

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
ВПО Ульяновский государственный университет  
Институт медицины, экологии и физической культуры  
Экологический факультет

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ  
ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ

Для студентов, обучающихся по направлению 35. 03. 01. «Лесное дело»,  
квалификации Бакалавр

Ульяновск, 2015

УДК 630\*36 (075.8)  
ББК 43.900 я 73  
С 21

Печатается по решению Ученого совета  
института медицины, экологии и физической культуры

Рецензент: доктор сельскохозяйственных наук, профессор К. И. Карпович

Сатаров Г.А.

С 21: Физиология растений, лабораторный практикум / Г.А. Сатаров – Ульяновск:  
УлГУ, 2015 - 58 с.

Лабораторный практикум составлен для студентов, обучающихся по направлению  
250100 – «Лесное дело», квалификации Бакалавр.

Лабораторный практикум составлен для студентов в соответствии с общими  
требованиями программы курса: «Физиология растений» — по направлению 35.03.01.  
«Лесное дело», квалификации Бакалавр.

До начала изучения дисциплины «Физиологии растений» студенты должны владеть  
знаниями по следующим дисциплинам: «Ботаника», «Экология», «Лесные культуры»,  
«Лесоводство» и др.

В данном лабораторном практикуме приведено подробное описание строение  
клетки и функции каждого органа, водный обмен и транспирация, дыхание растений и  
минеральное питание, все стадии фотосинтеза и его продукты, рост и развитие растений,  
холодо- и морозоустойчивость растений, а также устойчивость к неблагоприятным  
условиям внешней среды.

Согласно рабочей программы по дисциплине «Физиологии растений»  
выполняются 9 лабораторных работ по следующим основным темам: Физиология  
клетки, водный обмен растений, строение листа как органа транспирации, фазы и  
продукты фотосинтеза, дыхание растений и факторы, влияющие на этот показатель,  
минеральное питание и рост и развитие растений, влияние температуры и света на рост  
и развитие растений, холодо- и морозоустойчивость растений

В лабораторном практикуме в доступной форме изложены общие сведения о  
физиологии растений, современные подходы в ее изучении.

Учебное пособие изложено на 50 стр., состоит из введения и 13 лабораторно-  
практических работ, включает 13 рисунков в тексте.

© Г. А. Сатаров, 2015  
©Ульяновский государственный университет

## ВВЕДЕНИЕ

Лесное хозяйство является базовой отраслью лесного сектора экономики Российской Федерации, поэтому ведение лесного хозяйства следует рассматривать как важнейшую составную часть народного хозяйства. В связи с этим стратегия лесного хозяйства должна быть направлена на стабилизацию экономической обстановки в регионе и обеспечивать стабильное неистощительное лесопользование на длительную перспективу без нарушения экологического баланса.

Ускоренное воспроизводство лесных ресурсов, широкое внедрение законченных циклов производства, интенсификация лесокультурных и лесозащитных, лесоводственных и лесохозяйственных работ становится возможным только при глубоком знании физиологии растений.

Таким образом, физиология растений является одним из основных дисциплин для решения важных задач в этой отрасли. Предлагаемые работы по основным разделам курса физиологии растений будут содействовать лучшему и более глубокому усвоению студентами материала и в целом ее развитию у них творческих навыков для экспериментальной деятельности.

Целью изучения дисциплины является: формирование знаний о сущности физиологических процессов в растениях на всех структурных уровнях их организации представляет возможности управления их ходом

Для реализации этой цели необходимо решить следующие задачи:

1. Изучить строение растительной клетки, а также физиологические и биохимические процессы, протекающие в клетках растений.
2. Выявить функциональные особенности мембран живых клеток
3. Познать процессы фотосинтеза, дыхания и водного обмена растений.
3. Изучить механизм минерального питания растений.
4. Выявить физиологическую роль макро- и микроэлементов в жизни растений.

В результате изучения дисциплины студенты должны:

**знать:**

- анатомо-морфологическую локализацию физиолого-биохимических процессов в растениях и механизмы регуляции на всех структурных уровнях организации растительного организма;
- зависимость хода физиологических процессов от внутренних и внешних факторов среды;
- изменение химического и биохимического состава растений в процессе их хранения;

**уметь:**

- определять жизнеспособность растительных тканей, исходя из возможности осуществления в них хода биохимических процессов;
- пользоваться органолептическими и биохимическими показателями в процессе прогнозирования качества лесных и декоративных культур;

**владеть:**

- современными методами исследования и получения информации о ходе физиологических процессов в растительном организме, формировании биохимического качества урожая, навыками обработки и анализа получаемых экспериментальных данных, приёмами поиска новых сведений в области физиологии биохимии растений;

## ТЕМА 1. ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ.

### 1. Органеллы клетки и их основные функции.

Органеллы клетки делятся на две группы: *мембранные и немембранные*.

Мембранные органеллы представлены двумя вариантами: одно- и двумембранными.

К одномембранным относятся органеллы вакуолярной системы — эндоплазматический ретикулум, комплекс Гольджи, лизосомы, вакуоли растительных и грибных клеток.

Двумембранными компонентами клетки являются пластиды, митохондрии и ядро.

К немембранным органеллам принадлежат рибосомы и клеточный центр, постоянно присутствующие в клетке. Выраженность элементов цитоскелета может значительно меняться в течение клеточного цикла — от полного исчезновения одного компонента до появления новых структур.

Общим свойством мембранных органелл является то, что все они построены из липопротеидных пленок (биологических мембран), замыкающихся сами на себя так, что образуются замкнутые полости или отсеки.

Внутреннее содержимое этих отсеков всегда отличается от гиалоплазмы.

Наибольший интерес представляют двумембранные органеллы, дополнительно содержащие пластиды, митохондрии и клеточное ядро.

Пластиды — характерные органеллы клеток автотрофных эукариотических организмов. Их окраска, форма и размеры весьма разнообразны. В этом ряду находятся *хлоропласты, хромопласты и лейкопласты*.

*Хлоропласты* имеют зеленый цвет, обусловленный присутствием основного пигмента — хлорофилла. Хлоропласты содержат также вспомогательные пигменты — каротиноиды (оранжевого цвета). По форме хлоропласты — это овальные линзовидные тельца размером (5—10) x (2—4) мкм. В одной клетке листа может находиться 15—20 и более хлоропластов, а у некоторых водорослей — лишь 1-2 гигантских хлоропласта различной формы. Хлоропласты ограничены двумя мембранами — наружной и внутренней. Наружная мембрана отграничивает жидкую внутреннюю гомогенную среду хлоропласта — строму (матрикс). В строме содержатся белки, липиды, ДНК (кольцевая молекула), РНК, рибосомы и запасные вещества (липиды, крахмальные и белковые зерна) а также ферменты, участвующие в фиксации углекислого газа. Внутренняя мембрана хлоропласта образует впячивания внутрь стромы - тилакоиды, которые имеют форму уплощенных мешочков (цистерн). Несколько таких тилакоидов, лежащих друг над другом, образуют грану и в этом случае они называются тилакоидами грани.

*Лейкопласты* — мелкие бесцветные пластиды различной формы. Они бывают шаровидными, эллипсоидными, гантелевидными, чашевидными и т. д. По сравнению с хлоропластами у них слабо развита внутренняя мембранная система. Лейкопласты в основном встречаются в клетках органов, скрытых от солнечного света. Они осуществляют вторичный синтез и накопление запасных питательных веществ — крахмала, реже жиров и белков.

*Хромопласты* отличаются от других пластид своеобразной формой и окраской. Хромопласты лишены хлорофилла и поэтому они не способны к фотосинтезу.

Хромопласты присутствуют в клетках лепестков многих растений и корнеплодов, а также листьев в осеннюю пору. Яркий цвет этих органов обусловлен различными пигментами, относящимися к группе каротиноидов, которые сосредоточены в хромопластах.

Все типы пластид генетически родственны и могут превращаться в друг друга.

Таким образом, весь процесс взаимопревращений пластид можно представить в виде ряда изменений, идущих в одном направлении — от пропластид до хромопластов.

*Митохондрии* — неотъемлемые компоненты всех эукариотических клеток. Они представляют собой нитеподобные структуры толщиной 0,5 мкм и длиной до 7—10 мкм.

Митохондрии ограничены двумя мембранами. Между внешней и внутренней мембранами имеется так пространство, которое является местом скопления ионов H<sup>+</sup>.

Наружная митохондриальная мембрана отделяет ее от гиалоплазмы. Внутренняя мембрана образует множество впячиваний внутрь митохондрий — так называемых кристы, внутри которых располагаются ферменты, участвующие в кислородном дыхании. Наружная мембрана отличается высокой проницаемостью, а внутренняя слабо проницаема. Ограниченное ею внутреннее содержимое митохондрии по составу близко к цитоплазме. Матрикс содержит различные белки, в том числе ферменты, ДНК (кольцевая молекула), все типы РНК, аминокислоты, рибосомы, ряд витаминов. ДНК обеспечивает некоторую генетическую автономность митохондрий, хотя в целом их работа координируется ДНК ядра. В митохондриях осуществляется кислородный этап клеточного дыхания.

**Одномембранные органеллы.** В клетке синтезируется огромное количество различных веществ. Часть из них потребляется на собственные нужды (синтез АТФ, построение органелл, накопление питательных веществ), часть выводится из клетки и используется на построение оболочки (клетки растений и грибов), гликокаликса (животные клетки). Клеточными секретами являются также ферменты, гормоны, коллаген, кератин и т. д. Накопление этих веществ и перемещение их из одной части клетки в другую либо выведение за ее пределы происходит в системе замкнутых цитоплазматических мембран — эндоплазматической сети, или эндоплазматическом ретикулуме, и комплексе Гольджи, составляющих транспортную систему клеток.

**Эндоплазматический ретикулум** представляет собой систему разветвленных каналов, цистерн (вакуолей), пузырьков, создающих подобие рыхлой сети в цитоплазме. Стенки каналов и полостей образованы элементарными мембранами.

В клетке существует два типа эндоплазматического ретикулума: гранулярный (шероховатый) и агранулярный (гладкий).

Гранулярный эндоплазматический ретикулум густо усеян рибосомами, на которых осуществляется биосинтез белка. Синтезируемые белки проходят через мембрану в каналы и полости эндоплазматического ретикулума, изолируются от цитоплазмы, накапливаются там, созревают и перемещаются в другие части клетки либо в комплекс Гольджи в специальных мембранных пузырьках, которые отшнуровываются от цистерн эндоплазматического ретикулума.

**Функции эндоплазматического ретикулума заключаются в следующем:**

1. В мембранах гранулярного эндоплазматического ретикулума накапливаются и изолируются белки, которые после их синтеза могли оказаться вредными для клетки.

На рибосомах гранулярного эндоплазматического ретикулума синтезируются также интегральные и периферические белки мембран клетки и некоторая часть белков цитоплазмы.

2. Цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума связаны с ядерной оболочкой. После деления клетки оболочки новых ядер образуются из цистерн эндоплазматического ретикулума.

3. На мембранах гладкого эндоплазматического ретикулума протекают процессы синтеза липидов и некоторых углеводов (например, гликогена).

**Комплекс (аппарат) Гольджи** представляет собой систему плоских дисковидных замкнутых цистерн, которые располагаются одна над другой в виде стопки и образуют диктиосому. От цистерн отходят во все стороны мембранные трубочки и пузырьки.

К комплексу Гольджи доставляются вещества, синтезируемые в эндоплазматическом ретикулуме. От цистерн эндоплазматического ретикулума отшнуровываются пузырьки, которые соединяются с цистернами комплекса Гольджи, где эти вещества модифицируются и созревают. Пузырьки комплекса Гольджи участвуют в формировании цитоплазматической мембраны и стенок клеток растений после деления, а также в образовании вакуолей и первичных лизосом.

Комплекс Гольджи участвует в образовании не только лизосом, но и белков молока в молочных железах, желчи в печени, веществ хрусталика, зубной эмали и т. п.

**Лизосомы** — это мембранные пузырьки величиной до 2 мкм. Внутри лизосом содержатся гидролитические ферменты, способные переваривать белки, липиды, углеводы, нуклеиновые кислоты. Лизосомы образуются из пузырьков, отделяющихся от комплекса Гольджи, причем предварительно на шероховатом эндоплазматическом ретикулуме синтезируются гидролитические ферменты.

Сливаясь с эндоцитозными пузырьками, лизосомы образуют пищеварительную вакуоль (вторичная лизосома), где происходит расщепление органических веществ до составляющих их мономеров. Последние через мембрану пищеварительной вакуоли поступают в цитоплазму клетки.

Во вторичных лизосомах находятся лишь непереваренные остатки, т. е. негидролизующий материал, который либо выводится за пределы клетки, либо накапливается в цитоплазме.

**Вакуоли** — крупные мембранные пузырьки или полости в цитоплазме, заполненные клеточным соком. Вакуоли образуются в клетках растений и грибов из пузырьковидных расширений эндоплазматического ретикулума или из пузырьков комплекса Гольджи. В меристематических клетках растений вначале возникает много мелких вакуолей. Увеличиваясь, они сливаются в центральную вакуоль, которая занимает до 70—90% объема клетки. Содержимое вакуолей — клеточный сок. Он представляет собой водный раствор различных неорганических и органических веществ. Химический состав и концентрация клеточного сока очень изменчивы и зависят от вида растений, органа, ткани и состояния клетки.

