

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования  
«Белорусский государственный педагогический университет  
имени Максима Танка»

Мазец Ж.Э., Судейная С.В., Грицкевич Е.Р.

ПРАКТИКУМ ПО  
ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ  
Часть II  
Учебно-методическое пособие

Минск 2010

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ</b>	5
<b>ПРЕДИСЛОВИЕ</b>	
<b>ТЕМА 5. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ</b>	6
Работа 1. Определение дыхательного коэффициента	10
Работа 2. Органические вещества растений и их превращения.	13
Работа 3. Обнаружение активности каталазы в растительном материале.	14
Работа 4. Обнаружение активности пероксидазы	16
Работа 5. Определение активности полифенолоксидазы в растительных тканях (по А.Н. Бояркину)	17
Работа 6. Обнаружение активной амилазы в растительном материале	20
Работа 7. Влияние температуры на активность амилазы	22
Работа 8. Влияние рН среды на активность амилазы	23
Вопросы и задачи по теме	25
<b>ТЕМА 6. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ</b>	27
Работа 1. Влияние различных фитогормонов на рост семян	29
Работа 2. Влияние фитогормонов на содержание хлорофилла в семенах	31
Работа 3. Периодичность роста древесных растений.	32
Вопросы и задачи по теме	34
<b>ТЕМА 7. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ</b>	37
Работа 1. Определение жаростойкости растений (по Ф.Ф.Мацкову)	38
Работа 2. Влияние сахарозы на морозоустойчивость растительных клеток	39
Работа 3. Определение засухоустойчивости растений проращиванием семян на растворах сахарозы	41
Работа 4. Определение солеустойчивости злаков по всхожести их семян.	42
Работа 5. Влияние засоления на степень деструкции хлорофилла.	43
Вопросы и задачи по теме	45
<b>ТЕМА 8. ВТОРИЧНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ РАСТЕНИЙ</b>	48
Работа 1. Определение содержания суммарной фракции флавоноидов	48
<b>ЛИТЕРАТУРА</b>	51
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 1</b>	52
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ 2</b>	67

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АБК –	абсцизовая кислота;
БАП –	бензоаминопурин;
ДК –	дыхательный коэффициент;
ИУК –	индолилуксусная кислота;
НАД –	никотинамидадениндинуклеотид;
НАДФ –	никотинамидадениндинуклеотид фосфат;
ПФО –	полифенолоксидаза;
ФАД –	флавинадениндинуклеотид;
ФМН –	флаavinмононуклеотид;
ЭТЦ –	электронтранспортная цепь.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В данной части практикума представлены лабораторные работы по физиологии растений для студентов педагогических университетов по специальностям 1-02 04 01 Биология с дополнительными специальностями и 1-02 04 05-01 География. Биология. Эта часть практикума является логическим продолжением лабораторного курса “Физиология растений”, представленного в первой части. Пособие включает лабораторные работы по темам: “Дыхание растений”, “Рост и развитие растений”, “Физиологические основы устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды», «Вторичный метаболизм растений».

В соответствии с новой рабочей типовой программой курса и расширившимися техническими возможностями кафедры в данный практикум включены новые работы, а также модифицированы некоторые из ранее используемых. Кроме того, в качестве приложений включены обширный глоссарий по всему курсу и раздел, касающийся статистической обработки результатов экспериментов.

Приведенные лабораторные работы сгруппированы по разделам курса, в конце каждого раздела имеется перечень задач и вопросов для закрепления теоретического курса и результатов экспериментов. Лабораторные работы рассчитаны на 2 – 4 часа. Однако приводятся и более объемные работы, предусматривающие предварительную подготовку экспериментального материала. Расширенный перечень работ дает возможность выбора в соответствии с имеющимися научно-методическим обеспечением.

Порядок выполнения и оформления результатов лабораторных работ приводится в первой части практикума.

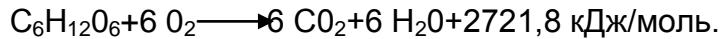
После изучения основных разделов курса проводятся контрольные по терминам и семинары.

Авторы выражают искреннюю благодарность рецензентам: сотрудникам кафедры физиологии и биохимии растений Белорусского государственного университета, а также заведующей сектором прикладной биохимии ГНУ «ЦБС НАН Беларуси» Е.В. Спиридович.

## Тема 5. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Жизнедеятельность растительных организмов связана с вовлечением кислорода в метаболический и энергетический обмен клеток. Центральное место среди процессов, связанных с поглощением кислорода, занимает дыхание.

*Дыхание* — аэробное окисление органических субстратов до диоксида углерода и воды. Субстратами окисления в клетке являются в основном углеводы, однако ими могут быть также липиды, белки и другие органические соединения. Общее уравнение дыхания при использовании в качестве субстрата глюкозы:



*Биологическое окисление глюкозы* в процессе дыхания включает ряд стадий: анаэробные (гликолиз) и аэробные реакции – цикл Кребса и электрон-транспортную цепь (ЭТЦ) дыхания. Существуют и другие пути окисления субстратов в растении, например *окислительный пентозофосфатный цикл*, а также *альтернативный путь дыхания*.

Окисление субстратов в процессе дыхания происходит с участием *окислительных ферментов*.

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

Дыхание занимает центральное место в *энергетике* растительной клетки. В ходе дыхания происходит высвобождение энергии органических субстратов и использование ее для процессов жизнедеятельности растений. Большая часть энергии в ходе дыхания запасается в виде макроэргических связей АТФ. Однако она может быть использована организмом на стадии образования электрохимического градиента протонов ( $\Delta\mu H^+$ ), а также в виде тепла (термогенез). Количество энергии, используемое в каждой из этих форм, определяется внешними условиями и внутренними потребностями организма.

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

Большую метаболическую и физиологическую нагрузку несут окислительные реакции, связанные с так называемыми альтернативными путями окисления органических субстратов. Участвующие в этих процессах терминальные оксидазы (например, полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, пероксидаза), а также оксигеназы (например, липоксигеназа) контролируют реакции синтеза и распада ароматических веществ, фенолов, регуляторов роста и развития растений и др. В растениях происходит смена терминальных окислительных систем в зависимости от этапа онтогенеза, внешних условий (температуры, концентрации кислорода), поражения патогенами.

Несмотря на то, что общее уравнение дыхания обратное уравнению фотосинтеза, по физиологическому значению эти два процесса близки: дыхание, как и фотосинтез, снабжает клетки энергией и важными метаболитами. Дыхание

наряду с фотосинтезом оказывает непосредственное влияние на продуктивность растений. Однако в отличие от фотосинтеза, где процесс в целом направлен против термодинамического градиента за счет поглощенной энергии света, дыхание включает реакции, идущие по термодинамическому градиенту с высвобождением энергии. Конечной формой запасаения энергии при фотосинтезе являются достаточно стабильные органические соединения (углеводы, белки, липиды); *физиологический смысл дыхания* состоит в преобразовании энергии этих соединений в более доступную для растения лабильную форму — макроэргические связи АТФ. Набор промежуточных метаболитов, синтезируемых в процессе дыхания, значительно шире, чем набор метаболитов фотосинтеза.

Общая интенсивность дыхательного процесса у растений может быть охарактеризована по скорости поглощения кислорода и выделения углекислого газа, интенсивности расходования органических веществ. Важными физиологическими показателями дыхательного метаболизма являются также величина дыхательного коэффициента, соотношение гликолитического и пентозофосфатного путей распада сахаров, активность окислительно-восстановительных ферментов. Об энергетической эффективности дыхания можно судить по интенсивности окислительного фосфорилирования в митохондриях.

*Дыхание* как физиологическая функция, включает:

1. Газообмен – совокупность процессов, обеспечивающих поступление  $O_2$  в организм, использование его в окислительно-восстановительных процессах и удаление продуктов окисления (через устьица, клеточные стенки, покровные ткани).

2. Темновое дыхание – совокупность окислительно-восстановительных процессов разного типа и назначения, в ходе которых сложные органические вещества распадаются на более простые, а высвобождаемая энергия в сопряженных реакциях аккумулируется в лабильных фосфатных связях (АТФ) и используется во всех энергетических процессах клетки и растительного организма в целом. Различают следующие виды клеточного дыхания:

а) сопряженное с запасанием энергии в форме АТФ и НАДН;  
б) свободное окисление – перенос электронов, присоединение  $O_2$ , не связанные с энергетической функцией (терморегуляция, конструктивная и деструктивная функции, детоксикация ксенобиотиков, косвенное запасание энергии).

3. *Фотодыхание* (выделение  $CO_2$  на свету в процессах, связанных с фотосинтезом).

**Главными функциями** дыхания являются:

а) мобилизация *энергетических ресурсов* дыхательного субстрата путем трансформации энергии стабильных соединений в *активную* форму ( $\Delta\mu H^+$ , АТФ) и использование ее в различных видах биологически полезной работы;

б) мобилизация *пластических резервов* дыхательного субстрата, путем образования многочисленных промежуточных соединений;

в) терморегуляционная (теплопродукция) - рассеяние энергии в виде тепла;

г) защитная - расщепление (детоксикация) вредных веществ.

Компонентами дыхания в обеспечении энергетической и пластической функций являются:

1) дыхание роста ( $D_p$ ) - затраты на процессы роста и развитие организма;

2) дыхание поддержания ( $D_m$ ):

а) ресинтез веществ, претерпевающих обновление в процессе метаболизма (ферментные белки, РНК, липиды мембран и др.);

б) поддержание в клетке необходимой концентрации ионов  $H^+$  (рН) и др.;

г) поддержание уровня метаболитов;

д) поддержание функционально-активного состояния структур.

Перечисленные показатели могут быть использованы для характеристики физиологических свойств и состояний растений.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## Работа 1. Определение дыхательного коэффициента

**Цель:** определить преобладающие запасные вещества прорастающих семян различных растений по величине дыхательного коэффициента.

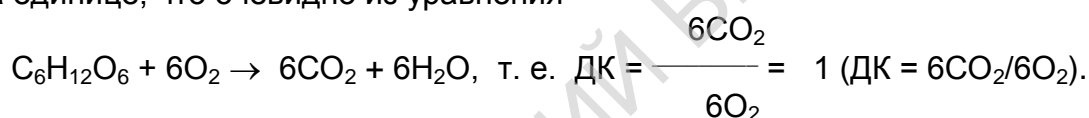
**Объекты, реактивы, оборудование:** наклюнувшиеся семена бобовых, масличных культур, злаков; концентрированный раствор КОН или NaOH; стеклянные пробирки с каучуковыми пробками, в которые вставлены капиллярные трубки, изогнутые под прямым углом, полоски фильтровальной и миллиметровой бумаги, резиновые колечки, пинцеты, пипетки с оттянутым носиком, шприцы.

### Краткие сведения

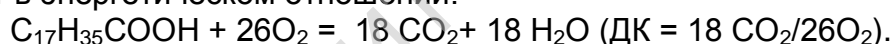
Дыхательным коэффициентом (ДК) называется отношение выделенного при дыхании количества углекислого газа к количеству поглощенного кислорода:

$$ДК = \frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}}$$

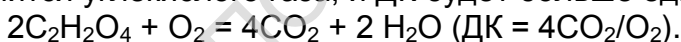
Величина ДК в значительной мере зависит от природы окисляемого субстрата, а именно от степени его окисленности. При окислении углеводов она равна единице, что очевидно из уравнения



Если же вещества окислены меньше углеводов (жиры, жирные кислоты, некоторые белки и аминокислоты), ДК будет меньше единицы. Перечисленные соединения, более восстановленные, эффективнее углеводов и органических кислот в энергетическом отношении.



Если дыхательным материалом служат вещества более окисленные, чем углеводы, например органические кислоты, то кислорода поглотится меньше, чем выделится углекислого газа, и ДК будет больше единицы.



Величина ДК зависит также от количества кислорода, поступающего к тканям, от состояния организма и фазы его онтогенеза. Величина ДК зависит от вида растения и характера запасных веществ (табл. 1)

Таблица 1. – Примерные величины дыхательного коэффициента семян различных растений

Вид растения	ДК
Кукуруза	0,73
Пшеница	0,61
Ячмень	0,74
Подсолнечник	0,55
Горох	0,85
Бобы	0,35
Люпин	0,76
Лен	0,33
Тыква	0,64
Гречиха	0,47



Удобным объектом для определения ДК являются прорастающие семена, содержащие в преобладающем количестве белки, жиры или углеводы. Однако следует иметь в виду, что в процессе прорастания изменяется химическая природа субстратов дыхания и ДК не останется постоянным.

Определение ДК в других органах из-за наличия в них разнообразных субстратов дыхания не дает четких результатов. ДК определяется с помощью несложного прибора, состоящего из пробирки с каучуковой пробкой, в которую вставлена изогнутая под прямым углом капиллярная трубка.

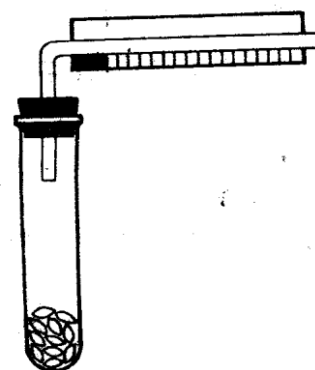


Рис. 1. Прибор для определения дыхательного коэффициента

Если на трубке нет делений, то к ней с помощью двух резиновых колечек прикрепляют полоску миллиметровой бумаги (см. рисунок 1).

Прибор должен находиться в стабильных температурных условиях.

### Ход работы

Наполнить пробирку на 2/3 проросшими семенами, плотно закрыть пробкой с измерительной трубкой и поместить в условия с постоянной температурой. Через 10 мин, когда температура в пробирке стабилизируется, в горизонтальную трубку пипеткой с оттянутым носиком ввести каплю воды на расстоянии 1–1,5 см от края трубки. Изменение положения капли зависит от изменения объема газа в пробирке, т.е. от соотношения выделенного  $\text{CO}_2$  и поглощенного  $\text{O}_2$ . Если их количества равны, капля останется на месте, значит,  $\text{ДК}=1$ . Если  $\text{CO}_2$  больше, чем  $\text{O}_2$ , капля будет двигаться вправо, к концу трубки, т.е.  $\text{ДК} > 1$ . Если же  $\text{CO}_2$  меньше  $\text{O}_2$ , капля будет двигаться в сторону пробирки —  $\text{ДК} < 1$ .

Как только капля начнет двигаться, отметить начальное положение мениска и засечь время. Каждые 3 мин отмечать положение мениска и рассчитать среднюю скорость движения капли. Если она смещается к концу трубки, то скорость ее движения **A** соответствует разнице объема выделенного  $\text{CO}_2$  и поглощенного  $\text{O}_2$

$$A = V_{\text{CO}_2} - V_{\text{O}_2} \quad (1)$$

Если капля движется в сторону пробирки, то скорость соответствует разнице:

$$A = V_{\text{O}_2} - V_{\text{CO}_2} \quad (2)$$

Определив **A**, открывают пробирку, проветривают ее, удаляют каплю воды из трубки (выдувают с одного конца и впитывают фильтровальной бумагой с другого). После этого полоску фильтровальной бумаги сворачивают в кольцо, равное диаметру пробирки и, держа его пинцетом, смачивают в концентрированном растворе щелочи. Затем вкладывают кольцо в верхнюю часть пробирки так, чтобы оно не касалось семян и пробки. Далее в горизонтальное колено трубки снова вводят каплю воды и определяют среднюю скорость ее

движения. Теперь образованный при дыхании семян  $\text{CO}_2$  поглощается щелочью и средняя скорость движения капли **B** будет:

$$B = V_{O_2} \quad (3)$$

Преобразуя оба уравнения, находим, что  $V_{CO_2} = B - A$  (4).

Отсюда соотношение объемов выделенного  $\text{CO}_2$  и поглощенного  $\text{O}_2$ , выраженное через значение скоростей движения капли, т.е. ДК, равно:

$$ДК = \frac{V_{CO_2}}{V_{O_2}} = \frac{B - A}{B} \quad (5).$$

Результаты определения следует записать по форме табл. 1.

Таблица 2

Скорость движения капли, мм /мин								B — A	ДК
без щелочи (A)				со щелочью (B)					
1	2	3	в среднем	1	2	3	в среднем		

На основании величины ДК сделать вывод о природе запасных веществ в исследуемых семенах.

**Задача.** Определить ДК у семян одного из видов:

- 1) злаков (ячмень, пшеница, рожь);
- 2) бобовых (бобы, фасоль, горох, люпин);
- 3) масличных растений (лен, подсолнечник, конопля, горчица);
- 4) у семян гречихи;
- 5) у семян кабачков;

Общие результаты записать по образцу табл. 3

Таблица 3

Вид растения	ДК семян	Преобладающие запасные вещества

Сделать вывод о зависимости ДК от вида дыхательного субстрата исследуемых семян.

## **Работа 2. Органические вещества растений и их превращения. Превращение веществ при прорастании семян**

**Цель:** установить, каким превращениям подвергаются запасные вещества при прорастании семян.

**Объекты, реактивы, оборудование:** проросшие и непроросшие семена злаков, бобовых, масличных культур; реактив Фелинга, раствор I в KI; пробирки, пипетки на 5 мл с делениями, цилиндры на 10мл, воронки, фарфоровые ступки, бумажные фильтры, штативы для пробирок, водяные бани.

### **Краткие сведения**

При прорастании семян сложные запасные вещества (белки, жиры, углеводы) под действием соответствующих ферментов превращаются в более простые. Последние легче вовлекаются в различные химические процессы и используются на дыхание, рост и развитие проростка. Так как метаболическая взаимосвязь белков, жиров и углеводов осуществляется через цикл Кребса или глиоксилатный, то при прорастании семян можно обнаружить, что одни вещества превращаются в другие, например жиры, белки — в углеводы, полисахара — в моносахара и т.д.

Чтобы установить, каким превращениям подвергаются запасные вещества при прорастании семян, необходимо определить их химический состав до и после прорастания. Проращивание семян следует проводить в темноте для исключения образования новых органических веществ.

### **Ход работы**

Равное по сухой массе количество непроросших (сухих) и проросших семян различного состава (крахмалистые, белковые, маслянистые) растереть в фарфоровой ступке, насыпать в сухие пробирки (на 1,5 см), залить 10 мл теплой воды и нагревать на кипящей водяной бане в течение 10 мин. При этом происходит экстракция редуцирующих сахаров. По истечении указанного времени профильтровать через увлажненный складчатый фильтр в чистые пробирки так, чтобы количество фильтрата во всех было одинаковым. Добавить к фильтрату равное количество реактива Фелинга и нагреть на кипящей водяной бане (5 мин).

По количеству образовавшейся закиси меди дать оценку содержания в материале редуцирующих сахаров в баллах. К оставшемуся на фильтре материалу (мезга) добавить 5-6 капель йода и оценить содержание крахмала или продуктов его расщепления в баллах.

Параллельно провести аналогичные операции с проросшими в течение 3-5 суток семенами тех же растений, взятыми в равном количестве по сухой массе.

Оценку содержания липидов в проросших и непроросших семенах исследуемых растений можно проводить несколькими способами. Первый способ основан на окрашивании капель жира краской судан III. Для этого необходимо сделать срезы непроросших и проросших семян маслянистых растений, поместить на предметные стекла в капли раствора краски судан III, закрыв покровными стеклами. Через 5 минут промыть срезы водой, рассмотреть в микроскоп и дать оценку содержания жира — по количеству и размеру капель, окрашенных в красный или оранжевый цвет.

Можно использовать и более простой способ оценки содержания липидов. Сухие и проросшие семена поместить на куски фильтровальной бумаги, раздавить их пестиками, подсушить бумагу и рассмотреть на свет масляные пятна.

