

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ -
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА

О.Ф. Панфилова

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ:
МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

Москва
РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева
2023

УДК 581.1:635.9

ББК 28.57я723

П 16

Рецензент:

профессор кафедры защиты растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, д.с.-х.н., проф. О.О. Белошапкина

профессор кафедры растениеводства и луговых экосистем РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, д.с.-х. н., профессор Н.Н. Лазарев

П 16 Панфилова О.Ф. Физиология и биохимия растений: методические указания

/ О. Ф. Панфилова. Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К. А. Тимирязева. – Москва: РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева. – 2023. – 72 с. – Текст: электронный.

Представлены методические указания по самостоятельному изучению теоретического материала и практическому применению знаний физиологии и биохимии растений в профессиональной деятельности, выполнению лабораторных и контрольных работ. Даны списки литературы, видеофильмов и сайтов научных изданий, тесты. Материал систематизирован по разделам и темам дисциплины. Приведены список вопросов для подготовки к экзамену.

Предназначено для подготовки бакалавров, обучающихся по направлению 35.03.05 «Садоводство» направленности «Декоративное садоводство, газоноведение и флористика», заочная форма обучения.

Рекомендовано к изданию учебно-методической комиссией института садоводства и ландшафтной архитектуры. Протокол № 8 от 17 апреля 2023 г.

© Панфилова О.Ф., Составитель, 2023

© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2023

ВВЕДЕНИЕ

Изучение дисциплины «Физиология и биохимия растений» будет способствовать приобретению знаний основных процессов жизнедеятельности растений, их взаимосвязи и зависимости от окружающих условий, развитию навыков оценивать физиологическое состояние и адаптационный потенциал растений, научно обоснованному подходу к подбору растений для садоводства в конкретных условиях региона и мероприятий по повышению адаптационного потенциала зеленых насаждений.

Самостоятельная работа должна быть направлена на систематическое и последовательное изучение материала основного учебника, углубленное изучение актуальных проблем физиологии и биохимии растений, последних достижений науки и возможности их использовать для повышения эффективности практической работы в садоводстве и охраны окружающей среды.

Особого внимания заслуживает изучение функционирования фитоценозов. Большое значение имеют вопросы эндогенной регуляции, зависимости энергетического и пластического обмена от напряженности факторов среды. Среди них ведущую роль играют свет, температура и влагообеспеченность растений. Насаждения являются сложными фотосинтетическими системами, эффективность функционирования которых во многом зависит от архитектоники растений, схем посадки. Только изучив закономерности функционирования этой системы, можно управлять процессом формирования качественного урожая.

Больше читайте, особенно научной литературы, связанной с учебными дисциплинами. На лекциях и на практических занятиях можно получить своеобразный каркас, который достраивает каждый сам.

Такой деятельностный подход к образованию позволит приобрести необходимые компетентности и возможность эффективно трудиться на избранном поприще. Успехов в работе!

1. Общие требования к освоению дисциплины

Дисциплина Б1.О.14 «Физиология и биохимия растений» входит в обязательную часть базовой подготовки бакалавров по направлению 35.03.05 «Садоводство» направленности «Декоративное садоводство, газоноведение и флористика». Ее освоение позволит сформировать общепрофессиональные компетенции по использованию естественно-научных знаний и применению информационно-коммуникативных технологий в решении практических задач. Это обеспечит научную основу садоводства и газоноведения применительно к конкретным почвенно-климатическим условиям, их эффективность в создании высокопродуктивных садов, комфортной визуальной среды и решении проблем сохранения природы.

В соответствии с Учебным планом изучение дисциплины проводится в течение двух семестров (2, 3). На самостоятельную работу и контрольные мероприятия отводится 123, 6 часа. Результатом работы во втором семестре является выполнение контрольной работы, которую необходимо представить до начала третьего семестра. Задание для контрольной работы необходимо взять на sdo@rgau-msha.ru Институт агробιοтехнологии, Кафедра Физиологии растений, дисциплина «Физиология и биохимия растений». Номер задания – сумма двух последних цифр зачетки. В третьем семестре экзамен.

В рабочей программе дисциплины основные процессы жизнедеятельности представлены в темах, объединенных в два раздела. Их последовательное систематическое изучение позволит освоить основные закономерности функционирования сложных саморегулирующихся систем плодовых насаждений и газонов с целью проектирования и эффективного управления агроценозами.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ К ИЗУЧЕНИЮ ТЕОРЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА И ЛАБОРАТОРНЫМ ЗАНЯТИЯМ, ЛИТЕРАТУРА

Раздел 1 Водный обмен и фотосинтез

Тема 1 Структурная организация процессов

Основные термины и понятия: Клеточный уровень организации, органеллы и их функции, мембраны, клеточная стенка, поглощение веществ, раздражимость, гомеостаз.

Цель изучения: Приобрести знания основных процессов жизнедеятельности на клеточном уровне.

Задачи: Изучить структурную организацию процессов жизнедеятельности клетки. Познакомиться с методами диагностики состояния растительных тканей.

Методические рекомендации

Клетка - элементарная структурная единица растительного организма, поэтому четкие представления о ее составе, строении и функционировании крайне необходимы для понимания жизни целостного растительного организма.

В основе организации клетки лежит ее мембранное строение. Наружная мембрана цитоплазмы, граничащая с клеточной стенкой, называется плазмалеммой. На границе цитоплазмы с вакуолью также находится мембрана – тонопласт. Цитоплазма пронизана мембранами эндоплазматической сети. Мембранами окружены органеллы клетки – ядро, митохондрии, хлоропласты, лизосомы и др. Мембраны образуют и сложную внутреннюю структуру органелл. Рибосомы – одни из немногих органелл, не имеющих мембранного строения, но для их активного функционирования необходим контакт с мембранами эндоплазматической сети.

Именно мембраны лежат в основе двух основных принципов функционирования живых систем - *компартаментации*, т. е. пространственного

и структурного обособления мест протекания важнейших процессов жизнедеятельности, и *взаимодействия* компонентов цитоплазмы при осуществлении этих процессов. Компартиментация находит свое выражение в формировании плазмалеммы, окружающей клетку, и органелл, обладающих специфической структурой, которая соответствует их функциональному назначению. Взаимодействие обеспечивается наличием так называемого основного вещества цитоплазмы – *цитозоля* и эндоплазматической сети, связывающей органеллы. Благодаря *плазмодесмам* клетки контактируют друг с другом. Значение мембран трудно переоценить. Они обеспечивают пространственное отделение клетки от окружающей среды и ее внутреннюю организацию. Мембраны позволяют сохранить внутри клетки и ее отдельных органелл необходимые для функционирования условия, т. е. поддерживать *гомеостаз*. Вместе с тем клетка функционирует как открытая система. Через мембрану происходит поступление и выделение веществ. Контакты с внешней средой осуществляются за счет второй функции мембран - транспортной. Барьерная и транспортная функции мембран обеспечивают уникальное свойство живой клетки - *избирательную проницаемость*.

Мембраны выполняют также энергетическую функцию. На мембранах хлоропластов происходит преобразование энергии света в химическую энергию. Мембраны митохондрий осуществляют запасание энергии окисления веществ в макроэргических связях АТФ. Важна также и синтетическая функция мембран. Различные биосинтезы в клетке осуществляются ферментами, ассоциированными с мембранами, что обеспечивает их согласованное последовательное действие. Мембраны по праву называют носителями молекулярного порядка в клетке. Энергетическая и синтетическая функции мембран обеспечивают еще одно свойство живой клетки - способность к *регуляции обмена энергии и веществ*.

В мембранах расположены высокочувствительные рецепторы клетки, с помощью которых они воспринимают изменения условий окружающей среды, реагируют на действие химических, в том числе гормональных веществ.

Рецепторную функцию в мембранах выполняют белки и углеводные компоненты. Как уже отмечалось, высокой чувствительностью к пониженным температурам обладают также липоиды мембран. Рецепторная функция мембран лежит в основе *раздражимости* - способности растений воспринимать изменения в окружающей среде. На мембранах происходит генерация биотоков, что позволяет передавать информацию от клетки к клетке, от органа к органу и обеспечивать функционирование организма как единого целого.

Особое место в разделе занимают вопросы поступления в клетку веществ. Необходимо четко определить критерии пассивного и активного транспорта, рассмотреть возможные механизмы поглощения веществ, их связь с энергетической эффективностью дыхания. *Пассивное поглощение* не требует затрат энергии и осуществляется по электрохимическому градиенту. Ведущим механизмом пассивного транспорта является диффузия. Модификацией этого механизма является, так называемая, *облегченная диффузия*, при которой веществу помогают пройти через особые каналы мембраны специфические белки - переносчики. Именно они обеспечивают избирательный транспорт веществ по электрическому градиенту.

Активный транспорт - поглощение веществ против электрохимического градиента с затратой энергии дыхания. Установлено, что в плазмалемму вмонтированы белки, способные расщеплять АТФ (АТФ-азы) и направлять энергию на транспорт веществ против градиента.

Пройдя через мембрану, ионы поступают в цитоплазму, где они включаются в обмен веществ или проходят в вакуоли для обеспечения осмотического поступления воды.

В последовательном изучении процессов жизнедеятельности растительного организма большое внимание уделяется влиянию на них факторов среды. В самом начале изучения дисциплины необходимо усвоить клеточные основы повреждающего действия и адаптации.

Раздражимость как способность воспринимать и оптимальным образом реагировать на воздействия внешней и внутренней среды является

неотъемлемым свойством всех живых систем. Раздражимость позволяет клеткам приспосабливаться к среде. Раздражителем может служить любое изменение внешней среды или внутреннего состояния организма, если оно достигает определенной пороговой величины.

Материальной основой высокой чувствительности клеток к внешним воздействиям являются разнообразные слабые связи, стабилизирующие пространственную организацию макромолекул и динамичность структуры мембран. Последовательность событий при действии раздражителя можно представить следующим образом: раздражитель → рецепторы (белки) → изменение структуры и свойств мембран → изменение функциональной активности.

Под действием внешних повреждающих факторов в клетке происходит изменение нативной (прижизненной) структуры белков – денатурация. В зависимости от силы и времени действия фактора денатурация может быть обратимой и необратимой (коагуляция).

Независимо от природы действующего фактора, при повреждении в клетке возникает комплекс неспецифических ответных реакций:

1. уменьшение степени дисперсности цитоплазмы;
2. повышение сродства к красителям у ядра и цитоплазмы;
3. нарушение избирательной проницаемости мембран, повышение общей проницаемости – массовый выход веществ из клеток;
4. повышение вязкости цитоплазмы;
5. подкисление цитоплазмы;
6. возникновение потенциала действия на мембране.

Эти показатели и могут служить критерием повреждения клетки и использоваться для диагностики устойчивости к действию патогенов и неблагоприятным условиям среды. При этом, по повышению сродства к красителям или помутнению цитоплазмы можно судить только о наличии или отсутствии повреждения. На этом основан метод определения жизнеспособности семян. Интенсивность выхода веществ является показателем

степени повреждения. Например, по выходу веществ можно судить о состоянии озимых культур и земляники после перезимовки.

Для самопроверки и активизации полученных знаний выполните задания открытых тестов.

Закончить фразу, вставить слово или цифровое значение

1. Для осуществления активного транспорта веществ необходима _____.
2. Наиболее высокой калорийностью обладают _____.
3. Ферменты – это биологические катализаторы _____ природы.
4. Совокупность протопластов клеток составляет _____.
5. В основе повреждающих воздействий лежит _____ белков.
6. Избирательное поступление веществ обеспечивает _____.
7. Движение веществ по апопласту осуществляется за счет _____.
8. Мембрана, которая граничит с клеточной стенкой, это – _____.
9. Мембрана, которая окружает вакуоль, это – _____.
10. Вязкость цитоплазмы снижает ион _____.
11. При отравлении клетки наблюдается _____ плазмолиз.
12. О времени плазмолиза судят по установлению _____ плазмолиза.
13. В качестве показателя вязкости цитоплазмы можно использовать _____ плазмолиза.
14. Вязкость цитоплазмы повышает ион _____.
15. Наибольший барьер в радиальном транспорте ионов в корне представляет _____.
16. При действии раздражителей пороговой величины возникает _____ действия.
17. Соседние растительные клетки соединяются _____.
18. Внутриклеточный транспорт веществ обеспечивает _____.
19. Водные поры в мембране образуют _____.
20. Полярность клетки обеспечивается _____.

Тема 2 Водный обмен

Основные понятия и термины: Абсцизовая кислота, водный потенциал, водородная связь, гидростатическое давление, корневое давление, коэффициент водопотребления, орошение, осмотический потенциал, пасока, плач растений, продуктивность транспирации, транспирация, устьица.

Цель изучения: Приобрести знания закономерностей и условий эффективного использования воды растением. Проанализировать размеры транспирации, возможности ее регулирования растением и человеком для повышения эффективности использования воды.

Задачи: Изучить зависимость корневого давления от условий среды, освоить физиологические основы оптимизации корнеобитаемой среды. Изучить регулирование растением транспирации и физиологические основы орошения. Освоить физиологические методы установления необходимости полива.

Методические рекомендации

При изучении водообмена растений необходимо детально рассмотреть не только значение воды для растения и негативное влияние водного дефицита, но и процессы обеспечивающие водообмен растений, - поглощение воды, передвижение и распределение ее по растению, испарение.

Вода является основным компонентом живого, составляя в среднем 80-90% массы растения. Содержание воды зависит от типа и возраста органов, их функционального состояния. Все физиологические процессы в растении протекают нормально лишь при полном его обеспечении водой. Вода не только растворитель, но и участник биохимических процессов, основной компонент транспортных систем. Вода обладает высокой теплоемкостью, поэтому способствует стабилизации температуры растения. Циркуляция воды в растении обеспечивает связь органов друг с другом, а также возможность передвижения по растению питательных веществ.

Необходимо познакомиться с термодинамическими основами транспорта воды и получить навыки расчета термодинамических параметров.

Движение воды осуществляется по градиенту ее активности, которая характеризуется водным потенциалом (Ψ). В зрелых растительных клетках, имеющих крупную центральную вакуоль, *водный потенциал* включает две основные составляющие

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_{\rho}$$

где Ψ_{π} - осмотический, Ψ_{ρ} - гидростатический потенциалы.