В клеточном соке содержатся соли, сахара, органические кислоты, аминокислоты, белки. Эти вещества являются промежуточными продуктами метаболизма, временно выведенными из обмена веществ клетки в вакуоль. Это запасными веществами клетки.

Помимо запасных веществ, которые могут вторично использоваться в метаболизме, клеточный сок содержит фенолы, танины (дубильные вещества), алкалоиды, антоцианы, которые выводятся из обмена в вакуоль и таким путем изолируются от цитоплазмы.

Вакуоли играют главную роль в поглощении воды растительными клетками. Вода путем осмоса через ее мембрану поступает в вакуоль, клеточный сок которой является более концентрированным, чем цитоплазма, и оказывает давление на цитоплазму и на оболочку клетки. В результате в клетке развивается тургорное давление, определяющее относительную жесткость растительных клеток и обуславливающее растяжение клеток во время их роста.

**Рибосомы** — это мельчайшие сферические гранулы диаметром 15—35 нм, являющиеся местом синтеза белка из аминокислот. Они обнаружены в клетках всех организмов, в том числе прокариотических. В отличие от других органелл цитоплазмы, рибосомы представлены в клетке огромным числом: за клеточный цикл их образуется около 10 млн.

Все выше перечисленные органеллы располагаются внутри клетки и ограничиваются клеточной мембраной плазмолеммой, которая обладает рядом важных свойств.

**Свойства клеточных мембран.** Наружная цитоплазматическая мембрана клетки (плазмолемма) отделяет клетку от окружающей среды, контролирует транспорт веществ в клетку и из клетки, первая воспринимает информацию о внешней среде. Внутриклеточные мембраны обеспечивают пространственную упорядоченность многочисленных процессов, протекающих в клетке. В мембраны встроено большое количество мультиферментных комплексов, транспортных систем, рецепторных молекул, обеспечивающих протекание основных жизненных процессов.

Важнейшее свойство клеточных мембран — избирательная проницаемость, благодаря которой через них проходят молекулы только некоторых веществ. Это свойство может изменяться в зависимости от процессов, протекающих в клетке. Избирательная проницаемость мембраны сохраняется до тех пор, пока клетка остается живой. После ее гибели мембраны становятся полностью проницаемыми.

***Цель работы: изучить функциональные особенности мембран живых клеток.***

Материалы и оборудование:

микроскоп, предметные и покровные стекла, стеклянная палочка, препаровальная игла, скальпель или лезвие безопасной бритвы, пробирки, штатив для пробирок, фильтровальная бумага, спиртовка или газовая горелка, 30%-ный раствор уксусной кислоты, 1М раствор глюкозы, 1М раствор роданида калия, 1М раствор нитрата калия, 0,7 М раствор нитрата кальция, 1М раствор карбамида.

Растения: корнеплод столовой свеклы, луковица лука репчатого.

Сравнение проницаемости мембран живых и мертвых клеток. В вакуолях клеток корнеплода столовой свеклы содержится бетацианин — пигмент, придающий ткани корнеплода окраску. Тонoplastы живых клеток непроницаемы для молекул этого пигмента. После гибели клеток тонoplast теряет свойство полупроницаемости, становится проницаемым, молекулы пигмента выходят из клеток и окрашивают воду.

## **Лабораторная работа № 1**

### **Сравнение проницаемости мембран живых и неживых клеток**

***Задание:*** выявить различия в проницаемости мембран живых и мертвых клеток и сделать вывод о причинах этих различий.

***Материалы и оборудование:*** пробирки, штатив для пробирок, скальпель, спиртовка или газовая горелка, 30%-й раствор уксусной кислоты, корнеплод столовой свеклы.

#### ***Порядок выполнения работы***

1. Корнеплод свеклы после удаления покровных тканей нарезают на кубики (сторона кубика 5 мм) и тщательно промывают водой, чтобы удалить пигмент, вышедший из поврежденных клеток.

2. По одному кусочку свеклу опускают в три пробирки. В первую и вторую наливают по 5 мл воды, в третью — 5 мл 30%-го раствора уксусной кислоты. Первую пробирку оставляют для контроля. Содержимое второй кипятят 2—3 минуты.

3. В вакуолях клеток корнеплода столовой свеклы содержится бетацианин — пигмент, придающий ткани корнеплода окраску. Тонoplastы живых клеток непроницаемы для молекул этого пигмента. После гибели клеток тонoplast теряет свойство полупроницаемости, становится проницаемым, молекулы пигмента выходят из клеток и окрашивают воду.

Во второй и третьей пробирках, где клетки были убиты кипячением или кислотой, вода окрашивается, а в первой пробирке остается неокрашенной.

4. Записать результаты наблюдений.

## ТЕМА 2. ТУРГОР, ПЛАЗМОЛИЗ И ДЕПЛАЗМОЛИЗ.

Вода содержится повсюду: в живых растительных клетках, в мертвых сосудах и в межклетниках. Во взрослой растительной клетке основная масса воды находится в вакуоли, а на долю цитоплазмы приходится лишь 5 %. Определить количество воды в клеточных стенках достаточно трудно. Оно колеблется от 25 до 40 %. В клетках меристем, имеющих очень маленькие вакуоли и тонкие клеточные стенки, большая часть воды находится в цитоплазме. Обводненность органелл составляет 65 %, цитозоля - 95—98 %, в ядре содержится 20—30 %, в хлоропластах — 14—20 %, в митохондриях — 5—7 % всей воды протопласта, мембраны содержат 25—30 % воды. Как известно, молекула воды является *диполем*: один ее полюс заряжен положительно, а другой — отрицательно. Это влияет на состояние воды в клетке, так как в ней, во-первых, содержится много ионов и, во-вторых, положительно и отрицательно заряженные группы атомов входят в состав биополимеров. Благодаря этому фактору в клетках есть *связанная* и *свободная* вода.

Вода взаимодействует с биополимерами, прежде всего, с белками, по-разному.

Благодаря электростатическому притяжению молекул воды происходит гидратация ионизированных и гетерополярных групп полипептидных цепей. Одна молекула белка может связать 850—1000 молекул воды. Степень гидратации зависит от количества полярных, неполярных, ионизированных групп на поверхности белковой молекулы, характера их расположения, а также величины рН среды, которая предопределяет количество ионизированных групп. В изоэлектрической точке степень гидратации наименьшая. Вода располагается вокруг коллоида в виде сферы, состоящей из нескольких слоев молекул воды. На расстоянии 1 мкм от поверхности белка вода прочно связана

В клеточной стенке находятся также высокополимерные соединения — целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества, которые связывают воду. Вода, связываемая молекулами биополимеров, называется *коллоидно-связанной*.

Вода, находящаяся внутри и между макромолекулами, называется *иммобилизованной*.

Кроме коллоидов, цитоплазма содержит также *ионы*, которые оказывают влияние на состояние содержащейся в ней воды. Катионы притягивают полюс молекулы воды с отрицательно заряженным атомом кислорода, тогда как анионы — с положительно заряженными атомами водорода. Воду, связанную ионами или низкомолекулярными соединениями, называют *осмотически связанной*. Итак, связанная вода подразделяется **на: осмотически-связанную и коллоидно-связанную.**

Коллоидно- и осмотически связанная вода, образующая оболочки вокруг коллоидов или ионов, получила название *гидратационной*. Количество гидратационной воды составляет 20—50 % от сухой массы.

### Лабораторная работа № 2.

#### Явление плазмолиза и деплазмолиза.

1. Растительная клетка похожа на искусственную клеточку, так как внутри нее в вакуоли находится водный раствор различных веществ, окруженный тонопластом, плазмалеммой и слоем цитоплазмы между ними. Все вместе они образуют полупроницаемую мембрану. Вода может поступать в клетку или выходить из нее в зависимости от величин водных потенциалов в клетке и в наружной среде. Снаружи от полупроницаемой мембраны находится клеточная стенка, которая проницаема для воды и растворенных в ней веществ и не препятствует перемещению воды. Процесс выхода воды из клетки и поступления ее в клетку через полупроницаемую мембрану можно проследить, наблюдая явления плазмолиза и деплазмолиза. При помещении клетки в водный раствор какого-либо вещества происходит плазмолиз — отхождение протопласта от стенки клетки из-за уменьшения его объема вследствие выхода воды из клетки в наружный раствор. После замены наружного раствора на чистую воду, последняя начинает поступать внутрь клетки. Объем протопласта при



этом увеличивается и происходит деплазмолиз. После его завершения протопласт вновь заполняет весь объем клетки.

**Цель работы:** на основании явлений плазмолиза и деплазмолиза доказать, что клетка — это осмотическая система.

**Материалы и оборудование:** микроскоп, предметные и покровные стекла, лезвие, препаровальная игла, пинцет, 1М раствор NaCl или сахарозы. Луковица.

**Ход выполнения работы:** На предметное стекло наносят каплю раствора NaCl и помещают в нее срез, сделанный с выпуклой стороны живой чешуи луковицы. Можно также использовать эпидерму с вогнутой стороны чешуи. В этом случае скальпелем или бритвой непосредственно на чешуе предварительно разрезают кожицу на квадратики. Затем пинцетом прихватывают квадратик за уголок и снимают эпидерму с чешуи. Препарат накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом сначала при малом, а потом при большом увеличении. Отхождение протопласта от клеточных стенок сначала происходит в клетках по краю среза, а потом и в его середине. Затем, не снимая предметное стекло со столика микроскопа, удаляют раствор из-под покровного стекла, приложив к нему с одной стороны кусочек фильтровальной бумаги. С другой стороны покровного стекла в непосредственной близости к нему наносят каплю чистой воды, которая проникает под стекло к рассматриваемой эпидерме. Наблюдают за изменениями, происходящими в клетках. Вода поступает в клетку, в сторону более концентрированного раствора. Это приводит к увеличению объема протопласта. В результате деплазмолиз сменяет плазмолиз сначала в клетках по краю среза, а затем и в остальных; постепенно протопласт занимает прежнее постепенное положение.

**Задание 1:** Описать опыт, сделать рисунки и сформулировать выводы.

Избирательная проницаемость мембран обеспечивает прохождение через них молекул воды, препятствует проникновению растворенных в воде веществ и обуславливает явление плазмолиза при действии на клетку гипертонического раствора.

Деплазмолиз происходит в результате постепенного проникновения растворенного вещества в клетку, выравнивания концентраций снаружи и внутри, а также поступления воды в клетку из наружного раствора по градиенту концентрации.

**Задание 2:** Изучить под микроскопом явления тургора, плазмолиза и деплазмолиза в клетках эпидермы синего лука.

**Материалы и оборудование:** микроскопы, препаровальные принадлежности, спиртовки, синий лук, корни столовой свеклы, 30%-й раствор сахара, 5—8%-й раствор калийной селитры ( $KNO_3$ )

**Порядок выполнения работы:** 1.. Сделать плоскостной срез эпидермы синего лука, положить его на предметное стекло в каплю воды.

2. Закрыть каплю покровным стеклом и наблюдать за клетками в состоянии тургора.

3. Взять каплю 30%-го раствора сахара и поместить ее рядом с покровным стеклом.

4. Касаясь фильтровальной бумагой противоположного конца покровного стекла, произвести замену воды в препарате раствором сахара.

5. Снова провести наблюдение под микроскопом. Если плазмолиз еще не замечен, повторить замену воды раствором сахара. Под микроскопом будет хорошо замечен плазмолиз в живых клетках эпидермы.

6. Провести опыт в обратном порядке. Снова вернуть воду и наблюдать деплазмолиз.

7. Зарисовать клетки в состоянии тургора, плазмолиза и деплазмолиза.

8. Для доказательства того, что плазмолиз и деплазмолиз происходят только в живых клетках, параллельно провести такой опыт. Один из срезов эпидермы лука, помещенный в каплю воды, подержать над пламенем спиртовки, чтобы убить клетки. Затем нанести раствор сахара и посмотреть, происходит деплазмолиз.

Описанный опыт позволяет познакомиться не только с процессами тургора, плазмолиза и деплазмолиза, но и с процессом поступления веществ в клетку.

### ТЕМА №3. ВОДНЫЙ ОБМЕН И ТРАНСПИРАЦИЯ В РАСТЕНИЯХ.

Вода является основной составной частью растительных организмов. Ее содержание доходит до 95% от массы организма, и она участвует прямо или косвенно во всех жизненных процессах. Вода — это та внутренняя среда, в которой протекает обмен веществ. Она осуществляет связь органов, координирует их деятельность в целостном растении. Вода входит в состав мембран и клеточных стенок, составляет основную часть цитоплазмы, поддерживает ее структуру, устойчивость входящих в состав цитоплазмы коллоидов, обуславливает определенную конформацию молекул белка. Высокое содержание воды придает содержимому клетки (цитоплазме) подвижный характер. Являясь растворителем, вода обеспечивает транспорт веществ по растению и циркуляцию растворов. Вода — непосредственный участник многих химических реакций. Все реакции гидролиза, многочисленные окислительно-восстановительные реакции (фотосинтез, дыхание) идут с участием воды. Вода защищает растительные ткани от резких колебаний температуры, обеспечивает упругое тургесцентное состояние растений, с чем связано поддержание формы травянистых растений, ориентация органов в пространстве.