Общие результаты записать по форме табл.1

Таблица 1

Вид растения	Содержание, балл					
	Непроросшие семена			Проросшие семена		
	Крахмал	Редуцирующие сахара	Жиры	Крахмал	Редуцирующие сахара	Жиры

Сделать вывод о характере запасных веществ в исследуемых семенах. Отметить, какие вещества образовались при прорастании семян. Объяснить эти превращения исходя из взаимосвязи углеводного, жирового и белкового обменов.

**Задача.** Провести сравнительное изучение превращения веществ в крахмалистых, белковых и маслянистых семенах при прорастании:

- 1) ячменя, бобов, подсолнечника;
- 2) пшеницы, гороха, льна;
- 3) ржи, фасоли, льна;
- 4) ячменя, люпина, льна;
- 5) пшеницы, подсолнечника, люпина.

Общие результаты работы записать по форме табл. 2.

Таблица 2

Вид семян	Содержание, балл					
	Непроросшие семена			Проросшие семена		
	Крахмал	Редуцирующие сахара	Жиры	Крахмал	Редуцирующие сахара	Жиры
Крахмалистые						
Белковые						
Маслянистые						

Сделать вывод о наличии исследуемых углеводов в непроросших семенах разных видов (крахмалистых, белковых, маслянистых) и их появлении (исчезновении) в проросших семенах. Объяснить возникновение углеводов в прорастающих семенах, которые ранее не содержались в сухих семенах.

### Работа 3. Обнаружение активности каталазы в растительном материале.

**Цель:** обнаружить и сравнить активность каталазы в различном растительном материале.

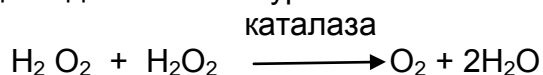
**Объекты, реактивы, оборудование:** листья комнатных растений разного возраста, сухие, набухшие и наклюнувшиеся семена ячменя, проростки различных

двудольных растений, клубни и корнеплоды; 3% H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, песок для растирания ткани; пробирки; цилиндры на 10 мл, фарфоровые ступки с пестиком, воронки, пробочные сверла, держатели и штативы для пробирок.

### Краткие сведения

Фермент каталаза относится к классу оксидоредуктаз. Он представляет собой железопротеид. Небелковая часть, как у пероксидазы, представлена железопорфирином. Деятельность каталазы в живой клетке сопряжена с активностью флавопротеидов — важнейшего звена ЭТЦ дыхания. Каталаза расщепляет токсичную для живой клетки перекись водорода, образующуюся как побочный продукт деятельности флавопротеидов в пероксисомах.

Реакция идет согласно уравнению



Полагают, что в очень мясистых тканях, лишенных достаточного доступа кислорода, каталаза играет роль поставщика последнего, генерируя его из перекиси водорода.

### Ход работы

Из листа растения пробочным сверлом диаметром 1 см сделать 5 высечек, не захватывая крупные жилки. При работе с мясистыми органами растений (клубни, корнеплоды), перед тем как делать высечки, следует нарезать ткань пластинками толщиной 4–5 мм. Диски растереть в ступке с добавлением небольшого количества воды (до 1 мл). Если ткань жесткая, добавить немного песка. К растертой каше прилить 5 мл воды тщательно перемешать и профильтровать в чистую пробирку через увлажненный складчатый фильтр. Для работы достаточно 3–4 мл вытяжки фермента. Добавить к вытяжке 2 мл 3% перекиси водорода. В результате разложения перекиси водорода ферментом выделяются пузырьки кислорода, дающие хорошо заметную пену. Для сравнения активности каталазы в различных объектах следует брать равное по сухой массе количество материала.

Активность фермента оценить в баллах: интенсивное образование пены — 4 балла, умеренное — 3, слабое — 2, очень слабое — 1 балл, отсутствие активности — 0 баллов.

Результаты записать по форме табл.1.

Таблица 1

Вариант опыта	Активность каталазы, балл

Используя активность каталазы как косвенный показатель интенсивности дыхания, сделать вывод о зависимости активности каталазы и (косвенно) интенсивности дыхания от изучаемых внутренних и внешних факторов.

**Задача.** Определить активность каталазы:

- 1) в молодых, зрелых и старых листьях;
- 2) в зрелых листьях различных видов растений (хлорофитум, узумбарская фиалка, пеларгония);
- 3) в различных органах растения (корень, стебель, лист);
- 4) в наружных и внутренних частях мясистых органов растений (клубни, корнеплоды);

5) в сухих, набухших и наклюнувшихся семенах ячменя.

Общие результаты работы по вариантам записать по образцу табл.1, вычислить среднюю для каждого варианта.

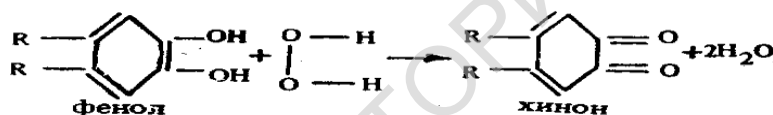
#### Работа 4. Обнаружение активности пероксидазы

**Цель:** обнаружить и сравнить активность пероксидазы в различных растительных объектах

**Объекты, реактивы, оборудование:** листья разного возраста, проростки растений, клубни картофеля, корнеплоды, сухие и наклюнувшиеся семена; 0,3%  $H_2O_2$ , раствор бензидина; пробирки, воронки, пипетки на 2 мл, штативы для пробирок, ступки фарфоровые, лезвия, фильтровальная бумага.

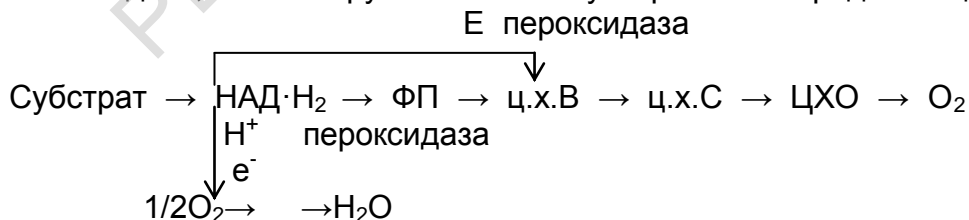
#### Краткие сведения

Пероксидаза является протеидом, состоящим из белка и простетической группы – железопорфирина. Установлено, что пероксидаза катализирует окисление различных циклических (фенолы, ароматические амины) и гетероциклических соединений кислородом перекиси водорода. Реакция идет согласно уравнению:



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

Вместе с тем установлено, что пероксидаза способна функционировать как типичная оксидаза, катализируя окисление субстрата кислородом воздуха:



Так, пероксидаза с одной стороны, может окислять кислородом воздуха  $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ , с другой — передавать электроны, полученные от него, на различные акцепторы (например, на цитохром С). В обоих случаях пероксидаза является звеном ЭТЦ дыхания.

Пероксидаза обнаружена практически во всех органоидах клетки и в цитоплазме. Ее легко выделить растиранием растительной ткани в воде или ацетатном буфере (рН 5,4). Обнаружение активности пероксидазы основано на ее способности в присутствии  $\text{H}_2\text{O}_2$  окислять бесцветные фенольные соединения до окрашенных хинонов.

### Ход работы

При определении активности пероксидазы растительную ткань (около 200 мг) растереть в ступке с водой, слить в пробирку и довести водой до 5 мл. Для сравнения активности пероксидазы в различных объектах следует брать равное по сухой массе количество материала. Полученную смесь отфильтровать в сухую пробирку через увлажненный складчатый фильтр. Количество фильтрата должно быть около 2 мл. К этой вытяжке добавить 2 мл 0,3% перекиси водорода и 2 мл 1,5% раствора бензидина. Встряхнуть пробирку и через 30 с определить интенсивность посинения по 4-балльной шкале.

Результаты записать по форме табл.1.

Таблица 1

Вариант опыта	Активность пероксидазы, балл

Сделать вывод об активности пероксидазы в исследуемых объектах.

**Задача.** Изучить активность пероксидазы в зависимости:

- 1) от степени прорастания семян (сухие, наклюнувшиеся);
- 2) от видовой специфики запасавшей ткани разных видов растений (мякоть картофеля, яблока, моркови);
- 3) от типа ткани определенного органа (кожура, глазки, мякоть клубня картофеля);
- 4) от возраста листа (молодой, зрелый, старый).

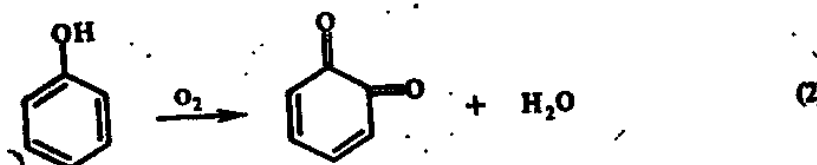
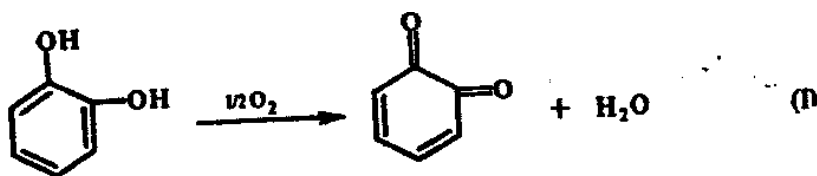
### Работа 5. Определение активности полифенолоксидазы в растительных тканях (по А.Н. Бояркину)

**Цель:** Определить активность полифенолоксидазы в различных частях растений и изменение ее активности с возрастом растительных тканей.

**Объекты, реактивы, оборудование:** 0,07М фосфатный буфер, рН 7,0—7,4; 1%-й раствор пирокатехина (свежеприготовленный); 0,02%-й раствор диметил-р-фенилендиамина в воде (свежеприготовленный); фарфоровые ступки с пестиком; мерные колбы объемом 25 мл; стеклянные стаканы объемом 50 и 100 мл; средние стеклянные воронки; пипетки объемом 2 и 5 мл; автоматические пипетки; бумажные фильтры; ФЭК или спектрофотометр; стеклянные кюветы, листья и корни проростков гороха различного возраста

### Краткие сведения

Полифенолоксидаза (ПФО), известная также как катехолоксидаза, фенолоксидаза или о-дифенол: кислород оксидоредуктаза катализирует окисление о-дифенолов до о-дихинонов (дифенолоксидазная, или катехолазная, активность, см. уравнение 1), а также о-гидроксילирование монофенолов (монофенолгидроксилазная, или крезолозная, активность, см. уравнение 2).



Только катехолоксидаза (ПФО) способна осуществлять о-гидроксилирование фенолов. Обычно в норме дифенолоксидазная активность значительно превышает монофенолгидроксилазную активность этого фермента. Гидроксилирование и окисление составляют две главные реакции в синтезе и расщеплении фенолов растения.

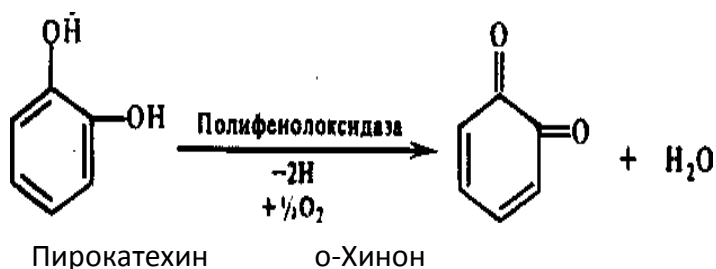
Полифенолоксидаза — медьсодержащий фермент, субстратами которого могут быть катехол, хлорогеновая, галловая кислоты, пирокатехин и другие о-дифенолы. Полагают, что ПФО осуществляет окисление по одноэлектронному механизму. Это сопряжено с образованием свободных радикалов субстратов реакции, а также, возможно, с возникновением активированных форм кислорода. Оптимум активности рН лежит в довольно широких пределах (рН 5,0—7,0). Характерной особенностью фермента является низкое сродство к кислороду, поэтому для выявления максимальной активности фермента необходима хорошая аэрация субстратов.

Катехолоксидаза — наиболее изученная и преобладающая форма фенолоксидазы в растениях. В клетках высших растений ПФО локализована в основном в пластидах всех типов (в хлоропластах, лейкопластах) и находится в латентном состоянии (прополифенолоксидаза). Активация латентной формы ПФО происходит при действии детергентов, жирных кислот, протеаз и некоторых других воздействиях. Физиологическая роль ПФО остается недостаточно ясной. Показано изменение ее активности в онтогенезе растений (активация ПФО при старении), при повреждениях и патогенезе.

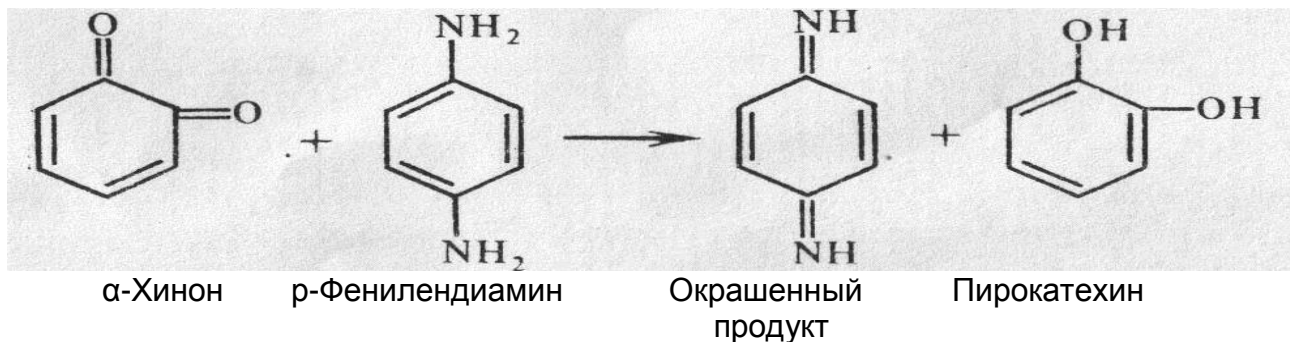
Активность ПФО может быть определена измерением скорости окисления фенолов (в ультрафиолетовой области спектра) или по образованию окрашенных продуктов. Однако механизм реакции сложен; он связан с образованием ряда последующих полимерных продуктов, поэтому определение активности фермента по скорости развития окраски в реакционной смеси возможно лишь на коротком начальном этапе реакции.

Более удачным является определение активности ПФО по развитию окраски в окислительно-восстановительных реакциях, сопряженных с окислением фенолов. С этой целью используют систему пирокатехин-р-фенилендиамин или пирокатехин-диэтил-о-фенилендиамин.

Реакция протекает следующим образом:







### Ход работы.

Навеску растительного материала (250—500 мг) растирают в ступке с небольшим количеством (10—15 мл) фосфатного буфера. Растертую массу переносят количественно в мерную колбу, доводят буфером точно до метки, хорошо перемешивают и оставляют на 10—15 мин. Затем раствор фильтруют через двойной бумажный фильтр или центрифугируют 10 мин при 4000 об/мин. Фильтрат (или надосадочную жидкость) используют для определения активности фермента.

Активность фермента исследуют фотометрически на ФЭКе ( $\lambda = 590$  нм). Об активности фермента судят по времени развития окраски до определенной оптической плотности (значение оптической плотности  $D$  — выбирают в зависимости от скорости образования окраски в пределах от 0,025 до 0,4).

Для анализа каждой биологической пробы используют три одинаковые кюветы для ФЭКа: одну контрольную и две опытные (две аналитические повторности из одной биологической пробы). Во все три кюветы вносят: 2 мл вытяжки, 2 мл буферного раствора, 2 мл диметил-о-фенилендиамина.

Затем в контрольную кювету приливают 2 мл воды, устанавливают ее в контрольную (дальнюю) подставку ФЭКа и вводят в световой луч.

Закрывают кюветную камеру и ручками грубой и тонкой регулировки устанавливают нуль на шкале оптической плотности по контрольному образцу.

Одну из опытных кювет ставят в держатель и вводят ее в световой луч.

Автоматической пипеткой добавляют в опытную кювету 2 мл раствора пирокатехина и одновременно включают секундомер. Пробу хорошо перемешивают стеклянной палочкой. Затем закрывают кюветную камеру и следят за развитием окраски по шкале оптической плотности. Замечают по секундомеру время достижения необходимой оптической плотности. Аналогичные изменения производят и для второй опытной кюветы.

Расчет активности ведут по формуле

$$A = \frac{D\alpha\beta\gamma}{td}$$

где  $A$  — активность фермента (относительные единицы на 1 г сырой массы за 1 с);  $D$  — зарегистрированная в опыте оптическая плотность;  $t$  — время (с);  $d$  — толщина кюветы, (см);  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  — факторы разведения:  $\alpha$  — отношение количества жидкости, взятой для приготовления вытяжки (мл к массе навески, г);  $\beta$  — степень дополнительного разведения вытяжки после центрифугирования (если это требовалось);  $\gamma$  — степень постоянного разведения вытяжки в кювете (в наших условиях равна 4).

Результаты запишите в таблицу.

Таблица 1.

Вариант	Оптическая плотность (D)	Активность фермента, ед/г•с

Сделать вывод об активности полифенолоксидазы в различных растительных объектах.

## Работа 6. Обнаружение активной амилазы в растительном материале

**Цель:** обнаружить активную амилазу в различном растительном материале.

**Объекты, реактивы, оборудование:** сухие и проросшие семена злаков, бобовых, масличных растений, 0,1, 0,5 и 2% крахмальный клейстер, 20% HCl, стандартный разбавленный раствор I<sub>2</sub> в KI, подогретая вода (35-40<sup>0</sup>C), глицерин; пробирки, воронки, пипетки на 1 мл, штативы для пробирок, цилиндры на 10 мл, ступки фарфоровые, пипетки на 5 мл, бумажные фильтры.

### Краткие сведения

Запасные вещества растений (крахмал, белки, жиры и другие высокополимерные соединения) обладают относительно низкой химической активностью. При прорастании семян, корневищ, клубней они гидролизуются до простых и более активных веществ. Этот процесс осуществляется с участием специфических ферментов - гидролаз. Гидролитический распад запасного крахмала может протекать при участии четырех видов гидролаз: α-амилазы, β-амилазы, глюкоамилазы и амилопектин-1,6-глюкозидазы. Фосфоролитический распад ассимиляционного крахмала осуществляется ферментом α-глюканфосфорилазой. По мере набухания сухих семян в период прорастания активность гидролитических ферментов возрастает, при этом содержание крахмала снижается, а сахаров возрастает.

Одно из распространенных запасных веществ – крахмал состоит из остатков глюкозы (C<sub>6</sub>H<sub>10</sub>O<sub>5</sub>)<sub>n</sub> и представляет собой смесь двух полимеров: амилозы и амилопектина. Амилоза – линейный полимер, амилопектин - полимер с многократно разветвленной цепью. В связи с особенностями строения гидролиз этих соединений под действием амилазы протекает по-разному. Амилоза сразу расщепляется на молекулы дисахара мальтозы, амилопектин - постепенно, через декстрины (ряд промежуточных продуктов со все более укороченной цепью). Дальнейшее расщепление мальтозы до глюкозы осуществляется уже другим ферментом - мальтозой.

Степень гидролиза крахмала определяется по реакции декстринов с йодом. Крахмал при этом дает синий цвет, а продукты его начального расщепления – амилодекстрины – фиолетовый, эритродекстрины – красный, ахродекстрины - оранжевый, продукты же глубокого гидролиза – мальтодекстрины и мальтоза – не дают реакции с йодом и принимают цвет его раствора.

В покоящихся семенах и других запасующих органах (клубни, корнеплоды) активность амилазы незначительна. При их прорастании она во много раз

возрастает. Причем высокая активность фермента обнаруживается там, где в качестве запасного вещества откладывается крахмал. В органах, содержащих другие запасные вещества, этот фермент менее активен или вовсе не обнаруживается.

### Ход работы

Для обнаружения активности амилазы используют проросшие семена. В качестве контроля берут сухие семена тех же растений. Для лучшей экстракции фермента желательно пользоваться размельченным материалом.

