ткани извлекают полярными растворителями (этиловый спирт, ацетон), которые разрушают связь хлорофиллов и ксантофиллов с липопротеидами пластид и тем самым обеспечивают их полное экстрагирование. Для получения вытяжки пигментов используют как сырой, так и сухой материалы. В последнем случае высушенные листья предварительно обрабатывают горячей водой, чтобы облегчить последующее извлечение пигментов.

Порядок выполнения работы. Около 1 г свежих листьев помещают в фарфоровую ступку, измельчают, приливают несколько капель этилового спирта, растирают в течение нескольких минут до получения однородной массы. Затем зеленый раствор осторожно сливают в мерную колбочку на 25 мл с воронкой.

К оставшейся в ступке растительной массе прибавляют 3-4 мл спирта, смесь растирают и снова жидкость сливают в колбу. Эту операцию повторяют до тех пор, пока хлорофилл не будет полностью извлечен. Далее содержимое колбочки доводят растворителем до метки, закрывают пробкой и тщательно взбалтывают. Экстракт используют в последующих опытах.

Разделение пигментов по Краусу

Метод основан на различной растворимости в спирте и бензине. Указанные растворители в одном сосуде не смешиваются, а образуют две фазы – верхнюю бензиновую и нижнюю спиртовую, благодаря чему разделяются компоненты смеси пигментов.

Порядок выполнения работы. В пробирку наливают 2-3 мл спиртового экстракта, добавляют 3-4 мл бензина. Содержимое пробирки сильно встряхивают, предварительно закрыв ее пробкой или большим пальцем, и оставляют отстояться. По мере расслоения эмульсии бензиновый слой будет окрашиваться в зеленый цвет из-за лучшей растворимости в нем хлорофиллов. В бензин переходит и каротин, но его окраска маскируется окраской хлорофилла. Ксантофилл остается в спиртовом слое и придает ему золотисто-желтую окраску.

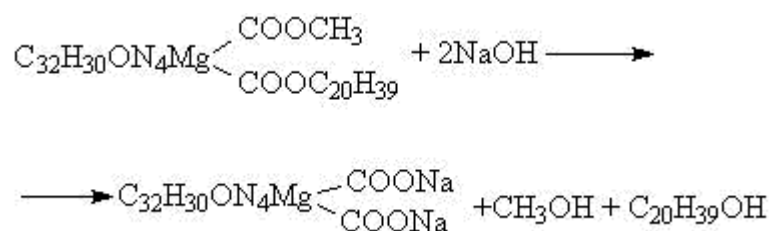
Если пигменты разделяются недостаточно четко, добавляют 3-4 капли воды и снова встряхивают. При избытке воды возможно помутнение нижнего слоя. В этом случае следует прилить немного этилового спирта и взболтать содержимое пробирки.

Зарисовать картину распределения пигментов, а в выводах объяснить:

1. Какими пигментами представлена пигментная система хлоропласта?
2. Основная функция хлорофилла *a*.
3. Чем являются по химической основе хлорофиллы *a* и *b*?
4. Что является структурной основой молекулы хлорофилла?

Омыление хлорофилла щелочью

Обрабатывая хлорофилл щелочью, можно вызвать омыление эфирных групп, то есть отщепление остатков метилового спирта и фитола.



Образующаяся при этом соль хлорофиллиновой кислоты сохраняет зеленую окраску и определенные оптические свойства хлорофилла, но отличается от него большой гидрофильностью по сравнению с неизменным пигментом.

Порядок выполнения работы. В пробирку с 2-3 мл спиртового раствора пигментов приливают 1 мл 20-процентного раствора NaOH и взбалтывают. После смешивания экстракта со щелочью пробирку помещают в кипящую водяную баню. Как только раствор закипит, пробирку вынимают и охлаждают. К охлажденному раствору добавляют равный объем бензина и несколько капель

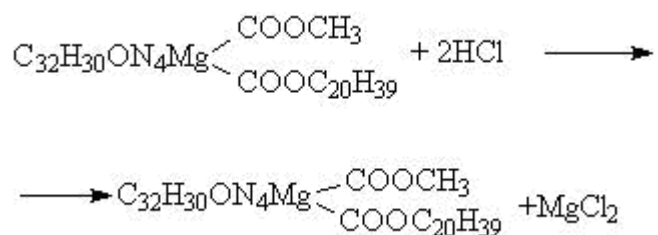
воды для лучшего разделения смеси. Затем содержимое пробирки резко встряхивают и дают отстояться.

В бензиновый слой переходят каротин и ксантофилл, а в спиртовой – натриевая соль хлорофилловой кислоты. **Зарисовывают окраску слоев**, указывая распределение пигментов.

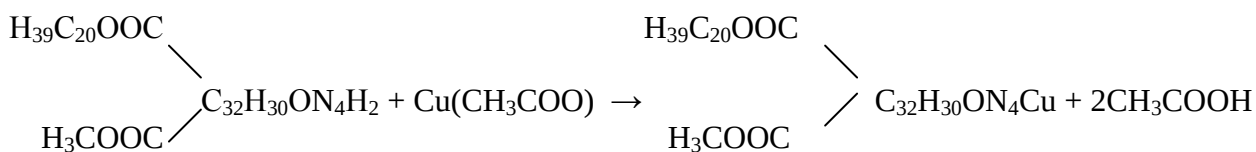
Объяснить, какая часть молекулы хлорофилла выполняет: а) гидрофильные свойства, б) гидрофобные свойства?

Получение феофитина и обратное замещение водорода атомом металла

Как уже отмечалось ранее, хлорофиллы относятся к магний-порфиринам. Атом магния сравнительно слабо удерживается в порфириновом слое ядра хлорофилла и при осторожном воздействии сильных кислот легко замещается двумя протонами, что приводит к образованию феофитина бурого цвета



Если на феофитин действовать солями меди, цинка или ртути, то вместо двух протонов в ядро входит соответствующий металл и продукты реакции окрашиваются в зеленый цвет. Однако полученная окраска несколько отличается от окраски хлорофилла



Следовательно, цвет хлорофиллов обусловлен металлоорганической связью в их молекулах. Обратное введение магния в феофитин происходит с большим трудом.

Порядок выполнения работы. В две пробирки берут по 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов и добавляют по одной-две капли 10-процентного раствора соляной кислоты. При взбалтывании зеленая окраска хлорофилла переходит в бурую, характерную для феофитина. Далее одну пробирку с феофити-

ном оставляют для контроля, а во вторую вносят несколько кристаллов ацетата меди и нагревают раствор на водяной бане до кипения. По мере нагревания бурый цвет раствора меняется на зеленый в результате образования хлорофиллоподобного производного меди.

Зарисовывают окраску феофитина и медьпроизводного хлорофилла.

В выводе объяснить:

1. Почему молекула хлорофилла поляризована?
2. Как ион магния определяет фотохимическую активность пигмента?
3. Почему растения имеют зеленый цвет?
4. От чего зависит количество пигментов в листьях?

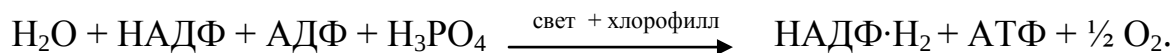
Работа 13. Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по Гуревичу)

Общие сведения. Сущность световой фазы фотосинтеза заключается в окислении воды до молекулярного кислорода с помощью световой энергии, поглощенной хлорофиллом. Освобождающиеся при этом электроны передаются затем через цепь промежуточных переносчиков к НАДФ, который восстанавливается до НАДФ·Н₂. Кроме того, при переносе электронов часть энергии расходуется на образование АТФ, то есть на фотосинтетическое фосфорилирование.

Считают, что в переносе электронов воды к НАДФ участвуют последовательно две пигментные системы, которые содержат различные формы хлорофилла *a*, отличающиеся максимумами поглощения в длинноволновой части спектра. В первую систему входят также каротиноиды, а во вторую - хлорофилл *b* и ряд других вспомогательных пигментов.

Итак, конечный результат фотоокисления воды - выделение молекулярного кислорода и образование богатых энергией и восстановительной силой соединений – АТФ и НАДФ·Н₂, необходимых для последующего восстановления углекислого газа.

Упрощенно фотолиз воды можно представить следующим образом:



Как видно из уравнения, хлорофилл выполняет здесь функцию фотосенсибилизатора, способствующего переносу электрона (водорода) к НАДФ.

Фотосенсибилизирующая роль хлорофилла может быть продемонстрирована в модельных реакциях с выделенным из растений пигментом. Для этого в качестве источника водорода берут аскорбиновую кислоту, а акцептора водорода - метиловый красный, который, присоединяя водород, восстанавливается в неокрашенное лейкосоединение. Аскорбиновая кислота окисляется в дегидроаскорбиновую кислоту.

Эту реакцию легко наблюдать, поскольку она связана с обесцвечиванием метилового красного; окраска же хлорофилла остается без изменения.

Объект исследования. Раствор хлорофилла (спиртовая вытяжка из листьев).

Реактивы и оборудование. Метиленовый красный (насыщенный раствор в этиловом спирте), аскорбиновая кислота (кристаллическая), градуированные пипетки на 10 мл, пипетки на 1 мл, пробирки, штативы, электрические лампы на 300 Вт.

Порядок выполнения работы. Берут четыре пробирки: в три наливают по 5 мл спиртовой вытяжки хлорофилла, в четвертую – 5 мл этилового спирта. В первую, вторую и четвертую пробирки вносят по 50 мг кристаллической аскорбиновой кислоты и несколько раз встряхивают их. Во все пробирки с хлорофиллом добавляют по каплям отфильтрованный спиртовой раствор метиленового красного до тех пор, пока зеленая окраска не перейдет в красно-бурую. В четвертой пробирке окраску раствора при помощи индикатора доводят до ярко-розовой. Вторую пробирку закрывают чехлом из черной бумаги, затем все пробирки ставят в штатив и освещают электролампой (300 Вт), расположив ее на расстоянии примерно 15 см от штатива.

После 10- 15-минутного освещения в первой пробирке в результате восстановления метиленовый красный обесцвечивается, и раствор вновь приобре-

тает зеленую окраску. В опытных пробирках окраска раствора не меняется, так как без света, аскорбиновой кислоты или хлорофилла метиленовый красный не восстанавливается в лейкосоединение.

Результаты опыта записывают по схеме:

Вариант	Состав смеси в разных пробирках				Условия	Результат
	Хлорофилл, мм	Этиловый спирт, мм	Кристаллическая аскорбиновая к-та, мг	Насыщенный спиртовой р-р метиленового красного		
1	5	-	50	Добавляют до появления красной окраски	Свет	
2	5	-	50	То же	Темнота	
3	5	-	-	То же	Свет	
4	-	50	50	То же	Свет	

Вывод.

Тренировочные тесты

1. Кислород в атмосфере Земли возник в связи с появлением _____ бактерий.

- 1) сапрофитных
- 2) хемосинтезирующих
- 3) азотфиксирующих
- 4) фотосинтезирующих

2. Процесс фотосинтеза делится на _____ фаз (ы).

- 1) четыре
- 2) пять
- 3) три
- 4) две

3. Желтый и оранжевый цвет лепесткам и плодам растений придают пигменты ...

- 1) антоцианы
- 2) фикобилины
- 3) каротиноиды
- 4) хлорофиллы

4. Листовой мозаикой называется ...

- 1) особое строение хлоропластов

- 2) благоприятное расположение листа к свету
- 3) расположение листа относительно земной поверхности
- 4) особенность строения листа

5. С помощью реакции действия ... на хлорофилл можно доказать, что хлорофилл является сложным эфиром, содержащим спиртовые группировки.

- 1) ацетона
- 2) HCl
- 3) NaOH
- 4) спирта

6. Скорость световых реакций фотосинтеза зависит, главным образом, от

- 1) влажности
- 2) температуры
- 3) содержания CO₂
- 4) освещенности

7. В результате циклического транспорта электронов образуется ...

- 1) АТФ
- 2) глюкоза
- 3) H₂O
- 4) O₂

8. В темновую фазу фотосинтеза ...

- 1) освобождается энергия за счет распада АТФ
- 2) синтезируется органическое вещество
- 3) синтезируется АТФ
- 4) выделяется атомарный кислород

9. Продуктивность агрофитоценоза, главным образом, зависит от ...

- 1) скорости водообмена
- 2) индекса листовой поверхности
- 3) интенсивности транспирации
- 4) интенсивности дыхания растений

10. Сходство агроэкосистемы сада с экосистемой леса состоит в ...

- 1) исходном ярусном расположении растений
- 2) борьбе человека с растениями-сорняками
- 3) большом разнообразии животных
- 4) удобрении их человеком

11. Характеристика фотосинтетической работы посева называется фотосинтетическим (-ой) ...

- 1) потенциалом
- 2) эффективностью

- 3) коэффициентом
- 4) реакцией

12. Количество граммов сухого вещества, накопленного одним квадратным метром листовой площади растения за сутки, называется ...

- 1) чистой продуктивностью фотосинтеза
- 2) биологическим урожаем
- 3) индексом листовой поверхности
- 4) фотосинтетическим потенциалом посева

Коллоквиум по разделу «Фотосинтез растений»

1. Общая характеристика фотосинтеза.
2. Лист – основной орган фотосинтеза.
3. Строение хлоропластов.
4. Основные пигменты фотосинтеза, их строение, свойства, функции.
5. Дополнительные пигменты фотосинтеза: каротиноиды и фикобилины.
6. Световая фаза фотосинтеза.
7. Циклическое фосфорилирование.
8. Нециклическое фосфорилирование.
9. Темновая фаза фотосинтеза: C_3 - путь.
10. Темновая фаза фотосинтеза: C_4 - путь.
11. САМ метаболизм.
12. Фотодыхание.
13. Показатели фотосинтеза и продуктивность растений.
14. Влияние внутренних и внешних факторов на фотосинтез.
15. Космическая роль фотосинтеза.

Дополнительная литература

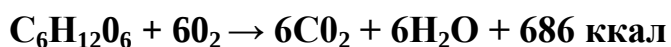
1. Биохимия / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова [и др.] под ред. В.Г. Щербакова. Издание 2-е, перераб. И доп. – СПб.: ГИОРД, 2003. – 440 с.
2. Анисимов, А.А. Биохимия и биофизика транспорта веществ у растений / А.А. Анисимов. - Горький; Наука, 1981. - 169 с.

3. Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. - М.: Наука. 1972. - 347 с.
4. Фотосинтез и продукционный процесс, - М.: Наука, 1988.-277 с.
5. Холл, Д. Фотосинтез / Д. Холл, К.К. Рао; пер с англ. А.О. Ганаго, под ред. Ф.Ф. Литвина. М.: Мир, 1983.-132 с.
6. Чирков, Ю.Г. Фотосинтез: два века спустя / Ю.Г. Чирков.- М.: Знание, 1981.- 191 с.
7. Чиков, В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов.-М.: Наука, 1987.-185 с.

Раздел 4

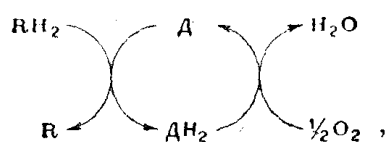
ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыханием называют процесс окисления органических веществ до углекислого газа и воды при участии кислорода воздуха. Суммарно его выражают уравнением



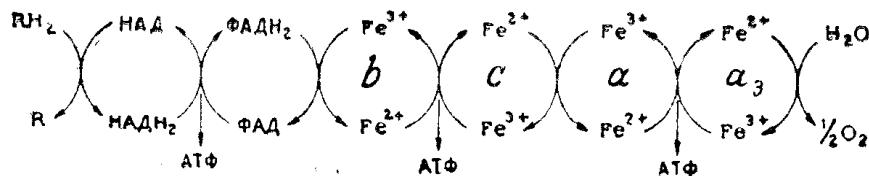
Значительная часть энергии, освобождающаяся во время дыхания, фиксируется в макроэргических фосфатных связях АТФ и в этой форме используется на различные жизненные процессы клетки - биосинтез, активное поглощение и транспорт веществ, поддержание клеточной структуры и др. Дыхание - сложный многоступенчатый процесс, при котором образуются разнообразные промежуточные продукты - исходные соединения для синтеза белков, жиров, углеводов и других веществ. Таким образом, процессы обмена веществ и энергии, происходящие в клетках, оказываются тесно связанными с дыханием.

Окисление органических веществ начинается с отнятия от них водорода ферментами дегидрогеназами, которые переносят его к промежуточным или конечным акцепторам водорода. В конечном итоге водород, отнятый от окисляемого вещества, передается кислороду воздуха по схеме



где RH_2 - окисляемое вещество, Д - дегидрогеназа.

Основной путь окисления водорода до воды, ведущий к наиболее эффективному накоплению энергии в АТФ, связан с участием цитохромной системы. Его можно представить в виде схемы



где RH_2 - дыхательный субстрат, НАД и ФАД - дегидрогеназы, b , c , α - цитохромы, α_3 - цитохромоксидаза, АТФ - участки фосфорилирования.

Образование АТФ за счет энергии окисления называют **окислительным фосфорилированием**. Многоступенчатый перенос водорода и электрона способствует постепенному выделению энергии малыми порциями, что создает условия для эффективного ее использования в клетке. Окислительное фосфорилирование осуществляется в митохондриях, где возникает до 90% всего количества АТФ, синтезируемой в процессе дыхания. Поэтому митохондрии образно называют «силовыми станциями» клетки.

В клетках наблюдаются и побочные пути окисления, связанные с участием других оксидазных систем (полифенолоксидазы, аскорбатоксидазы). Физиологическое значение этих путей в основном состоит в окислении избытка некоторых продуктов обмена веществ, например полифенолов и их производных, являющихся ингибиторами метаболизма.

Часть образующихся в процессе дыхания восстановленных коферментов (НАДН₂ и особенно НАДФН₂) используется на восстановительные процессы: восстановление нитратов до аммиака, восстановительное аминирование кетокислот и т. д.

Промежуточные продукты дыхания, а их более сотни, служат основой для многочисленных синтезов благодаря тому, что энергия выделяется из сопутствующих реакций глубокого распада. Именно этими реакциями определяется разнообразие химического состава растений, различающихся по вкусу, окраске, запаху и содержанию разнообразных физиологически активных веществ.

Реакции дыхания катализируются ферментами, принадлежащими ко всем шести классификационным группам (оксидоредуктазы, трансферазы, гидролазы, лиазы, изомеразы, лигазы). Конечные этапы дыхания связаны с активностью оксидаз и ферментов, предотвращающих образование ядовитой для клетки перекиси водорода как конечного продукта окисления.

Наиболее общий показатель скорости окисления интенсивность дыхания, о которой можно судить по поглощению кислорода, количеству выделенного углекислого газа и окисленного органического вещества. Интенсивность дыхания и его энергетическая эффективность зависят от физиологического состояния растения и внешних условий. В свою очередь, интенсивность дыхания в известной мере может служить показателем уровня физиологической активности тканей исследуемого растения.

Лабораторные работы знакомят студентов со многими методами определения дыхания и с активностью некоторых дыхательных ферментов.

Работа 14. Определение дыхательного коэффициента маслянистых семян

Общие сведения. Дыхательным коэффициентом называется отношение объема выделенного при дыхании диоксида углерода к объему поглощенного кислорода. Величина дыхательного коэффициента зависит прежде всего от того, какие вещества используются при дыхании. При окислении сахаров отношение $\text{CO}_2:\text{O}_2$ равно единице. Если дыхательным материалом служат вещества более окисленные, чем углеводы (например, щавелевая кислота), то величина дыхательного коэффициента будет больше единицы. Наконец, этот коэффициент будет меньше единицы, если используются соединения менее окисленные, чем углеводы.

Для ориентировочного определения дыхательного коэффициента исследуемый материал помещают в пробирку, соединенную с градуированной трубкой, в которую введена капля жидкости. Если объемы обмениваемых при дыхании газов равны, то капля в трубке передвигаться не будет. Если же величина

дыхательного коэффициента меньше или больше единицы, то будет наблюдаться перемещение жидкости в трубке, соответствующее разности между объемами поглощенного O_2 и выделенного CO_2 .

Затем с тем же материалом проделывают второй опыт, вводя в пробирку крепкий раствор щелочи для поглощения выделяемого при дыхании CO_2 . Наблюдающееся при этом передвижение капли в трубке соответствует объему поглощенного материалом кислорода (данный опыт грубо воспроизводит принцип, на котором основано определение дыхания в аппарате Варбурга).

Объект исследования. Наклюнувшиеся семена клеверины (или подсолнечника) и пшеницы.

Реактивы и оборудование. 20-процентный раствор KOH ; вода – подкрашенная метиленовой синей; пробирка с хорошо пригнанной резиновой пробкой, в которую вставлена изогнутая под прямым углом тонкая стеклянная трубка, горизонтальное колено трубки градуируют, прикрепляя к ней при помощи резиновых колечек полоску миллиметровой бумаги; высокий (по длине пробирки) стакан с ватой, в которой сделано углубление для пробирки; фарфоровая чашечка; пинцет; песочные часы на 5 мин; пипетка с оттянутым концом; полоски фильтровальной бумаги 2 x 6 см; стакан с водой.