Вода играет важную роль в жизнедеятельности организма благодаря своим уникальным физическим и химическим свойствам. Молекула воды состоит из двух атомов водорода, присоединенных к одному атому кислорода. Атом кислорода оттягивает электроны от водорода, благодаря этому заряды в молекулах воды распределены неравномерно. Один полюс приобретает положительный заряд, а другой — отрицательный (в целом молекула воды электронейтральна). Иначе говоря, вода представляет собой диполь. Благодаря этому молекулы воды могут ассоциировать друг с другом. Положительный заряд атома водорода одной молекулы притягивается к отрицательному заряду другой. Это приводит к возникновению водородных связей. Благодаря наличию водородных связей вода имеет определенную упорядоченную структуру. Каждая молекула воды притягивает к себе еще четыре молекулы. Число ассоциированных молекул может быть неопределенно большим. В твердом состоянии (лед) все молекулы воды соединены водородными связями и организованы в правильные гексагональные структуры. При нагревании лед плавится, и частично эти связи разрываются. При 0°C разрывается примерно 15% водородных связей. Даже при нагревании до 20°C остаются ненарушенными 80% водородных связей. В жидкой воде упорядоченные участки чередуются с неупорядоченными — хаотически распределенными молекулами. Благодаря этому плотность воды больше плотности льда. Кроме того, при плавлении льда плотность увеличивается. Сцепление молекул воды между собой (когезия), а также с другими веществами (адгезия) имеет большое значение в процессе передвижения воды по растению. Высокая скрытая теплота испарения воды (при 20°C она составляет 586 кал/град) также обуславливается наличием водородных связей. Для того чтобы в процессе испарения произошел отрыв молекул от водной поверхности, необходимо затратить дополнительное количество энергии для разрыва водородных связей. Поэтому испарение воды растением (транспирация) сопровождается охлаждением транспирирующих органов. Понижение температуры листьев при транспирации имеет важное физиологическое значение. Вода обладает очень высокой теплоемкостью — 1 кал/град, поэтому поглощение или потеря значительного количества тепла тканями растений сопровождается сравнительно небольшими колебаниями их температуры. Это позволяет растительному организму воспринимать колебания температуры окружающей среды как бы в «смягченном виде».

Вода обладает высокой растворяющей способностью. В воде анионы и катионы какой-либо соли оказываются разьединенными. Гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие. Положительно заряженные ионы притягивают полюс молекулы воды с отрицательно заряженными атомами кислорода, тогда как ионы,

несущие отрицательный заряд, притягивают полюс с положительно заряженными атомами водорода. Одновременно нарушается и структура самой воды. При этом, чем крупнее ион, тем это нарушение сильнее. Согласно современным представлениям, вода в клетке представляет собой сложную гетерогенную систему, состоящую из:

- 1) жидкой фазы;
- 2) гидратно-связанной;
- 3) гидрофобно-стабилизированной (главным образом в мембранах);
- 4) пространственно стабилизированной (в капиллярных промежутках).

Что касается гидратной воды, то различают два типа гидратации:

- 1) притяжение диполей воды к заряженным частицам (как к ионам минеральных солей, так и к заряженным группам белка  $\text{COO}^-$  и  $\text{NH}_2^+$ );
- 2) образование водородных связей с полярными группами органических веществ — между атомом водорода воды и атомами кислорода или азота.

Из выше сказанного следует, что вода в растении находится как в свободном, так и в связанном состоянии. Свободной называют воду, сохранившую все или почти все свойства чистой воды. Свободная вода легко передвигается, вступает в различные биохимические реакции, испаряется в процессе транспирации и замерзает при низких температурах. Связанная вода имеет измененные физические свойства главным образом в результате взаимодействия с безводными веществами. Воду, гидратирующую коллоидные частицы (прежде всего белки), называют коллоидно-связанной, а растворенные вещества (минеральные соли, сахара, органические кислоты и др.) — осмотически-связанной. Под связанной водой понимают ту, которая не замерзает при понижении температуры до  $-10^\circ\text{C}$ . Важно отметить, что всякое связывание молекул воды добавлением растворенных веществ уменьшает их энергию. Именно это лежит в основе снижения водного потенциала клетки по сравнению с чистой водой.

Для того, чтобы растение могло возмещать потери воды, вода должна поступать непрерывно и в больших количествах. Соотношение воды между поступлением и расходом воды, получило название водного баланса, т.е. сколько воды расходуется, столь должно и поступать в растение. Однако в течение суток содержание воды в клетках не остается постоянным. Оно изменяется в зависимости от изменения поступления и расхода воды. Возможны три случая: поступление воды равно её расходу, поступление воды меньше расхода и поступление воды — больше расхода, что наблюдается после случая меньшего поступления воды, чем её расход. В умеренно влажные и не жаркие дни транспирация хорошо согласована с поступлением и расходом воды, обводненность тканей довольно постоянна. В жаркие летние дни расход воды на транспирацию превышает её поступление, возникает водный дефицит. Водный дефицит это разница между содержанием воды между её содержанием в период максимального насыщения тканей и содержанием в данное время, она выражается в процентах от максимального содержания (полного насыщения) воды в растении.

Поэтому водный баланс является основой водного обмена растений, который складывается из четырех моментов:

1. Поглощение воды растением;
2. Передвижение воды по растению;
3. Испарение воды растением;
4. Усвоение воды растением в процессах метаболизма.

Все это разные физиологические процессы, но неразрывно связанные и в единый процесс — водный обмен растения.

Листья выделяют воду в результате транспирации и гуттации.

*Транспирация* возможна лишь тогда, когда окружающий побег воздух не насыщен водой. В противном случае происходит *гуттация*, характерная особенно для растений влажных тропических лесов. У тропических травянистых растений гуттация, как

правило, ночью, обычно так интенсивна, что с ее помощью теряется значительно больше воды, чем от транспирации. Например, гуттацию можно наблюдать осенью на посевах озимой пшеницы или ржи рано утром, если пасмурная погода. Гуттация бывает у проростков злаков, в тот период их жизни, когда корневая система достаточно хорошо развита, а побег еще маленький.

Однако основной путь расходования воды у растений — транспирация. Главный орган транспирации — лист, хотя могут транспирировать в небольшом количестве и стебли. Транспирация характеризуется следующими показателями: **интенсивностью, продуктивностью и транспирационным коэффициентом.**

*Интенсивность*, или скорость, *транспирации* измеряется количеством граммов воды, испаренной с 1 м<sup>2</sup> поверхности листьев за час. Ее величина зависит от температуры, влажности воздуха и почвы, освещенности и других факторов. У большинства сельскохозяйственных растений интенсивность транспирации колеблется днем от 15 до 250 г воды/м<sup>2</sup> · ч, а ночью может снижаться до 7—20 г воды/ м<sup>2</sup> · ч. Если считать, что в дневные часы средняя интенсивность транспирации у культурных растений 200 г воды/м<sup>2</sup> · ч, что они транспирируют 10 ч в сутки и что общая площадь листьев на 1 га пашни равняется 5 га, то получается, что растения расходуют 100 т воды/га.

Высокая интенсивность транспирации вызвана тем, что атмосфера имеет очень низкий водный потенциал. Его величина зависит от влажности воздуха. Так, при относительной влажности воздуха 100 % водный потенциал равен 0; при 99 и 97 % соответственно —1,36 и —4,0 МПа. Летом относительная влажность воздуха не превышает 50 %, водный потенциал падает до —100 МПа. Транспирация уменьшает опасность перегрева тканей, так как избыточное тепло тратится на превращение воды из жидкости в пар.

*Транспирационный коэффициент* — это количество граммов воды, израсходованной растением при накоплении 1 г сухого вещества. Чтобы рассчитать его величину, нужно определить интенсивность транспирации и увеличение сухой массы растения за то же время и первую величину разделить на вторую. Если у проса транспирационный коэффициент равен 300, то это значит, что растение должно испарить 300 г воды, чтобы его сухая масса увеличилась на 1 г. Средняя величина транспирационного коэффициента варьирует у разных растений от 100 до 1000 г воды/г сухого вещества; чаще она равна 300—500. Средняя величина транспирационного коэффициента у С<sub>3</sub>-растений — 600, у С<sub>4</sub>-растений — 300, а у растений САМ-типа она колеблется от 33 до 240 г воды/г сухого вещества.

*Продуктивность транспирации* — это количество граммов сухого вещества, накопленного в растении при испарении 1000 г воды. Величина продуктивности транспирации варьирует от 1 до 8 г сухого вещества на 1000 г воды. В умеренной зоне для большинства сельскохозяйственных культур она равняется 3.

Различают два типа транспирации: *устычную* — испарение воды через устьица и *кутикулярную* — испарение воды через всю поверхность листовой пластинки.

В процессе устьичной транспирации выделяют следующие *фазы*:

- 1) испарение воды с поверхности влажных стенок паренхимных клеток мезофилла;
- 2) диффузия водяного пара к устьичным щелям и выход через них в атмосферу;
- 3) движение водяного пара от поверхности листа .

У молодых листьев кутикулярная транспирация составляет 30—50 % общей интенсивности транспирации, у взрослых — она в 10 раз слабее. У кактусов кутикулярная транспирация практически отсутствует. У сахарного тростника ее интенсивность обычно равна устьичной, так как некоторые из клеток верхней эпидермы имеют очень тонкие стенки.

Но, как было сказано выше, транспирировать могут не только листья, а и стебли. Однако интенсивность транспирации стеблей незначительна. Лишь у некоторых растений она может достигать 10 % от общей транспирации побегов.

### Лабораторная работа №3.

#### Тургор растительной клетки и определение транспирации весовым методом.

Поглощение воды и ее выход из клеток корнеплода моркови.

Поступление воды в растительную клетку, помещенную в чистую воду, ограничено клеточной стенкой, растяжение которой не бесконечно. В клетке повышается тургорное давление. Это увеличивает свободную энергию молекул воды до уровня свободной энергии молекул чистой воды и водный потенциал клетки становится равным нулю. Это полностью насыщенные водой клетки. Если клетки поместить не в воду, а в раствор какого-либо осмотика (сахароза, соль), то вода выходит из клеток и они теряют тургор.

Сравнение клеток тургоресцентных и потерявших тургор удобно провести в опыте с корнеплодом моркови.

**Цель работы:** продемонстрировать явление тургора на примере поступления и выхода воды в клетках корнеплода моркови и транспирацию весовым методом.

**Задание 1:** продемонстрировать явление тургора.

**Материалы и оборудование:** 2 стакана, насыщенный раствор NaCl, вода, корнеплод.

**Порядок выполнения работы:**

Из середины корнеплода моркови вырезают, начиная с кончика корня, продольную полосу ткани шириной 8—12 мм и удаляют ее. Две части корня остаются соединенными на протяжении примерно 1/5 всей его длины (рис. 1). Обе части корнеплода помещают в два стакана, стоящие рядом, в одном — насыщенный водный раствор хлорида натрия, в другом — вода.

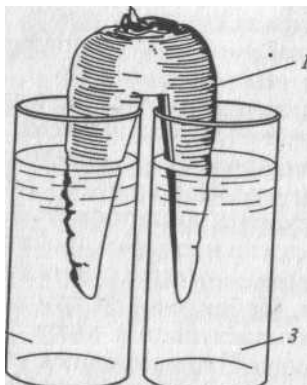


Рис. 1. Поглощение и выход воды из клеток корнеплода моркови:

1 — корнеплод моркови; 2 — стакан с водой;

3 — стакан с раствором поваренной соли

Через 1,5—2 ч корень извлекают из стаканов, сравнивают размер и тургор тканей в его половинах и делают вывод о том, в каком из стаканов произошел выход воды из тканей корня, приведший к потере ими тургора.

**Задание:** Сделать рисунок корнеплода моркови и сформулировать вывод о состоянии обеих его частей.

**Задание 2:** Определить количество воды, испаряемое растением за определенный промежуток времени, весовым методом.

**Материалы и оборудование:** весы, разновесы, ножницы, посуда, подставка, растения.

**Порядок выполнения работы:**

1. U-образную трубку необходимо укрепить на подставке и налить в нее воду. Срезать с растения один лист (или небольшую ветвь с двумя листьями) и при помощи ватной пробки укрепить его в одном колене (ватная пробка не должна касаться воды, иначе вода будет испаряться и через нее). Другое колено закрыть каучуковой или пластмассовой пробкой

(если нет такой трубки, можно взять простую пробирку и поверхность воды залить растительным маслом, чтобы не было испарения).

2. Взвесить прибор и одновременно маленький кристаллизатор, наполненный водой. Приборчик и кристаллизатор поместить на окно.

3. Через 1—2 ч произвести повторное взвешивание. Масса уменьшается в обоих случаях, так как происходит испарение воды.

#### ТЕМА 4. СТРОЕНИЕ ЛИСТА КАК ОРГАНА ТРАНСПИРАЦИИ.

Общий план строения листа известен из курса ботаники, поэтому остановимся лишь на тех особенностях его анатомии, которые влияют на транспирацию (Рис.2).

Сверху и снизу лист покрыт *эпидермой*, состоящей из одного слоя тесно примыкающих друг к другу клеток. Наружные стенки этих клеток покрыты *кутикулой*. Входящие в ее состав вещества: кутин, воск — гидрофобны, что затрудняет испарение воды и позволяет эпидерме поддерживать водный гомеостаз листа. Толщина кутикулы зависит от вида, возраста растения, условий произрастания.