Для приготовления вытяжки фермента в 2 пробирки берут по 3 г размельченных проросших и 2 г непроросших семян, заливают 10 мл теплой воды (35–40°C) в каждую, добавляют с 1–2 капли глицерина, встряхивают содержимое и настаивают 30 мин. Затем смесь фильтруют в чистые пробирки через складчатый фильтр, смоченный водой.

Пока извлекается фермент, в штатив ставят 2 ряда пробирок по 8 шт. и в первых пробирках каждого ряда готовят реакцию смесь: наливают по 10 мл 0,5% крахмального клейстера и добавляют по 3 мл экстракта амилазы из проросших и непроросших семян, тщательно перемешивают, встряхивают. В остальные семь пробирок наливают по 5 мл раствора йода. Далее по 1,0 мл реакционной смеси переносят пипеткой в первую пробирку с йодом соответствующего ряда. Пипетки оставляют в пробирках с реакционной смесью. Через каждые 2 мин по 1,0 мл реакционной смеси вносят в следующие пробирки с йодом соответствующего ряда (по возможности одновременно). Степень гидролиза крахмала прямо пропорциональна продолжительности действия на него фермента. Однако, в зависимости от активности последнего в проросших и непроросших семенах получают различные продукты расщепления крахмала, что видно по окраске содержимого одинаковых по счету пробирок в каждом ряду. Если окажется, что активность фермента невелика, то для получения полного набора продуктов расщепления крахмала необходимо увеличить количество вытяжки фермента или время взаимодействия его с крахмалом (до 5 мин). При низкой активности фермента изменение окраски реакционной смеси в пробирке под действием йода может маскироваться синим цветом, вызванным избытком нерасщепленного крахмала. В этом случае вместо 0,5% крахмального клейстера берут 0,2%.

Провести гидролиз и полученные данные записать по форме табл. 1. Если гидролиз за время опыта (например, 12 мин) не прошел до конца, что определяется по окраске декстринов, в последней графе отмечают низкую активность фермента.

Таблица 1

Вариант опыта	Окраска продуктов гидролиза через интервалы времени, мин						Время гидролиза, мин		
	0	2	4	6	10	12	начало	конец	полный

Сделать вывод об активности амилазы в исследуемых объектах. Сравнить активность амилазы в сухих и проросших семенах. Перед началом работы желательно ознакомиться с характером окраски различных декстринов в демонстрационном опыте.

## **Работа 7. Влияние температуры на активность амилазы**

**Цель:** изучить влияние температуры на активность амилазы в растительном материале

**Объекты, реактивы, оборудование:** проросшие семена ячменя, 0,2 % крахмальный клейстер, раствор йода, разбавленный в 10 раз, пробирки, пипетки на 1 мл с делениями, пипетки на 5 мл, цилиндры на 10 мл, ступки фарфоровые, воронки, штативы для пробирок, стаканы со снегом, стаканы с водой 45<sup>0</sup>С, термометры, бумажные фильтры, держатели для пробирок, спиртовки, водяные бани, кварцевый песок.

### **Краткие сведения**

Зависимость активности ферментов от температуры обычно выражается одновершинной кривой с максимум в пределах 40–60<sup>0</sup>С. Эти температуры оптимальны для большинства ферментов, хотя температурный оптимум для каждого в отдельности лежит в более узком пределе. Восходящий отрезок кривой свидетельствует о том, что с увеличением температуры скорость ферментативной реакции, как и любой химической реакции, возрастает. Причиной этого является увеличение кинетической энергии молекул субстрата и фермента, а, следовательно, числа их соударений и взаимодействий. Но если для обычной химической реакции при увеличении температуры на 10<sup>0</sup>С скорость возрастает примерно в 2 раза, то для ферментативных реакций не существует постоянного значения Q<sub>10</sub>, так как в данном случае эта зависимость несколько сложнее. При нагревании свыше 60<sup>0</sup>С наступает постепенная денатурация пространственной структуры белковой части фермента, в связи с чем он теряет активность. Вместе с тем, имеются очень устойчивые к нагреванию ферменты, например рибонуклеазы, пероксидаза корней хрена, ферменты термофильных синезеленых водорослей.

Обнаружение температурной зависимости активности амилазы и сахарозы основано на том, что равные количества реакционной смеси (вытяжка фермента и субстрат) выдерживаются одинаковое время при различных температурах. По характеру образованных продуктов гидролиза судят о глубине расщепления субстрата, которая находится в прямой зависимости от активности фермента.

### **Ход работы**

Приготовить вытяжку амилазы из проросших семян ячменя. Растереть в фарфоровой ступке примерно 5 г семян ячменя с небольшим количеством кварцевого песка. Насыпать в пробирку (на 1,5 см), залить 10 мл теплой воды (35–40<sup>0</sup>С), смешать с 1–2 каплями глицерина, встряхнуть содержимое и настоять 30 мин. По истечении указанного времени вытяжку профильтровать через увлажненный складчатый фильтр в чистую пробирку.

Затем в 3 чистые пробирки налить по 5 мл 0,2% крахмального клейстера и первую пробирку поставить в стакан со снегом (0<sup>0</sup>С), вторую оставить при комнатной температуре (22–23<sup>0</sup>С), третью поместить в водяную баню (40<sup>0</sup>С) на 10 мин. Пока крахмальный клейстер приобретает температуру окружающей среды, в четвертую пробирку налить 3 мл вытяжки амилазы, прокипятить 3 мин на

спиртовке (100<sup>0</sup>С), чтобы инактивировать фермент, и добавить 5 мл клейстера для получения реакционной смеси. Через 10 мин в подготовленные ранее 3 пробирки с клейстером, выдержанные при различных температурах, добавить по 3 мл вытяжки фермента и встряхнуть для получения реакционной смеси.

Далее подготовить 4 пробирки и заполнить их по 5 мл слабого раствора йода. Через 5 мин после добавления фермента к крахмальному клейстеру из пробирок с реакционной смесью, находящихся при разных температурах, взять по 1,0 мл и внести в пробирки с йодом. Пробирки с реакционной смесью должны все время находиться в заданных температурных условиях. В связи с тем, что за исследуемое время полный гидролиз может не произойти, об активности фермента следует судить по окраске содержимого пробирках с раствором йода: фиолетовая — 1 балл, красная — 2, оранжевая — 3, желтая — 4 балла. Полученные данные записать по форме табл. 1

Таблица 1

Температура, <sup>0</sup> С	Окраска декстринов
0	
22	
40	
100	

Используя данные таблицы, вычертить кривую зависимости активности фермента от температуры и сделать вывод о положении ее температурного оптимума.

## Работа 8. Влияние pH среды на активность амилазы

**Цель:** изучить влияние pH среды на активность амилазы

**Объекты, реактивы, оборудование:** вытяжка амилазы из проросших семян ячменя, 0,1н растворы HCl и NaOH, 0,2% крахмальный клейстер, разбавленный раствор йода; пробирки, пипетки на 2 и 5 мл с делениями и без делений, водяная баня, штативы и держатели для пробирок.

### Краткие сведения

Активность ферментов зависит от pH среды. Эта зависимость выражается кривой с максимумом, положение которого у разных ферментов существенно различается. Так, оптимум активности кислой фосфатазы лежит в пределах pH 3,0–4,0, хлорофиллазы при pH 5,9, лиазы и рибонуклеазы при pH 8,0. При значениях pH ниже или выше оптимума активность фермента падает. Это объясняется тем, что изменение соотношения концентрации ионов H<sup>+</sup> и OH<sup>-</sup> (по сравнению с оптимальным) вызывает нарушение структуры белковой части фермента и, что особенно важно, его активного центра. Это приводит к частичной или полной инактивации фермента. Если же ионизирован и субстрат, то действие выражено еще сильнее.

Опыт по выяснению влияния pH на активность фермента заключается в том, что в реакционную среду, состоящую из субстрата и вытяжки фермента,

вводится необходимое количество кислоты или щелочи для создания определенного рН. Можно пользоваться вытяжками фермента в буферных средах с разным значением рН. Через установленное время определяют активность фермента по характеру образующихся продуктов гидролиза.

### Ход работы

Приготовить вытяжку амилазы из проросших зерен ячменя (аналогично предыдущей работе). Растереть в фарфоровой ступке примерно 5 г семян ячменя с небольшим количеством кварцевого песка. Насыпать в пробирку (на 1,5 см), залить 10 мл теплой воды (35–40<sup>0</sup>С), смешать с 1–2 каплями глицерина, встряхнуть содержимое и настоять 30 мин. По истечении указанного времени вытяжку профильтровать через увлажненный складчатый фильтр в чистую пробирку.

В штатив поставить в два ряда по 4 пробирки.

В 4 пробирки 1-го ряда налить по 4 мл 0,2% крахмального клейстера и создать необходимое значение рН в каждой, добавляя в первую — 1 мл 0,1н НСl (рН 3), во вторую — 0,2 мл 0,1н НСl и 0,8 мл воды (рН 5,0), в третью — 1 мл воды (рН 7,0), в четвертую — 1 мл 0,1н NaOH (рН 9,0). Внести в каждую по 3 мл вытяжки фермента, перемешать и оставить на 15 мин при комнатной температуре. Пока идет расщепление крахмала, в 4 пробирки 2-го ряда налить по 5 мл разбавленного раствора йода. Через 15 мин из каждой пробирки с соответствующим значением рН взять по 1,0 мл реакционной смеси и внести в пробирки с йодом. По характеру продуктов гидролиза при различных значениях рН оценить активность фермента в баллах. Результаты записать по форме табл. 1.

Таблица 1

рН	Продукты гидролиза		Активность фермента, балл
	название	окраска (рисунок)	
3			
5			
7			
9			

Построить график зависимости активности амилазы от рН и сделать вывод об значении рН, при котором амилаза максимальна активна.

## **ВОПРОСЫ И ЗАДАЧИ ПО ТЕМЕ**

### **«ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ. ОСНОВНЫЕ ВЕЩЕСТВА РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ И ИХ ПРЕВРАЩЕНИЯ»**

1. В две пробирки налили одинаковое количество вытяжки растительной ткани. Во вторую пробирку добавили немного 20% HCl и прокипятили. Затем в обе пробирки внесли столько же реактива Фелинга, сколько и вытяжки, и вновь прокипятили. Какие выводы о содержании в материале редуцирующих и нередуцирующих сахаров можно сделать, если: **а)** в обеих пробирках цвет жидкости не изменился и осадка нет; **б)** в первой пробирке осадок отсутствует, а во второй появился; **в)** в первой и второй пробирках выпало в осадок одинаковое количество закиси меди; **г)** в первой пробирке количество осадка соответствует 2 баллам, во второй — 4 баллам.

2. Водный экстракт белков из клубней картофеля дал более четкую биуретовую реакцию, чем экстракт с помощью слабых нейтральных солей. Почему?

3. В непроросших семенах льна не обнаружены углеводы. При их прорастании появляется крахмал и растворимые сахара. Каково их происхождение?

4. В непроросших семенах фасоли много крахмала (4 балла). В прорастающих семенах количество его снижается почти вдвое, но содержание редуцирующих сахаров оказывается незначительным. Почему?

5. Какие запасные вещества преобладают в семенах большинства видов растений, почему?

6. Почему подмороженные клубни картофеля приобретают сладкий вкус?

7. В три пробирки налили одинаковое количество крахмального клейстера, добавили по 0,5 мл вытяжки амилазы и выдержали в течение 15 мин при 0,35 и 100°. После добавления йода продукты в первой пробирке дали фиолетовую окраску, во второй — желтую, в третьей — синюю. Объяснить полученный результат.

8. Изучали зависимость глубины гидролиза крахмала от времени действия фермента. Однако вместо ожидаемого последовательного изменения окраски образующихся под действием йода декстринов от фиолетовой через красную, оранжевую к желтой во всех пробирках был голубовато-желтый цвет. В чем причина неудачи опыта? Играет ли роль качество крахмала, а именно — соотношение составляющих его полимеров?

9. На пластинку из крахмально-желатиновой смеси поместили срезы сухих и набухших семян кукурузы и подсолнечника. Через 40 мин семена убрали и пластинку залили разбавленным раствором йода. Каков ожидаемый результат опыта, почему?

10. В каких органах дыхание протекает более интенсивно: листьях, цветах, стеблях, почках, в запасающей паренхиме?

11. В каких тканях интенсивность дыхания выше: в тапетуме пыльников или мякоти яблока; в кожуре, глазках или, запасающей паренхиме клубней, картофеля? Почему?

12. 15 г почек выделили за 30 мин 3 мг CO<sub>2</sub>. Определить интенсивность дыхания на 1 г сухого веса в час, если известно, что сухое вещество в почках составляет 40%.

13. Сколько CO<sub>2</sub> выделяет 1 кг семян за 10 суток, если известно, что интенсивность дыхания этих семян равна 0,1 мг CO<sub>2</sub> на 1 г сухого вещества в час (сухое вещество в семенах составляет 63%)?

**14.** Вредно ли в помещении содержать декоративные растения, поглощающие кислород, необходимый человеку? Какое количество кислорода поглотят растения общим весом 2 кг в комнате объемом 45 м<sup>2</sup> за 10 ч, если известно, что средняя интенсивность их дыхания 12 мл О<sub>2</sub> на 1 г в сутки? Доказательство подтвердить расчетом.

**15.** На свету при 25° растение интенсивно поглощало СО<sub>2</sub>. При повышении температуры до 40° поглощение СО<sub>2</sub> сменилось его интенсивным выделением. Объяснить причину изменения газообмена.

**16.** Почему для лучшей сохранности овощей в хранилище, поддерживается низкая температура?

**17.** Каков будет состав запасных веществ семян, если их дыхательный коэффициент равен 0,3; 0,8; 1,0?

**18.** В наклюнувшихся семенах ячменя ДК был равен 0,8. При дальнейшем прорастании семян он поднялся до 1,4. Почему?

**19.** Почему зерно, заложенное на хранение, должно иметь влажность не выше 12—14%? Что произойдет, если влажность зерна будет выше?

**20.** Какую роль играет кислород в процессах дыхания?

**21.** Какое минимальное содержание кислорода во внешней среде не оказывает отрицательного влияния на продуктивность дыхания?

**22.** Объясните причины накопления спирта в плодах?

**23.** При каких условиях в семенах накапливается спирт?

**24.** Может ли накапливаться спирт в корневой системе?

**25.** Почему растения не могут длительное время находиться в среде бедной кислородом, хотя и не погибают сразу после попадания в анаэробные условия?

**26.** Как влияет повышение влажности семян на интенсивность их дыхания?

**27.** Некоторые растения (фикусы, орхидеи и др.) формируют воздушные корни. Какова их роль в жизни растений?

**28.** Является ли отсутствие высокой ферментативной активности в гомогенате растительной ткани доказательством того, что этот фермент малоактивен и в самом растении?

**29.** Почему после первых морозов становятся более сладкими и вкусными ягоды рябины, калины и некоторых других растений?

**30.** Как влияет температура на интенсивность дыхания растений?

**31.** С какой целью в пивоварении используют гиббереллин?



## Тема 6. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Развитие организма представляет собой процесс реализации генетической информации, имеющейся в зиготе, и включает становление многоклеточности, дифференциацию клеточных комплексов в многоклеточной системе и их последовательные морфогенетические изменения.

**Рост** растения — представляет собой одну из составляющих процесса развития и означает необратимое увеличение размеров, объема и массы, связанное с новообразованием элементов структуры организма. Он складывается из роста клеток, тканей и органов. **Развитие** растения — качественные изменения структуры и функций растения и его отдельных частей — органов, тканей и клеток, возникающие в процессе онтогенеза.

Общая закономерность роста — его неравномерность, или периодичность, обусловленная внутренними причинами. Вначале рост органа или всего растения происходит медленно, затем быстрее и потом снова замедляется. Нарастание общей массы органа или растения графически выражают в виде плавной S-образной кривой роста Ю.Сакса, а скорость роста, или прирост массы, в виде плавной более или менее симметричной кривой с одним максимумом. Аналогично изменяются и линейные размеры.

К числу важных внутренних факторов регуляции роста и развития растений относятся образующиеся в растении химические соединения с высокой физиологической активностью, называемые **ростовыми веществами**, или **фитогормонами**. Это ауксины, гиббереллины, цитокинины и ингибиторы роста (абсцизовая кислота и этилен). Для указанных веществ характерно образование в одних тканях и органах растения, в то время как их физиологическое действие, как правило, проявляется в других тканях-мишенях или органах (этилен является исключением). Физиологическое действие фитогормонов проявляется при чрезвычайно малых концентрациях. **Фитогормоны** — относительно низкомолекулярные органические соединения природного происхождения, запускающие сложную последовательность биохимических реакций, конечным проявлением которых является изменение морфологии и (или) физиологии ткани или органа. Они выступают посредниками между наследственно закрепленными функциональными программами и влиянием факторов внешней среды и должны как можно более гармонично приспособлять состояние растений к внешним условиям, координируя разнообразные жизненные функции (рост, развитие, усвоение  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , устойчивость и др.) к неблагоприятным жизненным факторам.

В зависимости от физиологического состояния растения, концентрации и соотношения (баланса) фитогормонов, могут оказывать стимулирующее или тормозящее действие на тот или иной физиологический процесс и общий уровень функциональной активности растения.

Фитогормоны влияют на клетки, которые обладают компетентностью к ним. Компетентность, т. е. способность специфически отвечать на воздействие гормона, определяется прежде всего наличием в клетках рецепторов фитогормонов. Предполагают, что первый этап взаимодействия гормона с клеткой включает образование гормон-рецепторного комплекса. Выделение и исследование рецепторов фитогормонов и определение функциональной роли гормон-рецепторного комплекса составляют в настоящее время одно из наиболее актуальных направлений в изучении механизма действия гормонов.

Синтезировано много искусственных регуляторов роста растений, которые широко применяют: при укоренении черенков и для нарушения или вызывания состояния покоя растений, для увеличения их размеров; получения партенокарпических (бессемянных) плодов, для подавления развития сорняков (гербициды); опадения листьев; ускорения опадения излишних завязей и предупреждения предуборочного опадения плодов (дефолианты) и предуборочного подсушивания растений на корню, ускоряющего их созревание и облегчающего машинную уборку урожая (десиканты).

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

Взаимодействие внешних и внутренних факторов обеспечивает путь развития организма, который подчиняется схеме адаптивной реакции:

стимул→восприятие →передача→реакция→адаптация.

Специфическое сочетание гормональных, трофических факторов и физико-химических условий индуцирует запуск (развертывание) определенных генетических программ во времени (определенной последовательности), формообразование и адаптацию растительного организма к конкретным условиям существования, что в итоге обеспечивает устойчивое развитие и размножение организма.

Развитие — авторегулируемый процесс реализации генетической информации. Однако морфогенез у растений очень пластичен, что создает основу для их адаптации к изменениям условий окружающей среды в широком диапазоне.

Таким образом, рост и развитие – это процессы, которые протекают по генетически заданной программе, координируются фитогормонами и модифицируются факторами внешней среды.

## **Работа 1. Влияние фитогормонов на рост семядолей**

**Цель:** определить влияние фитогормонов на рост семядолей отдельных видов растений.

**Объекты, реактивы, оборудование:** раствор АБК в концентрации 1 мг/л; 6-БАП — 10 мг/л; 6-БАП — 100 мг/л, технические и торсионные весы, чашки Петри, фильтровальная бумага.

### **Краткие сведения**

Прорастание семян сопровождается активизацией в них метаболизма. В семядолях при прорастании происходит активация и новообразование ферментных систем, необходимых как для обеспечения использования запасных веществ, так и для превращения семядолей из запасящего органа в зеленый лист. Эти процессы протекают под контролем осевых частей зародыша. Большая роль в этом контроле принадлежит фитогормонам (интегративная функция). При прорастании семян фитогормоны поступают в семядоли из осевых частей зародыша и влияют на развитие активности ферментов, участвующих в распаде запасных веществ. Образующиеся при этом продукты распада поступают в осевые части зародыша и обеспечивают их рост.