Порядок выполнения работы. Перед определением дыхательного коэффициента маслянистых семян исследовать баланс CO_2 и O_2 объекта, богатого углеводами. Для этого насыпать в пробирку (примерно до половины) наклюнувшиеся семена пшеницы и плотно (вращательным движением) вставить пробку с градуированной трубкой, предварительно слегка смочив пробку водой. Дать пробирке остыть от прикосновения рук и поставить ее в стакан с ватой. Ввести в трубку каплю воды, подкрашенной метиленовой синей, при помощи пипетки с оттянутым концом (рис. 12).

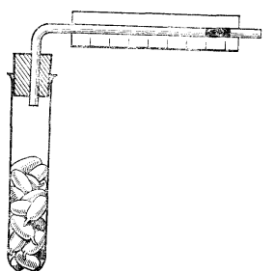


Рис. 12. Установка для определения дыхательного коэффициента

Наблюдать в течение нескольких минут за каплей в трубке и убедиться в том, что ее положение не меняется.

Высыпать из пробирки семена пшеницы, поместить в нее наклюнувшиеся семена клещевины или подсолнечника, собрать установку, поставить пробирку в стакан с ватой и ввести в трубку каплю подкрашенной воды. Когда капля оторвется от края трубки, отметить положение внутреннего мениска капли, перевернуть песочные часы и после 5 мин экспозиции сделать второй отсчет, а еще через 5 мин – третий отсчет. Вычислить среднее расстояние, пройденное каплей за 5 мин (А), которое соответствует разности между объемами поглощенного кислорода и выделенного диоксида углерода.

Вынуть пробку из пробирки с семенами, проветрить пробирку и вложить пинцетом в верхнюю часть пробирки свернутую в кольцо полоску фильтровальной бумаги, смоченную 20-процентным раствором щелочи (смачивать полоску умеренно, держа ее над фарфоровой чашкой, чтобы во время опыта щелочь с бумажки не попала на семена). Закрыть пробирку пробкой и вновь ввести в трубку каплю воды, подкрашенной краской. Отметить положение мениска капли, определить передвижение капли за два пятиминутных интервала и вычислить среднюю величину (В).

Обозначим объем поглощенного кислорода через O_2 , а объем выделенного диоксида углерода – CO_2 . зная величины А и В, легко найти дыхательный коэффициент: $A = O_2 - CO_2$; $B = O_2$; $CO_2 = B - A$; отсюда дыхательный коэффициент равен $CO_2/O_2 = (B - A)/B$.

Результаты записать в таблицу

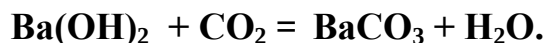
Объект	Положение мениска						Расстояние, пройденное каплей за 5 мин, мм						$\frac{CO_2}{O_2}$
	без щелочи			со щелочью			без щелочи			со щелочью			
	1	2	3	1	2	3	1	2	среднее	1	2	среднее	

Теоретически рассчитать дыхательный коэффициент при окислении до CO_2 и H_2O какого-либо жира, например триолеина с формулой $C_{57}H_{104}O_6$.

Сделать вывод о зависимости величины дыхательного коэффициента от характера окисляемых веществ.

Вывод.**Работа 15. Определение интенсивности дыхания семян в закрытом сосуде**

Общие сведения. Для улавливания диоксида углерода, выделяемого при дыхании, используют титрованный раствор $\text{Ba}(\text{OH})_2$, реакция идет по уравнению



Берут с избытком раствор гидроксида бария, а его остаток, не связавшийся с CO_2 , оттитровывают со щавелевой кислотой, таким образом узнают количество образовавшегося BaCO_3 .

Объект исследования. Прорастающие семена пшеницы.

Реактивы и оборудование. 0,1 Н раствор барита; 0,1 Н раствор щавелевой кислоты, 1 процентный раствор фенолфталеина; весы с разновесами, 4 конические колбы на 200-250 мл с пробками, снабженные трубкой с натронной известью; 2 марлевых мешочка.

Порядок выполнения работы. В марлевый мешочек помещают 4 г проросших семян пшеницы. В две конические колбы наливают при помощи бюретки по 10 мл 0,1 Н раствора $\text{Ba}(\text{OH})_2$ и закрывают колбы пробками. **Барит ядовит! Его нельзя оставлять открытым, так как он легко поглощает CO_2 из воздуха.**

В одну колбу, приоткрыв ее, быстро подвешивают на крючок пробки мешочек с семенами (рис.13), другую колбу оставляют в качестве контроля. Выдерживают обе колбы 1 час при комнатной температуре (20°C).

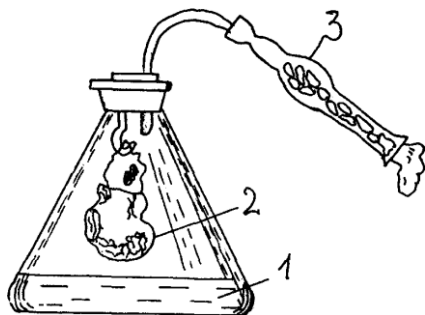


Рис. 13. Колба для определения интенсивности дыхания:

- 1-раствор барита,
- 2-марлевый мешочек,
- 3-поглотитель с натронной известью

В течение опыта периодически осторожно покачивают колбы, чтобы разрушить пленку BaCO_3 , образующуюся на поверхности барита и препятствующую

щую полноте поглощения CO_2 . Затем вынимают из колбы мешочек с семенами, добавляют три капли фенолфталеина, оттитровывают барит 0,1 Н щавелевой кислотой до слабо-розового окрашивания, исчезающего от одной капли кислоты. Также оттитровывают барит в контрольной колбе. При титровании колбы закрывают пробкой, через которую проходит кончик пипетки, присоединенный к бутылке с баритом.

Интенсивность дыхания mg CO_2 на 1 г сухих семян за 1 час рассчитывают по формуле $J = (a-b) \cdot K \cdot 2,2 / n$, где a и b – количество 0,1 Н щавелевой кислоты, израсходованной на титрование барита соответственно в контрольном и опытном вариантах, мл; K – поправка к титру 0,1 Н раствора щавелевой кислоты; 2,2 – количество CO_2 , мг, соответствующее 1 мл 0,1Н раствора щавелевой кислоты; n – масса сухих семян, г.

Параллельно определяют дыхание семян при 30°C .

Результаты опыта записывают по схеме:

Условия опыта	Навеска семян, г	Влажность семян, г	Масса сухих семян, г	Объем барита, мл	Пошло на титрование щавелевой кислоты, мл		Интенсивность дыхания, mg CO_2 на 1 г сухих семян за 1 час
					контроль	опыт	
Комнатная температура							
Температура 30°C							

Вывод.

Работа 16. Изучение ферментов дыхания растений

Общие сведения. Дегидрогеназы – это группа ферментов, входящая в класс оксидоредуктаз. Дегидрогеназы катализируют реакцию дегидрогенизации, то есть отнятие водорода от органического соединения.

Реакция дегидрогенизации может быть изображена схематически:



Вещество AH_2 , отдающее водород, называется донором водорода, а вещество В, принимающее водород от донора, носит название акцептора водорода. Одновременно происходит окисление вещества А и восстановление вещества В то есть окислительно-восстановительная реакция.

В живых клетках роль промежуточных переносчиков водорода выполняют различные дегидрогеназы. Обычно для изучения их действия пользуются вытяжкой из исследуемой ткани, а в качестве акцептора водорода используют метиленовую синь.

Содержащаяся в вытяжке дегидрогеназа отнимает водород от окисляемого субстрата и отдает его затем метиленовой сини, которая при этом превращается в лейкоформу. Следовательно, по обесцвечиванию раствора можно судить о действии дегидрогеназы.

Поскольку лейкоформа метиленовой сини легко окисляется кислородом воздуха, причем раствор снова окрашивается, опыт ведут в специальной пробирке, из которой выкачивают воздух.

Объект исследования. Набухшие семена гороха посевного.

Реактивы и оборудование. Пробирки с пробками; метиленовая синь; водяная баня.

Порядок выполнения работы: с семян набухшего гороха снять кожуру. Семена поместить в две пробирки. В одну из них налить воду и довести до кипения, чтобы убить ткани семян. После охлаждения воду слить и обе партии горошин (кипяченые и непрокипяченные) залить 1-процентным раствором метиленовой сини для окрашивания. Через 5-10 мин синь из пробирок слить, семена промыть водопроводной водой. После промывания все семена должны иметь темно-синюю окраску.

Окрашенные семена залить отстоянной водопроводной водой, пробирки закрыть резиновыми пробками, то есть создать анаэробные условия, и поместить их в термостат или водяную баню с оптимальной для работы дегидрогеназ температурой (около 30-35 °C).

Через 1,5-2 ч можно заметить, что непрокипяченные семена теряют синюю окраску. Это происходит потому, что дегидрогеназы, участвующие в ды-

хании клеток, активировали и сняли водород с дыхательного материала, а затем передали его на метиленовую синь, которая восстановилась и обесцветилась. Если с обесцвеченных семян слить воду, то на воздухе они снова синеют, так как лейкоформа метиленовой сини окисляется.

Семена в контрольной пробирке остаются синими, поскольку при кипячении дегидрогеназы разрушились. Аналогичные опыты можно провести с любым неокрашенным растительным материалом.

После проведения опыта зарисовать живые и мертвые семена, описать и объяснить полученный результат.

Работа 17. Обнаружение дегидрогеназ у дрожжей

Общие сведения. Дегидрогеназы – ферменты, катализирующие отщепление водорода от дыхательного субстрата и перенос его к промежуточным или конечным акцепторам водорода.

Объект исследования. Дрожжи.

Реактивы и оборудование. 5-процентный раствор сахарозы; раствор метиленовой сини, водяная баня, термометр, пипетка на 1 мл.

Порядок выполнения работы. Берут 5 г прессованных дрожжей, растворяют в 100 мл 5-процентного раствора сахарозы. Взвесь дрожжей разливают в 2 пробирки (заполнить объем на $\frac{3}{4}$ раствором). Содержимое одной пробирки кипятят в течение пяти минут, считая от начала кипения. При кипячении ферменты разрушаются. После охлаждения контрольной пробирки в обе пробирки прибавляют по 2-3 капли метиленовой сини. Затем обе пробирки этикетировывают и ставят на водяную баню при температуре 45°C.

Через 20-30 минут пробирки вынимают и обнаруживают, что жидкость в контрольной пробирке осталась по-прежнему ярко-голубой, а в опытной - совершенно обесцветилась. Метиленовая синь в опытной пробирке под влиянием водорода, активированного дегидрогеназами, обесцветилась. Образовалось бесцветное лейкосоединение, отличающееся от окрашенной формы тем, что в молекуле сини появились два лишних атома водорода (путем встряхивания

опытной пробирки), лейкомолекула сини опять станет окрашенной.

Вывод.

Работа 18. Обнаружение пероксидазы

Общие сведения. Пероксидаза – фермент, катализирующий окисление полифенолов и некоторых ароматических аминов при помощи кислорода, перекиси водорода или органических перекисей. Пероксидаза образует с перекисью водорода комплексное соединение, в результате чего перекись активируется и приобретает способность действовать как акцептор водорода.

Перекись водорода образуется в клетке как побочный продукт каталитической деятельности флавиновых дегидрогеназ в электрон-транспортной цепи дыхания. Следовательно, деятельность пероксидазы по утилизации токсичной перекиси водорода для клетки косвенно связана и с работой основной ЭТЦ дыхания.

Так, пероксидаза, с одной стороны, может окислять кислородом воздуха НАД·Н₂, с другой, - передавать электроны, полученные от него, на различные акцепторы (например, на цитохром С). В обоих случаях пероксидаза является звеном ЭТЦ дыхания.

Обнаружение пероксидазы основано на образовании окрашенных продуктов при окислении бензидина, гваякола, гидрохинона, катехола и других фенолов. В данном исследовании в качестве индикатора на обнаружение пероксидаз используем гидрохинон. Окисление полифенолов в хиноны происходит по схеме



Множественность форм фермента и каталитических функций позволяет судить о значительной роли пероксидаз в биохимии и физиологии растений, однако до сих пор их физиологическое значение окончательно не выяснено.

Объект исследования. Клубни картофеля.

Реактивы и оборудование. 1-процентный раствор гидрохинона; 3-процентный раствор перекиси водорода; ножи, терки, марля, воронки, конические колбы на 50 мл, пробирки в штативе, пипетки на 1 и 10 мл.

Порядок выполнения работы. Обнаружение пероксидазы в соке клубня картофеля основано на изменении окраски при окислении полифенолов в хиноны.

Натирают на терке очищенный клубень картофеля. Из мезги отжимают сок через марлю и собирают в колбочку. В четыре пробирки вносят по 5 мл 1-процентного раствора гидрохинона. В первую добавляют, кроме того, 1 мл 3-процентного раствора перекиси водорода и 1 мл картофельного сока, во вторую – 1 мл 3-процентного раствора перекиси водорода, в третью – 1 мл картофельного сока, в четвертую – 1 мл предварительно прокипяченного в течение 1 минуты картофельного сока и 1 мл перекиси водорода.

При окислении гидрохинона в хинон раствор буреет. Наблюдается некоторое побурение самого картофельного сока без добавления гидрохинона и перекиси водорода, что связано с действием полифенолксидазы, окисляющей полифенолы тканей картофеля с участием молекулярного кислорода.

Отмечают окраску в пробирках и делают выводы.

Результаты опыта записывают по форме:

Вариант	Состав смеси в пробирке			Окраска раствора в пробирках
	картофельный сок (носитель пероксидазы)	перекись водорода	гидрохинон	
1	+	+	+	
2	-	+	+	
3	+	-	+	
4	+/прокипяченный/	+	+	

Вывод.

Тренировочные тесты

1. Гликолиз протекает в

- 1) цитоплазме
- 2) митохондриях
- 3) рибосомах
- 4) эндоплазматической сети

2. Что является конечным продуктом гликолиза?

- 1) ФГК (фосфоглицериновая кислота)
- 2) ФГА (фосфоглицериновый альдегид)
- 3) ПВК (пировиноградная кислота)
- 4) ФЕП (фосфоенолпировиноградная кислота)

3. Сколько молекул АТФ образуется при распаде глюкозы при гликолизе?

- 1) 2
- 2) 6
- 3) 12
- 4) 8

4. Установите соответствия между величиной дыхательного коэффициента и дыхательным субстратом.

1) 1,00	1) стеариновая кислота
2) 0,69	2) яблочная кислота
3) 1,30	3) глюкоза

5. Дыхание растений – процесс, идущий с потреблением ...

- 1) кислорода
- 2) воды
- 3) углекислого газа
- 4) энергии

6. В клеточном дыхании принимают участие ферменты ...

- 1) синтетазы
- 2) лигазы
- 3) гидролазы
- 4) оксидоредуктазы

7. Формула пировиноградной кислоты имеет вид ...

- 1) $\text{CO}_2\text{HCOCH}_2\text{COOH}$
- 2) $\text{CH}_3\text{CH}(\text{OH})\text{COOH}$
- 3) $\text{HOOC}(\text{CH}_2)_2\text{C}(=\text{O})\text{COOH}$
- 4) CH_3COCOON

8. Подготовка запасных веществ к окислению состоит в их ...

- 1) полимеризации

- 2) изомеризации
- 3) гидролизе
- 4) транспорте

9. Главным продуктом, завершающим вторую фазу окисления углеводов, является ...

- 1) ацетилкофермент А
- 2) уксусный альдегид
- 3) триозофосфат
- 4) уксусная кислота

10. Обратное протекание реакции гликолиза называется ...

- 1) глюкогенезом
- 2) циклом трикарбоновых кислот
- 3) пентозофосфатным циклом
- 4) циклом Хэтча и Слэка

11. В электрон-транспортной цепи дыхания непосредственно с кислородом воздуха реагирует ...

- 1) цитохромоксидаза
- 2) сукцинатдегидрогеназа
- 3) убихинон
- 4) пируватдегидрогеназа

12. Интенсивность дыхания можно определить по ...

- 1) количеству выделившегося CO_2
- 2) количеству выделившегося O_2
- 3) увеличению биомассы
- 4) количеству поглощенного CO_2

Коллоквиум по разделу «Дыхание растений»

- 1. Общая характеристика и этапы дыхания.
- 2. Дыхательный коэффициент.
- 3. Ферменты дыхания.
- 4. Дыхание как источник энергии для жизненных процессов.
- 5. Митохондрия как органелла дыхания.
- 6. Гликолиз.
- 7. Цикл Кребса.
- 8. Электрон-транспортная цепь (ЭТЦ) митохондрий.
- 9. Пентозофосфатный путь.

10. Глиоксилатный цикл.
11. Виды брожения.
12. Влияние внутренних и внешних факторов на дыхание.

Дополнительная литература

1. Физиология растений / Е.И. Кошкин [и др.]. - М.: Интерактивная форма. 2001. – 153с.
2. Биохимия / В.Г. Щербаков, В.Г. Лобанов, Т.Н. Прудникова [и др.] под ред. В.Г. Щербакова. Издание 2-е, перераб. И доп. – СПб.: ГИОРД, 2003. – 440 с.

Раздел 5

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ

Вопросы питания растений интересуют человека с тех пор, как он начал возделывать сельскохозяйственные культуры. Вначале внесение веществ в почву носило эмпирический характер. Использовались зола, или перегной, навоз и т.д. Теоретические модели питания растений проявились в XVII в. Первой была **"водная теория"** Ван Гельмонта, второй **"гумусовая теория"** Тэера. И только к середине XIX в. была сформулирована теория минерального питания растений, автором ее считают немецкого химика Либиха. Он предложил два закона: **закон минимума** и **закон возврата питательных веществ в почву**. Основной ошибкой Либиха было отрицание роли гумуса в питании растений.

Минеральное питание – это совокупность процессов поглощения, передвижения и усвоения химических элементов растительными организмами. Если вещества извлекаются из окружающей среды корнями, это называется корневое питание, если листьями – некорневое. Растения способны поглощать практически все элементы, но для нормальной жизнедеятельности им нужны только необходимые. Элемент считается необходимым, если 1) без него жизненный цикл растения не может завершиться; 2) его нельзя заменить каким-либо другим элементом; 3) элемент непосредственно участвует в метаболизме растения. Уг-

лерод, водород и кислород поступают в растения преимущественно в виде воды, углекислого газа и кислорода. С, Н, О и N называются **органогенными элементами** и составляют в сумме около 95%. Остальные называются **зольными**. Элементы, концентрация которых равна или больше 0,001% сухой массы, относят к **макроэлементам**, остальные - к **микроэлементам**.

Все элементы поглощаются растительными организмами в виде ионов из почвенного раствора. **Корень** – это специализированный орган для поглощения и транспортировки воды и минеральных веществ. Его метаболизм направлен на построение аппарата поглощения и транспорта, на частичную переработку поступивших ионов или перевод их в транспортную форму, на биосинтез фитогормонов. Основной движущей силой поглотительной активности корней является диффузия и работа ионных насосов, локализованных в мембранах. В другие органы минеральные вещества попадают по ксилеме, в результате действия корневого давления и транспирации. Уровень поглотительной активности клеток зависит от их возраста и функционального состояния.

Поглощение минеральных веществ зависит от разных факторов: концентрации доступных ионов в почве, рН почвенного раствора, температуры, аэрации, влажности, возраста растений. Каждый элемент выполняет свои физиологические функции и требуется в определенных количествах. Впервые теорию сбалансированного питания растений разработал Д.Н. Прянишников в 1937 г. В настоящее время известно множество питательных смесей, носящих имена своих создателей (Прянишникова, Кнопа, Гельригеля и др.), использующиеся для выращивания конкретных культур и проведения научных исследований.

Поглощение минеральных веществ в онтогенезе растений связано с их биологическими особенностями. Яровые злаки поглощают N, P и K особенно интенсивно в первую половину вегетации. Горох – равномерно в течение всего лета. Земляника – в период цветения и формирования ягод. В течение онтогенеза идет перераспределение веществ между различными органами растения. Например, при формировании зерновок идет перетекание веществ из листьев и стебля в колос.

Работа 19. Микрохимический анализ золы

Общие сведения. После сжигания растений в золе остаются все элементы кроме углерода, водорода, кислорода и азота. Поэтому анализ содержания различных элементов в растении чаще всего проводят, сжигая их. Микрохимический анализ может быть качественным, когда определяют только наличие каких-либо элементов, и количественным, когда определяют их количественное содержание. Количественное содержание элементов зависит от биологических особенностей растения (ткани, органа) и от условий произрастания.

Среднее количество золы в растениях составляет 5-15% от сухой массы. Содержание золы в различных органах варьирует. Меньше всего золы в отмерших клетках древесины – 0,4-1%. Больше всего в листьях – от 5 до 15%. Корни в среднем содержат около 3% золы, стебли и семена 4-5%.

Для проведения анализа из золы необходимо получить вытяжку содержащихся в ней элементов. Для этого используют различные растворители, но чаще всего кислоты. Добавляя в вытяжку конкретные реактивы, можно получить вещества, образующие при высыхании характерные кристаллы. Предлагаемый метод основан на получении кристаллов определенной формы и цвета при кристаллизации полученных солей. Некоторые элементы можно определить, проводя цветные реакции.

Объект исследования. Зола растений, печная зола или табачный пепел.