Осмотический потенциал Ψ_{π} определяется присутствием растворенных веществ, снижающих активность воды. Поэтому осмотический потенциал всегда является отрицательной величиной. Депрессия осмотического потенциала тем больше, чем выше концентрация растворенных веществ и их диссоциация на ионы:

$$\Psi_{\pi} = - RTci$$

где R – газовая постоянная; T – абсолютная температура; c – концентрация растворенных веществ; i – изотонический коэффициент: $i = 1 + \alpha (n - 1)$, где α - степень электролитической диссоциации; n - количество ионов, на которые диссоциирует электролит.

Когда раствор отделен от воды полупроницаемой мембраной, которая пропускает только растворитель и не проницаема для растворенных веществ, возникает односторонний ток воды по градиенту ее активности. Этот процесс называется *осмосом*, а развиваемое при этом давление – *осмотическим давлением*. Растворы с одинаковым осмотическим давлением называются *изотоническими*, между ними нет направленного водообмена. Раствор, имеющий большее осмотическое давление, называется *гипертоническим*, меньшее – *гипотоническим*. При разделении полупроницаемой мембраной транспорт воды идет по направлению к гипертоническому раствору до выравнивания осмотических потенциалов.

Клетка, а также все органеллы, окруженные мембранами (хлоропласты, митохондрии и др.), представляют собой осмотические системы. Поскольку мембраны обладают избирательной проницаемостью, и вода проходит через

них значительно легче, чем растворенные вещества, допускают, что мембраны полупроницаемые, т. е. проницаемые только для воды. Всю цитоплазму обычно рассматривают как единый полупроницаемый барьер.

В зрелых растительных клетках главным «осмотическим пространством» является вакуоль. Именно клеточный сок, содержащий растворенные в воде различные соли, сахара, органические кислоты и другие соединения, представляет осмотический актив клетки. Суммарная концентрация растворенных веществ в вакуоле варьирует от 0,2 до 0,8 М. Осмотический потенциал клеточного сока измеряется сотнями и достигает тысяч килопаскалей (кПа). При этом растительные клетки имеют надежную систему осморегуляции внутренней среды.

Приспособлением к засолению почв или временному повышению концентрации почвенного раствора в результате внесения высоких доз удобрений служит снижение осмотического потенциала за счет поступления веществ, а также ферментативного превращения высокомолекулярных соединений в низкомолекулярные (гидролиз крахмала до сахаров, их окисление до органических кислот, гидролиз белков до аминокислот).

Необходимо иметь в виду, что растительные клетки отличаются от идеального осмометра прежде всего тем, что мембраны частично проницаемы и для растворенных веществ. Кроме того, они окружены клеточной стенкой, которая препятствует неограниченному увеличению внутриклеточного объема.

При погружении растительной ткани в гипотонический раствор наблюдается осмос. При отсутствии противодействия клеточной стенки поступление воды в клетку определяется ее водным потенциалом Ψ , в начальный момент времени равным осмотическому потенциалу Ψ_{π} клеточного сока. Однако по мере поступления воды в вакуоль ее объем увеличивается, цитоплазма прижимается к клеточной стенке и возникает тургорное давление, а вместе с ним и равное ему по величине противодействие стенки на клеточное содержимое. Таким образом, осмотическое поглощение воды ведет к созданию гидростатического давления. Под давлением активность воды возрастает,

поэтому гидростатический потенциал Ψ_p имеет положительное значение. При полном насыщении клетки водой положительный потенциал давления полностью уравнивает отрицательный осмотический потенциал, и клетка перестает поглощать воду; в таком состоянии ее водный потенциал равен нулю.

Таким образом, осмотический и матричный потенциалы, снижающие активность воды, определяют максимальную поглотительную способность. Реальная же возможность поглощать воду в данный момент характеризуется водным потенциалом, в состав которого входит и гидростатический потенциал, зависящий от степени насыщенности клеток водой.

Вода поступает в растение в результате *корневого давления* и присасывающего действия *транспирации*. Проявлением корневого давления являются *плач* и *гуттация*. Корневое давление имеет большое значение в весеннем сокодвигении, в поддержании непрерывности водных нитей в сосудах ксилемы активно транспирирующих растений, ликвидации в ночные часы возникшего за день водного дефицита. Корневое давление осуществляется с затратой энергии дыхания. На холодных болотистых почвах наблюдается явление, получившее название *физиологической сухости*: несмотря на большое количество воды, растения испытывают ее недостаток из-за подавления поглотительной деятельности корней в результате плохой аэрации и низкой интенсивности дыхания. Особенно болезненно реагируют на холодные почвы теплолюбивые растения.

Из внутренних факторов, влияющих на поглотительную деятельность корня, в первую очередь необходимо отметить мощь развития корневой системы и наличие ростовых процессов. Поглощение воды происходит тем интенсивнее, чем больше всасывающая поверхность корневой системы. Тесная зависимость между активной поверхностью и корневым давлением позволяет по количеству выделяемой пасоки судить о степени развития и функциональной активности корневой системы. Однако к концу вегетационного периода сбор пасоки сильно затрудняется, поскольку

поглощение воды уменьшается вместе с затуханием ростовых процессов, так как корни должны постоянно осваивать новые более влажные места в почве.

Зависимость корневого давления от дыхания корневой системы обуславливает еще одно важное требование поглотительной деятельности - обеспечение корней органическими веществами. Продукты фотосинтеза (ассимиляты) поступают из надземной части в виде углеводов и используются корнем в качестве дыхательных субстратов. Для весеннего сокодвижения у древесных растений очень важное значение имеет запасание с осени углеводов в корневой системе и стволе. Если накоплено недостаточно органических веществ или они израсходованы во время зимних оттепелей, весеннее сокодвижение может не начаться и растение погибнет.

Работа верхнего концевого двигателя обусловлена испарением воды с поверхности листьев – транспирацией. Она основана на использовании в качестве источника энергии солнечной радиации и регулируется автоматически. Усиление потери влаги снижает водный потенциал испаряющих клеток, что ведет к увеличению поступления в них воды. У хорошо облиственных растений присасывающая сила транспирации во много раз превосходит силу корневого давления.

Значение транспирации заключается и в том, что испарение воды понижает температуру листа и защищает его от перегрева. За счет транспирации создается некоторая недонасыщенность клеток водой, что обеспечивает оптимальные условия для процессов жизнедеятельности, плодоношения и созревания плодов.

Одной из важнейших характеристик процесса является *интенсивность транспирации* - количество воды, испаряемое растением с единицы листовой поверхности в единицу времени. Для сельскохозяйственных растений умеренной зоны интенсивность транспирации составляет днем 150-2500 мг/(дм²·ч), ночью – 10- 200 мг/(дм²·ч).

Основную роль в регуляции испарении воды растением выполняют *устьца*. Степень раскрытия устьиц зависит от освещенности, оводненности

тканей листа, концентрации CO_2 в межклетниках и других факторов. В зависимости от факторов, запускающих двигательный механизм (свет или начинающийся водный дефицит в тканях листа), различают *фото-* и *гидроактивное* движение устьиц. Согласно современным представлениям, открывание устьиц на свету вызывается включением протонной помпы в плазмалемме замыкающих клеток. Выход протонов сопровождается поступлением K^+ и Cl^- в вакуоли замыкающих клеток, гидролизом крахмала и образованием малата (аниона яблочной кислоты). Увеличение в вакуолях замыкающих клеток содержания осмотически активных веществ (K^+ , Cl^- и малата) приводит к усилению поступления воды в вакуоль, повышению тургора и открыванию устьиц. Последовательность событий при закрывании устьиц носит обратный характер. При недостатке воды ингибируется деятельность протонной помпы и устьица закрываются. Таким образом, устьица очень чутко реагируют на внешние условия и физиологические изменения в тканях листа. В результате интенсивность транспирации приспосабливается к складывающимся условиям.

Помимо устьичной регулировки растение может уменьшать транспирацию путем снижения испарения воды с поверхности клеток в межклетники за счет увеличения водоудерживающей способности коллоидов цитоплазмы, осмотического связывания воды и образования вогнутых водных менисков в клеточных стенках. Это, так называемый, *внеустьичный способ* регулирования транспирации. Он более эффективен, так как позволяет сокращать потери воды при открытых устьицах без ограничения поступления диоксида углерода для фотосинтеза.

В умеренно влажные и не слишком жаркие дни расход воды на транспирацию хорошо согласован с поступлением воды, оводненность тканей довольно постоянна, т. е. складывается *благоприятный водный баланс растения*.

В жаркие летние дни корни не успевают покрывать расход воды на возрастающую транспирацию, что приводит к *водному дефициту* в растении. Полуденный водный дефицит и временное завядание не причиняют растению

особого вреда. К вечеру водный дефицит снижается, а в ночные часы за счет активной деятельности корневой системы водный баланс полностью восстанавливается. В условиях засухи, когда в почве почти не остается доступной для растения влаги, водный баланс за ночь не восстанавливается, наблюдается длительное увядание растения. Такой не покрываемый к утру водный дефицит получил название *остаточного водного дефицита*. При этом завядающие листья оттягивают воду от молодых растущих частей и формирующихся плодов, что приостанавливает ростовые процессы и снижает продуктивность растений.

Эффективность использования воды растением выражается рядом показателей. Количество созданного сухого вещества на 1 л транспирированной воды характеризует *продуктивность транспирации*. В зависимости от условий выращивания и видовых особенностей растений она составляет 2-8, чаще 3-5 г/л.

Величиной, обратной продуктивности транспирации, является *транспирационный коэффициент* (ТК), который показывает, сколько воды растение затрачивает на построение единицы массы сухого вещества. Транспирационный коэффициент колеблется от 100 до 500, причем у большинства сельскохозяйственных культур значения ТК сравнительно близки и зависят от условий выращивания.

Большое значение имеет эффективность использования воды растениями, показателем которой служит *коэффициент водопотребления* – количество воды, расходуемое за сезон гектаром посева или насаждения, в пересчете на единицу урожая. В среднем коэффициент водопотребления составляет 1500-2000. Эффективность использования воды растением можно повысить, создавая оптимальные условия питания и водоснабжения. Для установления срока полива необходимо использовать физиологические показатели: динамику устьичных движений, концентрацию и осмотическое давление клеточного сока, водный дефицит растения.

Особое внимание следует уделить экологическим аспектам водообмена растений - влиянию факторов среды на водообмен, способам регулирования водного режима растений. Для определения времени полива обычно определяют влажность почвы. Полезно также вести наблюдение за физиологическим состоянием растений. Хорошим показателем условий водоснабжения плодовых и овощных культур является динамика устьичных движений: сразу после полива устьица открываются очень широко, по мере расходования поливной воды щель их открывается все меньше и меньше и при исчерпании запаса доступной воды они совсем перестают открываться. Полив необходим раньше, чем наступит такое длительное закрывание устьиц.

Другим достаточно надежным показателем условий водоснабжения может быть концентрация клеточного сока (ККС), которая при недостатке влаги очень быстро возрастает. Л. Ф. Лобов для установления необходимости полива овощных культур предложил 10%-ный уровень ККС. Определение рекомендуется проводить в соке свежих листьев в 10-11 ч утра.

Разработан экспресс-метод установления срока полива по величине электрического сопротивления тканей листа (ЭСТЛ), поскольку она зависит от их оводненности и является показателем водного дефицита. Полив семечковых культур необходимо проводить при повышении ЭСТЛ до 1000 кОм, косточковых – 1500 кОм.

Практическое значение имеют физиологические основы орошения, показатели продуктивности расходования воды, применение удобрений как способа повышения эффективности использования воды.

Лабораторное занятие № 1

Для успешного выполнения практических работ необходимо внимательно ознакомиться с теоретическим материалом, ходом выполнения и правилами безопасной работы.

Определение интенсивности транспирации у срезанных листьев при помощи торсионных весов (по Иванову)

Интенсивность транспирации – количество воды, испарённое с единицы листовой поверхности в единицу времени. Величина этого показателя зависит от внешних факторов – освещённости, температуры, ветра, времени суток и колеблется в пределах 15-250 г/(м² · час). Основным методом определения интенсивности транспирации – весовой.

Метод Иванова основан на учёте потерь воды срезанного листа за короткие промежутки времени, что даёт возможность наблюдать транспирацию при том состоянии насыщенности листа водой, в каком он находился на растении. Интервал между взвешиваниями не должен превышать 5 минут, т.к. при более длительной экспозиции уменьшается содержание воды в листе и интенсивность транспирации снижается.

Ход работы. Срезают лист, надевают на крючок торсионных весов, быстро взвешивают. Таким образом, взвешивают листья одного и того же яруса с десяти растений. Через 5 минут после взвешивания первого листа повторно взвешивают все листья в первоначальном порядке. Рассчитывают интенсивность транспирации в мг потерянной воды 1 г испаряющей массы в час.

Определение водоудерживающей способности растений методом «завядания» (по Арланду)

В регулировании водообмена растений значительная роль принадлежит их водоудерживающим силам, обусловленным в основном содержанием в клетках осмотически активных веществ и способностью коллоидов к набуханию. Водоудерживающая способность клеток зависит от условий выращивания растений. В частности, большое влияние оказывают условия азотного питания, обеспечивающие накопление белков. При оптимальных условиях минерального питания водоудерживающая способность растительных тканей возрастает, водоотдача за 30 минут составляет лишь 4 – 6 % от исходной

массы. *Определения водоудерживающей способности основано на учёте потери воды за 30 минут завядающими растениями.*

Ход работы. Берут 15-дневные проростки овса, выращенные на песке с внесением удобрений (опыт) и без удобрений (контроль). Осторожно извлекают из песка по 20 растений каждого варианта и отделяют надземную часть от корней. Затем часть стебля, которая находилась в почве, покрывают парафином, чтобы исключить её участие в испарении воды. Для этого нижние этиолированные части стебля опускают в расплавленный парафин, подкрашенный суданом III с температурой не выше 50°C.

Взвешивают все растения варианта вместе на технических весах, аккуратно расставляют их в штативы и через 30 минут взвешивают повторно. Убыль в массе показывает абсолютное количество потерянной воды за 30 минут. Для установления испаряющей массы взвешивают отчленённые парафинированные участки и их массу вычитают из первоначальной массы растений. Используя полученные данные, вычисляют количество испарившейся воды в процентах к первоначальной массе. Делают заключение о водоудерживающей способности тканей растений, выращенных при разных условиях питания.