Высокой чувствительностью к экзогенным фитогормонам обладают изолированные семядоли тыквы, так как после изоляции в них происходит быстрое, истощение запаса эндогенных гормонов.

В работах О. Н. Кулаевой было показано, что экзогенный цитокинин значительно активизирует рост семядолей. При этом влияние цитокинина распространяется на все стороны формирования внутриклеточных структур и обмен веществ семядолей. Цитокинин резко ускоряет использование в клетках семядолей запасных веществ, ускоряет и усиливает формирование мембранного аппарата хлоропластов — гран и ламелл стромы, рост хлоропластов и их деление. Цитокинин стимулирует формирование митохондриального аппарата клеток семядолей, развитие эндоплазматического ретикулума (в основном шероховатого).

В соответствии с активизацией роста семядолей и процессов внутриклеточной дифференциации, связанной с их превращением в зеленый лист, цитокинины запускают в семядолях синтез самых разных ферментов, необходимых для развертывания указанных физиологических программ. Цитокинин увеличивает в семядолях активность эндопептидазы, участвующей в гидролизе белков, щелочной и кислой пирофосфатаз, которые разрушают пирофосфат, образующийся при синтезе различных биополимеров, и тем самым способствуют протеканию этих синтезов. Цитокинин активирует мальик-энзим, участвующий в обмене органических кислот, и рибулезобисфосфаткарбоксилазу — ключевой фермент фотосинтеза. Ферменты по степени их активации цитокинином можно разделить на две группы: одна по своему ответу на фитогормон коррелирует с ростом семядолей, другая — с накоплением в них хлорофилла. Ферменты первой группы более тесно связаны с программой роста, второй — с биохимической дифференциацией хлоропластов.

Цитокинин стимулирует синтез белка в клетках, действуя на разных уровнях этого процесса. Гормон активирует синтез РНК, увеличивает число рибосом в клетке, повышает их активность в синтезе белка.

Антагонистом цитокинина во всех описанных выше процессах является АБК. Она прекращает рост изолированных семядолей тыквы, ингибируя как рост

клеток, так и их деление, подавляет процессы внутриклеточной дифференциации, формирование мембранного аппарата хлоропластов, угнетает синтез ферментов, связанных как с ростом семядолей, так и с дифференциацией в них хлоропластов. Между АБК и цитокинином проявляется четкий антагонизм: цитокинин снижает ингибирующее действие АБК, АБК подавляет вызванную цитокинином стимуляцию перечисленных процессов.

Угнетение синтеза белка в изолированных семядолях тыквы под действием АБК происходит как за счет подавления синтеза РНК, так и путем торможения формирования полисом. АБК тормозит синтез хлорофилла, действуя на образование и транспорт  $\delta$ -аминолевулиновой кислоты и на ферменты, участвующие в ее синтезе. Действие и цитокинина, и АБК, как любого фитогормона зависит от их концентрации.

### Ход работы

Семена тыквы, фасоли, гороха, рапса проращивают в течение 96 ч на влажной фильтровальной бумаге в темноте при температуре  $+25^{\circ}\text{C}$ , затем отделяют семядоли от растения и помещают в чашку Петри на воду, ставят чашку в термостат при температуре  $+25^{\circ}\text{C}$ . В изолированных семядолях в темноте происходит быстрое истощение эндогенных гормонов. Через 24 ч семядоли переносят на исследуемые растворы и помещают в фототермокамеру при температуре  $+28^{\circ}\text{C}$  и круглосуточном освещении на 48 ч. Исследуемые растворы: контроль — дистиллированная вода; АБК — 1 мг/л; 6-БАП — 10 мг/л; 6-БАП — 100 мг/л.

Развитие семядолей представляет собой процесс, в течение которого одновременно идет новообразование структурных элементов клетки и расходование ее запасных веществ. Сухая масса при этом практически не меняется. В связи с этим рост изолированных семядолей тыквы удобно определять по изменению их сырой массы.

В связи с этим, взвешивают на технических весах все семядоли каждого варианта, подсчитывают их количество и определяют среднюю массу каждой семядоли. Результаты взвешиваний заносят в таблицу.

Таблица 1

Вариант	Масса семядолей, мг			
	1	2	3	среднее
контроль				
АБК, 1 мг/л				
6-БАП, 10 мг/л				
6-БАП, 100 мг/л				

Задача. Определить изменение сырой массы семядолей в зависимости от:

- 1) вида растения;
  - 2) от химической природы регуляторов роста;
  - 3) от концентрации биологически активного вещества.
- Средние показатели записать по образцу таблицы 2.

Таблица 2

Вариант	Масса семядолей, мг			
	Тыква	Фасоль	Горох	рапс
контроль				
АБК, 1 мг/л				
6-БАП, 10 мг/л				
6-БАП, 100 мг/л				

Сделать вывод об особенностях роста семядолей в зависимости от вида растения, от концентрации и химической структуры регулятора роста.

## Работа 2. Определение содержания хлорофилла в семядолях

**Цель:** определить влияние различных концентраций фитогормонов на содержание хлорофилла в изолированных семядолях отдельных видов растений.

**Объекты, реактивы, оборудование:** раствор АБК в концентрации 1 мг/л; 6-БАП — 10 мг/л; 6-БАП — 100 мг/л, CaCO<sub>3</sub>, 80%-й раствор этанола; ступки с пестиками; стеклянный фильтр №3, мерные колбы объемом 25 мл, цилиндры объемом 25 мл, колба Бунзена, пробирки, пипетки, сверло (пробковое) диаметром 0,5 см, фототермокамера с температурой 28<sup>0</sup>С, термостат, технические и торсионные весы, спектрофотометр.

### Ход работы

Навеску семядолей (200 мг) растирают в ступке с небольшим количеством песка и CaCO<sub>3</sub> (на кончике скальпеля), экстрагируют пигменты раствором этанола, фильтруют экстракт через стеклянный фильтр и доводят объем в мерной колбе до 25 мл. Оптическую плотность измеряют на спектрофотометре λ = 665 и 649 нм. Количество хлорофилла (a+b) определяют по формуле:

$$C_{a+b} = 6,45 \cdot E_{665} + 17,72 \cdot E_{649}, \text{ мг/л}$$

Пересчитывают количество хлорофилла на 1 г сырой массы.

Результаты измерений заносят в таблицу.

Таблица 1

Вариант	Оптическая плотность, ед		Количество хлорофилла, мг/л
	649, нм	665, нм	
контроль			
АБК, 1 мг/л			
6-БАП, 10 мг/л			
6-БАП, 100 мг/л			

Задача. Определить изменение содержания хлорофилла в семядолях в зависимости от:

- 4) вида растения;
- 5) от особенностей регулятора роста;
- 6) от концентрации биологически активного вещества.

Содержание хлорофилла в семядолях записать по образцу таблицы 2.

Таблица 2

Вариант	Количество хлорофилла, мг/л			
	Тыква	Фасоль	Горох	рапс
контроль				
АБК, 1 мг/л				
6-БАП, 10 мг/л				
6-БАП, 100 мг/л				

Сделать вывод об особенностях ростовых процессах в семядолях в зависимости от накопления в них фотосинтетических пигментов у различных растений, при воздействии на них регуляторами роста.

### Работа 3. Периодичность роста древесных растений.

**Цель:** изучить периодичность роста древесных побегов.

**Объекты, реактивы, оборудование:** древесные побеги ивы, березы, ольхи, тополя, линейка, калькулятор

#### Краткие сведения

По определению Д.А. Сабина, рост – это процесс новообразования элементов структуры организма, к которым относятся: макромолекулы, органеллы, клетки, органы и системы органов.

Рост побега, как и отдельных его частей, происходит неравномерно. Вначале наблюдается медленный рост, затем его скорость увеличивается, достигая максимума, потом снова наступает замедление роста и, наконец, он прекращается. Эта периодичность роста получила название большой кривой роста или кривой Ю. Сакса. В соответствии с этим законом происходит рост органелл, клеток, тканей, органов и организма в целом.

Периодичность роста побегов проявляется в том, что междоузлия, образующиеся в процессе его жизни, имеют неодинаковую длину: она увеличивается от основания побега к его середине, где достигает максимальной величины, а по направлению к верхушке – опять уменьшается. Эта закономерность может быть нарушена внешними факторами. Например, под влиянием засухи формируются более короткие междоузлия.

#### Ход работы

С помощью линейки у 5 побегов измерить длину каждого междоузлия. Рассчитать среднюю длину каждого междоузлия побега. Результаты записать в таблицу 1.

Таблица 1

№ побега	Порядковый номер междоузлия											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Средняя длина, см												

Используя средние данные, построить кривую Сакса. Для этого отложить на оси абсцисс порядковый номер междоузлия, а по оси ординат его длину. Обратите внимание на форму полученной кривой. Сделать вывод о периодичности роста побега.

Таблица 2

Вид растения	Порядковый номер междоузлия (средняя длина, см)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Ольха												
Береза												
Ива												
Тополь												

Сравнить характер кривой Сакса у различных видов растений. Результаты занести в таблицу 2. Сделать вывод об особенностях роста побегов различных древесных растений.

## **ВОПРОСЫ И ЗАДАЧИ ПО ТЕМЕ «РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ»**

1. Почему низкорослые фенотипы растений (горох, кукуруза, фасоль и др.) сильно реагируют на обработку гиббереллином, а высокорослые слабо?
2. Почему при удалении верхушки побега трогаются в рост ниже расположенные боковые почки и снимается апикальное доминирование?
3. Как объяснить появление и быстрый рост поросли после спиливания дуба, тополя, осины и других лиственных деревьев и почему нет такой поросли у сосны и ели?
4. Почему при обрезке деревьев и кустарников они становятся гуще, т.е. количество боковых ветвей увеличивается?
5. Как селекционеры добиваются быстрого роста листьев в начале вегетации растений?
6. Из семян обычных растений (яблони, сливы, вишни, дуба и других) можно вырастить карликовые деревья высотой всего 50-80 см, имеющих возраст десятки и даже сотни лет, способных цвести и формировать плоды. Передаётся ли их карликовость по наследству?
7. Когда растения растут быстрее днём или ночью?
8. Одинакова ли оптимальная температура для роста растений в течении дня и ночи?
9. Если перенести цветы (маки, тюльпаны и другие) из холодного помещения в более теплое, то они распускаются. Почему это происходит?
10. Какие анатомические изменения происходят в черешке листьев перед их опадением?
11. Какие физиологические изменения происходят в листьях при их опадении?
12. Почему вблизи уличных фонарей опадение листьев осенью замедляется?
13. Можно ли искусственным путём затормозить опадение листьев?
14. Можно ли искусственным путём ускорить опадение листьев?
15. Почему вблизи подземных теплотрасс листья на деревьях дольше сохраняют зелёную окраску и опадают позже?
16. Оказывает ли влияние продолжительность освещения на зацветание различных видов растений?
17. Хризантемы - цветы осени. Можно ли вызвать цветение хризантем летом?
18. Почему опытные овощеводы затеняют (прикрывают) грядки с редисом тёмной плёнкой или светонепроницаемыми ящиками и укорачивают их световой день?
19. Растение длиннодневной рудбекии, растущей на коротком дне, обработали вытяжкой листьев длиннодневного растения (озимой пшеницы), растущего на длинном дне, а второе растение рудбекии, обработали вытяжкой растения, растущего на коротком дне. Как это отразилось на цветении растений?
20. Одни длиннодневные растения (рожь) выращивали на длинном, другие - на коротком дне. У одних растений гиббереллина было значительно больше, чем у других. У каких растений гиббереллина было больше?
21. Одни короткодневные растения (просо) выращивали на длинном, другие - на коротком дне. Оказалось, что содержание гиббереллина у них разное. Как это отразилось на цветении этих растений?
22. В растениях ингибирован синтез триптофана. На содержании какого гормона и на интенсивности каких физиологических процессов это может отразиться?
23. Одну группу черенков растений обработали раствором индолилуксусной кислоты (ИУК), другую - гиббереллином. У какой группы черенков процесс корнеобразования пойдёт активнее?



24. Одни проростки гороха обработали ИУК, другие - гибберелином, у каких проростков рост в высоту пойдёт интенсивнее?
25. Одни цветущие растения (розы, гвоздики, хризантемы) поставили в сосуд с водой, другие – в раствор цитокинина (кинетина). Опытные растения (в кинетине) значительно дольше сохраняли свежесть. Объясните результаты опыта.
26. Как увеличить количество женских цветков на растениях огурца?
27. Как увеличить количество мужских цветков на растениях огурца?
28. Почему окуливание растений семейства тыквенных дымом перед цветением увеличивает урожай плодов?
29. В герметически замкнутый сосуд или отсек, где находятся свежесобранные зелёные плоды томатов, поставлена чашка с этиловым спиртом, куда добавлена концентрированная серная кислота. Какие результаты опыта можно ожидать на томатах?
30. Можно ли вызвать одновременное созревание плодов перед их уборкой?
31. Можно ли предотвратить преждевременное опадение цветков и плодов?
32. Какова максимальная продолжительность жизни семян?
33. Как получить бессемянные (партенокарпические) плоды томатов, груш, винограда и др. растений?
34. Можно ли затормозить рост в высоту и предотвратить полегание зерновых культур?
35. Можно ли изменить продолжительность вегетации растений и ускорить созревание урожая с помощью химических веществ?
36. Приготовили и высадили черенки от цветущей и вегетирующей бегонии. Какие черенки зацветут быстрее? Поясните.
37. Как правильно отобрать черенки для укоренения?
38. Как усилить корнеобразование у черенков?
39. Зависит ли проявление окраски антоцианов у растений от кислотности среды?
40. Можно ли использовать антоцианы в качестве индикатора кислотности среды?
41. Можно ли вырастить голубую розу?
42. Чем отличается состояние глубокого покоя от вынужденного?
43. В опыте с семенами белой акации одним из них прокололи оболочку, другие посеяли с неразрушенной оболочкой. Какие семена быстрее прорастут?
44. Срезанная в октябре веточка сирени, помещённая в оптимальные условия для роста, не распустилась. Чем это можно объяснить?
45. Какие условия требуется создать, чтобы срезанная в январе веточка сирени расцвела?
46. Глубина покоя клеток растений положительно коррелирует с их морозоустойчивостью. В молярный раствор сахарозы поместили срезы почек двух сортов яблонь. У первого сорта в клетках образовался вогнутый плазмолиз, у второго – выпуклый. Какой сорт находится в состоянии более глубокого покоя и является более устойчивым к морозу?
47. Происходят ли биохимические изменения у растений под снегом в связи с подготовкой к выходу из состояния покоя?
48. Почему луковицы лука или клубнелуковицы гладиолуса следует хранить в зимнее время в тёплом месте и особенно опасно чередовать температурные воздействия?
49. Меняется ли количественный и качественный состав сахаров в корнях сахарной свёклы в процессе зимнего хранения?
50. С какой целью вентилируют овощехранилища?
51. Почему раннеспелые сорта яблок не рекомендуется хранить рядом с позднеспелыми?

52. Можно ли продлить срок жизни срезанных цветов?
53. Каков механизм физиологического действия этилена на плоды, ускоряющее их созревание?
54. Как затормозить созревание плодов во время их хранения?
55. Как продлить состояние покоя, уменьшить прорастание клубней, корнеплодов и другой овощной продукции во время зимнего хранения и тем самым сократить потери в овощехранилищах?
56. Можно ли использовать свежееубранные клубни картофеля для посадки и получения второго урожая?
57. Как вывести семена из глубокого покоя?
58. Как вывести семена из вынужденного покоя?
59. Анализ углеводов показал, что в одном растении содержится больше сахаров, в другом - крахмала. Какое растение было более приспособлено к перенесению зимних условий?
60. Сеянцы сосны выращивали в трех вегетационных сосудах с почвой, влажность которой составила: 1) 30%; 2) 60%; 3) 90% от полной влагоемкости. Через 3 месяца была измерена длина главного побега сеянцев, которая оказалась в соответствующих сосудах равной: 1) 3,9 см; 2) 11,5 см; 3) 6,4 см. Как объяснить полученные результаты?
61. Почему не прорастают семена некоторых растений при наличии всех необходимых внешних условий (влаги, тепла, доступ кислорода)?
62. Перечислите приемы, при помощи которых можно: а) ускорять переход растений в состояние покоя; б) задерживать распускание почек; в) вывести почки из состояния покоя.
63. Каковы физиологические причины осеннего листопада у деревьев умеренной зоны.
64. Как определить, находятся ли почки в состоянии глубокого покоя или покой их вынужденный?
65. У двух растений подсолнечника были срезаны верхушки стеблей, после чего на поверхность среза одного из этих растений нанесли пасту, содержащую индолилуксусную кислоту. Распустятся ли у этих растений пазушные почки. Какой вывод можно сделать на основании этого опыта?
66. Почему озимые сорта злаков не цветут, если их посеять весной?
67. Длиннодневное двудольное растение выращивалось на коротком (10-ти часовом) дне, а короткодневное растение – на длинном (18-ти часовом) дне. Как будет происходить рост этих растений? Зацветут ли они?
68. На побеге яблони удалены все листья. Будут ли нормально развиваться плоды, оставшиеся на нем? Почему?
69. Часть побегов, не отделенных от растения, изолировали от света, остальные оставили в условиях нормального освещения. Что произойдет с побегами, лишенными света? Игруют ли роль в их жизни побеги, оставшиеся на свету?
70. Почему при любом положении семян в почве корни растут вниз? В каком направлении будут расти корешки проростков в состоянии невесомости?
71. К каким категориям ростовых движений относятся следующие явления: раскрытия соцветий одуванчика в солнечный день и закрывание в пасмурный; поворачивание корзинки подсолнечника к солнцу; поднятие стебля злака после полегания; рост пыльцевой трубки по направлению к семяпочке, корней – к воде и в обратном направлении от раствора NaCl, рост спорангиеносцев гриба мукора в сторону от влажного субстрата?
72. Из побега взрослой яблони нижних и средних ярусов приготовили черенки. Какие из них лучше укоренились, а развившиеся растения быстрее зацвели.

## Тема 7. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

Крайне неблагоприятные для растений условия характерны для значительной территории земного шара. Даже в районах с благоприятным сочетанием жизненных факторов периодически бывают засухи или ливни, морозы и жара, продолжительные или короткие заморозки. Наиболее распространенные экстремальные для растения факторами являются засуха, высокие и низкие температуры, избыток воды и солей в почве, недостаток кислорода, присутствие в атмосфере вредных веществ, ультрафиолетовая радиация, ионы тяжелых металлов.

Сильно действующий фактор внешней среды, способный вызвать в организме повреждение или даже привести к смерти, называют стрессорным фактором, или стрессором.

Способность растения переносить действие неблагоприятных факторов и давать в таких условиях потомство называется биологической устойчивостью или стресс-толерантностью.

Устойчивость растений к экстремальным воздействиям (засуха, высокие и низкие температуры, засоленность и др.) основана на изменении биохимических и физиологических процессов, позволяющих растениям адаптироваться к неблагоприятным воздействиям окружающей среды. Адаптационная способность организмов неодинакова и зависит, с одной стороны, от их генетических особенностей, стадии онтогенеза, физиологического состояния, а с другой – от условий выращивания растений, длительности и характера действия стрессового фактора.

В данной главе представлены работы, демонстрирующие физиологические и биохимические свойства, определяющие адаптивные возможности и устойчивость 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, выпиранию и зимней засухи. 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 содержания углеводов, выхода электролитов, изменения электрической проводимости тканей, биопотенциалов, хемилюминесценции, поляризации, состояния конуса нарастания и др. Большинство перечисленных методов применимо и к диагностике холодостойкости растений.