Реактивы и оборудование. 10-процентный раствор соляной кислоты (HCl), 1-процентная H_2SO_4 , 10-процентный раствор NH_3 , 1-процентный раствор Na_2HPO_4 , 1-процентный раствор молибдата аммония $(NH_4)_2MoO_4$ в 1-процентной HNO_3 , 1-процентный раствор желтой кровяной соли в капельнице $K_4[Fe(CN)_6]$, дистиллированная вода в стакане, пробирки (2 шт.), воронка маленькая, бумажный фильтр, стеклянные палочки с заостренным концом (2 шт.), предметные стекла (3 шт.), кусочки фильтровальной бумаги.

Порядок выполнения работы. Насыпать в пробирку небольшое количество золы и залить ее примерно четырехкратным объемом 10-процентной HCl. Отфильтровать полученный раствор в чистую пробирку через маленький фильтр. Провести на предметных стеклах реакции на Ca, Mg и P. Для этого ту-

пым концом стеклянной палочки нанести на предметное стекло маленькую каплю вытяжки и на расстоянии 4-5 мм от нее – каплю соответствующего реактива. Затем заостренным концом стеклянной палочки соединить капли дугообразным каналом (рис. 14).

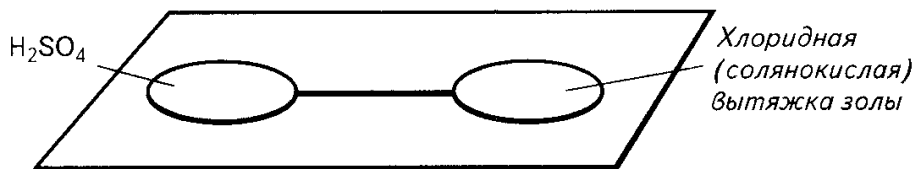
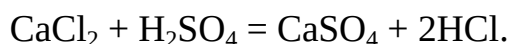


Рис. 14. Схема проведения анализа для микрохимического определения состава золы

В месте соединения произойдет реакция, причем по краям канала будет наблюдаться быстрая кристаллизация продуктов реакции. Рассмотреть образующиеся кристаллы в микроскоп. Стеклянные палочки после нанесения каждого реактива необходимо вымыть и вытереть фильтровальной бумагой.

Реактивом на ионы кальция служит 1-процентная H_2SO_4 . При этом хлорид кальция, содержащийся в вытяжке, реагирует с кислотой по уравнению



Образующийся гипс осаждается в виде игольчатых кристаллов (рис. 15).

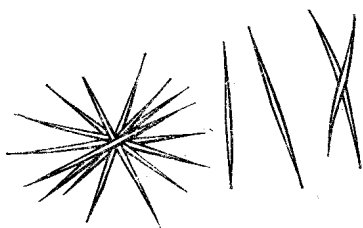


Рис.15. Кристаллы сульфата кальция

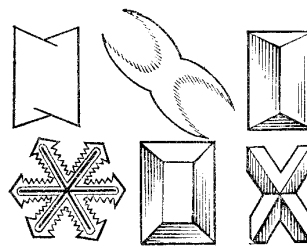
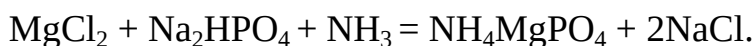


Рис. 16. Кристаллы фосфорно-аммиачномagneзимальной соли

Для обнаружения магния к капле испытуемого раствора следует сначала добавить каплю раствора аммиака, а затем соединить каналцем с реактивом, которым служит 1-процентный раствор фосфорнокислого натрия. Образуется фосфорноаммиачномagneзимальная соль (рис. 16), кристаллизующаяся в виде прямоугольников, крышечек, звезд или крыльев, в результате следующей реакции:



Для обнаружения фосфора соединить каплю вытяжки с 1-процентным раствором молибдата аммония в азотной кислоте. Получается зеленовато-желтый осадок фосфорномолибденовокислого аммония (рис. 17)



Железо можно обнаружить с помощью раствора желтой кровяной соли. В результате реакции образуется берлинская лазурь

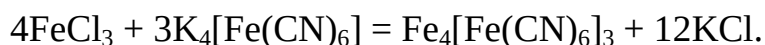
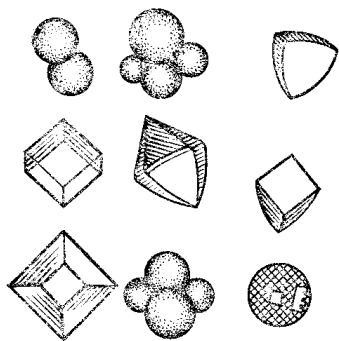


Рис. 17. Кристаллы фосфорномолибденовокислого аммония

Реакцию на железо рекомендуется проводить в пробирке: к остатку зольной вытяжки добавлять по каплям раствор желтой кровяной соли до появления синей окраски.

Результаты работы оформить в виде рисунков кристаллов гипса, фосфорноаммиачномагнезиальной соли и фосфорномолибденовокислого аммония. Записать уравнения реакции.

Работа 20. Антагонизм ионов

Общие сведения. Антагонизмом ионов называют такое явление, когда один ион уменьшает действие другого. Например, отдельные соли могут проявлять ядовитое действие на живые клетки, тогда как их смесь оказывается безвредной. Раствор с оптимальным соотношением ионов называется **уравновешенным**.

Антагонизм ионов можно объяснить их конкуренцией за места адсорбции на поверхности плазмолеммы, за переносчики, за активные центры ферментов, а также противоположным действием на гидратацию белков, на вязкость и проницаемость цитоплазмы.

Опыты по антагонизму ионов необходимо проводить с очень чистыми реактивами и посудой, так как даже небольшое загрязнение посторонними иона-

ми может исказить результаты.

Объект исследования. Наклюнувшиеся зерна пшеницы или ячменя.

Реактивы и оборудование. Растворы KCl 9 г/л и $CaCl_2$ 6,7 г/л (оба раствора должны быть приготовлены из химически чистых солей на бидистиллированной воде), бидистиллированная вода, фарфоровая чашка, чашки Петри (3 шт.), пипетки градуированные на 10 мл (2 шт.), пинцет, ножницы, фильтровальная бумага, карандаш по стеклу либо маркер, миллиметровая линейка.

Порядок выполнения работы. Отобрать в фарфоровую чашку 30 одинаковых наклюнувшихся семян и 3-4 раза промыть их бидистиллированной водой. Взять три чашки Петри, сполоснуть их бидистиллированной водой, положить на дно вырезанную по размеру чашек фильтровальную бумагу и разложить в чашки по 10 семян пинцетом (брать руками зерна нельзя!). Пронумеровать чашки карандашом по стеклу. Налить в 1-ю чашку 15 мл раствора KCl , во 2-ю - 15 мл раствора $CaCl_2$, в 3-ю - 13 мл раствора KCl и 2 мл раствора $CaCl_2$. Закрыть чашки крышками и оставить при комнатной температуре. Через каждые два дня проветривать чашки, открывая крышки на несколько секунд.

Через неделю измерить длину надземной части и корешков (у каждого экземпляра измерить один самый длинный корень), вычислить средние величины и записать полученные результаты в таблицу.

Вариант опыта	Средняя длина, см	
	надземной части	корней
KCl		
$CaCl_2$		
$KCl + CaCl_2$		

Ответить на следующие вопросы:

1. Чем объясняется неодинаковый рост проростков на растворах отдельных солей и на смеси, содержащей одно- и двухвалентный катионы? 2. Какие органы растения сильнее реагируют на ионный состав среды?

Работа 21. Влияние исключения отдельных элементов из питательной смеси на рост растений

Общие сведения. Исключение любого из макро- и микроэлементов приводит к расстройству структур и обмена веществ растений, торможению их роста и в последующем – к гибели. Это связано с тем, что необходимые элементы входят в состав определенных веществ растений, которые выполняют присущие ему функции лишь в соединении с данным элементом. Кроме того ряд элементов (К, Са, В и др.) выполняют еще и регуляторные функции, оказывая влияние на ход жизненных процессов.

Объект исследования. Проростки сои, пшеницы.

Реактивы и оборудование. Питательные соли: $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, KH_2PO_4 , $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, KCl , MnSO_4 , H_3BO_3 , $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$, $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, NaCl , цитрат железа, 0,5 % раствор; литровые стеклянные банки, бумажные чехлы для банок, пробки для банок, весы.

Порядок выполнения работы. Приготовить полную питательную смесь Кнопа, питательные смеси с исключением N, P, K по таблице.

Полная смесь		Смесь без N		Смесь без P		Смесь без K	
Соли	Кол-во г/л	Соли	Кол-во г/л	Соли	Кол-во г/л	Соли	Кол-во г/л
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ (безводный)	1,00	$\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	1,03	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,00	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	1,00
KH_2PO_4	0,25	KH_2PO_4	0,25	KCl	0,25	$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	0,25
KCl	0,125	KCl	0,125	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,25	NaCl	0,09
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,25	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,25	MnSO_4	0,003	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	0,25
MnSO_4	0,003	MnSO_4	0,003	H_3BO_3	0,003	MnSO_4	0,003
H_3BO_3	0,003	H_3BO_3	0,003	Цитрат железа, 0,5 %-й р-р	2 мл	H_3BO_3	0,003
Цитрат железа, 0,5 %-й р-р	2 мл	Цитрат железа, 0,5 %-й р-р	2 мл			Цитрат железа, 0,5 %-й р-р	2 мл

В банку налить питательный раствор. Закрывают банку пробкой, служащей опорой для растений. Высаживают в отверстия пробки одинаковое число выровненных проростков растений.

Корни погружают в раствор, который не должен касаться пробки, а быть ниже ее в зависимости от длины корней на 1 – 5 см.

Закрывают корни от света и предохраняют раствор от перегрева солнечным светом, для чего оборачивают банку бумажным чехлом, желательно, чтобы внутренняя сторона была черная, наружная – белая. Прикрепляют этикетку, на который простым карандашом обозначают факультет, № группы, фамилию и вариант опыта.

Ежедневно раствор в банках продувают 3 – 5 минут с помощью резиновой груши. По мере надобности доливают воды до метки. Опыт длится 4 недели.

Результаты опыта учитывают по схеме:

Вариант	Высота растений, см		Длина корня, см		Количество листьев, шт.		Длина листовой пластинки, см	Отношение надземной массы к массе корней	Внешний вид растений (окраска листьев, характер повреждения)
	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта			
Полная смесь									
Смесь без N									
Смесь без P									
Смесь без K									

Выводы.

Работа 22. Определение степени обеспеченности растений азотом, фосфором, калием.

Общие сведения. Высокий урожай любой сельскохозяйственной культуры возможен только при условии полноценного и достаточного питания. Кроме света, тепла и воды, растениям необходимы питательные вещества. Каждый элемент выполняет в растениях свои функции, и заменить один элемент другим совершенно невозможно.

Следующими по значимости для растений элементами являются азот, фосфор и калий.

Азот – важнейший элемент для развития растений, а именно, для образования белковых веществ. Его содержание в белках варьирует от 15 до 19 %. Он

входит в состав хлорофилла, а значит, участвует в фотосинтезе. Азот обнаруживается в ферментах – катализаторах различных процессов в организмах.

Фосфор присутствует в составе ядер клеток, ферментов, фитина, витаминов и прочих не менее важных соединений. Участвует в процессах преобразования углеводов и азотосодержащих веществ. В растениях он содержится как в органической, так и в минеральной формах. Минеральные соединения – соли ортофосфорной кислоты – применяются при синтезе углеводов. Растения используют и органические фосфорные соединения (гексофосфаты, фосфатиды, нуклеопротеиды, сахарофосфаты, фитин).

Калий играет важную роль в белковом и углеводном обмене, усиливает эффект от использования азота из аммиачных форм. Питание калием – мощный фактор развития отдельных органов растений. Этот элемент благоприятствует накоплению сахара в клеточном соке, что повышает устойчивость растений к неблагоприятным природным факторам в зимний период, способствует развитию сосудистых пучков и утолщает клетки.

Нужно отметить, что при растительной диагностике не следует ограничиваться только результатами определений содержания минеральных форм элементов питания в растениях.

Объект исследования. Срезы частей растения.

Реактивы и оборудование. 1-процентный раствор дифениламина, раствор молибденовокислого аммония, раствор бензидина, насыщенный водный раствор уксуснокислого натрия, раствор дипикриламиата магния, 2N раствор HCl, предметное стекло, фильтровальная бумага, стеклянный пестик, шкала цветных стандартов.

Порядок выполнения работы.

1. **Определение нитратов.** На предметное стекло кладут срезы той или иной части растения. Затем, на каждый срез наносят по 1 капле 1-процентного раствора дифениламина и следят за появлением синей окраски. Интенсивность этой окраски сравнивают с цветной шкалой.

2. **Определение фосфатов.** Листы фильтровальной бумаги разрезают на куски около 2 см². В центр такого куска наносят 1 каплю раствора молибденовокислого аммония. Затем накладывают один срез той или иной части растения. Стеклянным пестиком раздавливают среды. После этого на пятна сока наносят

последовательно по 1 капле бензидина и уксуснокислого натрия. При наличии фосфатов в растении на бумаге появляется синее окрашивание капли сока. Интенсивность этой окраски сравнивают с цветной шкалой.

3. Определение калия. На пятна сока наносят последовательно по 1 капле раствора дипикриламиновой магнезии и соляной кислоты. Соляная кислота растворяет избыток реактива, образуя лимонно-желтое окрашивание и не растворяет калийную соль дипикриламина. Поэтому лимонно-желтая окраска указывает на отсутствие калия, а оранжево-красная – на наличие калия. Интенсивность этой окраски сравнивают с цветной шкалой.

По результатам работы устанавливают степень нуждаемости растений в удобрениях – азотных, фосфорных, калийных.

Работа 23. Признаки минерального голодания у растений

Общие сведения. Каждый из элементов минерального питания, поглощаемый растением, выполняет в растении определенную физиологическую роль. При недостатке элемента нарушаются физиологические процессы, связанные с участием того или иного элемента. Нарушение физиологических процессов проявляется в морфологии растений (изменяется внешний вид растения, например, появление карликовости у растений, вызванной недостатком азота, изменение окраски и размеров листовой пластинки и т.д.). Хотя эти признаки не имеют строгой специфичности, по их совокупности можно выявить недостаток того или иного элемента минерального питания. Совокупность признаков, характеризующих недостаток элемента минерального питания, называется признаком голодания растений.

Объект исследования. Комнатные растения, табличный материал.

Реактивы и оборудование. Комнатные растения, таблицы с признаками недостаточности различных элементов минерального питания, атласы.

Порядок выполнения работы. 1. Рассмотреть картинки с изображением признаков недостатка элементов минерального питания у растений: азота, фосфора, калия, кальция, магния, серы, железа, марганца, меди, цинка, бора, молибдена и кобальта. Зарисовать цветными карандашами в лабораторную тет-

радь. Каждый рисунок сопровождать описанием признаков недостаточности, приведенным в таблице.

2. По листьям комнатных растений определить, имеются ли признаки недостатка элементов минерального питания у этих растений, какого элемента минерального питания недостаточно.

Таблица 2

Признаки голодания растений по элементам питания

Элемент	Симптомы недостаточности
N	Слабый рост, карликовость, склероморфизм. Отношение побеги/корни сдвинуто в пользу корней. Преждевременное пожелтение более старых листьев, их некротические концы.
P	Задержка цветения, отсутствие роста, фиолетовая окраска листьев и стеблей, тенденция к скручиванию и перевертыванию листьев.
K	Белые и бурые пятна, рваный край листа, дырки, отверстия в листе, краевой ожог листьев (запал). По мере возрастания дефицита элемента повреждения увеличиваются.
S	Сходны с симптомами азотной недостаточности. Отставание в росте растений. Листья от бледно-зеленой до кремовой и желтой окраски (молодые листья). При голодании по сере отсутствует характерный признак азотистого голодания – общее пожелтение всего растения.
Mg	Белые или желтые пятна на листьях сливаются, лист бурееет и отмирает. При глубоком дефиците листья узкие, по цвету – красные, оранжевые, пурпурные. Наблюдается слабый рост и межжилковый хлороз старых листьев.
Ca	Гофрированные, сморщенные листья с некротическими зонами. Отсутствие верхушечных почек. Нарушение роста, связанного с делением и растяжением клеток, ослизнение корней.
Fe	Бледно-желтая окраска ткани листьев между жилками у молодых листьев, жилки остаются зелеными. Хлороз. Малая мощность растения, неурожай. Старые листья поражаются сходным образом позже.
Mn	Однородная желтизна старых и молодых листьев, а также верхушечной почки. На ранних стадиях – угнетение роста и межжилковый хлороз. На поздних стадиях межжилкового хлороза нет.
B	Отмирание верхушечных почек, закрученные, деформированные листья; черная гниль у корнеплодов свеклы, моркови; полые кочерыжки капусты.
Zn	Ярко-желтая окраска всей поверхности листьев и зеленый цвет жилок, желтые полосы на листьях злаков. Мелколистность верхушечных побегов. «Розеточность», «желтуха», «мелколистность», «пятнистость листьев» - так называемый дефицит Zn
Cu	Бледно-желтая окраска листьев или полосатые закрученные листья. Вдоль краев листьев хлороз с последующим некрозом.
Mo	Узкие, длинные, скрученные листья, выемка на листовой пластинке, хлороз сложных листьев, включая черешок.
Na	Растения не испытывают недостатка. Избыток проявляется в виде неоднородной пестроты, некроза верхушек листьев, краев и тканей между жилками.
Cl	Из видимых симптомов – увядание растений, остальные симптомы специфичны для отдельных видов растений. Дефицит встречается редко.

- Контрольные вопросы.** 1. Что такое признаки голодания у растений?
2. На каких органах и каким образом могут проявляться признаки недостатка того или иного элемента минерального питания?

Тренировочные тесты

1. Основной запасной формой фосфора у растений является ...

- 1) метионин
- 2) крахмал
- 3) цистеин
- 4) фитин

2. В состав многих оксидаз входит ...

- 1) магний
- 2) железо
- 3) калий
- 4) кальций

3. Ослабляет работу нижнего концевое двигателя водного тока у растений недостаток ...

- 1) серы
- 2) кальция
- 3) магния
- 4) азота

4. Центральный цилиндр корня отделен от коры ...

- 1) ризодермой
- 2) перициклом
- 3) эндодермой
- 4) экзодермой

5. Корни растут в направлении питательных веществ за счет ...

- 1) гравитропизма
- 2) гидротропизма
- 3) аэротропизма
- 4) хемотропизма

6. Корневые волоски образуются из клеток ...

- 1) первичной коры
- 2) перецикла
- 3) эндодермы
- 4) эпиблемы

7. У сахарной свеклы уменьшается сахаристость при недостатке ...

- 1) фосфора
- 2) азота
- 3) железа
- 4) магния

8. У большинства видов растений обнаруживается хлороз при недостатке ...

- 1) магния
- 2) фосфора
- 3) железа
- 4) азота

9. В состав нитрогеназы входит ...

- 1) молибден
- 2) марганец
- 3) магний
- 4) медь

10. Общее количество золы в сухом веществе растения сильно зависит от ...

- 1) состава почвы
- 2) освещенности
- 3) влажности
- 4) температуры

11. Степень потребности химического элемента для отдельных групп растений называется ...

- 1) антогонизмом
- 2) биофильностью
- 3) синергизмом
- 4) биогенностью

12. Неорганические соединения, содержащие необходимые для растений элементы питания, называются _____ удобрениями.

- 1) органическими
- 2) местными
- 3) минеральными
- 4) промышленными

Коллоквиум по разделу «Минеральное питание растений»

1. Минеральное питание растений: история изучения, содержание минеральных веществ в растениях.

2. Поглощение минеральных веществ растениями, их транспорт.
3. Азот, доступные формы, круговорот, значение для растений.
4. Фосфор, доступные формы, круговорот, значение для растений.
5. Калий, доступные формы, круговорот, значение для растений.
6. Сера, доступные формы, круговорот, значение для растений.
7. Кальций, доступные формы, значение для растений.
8. Магний, его значение.
9. Железо, алюминий, кремний.
10. Микроэлементы, доступные формы, значение для растений.
11. Влияние внутренних и внешних факторов на минеральное питание растений.
12. Физиологические основы применения удобрений.

Дополнительная литература

1. Кнорре, Д.К. Биологическая химия / Д.К. Кнорре, С.Д. Мызина. – М., Высш. шк. 1999. – 479 с.
2. Школьник, М.Я. Микроэлементы в жизни растений / М.Я. Школьник. – Л.: Наука, 1974. – 323 с.
3. Измайлов, С.Ф. Азотный обмен в растениях / С.Ф. Измайлов. – М.: Наука, 1986. – 320 с.
4. Климашевский, Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений / Э.Л. Климашевский. – М.: Агропроиздат, 1991. – 415 с.

Раздел 6

РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Рост и развитие растений - главные физиологические процессы, определяющие структуру, величину и качество урожая. Поэтому агроном должен хорошо знать эти процессы, уметь их исследовать и контролировать.

Рост растений - это необратимое увеличение размеров растений. Рост

представляет собой интеграцию всех физиологических процессов (водообмен, фотосинтез, дыхание, корневое питание, превращение и транспорт веществ), predetermined генетической программой развития организма. Онтогенез - развитие растения от семени до семени - в конечном итоге определяется филогенезом - историческим развитием данного вида. Рост растения начинается с прорастания семени. Семя в разной степени готово к началу роста. Различают три состояния его покоя: предварительный, глубокий и вынужденный.