Вопросы к защите лабораторных работ по теме

1. Проанализируйте состояние воды в вакуоле, в клеточной стенке, в цитоплазме.
2. Почему клетку нельзя рассматривать только как осмотическую систему?
3. Что лежит в основе определения состояния устьиц?
4. Какой фитогормон принимает участие в регуляции устьичных движений?
5. На чем основаны методы определения интенсивности транспирации растений?
6. Почему различаются временные параметры определения интенсивности транспирации и водоудерживающей способности?
7. Какие вещества называются антитранспирантами?
8. Какая структура листа растений называется ксероморфной?

9. На чем основаны методы определения осмотических параметров растительных тканей?

10. Назовите полевые методы изучения водного обмена.

Для самопроверки и активизации полученных знаний выполните задания открытых тестов.

Закончить фразу, вставить слово или цифровое значение

1. Между молекулами воды устанавливаются _____ связи.
2. Испарение воды листом происходит в основном через _____.
3. Открывание устьичной щели на свету происходит за счет _____ движения устьиц.
4. После дождя возможно _____ закрывание устьиц.
5. В условиях засухи происходит _____ закрывание устьиц.
6. В регуляции закрывания устьиц в засушливых условиях принимает участие _____.
7. Не оказывает отрицательного влияния на растение водный дефицит, не превышающий _____ %.
8. В состоянии полного насыщения водой гидростатический потенциал равен 0,5 МПа, а осмотический потенциал составляет _____ МПа.
9. Коэффициент водопотребления посева при урожайности 40ц/га и сезонном водопотреблении 3600м³/га составляет _____.
10. Степень ненасыщенности тканей водой характеризует _____.
11. При осмотическом потенциале -0,8 МПа и гидростатическом 0,5 МПа водный потенциал равен _____ МПа.
12. Интенсивность транспирации растения, испарившего за 3 часа 15 г воды при листовой поверхности 5 дм² составляет _____ г/(дм²·ч).
13. Выделение капельножидкой воды листом называется _____.
14. При осмотическом потенциале -0,8 МПа и гидростатическом, составляющем 0,5 максимальной величины, водный потенциал равен _____ МПа.
15. При изменении массы листьев за 5 минут от 900 мг до 870 мг,

- интенсивность транспирации равна _____ мг/(г· ч).
16. Транспорт воды через мембрану по градиенту активности - _____.
17. Плач и гуттация являются проявлением _____.
18. Если осмотический потенциал клетки равен -0,9 МПа, а гидростатический составляет 2/3 максимальной величины, то водный потенциал равен ____ МПа.
19. Закрывание устьиц по мере развития водного дефицита в тканях листа обусловлено накоплением _____.
20. Холодные и переувлажненные почвы – _____ сухие.

Тема 3 Фотосинтез

Основные понятия и термины: Индекс листовой поверхности, нециклическое и циклическое фотофосфорилирование, светокультура, спектральные характеристики, фотохимические процессы, фотосинтетически активная радиация, фотосинтетический потенциал, хлорофилл, чистая продуктивность фотосинтеза.

Цели изучения: Приобрести знания организации процесса фотосинтеза на уровнях единичного хлоропласта – листа – растения – фитоценоза. Приобрести умения выявлять ведущие факторы, определяющие продуктивность растений и способы их регулирования.

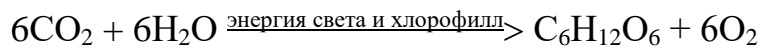
Задачи: Изучить сущность фотосинтеза, особенности архитектоники растений в посевах, влияние факторов на фотосинтез и их значение для продуктивного процесса.

Методические рекомендации

Фотосинтез является уникальной функцией растительного организма. Масштабы фотосинтетического преобразования и запасаения солнечной энергии огромны: каждый год за счёт фотосинтеза на Земле образуется около 200 млрд. т биомассы, что эквивалентно энергии, равной $3 \cdot 10^{21}$ Дж. Поэтому очень важно

изучить структурную организацию основы биофизики и биохимии этого процесса.

Фотосинтез растений заключается в преобразовании и запасании солнечной энергии, в результате чего из простых веществ – диоксида углерода и воды – синтезируются углеводы и выделяется молекулярный кислород. В общем виде этот процесс можно описать реакцией:



Специализированным органом фотосинтеза является лист. Хотя фотосинтез идет в самых разных частях растения: зеленых плодах, осях у злаков, стеблях. Приспособление листа к фотосинтезу в процессе эволюции шло в двух направлениях: возможно более полное поглощение и запасание энергии света и эффективный газообмен с атмосферой.

Листовая поверхность достигает значительных размеров и превосходит площадь почвы, которую занимают растения. Для характеристики размеров фотосинтетического аппарата используют *индекс листовой поверхности (L)*, который рассчитывают, как площадь листьев (м^2), приходящуюся на 1 м^2 почвы. Для сельскохозяйственных культур умеренной зоны средние значения листового индекса составляют 3-5. Например, поверхность листьев 1 га посевов зерновых культур в фазе цветения достигает 20-40 тыс. м^2 . В плодовом саду площадь листьев составляет 25-30 тыс. $\text{м}^2/\text{га}$. Благодаря большой поверхности и определенному размещению листьев в пространстве растение может использовать как прямой, так и рассеянный свет. Большое значение для эффективного улавливания света имеет *архитектоника растения*, под которой понимают пространственное расположение органов. Например, у высокопродуктивных зерновых культур листья на стебле снизу вверх располагаются под все уменьшающимся углом, не затеняя друг друга.

Лист растения – орган, обеспечивающий необходимые условия для фотосинтеза. Функционально фотосинтез приурочен к специализированным органеллам - хлоропластам. Хлоропласты высших растений имеют форму двояковыпуклой линзы (диска), которая наиболее удобна для поглощения

солнечных лучей. В клетках столбчатой паренхимы находится 30-40 хлоропластов, в губчатой – около 20. На 1 см² поверхности листа приходится примерно 200 см² поверхности хлоропластов. На 1 га посева при листовом индексе 5 рабочая светособирающая поверхность хлоропластов достигает 1000 га. Здесь проявляется особенность биологической организации. Малые испаряющие поверхности при больших рабочих поверхностях. 1 га посева испаряет примерно, как открытая водная поверхность, поглощение CO₂ из межклетников осуществляется всей поверхностью клеток, это уже примерно 50 га, а световая энергия – 1000 га.

Строение хлоропласта, изученное с помощью электронного микроскопа, весьма сложное. Подобно ядру и митохондриям хлоропласт окружен *оболочкой*, состоящей из двух липопротеидных мембран. Внутреннюю среду представляет сильно оводненный белковый *матрикс*, или *stroma*, которую пронизывают мембраны - *ламеллы*. Ламеллы, соединенные друг с другом, образуют *тилакоиды*. Плотнo прилегая друг к другу, тилакоиды формируют *граны*, которые можно увидеть даже под световым микроскопом. Пигменты, участвующие в улавливании энергии света, вмонтированы в мембраны тилакоидов. Именно здесь происходит преобразование световой энергии в химическую. Ферменты, которые катализируют многочисленные реакции темновой фазы фотосинтеза, а также разнообразные биосинтезы, в том числе биосинтезы белков, липоидов, крахмала, находятся в строме.

Внимательно проработайте теоретический материал практикума и выполните экспериментальные работы по изучению химических и оптических свойств пигментов, фотосенсибилизирующего действия хлорофилла.

В ходе процесса фотосинтеза выделяют две стадии: *световую*, или фотохимическую и *темновую*, или химическую. Первая включает реакции поглощения хлорофиллом и другими фотосинтетическими пигментами света и последующую трансформацию световой энергии в химическую (АТФ и НАДФ·Н). В темновой стадии акцептированный диоксид углерода

восстанавливается до углеводов за счет энергии, ранее накопленной в форме АТФ и НАДФ·Н.

Интенсивность фотосинтеза обычно выражается в мг CO_2 , ассимилированного 1 дм^2 листа за 1 час. Учет поглощенного листом CO_2 проводят с помощью инфракрасного газоанализатора. При интерпретации этих данных следует иметь в виду, что на свету в листе происходит не только фотосинтез, но и дыхание. Наблюдаемое изменение содержания CO_2 – это разность между его количеством, поглощенным в процессе фотосинтеза, и тем его количеством, которое выделилось в процессе дыхания. Это видимый фотосинтез. Для определения истинного фотосинтеза делают поправку на дыхание.

Ведущим внутренним фактором, регулирующим фотосинтез, являются *донорно-акцепторные отношения*. Интенсивность фотосинтеза листа (донор) в значительной степени зависит от запроса на ассимиляты со стороны потребляющих органов (акцепторов). Так, удаление формирующихся клубней картофеля или плодов томатов значительно подавляет фотосинтез. Частичное же удаление листьев резко увеличивает интенсивность фотосинтеза оставшихся листьев для того, чтобы удовлетворить запрос акцепторов на ассимиляты. Изменение интенсивности фотосинтеза с возрастом растения также можно объяснить изменением запроса на ассимиляты.

Зависимость фотосинтеза от скорости оттока ассимилятов связана с несколькими факторами. Важнейшим из них является образование зерен крахмала в хлоропластах при снижении оттока. Крахмальные зерна уменьшают свободный объем стромы, механически воздействуя на тилокоиды, ухудшают световой режим в хлоропластах, блокируют ферменты фотосинтетического цикла.

В растении функционируют различные акцепторы ассимилятов. Мощными притягивающими продуктами фотосинтеза центрами являются *ростовые акцепторы* - меристематические ткани, в которых идут активные биосинтезы.

Акцептором особого рода является молодой формирующийся лист. Пока лист не достиг трети своей конечной величины, он импортирует органические вещества для роста, затем становится экспортером ассимилятов, т. е. работает на воспроизводство. Эта функция достигает наибольшей величины ко времени завершения роста листа. Таким образом, после сравнительно небольшого отрезка времени, необходимого для формирования фотосинтетического аппарата, скорость фотосинтеза достигает максимума, а затем постепенно падает. Слабая функциональная активность стареющих листьев и хлоропластов обусловлена разрушением тилакоидов. Интересно вспомнить те факторы, которые способны задержать старение, следовательно, удержать скорость фотосинтеза на сравнительно высоком уровне. Это омолаживающая обрезка плодовых и ягодных растений, орошение, внесение азотных удобрений.

Другим типом являются *депонирующие акцепторы* - формирующиеся запасающие органы, в которых происходит однонаправленный синтез запасных веществ, например, крахмала в клубнях картофеля, сахарозы в корнеплодах сахарной свеклы и т. д. Корни – это *метаболические акцепторы*, требующие притока продуктов фотосинтеза для обеспечения энергией поглотительной и синтетической функций.

Необходимо отметить, что акцепторно-донорный баланс обеспечивается при умеренных скоростях фотосинтеза. При возрастании запроса увеличение поставки веществ идет в два этапа: в течение первых нескольких суток за счет повышения активности имеющихся хлоропластов или увеличения их количества в молодых листьях, а затем появления новых листьев.

К числу внешних факторов, влияющих на фотосинтез, относят свет, температуру, концентрацию диоксида углерода и водоснабжения растений.

По отношению к интенсивности света растения делят на две группы: *светолюбивые и теневыносливые*. Светолюбивые и теневыносливые растения различаются как по анатомическому строению листьев, так и по физиологическим признакам. Листья светолюбивых растений имеют более толстую листовую пластинку, хорошо развитую столбчатую паренхиму,

большее количество устьиц и проводящих пучков. Содержание пигментов в листьях светолюбивых растений обычно меньше, чем у теневыносливых. Более высокое содержание пигментов и увеличение относительной доли хлорофилла b и каротиноидов у теневыносливых растений обеспечивает эффективный фотосинтез в условиях низкой интенсивности света и рассеянной радиации, которыми должны довольствоваться эти растения. Графически зависимость интенсивности фотосинтеза от интенсивности света выражается *световой кривой* фотосинтеза.

С повышением интенсивности света фотосинтез ускоряется, но прямой пропорциональной зависимости не наблюдается. При определенной интенсивности света происходит перегиб световой кривой, т. е. световое насыщение, связанное с ограничением скорости фотосинтеза темновыми реакциями. Надо отметить, что темновые реакции в растении происходят значительно медленнее, чем световые. С повышением температуры скорость темновых реакций возрастает и свет используется растениями более эффективно. Светолюбивые и теневыносливые растения имеют разный ход световых кривых. Во-первых, у теневыносливых растений световое насыщение наступает при более слабом освещении, во-вторых, у них компенсационный пункт фотосинтеза, т. е. та освещенность, при которой фотосинтез и дыхание уравниваются друг друга, наступает раньше. Последнее связано с тем, что теневыносливые растения имеют более высокую интенсивность фотосинтеза при низкой освещенности и отличаются низкой интенсивностью дыхания.

Особое внимание необходимо уделить связи фотосинтеза с урожаем. Ведущая роль фотосинтеза в формировании урожая определяется прежде всего тем, что 95 % массы сухого вещества урожая – это органические вещества, создаваемые в процессе фотосинтеза. Усвоение элементов минерального питания, составляющих 5% сухой массы, также возможно только при наличии энергии, первоисточником которой является фотосинтез.

Однако прямой пропорциональной зависимости между урожаем и фотосинтезом нет. Это зависимость более сложная и может быть математически выражена уравнением, предложенным Л. А. Ивановым:

$$Y = (M+m) = I_{\phi} S_{\phi} T_{\phi} - I_{\text{д}} M_{\text{д}} T_{\text{д}},$$

где $M+m$ – биологический урожай; M – хозяйственно полезная часть биологического урожая; $I_{\phi} S_{\phi} T_{\phi}$ – продуктивность фотосинтеза, равная произведению интенсивности фотосинтеза на площадь листьев и время фотосинтеза; $I_{\text{д}} M_{\text{д}} T_{\text{д}}$ – затраты продуктов фотосинтеза на дыхание, которое также определяется произведением интенсивности дыхания на дышащую массу и время дыхания.

С помощью такой несложной математической зависимости можно наметить пути повышения урожайности сельскохозяйственных культур. В первую очередь необходимо учесть, что в агрономической практике важен не столько биологический, сколько хозяйственно полезный урожай, т. е. то, ради чего выращиваются сельскохозяйственные растения:

$$Y_{\text{хоз}} = K_{\text{хоз}} \times Y_{\text{биол}},$$

где K - коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза.

У высокостебельных сортов зерновых культур $K_{\text{хоз}}$ равен 0,25- 0,35, т. е. только четвертая или третья часть биомассы - зерно, остальное - солома. У интенсивных короткостебельных сортов $K_{\text{хоз}}$ достигает 0,55-0,60. Увеличить $K_{\text{хоз}}$ можно и с помощью агротехнических приемов. Например, калийные удобрения способствуют лучшему оттоку ассимилятов из ботвы в клубни картофеля и повышают $K_{\text{хоз}}$.