**Засухоустойчивость.** Засухоустойчивыми считают растения, которые в процессе онтогенеза способны приспосабливаться к действию засухи и осуществлять в этих условиях рост, развитие и размножение.

Физиологическая засухоустойчивость растений – способность растений переносить обезвоживание и действие высоких температур.

Установлено, что дефицит воды приводит к изменению физиолого-биохимических реакций в растении: скорости и направленности азотного обмена, синтеза белков и липидов, состава и свойств мембран, интенсивности фотосинтеза и дыхания, энергетике этих процессов и др.

Так, у неустойчивых растений при обезвоживании отмечают нарушения в фотосинтетическом аппарате: повреждение пигмент-белковых комплексов, ингибирование фотохимической активности и фотофосфорилирования хлоропластов, изменение активности ключевого фермента фотосинтеза – рибулозобисфосфаткарбоксилазы. При водном дефиците нарушается дыхательная и энергетическая эффективность, наблюдается изменение активности ряда окислительных ферментов, замедляются ростовые процессы, меняется гормональный статус растений, значительно увеличивается содержание абсцизовой кислоты. Одной из первых реакций растения на стрессовые воздействия в том числе на водный дефицит, является увеличение проницаемости мембран.

**Солеустойчивость.** Засоление является одним из факторов окружающей среды, который в значительной степени ограничивает рост и развитие растений, приводя в конечном итоге к снижению их продуктивности, либо даже к гибели организмов. Эта проблема чрезвычайно актуальна и для Беларуси, на территории которой расположен завод по выпуску калийных удобрений «Беларуськалий», функционирование которого привело к засолению значительных территорий в окрестностях г. Солигорска. Кроме того, активное использование солевых смесей при посыпке тротуаров во время гололеда для снижения риска травматизации приводит к засолению газонов. Солеустойчивость определяют как прямыми, так и менее трудоемкими косвенными методами. На засоленных почвах всхожесть семян обычно снижается, поэтому оценку солеустойчивости проводят по показателям прорастания семян (энергия прорастания, процент всхожести, скорость прорастания). Из косвенных лабораторных методов наиболее известны: плазмолитический, определение скорости раскрытия устьиц в растворах солей, степени и скорости «выцветания» хлорофилла, проницаемости протоплазмы, биофлуоресценция и др.

Изучение физиолого-биохимических основ формирования устойчивости растений – одна из важнейших задач физиологии растений, и одним из подходов к ее решению являются сравнительные исследования генотипов растений, различающихся по реакции на экстремальные воздействия.

## **Работа 1. Определение жаростойкости растений (по Ф.Ф.Мацкову)**

**Цель:** оценить жаростойкость различных видов растений.

**Объекты, реактивы и оборудование:** свежие листья различных растений; 0,2н. HCl; водяная баня; термометр; пинцет; чашки Петри (5шт.); стакан с водой; карандаш по стеклу.

### **Краткие 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.

### Ход работы

Нагреть водяную баню до 40°C, погрузить в нее по 5 листьев исследуемых растений и выдержать листья в воде в течение 30 мин, поддерживая температуру на уровне 40°C. Затем взять первую пробу, вынуть по одному листу каждого вида растений и поместить их в чашку Петри с холодной водой (на чашке сделать соответствующую надпись). Поднять температуру в водяной бане до 50°C, через 10 мин после этого извлечь из бани еще по одному листу и перенести их в новую чашку Петри с холодной водой. Постепенно довести температуру до 80°C, отбирая пробы через каждые 10 мин при повышении температуры на 10°C.

Заменить (одновременно) воду в чашках на 0,2н HCl и через 20 мин учесть степень повреждения листа по количеству появившихся бурых пятен. Результаты исследования разных объектов записать в таблицу, обозначив отсутствие побурения знаком минус, слабое побурение — +, побурение более 50% площади листа — ++, и сплошное побурение — +++.

Полученные данные записать в табл. 1.

Таблица 1

Растение	Степень повреждения листьев при t, °C				
	40	50	60	70	80

Сделать выводы о степени жаростойкости исследованных растений.

### **Работа 2. Влияние сахарозы на морозоустойчивость растительных клеток**

**Цель:** выяснить значение различных концентрации сахарозы как фактора, повышающего устойчивость к низким температурам.

**Объекты, реактивы и оборудование:** корнеплод красной свеклы; растворы сахарозы 0,5 и 1 М; 8%-ный раствор NaCl в капельнице; снег или толченый лед; поваренная соль; термометр до 25°C; пинцет; нож; пробочное

сверло диаметром 5-6 мм; лезвие бритвы; микроскоп; предметные и покровный стекла; фарфоровая чашка; пробирки; шпатель; штативы для пробирок; фильтровальная бумага; карандаш по стеклу.

### Краткие сведения

При замерзании растительных тканей в межклетниках образуются кристаллы льда, которые оттягивают воду от клеток. Если цитоплазма недостаточно морозоустойчива, то она, не выдержав обезвоживания, а также механического давления кристаллов льда, коагулирует, а мембраны утрачивают полупроницаемость.

Кристаллы льда, образующиеся непосредственно в клетках, оказывают механическое воздействие, в результате нарушается внутренняя структура протоплазмы, резко повышается ее проницаемость, а при длительной экспозиции на морозе наступает отмирание. Скорость отмирания протоплазмы клеток зависит как от температуры и времени экспозиции, так и от водоудерживающей способности самой клетки. Увеличение количества растворимых сахаров в зимующих органах растений повышает водоудерживающую способность тканей, предохраняет белковые вещества от свертывания при промораживании.

Таким образом, морозоустойчивость клеток может быть повышена защитными веществами, среди которых важная роль принадлежит сахарозе и другим олигосахаридам.

### Ход работы

Вырезать из свежего (тургесцентного) корнеплода красной свеклы пластинку толщиной около 5мм, из которой сделать 9-12 высечек с помощью пробочного сверла (диаметр сверла должен быть меньше диаметра пробирок). Поместить высечки в фарфоровую чашку и тщательно промыть водопроводной водой до полного удаления сока, вытекшего из поврежденных клеток. Перенести одинаковое количество высечек в 3 пробирки, снабженные этикетками. В 1-ю пробирку налить на  $\frac{1}{4}$  воды, во 2-ую – столько же 0,5 М раствора сахарозы, в 3-ю – 1 М раствора сахарозы.

Приготовить охлаждающую смесь: к трем частям снега или толченого льда добавить одну часть поваренной соли (по объему) и тщательно перемешать шпателем или лопаткой. Проверить температуру смеси, которая должна быть около  $-20^{\circ}\text{C}$ . Погрузить все пробирки в охлаждающую смесь на 15-20 мин, после чего поставить в стакан с водой комнатной температуры.

После полного оттаивания отметить окраску жидкости в пробирках и окраску высечек. Встряхнуть пробирки и определить оптическую плотность раствора на спектрофотометре при  $\lambda$  540 нм или на ФЭКе при зеленом светофильтре. Результаты занести в таблицу 1.

Таблица 1

Вариант опыта	Окраска наружного раствора	Оптическая плотность
Вода		
Сахароза 0,5 М		
Сахароза 1,0 М		

Сделать вывод об особенностях проницаемости растительных клеток под влиянием низких температур в зависимости от варианта опыта.

Проверить жизнеспособность клеток, для чего приготовить из высечек тонкие срезы, поместить их на предметные стекла в капли 8%-ного (гипертонического) раствора NaCl и закрыть покровными стеклами. Через 20 мин рассмотреть в микроскоп не менее трех полей зрения и подсчитать процент плазмолизированных клеток.

Результаты записать в таблицу 1.

Таблица 1

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

В выводах объяснить различия между вариантами опыта, отметив значение сахарозы как защитного вещества.

### Работа 3. Определение засухоустойчивости растений проращиванием семян на растворах сахарозы

**Цель:** определить относительную засухоустойчивость различных видов растений.

**Объекты, реактивы и оборудование:** Семена пшеницы, овса, проса, гороха, вики, кукурузы, ячменя, 15, 20, 25%-ные растворы сахарозы с осмотическим давлением соответственно 1000, 1400, 1800 кПа, Чашки Петри, фильтровальная бумага, термостат, линейки.

#### Краткие сведения

Способность растений на первых этапах развития экономно использовать влагу в условиях недостаточного водоснабжения служит одним из важных биологических и хозяйственно полезных характеристик сорта. Определяя количество проросших семян на растворах с высоким осмотическим давлением, имитирующих условия физиологической сухости почвы, представляется возможным установить на ранних этапах онтогенеза относительную засухоустойчивость видов и сортов.

#### Ход работы

В чашках Петри на фильтровальной бумаге проращивают по 50 семян в трех повторностях. Фильтровальную бумагу смачивают растворами сахарозы с осмотическим давлением 1000, 1400 и 1800 кПа и соответствующими концентрациями – 15, 20, 25%. Подсчет проросших семян осуществляют на третий день. Чем устойчивее к засухе вид растения, тем выше количество проросших семян на больших концентрациях сахарозы, тем больше длина

корешков и проростков. Результаты записывают в таблицу 1 по приведенной форме.

Таблица 1.

Вариант опыта	Число семян, проросших на 3-й день	Число семян, проросших на 7-й день

Сделать вывод о засухоустойчивости исследуемых видов и сортов растений.

#### Работа 4. Определение солеустойчивости злаков по всхожести их семян.

**Цель:** определить солеустойчивость различных видов злаковых культур.

**Объекты, реактивы и оборудование:** чашки Петри, фильтровальная бумага, слабый раствор перманганата калия, химические стаканы, марлевые мешочки, этикетки, термостат, сушильный шкаф, пипетки на 10 мл, растворы 50, 100, 150, 200 мМ NaCl, дистиллированная вода, семена ячменя, пшеницы, ржи, кукурузы, тритикале и др.

#### Краткие сведения

В условиях избыточной засоленности почвы всхожесть семян и интенсивность роста растений часто снижаются. При определении солеустойчивости показателем устойчивости служит сравнение числа проросших семян в растворах соли и в дистиллированной воде.

#### Ход работы

Подбирают здоровые семена растений, помещают их в разные марлевые мешочки с этикеткой внутри и обрабатывают слабым раствором марганцовки в течение 3 — 5 мин. Затем слегка просушивают и раскладывают по 10 — 20 семян в каждую чашку Петри. Предварительно чашки Петри прокаливают в сушильном шкафу при 150<sup>0</sup>С в течение 1 ч, на их дно укладывают фильтровальную бумагу. И каждую чашку наливают по 10 мл 50, 100, 150, 200 мМ раствора NaCl и 10 мл дистиллированной воды (контроль). Опыт проводят в трехкратной повторности.

Таблица 1

Растение	Вариант опыта	Число проросших семян	Всхожесть, %
Ячмень	контроль		
	50 мМ NaCl		
	100 мМ NaCl		
	150 мМ NaCl		
	200 мМ NaCl		
Пшеница	контроль		
	50 мМ NaCl		
	100 мМ NaCl		
	150 мМ NaCl		
	200 мМ NaCl		



Чашки Петри с семенами помещают в термостат при температуре 26°C для прорастивания. На дно термостата ставят кювету с водой. Через семь дней в каждом варианте подсчитывают число проросших семян. Определяют процент всхожести. Результаты записывают в таблицу (табл.1).

Сделать вывод о солеустойчивости различных видов растений.

## Работа 5. Влияние засоления на степень деструкции хлорофилла.

**Цель работы:** показать влияние высоких концентраций солей на рост растений и состояние хлорофилла в листьях.

**Объекты, реактивы и оборудование:** химические стаканы, лезвия, 4%-NaCl или NaSO<sub>4</sub>, линейки, побеги березы, клена, ольхи и т.д.

### Краткие сведения

Засоление приводит к созданию низкого водного потенциала, что затрудняет поступление воды в растение. При ухудшении водоснабжения растений под воздействием солей происходит деструкция хлоропластов, нарушается синтез хлорофилла, снижается интенсивность ростовых процессов.

### Ход работы

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

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

Под влиянием солей, поступающих в листья, возможно разрушение хлорофилла.

При сравнении с контрольным вариантом листья становятся менее зелеными (происходит их выцветание).

Кроме того, на листьях появляются «солевые пятна», площадь которых со временем увеличивается.

Результаты опытов записывают в таблицу 1.

Таблица 1.

Вариант опыта	Изменение окраски листьев		Вывод
	3-й день	7-й день	

Сделать рисунки листьев на третий и седьмой дни опыта, описать состояние побегов; сформулировать выводы о влиянии засоления на интенсивность ростовых процессов и степень разрушения хлорофилла в листьях.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## **ВОПРОСЫ И ЗАДАЧИ ПО ТЕМЕ «УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ СРЕДЫ»**

1. Какие листья быстрее завядают при почвенной засухе: верхние или нижние? Пояснить.
2. Чем объяснить накопление свободных аминокислот при засухе?
3. Как влияет повышение вязкости протоплазмы на жароустойчивость растений?
4. Как влияет подсушивание семян на свойства протоплазмы и жароустойчивость растений?
5. Тюльпаны относятся к группе растений, имеющих низкую засухоустойчивость. Как объяснить произрастание и цветение этих растений в пустыне?
6. Засуха и засоление в какой-то степени сходно влияют на поглощение воды растениями. Чем это объяснить?
7. Назовите основные физиологические отличия засухоустойчивых сортов от неустойчивых.
8. Многие овощеводы избегают проводить полив растений в жаркие дневные часы, мотивируя тем, что появившиеся капли воды на листьях вызывают их ожоги. Можно ли поливать растения в жаркое дневное время или следует ждать приближения вечера, когда действие солнечных лучей уменьшится?
9. Растения пшеницы погибают при температуре  $49^{\circ}\text{C}$  в течение 10 мин. Кактусы же переносят без ущерба более высокую температуру (до  $65^{\circ}\text{C}$ ). Чем можно объяснить высокую жароустойчивость суккулентов?
10. Почему суккуленты плохо переносят обезвоживание?
11. Какая фаза роста клеток более заметно подавляется при засухе?
12. Листья двух видов растений были подвергнуты обезвоживанию. Листья первого растения погибли, листья второго сохранили жизнеспособность. Какое свойство протоплазмы в этом опыте имело решающее значение?
13. Нагревание клетки до  $50^{\circ}\text{C}$  не повредило клеточную вакуоль. Остальное содержимое клетки погибло. Какой слой протоплазмы оказался более устойчивым?
14. При тепловом воздействии гибель листьев верхнего яруса наступила при  $45^{\circ}\text{C}$ , гибель нижнего - при  $40^{\circ}\text{C}$ . Каким свойством протоплазмы можно объяснить полученный результат?
15. Настоящие ксерофиты жароустойчивы и способны выносить обезвоживание. Чем объяснить подобную устойчивость?
16. Почему ксерофиты с глубоко проникающей корневой системой имеют низкую эластичность протоплазмы, не обладают высокой жароустойчивостью и не выносят сильного обезвоживания?
17. На одинаковой почве произрастают растения огурца и пшеницы. Устойчивое завядание наступает у огурца при влажности почвы 16,5% от сухой массы почвы, у пшеницы при 14,2%. Чем это объяснить?
18. Минеральные удобрения, особенно фосфорные и калийные повышают засухоустойчивость растений. Зная это, некоторые фермеры при наступлении засухи начинают вносить удобрения. Правильно ли они поступают?
19. Почему при регулярном орошении жароустойчивость растений снижается?
20. Как отличить живые и убитые клетки и определить степень повреждения растений высокой температурой?

21. Почему у растений в теплицах возникают ожоги листьев чаще, чем у растений в открытом грунте?
22. Чем объяснить, что одинаковая по силе засуха, действующая в разные периоды вегетации растений, неодинаково снижает урожай зерна?
23. Ростовые процессы чутко реагируют на изменение влажности почвы. Все ли органы растений одновременно и в равной степени затормаживают рост при дефиците влаги в почве?
24. Почему загущение посевов усиливает полегание хлебов?
25. Назовите первичные механизмы повреждения растений морозом?
26. Что более опасно для растений: зимние морозы или поздние весенние заморозки?
27. На основании многочисленных опытов выявлено, что морозоустойчивость озимой пшеницы хорошо коррелирует с количеством ясных дней в осенний период и, наоборот, вымерзание ее усиливается при большом количестве пасмурных дней. Объясните результаты наблюдений.
28. Почему гербициды губят одни виды растений и относительно безопасны для других?
29. Предельный возраст древесных пород в крупных городах и промышленных центрах в несколько раз меньше, чем в парках или лесах. Какие физиологические процессы наиболее сильно угнетаются в городской среде, что сокращает долголетие древесных пород?
30. Листья какого яруса дольше сохраняются на ветвях деревьев в осенний период?
31. Как объяснить эфемерность (раннее и быстрое развитие) хохлатки, анемонов, пролесок, крокусов и других видов, произрастающих в лиственных лесах средних широт?
32. Каким образом обеспечивается устойчивость растений к действию высоких температур?
33. Каким образом обеспечивается устойчивость растений к действию низких температур?
34. Каким образом обеспечивается устойчивость растений к засолению почвы?
35. Каким образом обеспечивается устойчивость растений к засухе?
36. Роль воды в обеспечении устойчивости растений к неблагоприятным факторам?
37. Какими показателями структуры и физиологией процессов различаются засухоустойчивые растения от растений, неустойчивых к засухе?
38. Как объяснить, что хвоя сосны, выдерживающая зимой морозы до  $-43^{\circ}\text{C}$ , летом гибнет при искусственном охлаждении до  $-8^{\circ}\text{C}$ .
39. Почему белая акация вымерзает в С.-Петербурге, но благополучно зимует в Саратове несмотря на то, морозы в Саратовской области значительно сильнее, чем в Ленинградской?
40. Почему суккуленты отличаются медленным ростом?
41. Почему после обильного плодоношения и хорошего урожая яблони, груши, сливы и другие плодовые культуры становятся менее морозоустойчивыми и чаще вымерзают?
42. В опыте с семенами два варианта. В первом варианте содержание воды в семенах 12%, во втором – 30%. Какие семена лучше перенесут пониженные температуры до  $-10^{\circ}\text{C}$ .

43. Анализ углеводов показал, что в одном растении содержится больше сахаров, в другом – крахмала. Какое растение было более приспособлено к перенесению зимних условий?
44. Чем опасен избыток влаги для растений?
45. Предельный возраст древесных пород в крупных городах и промышленных центрах в несколько раз меньше, чем в парках и лесах. Какие физиологические процессы наиболее сильно угнетаются в городской среде, что сокращает долголетие древесных пород?
46. Чем объяснить, что одинаковая по силе засуха, действующая в разные периоды вегетации растений, неодинаково снижает урожай зерна?
47. Ростовые процессы чутко реагируют на изменение влажности почвы. Все ли органы растений одновременно и в равной степени затормаживают рост при дефиците влаги в почве?
48. Листья двух видов растений были подвергнуты обезвоживанию. Листья первого яруса погибли, листья второго сохранили жизнеспособность. Какое свойство протоплазмы в этом опыте имело решающее значение?
49. При тепловом воздействии гибель листьев верхнего яруса наступила при  $45^{\circ}\text{C}$ , гибель нижнего – при  $40^{\circ}\text{C}$ . Каким свойством протоплазмы можно объяснить полученный результат?
50. Настоящие ксерофиты жароустойчивы и способны переносить обезвоживание. Чем объяснить подобную устойчивость?
51. Почему ксерофиты с глубоко проникающей корневой системой имеют низкую эластичность протоплазмы, не обладают высокой жароустойчивостью и не выносят сильного обезвоживания?
52. Как отличить живые и убитые клетки и определить степень повреждения растений высокой температурой?
53. Почему у растений в теплицах возникают ожоги листьев чаще, чем у растений в открытом грунте?