Предварительный покой хорошо проявляется при созревании семян в колосе, например пшеницы. Зерна в основании колоса раньше достигают полной спелости и легко выщелушиваются из колоса. Медленнее всего созревают зерна на верхушке колоса. При полной спелости зерен в основании колоса они могут быть в стадии восковой спелости и легко разрезаются ногтем. Эти зерна находятся в фазе предварительного покоя и могут легко прорасти, что представляет опасность при раздельной уборке хлебов, то есть при скашивании в валки. При дождливой погоде верхушки колосьев прорастают, что портит товарную ценность хлеба.

В августе в предварительном покое могут находиться почки многих деревьев. Если оборвать листья у смородины, сирени, яблони, то точки роста, которые готовились к покою, могут возобновить рост. Иногда это приводит к пробуждению цветочных почек на подушках яблони, и в сентябре вдруг появляются одиночные цветы.

Глубокий покой характеризуется отсутствием способности семян к прорастанию. Ингибиторы роста разрушаются к весне, и вместо них образуются ростовые вещества.

Фаза вынужденного покоя характеризуется способностью семени к прорастанию при наличии необходимых условий для роста: нужной влажности, температуры, аэрации. При набухании зародыш семени вырабатывает ростовые вещества, которые активизируют ферменты, прежде всего из группы гидролаз. Иногда в состоянии вынужденного покоя прорастание семени задерживается твердой оболочкой, препятствующей набуханию и газообмену. Таким семенам перед посевом требуется разрушение оболочки. Прием этот называют **скарп-**

фикацией.

Семена сорняков, обладающие твердой оболочкой, могут десятки лет храниться в земле, вынуждая проводить борьбу уже с сорными растениями. К ним относятся сурепка, рапс, люпин многолетний, вика мышиная и др. Таким образом, нерадивый агроном, не уничтожив своевременно сорняки, может создать себе работу на многие годы.

От скарификации нужно отличать стратификацию. Последняя характеризуется выведением семян семечковых, косточковых плодовых культур, желудей дуба, семян липы и желтой акации, смородины, крыжовника и других растений из глубокого покоя. Они обретают всхожесть после пребывания в течение 1-3 месяцев во влажном песке при низких температурах. Семена крыжовника требуют даже промораживания при температуре -5°C .

В жизненном цикле (онтогенезе) растения различают пять периодов.

1. Эмбриональный (зародышевый) – от оплодотворения яйцеклетки до формирования в семени зародыша; в него входит и период глубокого покоя семян.

2. Юности (ювенильный, или виргинильный) – от прорастания семени и появления всходов до полового созревания; этот период характеризуется быстрым ростом числа и размеров вегетативных органов – листьев, стеблей и корней.

3. Полового созревания – от начала развития генеративных тканей и заложения в них зачатков цветков до полного развития пестиков и тычинок, формирования зародышевого мешка и пыльцевых зерен.

4. Половой зрелости и размножения – от цветения, опыления, прорастания пыльцы и оплодотворения до созревания плодов и семян. У многократно плодоносящих растений (поликарпиков) третий и четвертый периоды повторяются ежегодно и длятся много лет, усиливаясь с каждым годом до начала старения растений.

5. Старения и умирания – характеризуется у однократно плодоносящих растений (монокарпиков) быстрым угасанием вегетативных функций после оплодотворения и отмиранием вегетативных органов после созревания плодов и

семян. У поликарпиков постепенное старение сопровождается вначале ослаблением плодоношения, а затем полным его прекращением и постепенным умиранием растения.

Первый и второй периоды онтогенеза, характеризующиеся увеличением числа и размеров вегетативных органов, объединяют общим понятием **вегетативного развития**, а третий и четвертый - **генеративного развития растения**.

Все процессы роста и развития растений осуществляются через деление, рост и дифференциацию клеток. Рост в длину и ветвление побегов и корней происходят благодаря деятельности апикальных меристем верхушек побегов и кончиков корней, рост в толщину - деятельности камбия. В период роста клетки меристем и камбия непрерывно делятся; наружная часть клеток остается в меристематическом состоянии, а все остальные растут и дифференцируются в ткани и органы. Следовательно, каждая клетка в своем росте проходит три фазы: 1) меристематическую, или эмбриональную, 2) роста, или растяжения и 3) дифференциации.

Меристематические клетки имеют тонкую пекто-целлюлозную оболочку, они заполнены густой цитоплазмой и, как правило, не имеют вакуолей. В фазе растяжения клетки сильно увеличиваются в размере главным образом благодаря поглощению воды и образованию крупных вакуолей, но при этом также увеличивается масса клеточной оболочки и цитоплазмы. Зона растяжения у корней составляет около 1 см, у стеблей - около 5 – 10 см.

Уже в зоне растяжения клетки начинают дифференцироваться в ткани, но полная дифференцировка и рост в толщину наблюдаются ниже этой зоны в стеблях и выше – в корнях. В зоне растяжения рост в длину незначительный.

Общий закон роста - его неравномерность, или периодичность, обусловленная внутренними причинами. Вначале рост органа или всего растения происходит медленно, затем быстрее и потом замедляется. Нарастание общей массы органа или растения графически выражают в виде плавной S-образной кривой, а скорость роста, или приросты массы, в виде плавной, более или менее симметричной кривой с одним максимумом. К важному внутреннему фактору роста и развития растений относятся вещества высокой физиологической ак-

тивности, объединяемые под названием **регуляторов роста и развития**. К ним принадлежат ауксины, гиббереллины, кинины и ингибиторы роста. Поскольку эти вещества образуются в одних тканях и органах растения и, передвигаясь, действуют на другие ткани и органы, их называют также **фитогормонами**. В зависимости от физиологического состояния растения и концентрации фитогормонов и их соотношений они могут стимулировать или прекращать тот или иной физиологический процесс, ускорять или замедлять его.

Синтезировано много искусственных регуляторов роста растений, которые широко применяют для подавления развития сорняков, укоренения черенков, нарушения или создания покоя растений, опадения листьев, ускорения опадения излишних завязей и предупреждения предуборочного опадения плодов, увеличения их размеров, получения партенокарпических (бессемянных) плодов.

На рост и развитие растений очень сильно влияют внешние факторы: интенсивность и спектральный состав света, продолжительность дня и ночи, температура и влажность воздуха и почвы, органические и минеральные удобрения в особенности.

Работа 24. Учет роста методом меток

Общие сведения. Корень и стебель растут в длину за счет длительности верхушечной меристемы. В процессе роста растительные клетки последовательно проходят три фазы: 1) эмбриональную, 2) растяжения и 3) дифференцировки. Наиболее значительное увеличение размеров наблюдается во второй фазе роста клеток.

Для обнаружения зоны растяжения клеток удобно пользоваться методом нанесения на поверхность растущего органа меток тушью на одинаковых расстояниях одна от другой. По изменению расстояния между метками судят о росте разных участков исследуемого органа.

Объект исследования. Проростки гороха, бобов или кукурузы с корешками длиной около 2 см (для получения прямых корней высадить наклюнув-

шиеся семена в глубокий сосуд с влажными опилками, в которых палочкой сделать углубления для свободного вертикального роста корней). Проростки подсолнечника или фасоли, выращенные в темноте в горшочках или стаканчиках с почвой, с подсемядольным коленом длиной 3-4см.

Реактивы и оборудование. Черная тушь, стеклянная пробка с этикеткой закрытая корковой пробкой, фильтровальная бумага, ножницы, тонкие булавки или иголки с шариком, заостренная спичка, полоски миллиметровой бумаги, пинцет, тарелка, миллиметровая линейка.

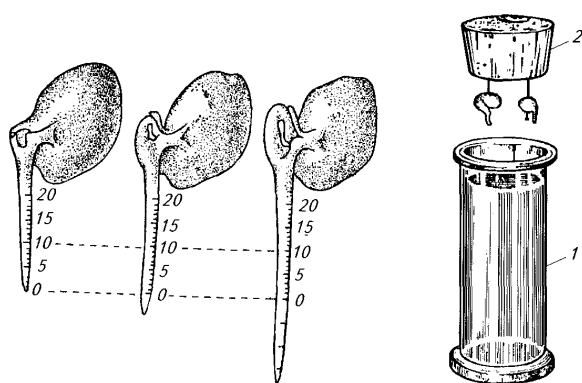


Рис. 18. Закладка опыта по определению зоны роста корня

Порядок выполнения работы. 1. Определение зоны роста корня. Извлечь из опилок три проросших семени и осторожно удалить влагу с поверхности корешков кусочком фильтровальной бумаги.

При помощи заостренной спички нанести на корни метки тушью: подложить под корешок полоску миллиметровой бумаги и сделать первую метку на расстоянии 1 мм от конца корня, а следующие - через каждые 2 мм.

Поместить проростки во влажную камеру, приготовленную из банки, стенки которой нужно обложить фильтровальной бумагой, а на дно налить немного воды. Проколоть семя булавкой и прикрепить к пробке так, чтобы корешок был расположен вертикально вниз. Чтобы семя не подсыхало, подложить под него узкую полоску фильтровальной бумаги, верхний конец которой наколоть на ту же булавку, а нижний опустить вводу, налитую на дно банки. Через сутки измерить расстояние между метками. Если метки, растянувшись при росте, превратились в полоски, то измерения проводят с их середины. Вычислить приросты для каждого участка, вычитая из полученных величин исходное расстояние между метками.

Записать результаты в таблицу, считая участки корня снизу вверх (за первый участок принимаем расстояние от кончика корня до первой метки).

2. Определение зоны роста стебля. Нанести на подсемядольное колено трех проростков подсолнечника или фасоли метки тушью на расстоянии 2 мм одна от другой, начиная от места прикрепления семядолей. Полить растения и поместить их в темноту. Через сутки измерить расстояния между метками и определить прирост каждого участка, вычитая из полученных величин исходные интервалы (2 мм). Результаты записать в таблицу.

Объект	Прирост участков, мм											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Корни												
1												
2												
3												
среднее												
Стебли												
1												
2												
3												
среднее												

Зарисовать корни и стебли с нанесенными на них метками в начале опыта и в конце, обозначив на вторых рисунках зоны эмбриональную, растяжения и дифференцировки. На основе полученных средних данных вычертить кривые «большого периода роста» корня и стебля, откладывая по оси абсцисс номера участков, а по оси ординат - приросты.

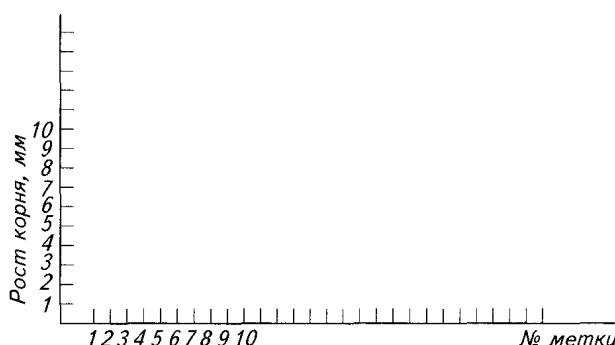


Рис. 19. Определение зоны роста корня

В выводах указать, как происходит рост осевых органов в длину, сопоставив размеры зон растяжения корня и стебля.

Работа 25. Фототропизм

Общие сведения. Тропизмами называют процессы изгибания органов растений под влиянием односторонне действующих раздражителей. Тропизмы наблюдаются у органов с радиальной симметрией (стебель, корень, колеоптиль – первый видоизмененный лист, имеющий форму колпачка, внутри которого заключены следующие листья) и могут быть положительными (изгиб в сторону раздражителя) и отрицательными (изгиб в противоположную сторону).

Тропизмы - ростовые движения, обусловленные неравномерным ростом двух противоположных сторон какого-либо органа, причем быстрее растущая сторона становится выпуклой. Один из видов тропизмов - фототропизм - изгибание растущих частей растения под влиянием одностороннего (бокового) освещения. Явление фототропизма удобно наблюдать на колеоптилях злаков.

Объект исследования. Проростки овса высотой 3-4 см, выращенные в полной темноте в металлических или пластмассовых стаканчиках с почвой.

Реактивы и оборудование. Фототропическая камера – светонепроницаемый ящик с зачерненными внутренними стенками и небольшим отверстием в одной из стенок на высоте 5-6 см от дна, фольга, тушь, спички (одна из них заостренная).

Порядок выполнения работы. Осмотреть проростки овса, выращенные в темноте, и удалить изогнутые растения. Быстро нанести на одну сторону нескольких колеоптилей метки тушью на равных расстояниях друг от друга. На верхушки других проростков надеть светонепроницаемые колпачки (для приготовления колпачка обернуть кусочек фольги шириной около 1 см вокруг спички и скрутить сверху).

Поместить проростки в фототропическую камеру так, чтобы нанесенные на колеоптили метки оказались на затененной стороне, то есть были обращены к стенке противоположной той, в которой имеется отверстие. Поставить камеру на подоконник или перед настольной лампой отверстием в сторону источника света.

Через сутки рассмотреть проростки, обратив внимание на расположение меток. Зарисовать проростки в начале опыта и в конце.

Сделать выводы, ответив на следующие вопросы:

1. Где находится место восприятия одностороннего освещения? 2. В какой зоне происходит фототропический изгиб? 3. Каков механизм фототропического изгиба?

Работа 26. Геотропизм

Общие сведения. Геотропизм - процесс изгибания растущих частей растения под влиянием одностороннего действия силы земного притяжения. Для получения геотропических изгибов корни или стебли, росшие до этого строго вертикально, нужно поместить в горизонтальное или наклонное положение и создать благоприятные для роста условия.

Объект исследования. Наклонувшие семена льна.

Реактивы и оборудование. Стеклянная консервная банка или прямоугольная кюветка, закрытая куском стекла, квадратная стеклянная пластинка размером немного меньше банки, фильтровальная бумага, ножницы, пинцет, лезвие бритвы.

Порядок выполнения работы. Обернуть квадратную стеклянную пластинку фильтровальной бумагой, смочить бумагу водой и разложить в верхней части пластинки едва наклонувшие семена льна или горчицы на расстоянии около 1 см одно от другого корешками (острыми носиками) вниз. Семена благодаря ослизнению оболочек прилипают к бумаге.

Поместить пластинку с семенами в слегка наклонном положении в сосуд, на дно которого налито немного воды. Закрыть сосуд стеклом и поставить в темное место.

Через несколько дней, когда корешки вырастут до 2-3 см, вынуть пластинку, повернуть ее на 90° и снова вставить в сосуд так, чтобы все корни оказались в горизонтальном положении. Для выявления роли зоны деления в явлении геотропизма у части проростков срезать острой бритвой кончик корня (1-2 мм). Закрыть сосуд и вновь поместить его в темноту. Через 1-2 дня рассмотреть и зарисовать проростки.

В выводах отметить место восприятия действия земного притяжения, зону геотропических изгибов и механизм этих изгибов.

Работа 27. Гидротропизм

Общие сведения. Тропизм, вызываемый односторонним водоснабжением, называется **гидротропизмом**. Способность к положительным гидротропическим изгибам хорошо выражена у корней, которые при неравномерном распределении влаги в почве направляются в более влажные участки.

Объект исследования. Семена льна или горчицы.

Реактивы и оборудование. Стеклянные консервные банки или граненые стаканы (2 шт.), кусок стекла для закрывания одной из банок, стеклянные пластинки, уместающиеся в банке или в стакане в наклонном положении (2шт.), фильтровальная бумага.

Порядок выполнения работы. Обернуть две стеклянные пластинки фильтровальной бумагой, смочить бумагу водой и разложить на одной стороне рядками семена льна или горчицы. Семена смачиваются и прилипают к бумаге.

Налить в банку или в стакан немного воды и поставить туда наклонно пластинку так, чтобы семена оказались на нижней стороне пластинки. Одну банку плотно закрыть стеклом, чтобы создать насыщенную водяными парами атмосферу, другую оставить открытой.

Через несколько дней рассмотреть и зарисовать положение корешков в обоих сосудах.

В выводах объяснить причины неодинакового роста корней в разных вариантах.

Работа 28. Действие света на рост растений

Общие сведения. Свет влияет на прохождение клетками фазы растяжения, на дифференцировку тканей (в первую очередь механических), на формирование листьев и на ряд других процессов. Растения, выращенные в темноте,

называются этиолированными; они резко отличаются от растений, выросших на свету, по внешнему и внутреннему строению, а также по составу пигментов. Поскольку предотвратить этиоляцию могут несколько минут ежедневного освещения, то можно сделать вывод, что этиоляция не связана с отсутствием фотосинтеза.

Объект исследования. Наклюнувшиеся семена гороха, бобов или других двудольных растений.

Реактивы и оборудование. Вазоны или фаянсовые стаканы с влажным песком или опилками (3 шт.), стеклянная палочка, миллиметровая линейка, цветные карандаши.

Порядок выполнения работы. Высадить в три сосуда с влажным песком или опилками по 5-6 наклюнувшихся семян гороха или другого двудольного растения (перед посадкой сделать углубления палочкой). Поместить два сосуда в полную темноту, а третий – на свет и ежедневно поливать. Через 7 дней выставить один из сосудов, находившихся в темноте, на свет. Через две недели осмотреть и зарисовать растения, обратив внимание на их окраску, измерить высоту стеблей, длину и ширину листьев определенного яруса (например, 2-го снизу) у нескольких растений и вычислить средние величины. Результаты записать в таблицу.

Вариант опыта	Длина стебля, см	Размеры листьев, см	
		длина	ширина
Темнота 7 дней темнота, затем свет свет			

Ответить на вопросы: 1. Чем отличаются этиолированные растения от нормальных? 2. Как влияет свет на отдельные фазы роста клеток? 3. Устраняется ли этиоляция после выставления на свет растения, выросшего в темноте?

Тренировочные тесты

1. Меристемы, которые располагаются на концах побегов и корней, называются ...

- 1) латеральными (боковыми)
- 2) интеркалярными (вставочными)

- 3) феллогенами (вторичными)
- 4) апикальными (верхушечными)

2. Приобретение клеткой способности реализовать определенные наследственные признаки называется ...

- 1) адаптацией
- 2) акклиматизацией
- 3) дифференциацией
- 4) детерминацией

3. Регулирование роста красным светом происходит при участии ...

- 1) хлорофилла
- 2) криптохрома
- 3) фитохрома
- 4) ксантофилла

4. Стрессовым гормоном у растений называют ...

- 1) жасмоновую кислоту
- 2) абцизовую кислоту
- 3) ауксин
- 4) этилен

5. Впервые участие этилена в регуляции роста растений установил ...

- 1) Р. Гэйн
- 2) Х. Коусинс
- 3) Ф. Денни
- 4) Д.Н. Нелюбов

6. Впервые идею о гормональной (химической) регуляции ростовых процессов в растениях выдвинул ...

- 1) Н.Г. Холоднов
- 2) Ф. Вент
- 3) Ч. Дарвин
- 4) К. Тиман

7. Нарушение апикального доминирования вызывает гормон ...

- 1) гиббереллин
- 2) цитокинин
- 3) ауксин
- 4) этилен

8. Физиологическая реакция растений на охлаждение, вызванная адаптацией к сезонным изменениям умеренного климата, называется ...

- 1) детерминацией
- 2) эвокацией
- 3) корреляцией

4) яровизацией

9. Запасание большого количества питательных веществ происходит на

- 1) ювенильном этапе
- 2) этапе размножения
- 3) эмбриональном этапе
- 4) этапе зрелости

10. У некоторых растений прорастание семян стимулирует _____ свет.

- 1) ультрафиолетовый
- 2) желтый
- 3) синий
- 4) красный

11. Отсутствие видимого роста при благоприятных условиях называется _____ покоем.

- 1) вторичным
- 2) предварительным
- 3) вынужденным
- 4) органическим

12. Для роста растений на любых этапах онтогенеза характерен период _

- 1) покоя
- 2) вегетации
- 3) плодоношения
- 4) цветения

Коллоквиум по разделу «Рост и развитие растений»

1. Основные понятия роста и развития растений.
2. Фазы роста клетки.
3. Фитогормоны, группы фитогормонов.
4. Проявления физиологического действия ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, а также абсцизовой кислоты и этилена.
5. Физиологическая роль движений растений. Перечислите основные положения гормональной теории тропизмов (роль ауксинов, этилена, абсцизовой кислоты).
6. Движение растений. Тропизмы и настии, их физиологический механизм и адаптивная роль.

7. Что такое яровизация? Для каких растений необходимо воздействие низких температур для перехода к этапу зрелости? Где происходит яровизация?
8. Что такое фотопериодизм? Приведите примеры короткодневных и длиннодневных растений?
9. Что такое фотоморфогенез? Свет какой длины волны вызывает основные фотоморфологические изменения?
10. В каких двух формах существует пигмент фитохром? Какая форма фитохрома оказывает физиологический эффект?
11. Что такое покой? Можно ли считать состояние покоя лишь приспособлением к неблагоприятным условиям существования? В чем значение покоя? Что является наиболее характерным для состояния покоя?
12. Развитие растений и его этапы. Моно - и поликарпики. Влияние внешних условий на процесс развития.