В эпидерме расположены *устьица*. Их число и расположение различны (табл.1). У деревьев они находятся только на нижней стороне листовой пластинки, у травянистых растений — на обеих. У большинства растений на верхней эпидерме меньше устьиц, чем на нижней, что уменьшает испарение воды.

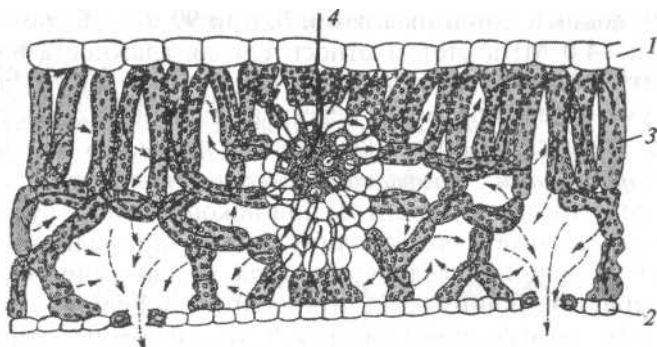


Рис.2. Строение листовой пластинки:

1 — верхняя эпидерма; 2 — нижняя эпидерма; 3— мезофилл; 4—проводящий пучок (стрелки — направление движения пара от проводящего пучка до внешней среды)

Длина устьичной щели 20—30, а ширина 4—6 мкм. Однако скорость диффузии водяного пара через устьица довольно большая, так как, согласно закону Стефана, испарение с малых поверхностей (площади устьичной щели) пропорционально не их площади, а диаметру. Поэтому хотя устьица занимают 1—2 % площади листа, транспирация достигает 50—70 % испарения с равной по величине водной поверхности и даже больше.

Таблица 1. Число устьиц сельскохозяйственных растений на 1 мм<sup>2</sup>

| Объект   | Эпидерма нижняя | Эпидерма верхняя |
|----------|-----------------|------------------|
| Ананас   | 42              | 27               |
| Кофе     | 148             | 23               |
| Тростник | 133             | 60               |
| Апельсин | 293             | 22               |
| Папайя   | 370             | 20               |
| Кукуруза | 77              | 93               |
| Маниока  | 400             | 23               |
| Кардамон | 100             | 4                |

Устьице — щель между двумя *замыкающими клетками* (рис. 3), и которых имеются хлоропласты, отсутствующие в других клетках эпидермы.

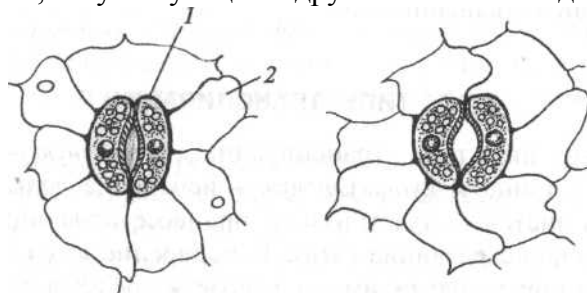
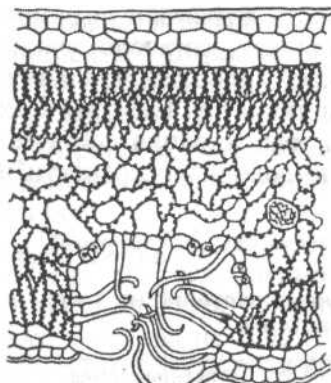


Рис.3. Устьичный аппарат

1 — замыкающая клетка; 2 — примыкающая клетка (а, б— разная степень открытости устьица).

Важной особенностью строения замыкающих клеток является *неодинаковая толщина* их стенок: стенки, примыкающие к устьичной щели, утолщены, а противоположные им — тонкие и, следовательно, более эластичные. Вследствие этого при увеличении тургорного давления в замыкающих клетках тонкие части стенки растягиваются и выпячиваются, а толстые, обращенные к щели, становятся вогнутыми. При этом устьичная щель расширяется, т. е. устьице открывается.



Кроме двух замыкающих клеток движения устьиц зависят еще и от соседних с ними клеток эпидермы, называемых *примыкающими*.

Между нижней и верхней эпидермой находится мезофилл с системой *межклетников* и *проводящими пучками*. Межклетники увеличивают внутреннюю испаряющую поверхность листа в 7—10 раз и соединяются с внешней средой через устьица. Количество проводящих пучков определяет скорость поступления воды в листовую пластинку.

Рис. 4. Строение листовой пластинки.

У многих растений существуют приспособления для сокращения транспирации: восковой налет на поверхности листовых пластинок и плодов, толстая кутикула, пробковый покров стеблей, погружение устьиц в мезофилл (рис. 4), опушение листьев и стеблей, редукция листовой поверхности, например у кактусов. У ананаса нижняя сторона листовой пластинки покрыта слоем мертвых клеток, заполненных воздухом. Эти клетки отражают солнечные лучи и снижают транспирацию. Под эпидермой расположен толстый слой крупных бесцветных клеток водозапасающей ткани. Во время дождей в них запасается вода, которая в засуху поступает в другие ткани и органы. В результате толщина водозапасающей ткани уменьшается, поэтому по ее толщине можно судить о водном дефиците. Эта ткань также защищает лежащие глубже клетки хлоренхимы от перегрева, избыточной солнечной радиации и, следовательно, от излишней транспирации.

**Транспирация как саморегулирующий процесс.** Хотя транспирация — это испарение воды, она идет медленнее, чем испарение со свободной водной поверхности. Доказательством является величина относительной транспирации.

**Относительная транспирация** — это отношение интенсивности транспирации к скорости испарения с водной поверхности такой же площади, как и площадь листьев. Величина относительной транспирации колеблется от 0,01 до 1,0. Следовательно, транспирация — процесс, регулируемый самим растением. Термин «транспирация» введен для того, чтобы показать отличие этого физиологического процесса от физического процесса испарения воды.

По способности регулировать свой водный обмен растения делят на пойкилогидрические и гомойогидрические.

**Пойкилогидрическими** (от греч. *poikilos* — различный, разнообразный и *hydor* — вода) называются растения, которые не могут сами регулировать свой водообмен. К этой группе относятся почвенные водоросли, лишайники, мхи, папоротники и некоторые покрытосеменные.

**Гомойогидрическими** (от греч. *homios* — сходный, одинаковый и *hydor* — вода) называются растения, которые регулируют свой водообмен. Гомойогидрическими являются покрытосеменные растения.

Различают два типа регуляции транспирации: *устьичный* и *внеустьичный*.

Устьичная регуляция осуществляется с помощью открывания и закрывания устьиц. Закрывание устьиц наполовину мало влияет на интенсивность транспирации. Полное их закрывание сокращает транспирацию примерно на 90 %.

**Механизмы устьичных движений.** Состояние устьица зависит от количества воды в замыкающих клетках. Устьице открывается, если в замыкающие клетки поступает вода, что приводит к увеличению тургорного давления в этих клетках и к изменению их формы. Если из замыкающих клеток вода уходит, тургорное давление в них уменьшается, форма клеток изменяется и устьице закрывается.

Существует несколько механизмов, влияющих на изменение тургорного давления в замыкающих клетках. Один из них был назван *калиевым насосом*. Тургорное давление зависит от перераспределения ионов калия между замыкающими и примыкающими клетками эпидермы. В ответ на изменение внешних или внутренних условий на плазмалемме замыкающих клеток начинает работать  $H^+$ - *помпа*, откачивающая протоны из этих клеток в примыкающие. Это активный процесс, для которого поставщиком АТФ является дыхание. Вместо протонов в замыкающие клетки поступают ионы калия. В результате в этих клетках понижается водный потенциал и в них поступает вода. Доказательством выхода протонов из замыкающих клеток служит повышение величины рН при поступлении в эти клетки ионов калия. Источником протонов могут быть органические кислоты клеточного сока; при открывании устьиц их содержание увеличивается. Иногда протоны не выходят из замыкающих клеток, тогда вслед за калием в эти клетки поступают ионы хлора.

Ширина устьичной щели зависит от тургора не только в замыкающих, но и в примыкающих клетках эпидермы. Если в примыкающих клетках много воды, то они давят на замыкающие клетки, и устьице не может открыться. Поэтому в дождливую влажную погоду, несмотря на высокое тургорное давление в замыкающих клетках, устьице остается закрытым. В условиях засухи первыми теряют воду примыкающие клетки. Их объем уменьшается. В результате их давление на замыкающие клетки исчезает, и устьице открывается.

Этот механизм открывания устьиц получил название *гидродинамического*.

Наличие хлоропластов в замыкающих клетках позволило говорить о *фотосинтетическом механизме* устьичных движений.

Итак, одна и та же функция — движение устьиц — осуществляется с помощью разных механизмов. Разные механизмы *взаимодействуют* друг с другом. Известно, что активность крахмал-фосфоридазы зависит от величины рН. Во время работы калиевых насосов из замыкающих клеток уходят протоны, что вызывает увеличение рН и, следовательно, приводит к активации этого фермента. В результате крахмал превращается в глюкозо-фосфат, понижается водный потенциал, вода поступает в замыкающие клетки, и устьице открывается. Следовательно, в данном случае взаимодействуют калиевые насосы и осмотический механизм устьичных движений.

**Внеустьичная регуляция** транспирации — это, прежде всего, уменьшение испарения воды в межклетники, которое осуществляется с помощью нескольких механизмов. Первый механизм связан с обезвоживанием стенок клеток мезофилла, с поверхности которых идет испарение. Этот механизм назвали *механизмом начинающегося подсушивания*. Если в лист приходит меньше воды, то клеточные стенки хлоренхимы начинают подсыхать. Если воды мало, водные мениски в капиллярах между фибриллами целлюлозы становятся вогнутыми, что увеличивает силы поверхностного натяжения, и испарение идет медленнее.

Второй механизм связан со способностью цитоплазмы *связывать воду*. На его существование указывает тот факт, что при одной и той же степени открытости устьиц интенсивность транспирации может сильно меняться. Крахмал может превратиться в глюкозо-фосфат не только в замыкающих клетках устьиц, но и в клетках хлоренхимы. В результате произойдет уменьшение водного потенциала этих клеток, а значит, и транспирации.

У некоторых растений существуют свои *специфические* механизмы внеустьичной регуляции транспирации. Например, у некоторых злаков, когда транспирация



превышает поступление воды, *листовые пластинки свертываются* в трубку вдоль средней жилки. Свертывание уменьшает интенсивность транспирации на 10—20 %.

Поскольку количество воды, теряемой растением, зависит не только от интенсивности транспирации, но и от общей испаряющей поверхности побега или всего растения, то при недостатке воды растение может *терять листья*. Например, у сахарного тростника в условиях засухи на побеге может остаться только один лист.

Листопад у деревьев умеренной зоны — это приспособление к зимней засухе.

Транспирация играет важную роль в жизни растения. Прежде всего, она выполняет роль своеобразного терморегулятора: большая часть солнечной энергии, поглощаемой листьями, расходуется на превращение воды в пар, и поэтому температура листьев мало изменяется даже в очень жаркие дни. Существует определенная связь между транспирацией и газообменом листьев, зависящим от состояния устьиц. Главная роль транспирации — поддерживать открытыми устьица, чтобы газообмен мог идти нормально. Транспирация помогает веществам и воде подниматься вверх по растению.

#### **Лабораторная работа № 4** **Наблюдение за движением устьиц.**

У замыкающих клеток устьиц стенки, прилегающие к устьичной щели, утолщены, а наружные стенки тоньше. Неодинаковая толщина стенок замыкающих клеток приводит к тому, что при изменении тургора замыкающие клетки способны менять форму, открывая или закрывая при этом устьичную щель. Следовательно, степень насыщения клеток водой оказывает очень большое влияние на движение устьиц. Различают три типа устьичных движений: *гидропассивные, гидроактивные, фотоактивные*.

**Гидропассивные** движения закрывания связаны с насыщением водой клеток, которые окружают устьица.

**Гидроактивное** закрывание устьиц связано с увеличением в самих клетках устьиц водного дефицита и с повышением в них содержания абсцизовой кислоты, которая подавляет работу  $H^+$ -насосов на мембранах замыкающих клеток. Это приводит к снижению тургора замыкающих клеток и, следовательно, к закрыванию устьиц.

**Фотоактивное** открывание устьиц состоит в увеличении ширины устьичной щели при повышении интенсивности освещения (главная роль при этом отводится синему свету).

*Цель работы:*

Наблюдать за устьичными движениями в воде и в растворе глицерина.

*Материалы и оборудование:* растворы глицерина (5-ти и 20%-й), 1М раствор сахарозы, микроскопы, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, фильтровальная бумага, бюксы, листья любых растений.

*Задание 1:* Наблюдать за устьичными движениями, объяснить причину этих движений, зарисовать устьицу в воде, в 5-ти и 20%-го раствора глицерина.

*Порядок выполнения работы*

1. Приготовить несколько срезов нижней эпидермы листа и поместить их на 2 ч в 5%-й раствор глицерина. Глицерин проникает в вакуоли замыкающих клеток, понижает их водный потенциал и, следовательно, повышает их способность насасывать воду. Срезы помещают на предметное стекло в том же растворе, отмечают состояние клеток и зарисовывают их.

2. Заменить глицерин водой, оттягивая его из-под стекла фильтровальной бумагой. При этом наблюдается открывание устьичных щелей. Препарат зарисовать.