В статье прихода площадь листьев является основным фактором управления урожаем. Оптимальная листовая поверхность должна быть создана в посевах или насаждениях в сравнительно короткие сроки с тем, чтобы достаточно мощный фотосинтетический аппарат мог активно работать в течение длительного времени. Существенным средством оптимизации фотосинтетической деятельности посевов, позволяющим влиять на эффективность использования света, является структура посева, которая характеризуется нормой высева, шириной междурядий, способом расположения растений в рядках.

Расход на дыхание растений составляет в норме 35-40 %, т. е. более 1/3 часть того, что создано фотосинтезом. При неблагоприятных условиях может резко возрасти интенсивность дыхания и снизиться продуктивность растений. Дышащей массой является все растение, поэтому для повышения продуктивности очень важно обеспечить рациональное соотношение между фотосинтезирующей и корневой системами растений. Время дыхания – 24 ч в сутки, т. е. то, что не поддается регулированию.

Агротехнические мероприятия должны обеспечивать создание *фитоценоза* с максимальной для данных условий фотосинтетической продуктивностью. Хорошая согласованность процессов формирования фотосинтетического аппарата с его адаптацией к меняющемуся радиационному режиму в посеве может обеспечить высокое значение КПД приходящей фотосинтетической активной радиации (ФАР) (8-10%). Такой высокий КПД достигается при урожайности 10 т/га низкорослых сортов пшеницы интенсивного типа. Однако на практике КПД ФАР значительно ниже и составляет 0,5-1,5 %.

Чистая продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) представляет собой прирост сухой массы растений в граммах за определенное время (сутки), отнесенное к единице листовой поверхности (m^2). Её учитывают периодическим отбором проб растений, у которых определяют общую массу, массу отдельных органов и площадь листьев. Далее рассчитывают «нетто-ассимиляцию» в $г / (m^2 \cdot сут.)$ по формуле: $ЧПФ = (M_2 - M_1) / (0,5 \cdot (S_1 + S_2) \cdot n)$, где M_1 и M_2 – сухая масса растений в начале и в конце учетного периода; S_1 и S_2 – площадь листьев в начале и в конце учетного периода; n – период между двумя наблюдениями (дней).

При использовании формулы допускают, что листовая поверхность за время наблюдения нарастает равномерно. В действительности в период активной вегетации ростовые процессы носят логарифмический характер. Надо иметь в виду, что чем больше разрыв между пробами, тем менее точным будет определение средней рабочей поверхности листьев. Как правило, время между

пробами составляет 7 -10 дней, а в период интенсивного роста оно может быть сокращено до 5 дней.

Актуальными являются вопросы выращивания растений при искусственном освещении – *светокультура растений*. Широкое распространение получают сити-фермерство, зимние сады. В этом случае растение не создает новых запасов энергии на Земле за счет солнечной энергии, а лишь трансформирует энергию ламп в химическую энергию.

Искусственное освещение широко применяется в тепличных хозяйствах для выращивания овощей и цветов, а также в селекционных центрах для ускорения выведения новых сортов сельскохозяйственных культур, в исследовательских лабораториях.

Источниками излучения в светокультуре растений служат электрические лампы различных типов, которые должны удовлетворять следующим требованиям.

1. Спектральный состав излучения ламп должен обеспечивать необходимые условия для осуществления основных физиологических процессов (фотосинтеза, фотоморфогенеза, движения устьиц). Необходимо, чтобы в спектре были все участки видимого излучения (400-700 нм) с преобладанием красных, синих и фиолетовых лучей.

2. Источники света должны быть достаточной мощности, чтобы обеспечить энергией фотосинтез.

3. Продолжительность освещения должна соответствовать видовым особенностям растений и этапам онтогенеза.

4. Лампы должны быть экономичными и не излучать большого количества теплоты, так как это нарушает нормальный обмен веществ в растении и, как правило, снижает урожайность.

В настоящее время наиболее широко распространены газоразрядные лампы - ксеноновые, дуговые ртутно-люминесцентные и металлогалогенные. Перспективным является использование светодиодов с определенным спектральным составом света.

Лабораторное занятие № 2

Для успешного выполнения практических работ необходимо внимательно познакомиться с теоретическим материалом, ходом выполнения и правилами безопасной работы.

Изучение химических свойств пигментов листа

Пигментная система хлоропласта представлена двумя типами пигментов: зелёными – хлорофиллами *a* и *b*, и жёлтыми – каротинами и ксантофиллами. Основным функциональным пигментом является хлорофилл *a*, который обнаружен у всех эукариотических фотосинтезирующих организмов. Хлорофилл по своей химической природе является сложным эфиром дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – высокомолекулярного одноатомного спирта фитола $C_{20}H_{39}OH$ и метилового спирта CH_3OH . Структурной основой хлорофиллина служит порфириновое ядро, состоящее из четырёх пиррольных колец, связанных метиновыми мостиками. В центре ядра находится атом магния. Порфириновое кольцо придаёт молекуле гидрофильные свойства, остаток спирта фитола – гидрофобные.

Фотосинтетические пигменты находятся в связанном состоянии во внутренних мембранах хлоропластов. Для их экстракции из растительных тканей необходимо использовать полярные растворители – этиловый спирт, ацетон.

Разделение пигментов по Краусу

Метод основан на различной растворимости фотосинтетических пигментов в спирте и бензине. Эти растворители при сливании не смешиваются и образуют две фазы – верхнюю бензиновую и нижнюю спиртовую, благодаря чему и происходит разделение компонентов смеси.

Ход работы. В пробирку наливают 2-3 мл спиртового экстракта пигментов и добавляют 3-4 мл бензина. Содержимое пробирки сильно встряхивают, и оставляют отстояться. По мере расслоения эмульсии бензиновый слой будет окрашиваться в зелёный цвет из-за лучшей растворимости в нём хлорофиллов. Кроме того, в бензин переходит каротин, но

его окраска маскируется хлорофиллом. Ксантофилл останется в спиртовом слое, придавая ему золотисто-жёлтую окраску.

Зарисовывают картину распределения отдельных пигментов, а в выводах объясняют их различную растворимость в спирте и бензине.

Омыление хлорофилла щёлочью

Обрабатывая хлорофилл щёлочью, можно вызвать омыление эфирных групп, т.е. отщепление остатков метилового спирта и фитола. Образующаяся при этом соль хлорофиллиновой кислоты сохраняет зелёную окраску и оптические свойства хлорофилла, но отличается большей гидрофильностью по сравнению с неизменённым пигментом.

Ход работы. В пробирку с 2-3 мл спиртового раствора пигментов приливают 1 мл 20%-ной NaOH и взбалтывают. После смешивания экстракта со щёлочью пробирку помещают в кипящую водяную баню. Как только раствор закипит, пробирку вынимают и охлаждают. К охлаждённому раствору добавляют равный объём бензина и несколько капель воды для лучшего разделения смеси. Затем содержимое пробирки резко встряхивают и дают ему отстояться. В бензиновый слой перейдут каротин и ксантофилл, а в спиртовой раствор – натриевая соль хлорофиллиновой кислоты.

По окончании опыта зарисовывают окраску слоев, указав распределение пигментов. В выводах необходимо объяснить сохранение оптических свойств и изменение степени гидрофобности после омыления хлорофилла щёлочью.

Получение феофитина и обратное замещение водорода атомом металла

Как уже отмечалось ранее, хлорофиллы относятся к магний-порфиринам. Атом магния сравнительно слабо удерживается в порфириновом ядре и при осторожном воздействии сильных кислот легко замещается двумя протонами, что приводит к образованию феофитина. Феофтин имеет оливково-бурый цвет.

Обратное введение магния в феофитин происходит с большим трудом. Если на феофитин подействовать солями меди, цинка или ртути, то вместо двух протонов в ядро входит соответствующий металл и вновь восстанавливается

зелёная окраска. Однако она несколько отличается от окраски хлорофилла, оттенок придает введенный металл.

Следовательно, оптические свойства и цвет хлорофиллов зависит от наличия металлоорганической связи в их молекуле.

Ход работы. В две пробирки берут по 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов и прибавляют по 1-2 капли 10%-ной соляной кислоты. При взбалтывании зелёная окраска хлорофилла переходит в бурую, характерную для феофитина. Далее одну пробирку с феофитином оставляют для контроля, а во вторую вносят несколько кристалликов уксуснокислой меди и раствор нагревают на водяной бане до кипения. После нагревания бурый цвет раствора меняется на изумрудно зелёный вследствие образования Cu-производного хлорофилла.

Зарисовывают окраску феофитина и медьпроизводного хлорофилла, объясняют полученные данные.

*Фотосенсибилизирующее действие хлорофилла
на реакцию переноса водорода*

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

Считают, что в переносе электронов воды к НАДФ участвуют последовательно две пигментные системы, которые содержат различные формы хлорофиллов *a* и *b*, каротиноиды. Фотолиз воды связан с функционированием более коротковолновой второй пигментной системой. Конечным результатом фотоокисления воды является выделение молекулярного кислорода и образование богатых энергией и восстановительной силой соединений – АТФ и НАДФ·Н, необходимых для последующего восстановления диоксида углерода до уровня углеводов.

Хлорофилл выполняет функцию фотосенсибилизатора, способствующего переносу электронов на НАДФ с использованием энергии поглощенного солнечного света. Это преобразование световой энергии в химическую является очень сложным процессом и происходит этот процесс только в ненарушенных гранах хлоропласта. Продемонстрировать фотосенсибилизирующее действие выделенного из растительной ткани хлорофилла можно в модельном опыте с использованием в качестве донора протонов и электронов значительно более мощный восстановитель, чем вода, аскорбиновую кислоту, которая окисляется в дегидроаскорбиновую кислоту. В качестве акцептора протонов и электронов используют метиловый красный. Эту реакцию легко наблюдать, поскольку она связана с обесцвечиванием метилового красного, при восстановлении, окраска же хлорофилла остается без изменения.

Ход работы. Берут 4 пробирки: в три наливают по 5 мл спиртовой вытяжки пигментов, в четвертую – 5 мл этилового спирта. В первую, вторую и четвертую пробирки вносят аскорбиновую кислоту по 50 мг. Во все пробирки с пигментами добавляют по каплям раствор метилового красного до тех пор, пока зеленая окраска не перейдет в красно-бурую. В четвертой пробирке окраску раствора при помощи индикатора доводят до ярко-розовой. Вторую пробирку ставят в темное место, а остальные пробирки ставят в штатив на хорошо освещенное окно или по яркую лампу. После 10 – 20-минутного освещения в первой пробирке в результате восстановления метиловый красный обесцвечивается, раствор вновь приобретает зеленую окраску. В остальных пробирках окраска раствора не будет изменяться, так как без света, аскорбиновой кислоты или хлорофилла метиловый красный не восстанавливается в лейкосоединение. Делают вывод о необходимых условиях наблюдения фотосенсибилизирующего действия хлорофилла.

Определение содержания пигментов в листьях

Содержание хлорофилла в растениях существенно изменяется в зависимости от их возраста, яруса листа и условий произрастания. Поэтому при

физиологических исследованиях возникает необходимость проследить за динамикой его содержания. Обычно бывает достаточно определить лишь общее количество хлорофилла, не проводя дробного анализа зеленых пигментов.

Ход работы. *Получение спиртовой вытяжки.* Навеску листьев определённого яруса (0,2 г) измельчают, помещают в фарфоровую ступку, добавляют немного углекислого кальция, промытого кварцевого песка и растирают с 2...3 мл 96%-го раствора спирта. К растертой массе добавляют 4...5 мл спирта и снова растирают несколько минут. Экстракт осторожно сливают по палочке в воронку со стеклянным фильтром, укрепленную при помощи каучуковой пробки в колбе Бунзена, соединенной с насосом. Экстракцию небольшими порциями чистого растворителя повторяют до тех пор, пока пигменты не будут извлечены полностью. Затем фильтрат переливают через сухую стеклянную воронку в мерную колбочку на 25 мл. Колбу Бунзена дважды ополаскивают небольшой порцией спирта, каждый раз сливая жидкость в мерную колбочку. Далее содержимое колбочки доводят до метки, закрывают каучуковой пробкой, тщательно взбалтывают и используют для определения концентрации пигментов.

Определение концентрации хлорофилла на КФК. Устанавливают красный светофильтр. Заполняют одну кювету спиртом, другую – исследуемым раствором. Поместив в световой пучок растворитель, устанавливают «О». Перемещают в световой пучок, исследуемый раствор и берут показание прибора. Показания прибора переводят в величину концентрации, используя калибровочный график. Вычисляют содержание хлорофилла в % от массы сырых листьев: $X_{л} = B / A \cdot 100 \%$, где B – количество хлорофилла (мг в 25 мл), A - масса сырых листьев (мг), взятых для анализа, 100 – коэффициент для выражения в %.

Определяют содержание хлорофилла у различных комнатных растений и делают вывод об особенностях фотосинтетического аппарата светолюбивых и теневыносливых растений.

Вопросы к защите лабораторных работ по теме

1. Почему фотосинтез не может идти в растворе?
2. Какая часть молекулы хлорофилла отвечает за поглощение солнечных лучей?
3. Что происходит при действии кислоты на хлорофилл?
4. Изменяются ли оптические свойства хлорофилла под действием щелочи?
5. В каких областях ФАР максимальное поглощение света у хлорофилла?
6. В каких областях ФАР максимальное поглощение света у каротиноидов?
7. Назовите продукты световой фазы фотосинтеза.
8. Где происходит световая фаза фотосинтеза?
9. В какой фазе цикла Кальвина используются продукты световой фазы?
10. В чем состоят различия химизма фотосинтеза у C_4 – и C_3 – растений?
11. С каким интервалом времени берут пробы для определения чистой продуктивности фотосинтеза?
12. Назовите основные факторы эффективной светокультуры растений.

Для самопроверки и активизации полученных знаний выполните задания открытых тестов

Закончить фразу, вставить слово или цифровое значение

1. Продукты фотосинтеза в растении транспортируются в виде _____.
2. Остаток спирта фитола придает хлорофиллу _____ свойства.
3. Оптические свойства хлорофилла обеспечиваются _____ кольцом.
4. Длинноволновый максимум поглощения хлорофилла лежит в _____ области спектра.
5. При увеличении за декаду сухой биомассы с 30 до 75 г, а площади листьев с 10 до 20 $дм^2$, чистая продуктивность фотосинтеза равна _____ $г/(м^2 \cdot \text{сутки})$.
6. Восстановление НАДФ происходит при _____ транспорте электронов.
7. Синтез АТФ за счет энергии света называется _____ фосфорилированием.
8. Для толстянок характерен _____-фотосинтез.