Дополнительная литература

1. Полевой, В.В. Физиология роста и развития растений / В.В. Полевой. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. – 238 с.
2. Полевой, В.В. Фитогормоны / В.В. Полевой. – Л.: изд-во Ленин. Ун-та, 1982 – 249 с.
3. Батыгин, Н.Ф. Онтогенез высших растений / Н.Ф. Батыгин. – М.: Агропромиздат, 1986. – 101 с.

Раздел 7

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Под идентичным понятием превращения веществ, или метаболизма, подразумевают совокупность всех физических и химических процессов, осуществляющихся как при усвоении минеральных соединений растениями и образовании из них сложных органических соединений (ассимиляция, или анаболизм), так и при распаде сложных органических веществ на более простые (диссими-

ляция, или катаболизм).

Первыми источниками органических веществ растения являются первичные стабильные продукты фотосинтеза – фруктоза, глюкоза, сахароза и первичный крахмал. Из них в растительных клетках синтезируются все другие углеводы, в том числе целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, вторичный (запасный) крахмал и инулин. Основная транспортная форма углеводов из простых в сложные требует затраты энергии АТФ

Все другие органические соединения синтезируются из промежуточных веществ, образующихся при окислении углеводов в процессе дыхания, с использованием энергии АТФ и элементов минерального питания.

Превращения веществ катализируются белками-ферментами, причем каждая биохимическая реакция осуществляется своим специфическим ферментом. Молекула фермента образует с молекулой превращаемого вещества промежуточный комплекс «фермент-субстрат», в котором происходит соответствующая биохимическая реакция, после чего комплекс расщепляется на свободные ферменты и продукты реакции.

К настоящему времени открыто около 1000 ферментов, которые подразделяются на шесть классов: **оксидоредуктазы**, или окислительно-восстановительные ферменты; **трансферазы** – ферменты, катализирующие перенос различных групп с одной молекулы на другую; **гидролазы**, катализирующие гидролитические реакции; **лиазы**, катализирующие отщепление от субстрата той или иной группы, но не путем гидролиза; **изомеразы**, катализирующие изомеризацию; **лигазы**, или **синтетазы**, катализирующие синтетические реакции.

Работа 29. Выделение запасных белков и изучение их свойств

Общие сведения. Белки - важнейшие компоненты всех живых клеток. Макромолекулы белка имеют молекулярную массу от 10 000 до нескольких миллионов и состоят из одной или нескольких полипептидных цепей, построенных из большого количества аминокислотных остатков.

По своей растворимости белки делятся на четыре группы: 1) альбумины (растворимы в воде), 2) глобулины (в слабых растворах нейтральных солей), 3) проламины (в 60-80-процентном этиловом спирте), 4) глютелины (в слабых растворах щелочей).

Белки - гидрофильные вещества: каждая молекула белка удерживает до 18 тыс. молекул воды. Дегидратация белков (утрата ими гидратных оболочек) приводит к их коагуляции (выпадению в осадок).

Очень богаты белками семена бобовых. Основные запасные белки этих семян - глобулины.

Объект исследования. Гороховая мука

Реактивы и оборудование. 10-процентный раствор $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, концентрированная HNO_3 в капельнице с притертой пипеткой (хранить в вытяжном шкафу!), 10-процентный раствор NaOH , 1-процентный раствор CuSO_4 в капельнице, 5-процентный раствор уксуснокислого свинца в капельнице, технические весы с разновесом, колбы конические на 100-150 мл (3 шт.), воронка, штатив с пробирками (7 шт.), мерный цилиндр, калька, фильтр бумажный, спиртовка, спички.

Порядок выполнения работы. Отвесить на куске кальки 5 г гороховой муки, перенести в колбу и залить 30 мл 10-процентного раствора $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Взбалтывать в течение 3 мин и дать отстояться. Через 30 мин профильтровать через складчатый бумажный фильтр, смоченный тем же раствором $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Первые мутные порции фильтрата слить обратно на фильтр. Полученный прозрачный раствор глобулина разлить по 2-3 мл в пробирки и проделать следующее:

1. Осаждение белка

1. К раствору белка прилить избыток воды. Появляется муть вследствие нерастворимости данного белка в воде. Прибавить раствор $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. Исчезает ли муть?

2. Нагреть раствор белка до кипения. Растворяется ли осадок после охлаждения?

3. Высаливание белка. Всыпать в пробирку с раствором белка сухую по-

варенную соль до появления мути, а затем прилить воды. Переходит ли осадок в раствор?

2. Цветные реакции на белок

1. Ксантопротеиновая реакция на присутствие в белке ароматических аминокислот (тирозина, фенилаланина, триптофана). Добавить к раствору белка крепкую HNO_3 и осторожно нагреть до кипения. Отметить окраску сгустка белка. После охлаждения осторожно добавлять по каплям (по стенке пробирки) раствор аммиака и отметить изменение окраски.

2. Биуретовая реакция на пептидную связь $-\text{CO}-\text{NH}-$. Прилить к раствору белка вдвое меньший объем 10-процентного раствора NaOH и 1-2 капли (не больше!) 1-процентного раствора CuSO_4 . В какой цвет окрашивается раствор?

3. Реакция на серу аминокислот цистеина и цистина. К раствору белка добавить вдвое больший объем 10-процентного раствора NaOH и осторожно кипятить 2-3 мин. Затем внести несколько капель раствора уксуснокислого свинца и продолжать нагревание до выпадения черного осадка. Написать уравнение реакции между Na_2S , образующимся при вытеснении серы из белка щелочью, и уксуснокислым свинцом.

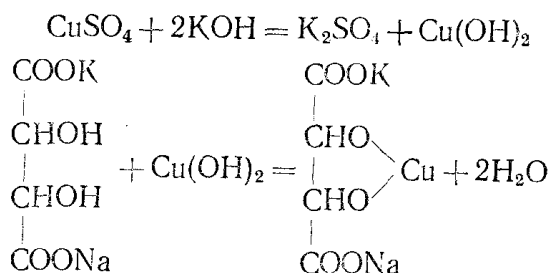
Описать реакции с соответствующими объяснениями.

Работа 30. Обнаружение запасных сахаров в растительном материале

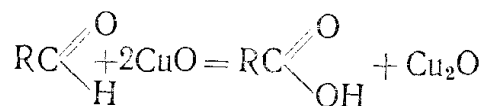
Общие сведения. Все моносахара, а также дисахариды типа мальтозы благодаря присутствию альдегидной или кетонной группы являются редуцирующими, то есть обладают восстанавливающими свойствами. Распространенная в растениях сахароза - нередуцирующее вещество, так как ее молекула состоит из остатков глюкозы и фруктозы, соединенных за счет альдегидной группы глюкозы и кетонной группы фруктозы.

Характерная реакция на редуцирующие сахара - реакция восстановления фелинговой жидкости. Эту жидкость готовят непосредственно перед употреблением путем смешивания равных объемов раствора медного купороса и рас-

творя щелочи с сегнетовой солью. Последнюю прибавляют для того, чтобы не дать образовавшемуся гидрату оксида меди (II) выпасть в осадок



Для обнаружения редуцирующих сахаров, то есть сахаров с альдегидной или кетонной группой, к исследуемому раствору прибавляют фелингову жидкость в разном объеме и доводят до кипения. При этом CuO восстанавливается с образованием кирпично-красного осадка Cu₂O



Для обнаружения сахарозы сначала необходимо подвергнуть ее гидролизу на глюкозу и фруктозу и лишь затем провести реакцию с жидкостью Фелинга. По количеству осадка Cu₂O можно судить о количестве редуцирующих веществ как содержащихся в исходном материале, так и образовавшихся в результате гидролиза сахарозы.

Объект исследования. Свежий или высушенный растительный материал (лук, морковь, сахарная свекла).

Реактивы и оборудование. Глюкоза, сахароза, фелинговая жидкость, 4-процентный раствор CuSO₄, 20-процентный HCl, Na₂CO₃ порошкообразный, скальпель, штатив с пробирками (15 шт.), водяная баня, спиртовка, пипетки на 2-3 мл, воронки, бумажные фильтры, спички.

Порядок выполнения работы. Перед тем как приступить к анализу растительного материала, следует приготовить фелингову жидкость и проделать следующие качественные реакции:

1) поместить в пробирку щепотку глюкозы, растворить в небольшом количестве воды, прилить равный объем фелинговой жидкости и нагреть до кипения;

2) растворить в воде щепотку сахарозы, добавить равный объем фелинговой жидкости и довести до кипения;

3) приготовить в пробирке раствор сахарозы, добавить 2-3 капли 20-процентной HCl и кипятить в течение 1 минуты; нейтрализовать кислоту содой (сыпать до прекращения выделения CO_2), прилить равный объем фелинговой жидкости и вновь довести до кипения.

Отметить, образуется ли в пробирках кирпично-красный осадок, и сделать выводы о причинах наблюдаемых явлений.

Анализ растительного материала. Нарезать на мелкие кусочки луковичу лука, корнеплоды моркови и сахарной свеклы. Поместить материал в отдельные пробирки (примерно по $\frac{1}{4}$ пробирки), залить небольшим количеством воды и нагревать не менее 5 мин в кипящей водяной бане. Полученную вытяжку профильтровать и перенести при помощи пипетки одинаковые порции фильтрата в две чистые пробирки. С одной порцией проделать реакцию на редуцирующие сахара, во второй пробирке провести гидролиз сахарозы соляной кислотой; после нейтрализации кислоты прилить фелингову жидкость в равном объеме и вновь нагреть до 100°C .

Полученные результаты записать в таблицу, оценивая количество Cu_2O по пятибалльной шкале.

Объект	Количество Cu_2O	
	без гидролиза	после гидролиза

Сделать выводы о присутствии в исследованном материале редуцирующих сахаров и сахарозы.

Работа 31. Кислотный гидролиз крахмала

Общие сведения. Крахмал представляет собой полисахарид (точнее, смесь двух близких полисахаридов - амилозы и амилопектина) с эмпирической формулой $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_x \cdot \text{H}_2\text{O}$. Молекула крахмала состоит из большого количества

остатков глюкоз, соединенных попарно в мальтозы. Крахмал нерастворим в холодной воде, а в горячей воде образует коллоидный раствор - крахмальный клейстер. При кипячении крахмального клейстера с минеральной кислотой крахмал гидролизуеться до глюкозы через ряд промежуточных продуктов с постепенно уменьшающейься молекулярной массой, называемых декстринами. Проследить за процессом гидролиза крахмала можно при помощи реакции с раствором йода, который окрашивает крахмал в синий цвет, амилодекстрин - в фиолетовый, эритродекстрин - в красный, ахродекстрин - в оранжевый, а с мальтодекстрином и мальтозой окрашивания уже не дает (остается желтым).

Объект исследования. Крахмал.

Реактивы и оборудование. 20-процентный HCl, раствор I в KI в капельнице, Na₂CO₃, фелингова жидкость, электроплитка, весы технические с разновесом, колба на 100-150 мл, мерный цилиндр, стаканчик химический, штатив с пробирками (7 шт.), градуированная пипетка на 2 мл, калька.

Порядок выполнения работы. Приготовить 0,1-процентный крахмальный клейстер. Для этого отвесить на технических весах 0,05 г крахмала, высыпать крахмал в стаканчик, добавить 10 мл воды и тщательно размешать. Налить в колбу 40 мл воды, нагреть до кипения, вылить в нее содержимое стаканчика, взболтать, дать раствору еще раз закипеть и снять с огня.

Поставить в штатив 6-7 пробирок. Отлить в первую пробирку 4-5 мл крахмального клейстера. Добавить в колбу 1,5 мл 20-процентной HCl и нагревать на электроплитке или газовой горелке. При появлении первых пузырьков (начало кипения) отлить из колбы 4-5 мл во вторую пробирку. Продолжать кипятить содержимое колбы, отливая из нее через каждые 5 мин по 4-5 мл в следующие пробирки. Дать пробам в пробирках охладиться, разбавить их водой и добавить по 5 капель раствора I в KI. Если окрашивание йода отсутствует, гидролиз можно считать оконченным. Прodelать с раствором, оставшимся в колбе, реакцию на редуцирующие сахара: налить 2-3 мл жидкости в чистую пробирку, нейтрализовать кислоту содой, прилить равный объем фелинговой жидкости и довести до кипения.

Результаты записать по форме.

Продолжительность гидролиза, мин	0	5	10	15	20	25
Окраска раствора						

Сделать вывод о причинах изменения окраски растворов и указать время, в течение которого произошел полный гидролиз крахмала.

Работа 32. Получение амилазы из солода и обнаружение ее действия

Общие сведения. Фермент амилаза, содержащийся в большом количестве в проросшем зерне, слюне и соке, выделяемом поджелудочной железой, катализирует расщепление (осахаривание) крахмала с образованием дисахарида - мальтозы.

В качестве промежуточного продукта при гидролизе крахмала образуются декстрины – полисахариды разного молекулярного веса.

Объект исследования. Солод.

Реактивы и оборудование. 2-процентный раствор крахмала, раствор йода в йодистом калии, жидкость Фелинга, ступка, чайная ложка, воронка, бумажные фильтры, пробирки в штативе, колбочки, термометр, песочные часы, гранулированная пипетка, пипетка на 1 мл, водяная баня.

Порядок выполнения работы. Половину чайной ложки солода растирают в ступке, приливают около 20 мл теплой воды, смесь взбалтывают и оставляют на 10 минут. Затем отфильтровывают через бумажный фильтр в коническую колбочку. Первые порции мутного фильтрата сливают обратно на фильтр. В фильтрат перейдет фермент амилаза, расщепляющий крахмал.

Очень чувствительной цветной реакцией на крахмал и продукты его гидролиза является йодная проба.

Для обнаружения действия амилазы берут слабый раствор йода, который готовят следующим образом: небольшое количество концентрированного раствора йода в йодистом калии приливают в колбочку и разбавляют дистиллиро-

Условия опыта	Окраска раствора йода в пробирках										Начало опыта	Окончание опыта	Время гидролиза, мин.
	Номер пробирки												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Комнатная температура													
Температура 55 ⁰ С													

Вывод.**Тренировочные тесты**

1. Процесс превращения веществ и энергии в живых системах, направленный на их сохранение и самовоспроизведение, протекающих в организме, называется ...

- 1) диссимиляцией
- 2) ассимиляцией
- 3) метаболизмом
- 4) катоболизмом

2. Закрепленные к движению внутри мембраны переносчики ионов называются ...

- 1) ионофорами
- 2) коферментами
- 3) ионными каналами
- 4) ионными насосами

3. Поглощение и превращение веществ, поступающих в организм для синтеза собственных соединений, называется ...

- 1) ассимиляцией
- 2) гидролизом
- 3) диссимиляцией
- 4) гликолизом

4. Свойство органеллы, клетки, органа, организма сохранять постоянной свою внутреннюю среду, называется ...

- 1) резистентностью
- 2) гомеостазом
- 3) устойчивостью
- 4) метаболизмом

5. Между ситовидными трубками и паренхимными клетками мезофилла находятся ...

- 1) лубяные волокна
- 2) проводящие пучки
- 3) передаточные клетки
- 4) замыкающие клетки

6. Флоэмный сок имеет _____ реакцию.

- 1) слабокислую
- 2) нейтральную
- 3) кислую
- 4) слабощелочную

7. Сопровождающие клетки ситовидных трубок выполняют ____ функцию.

- 1) секреторную
- 2) каталитическую
- 3) структурную
- 4) транспортную

8. У подсолнечника в формирующихся семянках листья и стебли являются основным поставщиком ...

- 1) серы
- 2) фосфора
- 3) азота
- 4) калия

9. Вещества, ускоряющие потерю воды созревающими растениями, называются ...

- 1) деструкторами
- 2) дефолиантами
- 3) дессикантами
- 4) дефлорантами

10. Виноградным сахаром называют ...

- 1) галактозу
- 2) фруктозу
- 3) сахарозу
- 4) глюкозу

11. Больше солнечного света у растений поглощают ...

- 1) верхние листья
- 2) соцветия
- 3) плоды
- 4) нижние листья

12. Важную роль в неспецифической устойчивости растений играют ...

- 1) алколоиды
- 2) фитонциды
- 3) фитоалексины
- 4) терпены

Коллоквиум по разделу «Обмен веществ»

- 1. Обмен веществ в растительном организме.
- 2. Связь анаболических и катаболических процессов.
- 3. Метаболиты и энергетические продукты, образуемые в процессе катаболизма.

4. Основные принципы осуществления биосинтетических реакций.
5. Функции транспортной системы растения, выполняющие перенос органических соединений.
6. Состав флоэмного сока и скорость его передвижения.
7. Перенос метаболитов от фотосинтетических клеток к сосудам флоэмы и от ситовидных трубок флоэмы к клеткам акцепторной зоны.
8. Вещества вторичного происхождения.
9. Важнейшие витамины и их роль в растении.
10. Конституционные и запасные вещества.
11. Метаболиты и антиметаболиты (ингибиторы).

Дополнительная литература

1. Курсанов, А.Л. Транспорт ассимилятов в растении / А.Л. Курсанов. – М.: Наука, 1976 – 646 с.
2. Люттге, У. Передвижение веществ в растениях / У. Люттге, Н. Хигинботам. – М.: Колос, 1984. – 408 с.
3. Павлов, А.Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы / А.Н. Павлов. – М.: Наука, 1976. – 280 с.

Раздел 8

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Урожайность сельскохозяйственных культур в природных условиях во многом определяется уровнем их устойчивости к действию абиотических и биотических стрессоров, адаптивным потенциалом. Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды с точки зрения агрономической науки оценивается по тому, на сколько изменяется продуктивность растений под влиянием этих условий по сравнению с продуктивностью их на оптимальном фоне. Оценка устойчивости растений к экстремальным факторам (холоду, морозу, за-

сухе, жаре, засоленности и др.) важна для селекционной и агрономической практики.

В последние годы особое внимание исследователей привлекает проблема оценки комплексной (к ряду стрессоров) устойчивости видов и сортов сельскохозяйственных культур. Изучению физиологических основ устойчивости растений к неблагоприятным факторам посвящены исследования многих отечественных и зарубежных ученых, до настоящего времени актуальны методические аспекты данной проблемы, совершенствование методов оценки устойчивости растений в лабораторных, вегетационных и полевых условиях. Наиболее надежные методы оценки устойчивости растений к экстремальным факторам - прямые полевые и вегетационные. Однако трудоемкость и большая продолжительность этих методов вынуждает исследователей применять разнообразные ускоренные лабораторные или лабораторно-полевые методы диагностики устойчивости растений.

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

В естественных условиях устойчивость зимующих растений складывается из **морозоустойчивости, устойчивости к выпреванию, вымоканию**, действию **ледяной корки** и **зимней засухи** (у древесных растений и к **солнечным ожогам**). Используют несколько способов диагностики состояния зимующих растений. Для озимых - это метод монолитов, ускоренный, водный, метод определения повреждения по окрашиванию тканей красителями, по состоянию конуса нарастания. К косвенным методам определения морозоустойчивости относят определение динамики углеводов, степени склерификации узла кущения, выхода электролитов, изменения электрической проводимости тканей, биопотенциалов, хемилюминесценции, поляризации, состояния конуса нарастания и др. Большинство перечисленных методов применимо и к диагностике холодостойкости растений. Устойчивость к вымоканию и выпреванию определяют

обычно при прямых и лабораторных анализах.

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

Физиологическая засухоустойчивость растений - способность переносить обезвоживание и действие высоких температур. Для диагностики засухоустойчивости предпочтительнее использовать прямые методы, непосредственно связанные с засухоустойчивостью. К ним относят определение засухоустойчивости в засушниках, эксикаторный метод определения способности растений выносить обезвоживание, определение водоудерживающей способности, метод коагуляции белков, содержание свободной и связанной воды, эластичности и вязкости протоплазмы, метод крахмальной пробы и др.

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

Многие свойства устойчивости растений эффективнее изучать в природных условиях.

Работа 33. Защитное действие сахара на цитоплазму при замораживании

Общие сведения. При замерзании растительных тканей в межклетниках образуются кристаллы льда, которые оттягивают воду от цитоплазмы. Если цитоплазма недостаточно морозоустойчива, то она, не выдержав обезвоживания, а также механического давления кристаллов льда, коагулирует. О степени повреждения цитоплазмы можно судить по ее способности удерживать клеточный сок. Устойчивость коллоидов цитоплазмы может быть повышена защитными

веществами, среди которых важная роль принадлежит растворимым сахарам.

Объект исследования. Корнеплод красной свеклы.

Реактивы и оборудование. 1,0 и 0,5 М растворы сахарозы, 8-процентный раствор NaCl в капельнице, снег или лед в кастрюле или в тазике, соль поваренная, лопатка для перемешивания снега, термометр до -25°C , скальпель, бритва, фарфоровая чашка, пробирки с резиновыми колечками (3 шт.), стакан, микроскоп, предметные и покровные стекла, кисточка, карандаш по стеклу, кусочки фильтровальной бумаги.

Порядок выполнения работы. Из очищенного корнеплода красной свеклы сделать 12-15 одинаковых по размеру не очень тонких срезов (толщина примерно 1 мм). Поместить срезы в фарфоровую чашку и тщательно промыть водой для удаления сока, вытекшего из поврежденных клеток. Перенести по 4-5 срезов в 3 пробирки, снабженные этикетками. В 1-10 пробирки налить на 1/4 воды, во 2-10 - столько же 0,5 М раствора сахарозы, в 3-10 - 1,0 М раствора сахарозы.