3. Воду заменить сильным осмотиком — 20%-ным раствором глицерина или 1М раствором сахарозы. Наблюдают закрывание устьиц.

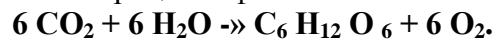
*Задание 2:* Зарисовать устьица в воде и в растворах 5 %- и 20 %-ного глицерина. И письменно изложить причину устьичных движений.

Сделать соответствующие выводы.

## ТЕМА 5. РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА В ЖИЗНИ РАСТЕНИЯ

Для функционирования любого живого организма необходима энергия. Зеленые растения, как все живые организмы получают ее в результате химической реакции. Путем окисления углеводов, белков и других органических веществ в процессе дыхания выделяется энергия. Однако в отличие от большинства организмов зеленые растения сами создают органические вещества с помощью световой энергии. Этот процесс называют *фотосинтезом*. Образование органов у растения, их рост тесно связаны с синтезом органических веществ. В период наиболее активного роста суточные приросты сухого вещества на 1 га достигают 100—500 кг. Для этого растения должны ассимилировать от 200 до 500 кг CO<sub>2</sub>; 1—2 кг азота; 0,25—0,5 кг фосфора; 2—4 кг калия; 2—4 кг других элементов и испарить до 1000 л воды.

Во время фотосинтеза световая энергия превращается в химическую энергию. В этом и состоит уникальность фотосинтеза. Выделяемый кислород используется на дыхание, в том числе и самих зеленых растений. Процесс фотосинтеза можно представить следующей простой формулой:



Уравнение фотосинтеза, несмотря на его кажущуюся простоту, сыграло большую роль в развитии физиологии растений и даже всей биологии. Оно помогло ученым определить место фотосинтеза в жизни самих растений и в существовании жизни на Земле.

### Особенности листа как фотосинтезирующего органа.

Функции листа многообразны, однако главной является фотосинтез. Нижняя и верхняя эпидерма листовой пластинки состоит из клеток с большими вакуолями, лишенных хлоропластов. Такие клетки хорошо пропускают свет в мезофилл и, следовательно, непосредственного участия в фотосинтезе не принимают. Эпидермальные клетки, покрытые кутикулой и воском, уменьшающие транспирацию, помогают поддерживать водный гомеостаз листа. Последнее очень важно, так как скорость фотосинтеза зависит от количества воды в тканях. С другой стороны, через кутикулу проходит в 20—30 раз меньше CO<sub>2</sub>, чем через устьица. Создается противоречие между водным и газовым обменом, и только наличие устьиц то открывающихся, то закрывающихся и регулирующих таким образом скорость транспирации и скорость поступления углекислого газа из атмосферы ликвидирует данное противоречие. Эпидерма задерживает воду и пропускает свет.

Устьица — основные «ворота» для поступления CO<sub>2</sub> и транспирации влаги. Они у большинства растений располагаются в нижней части листа.

В целом если рассматривать строение листа, то следует отметить, что имеет сложную структуру. В частности, мезофилл у большинства растений состоит из столбчатой и губчатой паренхимы. В клетках мезофилла содержатся хлоропласты.

*Столбчатая паренхима*, расположенная под верхней эпидермой, поглощает больше света, чем губчатая, и является главной тканью, где протекает фотосинтез.

Для *губчатой паренхимы* характерно наличие большого количества межклетников, объем которых составляет до 15—20 % общего объема листовой пластинки.

Во-первых, межклетники помогают газообмену. Благодаря верхней и нижней эпидерме, а также межклетникам в листовой пластинке создается внутренняя газовая среда, которая практически всегда отличается от нее по своему составу.

Во-вторых, межклетники увеличивают внутреннюю поверхность листа в 7—10 раз. Поэтому если на 1 га пашни листья всех растений имеют площадь 5 га, то внутренняя поверхность, поглощающая CO<sub>2</sub>, равна 35—50 га, что важно в связи с небольшим содержанием углекислого газа в атмосфере.

В мезофилле находится сеть *проводящих пучков*, в состав которых входят *сосуды*, доставляющие клеткам воду и минеральные соли, а также *ситовидные трубки*, отводящие из клеток продукты фотосинтеза. Таким образом, лист лучше, чем другие органы, приспособлен к выполнению фотосинтетической функции, хотя фотосинтез идет и в зеленых клетках стеблей, цветков, околоплодников.

Органеллой фотосинтеза является *хлоропласт*. Пигменты, участвующие в поглощении световой энергии, и другие вещества, необходимые для световой фазы фотосинтеза, встроены в мембраны тилакоидов, в то время как ферменты, катализирующие восстановление двуокиси углерода (темновая фаза), находятся в строме хлоропласта.

В ходе роста листа и его клеток растет также и хлоропласт. При старении клетки хлоропласты разрушаются. Число хлоропластов в клетке листа высшего растения увеличивается двумя путями: за счет образования из пропластид и в результате деления самого хлоропласта.

Кроме света, на строение хлоропласта, как и самой листовой пластинки, влияют повышенные температуры, суховеи, условия минерального питания. Хлоропласты постоянно двигаются. Они могут двигаться пассивно, вместе с цитозолем и самостоятельно. Скорость движения варьирует. При повышении температуры до 37 °С она увеличивается, а потом падает; при помещении клеток в гипертонические растворы, например сахарозы, происходит снижение скорости движения хлоропластов. Хлоропласт представляет собой осмотическую ячейку.

Итак, назначение отдельных компонентов листа — поддерживать водный, газовый и прочий гомеостаз внутри мезофилла, т. е. там, где идет фотосинтез.

**Лист как оптическая система.** Как все физические тела, лист поглощает, пропускает и отражает падающие на него солнечные лучи. Лучистая энергия, посылаемая от Солнца к Земле, представляет собой электромагнитные колебания с разными длинами волн. Около 40—45 % этой энергии приходится на область от 380 до 720 нм. Эта часть спектра воспринимается как *видимый свет*. Здесь располагаются известные цвета радуги: фиолетовый, синий, голубой, зеленый, желтый, оранжевый и красный. К этой области со стороны более коротких волн примыкает *ультрафиолетовая радиация*, а со стороны более длинных — *инфракрасная радиация*, которая воспринимается как тепло. Инфракрасные лучи не участвуют непосредственно в фотосинтезе, но регулируют другие процессы жизнедеятельности. Коротковолновая радиация играет огромную роль в изменении их наследственности. Участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов (380 — 700 нм), получил название *фотосинтетически активной радиации* (ФАР).

В умеренной зоне в летний полдень при высоте стояния Солнца 60 ° интенсивность солнечной радиации составляет 1,2—1,3 кал/см<sup>2</sup>-мин, или около 7200 кал/дм<sup>2</sup> • час. Лист поглощает 85 % видимого света, пропускает 5 % и отражает 10 %. Инфракрасная радиация поглощается на 25 %, пропускается на 30 % и отражается на 45 %.

Листовая поверхность, поглощающая свет, достигает значительных размеров. Так, общая листовая поверхность у растений умеренной зоны, растущих на 1 га пашни, составляет примерно 5 га, в южных широтах с влажным климатом — 10—15 га. Размещение листьев в пространстве позволяет растениям использовать как прямом, так и рассеянный свет, падающий под разными углами.

Однако растения умеренной зоны используют для фотосинтеза 1—2% (максимум 5 %), а тропические — 5—6 % и даже до 15 % поглощенного видимого света. Остальная энергия расходуется на испарение воды. Свет поглощается пигментами листа.

### **1.Обнаружение выделенного при фотосинтезе O<sub>2</sub> с помощью метиленового синего.**

Известный краситель — метиленовый синий способен к окислительно-восстановительным превращениям, он может быть как акцептором ионов водорода, так и их донором.

В основе данного опыта лежит свойство метиленового синего давать бесцветное соединение при воздействии восстановителя Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> и переходить снова в окрашенное соединение при воздействии окислителей H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> или O<sub>2</sub>.

Цель работы: Доказать, что растение на свету выделяет O<sub>2</sub>.

Материалы и оборудование: высокие пробирки или цилиндры, концентрированный раствор метиленового синего в спирте, насыщенный раствор  $\text{Na}_2\text{SO}_3$ , 3%-ный  $\text{H}_2\text{O}_2$ , настольная лампа 100 W.

Растения: элодея, валлиснерия, роголистник.

Порядок выполнения работы.

В три пробирки наливают водопроводную воду и подкрашивают метиленовым синим до ярко-голубой окраски. Затем во все пробирки добавляют по каплям  $\text{Na}_2\text{SO}_3$  до обесцвечивания всех трех растворов.

Первая пробирка остается в виде контроля.

Во вторую пробирку наливают перекись водорода до изменения цвета снова в ярко-голубой.

В третью помещают растение.

Все пробирки выставляют на свет и наблюдают за тем, как изменяется в них цвет раствора при температуре среды в  $26^\circ\text{C}$ .

*Задание 1:* Описать опыт; зарисовать пробирки; объяснить причину изменения цвета в пробирках.

## 2. Выделение кислорода водными растениями.

Цель работы: обнаружить фотосинтез у водных растений по выделению пузырьков газа и доказать, что этот газ — кислород.

Материалы и оборудование: 2 стеклянных сосуда, 2 воронки, водопроводная вода, прокипяченная и остуженная в закрытом сосуде, 0,5%-ный раствор гидрокарбоната натрия, приготовленный на этой воде, термометр, пробирки, спички, лучинки, водопроводная вода, электрическая лампочка 100 W, лезвия.

Растения: элодея, валлиснерия, роголистник.

Порядок выполнения работы

В один сосуд наливают прокипяченную воду (вода без  $\text{CO}_2$ ), в другой — 0,5 %-ный раствор гидрокарбоната натрия (вода с  $\text{CO}_2$ ). Отбирают здоровые растения. Обновляют под водой срезы. На суженные концы воронок надевают пробирки, заполненные теми же растворами, что и в сосудах. Под воронки помещают растения (рис. 5). Сосуды с растениями устанавливают под яркий свет (лампа 100 W). Температура всех жидкостей в опыте должна достигать  $26^\circ\text{C}$ . В пробирки, заполненные газом, который выделяют растения, опускают зажженную лучинку. Горение свидетельствует о присутствии кислорода.

*Задание 2:* Сделать рисунки опыта. Отметить время заполнения каждой из пробирок кислородом и сделать выводы о том, что для фотосинтеза необходим  $\text{CO}_2$ .

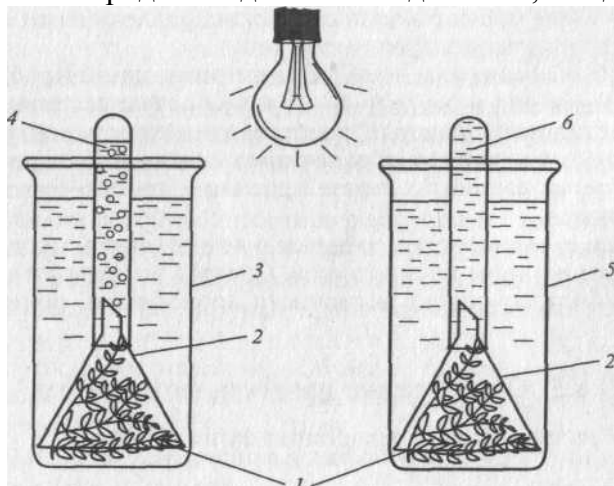


Рис. 5. Влияние углекислого газа на выделение кислорода водными растениями: 1 — элодея; 2 — воронки; 3 — сосуд с раствором соды; 4 — пробирка с раствором соды; 5 — сосуд с прокипяченной водой; 6 — пробирка с прокипяченной водой

## ТЕМА 6. ФАЗЫ И ПРОДУКТЫ ФОТОСИНТЕЗА.

Известно, что фотосинтез состоит из двух этапов: физический и фотохимический, которые объединяются в так называемую световую фазу фотосинтеза. Однако существует и другая - темновая фаза. Темновая фаза означает, что все протекающие реакции от света не зависят и небольшая часть проходят в темноте. Однако разделение процесса фотосинтеза на две фазы происходит не только по отношению к свету, но и по месту протекания реакций. Реакции световой фазы протекают в тилакоидах гран и стромы, а реакции фиксации углерода протекают в матриксе (строме) хлоропластов. Конечные продукты циклического и нециклического фосфорилирования – АТФ и НАДФ Н – используются в темновых реакциях фотосинтеза.

Если в световой фазе АТФ и НАДФ Н являются конечными продуктами, то в процессе фиксации углерода они используются на самом первом этапе всего цикла фиксации углерода. Весь цикл фиксации углерода можно представить в виде следующих стадий.

Первая стадия – непосредственная фиксация углекислого газа – карбоксилирование.

Вторая стадия – образование 3-фосфоглицеринового альдегида (ФГА).

Третья стадия – образование продуктов фотосинтеза.

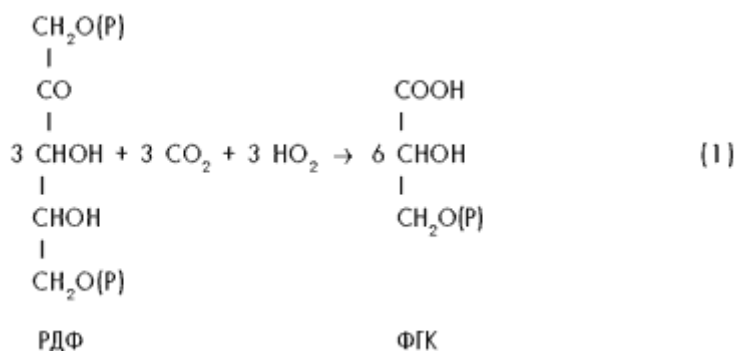
Четвертая стадия – восстановление первоначальных реагентов.