9. Плодовые культуры относятся к _____ - растениям.
10. Интенсивность фотосинтеза растения, поглотившего за 2 часа 80 мг CO_2 при листовой поверхности 5 дм^2 составляет _____ мг/($\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
11. Фотолиз воды происходит при _____ транспорте электронов.
12. Цикл Кальвина происходит в _____ хлоропласта.
13. Фотосенсибилизатором является _____.
14. Подсчет количества устьиц в поле зрения микроскопа дал значения 2 -4 и 16-18.
Первые результаты относятся к _____ стороне листа.
15. В продукты фотосинтеза включается _____ % прошедшей через растение воды.
16. Световая фаза фотосинтеза происходит в _____ хлоропласта.
17. Высокой продуктивностью обладают _____ -растения.
18. Интенсивность фотосинтеза растения, поглотившего за 3 часа 90 мг CO_2 при листовой поверхности 5 дм^2 , составляет _____ мг/($\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$).
19. Вода в процессе фотосинтеза служит источником _____.
20. Акцептором CO_2 в цикле Кальвина является _____.
21. В состав хлорофилла входит ион _____.
22. Образование сахаров у C_4 -растений происходит в _____ хлоропластах.
23. Прирост сухой массы растений в граммах за определенное время (сутки), отнесенное к единице листовой поверхности (м^2) характеризует _____ продуктивность фотосинтеза.
24. Оптимальный листовой индекс полевых культур составляет _____.
25. Растения на дыхание затрачивают примерно _____ % органического вещества, созданного в процессе фотосинтеза.
26. Позднеспелые культуры характеризуются более высокой продуктивностью по сравнению с раннеспелыми за счет большего _____ фотосинтеза.

Основная литература по разделу «Водный обмен и фотосинтез»

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. Под ред. проф. Н.Н. Третьякова. – М.: КолосС, 2005. – 656 с.
2. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В., Фаттахова Н.К. Практикум по физиологии растений. – М.: РГАУ-МСХА, 2010. –110 с.

Дополнительная литература

1. Кошкин Е.И. Патофизиология сельскохозяйственных культур – М.: ПРОСПЕКТ, 2016. – 304 с.
2. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / Вл.В. Кузнецов, В.В. Кузнецов, Г.А. Романов и др. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. – 487 с.
3. Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г А. Физиология растений. - М.: Высшая школа, 2005. –736 с.
4. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Физиологические основы прецизионного растениеводства. – М.: ООО «Реарт», 2018. – 96 с.
5. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Физиология растений с основами микробиологии. Учебное пособие и практикум для СПО. – М.: Юрайт, 2021. – 185 с.

Учебные фильмы по разделу:

Видеофильмы помогут Вам поближе познакомиться с жизнедеятельностью на клеточном уровне, увидеть циклозис и движение хлоропластов, поподробнее узнать о значении воды для жизни на нашей планете, повторить в наглядной форме тему «Фотосинтез». Постарайтесь не задерживаться на рекламе. Весь материал в фильмах хорошо иллюстрирован и, понадемся, что будет понятен на английском языке. Навыки слышать и понимать английскую речь могут быть очень полезными в освоении разговорного языка и чтении научной литературы. Приятных и полезных просмотров!

Тема 1 Структурная организация процессов жизнедеятельности

1. https://www.youtube.com/watch?time_continue=15&v=9TikiU83tXk&feature=emb_title.
https://www.youtube.com/watch?v=rGyGN0X2NaI&feature=emb_title

Тема 2 Водный обмен

https://www.youtube.com/watch?time_continue=2&v=pmAsLU-k_0g&feature=emb_title

Тема 3 Фотосинтез

1. https://www.youtube.com/watch?time_continue=9&v=PkDcVk6VAzM&feature=emb_title

Интернет ресурсы

1. www.ippras.ru Журнал «Физиология растений»
2. www.agrobiology.ru Журнал «Сельскохозяйственная биология»
3. www.cnsnb.ru Библиотека ВАСХНИЛ
4. www.genetika.ru Журнал «Генетика»

Раздел 2 Энергетика и онтогенез

Тема 4 Дыхание и минеральное питание

Основные понятия и термины: Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ), гликолиз, дыхание, дыхательная цепь, окислительное фосфорилирование, оксидоредуктазы, продукционный процесс, хранение растениеводческой продукции, баланс питательных веществ, визуальная диагностика питания растений, водная культура, накопление нитратов, некорневые подкормки, реутилизация.

Цели изучения:

Приобрести знания основного пути окисления и мобилизации энергии запасных веществ, роли дыхания в продукционном процессе, возможности регулирования дыхания при хранении растениеводческой продукции.

Освоить физиологические основы применения удобрений и выращивания растений без почвы.

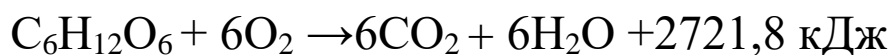
Задачи:

Изучить сущность и значение процесса клеточного дыхания, влияние факторов на процесс; связь дыхания с продукционным процессом. физиологические основы регулирования дыхания.

Изучить необходимые элементы питания, их усвояемые формы и признаки недостатка в растении. Механизмы поглощения веществ корнем, превращения и условий эффективного использования разных форм азота; динамику поглощения элементов питания сельскохозяйственными культурами в течение вегетации, способы диагностики дефицита, возможности внекорневых подкормок.

Методические рекомендации

Клеточное дыхание – процесс окисления органических веществ до углекислого газа и воды при участии кислорода воздуха. Суммарно его выражают следующим уравнением:



В этом разделе, прежде всего, следует уяснить значение дыхания в метаболизме растений и особенности этого процесса, отличающие его от горения (многоступенчатость, обеспечивающая выделение энергии небольшими порциями и возможность ее запасания, а также образование промежуточных продуктов, используемых в разнообразных биосинтезах, ферментативный характер процесса, участие воды и дегидрирование как основной путь окисления).

Важную роль в дыхании играют окислительно-восстановительные ферменты – дегидрогеназы и оксидазы. Основной путь окисления при дыхании – дегидрирование. В результате окисления органических веществ освобождается энергия, значительная часть которой фиксируется в макроэргических фосфатных связях АТФ и в этой форме используется на различные жизненные процессы растений – биосинтез, активное поглощение и транспорт веществ, поддержание клеточной структуры и др. Образование АТФ за счет энергии окисления называют окислительным фосфорилированием. Этот

процесс в основном протекает в митохондриях при окислении водорода, отнятого от дыхательного субстрата, до воды с участием цитохромной системы.

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

Часть образующихся в процессе дыхания восстановленных коферментов (НАД · Н и особенно НАДФ · Н) используется на восстановительные процессы: восстановление нитратов до аммиака, восстановительное аминирование кетокислот и др.

Постепенный распад сахаров сопровождается образованием разнообразных промежуточных продуктов, являющихся исходными соединениями для синтеза аминокислот, белков, жиров, углеводов и других веществ.

Будучи тесно связано со всей жизнедеятельностью растений, дыхание наряду с фотосинтезом оказывает непосредственное влияние на их продуктивность. Дыханию принадлежит важная роль в обеспечении защитных реакций организма. Многие заболевания растений сопровождаются повышением интенсивности дыхания и активированием дыхательных ферментов, например пероксидазы, полифенолоксидазы, аскорбиноксидазы.

Наиболее общий показатель скорости окисления – интенсивность дыхания, о которой можно судить по поглощению кислорода, выделению углекислого газа и окислению органического вещества. Другими показателями дыхательного метаболизма являются: величина дыхательного коэффициента, соотношение гликолитического и пентозофосфатного путей распада сахаров, активность окислительно-восстановительных ферментов. Об энергетической эффективности дыхания можно судить по интенсивности окислительного фосфорилирования митохондрий. Эти показатели могут быть использованы для

характеристики физиологических свойств и состояния растений в зависимости от условий их выращивания.

Заметьте, что в качестве дыхательного субстрата могут использоваться разнообразные органические соединения - углеводы, жиры, белки. Для характеристики субстрата используют *дыхательный коэффициент* – отношение объема выделяющегося CO₂ к объему поглощенного O₂:

$$\text{ДК} = V_{\text{CO}_2} / V_{\text{O}_2}$$

При окислении глюкозы на 6 объемов CO₂ поглощается 6 объемов O₂, и ДК = 1. При полном окислении жиров, белков и других соединений с более высокой степенью восстановленности, чем глюкоза, требуется больше кислорода и ДК оказывается меньше единицы (ДК = 0,4-0,6). Если в качестве субстрата используют более окисленные, чем сахара, соединения, например, органические кислоты, ДК превышает единицу. Таким образом, ДК выступает как мера степени восстановленности субстрата.

Однако на дыхательный коэффициент кроме типа субстрата влияет ряд других факторов, в частности полнота окисления субстрата. При наливе сочных плодов активно накапливаются органические кислоты, при этом дыхательные субстраты окисляются не полностью, и ДК становится меньше единицы. При недостатке кислорода дыхание переходит на анаэробный путь, и дыхательный коэффициент возрастает.

Как правило, более молодые растущие органы и ткани дышат интенсивнее. Сухие семена обычно поглощают мало кислорода. Однако по мере набухания скорость поглощения кислорода семенами увеличивается, достигая наибольших значений в период интенсивного роста зародыша. Максимальная интенсивность дыхания листьев и корней в их молодом возрасте снижается по мере уменьшения скорости роста. При старении листьев часто наблюдается временное повышение интенсивности дыхания, однако его энергетическая эффективность при этом снижается. Проводящая система играет активную роль в транспорте ассимилятов от листа к акцепторам, что подтверждается ее высокой интенсивностью дыхания. Установлено, что около

5% транспортируемых по флоэме углеводов затрачивается на процессы дыхания, а 95 % поступает к акцептору.

В среднем за вегетацию к корням поступает 30-35% ассимилятов, образованных в листьях при фотосинтезе. Около 2/3 этого количества затрачивается на дыхание корней, остальное – на увеличение массы корней.

Интенсивность дыхания обычно повышается в результате инфицирования растений патогенами. Это может сочетаться с нарушением сопряжения окисления с фосфорилированием и возрастанием доли анаэробного дыхания, что значительно снижает запасание энергии окисления в АТФ и увеличивает рассеяние энергии в виде тепла. Особенно серьезное расстройство метаболизма наблюдается у неустойчивых растений. Устойчивые сорта способны противостоять негативному влиянию токсинов и поддерживать энергетически эффективное дыхание.

Наряду с болезнями значительный урон растениям наносят вредители, что обусловлено как прямым поеданием биомассы, так и существенной стимуляцией дыхания, что объясняется возрастанием энергетических затрат на загрузку ассимилятами флоэмных окончаний и на репаративные процессы.

В решении проблемы продуктивности растений важное место занимает оценка количественного соотношения дыхания и фотосинтеза. При фотосинтезе происходит накопление органических веществ, при дыхании – их мобилизация для обеспечения всех процессов жизнедеятельности. Дыхание поставляет энергию для биосинтезов, поглощения и транспорта веществ, совершения механической (движение органов, внутриклеточное перемещение органелл), электрической (генерация биотоков) и других видов работы в клетке. Дыхание обеспечивает различные биосинтезы восстановителями (НАДФ·Н, ФАД·Н₂) и промежуточными продуктами как полуфабрикатами. В процессе окисления происходит детоксикация ядовитых продуктов обмена веществ. Таким образом, дыхание тесно связано со всеми процессами обмена веществ организма и является процессом, без которого невозможна жизнь. Поэтому вопрос о соотношении фотосинтеза и дыхания в процессе создания урожая

далеко выходит за рамки простого сопоставления функций синтеза и распада органических соединений растения.

В углеродном балансе целого растения затраты ассимилятов на дыхание в благоприятных для роста и развития условиях составляют около 40 %, т. е. на накопление биомассы расходуется лишь около половины ассимилированного углерода. Остальная часть углерода окисляется в процессе дыхания. Образующиеся при этом энергетические эквиваленты (АТФ, НАДФ·Н) и промежуточные продукты используются в процессах, связанных с образованием биомассы растения и поддержанием ее структурной и функциональной целостности.

При хранении зерна и сочных плодов, если не соблюдаются основные условия хранения (температура, влажность воздуха и т.д.), может значительно уменьшиться их сухая масса вследствие усиленного дыхания. Следовательно, условия хранения должны быть таковы, чтобы интенсивность дыхания была минимальной.

При хранении зерна регулируется его влажность. При влажности менее критической (12-14%) в семенах нет свободной воды и интенсивность дыхания минимальная (рис. 1.19). Появление свободной воды при увеличении влажности зерна приводит к резкому возрастанию интенсивности дыхания, что особенно резко проявляется при повышении температуры. Причем при низкой влажности зерна повышение температуры не играет существенной роли (рис. 1.20). Из приведенных данных видно, что главным условием хранения зерна является его влажность, которая не должна превышать 12% сухой массы. При большей влажности возрастает интенсивность дыхания и зерно теряет часть запасных веществ. Кроме того, вследствие выделяемой при дыхании теплоты оно разогревается, что приводит к дальнейшему усилению дыхания. В результате зерно темнеет и теряет всхожесть. Самосогревание наблюдается также при хранении в стогах плохо высушенного сена.

Совсем иные условия необходимо поддерживать при хранении плодов и овощей, так как содержание воды в них достигает 75- 90%. Регулировать

дыхание уменьшением содержания воды в этом случае нельзя, так как это приводит к потере их хозяйственной ценности. Поэтому при хранении плодов и овощей регулируют температуру хранения. При хранении плодов и овощей на холоде важное значение имеет темп охлаждения. Общим правилом является необходимость постепенного охлаждения продукции в течение 5-30 дней в зависимости от ее вида. За это время объекты хранения адаптируются к пониженной температуре. Слишком резкое охлаждение нарушает согласованность процессов обмена веществ, приводит к накоплению недоокисленных продуктов, таких, как этиловый спирт, уксусная и молочная кислоты, что в конечном итоге вызывает физиологические расстройства в виде потемнений, пятен, некрозов. Повышение температуры плодов и овощей также должно быть постепенным.