## Тема 8. ВТОРИЧНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ РАСТЕНИЙ

Физиология вторичного метаболизма исследует локализацию его в растении, изменения в процессе онтогенеза, и, главное, – роль вторичных метаболитов в жизнедеятельности растения. Вторичные соединения играют важную роль для сохранения видов растений в данной среде обитания. Они являются экологическими сигналами, определяющими роль растения в биоценозе. Так, среди вторичных метаболитов обнаружены соединения с аллелопатическими, инсектицидными, фунгицидными и бактерицидными свойствами.

Фенольные соединения представляют собой один из наиболее распространенных и многочисленных классов природных соединений, обладающих биологической активностью, отличительная особенность которых состоит в наличии свободного или связанного фенольного гидроксила. Фенольные вещества или полифенолы включают в себя множество классов веществ – фенолокислоты, окрашенные антоцианы, простые и сложные флавоноиды.

Характер участия фенольных соединений в адаптации многопланов, что расширяет круг приспособительных реакций, направленных на выживание растений в экстремальных условиях. Фенольные соединения играют активную роль в самых различных физиологических процессах – фотосинтезе, дыхании, росте, защитных реакциях растительного организма. Они выполняют механические и структурные функции (лигнин), а также являются антрактантами (антоцианы) для насекомых-опылителей и животных-распространителей семян. Многие фенольные соединения являются антиоксидантами и используются в пищевой промышленности для стабилизации жиров. Они способны нейтрализовывать свободные радикалы, а их антиоксидантные свойства выше таковых для витаминов С и Е в 4–5 раз. Они также влияют на хелатную активность металлов. В целом фенолы играют важную роль в обмене веществ растительной клетки.

### **Работа 1. Определение содержания суммарной фракции флавоноидов**

**Цель:** определить содержание суммарной фракции флавоноидов в проростках различных видов растений.

**Объекты, реактивы и оборудование:** 70% этанол, 96% этанол, раствор 2 %  $\text{AlCl}_3$  в этаноле, 30%  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ , 30% уксусная кислота, стандартный раствор кверцетина 0,5%, электронные весы, спектрофотометр, обратный холодильник, вата, колбы на 50 мл, мерные колбы и цилиндры, пробирки; шпатель; штативы для пробирок; фильтровальная бумага; карандаш по стеклу, сухие навески отдельных частей различных растений

#### **Краткие сведения**

Флавоноиды являются одним из самых больших классов фенольных соединений. В зависимости от степени окисления трехуглеродного участка

флавоноиды разделяют на флавоны, антоцианы, флавонолы и изофлавонолы. Из флавоноидов также синтезируются танины. В разных сочетаниях и количествах флавоноиды присутствуют почти во всех растениях.

Флавоноиды локализуются в различных органах и частях растения: бутонах (софора японская), цветках, обуславливая окраску лепестков (василек синий, пижма обыкновенная), траве (хвощ полевой, горец птичий), плодах (боярышники, софора японская), корнях (шлемник байкальский). В клетках растений флавоноиды накапливаются в форме гликозидов, как правило, в вакуолях. В свободном состоянии – в специальных образованиях (смоляных и эфиромасличных ходах, каналцах, вместилищах, железках и др.). В надземных частях растений более 85% суммы флавоноидов локализуется в клетках эпидермы и только 15% – в остальных тканях.

### Ход работы

**Получение экстракта.** 0,25 г измельченного сырья поместить в колбу вместимостью 100 мл, прибавить 10 мл 70 % спирта. Колбу с содержимым соединить с обратным холодильником и нагреть на кипящей водяной бане в течение 30 мин, затем охладить до комнатной температуры и отфильтровать через вату в мерную колбу вместимостью 50 мл. Вату промыть небольшим количеством 70 % этанола и добавить к полученному экстракту, после чего довести общий объем экстракта до метки. Полученный экстракт можно использовать для определения суммарной фракции фенолов и флавоноидов.

**Количественное определение суммарной фракции флавоноидов.** К 0,1 мл полученного экстракта прибавляем 0,4 мл раствора 2 % алюминия хлорида в этаноле, 1 каплю 30%-ной уксусной кислоты. Раствор доводим 96% спиртом до 5 мл. В качестве контроля используется следующий раствор: к 0,1 мл спирта добавить 1 каплю 30%-ной уксусной кислоты, довести до 5 мл 96% спиртом. Через час измерить оптическую плотность полученного раствора на спектрофотометре при длине волны 410 нм.

Результаты опыта занести в таблицу 1.

Таблица 1

Вариант	Оптическая плотность, ед	Количество флавоноидов в навеске, мг/мл

Содержание суммы флавоноидов в процентах (X) в пересчете на гликозиды кверцетина в абсолютно сухом сырье вычислить по следующей формуле (2.1):

$$X = \frac{A \cdot V_1 \cdot V_2 \cdot 100}{V_3 \cdot m \cdot (100 - W) \cdot E_{1\text{см}}^{1\%}} \quad (2.1)$$

A – оптическая плотность исследуемого раствора;

V<sub>1</sub> – общий объем экстракта, мл;

V<sub>2</sub> – объем раствора для спектрофотометрирования, мл;

V<sub>3</sub> – объем экстракта, взятый для определения, мл;

E<sub>1см</sub><sup>1%</sup> – удельный показатель поглощения гликозидов кверцетина в комплексе с алюминия хлоридом в этаноле при длине волны 410 нм, равный 330;

m – масса сырья в граммах

W – потеря в массе при высушивании сырья в процентах. [9].

Потери массы при высушивании различных органов составляют для: соцветий – 70-80%; листьев – 55-90%; корней и корневищ – 60-80%. Сушка

считается законченной, при содержании в сырье, 10-15% свободной (гигроскопической) влаги.

Сделать вывод об особенностях накопления флавоноидов в различных растительных объектах.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ



## Литература:

1. Алехина Н.Д., Бальнокин Ю.В., Гавриленко В.Ф. и др. Физиология растений: Учеб. для студ. вузов / Под ред. И.П. Ермакова // Изд. центр «Академия», – М., 2005.
2. Вальтер О.А., Пиневиц Л.М., Варасова Н.Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии // Гос. Изд-во с/х литературы,— М., - 1957.
3. Васильева З.В., Кириллова Г.А., Строчкова А.В. Учебно-методическое пособие по физиологии растений // «Просвещение», — М., - 1977.
4. Викторов, Д.П. Практикум по физиологии растений / Под общ. Ред. А.А. Землянухина // Изд-во Воронеж. ун-та, - Воронеж, - 1991.
5. Власова Т.А., Гавриленко В.Ф., Ермаков И.П. и др. Малый практикум по физиологии растений. – 9-е изд. // Изд-во МГУ, – М., – 1994.
6. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений: учебно-метод. пособие // Высш. шк., - М., - 1975.
7. Дмитриева Г.А., Кефели В.И. Практикум по физиологии растений: Уч. пособие // ОНТИ ПНЦ АН СССР, - Пушино, - 1991.
8. Еремин В.М., Бойко В.И., Рой Ю.Ф., Зеркаль С.В. Малый практикум по физиологии растений // Изд-во Брестского ун-та, - Брест; - 2000.
9. Иванов В.Б., Плотникова И.В., Живухина Е.А. и др. Практикум по физиологии растений: Учеб. пособие для студ. высш. пед. учебн. заведен / Под ред. В.Б. Иванова // Изд. центр «Академия», – М., - 2004.
10. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений // «Владос», - М., - 2006.
11. Малый практикум по физиологии растений. Практическое пособие / Под ред. М.В. Гусева.— 8-е изд. // Изд-во МГУ, – М. - 1982.
12. Малый практикум по физиологии растений: Учеб. пособие.— 9-е изд., перераб. и доп. / Под ред. А.Т. Мокроносова // Изд-во МГУ, — М., - 1994.
13. Медведев С.С. Физиология растений: Учебник // Изд-во С.-Петербур. ун-та, - СПб., - 2004.
14. Негруцкий С.Ф. Большой практикум по физиологии растений // М-во высш. и сред. спец. образования УССР. Донецкий гос. ун-т, – Донецк, - 1971.
15. Пилильщикова И.В. Физиология растений с основами микробиологии // Мир, - М., - 2004.
16. Полевой В.В. Физиология растений // – М., 1989.
17. Тарасенко С.А., Дорошкевич Е.И. Физиология и биохимия растений. Практикум: учебное пособие // УО Гродненский гос. аграр. университет, — Гродно,— 2004.
18. Третьяков Н.Н., Кошкин Е.И., Марушин Н.М. и др. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Под ред. Н.Н. Третьякова // – М., 2000.
19. Третьяков Н.Н., Паничкин Л.А., Кондратьев М.Н. и др. Практикум по физиологии растений // КолосС, - М.,- 2003.
20. Туманов В.Н., Чирук С.Л. Малый практикум по ФЗР // ГрГУ - Гродно, - 2008.
21. Утыро Л.Б. Школьный физиологический эксперимент в курсе физиологии растений – метод. руководство // МГПИ им. А.М. Горького – Мн.. – 1990.

22. Физиология растений в вопросах и ответах // Образование, Рос.гос.пед. ун-т им. А.И. Герцена, – СПб, - 1994.
23. Физиология растений в вопросах и ответах/Рос. гос.пед. ун-т им.А.И. Герцена.- СПб.: Образование, 1994
24. Шабельская Э.Ф. Лабораторные занятия по физиологии растений. Учебн. пособие. // Высэйшая школа, — Мн., - 1981.
25. Шабельская Э.Ф., Санько А.Н. Индивидуальные задания по физиологии растений на полевой практике // Высэйшая школа, – Мн., - 1982.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

## ГЛОССАРИЙ

**δ-АЛК-синтетаза** – ключевой фермент биосинтеза хлорофилла, катализирующий синтез аминолевулиновой кислоты из глицина и сукцинил-КоА.

**Абсцизовая кислота** – фитогормон ингибиторного действия.

**Автонастии** – самопроизвольные ритмические движения листьев, не связанные с какими-либо изменениями внешних условий.

**Автотропизмы** – восстановление формы органов в исходное положение после снятия одностороннее действующего фактора.

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

**Азотфиксация** – восстановление молекулярного азота до аммиака.

**Аквапорины** – мембранные белки, образующие внутри мембраны каналы для проникновения молекул воды.

**Активный транспорт** – трансмембранный перенос соединений против градиента электрохимического потенциала, требующий затрат метаболической энергии.

**Активный центр фермента** – часть молекулы фермента, принимающая непосредственное участие в реакциях превращения веществ.

**Аллелопатия** – прямое или косвенное влияние одного растения на другое путем образования химических соединений, выделяемых ими в окружающую среду.

**Аллостерическая регуляция активности фермента** – изменения каталитических свойств ферментов при воздействии регулятора на аллостерический центр.

**Альтернативные оксидазы (полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза и др.)** – интегральные мембранные белки, функционирующие на внутренней мембране растительных митохондрий и в отличие от цитохромоксидазы, обеспечивающие передачу электронов от убихинона на кислород с высвобождением энергии в виде тепла.

**Альтернативный путь переноса электронов** – путь переноса электронов по ЭТЦ дыхания на кислород воздуха с помощью альтернативной оксидазы.

**Аммонификация** – микробиологический процесс превращения органических форм азота в ионы аммония или аммонийные соли.

**Аноксия** – влияние эффекта отсутствия кислорода на физиологическое состояние растений.

**Антезины** – гипотетические гормоны, отвечающие за закладку цветочных почек по гормональной теории цветения.

**Антиоксиданты** – вещества, связывающие свободные радикалы или замедляющие вызываемые ими процессы.

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

**Антитранспиранты** – вещества, снижающие интенсивность транспирации.

**Антиэлиситеры** – низкомолекулярные углеводные компоненты (глюканы), выделяемые паразитом и подавляющие защитные реакции растений.

**Апикальное доминирование** – подавление верхушечной почкой роста и развития пазушных почек.

**Апопласт** – система гидрофильных клеточных стенок и межклеточных пространств всего растительного организма.

**Апофермент** – белковая часть фермента.

**Ассимиляционная сила** – продукты светового цикла фотосинтеза – АТФ и НАДФН<sup>+</sup>, необходимые для восстановления CO<sub>2</sub> в реакциях темнового цикла.

**Ассимиляционное число** – отношение количества поглощенного  $\text{CO}_2$  к количеству хлорофилла, содержащегося в листе.

**Аттрагирующее действие** – способность фитогормонов притягивать к местам их синтеза другие фитогормоны и питательные вещества.

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

**Ауксины** – фитогормоны стимуляторного действия.

**Ацетил КоА** – активированная уксусная кислота, начальное звено синтеза и конечный пункт катаболизма основных органических веществ.

**Аэротропизм** – ориентировка органов в пространстве, обусловленная с неравномерным распределением кислорода.

**Бактериохлорофиллы** – зеленые пигменты бактерий.

**Бактероиды** (от бактерии и греч. *eidos* - вид) – крупные формы клубеньковых бактерий, образующиеся при их проникновении в корни высших растений (в клубеньках), осуществляют фиксацию азота атмосферы

**Белки теплового шока** – особая группа низкомолекулярных белков, которые синтезируются только при действии стресс-фактора (например, при повышении температуры).

**Биологическая азотфиксация** – восстановление молекулярного азота атмосферы до аммиака азотфиксирующими микроорганизмами.

**Биологические часы** – совокупность эндогенных физиолого-биохимических процессов растений, определяющих их циркадную (суточную) ритмику.

**Биологический урожай** – общая масса органического вещества, образующегося в течение вегетационного периода растительным организмом.

**Биологическое восстановление нитратов** – восстановление нитратов, протекающее в корнях и требующее затраты энергии НАДН<sub>2</sub> и АТФ, образующихся в процессе дыхания.

**Биологическое окисление** – процесс окисления органических субстратов, при котором происходит превращение энергии химических связей стабильных органических соединений в лабильную форму энергии ( $\Delta\mu\text{H}^+$ , НАДН, ФАД •  $\text{H}_2$ , АТФ).

**Ближний транспорт** – процесс межклеточного перемещения веществ, осуществляющийся без участия проводящей системы к местам потребления и наоборот.

**Брассиностероиды (брасинолиды, брассины)** – гормоны растений стероидной природы, аналогичные гормонам линьки насекомых.

**Брожение** – процесс окисления сложных органических соединений до более простых, сопровождающийся выделением энергии, протекающий в бескислородной среде.

**Верхний двигатель водного тока** – присасывающая сила транспирации.

**Видимый фотосинтез** – разность между показателями газообмена процессов фотосинтеза и дыхания.

**Внеустьичная транспирации** – механизм транспирации, в котором не участвуют устьица.

**Внутриклеточные системы регуляции** – возникшие в ходе эволюции системы регуляции, включающая регуляцию на уровне ферментов, генетической и мембранной организации, в основе которой лежит рецепторно-конформационный принцип.

**Водный дефицит** – разница между содержанием воды в период максимального насыщения ее тканей и ее содержанием в растении в данное время.

**Водный потенциал ( $\psi$ )** – химический потенциал молекул воды, определяемый как мера свободной энергии, которая затрачивается на ее движение или на процесс взаимодействия с другими молекулами.

**Водный потенциал клетки ( $\psi_{H_2O_{клетки}}$ )** – разность между свободной энергией воды внутри и вне клетки при той же температуре и атмосферном давлении.

**Возбудимость клетки** – способность клетки адекватно реагировать на воздействие факторов внешней и внутренней среды.

**Вторичная гидратная оболочка** – наиболее удаленная от заряженных молекул биополимеров и ионов водная оболочка.

**Вымокание** – это явление гибели растений от недостатка кислорода (гипоксии), происходящее преимущественно весной под толщей талых вод.

**Вынужденный покой** – фаза покоя, которая регулируется факторами внешней среды.

**Выпирание** – это явление разрыва корней растений при проникновении снеговой воды в почву во время оттепели, а затем образование ледяной корки на границе с неоттаявшими слоями почвы, которые приподнимают верхний ее слой, а в результате увеличения объема застывшей воды происходит травматизация корневой системы.

**Вызревание** – явление, при котором под слоем мокрого снега и температуре  $0^{\circ}\text{C}$  происходит активизация процессов дыхания у растений и расходование запаса сахаров, накопленных во время закалывания, в результате чего растения гибнут после таяния снегов при весенних заморозках.

**Вязкость цитоплазмы** – способность цитоплазмы оказывать сопротивление перемещению одних слоев жидкости относительно других.

**Газоустойчивость** – это способность растений сохранять жизнедеятельность при действии токсичных газов.

**Газочувствительность** – скорость и степень проявления патологических процессов у растений под влиянием газов.

**Галофиты** – растения, произрастающие на почвах с высокой степенью засоленности.

**Геотропизм** – зависимость направленности роста органов от силы геомагнитного поля Земли.

**Гиббереллины** – фитогормоны стимуляторного типа, определяющие прорастание семян.

**Гидратационная вода** – коллоидно- и осмотически связанная вода, образующая оболочки вокруг коллоидов или ионов.

**Гидратная оболочка** – водная оболочка, образованная диполями воды, непосредственно взаимодействующая с заряженными макромолекулами или ионами.

**Гидратные оболочки** – водные оболочки, окружающие заряженные макромолекулы и ионы.

**Гидроактивные движения устьиц** – основаны на изменении тургора замыкающих клеток устьиц.

**Гидролазы** – ферменты, катализирующие реакции гидролиза сложных органических соединений.

**Гидропассивное движение устьиц** – движение замыкающих клеток, определяемое степенью тургесцентности околоустьичных клеток.

**Гидростатическое (тургорное) ( $P$ ) давление** – давление цитоплазмы на клеточную стенку.

**Гидротропизм** – это изгибы органов, обусловленные неравномерным распределением воды в среде.

**Гипоксия** – недостаток кислорода, оказывающий влияние на физиологическое состояние растений.

**Гликолатный цикл** – цикл фотодыхания (C<sub>2</sub>-путь фотосинтеза).

**Гликолиз** – основной путь окисления глюкозы до пировиноградной кислоты, протекающий в анаэробных условиях.

**Гликофиты** – растения, произрастающие на почвах со средней и низкой степенью засоленности.

**Глиоксилатный цикл** – цикл Кребса-Корнберга, биохимически связывающий липидный и углеводный обмен.

**Глюконеогенез** – процесс превращения липидов в растворимые формы углеводов в глиоксилатном цикле, протекающий при прорастании семян масличных растений.

**Гомойогидрические растения** – растения, способные регулировать свой водный обмен (покрытосеменные).

**Гравитационный потенциал ( $\psi_g$ )** – отражает влияние силы тяжести на активность воды. Заметно сказывается только при подъеме воды на большую высоту.

**Дальний транспорт** – передвижение молекул воды, органических и минеральных веществ между органами по элементам проводящей системы.

**Дегидрогеназы** (отрицание де... + лат. hydrogenium — водород) — группа ферментов из класса оксидоредуктаз, катализирующих перенос протонов и пары электронов от субстрата (органических веществ) — к акцептору.

**Дегидрогеназы анаэробные** – ферменты, катализирующие отщепление от субстрата водород и передающие его различным промежуточным переносчикам и аэробным дегидрогеназам.

**Дегидрогеназы аэробные** – ферменты, принимающие водород от анаэробных дегидрогеназ и передающие его хинонам, цитохромам и кислороду.

**Дедифференциация** – переход специализированных неделящихся клеток к делению, т.е. восстановление их меристематической активности.

**Денитрификация** – восстановление нитратов до газообразных соединений азота, которое осуществляется в естественных условиях микроорганизмами.

**Дессиканты** – дефолианты быстрого действия, вызывающие подсушивание листьев и их опадение.

**Дефолианты** – синтетические регуляторы роста, вызывающие опадение листьев.

**Дифференциация** – возникновение качественных различий между клетками, тканями, органами.

**Диффузия** – (от лат. diffusio — распространение, растекание), взаимное проникновение соприкасающихся веществ друг в друга вследствие теплового движения частиц вещества. Один из вариантов пассивного переноса веществ через мембрану.