Перечисленные стадии выделены условно – вместе они составляют цикл фиксации углерода или цикл Кальвина.

В отличие от световых реакций, которые протекали в строгой последовательности, реакции фиксации углерода могут протекать параллельно, за исключением первых двух – фиксации углекислого газа и образования ФГА.

Рассмотрим каждую стадию цикла.

**Карбоксилирование** - эта стадия ключевая, потому что в ней участвует  $\text{CO}_2$ . Молекула углекислого газа соединяется с молекулой пятиуглеродного сахара рибулезодифосфата (РДФ) с образованием нестойкого шестиуглеродного соединения, которое затем распадается на две молекулы 3-фосфоглицериновой кислоты (1).

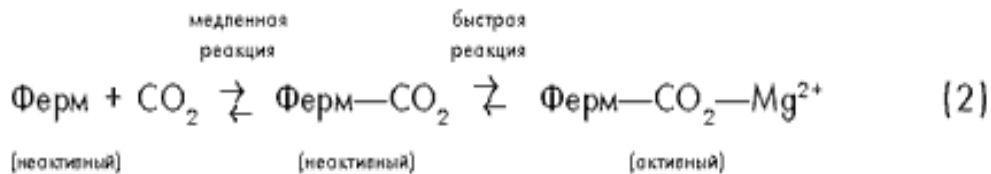


Реакция карбоксилирования очень интересна тем, что в зависимости от условий она может протекать с образованием различных конечных продуктов. Так, например, при наличии  $\text{CO}_2$  продуктом реакции будет только ФГК, а в присутствии  $\text{O}_2$  РДФ не присоединяет углекислый газ и распадается на ФГК и фосфогликолевую кислоту, которая используется в процессах фотодыхания. Фотодыхание – это процесс, протекающий лишь на свету и сопровождающийся поглощением  $\text{O}_2$  и выделением  $\text{CO}_2$ . Такое изменение хода реакции объясняется тем, что участвующий в ней фермент обладает двойной каталитической активностью – по отношению к углекислому газу и кислороду.

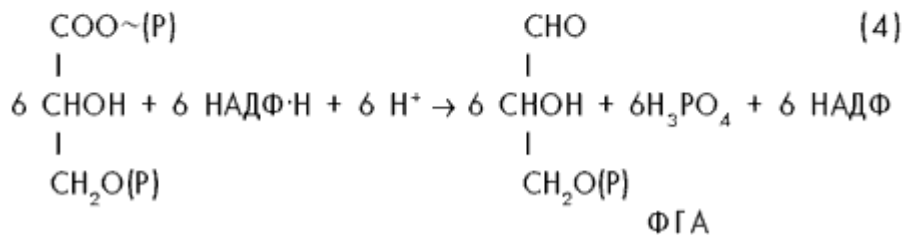
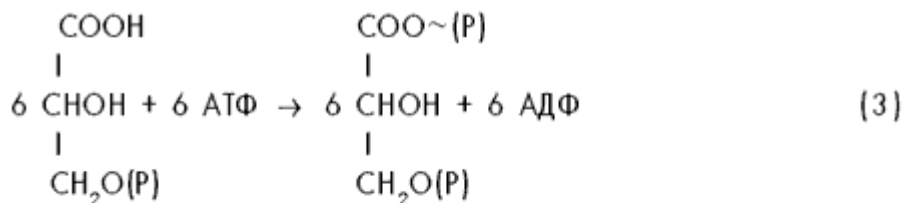
Этот фермент называется рибулозо-1,5-бифосфаткарбоксилаза-оксигеназа (РубФ-карбоксилаза). Этот фермент составляет около 50% всех растворимых белков в листьях и потому может считаться самым распространенным белком в природе. Фермент состоит из двух субъединиц – большой и малой. Интересно, что белки больших субъединиц кодируются ДНК хлоропластов, а белки малых субъединиц – ядерной ДНК. Большие субъединицы обладают каталитической активностью и в отсутствие малых, которые, по-

видимому, играют регуляторную роль. Этот факт может служить подтверждением того, что хлоропласты произошли от прокариотических предков.

Таким образом, на первых этапах фиксации углерода имеет место конкуренция между двумя процессами – фиксацией углерода и фотодыханием. Для сдвига баланса в сторону фиксации углерода необходимы ионы  $Mg^{2+}$  (2).



*Образование фосфоглицеринового альдегида.* Образующаяся на первой стадии ФГК превращается в ФГА в два этапа (3 и 4). Сначала используется АТФ, синтезированная в световой фазе фотосинтеза. Затем используется НАДФ.Н, который тоже является продуктом световой фазы фотосинтеза.



Молекула ФГА является ключевым веществом для третьей стадии. Образование продуктов фотосинтеза. Обычно продуктом фотосинтеза называют сахар. На самом деле продуктами фотосинтеза можно считать и другие вещества.

Молекула ФГА используется растением в цикле Кальвина в нескольких направлениях.

**Во-первых,** ФГА является основой для синтеза сахара.

**Во-вторых,** ФГА может быть использован для синтеза аминокислот.

Среди продуктов фотосинтеза обнаружены такие аминокислоты, как аланин, серин, глутамин и глицин. Синтез аминокислот происходит интенсивно при недостатке НАДФ.Н, в результате чего из ФГК образуется не ФГА, а пировиноградная кислота, которая является исходным соединением для синтеза аминокислот и одним из веществ цикла Кребса.

**В-третьих,** ФГА дает начало циклу превращений некоторых промежуточных продуктов в РДФ, который служит акцептором углекислого газа. Наряду с углеводами и аминокислотами из промежуточных продуктов цикла Кальвина могут образовываться липиды и другие продукты. Во всех уравнениях фотосинтеза в правой части пишется формула шестиуглеродного сахара. Как правило, его называют глюкозой.

Но в действительности первым свободным сахаром является дисахарид сахароза, из которой образуются два моносахарида – глюкоза и фруктоза.

Восстановление первоначальных реагентов. Для того чтобы растение могло акцептировать новую молекулу углекислого газа, необходимо иметь РДФ, основной акцептор углекислого газа. РДФ образуется из ФГА в результате цепи реакций, в процессе которых образуются пяти- и семиуглеродные сахара. Надо отметить, что основная масса ФГА идет именно на

восстановление нужного количества РДФ: из 12 образовавшихся молекул ФГА только две идут на образование продуктов фотосинтеза, т.е. сахарозы. Подводя итог рассмотрению фаз фотосинтеза, можно составить обобщенную схему фотосинтеза (рис. 6).

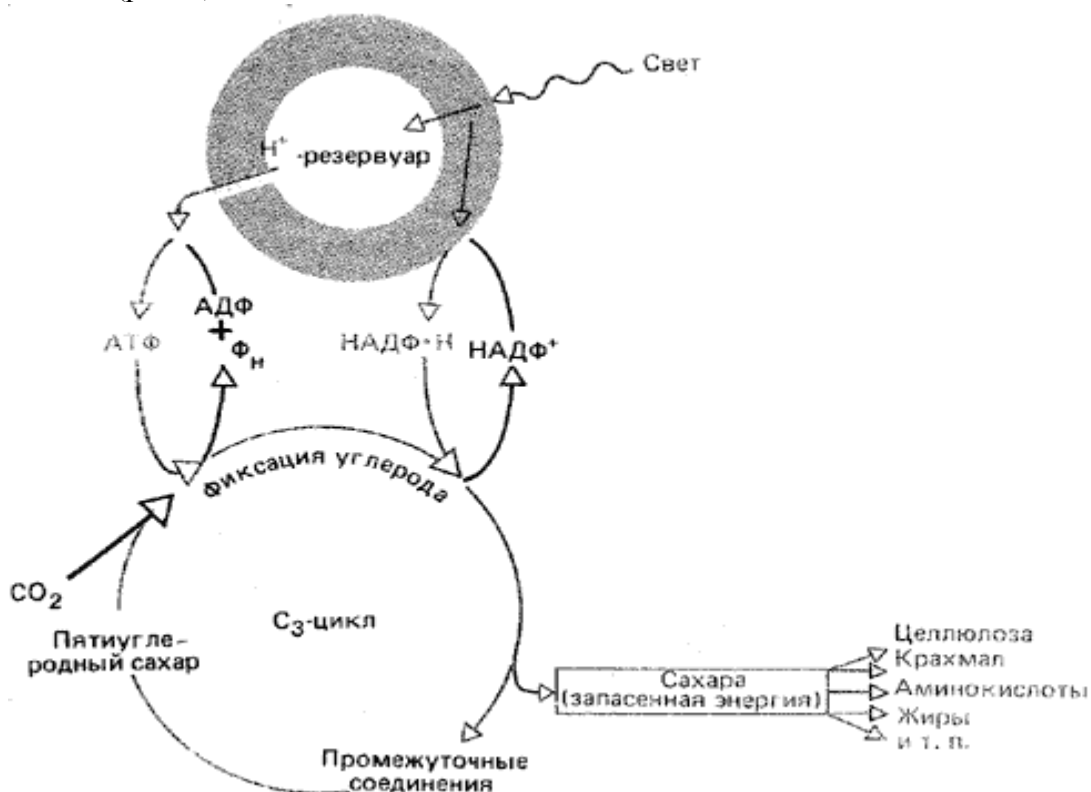
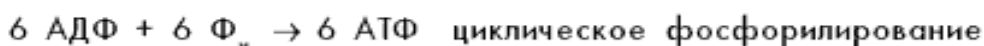
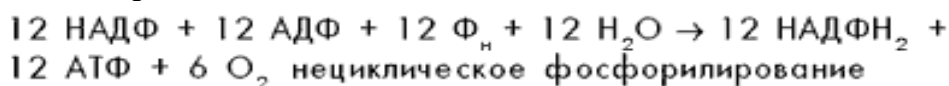


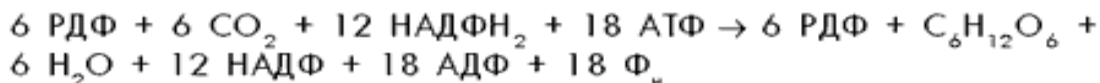
Рис. 6. Обобщенная схема фотосинтеза

Учитывая реакции световой и темновой фаз фотосинтеза, можно привести следующее суммарное уравнение фотосинтеза.

**Световые реакции:**



**Темновые реакции:**



**Виды фотосинтеза.** В настоящее время у высших растений известны три разных механизма темновых реакций фотосинтеза.

Основной механизм – это фиксация углерода в цикле Кальвина. В последнее время этот цикл стали называть C<sub>3</sub>-путем, или C<sub>3</sub>-типом, фотосинтеза, а растения, осуществляющие только реакции этого цикла, называют C<sub>3</sub>-растениями. Такие растения обычно растут в областях умеренного климата; оптимальная дневная температура для фиксации углекислого газа у этих растений составляет от +15 до +25 °С.

Первый вариант – это C<sub>4</sub>-путь, называемый циклом Хетча–Слэка. Растения, осуществляющие данный тип фотосинтеза, распространены в тропических и субтропических областях.

Второй вариант – процесс, известный под названием метаболизма органических кислот по типу толстянковых (САМ-фотосинтез). Растения с таким типом фотосинтеза часто встречаются в засушливых пустынных областях.

$C_3$ -растения превращают  $CO_2$  в углеводы только в реакциях цикла Кальвина.

$C_4$ -растения и САМ-растения также осуществляют цикл Кальвина, но в них поглощение  $CO_2$  и превращение его в углеводы включает в себя и другие реакции.  $C_4$ -растения и САМ-растения отличаются друг от друга природой этих дополнительных реакций, временем суток, когда они происходят, и тем, в каких клетках находятся вещества, участвующие в этих реакциях.

У  $C_3$ -растений фотосинтез происходит только в клетках мезофилла листа, а у  $C_4$ -растений – в клетках мезофилла и в клетках обкладки сосудистых пучков.