Интенсивность дыхания плодов и овощей в значительной степени зависит и от газового состава среды. Создание регулируемой газовой среды (РГС) с пониженной концентрацией O_2 (11-16%) и повышенной концентрацией CO_2 (5-10%) оказалось благоприятным для хранения цитрусовых, яблок и груш. Однако некоторые сорта яблок, плоды косточковых, виноград очень чувствительны к повышенной концентрации CO_2 . Для такой продукции применяют среды, полностью или почти полностью лишенные CO_2 , с пониженным (3-5%) содержанием O_2 . Почти весь объем воздуха занимает N_2 .

Необходимо иметь в виду, что колебание температуры и других условий хранения усиливают дыхание и могут вызвать серьезные физиологические расстройства. Техническое оснащение хранилищ должно быть таким, чтобы основные факторы хранения имели минимальные отклонения от оптимальных параметров, при которых процессы обмена веществ идут на низком уровне и сбалансированно.

Минеральное питание наряду с фотосинтезом является уникальной функцией растительного организма. Современное земледелие немыслимо без применения удобрений. В растении могут быть обнаружены различные минеральные элементы, значение которых не всегда соответствует их

количественному содержанию. Обратите внимание на роль вегетационного метода исследования, особенно водных и песчаных культур в изучении минерального питания. Элемент считается необходимым, если:

- его отсутствие исключает нормальный цикл развития растения;
- недостаток элемента вызывает специфические нарушения жизнедеятельности растений, устраняемые внесением этого элемента;
- элемент участвует в процессах превращения веществ и энергии, а не действует на растение косвенно.

Необходимо четко уяснить физиологическую роль главнейших элементов, их усвояемые формы и метаболизацию в растении. Обратите внимание на роль ионного транспорта в жизни растений. Особое место в этом разделе занимают вопросы механизмов поступления минеральных элементов, их передвижения по симпласту и апопласту растений, выделительной функции корневой системы.

Действительные потребности растений в необходимых минеральных элементах можно установить только при выращивании их на искусственных питательных средах (водные и песчаные культуры). Для этого используют дистиллированную воду и химически чистые кварцевый песок, соли, химически стойкие сосуды и посуду для приготовления и хранения растворов.

Такие опыты проводят в специальных сооружениях – *вегетационных домиках*. В холодные сезоны домики оборудуют отопительными устройствами (такие домики называют теплицами или оранжереями). В последнее время для выращивания растений используют искусственные источники света: обычные лампы накаливания, люминесцентные, ксеноновые, светодиодные лампы. Сооружения, в которых регулируются все факторы роста и развития растений, называются *лабораториями*, или *станциями искусственного климата*, а наиболее оборудованные из них – *фитотронами*.

Растения способны поглощать из окружающей среды практически все элементы. Однако для нормальной жизнедеятельности самого растительного организма требуется лишь небольшая группа элементов. Точнейшими *вегетационными опытами* установлено, что к необходимым для высших

растений элементам кроме углерода, водорода и кислорода, которые усваиваются в процессе воздушного питания, относятся следующие: макроэлементы N, P, S, K, Ca, Mg; микроэлементы Fe, Mn, Cu, Zn, B, Mo.

Для нормального роста и развития некоторых растений необходимы также Co, Na, Si, Cl. Например, кобальт требуется бобовым культурам для симбиотической фиксации азота. Натрий поглощается в относительно высоких количествах свеклой и некоторым растениям, приспособленным к засоленным почвам. Кремний в больших количествах содержится в солоmine и необходим зерновым культурам.

Несмотря на то, что микроэлементы требуются в очень малых количествах – тысячных долях процента, в их отсутствии наблюдаются серьезные физиологические расстройства. Объясняется это тем, что они функционируют в регулярных системах клетки. Микроэлементы выступают в качестве простетических групп ферментов или кофакторов - активизаторов ферментов. Внимательно ознакомьтесь с принципами методов растительной диагностики дефицита питательных элементов. Обратите внимание не только на изменение окраски, но и ярусы листьев, на которых эти изменения происходят.

Корневая система растений поглощает из почвы как воду, так и питательные вещества. Оба процесса взаимосвязаны, но осуществляются на основе разных механизмов. Почти никогда раствор питательных солей не поступает в растение в неизменной концентрации. Из очень разбавленных растворов питательные вещества поглощаются быстрее, чем вода. Наоборот, из концентрированных растворов растение берет больше воды.

Растение поглощает вещества в ионной форме избирательно. Катионы и анионы одной соли поступают в растение относительно независимо друг от друга с разной скоростью. Процесс поглощения веществ делится на два этапа: поступление ионов в *свободное пространство* корня и транспорт через мембрану-плазмалемму. Свободное пространство корня занимает примерно 10% его объема и образовано межмолекулярным пространством в толще клеточных стенок.

Клеточные стенки образуют единую систему - *апопласт*, по которому могут передвигаться растворенные в воде вещества. Кроме того, благодаря наличию заряженных функциональных групп в составе пектиновых веществ, белков и других компонентов клеточной стенки происходит адсорбция и концентрирование ионов. Таким образом, клеточные стенки не только являются фазой транспорта вещества, но и выполняет функцию ионообменников корня. Способность к обменной адсорбции определяется обменной емкостью корня. Она зависит от химического состава корневых выделений и клеточных стенок и поддерживается транспортом веществ через цитоплазматическую мембрану и дальнейшим их перемещением внутрь корня. Транспорт веществ через мембрану может идти по электрохимическому градиенту при участии белков-переносчиков.

Особую роль в плазмалемме растительных клеток играет протонная помпа, создающая электрический и химический (рН) градиенты. Электрический потенциал может быть использован для транспорта катионов по электрическому градиенту против концентрационного. В свою очередь, градиент рН служит энергетической основой для переноса через мембрану анионов совместно (в симпорте) с ионами H^+ , возвращающимися через мембрану по концентрационному градиенту.

Именно мембранное строение клеток обеспечивает избирательное поглощение веществ растением. Поддержание структуры мембран и функционирование активных механизмов транспорта ионов являются энергозависимыми процессами. Поэтому существует тесная связь поглотительной деятельности корня с дыханием. Для эффективного функционирования корневой системы она должна обеспечиваться дыхательными субстратами из надземной части. Почвенные условия (аэрация, температура, рН) должны способствовать энергетически эффективному дыханию и росту корней. Установлено, что корневые волоски интенсивно поглощают ионы только до тех пор, пока они растут. Именно наличие боль-

шого количества точек роста в корневой системе обеспечивает ее высокую поглотительную активность.

Радиальное перемещение ионов в корне называют ближним транспортом. Он осуществляется через клетки неспециализированных для транспорта веществ тканей по *апопласту* - совокупности межклетников и межфибриллярных полостей клеточных стенок, *симпласту* - совокупности протопластов клеток, соединенных плазмодесмами, и вакуумо-совокупности дискретных систем вакуолей. Особое значение в радиальном транспорте ионов имеет самый внутренний слой клеток коры - эндодерма. Пояски Каспари прерывают апопластический транспорт веществ между корой и центральным цилиндром. Весь поток переходит на симпластический путь, чем обеспечивает метаболический контроль поступления веществ. Следующая ткань – перицикл, который работает как кольцевой коллектор, направляя вещества кратчайшим путем из системы симпласта к сосудам ксилемы.

Восходящий транспорт ионов в растении по специализированной проводящей ткани-ксилеме называют *дальним транспортом*. Механизм ксилемного транспорта – *массовый ток* растворенных веществ вместе с водой, обеспечиваемый корневым давлением и транспирацией. Но и на этом этапе транспорта веществ, так же, как и в корне, осуществляется его активная регуляция. Применение радиоактивных изотопов фосфора и калия позволило обнаружить, что, хотя они и движутся вместе с восходящим транспирационным током, тем не менее в большем количестве поступают не в более энергично транспирирующие, а в растущие части растения - в точки роста, только развертывающиеся листочки, в формирующиеся плоды.

Ведущая роль в повышении урожайности сельскохозяйственных культур принадлежит удобрениям. Система удобрения разрабатывается с учетом баланса питательных веществ, который включает в себя поступление их в почву с удобрением, суммарный расход на формирование урожая и непродуктивные потери из почвы. Балансовый метод позволяет рассчитать дозу полного минерального удобрения. Однако для получения высоких урожаев возникает

необходимость дифференцировать питание в процессе вегетации растений, так как их потребность в питательных веществах существенно меняется по фазам развития.

При прорастании используются главным образом те запасы минеральных веществ, которые уже имеются в семенах, причем прирост органического вещества в этот период сравнительно невелик, поэтому потребность в поглощении минеральных веществ из почвы в это время еще незначительна. Однако она быстро возрастает в период интенсивного образования листовой поверхности, цветения и завязывания плодов. Прекращение общего накопления органического вещества во время созревания сопровождается существенным снижением потребности растений в удобрениях.

Помимо периодов максимального потребления питательных веществ растения имеют *критические периоды* потребления элементов питания. Недостаток в это время того или иного элемента может нанести серьезный ущерб урожаю. Так, в период прорастания растения очень чувствительны к недостатку фосфора, который способствует интенсивному развитию корневой системы. Фосфор также необходим для закладки репродуктивных органов. В период интенсивного образования вегетативной массы растения очень чувствительны к недостатку азота, в период оттока ассимилятов к запасующим органам – калия.

Наиболее полное обеспечение растений элементами минерального питания в соответствующие фазы развития достигается сочетанием внесения основного удобрения с дополнительным в виде подкормок.

В ряде случаев применяют *некорневые подкормки*. У большинства растений некорневое питание осуществляется главным образом листьями. Поступление веществ происходит в основном через кутикулу. Поэтому поглощение тем активнее, чем дольше сохраняется на поверхности листа водная пленка. Теоретически подкормки через листья и корни по своему влиянию равноценны. Однако при проведении только некорневых подкормок в

отдельных случаях нарушается генеративное развитие растений, наблюдается более быстрое старение листьев.

Недостаток некорневых подкормок заключается также в том, что при опрыскивании можно использовать только разбавленные растворы (0,5-2,0 %ные) и вносить небольшое количество питательных веществ, хотя по сравнению с удобрением через корни они быстрее и полнее усваиваются растениями.

Некоторые подкормки особенно эффективны, когда почва обеднена элементами минерального питания из-за усиленного их вымывания или, наоборот, пониженной растворимости вследствие недостатка влаги, неблагоприятного (отклонения от оптимального значения рН) почвенного раствора. Кроме того, низкие температуры почвы часто ослабляют поглощение через корни и тем самым повышают эффективность некорневых подкормок.

Успешно используются некорневые подкормки мочевиной при необходимости срочного внесения азота. При появлении признаков дефицита железа и микроэлементов растения опрыскивают растворами их хелатов. Мочевина и хелаты имеют явное преимущество для некорневой подкормки, так как их молекулы целиком попадают в лист, что предотвращает накопление сопутствующих ионов на поверхности листа.

Надо иметь в виду, что не только недостаток элементов минерального питания, но и их избыток и несбалансированность отрицательно влияют на растительный организм. Необходимо также учитывать опасность загрязнения почвы тяжелыми металлами, входящими в состав естественных примесей удобрений. Среди них могут быть значительные количества меди, цинка, хрома, никеля, стронция, урана. Высокие дозы минеральных удобрений могут вызывать нарушение физиологических функций, снижать устойчивость растений и действовать как засоляющий фактор.

Известкование кислых почв, использование гранулированных и медленно растворяющихся удобрений повышают их эффективность и предотвращают загрязнение среды.

Широкое использование в физиологических исследованиях водной культуры обеспечило разработку и распространение способов промышленного выращивания растений на питательном растворе, которые получили название *гидропоника*.

В зависимости от среды, в которой развивается корневая система, гидропоника может быть разделена на три основных вида.

1. Водная культура. Для нее характерно отсутствие субстрата. Корневая система погружена непосредственно в питательный раствор. Выращивание растений в водной культуре имеет различные варианты, из которых наиболее перспективным является технология тонкослойной проточной культуры.

2. Субстратная культура. При этом способе выращивания корневая система растений развивается в твердой среде (торф, древесная кора, перлит, вермикулит, гравий, минеральная вата, маты и др.), куда периодически подается питательный раствор капельной системой или другими способами орошения.

3. Аэропонная культура. Метод аэропонной культуры растений предусматривает подачу питательного раствора к корням в виде тумана (аэрозоля). В настоящее время успешно используют на большом числе овощных, цветочных и других культур голландскую гидропонную систему, при которой создают два слоя питательного раствора - аэрозоль у поверхности и циркулирующий питательный раствор у основания. Аэрозоль обеспечивает непрерывную аэрацию и способствует хорошему корнеобразованию.

Наиболее важным фактором при беспочвенном питании растений является состав питательного раствора. *Питательный раствор* должен содержать все необходимые элементы в достаточном количестве и в усвояемой форме, быть физиологически уравновешенным. Общее содержание солей в питательном растворе не должно превышать 2-3 г/л.

Физиологически уравновешенными являются те растворы, количество и соотношение ионов в которых исключают их вредное влияние. Такие растворы обеспечивают нормальный рост, развитие и высокую продуктивность растений.

Наиболее благоприятная реакция питательного раствора для усвоения элементов питания корнями растений 5,5-6,5. В процессе питания растения определенным образом воздействуют на реакцию питательного раствора: с одной стороны, за счет кислотности выделяемых корнями соединений (угольная кислота и др.), с другой - за счет различной скорости, с которой они усваивают катионы и анионы растворимых солей. Питательный раствор должен обладать определенной буферностью, т. е. способностью противостоять изменению реакции среды. Периодически необходимо проводить коррекцию рН и состава питательного раствора.

Важным фактором успешного выращивания растений в гидропонике являются хорошая аэрация питательного раствора, так как это необходимое условие для дыхания корней и поглотительной деятельности корня.

Концентрацию питательного раствора меняют по мере роста и развития растений. Во время интенсивного формирования листового аппарата особое значение имеет азотное питание. Перед цветением увеличивается потребность в фосфоре и калии. Установлено, что при обильном плодоношении листья нижних ярусов значительно быстрее стареют, если в растворе преобладает аммиачная форма азота. Для обеспечения более длительного плодоношения в питательный раствор нужно включать на одну часть аммиачного азота две части и более нитратного.

Дифференцированное питание во время вегетации, оптимизация температурного и светового режимов повышают урожайность и качество продукции.