**Дневной ход фотосинтеза** – изменение интенсивности фотосинтеза в течение светового периода суток.

**Доминирующие центры** – апексы побега и корня, выполняющие аттрагирующую функцию по отношению к пластическим и биологически активным веществам.

**Дыхание** – это физиологический процесс постепенного окисления органических веществ до предельно окисленных веществ CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O, идущий с выделением энергии АТФ.

**Дыхательный коэффициент** – показывает степень окисленности дыхательных субстратов и определяется отношением количества выделившегося уг-

лекислового газа к количеству поглощенного в процессе дыхания кислорода ( $DK = CO_2/O_2$ ).

**Единая испаряющая система** – включает замыкающие клетки устьиц, околоустьичные клетки, подустьичную полость и систему межклетников.

**Единая полупроницаемая мембрана** – совокупность тонопласта, плазмалеммы и всей толщи цитоплазмы клетки, способных пропускать только молекулы растворителя.

**Жасмоноиды** – фитогормоны, определяющие устойчивость растений к повреждениям и индукцию иммунитета растений к повторным заражениям.

**Закон В.Р.Заленского** – основан на разнице в строении листьев разных ярусов древесных растений, что выражается в усилении признаков ксероморфной структуры у листьев верхнего яруса.

**Закон И. Стефана** – испарение с малых поверхностей, сравнимых с площадью устьичной щели, пропорционален не их площади, а диаметру.

**Закон ограничивающих факторов** – лимитирующий фактор, находящийся в минимуме, ограничивает действие других факторов.

**Зимостойкость** – это устойчивость растений к пониженным температурам и к целому комплексу неблагоприятных условий, связанных с перезимовкой.

**Зольные элементы** – минеральные элементы, остающиеся после сжигания растительных остатков.

**Избирательная проницаемость** – способность мембраны пропускать различные вещества с различной скоростью.

**Изостерическая регуляция** – регуляция активности ферментов, которая осуществляется на уровне их каталитических центров.

**Изоферменты** – ферменты, имеющие несколько молекулярных модификаций.

**Иммобилизованная вода** – форма воды, связанная силами межмолекулярного взаимодействия с макромолекулами.

**Ингибиторы роста** – вещества, тормозящие рост и развитие растений.

**Индекс листовой поверхности (ИЛП)** – это отношение суммарной поверхности всех листьев к площади почвы, занимаемой данными растениями.

**Индукцированные механизмы устойчивости** – возникают в ответ на действие повреждающего фактора (например, фитоалексины и др.).

**Интенсивность дыхания** – измеряется количеством кислорода, поглощенного растением за 1 час в пересчете на один грамм сухого (или сырого) растительного материала, а также количеством углекислого газа, выделенным за 1 час одним граммом растительной массы.

**Интенсивность транспирации** – измеряется количеством воды (в г.), испаренное растением за единицу времени (ч) с единицы площади ( $dm^2$  или  $m^2$ ).

**Интенсивность фотосинтеза:**

– количество  $mg CO_2$ , поглощенной единицей фотосинтезирующей поверхности ( $dm^2$ ) за единицу времени (ч).

- количество синтезированного органического вещества (г) единицей фотосинтезирующей поверхности ( $dm^2$ ) за единицу времени (ч).

**Ионофоры** – небольшие гидрофобные молекулы, способные образовывать комплексные соединения с ионами мембран для ионов и осуществляющие их пассивный транспорт.

**Истинный фотосинтез** – количество органического вещества, синтезированного в процессе фотосинтеза за вычетом количества органического вещества, затраченного на процесс дыхания за определенный период времени единицей массы или площади растения.

**Кажущееся свободное пространство клетки** – межмолекулярное пространство в фазе клеточной стенки, где осуществляется диффузия, адсорбция и освобождение водорастворимых веществ.

**Календарный возраст органа (собственный возраст)** – время от его закладки до момента определения.

**Калиевый механизм открывания устьиц** – основан на изменении концентрации ионов калия в замыкающих клетках устьиц и примыкающих околоустьичных клетках.

**Каллус** – совокупность недифференцированных клеток паренхиматозного типа, рыхло связанных между собой.

**Каротиноиды** – вспомогательные пигменты фотосинтеза, имеющие изопреноидную структуру.

**Квантовый выход фотосинтеза** — это количество выделившегося  $O_2$  на 1 квант поглощенной световой энергии.

**Квантовый расход** – количество квантов, необходимое для того, чтобы один моль  $CO_2$  восстановился до углевода.

**Кластеры воды** – льдоподобные кристаллические образования в структуре жидкой воды.

**Когезия** – силы сцепления молекул воды между собой с помощью сил межклеточного взаимодействия.

**Коллоидно-связанная вода** – форма воды, связываемая молекулами биополимеров.

**Компартментация** – разделение клетки с помощью биомембран на отдельные отсеки – органеллы.

**Компенсационный пункт фотосинтеза** — та освещенность, при которой процессы фотосинтеза и дыхания уравниваются друг друга.

**Компетентность клетки** – способность клетки отреагировать на раздражение изменением обмена веществ, роста или развития.

**Конституционные механизмы устойчивости** – механизмы защиты, присутствующие в тканях растения-хозяина до инфицирования.

**Кооперативный фотосинтез** — совместное функционирование  $C_3$ - и  $C_4$ -циклов в пределах одного растения.

**Корневое давление** – сила, с которой вода поступает в сосуды ксилемы.

**Коэффициент использования солнечной энергии (КПД фотосинтеза)** — это отношение количества энергии, запасенной в продуктах фотосинтеза или образовавшееся в фитомассе урожая, к количеству поглощенных квантов света.

**Коэффициент фосфорилирования (P/O)** – количество молей ортофосфата, используемого для фосфорилирования АДФ, в расчете на 1г/атом (половину моля) поглощенного  $O_2$ , который восстанавливается до  $H_2O$ . (Для  $НАДН_2$  P/O=3, для ФАДН=2 )

**Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза** – показывает, какое количество сухой биомассы образуется растением в течение определенного времени в расчете на 1 г. или кг поглощенного  $CO_2$ .

**Краевая диффузия** – процесс испарения воды идет интенсивнее по краям малых отверстий, чем в центре, что происходит в соответствии с законом И. Стефана.

**Криопротекторы** – вещества, снижающие температуру замерзания внутри- и межклеточного содержимого.

**Криптогаллофиты** – растения, поглощающие значительные количества солей, которые выделяют наружу.

**Ксенобиотики** — чужеродные для живых организмов химические вещества, естественно не входящие в биотический круговорот, и, как правило, прямо или



косвенно порождённые хозяйственной деятельностью человека (например, синтетические и природные лекарственные препараты, пестициды, промышленные яды, отходы производств и др.).

**Ксероморфные признаки** – признаки, определяющие засухоустойчивость растений (мелкие листья и клетки, опушенность, заглубленные мелкие устьица и т.п.).

**Культура изолированных клеток и тканей** – метод выращивания на искусственной питательной среде в стерильных условиях клеток и тканей.

**Кутикулярная транспирация** – испарение воды через кутикулу.

**Леггемоглобин** – вещество розового цвета, встроенное во внешнюю мембрану бактериоида, способное связывать избыточный кислород и защищать таким образом нитрогеназный комплекс от окисления.

**Лентикулярная транспирация** – испарение воды через чечевички побегов.

**Макроэлементы** – жизненно важные химические элементы, концентрация которых в сухой массе растений не превышает не менее 0,01 % .

**Матричный потенциал ( $\psi_{\text{матр}}$ )** – сила набухания биокolloидов в клетке

**Межклеточные системы регуляции** – единая иерархическая система регуляции, определяющая взаимодействие всех частей растения, и осуществляющая регуляцию через тесно взаимосвязанные между собой трофическую, гормональную и электрофизиологическую системы.

**Метаболическая регуляция** – основывается на взаимопревращении метаболитов и определяется их концентрацией.

**Метаболическая вода** – та вода, которая образуется в процессе дыхания при окислении органических субстратов.

**Метиновые мостики** – образованы сопряженными одинарными и двойными связями ( $-\text{C}=\text{N}$ ), которые связывают пиррольные кольца в молекуле хлорофилла.

**Механизм начинающегося подсушивания** – определяется обезвоживанием стенок клеток мезофилла, с поверхности которых происходит испарение (протекает при открытых устьицах).

**Микроэлементы** – жизненно важные химические элементы, концентрация которых в сухой массе растений не более 0,01% .

**Минерализация азота** – превращение органических форм азота в минеральные ( $\text{NO}_3^-$  и  $\text{NH}_4^+$ )

**Молибдоферредоксин** – компонент нитрогеназного комплекса, восстанавливающий атмосферный азот до аммиака.

**Морозоустойчивость** – способность растений переносить температуры ниже  $0^\circ\text{C}$ .

**Морфактины** – регуляторы роста, изменяющие морфологические параметры растений.

**Морфогенез** – цепь взаимосвязанных и взаимообусловленных процессов образования и специализации клеток (цитогенез), тканей (гистогенез) и органов (органогенез).

**Набухание** – поглощение жидкости или пара высокомолекулярным веществом, сопровождаемое увеличением его объема и веса.

**Настии** – обратимое движение органов с дорсивентральным строением в ответ на изменение диффузно действующих факторов внешней среды.

**Нефосфорилирующее окисление** – окисление дыхательных субстратов, не сопровождающееся синтезом АТФ.

**Нижний двигатель водного тока** – корневое давление, определяющее поднятие воды по сосудам.

**Никтинастии (биологические часы)** – обратимые тургорные движения органов растений, обусловленные сменой дня и ночи.

**Нитратредуктаза** – фермент, катализирующий восстановление нитратов до нитритов.

**Нитритредуктаза** – фермент, катализирующий восстановление нитритов до аммонийной формы.

**Нитрификация** – биологическое окисление аммонийных форм азота до нитратных, осуществляемое автотрофными бактериями р.р. *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*.

**Нитрогеназа** – сложный мультиферментный комплекс, осуществляющий биологическую фиксацию азота атмосферы.

**Нутации растений** – (от лат. *nutatio* – колебание, качание) – круговые или колебательные движения органов растений, в ряде случаев имеющие эндогенный (автономный) характер.

**Облегченная диффузия** – один из механизмов пассивного транспорта через мембрану, осуществляемый с помощью низкомолекулярных белков-переносчиков.

**Окислительное фосфорилирование** – превращение энергии, выделившейся при переносе электрона по дыхательной электротранспортной цепи в энергию химических связей АТФ.

**Оксигеназы** – ферменты, активирующие кислород, в результате чего он может присоединяться к органическим соединениям и осуществлять их детоксикацию.

**Оксидазы** – ферменты, функция которых заключается в переносе электронов от дегидрогеназ на кислород воздуха в ЭТЦ дыхания.

**Органогены** – минеральные элементы (С, Н, О, N), которые входят в состав основных структур и биомолекул клетки; улетучиваются при сжигании растительных остатков.

**Осмоз** – особый вид диффузии воды по градиенту водного или против градиента химического потенциала через полупроницаемую мембрану, вызванный разностью концентраций осмотически активных веществ по обе стороны мембраны.

**Осмотическая система** – система, в которой можно наблюдать явления осмоса.

**Осмотически активные соединения** – растворимые в воде органические и неорганические соединения, не- или слабопроникающие через биомембраны, определяющие осмотический потенциал клетки.

**Осмотически связанная вода** – форма воды, связанная ионами или низкомолекулярными соединениями.

**Осмотический механизм регуляции транспирации** – основан на изменении концентрации осмотически активных соединений в замыкающих клетках устьиц,

**Осмотический потенциал ( $\psi_{\pi}$ )** – компонента водного потенциала клетки, определяемая присутствием в ней осмотически активных соединений (моно- и дисахара, аминокислоты, ионы и др.).

**Относительная транспирация** – отношение количества воды, испаряемой листом, к количеству воды, испаряемой со свободной водной поверхности той же площади за один и тот же промежуток времени.

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

**Пассивный транспорт** – перенос веществ через мембрану по градиенту электрохимического потенциала без затраты метаболической энергии.

**Первичный акцептор электронов ЭТЦ фотосинтеза** – компоненты ЭТЦ, которые принимают электроны от молекулы хлорофилла реакционного центра и передают их далее по ЭТЦ.

**Период большого роста (log-фаза)** – фаза ускоренного роста, во время которой происходит активный синтез гормонов и пластических веществ.

**Периплазматическое пространство** – пространство, находящееся между плазмалеммой и клеточной стенкой.

**Пермеазы** – низкомолекулярные белки, осуществляющие облегченную диффузию.

**Пестролистность** – результат отсутствия хлорофилла в некоторых частях листа.

**Пигмент-ловушка (РЦ)** – наиболее длинноволновые формы хлорофилла а, входящие в состав реакционного центра и осуществляющие запуск фотохимических реакций.

**Пигменты-сборщики** — это пигменты, поглощающие свет и передающие поглощенную энергию квантов хлорофиллу реакционного центра.

**Пиридиновые дегидрогеназы** – ферменты, небелковая часть которых представлена коферментами НАД<sup>+</sup> и НАДФ<sup>+</sup>.

**Плазмодесма** – сложный комплекс в порах клеточной стенки, связывающий соседние клетки.

**Плазмолиз** – явление отставания протопласта от клеточной оболочки при погружении клетки в гипертонический раствор. Один из индикаторов жизнеспособности клетки.

**Пластохинон** – компонент ЭТЦ тилакоидной мембраны, осуществляющий транспорт протонов из стромы во внутритилакоидное пространство.

**«Плач» растений** – вытекание пасоки из разрезанного стебля растения, обусловленный корневым давлением.

**Пойкилогидрические растения** – организмы, приспособившиеся переносить значительный недостаток воды без потерь жизнеспособности.

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

**Полуксерофиты** – (гемиксерофиты — шалфей, резак и др.) растения, обладающие интенсивной транспирацией, которая поддерживается деятельностью глубокой корневой системы, часто достигающей грунтовых вод, плохо переносят обезвоживание и атмосферную засуху.

**Полупроницаемая мембрана** – мембрана, способная пропускать только молекулы растворителя.

**Полярность** – морфологическая и физиологическая неодинаковость противоположных полюсов оси целого растения или органа.

**Порфириновое ядро** – система, входящая в состав молекулы хлорофилла и состоящая из четырех пиррольных колец, связанных конъюгированными связями и замкнутая на атоме Mg.

**Потенциал давления** ( $\psi_p$  – гидростатический) – создается в цитоплазме клеток при поступлении воды по осмотическому механизму.

**Потенциал действия (спайк)** – быстрое колебательное изменение мембранного потенциала в ответ на воздействие выше порогового.

**Потенциал покоя** – разность электрических потенциалов между протопластом и внешней средой характерная живой клетке, обусловленная несимметричным распределением ионов по обе стороны мембраны.

**Природные регуляторы роста (естественные, эндогенные или фитогормоны)** – органические вещества, продуцируемые растениями для управления собственными процессами жизнедеятельности.

**Продуктивность транспирации** – количество сухого вещества, синтезированного при испарении 1 кг воды.

**Простетическая группа** – небелковая часть фермента, которая в восстановленном состоянии прочно связана с белком (ФАД, ФМН).

**Протонная помпа** – транспортный белок, осуществляющий активный перенос протонов через мембраны.

**Протонный канал** – это  $F_0$ -компонента АТФ-синтетазного комплекса, не обладающая каталитической активностью и служащая для транспорта протонов.

**Псевдоциклическое фосфорилирование** – зашунтированное нециклическое фотофосфорилирование, происходящее в условиях высокой концентрации кислорода.

**Радиальный транспорт** – перемещение воды и минеральных веществ из почвы через клеточную стенку корневых волосков до сосудов ксилемы.

**Развитие** – качественные изменения в структуре и функциях организма и отдельных его частей в ходе онтогенеза.

**Реакционный центр (РЦ)** – наиболее длинноволновые формы хлорофилла *a*, выполняющие роль «энергетических ловушек» для квантов света в фотосистемах.

**Реакция сверхчувствительности (СВЧ)** – совокупность процессов, происходящих в месте контакта биотрофного паразита с растением, сопровождающихся быстрым отмиранием клеток устойчивого сорта растений с образованием очага некроза в ответ на его внедрение.

**Реакция Хилла** – способность изолированных хлоропластов под действием света разлагать воду и выделять кислород в присутствии акцепторов электронов (феррицианида, бензохинона и др.).

**Регенерация** – восстановление организмом утраченных или поврежденных органов или тканей

**Регуляторы роста растений** – это органические соединения, вызывающие стимуляцию или подавление роста и морфогенеза (природные вещества и синтетические препараты), применяемые при обработке).

**Резервные формы энергии** – энергия, обусловленная электрохимическим трансмембранным потенциалом, вследствие неравномерного распределения ионов:  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $H^+$  по обе стороны сопрягающей мембраны ( $\Delta\mu K^+$ ,  $\Delta\mu Na^+$ ,  $\Delta\mu H^+$ ).

**Резонансный перенос энергии** – основной механизм передачи энергии квантов света от молекул пигментов светособирающего комплекса к молекулам хлорофилла реакционного центра.

**Репарация (на клеточном уровне)** – особая функция клеток, заключающаяся в способности исправлять химические повреждения и разрывы в молекулах ДНК, поврежденной при нормальном биосинтезе ДНК в клетке или в результате воздействия физическими или химическими агентами.

**Репарация (на уровне организма)** – восстановление утраченных частей организма. Репарация может быть в форме регенерации и реституции.

**Реституция** – восстановление целого организма из его отдельной части (клетки, участка ткани, кусочков корневищ или листьев).

**Ретарданты** – регуляторы роста, подавляющие линейный рост стебля и предотвращающие полегание злаков.

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

**Рецепторы** – специфические молекулы или структуры клетки, которые, которые трансформируют полученные из внешней или внутренней среды сигналы (физические или химические), во внутриклеточные физико-химические процессы.

**Рост** – необратимое увеличение размеров, объема и массы клеток, органов и всего организма, связанное с новообразованием их структур.

**Ростовые движения** – физиологически активные движения отдельных органов и частей растения, основанные на росте клеток растяжением.

**Ростовые корреляции** – зависимость роста одного органа от другого.

**РуБФ (рибулозо-1,5-бисфосфат)** – первичный акцептор углекислого газа в цикле Кальвина.

**РуБФК (рибулозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа)** – ключевой фермент цикла Кальвина, участвующий в процессе фиксации  $\text{CO}_2$  при определенных условиях.

**S-система** — мультиферментный комплекс, катализирующий процесс фото-окисления воды, активируется  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ .

**C<sub>3</sub>-растения** – растения у которых темновые реакции фотосинтеза протекают согласно цикла Кальвина.

**САМ-фотосинтез (Crassulaceae acid metabolism)** – специфический путь темнового цикла фотосинтеза, в котором процесс фиксации  $\text{CO}_2$  и синтеза углеводов разобщен во времени. Характерен для семейства Толстянковые (Crassulaceae).

**Световое насыщение фотосинтеза** – интенсивность света, при которой скорость фотосинтеза имеет максимальное значение.

**Светособирающий комплекс (ССК)** – совокупность молекул пигментов (хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины), поглощающих свет определенной длины волны и передающих энергию поглощенных квантов света хлорофиллу РЦ.

**Сейсмонастии** – движение органов растений, происходящие в ответ на сотрясения, толчки и обусловленные изменением тургесцентности клеток.

**Симпласт** – единая система цитоплазм клеток и их производных всего растительного организма, соединенных плазмодесмами.

**Симпорт** – однонаправленный сопряженный перенос веществ или ионов через мембрану.

**Синтетические регуляторы роста** – экзогенные, т.е. привнесенные извне вещества, влияющие на рост и развитие растений.

**Система жизнеобеспечения клетки** – совокупность органелл и структурных компонентов клетки, выполняющих определенную функцию и определяющие пластические и энергетические процессы клетки.