**$C_4$ -тип фотосинтеза.** В самых общих чертах путь углерода в реакциях  $C_4$ -типа фотосинтеза показан на рис. 7.

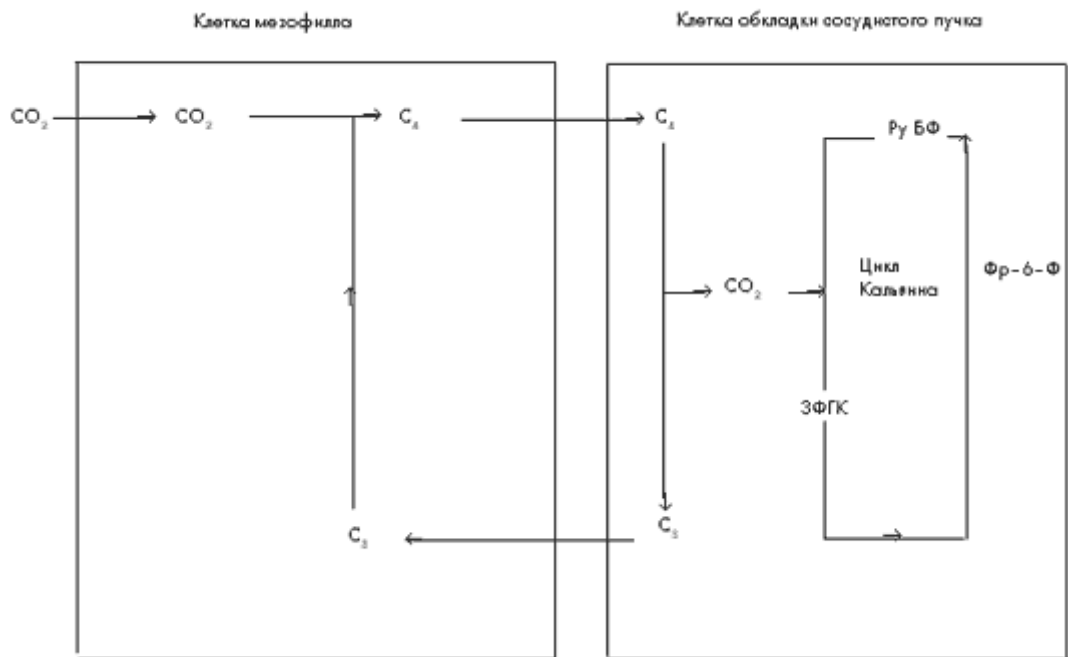


Рис. 7. Схематическое изображение пути углерода при  $C_4$ -фотосинтезе.  $C_3$ -соединения содержат три атома углерода в молекуле,  $C_4$ -соединения – четыре

Цикл Кальвина у данного типа растений осуществляется в клетках обкладки сосудистого пучка и протекает так же, как у  $C_3$ -растений. Фиксация углекислого газа у  $C_3$ - и  $C_4$ -растений значительно различается. Если у  $C_3$ -растений молекула углекислого газа присоединялась к пятиуглеродной молекуле РДФ, то у  $C_4$ -растений акцептором углекислого газа является трехуглеродная молекула, чаще всего – это фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП). Соединяясь с углекислым газом, ФЕП превращается в щавелевоуксусную кислоту (ЩУК), которая и поступает в хлоропласт клеток мезофилла. В хлоропластах ЩУК при наличии НАДФ.Н превращается в яблочную кислоту (ЯК), которая поступает в клетки обкладки сосудистых пучков. В клетках обкладки сосудистых пучков ЯК отдает молекулу углекислого газа в цикл Кальвина, превращаясь в пировиноградную кислоту (ПВК). ПВК, в свою очередь, возвращается в хлоропласты мезофилла, превращается в ФЕП, и начинается новый цикл (рис. 8).



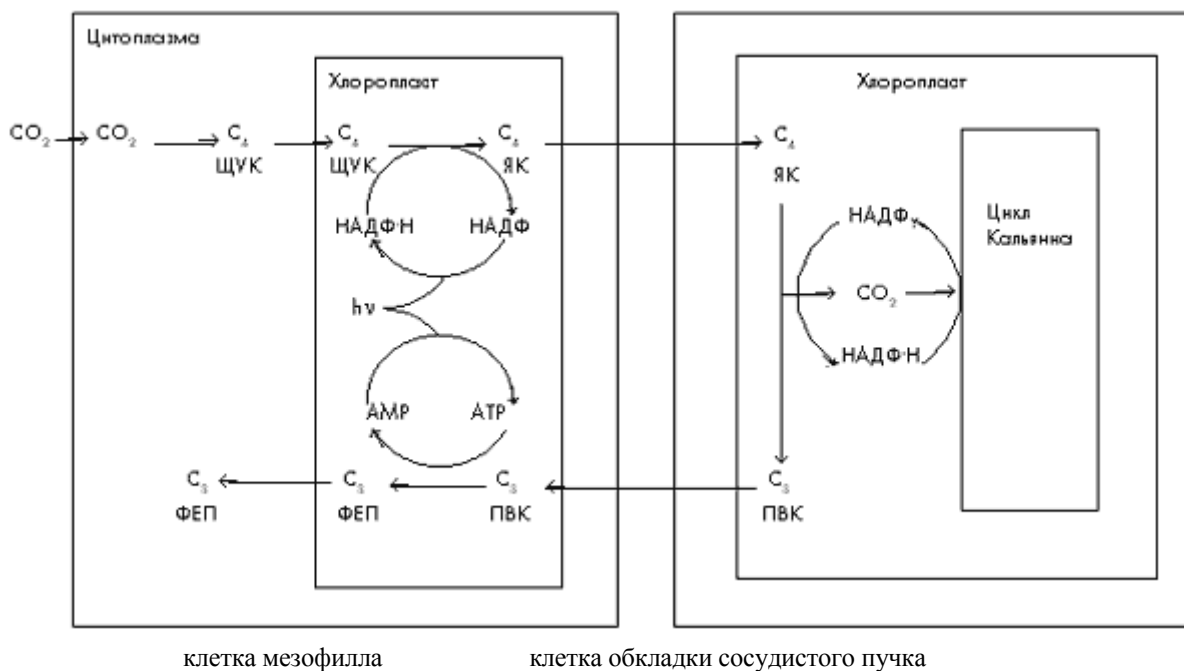


Рис. 8. Фотосинтез С4-типа (на примере кукурузы)

Увеличение числа реакций для фиксации углекислого газа у С<sub>4</sub>-растений на первый взгляд может показаться излишним и бессмысленным. Но это только на первый взгляд.

Растениям с С<sub>4</sub>-типом фотосинтеза приходится концентрировать углекислый газ в клетках обкладки, т.к. по сравнению с С<sub>3</sub>-растениями в их клетках углекислого газа содержится значительно меньше. Это связано с тем, что С<sub>4</sub>-растения обитают в более жарком и сухом климате, чем С<sub>3</sub>-растения, поэтому для уменьшения потерь воды им приходится уменьшать транспирацию. За счет этого создаются трудности в поглощении углекислого газа, что и приводит к необходимости его концентрации. В настоящее время считается, что С<sub>4</sub>-тип фотосинтеза является эволюционным приспособлением к более жарким и сухим климатическим условиям.

#### **Метаболизм органических кислот по типу толстянковых (САМ-растения).**

Растения с данным типом фотосинтеза являются в основном суккулентами.

Для САМ-растений характерны следующие особенности:

1. Их устьица обычно открыты ночью и закрыты в течение дня.
2. Фиксация углекислого газа происходит в темное время суток с образованием значительное количество яблочной кислоты.
3. Яблочная кислота запасается в больших вакуолях, которые характерны для клеток САМ-растений.
4. В светлое время суток яблочная кислота отдает углекислый газ в цикл Кальвина, где она превращается в сахарозу или запасной углевод глюкозу.
5. В темновой период суток часть запасенного глюкозу распадается с образованием молекул-акцепторов для темновой фиксации углекислого газа (рис. 9).

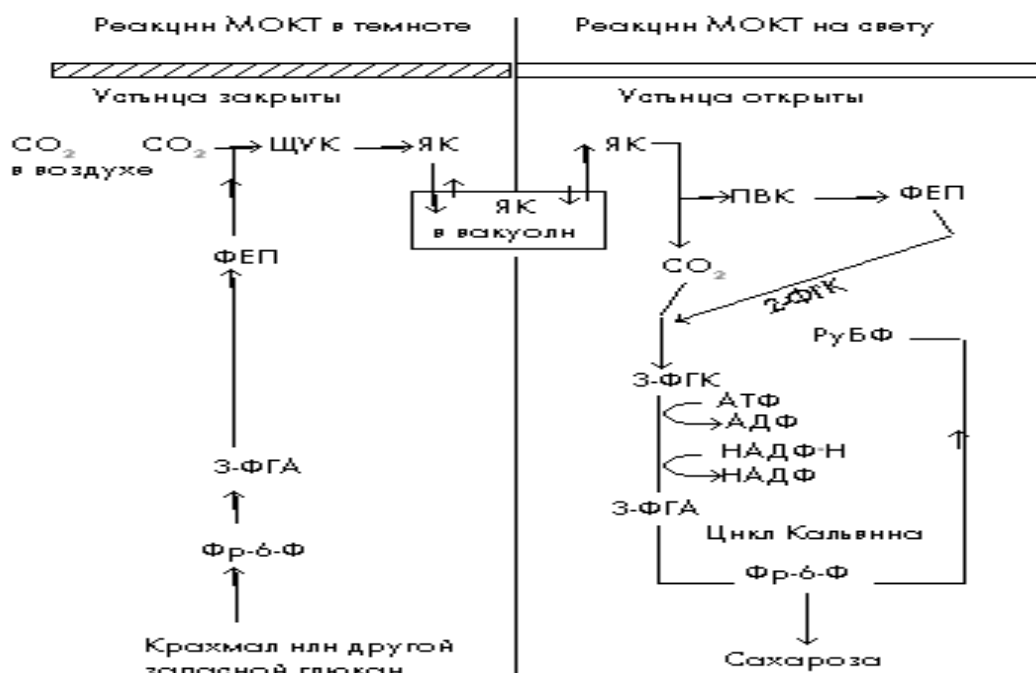


Рис. 9. Схема МОКТ-типа фотосинтеза

Таким образом, у САМ-растений существует суточный ритм: ночью содержание запасного глюкана падает и содержание яблочной кислоты повышается, а днем происходят противоположные изменения.

## Лабораторная работа № 6.

### Определение продуктов фотосинтеза.

*Задание 1:* Изучить процесс образования первичного крахмала в листьях.

*Материалы и оборудование:* спиртовки, водяные бани, ножницы, электроплитки, лампы накаливания в 200—300 Вт, посуда, живые растения тыквы, фасоли, примула, этиловый спирт, раствор йода в йодистом калии.

#### Порядок выполнения работы

При помощи крахмальной пробы доказать, что в процессе фотосинтеза образуется крахмал. Хорошо политое растение надо поставить на 2—3 дня в темное место. За это время произойдет отток ассимилятов из листьев. Новый крахмал образоваться в темноте не может.

Далее нужно срезать лист, в котором произошло обескрахмаливание и поставить его в стакан или пробирку с водой на яркий свет.

Чтобы получить контраст от процесса фотосинтеза, часть листа надо затемнить. Для этого можно использовать фотонегатив или два одинаковых светонепроницаемых экрана, прикрепив их сверху и снизу. Рисунки на экране (вырезки) могут быть самыми различными.

Лампу накаливания в 200—300 Вт помещают на расстоянии 0,5 м от листа. Через час или два лист надо обработать, как указывалось выше. Одновременно обрабатывают лист, который оставался затемненным все время. Части, подвергавшиеся освещению, окрашиваются в синий цвет, а остальные имеют желтую окраску.

Летом можно видоизменить опыт — закрыть на растении несколько листьев, надев на них пакетики из черной светонепроницаемой бумаги с соответствующими вырезами; через трое суток, в конце солнечного дня, срезать листья, прокипятить их сначала в воде, а потом обесцветить спиртом и обработать раствором йода в йодистом калии. Затемненные места листьев будут светлыми, а освещенные станут черными.

Следует знать, что у некоторых растений (лук) первичным продуктом фотосинтеза является не крахмал, а сахар, поэтому к ним крахмальная проба неприменима.

Записать результаты наблюдений в рабочую тетрадь.

## ТЕМА 7. ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗА И ЕГО ПРОДУКТЫ.

Пигменты фотосинтеза находятся в мембранах тилакоидов. У высших растений это хлорофиллы *a* и *b*, каротин, ксантофилл, феофитин.

Хлорофилл *a* — главная функциональная часть пигментной системы растений. Он способен, поглотив квант света, передавать его энергию через цепь последовательных превращений на компоненты электронно-транспортной цепи. С их участием совершается преобразование энергии электронного возбуждения хлорофилла в химическую энергию АТФ и восстановленного НАДФН<sub>2</sub>.

**Хлорофиллы** по своей химической природе являются сложными эфирами дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов — высокомолекулярного одноатомного спирта фитола C<sub>20</sub>H<sub>39</sub>ОН и метилового спирта СН<sub>3</sub>ОН и представляют собой фетилметилхлорофиллиды.

Хлорофилл *a* отличается от хлорофилла *b* тем, что у третьего углеродного атома во втором пирольном кольце его молекулы металльная группа заменена на альдегидную. Важную роль в процессе фотосинтеза играет зеленый пигмент — хлорофилл. У всех высших зеленых растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*.

Хлорофилл *c* содержится в диатомовых водорослях, хлорофилл *d* — в красных водорослях.

Известны также четыре бактериохлорофилла (*a*, *b*, *c*, *d*), содержащиеся в клетках фотосинтезирующих бактерий.

Основными пигментами, без которых фотосинтез не идет, являются хлорофилл-*a* для зеленых растений и бактериохлорофилл для фотосинтезирующих бактерий.

У низших растений и некоторых голосеменных (у хвойных) хлорофилл может образовываться даже в темноте. Почти у всех видов хвойных при прорастании семян в темноте семядоли зеленеют. По мере роста проростков в темноте образовавшийся хлорофилл разрушается и на 35—40-й день проростки при отсутствии света погибают.

**Каротиноиды** - это большая группа пигментов желтого, оранжевого и красного цвета. Каротиноиды широко распространены в природе: их обнаружено больше трехсот.

Однако в фотосинтезе участвуют лишь некоторые из них.