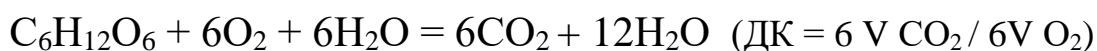
Лабораторное занятие № 3

Для успешного выполнения практических работ необходимо внимательно познакомиться с теоретическим материалом, ходом выполнения и правилами безопасной работы.

Определение дыхательного коэффициента прорастающих семян подсолнечника

Показателем химической природы субстрата, используемого для дыхания, служит *дыхательный коэффициент* (ДК) – отношение объема CO_2 , выделяемого при дыхании, к объему поглощаемого O_2 .

При дыхании за счёт углеводов ДК равен 1:



Если субстратами дыхания являются более восстановленные по сравнению с углеводами соединения – жиры и белки, то $\text{ДК} < 1$. Если же дыхание идет за счёт низкомолекулярных богатых кислородом ди- и трикарбоновых кислот (яблочная, винная, лимонная), то $\text{ДК} > 1$.

При затруднении доступа кислорода к тканям, например в зоне деления клеток, в корнях на уплотненной и переувлажненной почве, наряду с аэробным происходит анаэробное дыхание, не сопровождающееся поглощением кислорода, что приводит к повышению значения ДК. При неполном окислении с образованием органических кислот $\text{ДК} < 1$.

Таким образом, дыхательный коэффициент, не характеризуя скорость окисления субстрата, является качественной характеристикой дыхания.

Ход работы. Пробирки заполняют проросшими семенами до половины объема и плотно закрывают пробкой с изогнутой измерительной трубкой. Пробирку ставят в коническую колбу, чтобы избежать нагревания прибора от рук. В трубку вводят каплю воды. Когда капля сдвинется от края трубки, отмечают по внутреннему мениску перемещение капли за 2 минуты. Повторяют определение 3 раза, отмечают положение внутреннего мениска капли. А затем вычисляют среднее расстояние, пройденное каплей за 2 минуты (А). Оно соответствует разности между объемами поглощенного кислорода и выделенного CO_2 . После этого пробирку открывают, проветривают и в верхней ее части над семенами помещают фильтровальную бумагу, слегка смоченную раствором щелочи. Вновь собирают прибор, вводят в трубку каплю воды.

Отмечают смещение внутреннего мениска капли за 3 двухминутных интервала. Вычисляют среднюю величину смещения (В). Выделенный же при дыхании CO₂ будет поглощаться щелочью, и второе смещение капли отразит только уменьшение объема O₂, поглощенного при дыхании.

Расчет величины ДК проводят следующим образом:

$$\text{ДК} = (В - А) / В$$

Определение общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы

Способ определения адсорбирующей поверхности корней, предложенный Д. А. Сабининым и И. И. Колосовым, основан на представлении об адсорбционном характере начального поглощения веществ корнями растений. Согласно этому представлению первым этапом поглощения элементов минерального питания должна являться *адсорбция* ионов на поверхности корней. Благодаря амфотерности биокolloидов поверхность живых клеток имеет как положительные, так и отрицательные заряды, но последние преобладают, т.к. клеточные стенки содержат большое количество полигалактуроновых кислот. Поэтому положительные ионы адсорбируются больше, чем отрицательные.

Адсорбция ионов корневой системой сопровождается эквивалентным обменом их на другие ранее находившиеся на поверхности. В качестве адсорбируемого вещества берут такое, которое не содержится в корневой системе и в то же время является безвредным. Используется метиленовая синь, которая при мономолекулярной адсорбции покрывает 1,05м² поверхности адсорбента. Метиленовая синь проникает в клетки в течение 90 сек. При двукратном погружении корней (каждый раз по 1,5 мин) в раствор метиленовой сини происходит адсорбция красителя на всей поверхности корней. При третьем погружении корней в раствор краситель поглощается только рабочей поверхностью корней. Концентрацию метиленовой сини определяют колориметрически.

Ход работы. В 3 стакана наливают по 20 мл 0,0003 н. раствора метиленовой сини. Объединяют вместе промытые корни 10 проростков пшеницы, слегка обсушивают фильтровальной бумагой и последовательно погружают в три стакана с раствором метиленовой сини на 1,5 минуты в каждый. Далее колориметрически устанавливают концентрацию метиленовой сини во всех стаканах, рассчитывают поглощение ее корнями из каждого стакана.

Расчет:

Начальное содержание м.с. в стакане $H = C_n \cdot V$

Осталось м.с. в стакане после погружения корней $O = C \cdot V$

Адсорбировано м.с. $A = H - O$

Поверхность корней:

$S_{\text{общ.}} = 1,05\text{M}^2 \cdot A_{(1+2)}$ $S_{\text{раб.}} = 1,05\text{M}^2 \cdot A_3$ $S_{\text{нераб.}} = S_{\text{общ.}} - S_{\text{раб}}$

Вопросы к защите лабораторных работ по теме

1. Какие группы витаминов являются коферментами дегидрогеназ?
2. На чем основан метод определения активности каталазы?
3. Напишите дыхательную цепь с участием полифенолоксидазы (пероксидазы, аскорбат оксидазы).
4. Какова роль альтернативных путей окисления?
5. Почему цикл Кребса называют циклом лимонной кислоты или ди- и трикарбоновых кислот?
6. Что лежит в основе методов определения интенсивности транспирации?
7. С чем связана высокая интенсивность транспирации прорастающих семян?
8. Какою величиной имеет ДК, если субстратом дыхания являются жиры?
9. Что такое дыхание роста и дыхание поддержания?
10. Проанализируйте внутриклеточную локализацию этапов окислительного процесса.
11. Какую роль в жизни растений играет азот (фосфор, калий, кальций, магний)?

12. Какова роль микроэлементов в жизни растений.
13. Какую роль играют микроэлементы в жизни растений?
14. Каковы механизмы поглощения элементов минерального питания растением при недостатке их в среде?
15. Что лежит в основе определения рабочей адсорбирующей поверхности корней?
16. Какую долю составляет рабочая адсорбирующая поверхность в общей при высокой функциональной активности корневой системы?
17. С чем связано затруднение поглотительной деятельности корня на переувлажненных и заболоченных почвах?
18. Какие условия выращивания уменьшают накопление нитратов в сельскохозяйственной продукции?
19. В каких частях растения меньше накапливается нитратов?
20. Проанализируйте требования к питательному раствору при выращивании растений на гидропонике.

Для самопроверки и активизации полученных знаний выполните задания открытых тестов.

Закончить фразу, вставить слово или цифровое значение

1. В результате анаэробной фазы дыхания образуется _____ кислота.
2. Причиной высокого значения ДК меристемы является _____ дыхание.
3. 4г прорастающих семян с влажностью 40% за 30 мин выделили 2мг CO_2 . Интенсивность дыхания составляет _____ мг/(г·ч).
4. Основным путем окисления при клеточном дыхании является _____.
5. При полном окислении глюкозы образуется _____ АТФ.
6. Синтез АТФ на кристах митохондрий называется _____ фосфорилированием.
7. Для получения 18М АТФ при анаэробном дыхании должно быть окислено _____ М глюкозы.

8. При определении дыхательного коэффициента (ДК) капля воды проходит 7 делений без щелочи и 10 делений при введении щелочи. Величина ДК равна _____.
9. Коферментом пиридиновых дегидрогеназ является витамин _____.
10. Синтез АТФ за счет энергии окисления происходит на _____ митохондрий.
11. Коферментом пиридиновых дегидрогеназ является витамин _____.
12. Простетической группой цитохромоксидазы является _____.
13. При нейтральном значении рН почвенного раствора лучше усваивается _____ форма азота.
14. Внесение минеральных удобрений во время засухи может принести _____.
15. Единая система протопластов образует _____.
16. Повторное использование элементов минерального питания называется _____.
17. При определении адсорбирующей поверхности корней методом Сабина и Колосова в первые 3 минуты было поглощено из раствора 0,4 мг, а в последующие 1,5 минуты 0,24 мг метиленового синего. Рабочая поверхность составляет _____ % от общей адсорбирующей поверхности.
18. Из полученных в задании 6 данных следует, что корневая система обладает _____ функциональной активностью.
19. При кислом значении рН почвенного раствора лучше усваивается _____ форма азота.
20. Симбиоз грибов и корней растений называется _____.
21. Глутамин и аспарагин являются _____.
22. Метаболизация поглощенных веществ начинается в _____.
23. Мелколистность плодовых культур вызывает недостаток _____.
24. Простетической группой карбоангидразы является _____.
25. Элемент минерального питания, который подобно фосфору образует макроэргические соединения, это - _____.

26. Суперфосфат является физиологически _____ солью.

27. Калийная селитра является физиологически _____ солью.

28. Краевой ожог нижних листьев часто наблюдается при недостатке _____.

29. Пожелтение нижних листьев может происходить при недостатке _____.

30. Выращивания растений на питательном растворе – _____.

Тема 5 Онтогенез и адаптация к условиям среды

Основные понятия и термины: Движения растений, возрастные изменения, онтогенез, полярность, регенерация, периодичность и ритмичность роста, покой, ростовые корреляции, старение, физиологически активные вещества, фитогормоны, фитохромы, фотопериодизм, этапы органогенеза, яровизация, адаптация, гомеостаз, закаливание, критический период, стресс, устойчивость.

Цели изучения:

Освоить теоретические основы агроприемов, в том числе использования физиологически активных веществ, для управления процессами роста и развития растений в посевах и насаждениях.

Получить знания основных причин повреждения растений и снижения продуктивности, проанализировать адаптационные возможности растений, предусматривать в технологиях возделывания сельскохозяйственных культур приемы, повышающие устойчивость агроценозов.

Задачи:

Изучить регуляцию и основные закономерности роста и развития, возможности их использования в практике; основные причины повреждающего действия различных стрессоров, защитно-приспособительные возможности растений и их реализацию в конкретных условиях среды.

Методические рекомендации

Рост и развитие – это неотъемлемое свойство каждого живого организма. Изучение раздела необходимо начать с четкого определения этих понятий, которые дал Д. А. Сабинин.

Рост – необратимое увеличение размеров и массы клетки, органа или всего организма, связанное с новообразованием элементов их структур. Рост растения складывается из роста клеток, тканей и органов. *Развитие* – это качественные изменения в структуре и функциональной активности растения и его частей (органов, тканей и клеток) в процессе онтогенеза. *Онтогенезом* называют индивидуальное развитие организма от зиготы (или вегетативного зачатка) до естественной смерти. В ходе онтогенеза реализуется наследственная информация организма (генотип) в конкретных условиях окружающей среды, в результате чего формируется генотип, т.е. совокупность всех признаков и свойств индивидуального организма.

В основе роста растения лежит деление меристематических клеток. Координация деятельности отдельных клеток в целостном организме осуществляется фитогормонами. Необходимо разобрать классы, закономерности действия фитогормонов в растении, особое внимание уделить их использованию в садоводстве. Обратите внимание, что в зависимости от физиологического состояния растения, концентрации фитогормонов, их соотношений они могут ускорять или замедлять тот или иной процесс. В настоящее время выделяют следующие *группы фитогормонов*: ауксины (индолилуксусная кислота ИУК); гиббереллины (ГК); цитокинины (ЦК); абсцизовая кислота (АБК); фенольные ингибиторы; этилен.

К общим закономерностям действия фитогормонов можно отнести следующие:

1. Поливалентность, или множественность, действия. Каждый фитогормон способен к индукции разнообразных реакций. Какая из них реализуется в конкретном случае, зависит от многих обстоятельств: специфики растительной ткани, внутренних и внешних условий. Так, ауксины активизируют деление и растяжение клеток, участвуют в ростовых движениях, обеспечивают апикальное доминирование - подавление верхушечной почкой роста боковых, стимулируют корнеобразование. Гиббереллины усиливают рост стебля в длину, стимулируют налив бессемянных плодов, регулируют выход семян из

состояния покоя, цветение, увеличивают количество мужских цветков и соцветий у однодомных растений (огурец, кукуруза). Абсцизовая кислота регулирует процессы старения и опадания листьев, созревание плодов, вызывает переход в покой почек, семян, клубней, луковиц, обеспечивает гармоничный рост, выступая антагонистом гиббереллина и ауксина, регулирует движение устьиц - их гидроактивное закрывание в условиях засухи. Ее называют гормоном стресса, так как количество этой кислоты в растении резко возрастает при неблагоприятных условиях.

2. Зависимость эффекта (силы и характера действия) от концентрации. Все фитогормоны в малых концентрациях стимулируют, а в больших тормозят ростовые процессы, т. е. обладают гербицидным действием, причем разные органы растения отличаются своей чувствительностью к фитогормону. Корни по сравнению с побегами характеризуются большей чувствительностью к ауксину.

3. Комплектность действия фитогормонов. В растении фитогормоны действуют не изолированно, а в тесном взаимодействии друг с другом. Характер ростовых реакций определяется сложным соотношением между различными видами стимуляторов и ингибиторов.

4. Компенсаторность действия. Ауксины стимулируют укоренение черенков, но не увеличивают количество корней у целостного растения, которые имеют собственные источники эндогенных фитогормонов. Эту закономерность необходимо учитывать при применении регуляторов роста.

Синтезировано много искусственных регуляторов роста, которые широко применяют в качестве гербицидов, десикантов, дефолиантов, укоренения черенков, получения партенокарпических плодов, регуляции покоя, созревания плодов.

Рассмотрите следующие закономерности роста и их использование на практике.

1. *Закон большого периода роста.* Наблюдения за ростом, в том числе и в постоянных условиях освещенности, температуры и влажности, показали, что

он происходит очень неравномерно. Скорость роста увеличивается сначала медленно, а затем темпы роста возрастают, достигают максимального значения, вновь снижаются. Кривые роста позволяют определять специфические особенности сортов растений (продолжительность роста и его максимальную скорость), прогнозировать будущий урожай, планировать проведение агротехнических мероприятий (время полива, внесение удобрений).

2. Влияние одних частей растения на скорость и характер роста других называется *корреляцией роста*. Такое влияние может быть стимулирующим и тормозящим. Наглядными примерами коррелятивного взаимодействия являются комбинированные или привитые плодовые деревья, явление апикального доминирования, используемые при обрезке плодово-ягодных культур, прищипке, пинцеровке.

3. *Полярность* организма имеет в своей основе полярность зиготы. Развитие зиготы в зародышевом мешке начинается с неэквивалентного деления. Полярность обеспечивает организацию в пространстве отдельных частей того или иного организма, разделение функций по оси растения.

4. *Покой* – состояние растения, при котором видимый рост отсутствует. При *органическом покое* растение и его органы не выходят из состояния покоя даже при благоприятных условиях.