Приготовить охлаждающую смесь: к 3 частям снега или битого льда добавить 1 часть поваренной соли и тщательно перемешать (температура должна быть около -20°C). Погрузить все пробирки в охлаждающую смесь на 15- 20 мин, после чего поставить в стакан с водой комнатной температуры. После оттаивания отметить окраску жидкости в пробирках и окраску срезов. Проверить жизнеспособность клеток, подвергнув их плазмолизу в 8-процентном растворе NaCl.

Результаты записать в таблицу.

Вариант	Окраска наружного раствора	Окраска среза	Количество плазмолизированных клеток, %
Вода			
Сахароза 0,5 М			
Сахароза 1,0 М			

В выводах объяснить различия между вариантами, отметить значение сахара как защитного вещества.

Работа 34. Определение жаростойкости растений

(по Ф.Ф. Мацкову)

Общие сведения. Если подвергнуть лист действию высокой температуры, а затем погрузить в слабый раствор соляной кислоты, то поврежденные и мертвые клетки побуреют вследствие свободного проникновения в них кислоты, которая вызовет превращение хлорофилла в феофитин, тогда как неповрежденные клетки останутся зелеными. У растений с кислым клеточным соком феофитинизация может произойти и без обработки соляной кислотой, так как при нарушении полупроницаемости тонопласта органические кислоты проникают из клеточного сока в цитоплазму и вытесняют магний из молекулы хлорофилла.

Объект исследования. Свежие листья каких-либо растений.

Реактивы и оборудование. 0,2 н. HCl, водяная баня, термометр, пинцет, чашки Петри (5 шт.), стакан с водой, карандаш по стеклу.

Порядок выполнения работы. Нагреть водяную баню до 40⁰С, погрузить в нее по 5 листьев исследуемых растений и выдержать листья в воде в течение 30 мин, поддерживая температуру на уровне 40⁰С. Затем взять первую пробу: вынуть по одному листу каждого вида растений и поместить их в чашку Петри с холодной водой (на чашке необходимо сделать соответствующую надпись). Поднять температуру в водяной бане до 50⁰С и через 10 мин после этого извлечь из бани еще по одному листу и перенести их в новую чашку с холодной водой. Постепенно довести температуру до 80⁰С, беря пробы через каждые 10 мин при повышении температуры на 10⁰С.

Заменить воду в чашках 0,2 н. соляной кислотой и через 20 мин учесть степень повреждения листа по количеству появившихся бурых пятен. Результаты записать в таблицу, обозначив отсутствие побурения знаком «—», слабое побурение - «+», побурение более 50% площади листа – «++» сплошное побурение - «+++».

Объект	Степень повреждения листьев при t, °С				
	40	50	60	70	80

Сделать выводы о степени жаростойкости исследованных растений.

Работа 35. Определение солеустойчивости злаков по ростовым процессам

Общие сведения. В условиях избыточной засоленности почвы всхожесть семян и интенсивность роста растений часто снижаются. При определении солеустойчивости растений данным методом показатель устойчивости служит количество проросших семян в растворах соли по сравнению с дистиллированной водой.

Объект исследования. Семена растений различной солеустойчивости.

Реактивы и оборудование. Раствор формалина, растворы NaCl и NaHCO₃, различной концентрации, фильтровальная бумага, Чашки Петри, марлевые мешочки, термостат, шкаф для проращивания растений, линейки.

Порядок выполнения работы. Подбирают выполненные семена зерновых или овощных культур одной репродукции. Семена каждого вида и сорта помещают в марлевые мешочки с этикетками внутри и обрабатывают раствором формалина (1 мл на 300 мл воды) в течение 5 мин. Затем слегка просушивают и раскладывают в чашки Петри. Чашки Петри с фильтровальной бумагой предварительно прогревают в термостате при температуре 150°С.

В чашки Петри наливают по 10 мл 0,4; 0,6; 0,8; 1,0 и 1,5-процентного NaCl (с осмотическим давлением 290, 440, 570, 700 и 1070 кПа) и (0,4; 0,6; 0,8 и 1-процентного NaHCO₃ (240, 340, 440 и 580 кПа), а для контроля 10 мл дистиллированной воды. Предлагаемые варианты позволяют оценить токсическое и осмотическое действие разных солей, а также видовые и сортовые отличия сельскохозяйственных культур. Для каждого образца берут по две чашки. На дно шкафа для проращивания семян ставят кювету с водой. По окончании проращивания (6-7 сут) по каждому варианту определяют число проросших семян (среднее из двух повторностей) и среднюю длину корней. Число семян, проросших в дистиллированной воде, принимают за 100% , а проросших в растворах солей вычисляют в процентах от контроля. Результаты записывают в таблицу по приведенной форме. Менее солеустойчивые растения характеризуются более резкими изменениями в прорастании семян при увеличении засоленности

субстрата.

Вариант опыта	Число проросших семян	Длина корней, см	Длина надземной части, см	Вывод

Тренировочные тесты

1. Способность растений приспосабливаться к конкретным условиям существования называется ...

- 1) стабилизацией
- 2) акклиматизацией
- 3) рефлексом
- 4) адаптацией

2. Эксерофиты – это растения, которые ...

- 1) неспособны переносить обезвоживание и перегрев
- 2) не имеют приспособлений, ограничивающих расход воды
- 3) не регулируют своего водного режима
- 4) хорошо переносят засуху

3. При обезвоживании у растений, не приспособленных к засухе, значительно усиливается такой процесс, как ...

- 1) гликолиз
- 2) обмен веществ
- 3) фотосинтез
- 4) дыхание

4. Первым звеном повреждения растений высокой температурой является ...

- 1) гидролиз белков
- 2) гидролиз крахмала
- 3) окисление глюкозы
- 4) денатурация белков

5. Дефицит влаги у мезофитов вызывает изменение ...

- 1) соотношения гормонов
- 2) синтеза АТФ
- 3) транспорта электронов
- 4) синтеза белков

6. При длительном действии пониженных температур увеличивается продолжительность ...

- 1) амитоза
- 2) апоптоза
- 3) мейоза
- 4) митоза

7. Во время первой фазы закаливания в тканях накапливается ...

- 1) сахароза
- 2) крахмал
- 3) гликоген
- 4) глюкоза

8. Низкие температуры вызывают у теплолюбивых растений уменьшение интенсивности ...

- 1) водообмена
- 2) фотосинтеза
- 3) дыхания
- 4) транспирации

9. Преобладающим катионом на засоленных почвах является ...

- 1) натрий
- 2) калий
- 3) сера
- 4) азот

10. Полевые культуры менее чувствительны к действию УФ-радиации, чем тепличные, поскольку они ...

- 1) формируют более развитую кутикулу
- 2) содержат меньше хлорофилла в листьях
- 3) растут с меньшей скоростью
- 4) имеют менее развитую корневую систему

11. Важную роль в выживании растений, подвергающихся действию УФ-радиации, играют ...

- 1) полиамиды
- 2) антоцианы
- 3) ферменты
- 4) фитонциды

12. Главной причиной повреждения растений при засолении является ...

- 1) осмотический стресс
- 2) дегидротация
- 3) аноксия
- 4) гипоксия

Коллоквиум по разделу «Устойчивость растений к неблагоприятным условиям окружающей среды»

1. Физиология стресса.
2. Фазы стрессовой реакции растений.
3. Механизм адаптации растений на клеточном, организационном и популяционном уровнях.
4. Засухоустойчивость и устойчивость к перегреву.
5. Устойчивость растений к низким температурам.
6. Холодоустойчивость, морозоустойчивость.
7. Приспособление растений к перенесению низких температур.
8. Реакция растений на засоление почвы, устойчивость к полеганию.
9. Солеустойчивость. Группы галофитов.
10. Способы защиты от избыточной концентрации солей.
11. Устойчивость к избытку кислорода, газоустойчивость, радиоустойчивость.
12. Устойчивость растений к инфекционным болезням и механизм защиты от патогенов (механические, фитонциды, фитоалексины, реакция сверхчувствительности).

Дополнительная литература

1. Климашевский, Э.Л. Устойчивость растений к кислотности среды и химическая мелиорация почв // Доклады ВАСХНИЛ, 1982. С. 2.
2. Удовенко Г.В. Механизм адаптации растений к стрессам / Физиология и биохимия культурных растений. - Т. 11. - К, 1979. - С. 99.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гунар, И.И. Практикум по физиологии растений / И.И. Гунар. – М.: Колос, 1972. – 168 с.
2. Викторов, Д.П. Малый практикум по физиологии растений / Д.П. Викторов. – М.: Высшая школа, 1983. – 135 с.
3. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Т.В. Карнаухов, Л.А. Паничкин [и др.] – М.: Агропромиздат, 1990. – 271 с.
4. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Л.А. Паничкин, М.Н. Кондратьева [и др.] – М.: КолосС, 2003. – 288 с.
5. Физиология растений: Рабочая тетрадь / Н.В. Пильщикова, О.Ф. Панфилова. М.: Изд-во РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева, 2010. - 98 с.
6. Панкратова, Е.М. Практикум по физиологии растений с основами биологической химии / Е.М. Панкратова. – М.: КолосС, 2011. – 175 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О СТАНОВЛЕНИИ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ОБ УЧЕНЫХ - ФИЗИОЛОГАХ

Физиология растений первоначально развивалась как составная часть ботаники. Начало экспериментальной физиологии растений было положено опытами голландского естествоиспытателя Яна Ван Гельмонта. В 1629 г. он провел первый физиологический эксперимент, изучая питание растений. В глиняный сосуд поместил почву весом 91 кг и посадил в него ветку ивы, вес которой составлял 2,25 кг и регулярно поливал ее дождевой водой. Через 5 лет отдельно взвесил почву и ветку. Оказалось, что ива весила 77 кг, а вес почвы уменьшился всего на 56,6 г. На основании данного опыта Гельмонт сделал вывод о том, что масса растения состоит из воды. Так возникла водная теория питания.

Этапы дальнейшего развития физиологии растений были связаны с открытием фотосинтеза. В 1771 г. Джозеф Пристли обнаружил, что растения мяты, помещенные в сосуд, исправляют в нем воздух, испорченный горением свечи.

Швейцарский ботаник Жан Сенебье в 1800 г. опубликовал трактат «Физиология растений», в котором впервые определил предмет и задачи физиологии растений как самостоятельной науки и дал название этой науке.

Также основные этапы развития физиологии растений связаны с изучением ростовых движений - тропизмов (Ч. Дарвин), разработкой теории минерального питания (Ю. Либих, Ж.Н Буссенго).

В конце XIX - начале XX вв. началось интенсивное изучение механизмов дыхания растений (В.И. Палладин, А.Н. Бах).

Основателями отечественной физиологии растений являются Андрей Сергеевич Фаминцын и Климент Аркадьевич Тимирязев. Исследования А.С Фаминцына посвящены обмену веществ и энергии у растений. Он является автором первого отечественного учебника по физиологии растений (1887 г.). Основные исследования К.А. Тимирязева по физиологии растений посвящены процессу фотосинтеза.

В 1934 г. в системе Академии наук СССР был создан Институт физиологии растений, которому в 1936 г. присвоено имя К.А. Тимирязева. Это учреждение сыграло большую роль в развитии отечественной физиологии растений. С ним связаны имена таких известных ученых, как Анатолий Александрович Ничипорович - основные труды по физиологии фотосинтеза, теории фотосинтетической продуктивности растений и ее применение в сельском хозяйстве; Михаил Христофорович Чайлахян - автор гормональной теории развития растений (1937 г.); Раиса Георгиевна Бутенко - основные труды по физиологии и морфогенезу в культуре изолированных клеток и тканей растений.

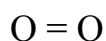
Основоположник советской школы агрохимии Дмитрий Николаевич Прянишников в 1916 г. разработал теорию азотного питания растений. Дальнейшее развитие учения о минеральном питании получило в работах Дмитрия Анатольевича Сабина. Ян Вальдемарович Пейве изучал роль микроэлементов в питании растений и в фиксации азота клубеньковыми бактериями, в 1964 г. был награжден Ленинской премией.

Таким образом, физиология растений имеет большую историю и выдающиеся научные достижения.

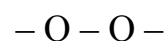


Бах Алексей Николаевич (1857-1946) - создатель перекисной теории биологического окисления. Он исходил из представления, что молекулярный кислород способен выступать как окислитель лишь в том случае, если с помощью энергии, привлеченной со стороны, будут разорваны и освобождены связи, удерживающие атомы в его молекуле. Для этой цели может быть использована тепловая, электрическая и другие виды энергии. По Баху, непосредственно подвергаться медленному окислению могут только соединения ненасыщенные, обладающие запасом легко используемой энергии. Вступая во взаимодействие с кислородом воздуха, такие соединения способствуют разрыву одной связи между атомами в молекуле кислорода. Химически эта реакция может быть выражена следующим обра-

ЗОМ:

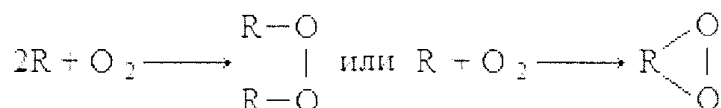


молекулярный кислород

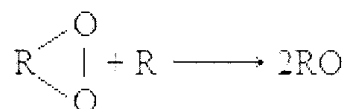


активированный кислород

Активированный кислород, соединяясь с окисляемым веществом, образует перекись по схеме



За счет возникшей перекиси может идти окисление другой частицы R по следующей схеме:



Таким образом, активирование кислорода при дыхании осуществляется, согласно Баху, посредством «первичного, прямого» образования перекисей в результате присоединения (внедрения) к молекуле окисляемого вещества.

Другой путь окисления органического вещества состоит, по теории Баха, в окислении водорода, предварительно активированного и отнятого от субстрата.



Буссенго Жан Батист (1802-1887). Внес большой вклад в разработку минеральной теории питания растений. Ж.Б. Буссенго, как представитель экспериментального направления в физиологии растений, первый широко использовал в своих исследованиях по питанию метод выращивания растений в вегетационных сосудах. Точные эксперименты позволили Буссенго опровергнуть представления Ю. Либиха об азотном питании растений. Он первый отметил специфические особенности бобовых растений, как азотособирателей. Вегетационный метод позволил установить важные факты, касающиеся особенностей

поступления в растения элементов минерального питания. Было показано, что далеко не все отчуждаемые с урожаем минеральные элементы необходимо возвращать в почву для того, чтобы предотвратить снижение ее плодородия. Сюда относится, например, кремнекислота, на долю которой у злаков приходится едва ли не половина всей золы, но в которой растения недостатка не ощущают.



Заленский Вячеслав Рафаилович (1875-1923). Внес большой вклад в природу засухоустойчивости растений. В результате обширных сравнительно-анатомических исследований В.Р. Заленский установил важнейшие факты биологической приспособленности растительных организмов к условиям природной обстановки. Эта приспособленность выражена в закономерных изменениях анатомического строения листьев при переходе от нижних листьев к более верхним, в зависимости от яруса - места их расположения на стебле растения. При переходе от нижних листьев к верхним уменьшаются размеры устьиц на листьях и размеры самих клеток листа, гуще становится сеть жилок, возрастает число устьиц и волосков на единицу поверхности, сильнее развита палисадная ткань, слабее губчатая.

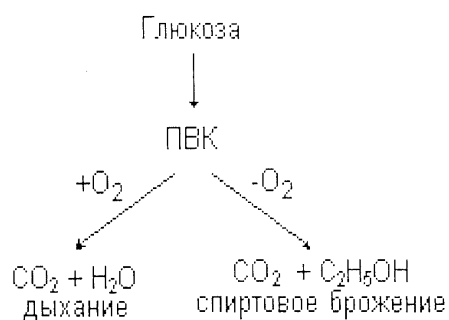
Выявленные В.Р. Заленским черты, отличающие листья верхних ярусов, свойственны ксерофитам, то есть растениям солнечных, засушливых местообитаний. В соответствии с этим структуру листьев верхних ярусов Заленский определил как ксероморфную.



Костычев Сергей Павлович (1877-1931) - российский биохимик, физиолог растений и микробиолог, академик АН СССР (1925; академик РАН с 1923). Автор трудов по дыханию растений, физиологии и биохимии микроорганизмов (биологическим

основам микробиологической промышленности).

Экспериментально обосновал и развил теорию о генетической связи дыхания и брожения. В основе теории Костычева лежат представления, согласно которым две физиологические функции - дыхание и брожение - отнюдь не разделены, а непосредственно связаны друг с другом. Начальная фаза превращения сахара - анаэробный распад молекулы дыхательного субстрата - является общей и для дыхания, и для брожения. Через целую цепь последовательных превращений этот распад приводит к образованию промежуточных продуктов, опять-таки общих как для дыхания, так и для брожения. Пути этих двух процессов расходятся позднее, когда распад сахара достигает определенного этапа. Таким образом, устанавливается определенная связь между дыханием и брожением через пировиноградную кислоту (ПВК)



Курсанов Андрей Львович (1902-1999) - российский физиолог растений, академик АН СССР с 1953 г., академик Российской академии сельскохозяйственных наук (1985), академик РАН (1991), директор Института физиологии растений с 1952 по 1988 гг., Герой Социалистического Труда (1969). Основные труды по проблемам ассимиляции углекислоты, химизму и обмену дубильных веществ, энзимологии растительной клетки. Разработал учение о передвижении и запасании органических веществ в растении. Он развивал очень важное направление, изучающее растительный организм как целостную систему, взаимосвязи физиологических процессов в растении, их био-



химические механизмы. Золотая медаль им. Ломоносова АН СССР (1984).

Любименко Владимир Николаевич (1873-1937) - российский физиолог растений, член-корреспондент АН СССР (1925), член-корреспондент РАН (с 1922), академик АН Украины (1929). Основные труды по фотосинтезу. Выдвинул гипотезу эволюции питания растений от хемосинтеза к фотосинтезу. Исследовал генетические связи между пластидами.

Он изучал роль света в жизни растения, растительные пигменты и воздушное питание растительного организма. Для этих исследований характерна их экологическая направленность. В.Н. Любименко сконструировал три модели спектроколориметра, которые позволяли удобно определять минимальные количества пигментов хлорофилла или сопровождающих его желтых пигментов. Выясняя минимальную напряженность света, при которой начинается разложение углекислоты у светолюбивых и теневыносливых растений, В.Н. Любименко впервые доказал существование светового порога для начала фотосинтеза – необходимость некоторой минимальной напряженности света. Оказалось, что чувствительность хлорофиллоносного аппарата у растений различна: у теневыносливых растений хлорофиллоносный аппарат значительно чувствительнее к свету, чем у светолюбивых. Светолюбивые оказались значительно беднее хлорофиллом по сравнению с теневыносливыми растениями.

Большое уплотнение растительного покрова в теплых странах Любименко объяснял преобладанием теневыносливых растений, содержащих большое количество зеленого пигмента. Количество хлорофилла в листьях растений он рассматривал как приспособительный признак к разным условиям освещенности.



Максимов Николай Александрович (1880-1952) - российский ботаник, один из основоположников экологической физиологии растений, академик АН СССР (1946). Основные труды по физиологическим основам засухо- и морозоустойчивости растений. Премия имени В.И. Ленина (1930).

Работы Н.А. Максимова послужили фундаментом для понимания морозостойкости и засухоустойчивости растений. Изучив явления морозостойкости у высших растений, Н.А. Максимов установил, что причиной повреждения и гибели растений при низких температурах является образование и накопление кристаллов льда в межклетниках, которые обезвоживают и механически повреждают цитоплазму, приводя к коагуляции коллоидов. После оттаивания протоплазма оказывается уже мертвой и утрачивает непроницаемость. Он сформулировал теорию «химической защиты растений от вымерзания». Выносливость растений к холоду увеличивается при повышении содержания растворимых осмотически активных веществ в клеточном соке, понижающих температуру замерзания. Повышение выносливости к низким температурам достигается и общим уменьшением количества свободной, способной к замерзанию воды, обезвоживанием тканей.

В основе засухоустойчивости ксерофитных растений, по мнению Н.А. Максимова, лежат биохимические приспособления, выражающиеся в приспособленности протоплазмы этих растений выдерживать без вреда для себя длительный недостаток воды. При возвращении же благоприятных условий (дождей) ксерофиты быстро возвращаются к нормальной жизнедеятельности. Таким образом, было установлено, что ксерофиты - это не сухолюбивые, а лишь засухоустойчивые растения, развивающиеся при достаточном количестве влаги лучше, чем при засухе.

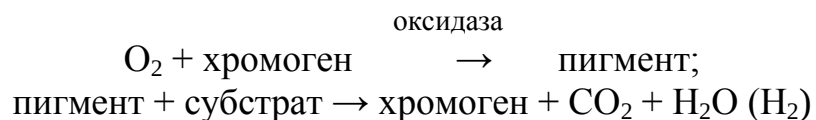
Также известны работы Н.А. Максимова в области светокультуры растений. С именем Н.А. Максимова связано начало исследований по физиологии ростовых веществ и практическому применению стимуляторов роста в различных областях растениеводства.



Мокроносков Адольф Трофимович (1928-2001) - российский биолог, физиолог растений, академик РАН (1991; академик АН СССР с 1987 г.). Директор Института физиологии растений с 1988 по 1997 гг. Основные работы по биохимии, физиологии и продуктивности фотосинтеза. Специалист в области эволюции и экологии фотосинтеза. Он занимался проблемами функционирования и регуляции донорно-акцепторных систем, составляющих основу продукционного процесса у растений.