**Скарификация** – механическое повреждение семенной кожуры с целью ускорения прорастания семян.

**Солевое дыхание** – усиление дыхания при помещении растений или ткани в раствор солей.

**Сопрягающие мембраны** – мембраны клетки, на которых происходит синтез АТФ, сопряженный с переносом ионов водорода (тилакоидная и внутренняя мембрана митохондрий).

**Сопряженные одинарные и двойные связи** – особые связи в молекулах фотосинтетических пигментов, образованные делокализованными π-электронами.

**Сосущая сила (S)** – сила, с которой вода входит в клетку.

**Статолиты** – зерна крахмала в клетках корневого чехлика, которые выполняют функцию рецепторов, воспринимающих направление действия силы тяжести.

**Статоциты** – клетки, содержащие статолиты.

**Стимуляторы роста** – биологически активные вещества, активизирующие процессы роста и развития растения.

**Стипаксерофиты** – растения, приспособленные к перенесению перегрева, быстро использующие влагу летних дождей, но переносящие лишь кратковременный недостаток воды в почве (степные злаки – ковыль и др.)

**Стратификация** – внешнее действие пониженной или повышенной температуры и влажности с целью ускорения прорастания семян.

**Стресс (неспецифический адаптационный синдром)** – неспецифические реакции растения, возникающие в ответ на неблагоприятные воздействия.

**Стрессовые белки** – белки, образующиеся в ответ на повреждающие действие стресса.

**Стрессор** – фактор внешней среды, способный вызвать в организме стрессовую реакцию.

**Субстратное фосфорилирование** – синтез АТФ при окислении дыхательных субстратов, макроэргическая связь образуется непосредственно на соединении, которое окисляется.

**Субстраты дыхания** – органические молекулы, при окислении которых высвобождается потенциальная энергия их химических связей и может быть использована на синтез АТФ.

**Сукцинил КоА** – активированная форма янтарной кислоты, одна из исходных молекул для биосинтеза хлорофилла.

**Супрессоры** – низкомолекулярные глюконы, выделяемые кончиком растущей гифы, подавляющие взаимодействие элизитеров с рецепторами, а, следовательно, и защитные реакции растений.

**Таксисы** – это перемещение клетки или организма, которое вызывается и направляется определенными внешними факторами (например, жгутиковые водоросли, клубеньковые бактерии).

**Теория И.И. Туманова** – теория закаливания к низким температурам. Согласно этой теории для приобретения свойства морозостойкости растения должны пройти три этапа подготовки: переход в состояние покоя, далее первую и вторую фазы закаливания.

**Теория Н.П. Кренке** – теория циклического старения и омоложения растений.

**Термонастии** – движения, вызванные сменой температуры. При повышении температуры цветки раскрываются (эпинастические движения), при снижении температуры закрываются (гипонастические движения).

**Тигмотропизмы (гаптотропизмы)** – реакция растений на одностороннее механическое воздействие.

**Тотипотентность** – свойство клеток обладать исходным одинаковым генетическим потенциалом.

**Точки скрепления** – в структуре цитоплазмы образованы глобулярными белками, скрепляющими между собой фибриллярные белковые нити.

**Трансмембранный потенциал** – неравномерное распределение электрических потенциалов по обе стороны мембраны.

**Транспирационный коэффициент** – количество воды, израсходованное растением, для синтеза 1 г. органического вещества.

**Транспирационный ток** – движение воды по растению, вызванное транспирацией.

**Транспирация** – сложный физиологический процесс испарения воды надземными органами растений.

**Транспортные белки** – наиболее специализированные высокомолекулярные белки, способные осуществлять активный транспорт (АТФ-азы).

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

**Трофическая регуляция** – взаимодействие между клетками, тканями и органами растения посредством перераспределения питательных веществ.

**Убиквитины** – класс низкомолекулярных белков, участвующих в деградации дефектных белков.

**Убихинон** – компонент внутренней мембраны митохондрий, осуществляющий транспорт протонов и электронов из матрикса митохондрий в перимитохондриальное пространство.

**Углекислотный компенсационный пункт** – концентрация  $\text{CO}_2$ , при которой фотосинтез равен дыханию

**Унипорт** – перенос одного вещества через мембрану, несопряженный с транспортом других веществ.

**Урожай биологический** – масса органического вещества, образованного всеми частями растениями на 1 га почвы в течение вегетационного периода (Убиол).

**Урожай хозяйственный** – доля сухого вещества, ради которой выращивают растения (плоды, семена, клубни и др.) (У хоз.).

**Фактор сопряжения (сопрягающий фактор)** – ферментный АТФ-синтетазный комплекс, который осуществляет сопряженный с транспортом  $\text{H}^+$  синтез АТФ, встроенный в тилакоидную и митохондриальную мембрану.

**ФАР (фотосинтетически активная радиация)** – часть солнечного спектра, поглощаемого пигментами фотосинтеза (380—740 нм).

**Феофитин** – производное хлорофилла оливкового цвета, в котором атом магния замещен на водород.

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

**Физиологический возраст органа (общий возраст)** – определяется возрастом материнского организма и календарным возрастом органа.

**Физиологический покой** – задержка прорастания семян или распускания почек, вызванная особенностями самого органа или окружающих его тканей.

**Фикобилины** – фотосинтетические пигменты водорослей. По химической структуре – незамкнутая тетрапиррольная система, содержащая сопряженные одинарными и двойными связи.

**Фитоалексины** – это низкомолекулярные антибиотические вещества высших растений, возникающие в растении в ответ на контакт с фитопатогенами.

**Фитогормоны** – низкомолекулярные органические соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие клеток, тканей и органов и которые в ничтожно малых количествах необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ.

**Фитоиммунитет (видовая устойчивость)** – способность растения защищать себя от огромного количества сапрофитных микроорганизмов.

**Фитол** – соединение, придающее свойство гидрофобности молекуле хлорофилла, взаимодействует с молекулами липидов тилакоидной мембраны, ориентирует молекулу хлорофилла по отношению к свету.

**Фитонциды** – антибиотические низкомолекулярные вещества, разнообразного строения, способные задерживать развитие или убивать микроорганизмы и определяющие конституционные механизмы устойчивости.

**Фитохром** – хромопротеид, осуществляющий регуляторные функции.

**Фитохромная система** – система, осуществляющая рецепцию ближнего и дальнего красного света.

**Флуоресценция хлорофилла** – излучение поглощенной световой энергии в виде красного излучения, происходящее при переходе молекулы хлорофилла с возбужденного синглетного ( $S_1$  или  $S_2$ ) уровня на основной синглетный ( $S_0$ ).

**Форбин** – система, включающая четыре пиррольных кольца и одно циклопентановое, соединенных сопряженными одинарными и двойными связями. Лежит в основе структуры молекулы хлорофилла.

**Фосфоресценция** – излучение кванта света при переходе молекулы хлорофилла из возбужденного триплетного состояния в невозбужденное синглетное.

**Фосфорилирование** – присоединение остатка ортофосфорной кислоты к органическим соединениям, требующее затрат энергии.

**Фосфоэнолпируват (ФЭП)** – первичный акцептор  $C_4$ -пути фотосинтеза.

**Фотодыхание** – поглощение  $O_2$  растениями и выделение  $CO_2$  на свету, связанного оксигеназной активностью рибулозобисфосфаткарбоксилазы-оксигеназы.

**Фотоллиз воды** – процесс окисления молекул воды в ходе световой стадии фотосинтеза.

**Фотопериодизм** – реакция растения на соотношение продолжительности дня и ночи, связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий.

**Фоторедукция** – бактериальный фотосинтез (восстановление  $CO_2$  с помощью неорганических водородсодержащих соединений ( $H_2$ ,  $H_2S$ ) и энергии квантов света).

**Фотосинтез** – это многоступенчатый процесс превращения энергии квантов света в энергию химических связей органических соединений, при этом побочным продуктом является кислород.

**Фотосинтетический коэффициент** — отношение выделенного в процессе фотосинтеза кислорода к поглощенному  $CO_2$ .

**Фотосистема** — совокупность светособирающего комплекса (ССК), фотохимического реакционного центра и связанных с ним молекул-переносчиков электронов.

**Фототропизм** – ориентировка осевых органов растений (стебель, корень, лист) к одностороннему освещению, которое определяется в направленном росте или изгибе к свету (положительный тропизм), или от света (отрицательный тропизм).

**Фотофосфорилирование** – реакция фосфорилирования АДФ неорганическим фосфатом, протекающая за счет энергии квантов света.

**Фотохимическая работа** — это работа по преобразованию энергии возбужденного под действием света электрона молекулы хлорофилла РЦ в химически связанную энергию АТФ и НАДФН<sub>2</sub>.

**Фотохимическое восстановление нитратов** – восстановление нитратов в листьях с использованием продуктов световой стадии фотосинтеза.

**Фузикоцин** – регулятор роста терпеноидной природы с выраженным антистрессовым эффектом.

**ФЭП-карбоксилаза** – ключевой фермент  $C_4$  пути фотосинтеза, катализирующий процесс карбоксилирования ФЭП с образованием четырехуглеродных соединений.

**Хемосинтез** — это процесс ассимиляции  $CO_2$ , при котором на синтез органического вещества используется энергия, высвобождающаяся в результате окисления неорганических веществ.

**Хемотропизм** – изгибы органов растения в ответ на односторонне действующий в среде химический градиент.



**Химическая азотфиксация** – восстановление молекулярного азота, протекающее либо в природных, либо в искусственных условиях и требующее высокой температуры и давления.

**Химический потенциал вещества ( $\psi$ )** – свободная энергия молекул какого-либо вещества.

**Хлорофиллиновая кислота** – компонент молекулы хлорофилла.

**Хлорофилловый индекс (ХИ)** – содержание хлорофилла в растении на единицу площади листа ( $\text{мг/дм}^2$ ).

**Холодостойкость** – устойчивость теплолюбивых растений к низким положительным температурам.

**Цитогенез** – процесс образования клеток, связанный с их последующей дифференцировкой.

**Цитокинины** – фитогормоны стимулирующего действия.

**Циторриз** – явление уменьшения объема протопласта в условиях дефицита влаги, при котором плазмалемма тянет за собой клеточную стенку.

**Цитохромный путь транспорта электронов** – путь переноса электронов по ЭТЦ дыхания на кислород воздуха с участием комплекса цитохромов и цитохромоксидазы.

**Чистая продуктивность фотосинтеза** – разница между количеством граммов сухого вещества, накопленного  $1 \text{ м}^2$  листовой площади за сутки во время фотосинтеза и количеством граммов сухого вещества, использованного на процесс дыхания (ЧПФ).

**Эвгалофиты** – соленакапливающие растения, которые хорошо растут и развиваются на наиболее засоленных почвах, поглощая из них большое количество солей.

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

**Экситоны** – это такое возбужденное состояние молекулы хлорофилла, когда между  $e^-$  и «дыркой» еще существуют силы связи, т.е. энергии электронного возбуждения не достаточно для подъема электрона в зону проводимости. При достижении электронного акцептора они диссоциируют (с потерей  $1 e^-$ ) на «дырку», заряженную положительно, и  $e^-$ .

**Экстенсин** – структурный белок клеточных стенок, связывающий между собой фибриллы целлюлозы.

**Экстрюзия** – процесс выведения на поверхность клеток их экскретов (смолы, эфирные масла).

**Элиситеры** – биологически активные вещества, образующиеся при травме клеток.

**Эндогенные ритмы** – внутренние, наследственно обусловленные ритмы, проявляемые и в постоянных условиях.

**Эпинастии** – настические движения органов, при которых верхняя сторона растёт днем быстрее, чем нижняя.

**Этилен** – газ, вырабатываемый растительным организмом и относящийся по характеру действия к ингибиторам роста.

**Эуксерофиты** – настоящие ксерофиты.

**«Эффект Пастера»** – снижение расхода углеводов на процесс дыхания в присутствии кислорода

**Эффект Эмерсона (эффект усиления)** – увеличение выделения  $\text{O}_2$  при одновременном освещении растения светом с длиной волн 650 и 700 нм.

**Яровизация** – индукция цветения растений низкими температурами.

### Статистическая обработка данных

Измерения являются основной частью любого эксперимента. От тщательности измерений и последующих вычислений зависят его результаты. Основными статистическими характеристиками количественной изменчивости являются: среднее арифметическое ( $\bar{X}$ ), среднее квадратичное или стандартное отклонение ( $\sigma$ ), средняя квадратичная ошибка  $S_x$ , нормированное отклонение  $t$ , по которому определяют достоверность различий между сравниваемыми вариантами.

Среднее арифметическое определяется по формуле:

$$\bar{X} = \frac{\sum X_i}{n}, \quad (1)$$

где  $\sum X_i$  – сумма значений каждой повторности,  $X_i$  – значение каждой повторности,  $n$  – объем выборки.

Среднее квадратичное отклонение ( $\sigma$ ) позволяет установить пределы возможных вариаций средних арифметических двух сравниваемых групп (вариантов):

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (X_i - \bar{X})^2}{n-1}} \quad (2)$$

где  $n$  – число повторностей в варианте;  $n - 1$  – число степеней свободы (обозначается также буквами  $df$ );  $\bar{X}$  – среднее арифметическое значение,  $X_i$  – значения каждой повторности;  $\sum (X_i - \bar{X})^2$  – сумма квадратов отклонений.

Таблица 1. Расчетные статистические параметры

N	$X_i$	$X_i - \bar{X}$	$(X_i - \bar{X})^2$	$\sum (X_i - \bar{X})^2$

Обычно, чем больше объем выборки, т.е.  $n$ , тем выше точность определения средней арифметической и меньше размах ее колебаний. При  $n > 30$  с учетом принятой в биологических экспериментах ошибки 5% средние арифметические выборочных совокупностей (вариантов) будут находиться в пределах  $\bar{X} \pm 2,58\sigma$ . Если эта разница превышает произведение  $\sigma$ , установленной для каждого варианта, на 2,58, то она достоверна.

Достоверность разницы между средними арифметическими двух выборочных совокупностей можно установить не только путем нахождения границ их вариаций для двух сравниваемых групп  $X_{ii} \pm \sigma_i$  и  $X_{iii} \pm \sigma_{ii}$ , но и пользуясь значением средней квадратичной ошибки  $S_x$ , которую рассчитывают по формуле:

$$S_x = \frac{\sigma}{\sqrt{n}} \quad (3).$$

Значение  $\sigma$  находят по формуле (2). Рассчитав среднюю квадратическую ошибку для одной ( $S_{xI}^-$ ) и другой ( $S_{xII}^-$ ) сравниваемых групп, определяют среднюю ошибку разницы ( $S_d$ ) по формуле:

$$S_d = \sqrt{S_{xI}^2 + S_{xII}^2} \quad (4).$$

Затем находят разницу между средними арифметическими этих двух групп:

$$d = \bar{X}_I - \bar{X}_{II}$$

Значения разницы между средними арифметическими помещают в таблицу и справа от них записывают величины средних ошибок разницы ( $d \pm S_d$ ). Если разница будет превышать ошибку в 2,58 раза, т.е.  $d > 2.58 S_d$ , то она достоверна с высокой степенью вероятности.

Однако следует помнить, что данный способ определения достоверности различий между средними арифметическими выборочных совокупностей справедлив только при  $n > 30$ . В физиологических же опытах, как правило, повторность бывает 3–5-кратной, т.е.  $n < 30$ , и поэтому ошибку разницы рассчитывают по другой формуле:

$$S_d = \sqrt{\frac{\Sigma(X_I - \bar{X}_I)^2 + \Sigma(X_{II} - \bar{X}_{II})^2}{(n_I - 1) + (n_{II} - 1)} \cdot \left( \frac{n_I + n_{II}}{n_I \cdot n_{II}} \right)} \quad (5).$$

Сумму квадратов отклонений для вариантов I и II, представленных в данной формуле, легко вычислить по образцу таблицы 1. Определив ошибку разницы ( $S_d$ ) и разницу между средними арифметическими двух сравниваемых групп ( $d$ ), находим величину  $t$ , называемую нормированным отклонением:

$$t = \frac{d}{S_d} \quad (6).$$

Теперь легко определить достоверность разницы между двумя вариантами. Для этого полученное фактическое значение  $t_{\text{факт}}$  сравниваем с найденным по таблице 2 значением  $t_{\text{табл}}$  надо знать число степеней свободы –  $df$  и принять необходимый уровень значимости (обычно при ошибке 5% он равен 0,05). Если окажется, что  $t_{\text{факт}} < t_{\text{табл}}$ , то разница между средними параметрами вариантов опыта ( $\bar{X}_I$  и  $\bar{X}_{II}$ ) – недостоверна, если же  $t_{\text{факт}} > t_{\text{табл}}$ , то разница достоверна.

Таблица 2. Значение t при различных уровнях значимости (P)

Число СТЕПЕНЕЙ СВОБОДЫ	УРОВЕНЬ ЗНАЧИМОСТИ P				
	0,1	0,05	0,02	0,01	0.001
1	6,31	12,7	31,82	63,66	–
2	2,92	4,30	6,97	9,93	31,60
3	2,35	3,18	4,54	5,84	12,94
4	2,13	2,78	3,75	4,60	8,61
5	2,02	2,57	3,37	4,03	6,86
6	1,94	2,45	3,14	3,71	5,96
7	1,90	2,37	3,00	3,50	5,41
8	1,86	2,31	2,90	3,36	5,04
9	1,83	2,26	2,82	3,25	4,78
10	1,81	2,23	2,76	3,17	4,59
11	1,80	2,20	2,72	3,11	4,44
12	1,78	2,18	2,68	3,06	4,32
13	1,77	2,16	2,65	3,01	4,22
14	1,76	2,15	2,62	2,98	4,14
15	1,75	2,13	2,60	2,95	4,07
16	1,75	2,12	2,58	2,92	4,02
17	1,74	2,11	2,57	2,90	3,97
18	1,73	2,10	2,55	2,88	3,92
19	1,73	2,09	2,54	2,86	3,88
20	1,73	2,09	2,53	2,85	3,85
21	1,72	2,08	2,52	2,83	3,82
22	1,72	2,07	2,51	2,82	3,79
23	1,71	2,07	2,50	2,81	3,77
24	1,71	2,06	2,49	2,80	3,75
25	1,71	*2,06	2,49	2,79	3,73
26	1,71	2,06	2,48	2,78	3,71
27	1,70	2,05	2,47	2,77	3,69
28	1,70	2,05	2,47	2,76	3,67
29	1,70	2,05	2,46	2,76	3,66
30	1,70	2,04	2,46	2,75	3,65
∞	1,64	1,96	2,33	2,58	3,29

Иногда у живых организмов встречается взаимосвязанное изменение двух или более признаков. Тогда говорят о корреляции этих признаков, а такое взаимосвязанное изменение их называют сопряженной вариацией. При положительной корреляции зависимость между признаками прямая: при увеличении доли одного из признаков увеличивается доля второго. При отрицательной корреляции зависимость между признаками обратная: увеличение доли одного признака связана с уменьшением доли второго.

Простая корреляция заключается в сопряженной вариации двух признаков. Для выявления меры такой корреляции пользуются формулой:

$$r = \frac{\sum (X_i - X) \cdot (Y_i - Y)}{\sqrt{\sum (X_i - X)^2 \cdot \sum (Y_i - Y)^2}}, \text{ где}$$

r – коэффициент корреляции.

Если r = 0,71 – 0,96 – связь между признаками тесная;

$r = 0,51 - 0,7$  – связь значительная;  
 $r = 0,31 - 0,5$  – связь умеренная;  
 $r = 0,11 - 0,3$  – связь слабая;  
 $r = 0,1$  – связь между признаками отсутствует.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