Внешние условия оказывают на рост как прямое, так и косвенное влияние. Проследить это удобнее на действии света. Растениям свет необходим как источник энергии для фотосинтеза, создающего строительный материал клетки. Косвенное, опосредованное через фотосинтез действие света на рост стимулирующее. Но у света есть и регулирующее формативное действие, известное под названием *фотоморфогенез*. В растениях обнаружены две пигментные системы, обеспечивающие фотоморфогенез: *фитохром*, реагирующий на красный (600 нм) и дальний красный свет (730 нм), и *криптохром*, поглощающий синий свет. Эти пигментные системы используют свет низкой интенсивности для переключения метаболических путей и морфологических эффектов.

Рассматривая развитие, необходимо усвоить разные способы периодизации онтогенеза, разобрать теорию циклического старения и омоложения Н.П. Кренке, ее практическое значение. Особое внимание необходимо уделить переломному этапу в онтогенезе растений - переходу к репродукции, рассмотреть гормональную теорию цветения М.Х. Чайлахяна.

Большое практическое значение имеют вопросы экологической регуляции онтогенеза. Необходимо подробно разобрать фотопериодизм и яровизацию как способы синхронизации жизненного цикла с ходом сезонных изменений в природе, возможности управления развитием растений.

Состояние растений во многом определяется уровнем их устойчивости к действию абиотических и биотических факторов среды (стрессов), адаптивным потенциалом. Защита от неблагоприятных факторов среды у растений обеспечивается особенностями анатомического строения (кутикула, корка, механические ткани, опушение и т.д.), специальными органами защиты (жгучие волоски, колючки), двигательными и физиологическими реакциями, выработкой защитных веществ (смола, фитонцидов, токсинов, защитных белков).

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

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

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

разрегулирования процесса (амплитудой отклонения и временем возвращения к норме), а также пределами переносимых колебаний факторов среды.

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

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

Лабораторное занятие № 4

Для успешного выполнения практических работ необходимо внимательно познакомиться с теоретическим материалом, ходом выполнения и правилами безопасной работы.

Периодичность роста растений

Наблюдения за ростом, в том числе и в постоянных условиях освещенности, температуры и влажности, показали, что он происходит очень неравномерно. График роста имеет S-образный характер, а графическое изображение приростов – вид одновершинной кривой. Это выражение закона большого периода роста, установленное немецким ботаником Ю. Саксом.

Побег также растет неравномерно. Вначале наблюдается медленный рост, затем скорость роста возрастает, достигает максимума и наконец снова замедляется и рост прекращается. Таким образом, наблюдается периодичность роста побега, которая характеризуется законом большого периода роста. Периодичность роста проявляется в том, что междоузлия, образующиеся по мере нарастания побега, имеют неодинаковую длину. Она увеличивается от основания к середине побега, где достигает максимума, а к верхушке побега опять уменьшается. Такой ход изменений приростов имеет эндогенный

характер. Внешние условия также имеют значение. Засуха, снижение или повышение температуры, недостаток элементов минерального питания могут существенно изменить ход ростовых кривых.

Ход работы. Измеряют линейкой длину междоузлий побега древесного растения. На основании полученных данных строят графики роста побега и приростов (по длине междоузлий). По оси ординат откладывают длину междоузлий и длину побега, по оси абсцисс – номера междоузлий, считая от основания побега.

Определение солеустойчивости растений

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

Ход работы: Подбирают выполненные семена зерновых и овощных культур одной репродукции и раскладывают по 10 штук в чашки Петри.

В чашки Петри наливают по 10 мл 0,4; 0,6; 0,8; 1,0 и 1,5%-ного NaCl или 0,4; 0,6; 0,8 и 1%-ного NaHCO₃, а для контроля – 10 мл дистиллированной воды. Предлагаемые варианты позволяют оценить токсическое и осмотическое действие разных солей. По окончании проращивания (7 суток) по каждому варианту определяют число проросших семян (среднее из двух повторностей), среднюю длину надземной части и суммарную длину корней. Число проросших семян, длину надземной части и суммарную длину корней в дистиллированной воде принимают за 100%, а проросших в растворах солей вычисляют в процентах от контроля.

Вопросы к защите лабораторных работ по теме

1. Проанализируйте роль регенерации в жизни растений.
2. Какова роль периодичности роста в синхронизации жизнедеятельности с суточными и сезонными изменениями в природе?

3. Как практически можно использовать Закон большого периода роста?
4. Как практически используются знания о корреляциях роста?
5. Назовите эффективные регуляторы роста для укоренения черенков древесных культур.
6. Какое влияние на фотоморфогенез растения оказывает красный свет?
7. Какими методами можно прервать глубокий покой органов растения?
8. Какая группа растений по фотопериодической реакции преобладает в средних широтах?
9. Что такое календарный и физиологический возраст органа растения?
10. Как практически используются знания физиологического возраста органов растения?
11. Какие вещества обладают защитным действием?
12. Как можно пронаблюдать защитное действие сахаров?
13. В чем состоит защитное действие сахаров?
14. По какой причине могут погибнуть растения в теплую многоснежную зиму?
15. Какие изменения происходят в клетках растений при пониженных положительных температурах?
16. Каково значение белков теплового шока?
17. Какие осмотически активные вещества накапливаются в растительных тканях на засоленных почвах?
18. Чем опасно для растений засоление почвы?
19. В чем состоит физиологическое значение реакции сверхчувствительности растений?
20. Проанализируйте возможности использования электрофизиологических методов в диагностике устойчивости растений.

Для самопроверки и активизации полученных знаний выполните задания открытых тестов.

Закончить фразу, вставить слово или цифровое значение

1. Фотоморфогенетическое воздействие синего света на растения осуществляется при участии _____.
2. Движения в ответ на диффузионное действие факторов, - _____.
3. Реакция растений на периодическую смену повышенных и пониженных температур называется _____.
4. Заблаговременному приспособлению растений к неблагоприятным сезонам способствует _____ длины дня.
5. В южных широтах распространены _____ дневные растения.
6. Пигмент, воспринимающий красный и дальний красный свет, - _____.
7. Стимулирует корнеобразование _____
8. Прямое или косвенное влияние одного растения на другое путем выделения соединений в окружающую среду, называют _____.
9. Неспецифическая ответная реакция на неблагоприятное воздействие, обеспечивающая мобилизацию организма - _____.
10. В ответ на внедрение патогенов в растения интенсивность дыхания ____.
11. У зараженных растений интенсивность фотосинтеза _____.
12. Изменения у растений связаны с выработкой патогенами _____.
13. Растения для борьбы с патогенами вырабатывают _____.
14. Летальные дозы ионизирующего излучения вызывают образование ____.
15. Накопление путресцина и кадаверина в клетках вызывается ____ почвы.

Основная литература к разделу «Энергетика и онтогенез»

1. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. Под ред. проф. Н.Н. Третьякова. – М.: КолосС, 2005. – 656 с.
2. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В., Фаттахова Н.К. Практикум по физиологии и растений. – М.: РГАУ-МСХА, 2010. –110 с.

Дополнительная литература

3. Кошкин Е.И. Патифизиология сельскохозяйственных культур – М.: ПРОСПЕКТ, 2016. – 304 с.

4. Кузнецов Вл. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. - М.: Высшая школа, 2005. –736 с.
5. Образцов А.С. Потенциальная продуктивность культурных растений. М. ФГНУ «Росинформагротех», 2001. – 286 с.
6. Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Физиологические основы прецизионного растениеводства. – М.: ООО «Реарт», 2018. – 96 с.

Учебные фильмы по разделу

1. https://www.youtube.com/watch?time_continue=12&v=SUPQVg1vO0Q&feature=emb_title
2. https://www.youtube.com/watch?time_continue=10&v=FmEm0CgHGdA&feature=emb_title

Интернет-ресурсы

1. www.ippras.ru Журнал «Физиология растений»
2. www.agrobiology.ru Журнал «Сельскохозяйственная биология»
3. www.cnsnb.ru Библиотека ВАСХНИЛ

3. Контрольные работы

Во 2 семестре студенты выполняют письменную контрольную работу. Задание для Контрольной работы необходимо взять на Сайте Университета по ссылке <https://sdo.timacad.ru/course/view.php?id=168>. Кодовое слово – Физиология. Номер задания соответствует сумме двух последних цифр зачетной книжки.

Контрольная работа должна быть выполнена в печатном виде в MS Word на листах А4 и скреплена в скоросшиватель.

Требования к оформлению работы:

1. Титульный лист.
2. Содержание, выполненное при помощи средств MS Word.
3. Реферативная часть (задание 1).

Реферат является первым и самым содержательным заданием контрольной работы. Тематика рефератов разработана в соответствии с программой курса и будущей специальностью студента. Темы включают

достижения современной физиологии растений, которые могут быть использованы в ландшафтном строительстве. Выполнение этой работы имеет целью получение знаний в области физиологии растений, а также изучение возможностей использования достижений науки в практической деятельности. Стоит задача не только получить сведения в определенной области, но и развить практические навыки подбора и анализа научной литературы. Поэтому нельзя ограничиваться только использованием материалов учебников. Необходимо использовать материалы периодических изданий, научных конференций. Другая не менее важная задача – приобрести навыки оформления работы.

Общий объем реферата – 8-10 страниц печатного текста. В конце реферата указывается список использованной литературы. В тексте даются ссылки на использованные литературные источники в квадратных скобках. (Это обязательная часть реферата!).

4. Задания 2 и 3 предполагают обоснованные и развернутые ответы на поставленные вопросы по материалам проработанных разделов дисциплины или тесты.

5. В задании 4 необходимо решить задачу, обратите внимание на размерность исходных данных и полученной величины, раскрыть физиологический смысл полученного параметра, его зависимость от условий выращивания растений.

4. Вопросы к экзамену по дисциплине

1. Роль ферментов в жизни растений.
2. Водобмен растений, его составляющие.
3. Термодинамические основы водобмена растений.
4. Методы определения водного и осмотического потенциала растений.
5. Особенности корневой системы как органа поглощения воды.
6. Транспирация и ее регулирование растением в разных экологических условиях.
7. Зависимость транспирации от внешних условий, ее суточный ход.
8. Применение антитранспирантов при пересадке крупномерного материала.

9. Зависимость фотосинтеза от экологических факторов.
10. Посевы и насаждения как фотосинтезирующие системы. Показатели, характеризующие фотосинтетические свойства фитоценоза (ИЛП, ФП, ЧПФ).
11. Фотосинтез и урожай.
12. Пути оптимизации фотосинтетической деятельности посевов.
13. Значение дыхания в жизни растений.
14. Методы учета дыхания.
15. Оксидоредуктазы, их функции.
16. Гликолиз, его регуляция и энергетика.
17. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (Цикл Кребса).
18. Значение окислительного пентозофосфатного цикла в энергетике и метаболизме растений.
19. Электронно-транспортная цепь дыхания, окислительное фосфорилирование.
20. Роль дыхания в биосинтетических процессах.
21. Зависимость дыхания от экологических факторов.
22. Дыхание и урожай. Дыхательные затраты на рост и поддержание.
23. Макроэлементы, содержание в растениях, функции, признаки недостатка.
24. Микроэлементы, роль и функциональные нарушения при недостатке в растении.
25. Диагностика дефицита питательных элементов.
26. Поглощение минеральных веществ корневой системой растений.
27. Ионный транспорт в растении (внутриклеточный, ближний, дальний).
28. Реутилизация веществ в растении.
29. Влияние экологических факторов на поглощение минеральных веществ.
30. Азотное питание растений. Работы Д.Н. Прянишникова.
31. Причины накопления избыточных количеств нитратов в растениях.
32. Физиологические основы применения удобрений.
33. Особенности питания растений в беспочвенной культуре.
34. Транспорт органических веществ по флоэме. Работы А.Л. Курсанова.

35. Понятие об онтогенезе, росте и развитии растений.
36. Клеточные основы роста и развития.
37. Фитогормоны как факторы, регулирующие рост и развитие целостного растения.
38. Использование фитогормонов и физиологически активных веществ в садоводстве.
39. Зависимость роста от внутренних факторов. Ростовые явления.
40. Методы изучения роста растений.
41. Основные закономерности роста.
42. Свет как фактор, регулирующий рост и развитие растений. Рецепторы красного и синего света.
43. Движение растений. Механизмы.
44. Морфологические, физиологические и биохимические признаки общих возрастных изменений у растений.
45. Периодизация онтогенеза растений.
46. Яровизация и ее физиологическое значение.
47. Фотопериодизм, его физиологическое значение.
48. Гипотеза М.Х. Чайлахяна о двухкомпонентной гормональной системе зацветания.
49. Управление генеративным развитием и старением растений.
50. Формирование семян как эмбриональный период онтогенеза.
51. Физиология покоя и прорастания семян.
52. Физиологические основы хранения семян, плодов, овощей, сочных и грубых кормов.
53. Зависимость качества урожая от почвенно-климатических условий.
54. Физиолого-биохимические превращения при формировании корнеплодов.
55. Физиолого-биохимические превращения при формировании клубней.
56. Физиолого-биохимические превращения при формировании и созревании плодов.
57. Защитно-приспособительные реакции против повреждающих воздействий.

58. Холодоустойчивость растений.
59. Морозоустойчивость растений.
60. Закаливание растений, его фазы. Работы И.И. Туманова.
61. Зимостойкость. Методы определения жизнеспособности растений.
62. Влияние на растение избытка влаги.
63. Полегание растений и его причины.
64. Засухоустойчивость растений.
65. Жаростойкость растений.
66. Солеустойчивость растений.
67. Газоустойчивость растений.
68. Действие радиации на растение.
69. Устойчивость к патогенам и пестицидам.
70. Аллелопатические взаимодействия в ценозе.

Для допуска к экзамену студент должен, выполнить и защитить все лабораторные работы, сдать письменную контрольную работу, выполнить контрольные тестирования.

Студенты, не сдавшие экзамен в установленное время, могут завершить выполнение программы дисциплины в течение двух недель после окончания сессии при условии наличия соответствующего допуска, выданного деканатом.

Учебно-методическое пособие

Панфилова Ольга Федоровна

Физиология и биохимия растений
Методические указания

Ответственный редактор _____

Подписано для размещения в Электронно-библиотечной системе

РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева _____ 2023 г.

Оригинал-макет подготовлен Издательством РГАУ-МСХА

127550, Москва, Тимирязевская ул., 44

Тел. 8 (499) 977-40-64