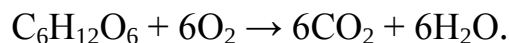
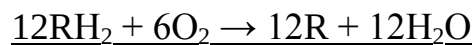
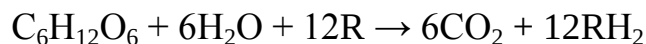
Палладин Владимир Иванович (1859-1922). Разработал теорию дыхания, согласно которой в растительной ткани существуют специфические посредники дыхания, так называемые дыхательные хромогены. Окисляясь, последние превращаются в пигменты, способные к обратному восстановлению за счет водорода субстрата. По схеме



Позднее Палладин пришел к заключению, что хромоген активирует не кислород воздуха при помощи оксидаз, а водород дыхательного субстрата при помощи дегидраз.

Основное содержание теории дыхания Палладина было выражено им

следующим уравнением, где символом R обозначен дыхательный пигмент, а символом RH_2 - дыхательный хромоген, то есть восстановленный пигмент



Таким образом, дыхательные хромогены выполняют в живой клетке роль акцепторов кислорода, тогда как дыхательные пигменты - акцепторов водорода. Важное место в концепции Палладина занимает положение о том, что обязательным участником дыхания живой клетки является вода, которая выполняет роль донора водорода для восстановления пигмента в хромоген. В этом же процессе восстановления пигмента участвует и водород окисляемого субстрата. Таким образом, первый этап дыхания протекает, по Палладину, без участия свободного (молекулярного) кислорода. Свободный кислород используется для регенерации акцепторов водорода.



Прянишников Дмитрий Николаевич

(1865-1948) - российский ученый, основатель агрохимической школы, академик АН СССР (1929), академик ВАСХНИЛ (1935), Герой Социалистического Труда (1945). Разработал теорию азотного питания (1916), научные основы фосфоритования почв. Труды по известкованию кислых почв, гипсованию солонцов, применению органических удобрений. Руководство «Агрохимия» (1940). Премия им. В.И. Ленина (1926), Государственная премия СССР (1941).

Внес большой вклад в изучение азота и его круговорота в растении. Он отмечал, что аммиак является альфой и омегой обмена азотистых веществ в растении. Прянишников придавал азоту и аммиаку большую роль в жизни растений как основным источником азота для высших растений. С аммиака начинается в растениях синтез азотистых органических соединений и аммиа-

ком заканчивается распад этих же веществ. Он экспериментально показал, что аспарагин не может быть непосредственным продуктом превращения белка или содержащихся в нем аминокислот. Аспарагин, так же как и мочевины, не может регенерировать в белок, но в то же время мочевина как отброс выводится из организма животного, аспарагин накапливается в клеточном соке этиолированных растений. Однако под влиянием света картина может изменяться и аналогия с животным пропадет: начнут преобладать процессы синтеза, и аспарагин вновь используется растением. Прянишников в своих работах большое влияние уделял также азоту «биологическому», то есть азоту, фиксированному микроорганизмами из воздуха.



Сабинин Дмитрий Анатольевич (1889-1951) - российский ботаник, основатель отечественной научной школы физиологов растений, профессор. Исследовал роль корневой системы в водном и минеральном питании; установил влияние круговорота элементов минерального питания на рост и формирование растений.

Предложил схему условий одностороннего тока воды через живые клетки. Согласно Д.А. Сабинину, поддержание одностороннего тока воды обеспечивается не только различиями в проницаемости отдельных участков цитоплазмы одной и той же клетки, но и различиями в обмене веществ.

Д.А. Сабинин внес большой вклад в разработку вопроса о зависимости поглощения минеральных веществ от окислительно-восстановительной активности ткани растения. Показал, что поглощение солей подавляется с помощью различных дыхательных ядов (цианиды, азиды и др.). В свою очередь поглощенные клетками минеральные соли оказывают существенное влияние на ее дыхание. Начальным этапом поглощения, по Д.А. Сабинину, следует считать адсорбцию минеральных элементов поверхностью корней, причем

адсорбция носит обменный характер.

Сакс Юлиус (1832-1897) - немецкий ботаник. Основные работы по изучению процессов фотосинтеза, формообразования, роста и движений растений, один из основоположников экспериментальной физиологии растений. Автор классической «Истории ботаники от 16- го столетия до 1860 г» (1875).

Внес большой вклад в область изучения фотосинтеза. Было показано, что в некоторых случаях хлорофилл образуется и в отсутствие света. Способность образовывать хлорофилл в темноте характерна для растений, стоящих на нижней ступени эволюционного процесса. Так, при благоприятных условиях питания некоторые бактерии могут синтезировать в темноте бактериохлорофилл. Почти у всех видов хвойных при прорастании семян в темноте семядоли зеленеют. Более развита эта способность у теневыносливых пород хвойных деревьев.

Ю. Сакс изучал также кинетику ростовых процессов. Им были установлены определенные закономерности. В начальный период темпы роста, как правило, низкие. Затем рост усиливается и идет с большой скоростью (период большого роста), а затем снова замедляется. В результате рост (увеличение размера) клетки, органа или организма в целом может быть изображен в виде S-образной кривой (рис. 20). Эта закономерность имеет общебиологическое значение и справедлива по отношению к росту всех живых организмов, включая и человека.

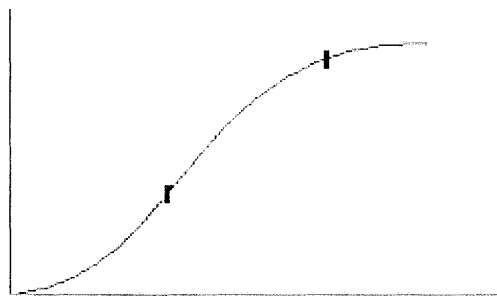


Рис. 20. S-образная кривая роста



Сенебье Жан (1742 – 1809), швейцарский физиолог растений и ботаник. Основные научные работы посвящены физиологии растений. Открыл явление воздушного питания растений (фотосинтеза). Экспериментально доказал (1782), что углерод в растениях образуется из углекислого газа, который под влиянием света разлагается в зеленых органах растений с выделением кислорода. Изучал с помощью сконструированного им прибора (колокол Сенебье) влияние света различных областей спектра на фотосинтез. Исследовал процессы роста и питания растений. Положил начало изучению транспирации, ее зависимости от интенсивности света, времени года, площади листовой поверхности и состава питательных растворов. Предложил (1791) термин «физиология растений». Его труд «Физиология растений» (т. 1 - 5, 1782 - 1800) имел большое значение для дальнейшего развития ботанической науки. Автор работ по метеорологии, физике и химии.



Тимирязев Климент Аркадьевич (1843-1920) - российский естествоиспытатель, один из основоположников русской научной школы физиологов растений, член-корреспондент РАН (1917; член корреспондент Петербургской АН с 1890). Профессор Петровской земледельческой и лесной академии (с 1871) и Московского университета (1878-1911), ушел в отставку в знак протеста против притеснений студенчества. Депутат Моссовета (1920). Раскрыл закономерности фотосинтеза как процесса использования света для образования органических веществ в растении. Труды по методам исследования физиологии

растений, биологическим основам агрономии, истории науки. Один из влиятельных пропагандистов дарвинизма и материализма в России.

Внес большой вклад в развитие представлений о природе фотосинтеза. Он указывал 1) на существование двух, связанных обратимыми переходами форм хлорофилла - окисленный и восстановленный; 2) на непосредственное участие хлорофилла в процессе фотосинтеза; 3) на непосредственное участие хлорофилла в процессах фотосинтеза воды. К.А. Тимирязевым впервые была подчеркнута идея о циклическом характере фотосинтеза. Им установлена тесная связь между интенсивностью фотосинтеза и распределением энергии в отдельных участках солнечного спектра. Максимум поглощения света хлорофиллом совпадает с максимумом ассимиляции CO_2 и оба эти максимума приходятся на красную часть спектра. Высокую интенсивность фотосинтеза в красной части спектра Тимирязев объяснял тем, что на ее долю приходится основная часть интегральной энергии, которую несут лучи видимой части спектра. К.А. Тимирязев экспериментально доказал приложимость закона сохранения энергии для процесса фотосинтеза, показал космическую роль зеленого растения.

Основные его труды: «Жизнь растения» (1878), «Столетние итоги физиологии растений» (1901), «Успехи ботаники в 20 веке» (1917), «Солнце, жизнь и хлорофилл» (1920) и др.



Фаминцын Андрей Сергеевич (1835 – 1918), русский ботаник и общественный деятель, академик Петербургской АН (1884). Окончил Петербургский университет (1857). Ученик А.С.Ценковского. Преподаватель (с 1861) там же, профессор (1867-89). Основатель (1890) и директор лаборатории анатомии и физиологии растений АН (ныне институт физиологии растений им.

К.А.Тимирязева АН СССР). Основоположник петербургской школы логов растений (И.П.Бородин, А.Ф.Баталин, Д.И.Ивановский и др.); автор первого отечественного учебника по физиологии растений (1887). Основные труды - по фотосинтезу и обмену веществ в растениях. Доказал, что лация CO_2 и образование крахмала могут происходить при искусственном освещении. Вместе с О. В. Баранецким (1867) впервые выделил из лишайников зелёные клетки водорослей. Открыл симбиоз водорослей с радиоляриями. Развивал теорию симбиогенеза.



Цвет Михаил Семенович (1872- 1919) - русский физиолог и биохимик растений. Исследования М.С.Цвета были посвящены изучению процесса фотосинтеза, пигментов растительной клетки, в первую очередь хлорофилла. Для выделения пигментов из растительной ткани в неизменном виде он считал более рациональными не химические, а физические методы. Открытый им новый метод выделения пигментов из клетки был назван хроматографическим. Этот метод основывается на адсорбции пигментов нерастворимыми нейтральными порошками. М.С. Цвет нашел, что наиболее удобными для разделения пигментов хлорофилльной вытяжки являются углекислый кальций, тростниковый сахар и инулин. Растирая свежие листья в петролейном эфире с прибавкой небольшого количества спирта или в бензоле, или в сероуглероде, М.С. Цвет получал вытяжку пигментов. Взбалтыванием вытяжки с дистиллированной водой он удалял спирт, после чего отфильтровывал вытяжку через трубку, заполненную порошкообразным адсорбентом. Адсорбируясь в различной степени, пигменты располагаются в трубке в виде различно окрашенных слоев. В типичной хроматограмме М.С. Цвет наблюдал следующие слои: бесцветный, желтый, желто-зеленый, зелено-синий, три слоя желтых и последний - стально-серый. Адсорбционный метод разделения пигментов М.С. Цвета

та совершил переворот в изучении химии хлорофилла, позволил быстро нуться вперед исследованиям фотосинтеза. Адсорбционным методом пользуются биохимики для выделения и очистки витаминов, гормонов, энзимов.



Чайлахян Михаил Христофорович (1902 -), советский физиолог растений, академик АН СССР (1968), академик АН Армянской ССР (1971), заслуженный деятель науки Армянской ССР (1967). Окончил Ереванский университет (1926). С 1935 заведующий лабораторией роста и развития в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР. В 1941 – 1948 заведующий кафедрой физиологии и анатомии растений Ереванского университета (с 1943 профессор); одновременно в 1941-1946 заведующий кафедрой физиологии растений и микробиологии Армянского сельскохозяйственного института. Основные труды по изучению роста и развития растений, закономерностям их онтогенеза, по фотопериодической и температурной регуляции цветения. Основоположник гормональной теории развития растений. Разработал методы применения фитогормонов для регуляции роста и цветения растений, в том числе стимуляторов роста — гиббереллинов для повышения урожайности сельскохозяйственных культур, и тормозителей роста — ретардантов для предупреждения полегания зерновых хлебов. Иностраннный член германской Академии естествоиспытателей «Леопольдина» (1969).

КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Абсцизовая кислота (АБК) - природный гормональный ингибитор роста терпеноидной природы. Синтезируется из мевалоновой кислоты. Основными органами ее синтеза являются стареющие листья. Она накапливается в хлоропластах, хотя синтезируется в цитозоле. Название АБК получила в связи с ее способностью вызывать опадание черешков, листьев, завязей и плодов (abscission). Под действием АБК задерживается прорастание семян, распускание почек. АБК вызывает закрытие устьиц, ее количество резко возрастает при водном дефиците.

Автотроф - организм, способный к самостоятельному синтезу органических соединений своего тела за счет CO_2 , воды и энергии света (фотосинтеза) или химических превращений (хемосинтеза). К автотрофам относятся все зеленые растения и хемотрофные бактерии.

Агрофитоценоз - искусственное растительное сообщество, создаваемое на основе агротехнических мероприятий и постоянно поддерживаемое человеком. Примером могут служить посевы и посадки зерновых, овощных, плодовых и технических культур.

Адаптация - совокупность приспособительных реакций растений, поддерживающих их устойчивость к факторам внешней среды на всем протяжении онтогенеза, обуславливающих возможность существования отдельных индивидуумов и сохранения вида в определенных экологических условиях.

Аденозинтрифосфат (АТФ) - аденозинтрифосфорная кислота, универсальный переносчик и основной аккумулятор химической энергии в клетке.

Акклиматизация - приспособление роста, развития и всей жизнедеятельности растения к изменившимся условиям окружающей среды при выращивании растений в непривычных климатических условиях.

Аллелопатия - взаимное влияние растений различных видов, а также высших растений и микроорганизмов, осуществляющееся через выделяемые

продукты метаболизма. Аллелопатия играет важную роль во взаимодействии растений в биоценозах.

Альбинизм - отсутствие нормальной пигментации на всем растении или на его отдельных участках, что приводит к пестролистости. Пестролистость ценится в декоративном садоводстве. Наследственный признак, зависящий от наличия рецессивного гена, блокирующего в гомозиготном состоянии синтез хлорофилла.

Анабиоз у растений - приспособительная реакция, служащая для перенесения неблагоприятных внешних условий (обезвоживание, понижение температуры и др.), при которой жизненные процессы почти полностью затухают. Примером анабиоза является скрытая жизнь семян, которые у ряда видов растений в сухом состоянии сохраняют всхожесть в течение многих лет.

Анаболизм - ассимиляция, совокупность химических процессов, направленных на образование и обновление структурных частей клеток и тканей. Необходимая для биосинтезов энергия, главным образом в форме АТФ, поставляется катаболическими реакциями биологического окисления.

Апопласт - совокупность клеточных стенок и межклетников растения.

Архитектоника растений - пространственное расположение листьев на растении. Имеет большое значение для эффективного улавливания как прямого, так и рассеянного света, падающего под различными углами.

Ассимиляты - первичные органические вещества, образующиеся в процессе фотосинтетической фиксации и восстановления диоксида углерода в растении.

Ассимиляционное число - отношение между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла в листе в $\frac{\text{мг углекислоты, поглощенной листом}}{\text{час} \times \text{мг хлорофилла}}$

Характеризует эффективность использования хлорофилла у растений; у большинства растений ассимиляционное число равно 4-8, у теневых растений с

небольшим содержанием хлорофилла – 20-70, а у этиолированных – выше 100.

Аттрагирующая способность - притягивание ассимилятов и других метаболитов со стороны потребляющих тканей и органов, связанное с мобилизационными взаимоотношениями между отдельными частями растения.

Ауксины - это β -индолилуксусная кислота (ИУК), являющаяся производным индола (C_8H_7N). Она синтезируется в растении из аминокислоты триптофана. Активируют рост отрезков coleoptилей, стеблей, вызывающих тропические изгибы, а также стимулируют образование черенков растений.

Афилльные растения - безлистные формы, у которых в фотосинтезе основную роль играют зеленые стебли, усики, створки бобов. Примером могут служить кактусы, молочайные, афилльные формы гороха.

Биологические часы - совокупность внутренних процессов, обеспечивающих у растений биологическое измерение времени. Центральную роль в биологическом хронометрировании отводят внутренней суточной ритмичности процессов жизнедеятельности (эндогенные циркадные ритмы) в сочетании с ритмами колебаний внешних факторов.

Брожение - бескислородный распад органических веществ. В корнях растений аэрируемых почвах в результате переувлажнения или уплотнения происходит спиртовое окисление органических веществ при участии кислорода с аккумуляцией энергии в макроэргических связях АТФ.

Внеустыичное регулирование транспирации - уменьшение испарения воды с поверхности клеток в межклетники за счет возрастания водоудерживающей способности протоплазмы и клеточных стенок. Эффективный способ снижения потери воды без ущерба для поступления CO_2 и продуктивности растений.

Водный баланс растения - соотношение между поглощением и испарением воды. Для бездефицитного водного баланса расходование воды листьями должно компенсироваться ее поглощением через корни.

Газообмен дыхательный (внешнее дыхание) - поглощение кислорода и

выделение диоксида углерода растением.

Гетеротрофный период питания - питание проростка за счет запасов семени до перехода его к процессу фотосинтеза.

Гетеротрофы - организмы, питающиеся готовыми органическими веществами.

Гиббереллины - фитогормоны, преимущественно производные флюоренового ряда - гибберелловая кислота и другие гиббереллины, индуцирующие или активирующие рост стеблей растений, вызывающие прорастание семян и образование партенокарпических плодов, нарушающие период покоя у многих растений, а также индуцирующие цветение растений длиннопдневных видов.

Гидатоды - водяные устья, комплекс клеток в листе, обеспечивающих выделение из растений капельножидкой воды и солей (гуттацию). Выделение воды может идти пассивно через гидатоды благодаря корневому давлению, или активно, при помощи эпитемы. Расположены гидатоды чаще всего на краях листьев, на зубчиках. Функцию гидатод могут выполнять железистые специальные волоски (трихомы).

Гипертонический раствор - раствор, имеющий осмотическое давление более высокое, чем осмотическое давление клеточного сока.

Гипоксия - кислородное голодание, обусловленное недостаточным снабжением тканей кислородом или нарушением его использования в тканях.

Гипотонический раствор - раствор, имеющий осмотическое давление ниже, чем давление клеточного сока.

Гликолиз - бескислородный распад глюкозы на две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК). Гликолиз является первым общим этапом процессов дыхания и брожения.

Гомеостаз растений - относительное постоянство и устойчивость внутренних факторов метаболизма и основных физиологических функций в меняющихся условиях внешней среды. Гомеостаз обеспечивает поддержание жизнедеятельности и последовательное осуществление онтогенеза при различ-

ных колебаниях внешних условий.

Гуттация - выделение капельножидкой влаги под воздействием корневого давления. Осуществляется через водяные устьица (гидатоды) на краях и кончиках листьев. Происходит в том случае, когда поступление воды в растение превышает транспирацию, обычно ночью, рано утром или в условиях повышенной влажности. Часто наблюдается у молодых проростков злаков, когда корневая система развивается быстрее, чем листья.

Двигатели водного тока в растении - присасывающая сила транспирации (верхний) и корневое давление (нижний концевой двигатель). Обязательное условие - непрерывность водных нитей в сосудах ксилемы, обеспечиваемая корневым давлением. У хорошо облиственных растений присасывающая сила транспирации во много раз превосходит силу корневого давления.

Двуручки - группы сортов различных культур - пшеницы, ячменя, гороха, моркови, свеклы, которые могут развиваться по яровому (без яровизации) и озимому (с яровизацией) типу в зависимости от срока посева.

Диссимиляция (Катаболизм) - распад в организме органических веществ с высвобождением энергии.

Донорно-акцепторные отношения - отношения между листом - основным донором ассимилятов и акцепторами - потребляющими продукты фотосинтеза органами. Выделяют три основных типа акцепторов: развивающиеся листья, метаболитные акцепторы (корни), запасные органы. Запрос на ассимилянты - ведущий фактор в донорно-акцепторных отношениях.

Дыхательные субстраты - органические вещества, разрушающиеся в процессе дыхания. Главным дыхательным субстратом являются углеводы.

Закон Зеленского: листья и другие органы растения, расположенные в верхних ярусах, отличаются мелкоклеточностью, ксероморфной структурой и большей засухоустойчивостью.

Засухоустойчивость - способность растений переносить обезвоживание и перегрев тканей, вызываемые почвенной или воздушной засухой. Засухоустойчивость генетически обусловлена, может усиливаться в процессе адапта-

ции.

Изотонический раствор - раствор, имеющий осмотическое давление, равное осмотическому давлению клеточного сока.

Ингибиторы роста природные - соединения, подавляющие ростовые процессы, прорастание семян и распускание почек. К природным ингибиторам относятся соединения гормонального типа: абсцизовая кислота (АБК) и ее аналоги, этилен, а также негормональные ингибиторы фенольной природы и терпеноидной природы.

Ингибиторы роста синтетические - химические препараты, используемые для обработки растений с целью задержки их роста: ретарданты, подавляющие рост стеблей (ССС, В-9); морфактины, нарушающие процессы морфогенеза.

Кардинальные точки - три точки на оси абсцисс в графиках зависимости процессов роста, развития и других физиологических процессов от изменения какого-либо внешнего фактора - минимум, оптимум и максимум. При оптимальном значении фактора наблюдается наибольшая интенсивность роста, развития и другого изучаемого физиологического процесса.

Каротиноиды - желтые, оранжевые или красные пигменты, полиненасыщенные углеводороды терпенового ряда. К каротиноидам относятся каротины и ксантофиллы. Участвуют в фотосинтезе в качестве дополнительных пигментов, расширяющих спектр действия хлорофилла.

Климактерий - временный резкий подъем дыхания у созревающих плодов.

Компенсационный пункт - (освещенность, концентрация CO_2), условие при котором процесс фотосинтеза уравнивает дыхание.

Компетенция - способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития.

Корневое давление - давление в сосудах ксилемы корней, обеспечивающее наряду с транспирацией снабжение водой надземных органов. Создается за счет энергии дыхания корней. У травянистых растений примерно 100 кПа.

Проявляется в плаче и гуттации растений.

Корреляция - согласованное взаимодействие органов растения, регулируемое метаболитами общего типа (трофическая корреляция) или фитогормонами (гормональная корреляция) и обеспечивающее гармоничный рост и развитие растительного организма в целом.

Коэффициент водопотребления - отношение эвапотранспирации 1 га посева или насаждения к урожайности сельскохозяйственной культуры. Обычно составляет 1500-2000.

Коэффициент полезного действия ФАР (КПД ФАР) - характеристика эффективности работы фотосинтетического аппарата. Определяется как соотношение между запасенной в продуктах фотосинтеза энергией и приходящей на данную площадь ФАР. В естественных биоценозах составляет доли процента, в агроценозах - 0,5-1,5%, в высокопродуктивных посевах и насаждениях - 3-5%.

Кривая возрастной изменчивости - графическое выражение хода возрастных физиологических и морфологических изменений целого растения или его частей с момента их возникновения и до естественного отмирания. Возрастная изменчивость характеризуется кривой с восходящей и нисходящей ветвями, причем на восходящей ветви преобладают процессы омоложения, а на нисходящей - старения.

Критическая влажность - влажность семян, при которой наблюдается резкое возрастание дыхательной активности. При запасании углеводов она равна 14-15%, масла - 8-9%.

Ксерофиты - растения, приспособившиеся к жизни в засушливых местообитаниях.

Листовая мозаика - взаимное расположение листьев, благодаря которому они не затеняют друг друга. Особенно отчетливо проявляется у теневыносливых растений и представляет собой адаптацию к условиям пониженной освещенности.

Листовой индекс - отношение общей площади листьев растений к площади

посева. В зависимости от архитектоники, густоты стояния растений и условий произрастания он обычно варьирует от 1 до 8. У большинства сельскохозяйственных растений составляет 3-5.

Мезофиты - растения умеренных климатических зон; к ним относятся сельскохозяйственные культуры.

Метаболизм - обмен веществ, совокупность процессов биохимического превращения веществ и энергии в живых организмах.

Метаболитная вода - один из конечных продуктов дыхания. В условиях засухи может предохранить растение от полного обезвоживания и гибели.

Метаболиты - продукты жизнедеятельности клеток.

Морфогенез - процесс формообразования, то есть заложения, роста и развития органов (органогенез), тканей (гистогенез), и клеток (цитогенез или клеточная дифференцировка) у растений.

Настии - ненаправленные движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений в ответ на смену диффузно действующих внешних факторов (свет - темнота, тепло - холод).

Окислительное фосфорилирование - осуществляющийся в живых клетках синтез молекул АТФ из АДФ и фосфорной кислоты за счет энергии окисления молекул органических веществ.

Оксидоредуктазы - класс ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции. В зависимости от способа окисления делятся на дегидрогеназы и оксидазы.

Онтогенез или индивидуальное развитие - весь комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до его естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией наследственной программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

Партенокарпия - образование плодов в отсутствии оплодотворения. Партенокарпические плоды лишены семян.

Пасока - жидкость, выделяемая из среза стебля под действием корневого давления.

Пентозофосфатный путь - гексозомонофосфатный шунт, последовательность ферментативных реакций окисления глюкозо-6-фосфата до CO_2 и H_2O , происходящих в цитоплазме клеток и сопровождающихся образованием восстановленного кофермента - НАДФН.

Плазмолиз - явление отставания цитоплазмы от клеточной стенки при погружении ткани в гипертонический раствор.

Плазмолитик - гипертонический раствор, вызывающий плазмолиз.

Плач растений - выделение ксилемного сока пасоки под влиянием корневого давления при повреждении или перерезании стебля.

Покой - состояние семян, почек или органов целого растения, во время которого у них прекращается видимый рост, но сохраняются скрытые процессы структурообразования. Различают несколько типов покоя, среди них основными являются органический покой, вызванный внутренними причинами, и вынужденный, обусловленный неблагоприятными факторами внешней среды.

Полярность - свойственная растениям специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиологических градиентов и выражающаяся в различии свойств на противоположных концах или сторонах клеток, тканей, органов и всего растения.

Проводимость листа для молекул CO_2 - один из основных факторов эндогенной регуляции фотосинтеза. Включает устьичную и мезофильную проводимость. Устьичная проводимость (УП), или проводимость в газовой фазе, колеблется от 1 см/с, когда устьица полностью открыты до 0,02 см/с при закрытых устьицах. Проводимость мезофилла определяется прежде всего активностью карбоксилирующих ферментов и имеет значения 0,1-0,5 см/с.

Раздражимость - способность целых растений, органов, тканей и клеток реагировать определенными изменениями жизнедеятельности, в частности характера роста и развития, на изменение внешних условий.

Световая кривая фотосинтеза - график зависимости фотосинтеза от интенсивности света. Имеет вид параболы, состоящей из двух участков. Первый - линейная зависимость интенсивности фотосинтеза от квантового потока. Вторая - постепенное уменьшение наклона кривой и ее выход на плато, так называемое световое насыщение, когда интенсивность фотосинтеза лимитируется темновой стадией.

Светокультура растений - теоретические основы и методы выращивания растений при искусственном освещении.

Симпласт - совокупность протопластов всех клеток многоклеточного растительного организма, соединенных между собой плазмодесмами и представляющих единую живую систему.

Термопериодизм - реакция растений на периодическую смену повышенных и пониженных температур, выражающаяся в изменении процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к изменениям внешних условий. Различают суточный и сезонный термопериодизм.

Транспирационный коэффициент - количество воды в граммах, израсходованное на накопление растением 1 г сухого вещества, составляет 300-500.

Тропизмы - ориентированные движения органов неподвижно прикрепленных растений в ответ на одностороннее действие внешних факторов (свет, сила тяжести и др.). Тропизмы являются результатом более быстрого роста клеток на одной стороне побега, корня или листа в результате перераспределения фитогормонов.

Урожайность - количество продукции растениеводства с единицы посевной площади. Используют несколько показателей урожайности. Потенциальная - максимальное количество продукции, которое можно получить с 1 га при полной реализации продуктивных возможностей сорта или гибрида. Фактическая - собранная и учтенная продукция.

Устьице - группа специализированных клеток в эпидермисе растений, выполняющих функцию газообмена листа с окружающей средой.

Физиологический возраст (возрастность) - возрастное состояние растения,

его частей и органов. Физиологический возраст частей и органов растений обозначают как общий возраст изучаемой части, обусловленный возрастными изменениями всего растения в целом и рассматриваемой части.

Фитогормоны или гормоны растений – соединения, образующиеся в малых количествах в одной части растения, обычно транспортирующиеся в другую его часть и вызывающие специфический ростовой или формообразовательный эффект.

Фитоценоз - растительное сообщество, совокупность растений на относительно однородном участке земной поверхности. Для фитоценоза характерны определенный видовой состав и структура, сформировавшиеся в результате отбора видов, способных существовать совместно друг с другом и с иными организмами в определенных условиях. Фитоценоз - открытая динамичная система, изменяющаяся в течение года и по годам.

Фотодыхание - световое дыхание, совокупность процессов, происходящих в растительной клетке под действием света, в результате которых поглощается O_2 и выделяется CO_2 . В фотодыхании принимают участие пероксисомы, хлоропласты и митохондрии. На фотодыхание может расходоваться до 50% продуктов фотосинтеза.

Фотоморфогенез - ростовые и формативные изменения растений, возникающие в результате воздействия света разного качества, интенсивности и длительности.

Фотопериодизм - реакция растений на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающиеся в изменении процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий. Одним из основных проявлений фотопериодизма является фотопериодическая реакция зацветания растений.

Фотосинтетически активная радиация (ФАР) - свет видимой части спектра (400-700 нм), энергия которой используется в процессе фотосинтеза.

Фотосинтетический потенциал - характеристика фотосинтетической работы посева. Находят, суммируя площади листьев (m^2) на 1 га посева за каждые

сутки вегетационного периода или определенной его части. Для продуктивных посевов зерновых в нечерноземной зоне фотосинтетический потенциал составляет 2,5-3,0 млн.м²·дней/га.

Фотосинтетическое фосфорилирование (фотофосфорилирование) - образование АТФ в хлоропластах за счет энергии света. Характеризует эффективность функционирования хлорофилла. Наибольшим ассимиляционным числом характеризуются бледно-зеленые листья.

Хлороз - желтая окраска листьев при нарушениях синтеза хлорофилла.

Хлорофиллы - зеленые пигменты растений, с помощью которых они улавливают энергию солнечного света и осуществляют фотосинтез.

Циркадные ритмы - ритмы с периодом около 24 часов, то есть около суток. Циркадной ритмичностью характеризуются раскрытие цветков, движения устьиц, листьев.

Цитокинины - фитогормоны, главным образом производные пуринов, активирующие деление клеток и прорастание семян, а также способствующие заложению почек у целых растений и в культуре изолированных растительных тканей.

Циторриз - стягивание стенок клеток ее содержимым, быстро уменьшающимся в объеме в результате потери воды.

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) - "нетто-ассимиляция", прирост сухой массы растений в граммах за определенное время (сутки), отнесенный к единице листовой поверхности (м²). Показатели ЧПФ в природных условиях обычно колеблются от 0,1 до 20 г сухого вещества на 1 м² площади листьев в сутки, у основных сельскохозяйственных культур 10-30 г/ м²·сутки.

Эвапотранспирация - общая потеря воды гектаром посева или насаждения за вегетационный период. Включает транспирацию культурных растений и сорняков, испарение воды с поверхности почвы.

Экологические факторы- условия окружающей среды, и влияющие на рост, развитие и распространение растений. К экологическим факторам относятся климатические и почвенные условия, рельеф, а также воздействие на расте-

ния других растений, животных и человека.

Этапность онтогенеза - морфологическая и функциональная расчлененность онтогенеза, проявляющаяся в изменении характера роста, дифференциации и функциональной активности организма.

Этапы онтогенеза - последовательные периоды онтогенеза с характерными морфофизиологическими особенностями: эмбриональный, ювенильный или молодости, зрелости, размножения, старости.

Этилен - гормональный фактор, газ, оказывающий преимущественно ингибиторное действие на ростовые процессы - опадание листьев, изгибы черешков, торможение роста проростков. Под влиянием этилена происходит ускоренное созревание плодов, при этом снижается уровень ауксинов и цитокининов.

Этиоляция - усиление роста в длину растений или их отдельных наземных органов в непрерывной темноте. Является приспособлением для быстрого выноса на свет надземных частей растения.

Яровизация - ускоренное развитие озимых форм однолетних и двулетних растений при предварительном воздействии на них определенного периода низких положительных температур.

ПРИГОТОВЛЕНИЕ РАСТВОРОВ

Аммиак, 5-процентный раствор. Концентрированный аммиак (25-процентный) разбавляют водой в 5 раз.

Аммиачный раствор нитрата серебра $[\text{Ag}(\text{NH}_3)_2]\text{NO}_3$. В пробирку наливают 1—2 мл 10-процентный раствора нитрата серебра и прибавляют по каплям раствор аммиака; сначала появляется бурая муть (Ag_2O), которая затем растворяется в аммиаке.

Гидроксид бария, водный раствор. Для приготовления 1 л раствора берут 7-10 г сухого $\text{Ba}(\text{OH})_2$, растворяют его в 100 мл воды (при слабом нагревании), затем быстро переливают в бутылку емкостью 1 л, в которую предварительно наливают 900 мл дистиллированной воды, плотно закупоривают и 10—15 мин взбалтывают. В течение суток взбалтывание повторяют 10—15 раз. Затем, когда раствор отстоится, осторожно переливают его в другую бутылку (лучше того же объема) при помощи сифона. Сифонные трубки должны быть плотно вставлены в пробки бутылок, а не прямо в горлышко, иначе раствор будет мутнеть. Раствор гидроксида бария (баритову воду) нельзя оставлять открытым, так как он быстро поглощает CO_2 из воздуха. Соединения бария ядовиты.

Гидроксид калия КОН, 10-процентный раствор. 10 г гидроксида калия растворяют в 90 мл воды. Хранят в склянке с притертой пробкой.

Гидроксид кальция (известковое молоко) $\text{Ca}(\text{OH})_2$. В сосуд емкостью 1,5-2 л всыпают гашеной извести слоем 3-4 см, заполняют склянку водой почти доверху, взбалтывают и дают отстояться в течение нескольких дней. Затем прозрачную воду сливают в чистую склянку и плотно закрывают корковой пробкой. Осадок гашеной извести может быть снова использован для приготовления следующей порции известкового молока. Для опыта используют известковое молоко, разбавленное в 50-100 раз.

Гидроксид натрия NaOH, 20-процентный раствор. 20 г гидроксида натрия растворяют в 80 мл воды. Хранят в склянке с притертой пробкой.

Гидрохинон, 1-процентный раствор. 1 г гидрохинона растворяют в 99 мл воды.

Дихромат калия $K_2Cr_2O_7$, 1-процентный раствор. 1 г дихромата калия растворяют в 99 мл воды.

Жидкость Фелинга. Она готовится непосредственно перед употреблением путем смешивания равных объемов двух растворов: 1) 40 г сульфата меди растворяют в дистиллированной воде, доводят объем до 1 л и фильтруют; 2) 200 г сегнетовой соли растворяют в дистиллированной воде, добавляют 150 г КОН или NaOH и доводят объем до 1 л.

Желтая кровавая соль, или гексацианоферрат (II) калия $K_4[Fe(CN)_6]$, 1-процентный раствор. 1 г гексацианоферрата (II) калия растворяют в 99 мл воды.

Люголя реактив (раствор йода в йодиде калия). 2 г йодида калия растворяют при нагревании в 5 мл дистиллированной воды, добавляют в раствор 1 г кристаллического йода и доводят объем раствора до 300 мл. Хранят в темной банке.

Метиленовый синий (краситель), насыщенный спиртовой раствор. 3 г метиленового синего растворяют в 100 мл 96-процентного спирта. Через несколько суток 1 мл раствора наливают в 10 мл, в 40 мл воды и т. д. Такие растворы обозначают как 1: 10 и 1: 40.

Метиленовый синий (краситель), щелочной раствор. К 100 мл воды добавляют 30 мл насыщенного спиртового раствора краски и 1 мл 1-процентный раствора гидроксида калия.

Нейтральный красный (краситель). Готовят водный раствор 1:5000, для чего 10 мг краски растворяют в 50 мл воды.

Поваренная соль (хлорид натрия), насыщенный раствор. Признак насыщенности — наличие нерастворившегося реактива, который дается в некотором избытке при приготовлении раствора.

Роданид калия KCNS, 1 М раствор. 97 г роданида калия растворяют в небольшом количестве дистиллированной воды, затем доводят объем до 1 л.

Сахароза, 1М раствор. 342 г сахарозы растворяют в небольшом количестве воды и доводят объем до 1 л. Для приготовления 0,5 М раствора сахарозы берут в 2 раза меньше.

Сахароза, 1-процентный раствор. 1 г сахарозы растворяют в 99 мл воды.

Серная кислота, 1-процентный раствор. К 99,5 мл воды приливают 0,5 мл серной кислоты плотности 1,84. Приливать кислоту в воду (не наоборот!). Хранят в скляйке с притертой пробкой.

Соляная кислота, 0,1 н. раствор. 3 мл кислоты плотности 1,19 вливают в 1 л воды.

Соляная кислота, 10-процентный раствор. В 77,5 мл воды осторожно вливают 22,5 мл крепкой соляной кислоты плотности 1,15.

Сульфат меди (медный купорос) $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, 0,5 М раствор. 1,25 г сульфата меди растворяют в 10 мл воды.

Фосфат натрия Na_3PO_4 , 1-процентный раствор. 1 г фосфата натрия растворяют в 99 мл воды.

Хлорид натрия NaCl, 1 М р-р. 5,85 г хлорида натрия растворяют в небольшом количестве воды и доводят объем до 100 мл.

Хлоркобальтовая бумага. Готовят 5-процентный раствор хлорида кобальта (II). Для этого 5 г хлорида кобальта (II) растворяют в 95 мл дистиллированной воды. В этот раствор на несколько минут погружают полоски белой фильтровальной бумаги.

Порозовевшую бумагу просушивают между листами сухой фильтровальной бумаги, а затем на солнце или над электроплиткой до появления голубого цвета. Хранят в эксикаторе над хлоридом кальция.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
Раздел 1	
ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ.....	5
Работа 1. Наблюдение признаков повреждения клетки (повышение сродства к красителям; оструктурирование цитоплазмы и ядра).....	9
Работа 2. Влияние катионов и анионов солей на форму и время плазмолиза....	11
Работа 3. Определение потенциального осмотического давления клеточного сока методом плазмолиза.....	12
Работа 4. Наблюдение колпачкового плазмолиза.....	14
Работа 5. Проницаемость живой и мертвой протоплазмы.....	16
Тренировочные тесты.....	17
Коллоквиум по разделу «Физиология и биохимия растительной клетки»...	19
Дополнительная литература.....	20
Раздел 2	
ВОДООБМЕН РАСТЕНИЙ.....	20
Работа 6. Зависимость набухания семян от характера запасных веществ...	23
Работа 7. Сравнение транспирации верхней и нижней сторон листа хлоркобальтовым методом (по Шталю).....	24
Работа 8. Определение интенсивности транспирации срезанных листьев при помощи торсионных весов (по Л.И. Иванову).....	25
Работа 9. Гуттация.....	27
Работа 10. Определение состояния устьиц и межклетников методом инфильтрации (по Молишу).....	29
Тренировочные тесты.....	30
Коллоквиум по разделу «Водообмен растений».....	32
Дополнительная литература.....	32

Раздел 3**ФОТОСИНТЕЗ..... 33**

Работа 11. Образование крахмала на свету..... 35

Работа 12. Химические свойства пигментов листа..... 37

Работа 13. Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла на реакцию переноса водорода (по Гуревичу)..... 42

Тренировочные тесты..... 44

Коллоквиум по разделу «Фотосинтез растений»..... 46

Дополнительная литература..... 46

Раздел 4**ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ..... 47**

Работа 14. Определение дыхательного коэффициента маслянистых семян.. 49

Работа 15. Определение интенсивности дыхания семян в закрытом сосуде... 52

Работа 16. Изучение ферментов дыхания растений..... 53

Работа 17. Обнаружение дегидрогеназ у дрожжей..... 55

Работа 18. Обнаружение пероксидазы..... 56

Тренировочные тесты..... 58

Коллоквиум по разделу «Дыхание растений»..... 59

Дополнительная литература..... 60

Раздел 5**МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ..... 60**

Работа 19. Микрохимический анализ золы..... 62

Работа 20. Антагонизм ионов..... 64

Работа 21. Влияние исключения отдельных элементов из питательной смеси на рост растений..... 66

Работа 22. Определение степени обеспеченности растений азотом, фосфором, калием..... 67

Работа 23. Признаки минерального голодания у растений..... 69

Тренировочные тесты..... 71

Коллоквиум по разделу «Минеральное питание растений»..... 72

Дополнительная литература.....	73
Раздел 6	
РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ.....	73
Работа 24. Учет роста методом меток.....	77
Работа 25. Фототропизм.....	80
Работа 26. Геотропизм.....	81
Работа 27. Гидротропизм.....	82
Работа 28. Действие света на рост растений.....	82
Тренировочные тесты.....	83
Коллоквиум по разделу «Рост и развитие растений».....	85
Дополнительная литература.....	86
Раздел 7	
ОБМЕН ВЕЩЕСТВ.....	86
Работа 29. Выделение запасных белков и изучение их свойств.....	87
Работа 30. Обнаружение запасных сахаров в растительном материале.....	89
Работа 31. Кислотный гидролиз крахмала.....	91
Работа 32. Получение амилазы из солода и обнаружение ее действия.....	93
Тренировочные тесты.....	95
Коллоквиум по разделу «Обмен веществ».....	96
Дополнительная литература.....	97
Раздел 8	
УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ.....	97
Работа 33. Защитное действие сахара на цитоплазму при замораживании...99	
Работа 34. Определение жаростойкости растений (по Ф.Ф. Мацкову)... 101	
Работа 35. Определение солеустойчивости злаков по ростовым процессам....102	
Тренировочные тесты.....	103
Коллоквиум по разделу «Устойчивость растений к неблагоприятным условиям окружающей среды».....	104
Дополнительная литература.....	105

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	106
ПРИЛОЖЕНИЕ	
КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ О СТАНОВЛЕНИИ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕ- НИЙ И ОБ УЧЕНЫХ - ФИЗИОЛОГАХ.....	107
КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ.....	122
ПРИГОТОВЛЕНИЕ РАСТВОРОВ	135