Поглощение света каротиноидами *a*, следовательно, их окраска обусловлены наличием конъюгированных двойных связей.

$\beta$ -каротин имеет два максимума поглощения, соответствующие длинам волн 482; 452 нм. Красные лучи, поглощаемые хлорофиллами, каротиноидами не поглощаются. Каротиноиды в отличие их от хлорофилла не обладают способностью к флюоресценции. Подобно хлорофиллу, каротиноиды в хлоропластах взаимодействуют с белками.

Каротиноиды подразделяются на каротины (ненасыщенные углеводороды с эмпирической формулой C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>) и ксантофиллы, отличающиеся от каротиноидов присутствием кислорода (C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>O<sub>2</sub>). Обычно пигменты из растительной ткани извлекают полярными растворителями (этанолом, этиловым эфиром, ацетоном), которые нарушают связь хлорофиллов и каротиноидов с липопротеидами пластид и обеспечивают их полное экстрагирование из живых листьев.

Таким образом, каротиноиды принимают участие в процессе фотосинтеза, но их роль только вспомогательная. Они поглощают определенные участки спектра света и передают энергию на хлорофилл, одновременно защищая молекулу хлорофилла от необратимого фотоокисления. Каротиноиды принимают участие в кислородном обмене при фотосинтезе. У высших растений, мхов, зеленых и бурых водорослей осуществляется светозависимое взаимопревращение ксантофиллов.

## Лабораторная работа №7.

### Получение из листьев спиртовой вытяжки пигментов и их разделение.

Все хлорофиллы — вещества нестойкие, поэтому они легко окисляются на воздухе.

Цель работы: Ознакомиться с методами экстракции пигментов и изучить их химические свойства.

Материалы и оборудование: ступка с пестиком, воронка, фильтр, штатив с пробирками, стеклянные палочки, 2 колбы на 200 мл, баня, пробка с обратным холодильником, электроплитка, NaOH или KOH в кристаллах, этанол.

Растения: Зеленые листья любых растений, сухие листья крапивы.

*Задание 1:* Получить спиртовую вытяжку пигментов, произвести их разделение и ознакомиться с основными свойствами пигментов.

*Материалы и оборудование:*

ножницы, ступки с пестиками, штативы с пробирками, посуда, спиртовки, водяные бани, свежие или сухие листья (крапивы, плюща или других растений), этиловый спирт, бензин, 20%-й раствор NaOH (или KOH), сухой мел, песок.

*Порядок выполнения работы*

1. Поместить в чистую ступку измельченные ножницами сухие листья, добавить немного мела для нейтрализации кислот клеточного сока. Тщательно растереть массу пестиком, приливая этиловый спирт (100 см<sup>3</sup>), затем профильтровать раствор.

Полученная вытяжка хлорофилла обладает флюоресценцией: в проходящем свете она зеленая, в отраженном свете — вишнево-красная.

2. Разделить пигменты методом Крауса.

Для этого надо налить в пробирку 2—3 см вытяжки и добавить полуторный объем бензина и 2—3 капли воды; затем нужно встряхнуть пробирку и подождать, когда станут хорошо заметны два слоя - сверху бензиновый, внизу спиртовой. Если разделения не произойдет, следует добавить еще бензина и снова встряхнуть пробирку. В случае появления мути надо добавить немного спирта. Так как бензин в спирте не растворяется, он оказывается наверху. Зеленый цвет верхнего слоя говорит о том, что в бензин перешел хлорофилл. Кроме него в бензине растворяется и каротин. Внизу, в спирте, остается ксантофилл. Нижний слой имеет желтый цвет.

Далее надо разделить хлорофилл и каротин. Для этого в пробирку с вытяжкой (2—3 см<sup>3</sup>) нужно добавить 3—5 капель 20%-го раствора NaOH, встряхнуть пробирку, прилить равный объем бензина, снова встряхнуть.

После отстаивания раствора образуются два слоя. В результате омыления хлорофилла происходит отщепление спиртов и образование натриевой соли хлорофиллина, которая, в отличие от хлорофилла, не растворяется в бензине.

Для лучшего омыления пробирку с добавлением NaOH можно поставить в водяную баню с кипящей водой и, как только раствор закипит, вынуть. После этого приливают бензин. В бензиновый слой (верхний) перейдут каротин и ксантофилл (цвет будет желтый), а в спиртовой — натриевая соль хлорофилловой кислоты (цвет – белый).

## ТЕМА 8. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ.

Дыхание - важнейший физиологический процесс, в результате которого происходит выделение энергии, необходимой для жизнедеятельности растительного организма. При дыхании поглощается кислород и выделяется углекислый газ. Установлено, что дыхание животных и растений протекает однотипно,

Наиболее простой механизм обмена газами у водорослей, которые не имеют тканей и органов, а воздух непосредственно проникает в каждую клетку. У мхов, папоротников, голосеменных и покрытосеменных воздух проходит более сложный путь. Через устьица он поступает в межклетники, которые пронизывают все растения, а оттуда - в клетки.

У наземных растений устьица, как правило, расположены на нижней стороне листа, а у живущих в воде - на верхней, так как нижней стороной он лежит на поверхности воды. Поступление воздуха регулируется периодическим открыванием и закрыванием устьиц.

Внутри стволов деревьев и кустарников, покрытых толстой пробкой или корой, воздух поступает через отверстия - чечевички. Хорошо видны чечевички у березы, они крупные (до 15 см) и имеют вид узких темных поперечных полосок.

У ряда болотных растений затруднено поступление воздуха в корни, так как в насыщенной влагой почве мало воздуха. У этих растений сформировались приспособления, обеспечивающие нормальный газообмен. Так, у некоторых растений образовались дыхательные корни, которые выступают над поверхностью воды, например у растений мангровых лесов.

Процесс дыхания связан с непрерывным потреблением кислорода клетками и тканями растений и осуществляется при участии различных ферментов. Вначале сложные органические вещества (белки, жиры, углеводы) под действием ферментов распадаются на более простые, которые при участии кислорода расщепляются до конца, т.е. до образования углекислого газа и воды. При этом освобождается энергия, которая используется растением на процессы жизнедеятельности: поглощение из почвы воды и минеральных веществ, их передвижение, рост, развитие, размножение.

В освобождении энергии, заключенной в органических веществах, состоит главное значение дыхания. По существу, при дыхании освобождается солнечная энергия, которую растение использовало в процессе фотосинтеза на образование органических веществ и таким путем запасло ее. В процессе дыхания окисление сложных органических веществ до углекислого газа и воды происходит постепенно и энергия освобождается небольшими порциями.

Дыхание, подобно другим процессам жизнедеятельности, зависит от факторов среды: *температуры, влажности, содержания кислорода, степени освещенности и других факторов окружающей среды.*

Для протекания процессов дыхания требуются определенные температурные условия, причем они разные у каждого вида растений и его органов. У большинства растений для дыхания наиболее благоприятна температура 25 - 30°C. У некоторых видов растений дыхание происходит и при отрицательных температурах, хотя этот процесс протекает очень слабо. Например, почки лиственных и иглы хвойных деревьев дышат и при температуре - 20 - 25°C. У арктических растений даже при низких температурах интенсивность дыхания высокая.

Интенсивность дыхания растений зависит от содержания воды в клетках. Чем меньше воды в клетках, тем слабее идет в них дыхание. Очень слабо дышат сухие семена. С увеличением влажности дыхание семян возрастает в сотни и тысячи раз. Это отрицательно сказывается на хранении семян, так как они сильно разогреваются и погибают. Повышение интенсивности дыхания имеет огромное биологическое значение для

прорастания семян, поскольку усиление дыхания сопровождается освобождением большого количества энергии, необходимой для роста и развития зародыша.

На дыхание растений влияет содержание кислорода в окружающей среде.

Угнетение дыхания начинается при уменьшении содержания кислорода до 5%.

Недостаток кислорода испытывают подземные органы (корни и корневища) растений, обитающих на заболоченных и глинистых почвах.

В растениеводстве применяются различные агротехнические приемы для улучшения дыхания корней. Так, проводят комплексную обработку посевов машинами, чтобы сократить число обработок и уменьшить уплотненность почвы.

Специальными культиваторами почву рыхлят и таким путем улучшают доступ воздуха к корням, при этом срезают сорняки, подкармливают культурные растения. Сильно увлажненные земли осушают, создают дренаж.

На дыхание растений влияет и свет, хотя дышат они днем и ночью, на свету и в темноте. Свет вызывает повышение температуры растения, отчего дыхание его усиливается.

У светлюбивых растений, дыхание более интенсивное, чем у теневыносливых.

Изменения в окружающей среде, связанные с деятельностью человека, также воздействуют на дыхание растений. Отрицательно влияют на дыхание вредные примеси, пыль, выделяемые промышленными предприятиями.

Наиболее интенсивно дышат молодые органы и ткани растений, находящиеся в состоянии активного роста. Цветение и плодоношение сопровождаются усилением дыхания развивающихся цветков и плодов, что связано с образованием новых органов и тканей, обладающих высоким уровнем обмена веществ.

## Лабораторная работа №8.

### Обнаружение дыхания растений.

Дыхание — это сложный, многоступенчатый, ферментативный процесс, протекающий в каждой живой клетке растения и являющийся источником энергии и метаболитов для нее. Дыхание характеризуется постепенным окислением органических веществ — субстратов дыхания. Одновременно происходит поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Поэтому большинство методов обнаружения дыхания основаны на учете изменения состава воздуха в замкнутом сосуде после выдерживания в нем живых растений. Содержание углекислого газа, выделяемого при дыхании, определяют по помутнению баритовой воды:

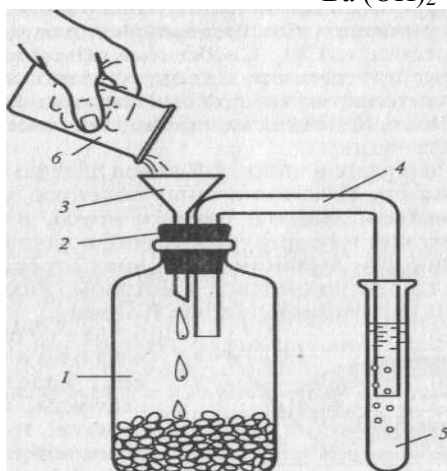
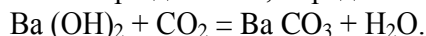


Рис 7. Обнаружение углекислого газа, выделившегося при дыхании растений:

1 — банка с проросшими семенами; 2 — резиновая пробка; 3 — воронка; 4 — изогнутая трубка; 5 — пробирка с баритовой водой; 6 — стакан с водой

Отсутствие кислорода в сосуде с растениями проверяют введением в сосуд горящей лучинки, которая в данных условиях гаснет.

*Задание 1:*

Доказать, что при дыхании растений выделяется  $\text{CO}_2$ , зарисовать прибор, который помогает обнаруживать дыхание по выделению  $\text{CO}_2$ , сделать подписи к рисунку.

*Материалы и оборудование:* Две стеклянные банки вместимостью 300—400 мл, две резиновые пробирки с отверстиями для воронки и трубки, две воронки, две изогнутые в виде буквы «П» стеклянные трубки длиной 18—20 см и диаметром 4—5 мм, две пробирки, химический стакан, раствор  $\text{Ba}(\text{OH})_2$ , проросшие семена пшеницы, подсолнечника, кукурузы, гороха и др.

*Порядок выполнения работы*

1. В стеклянную банку насыпают 50—60 г проросших семян, плотно закрывают ее пробкой, в которую вставлены воронка и изогнутая стеклянная трубка и оставляют на 1—2 часа.

2. За это время в результате дыхания семян в банке накопится диоксид углерода. Он тяжелее воздуха, поэтому сосредоточен в нижней части банки и не попадает в атмосферу через воронку или трубку.

3. Одновременно берут контрольную банку без семян, также закрывают ее резиновой пробкой с воронкой и стеклянной трубкой и ставят рядом с первой банкой.

4. Свободные концы стеклянных трубок опускают в две пробирки с баритовой водой. В обе банки через воронки начинают понемногу наливать воду. Вода вытесняет из банок воздух, обогащенный  $\text{CO}_2$ , который поступает в пробирки с раствором  $\text{Ba}(\text{OH})_2$ . В результате баритовая вода мутнеет.

5. Сравнивают степень помутнения  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  в обеих пробирках.

6. По окончании опыта свободные концы стеклянных трубок опускают в две пробирки с баритовой водой. В обе банки через воронки начинают понемногу наливать воду. Вода вытесняет из банок воздух, обогащенный  $\text{CO}_2$ , который поступает в пробирки с раствором  $\text{Ba}(\text{OH})_2$ . В результате баритовая вода мутнеет. Сравнивают степень помутнения  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  в обеих пробирках.

*Задание 2:* Зарисовать прибор, который помогает обнаруживать дыхание по выделению  $\text{CO}_2$ , сделать подписи к рисунку и вывод о выделении  $\text{CO}_2$  в процессе дыхания.

## ТЕМА 9. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ДЫХАНИЕ РАВСТЕНИЙ.

Успешное развитие деревьев зависит от соотношения интенсивности дыхания и фотосинтеза. Однако известно, что на интенсивность дыхания влияют некоторые внутренние и внешние факторы, часто взаимодействующие между собой.

К важным внутренним факторам относятся: возраст и физиологическое состояние тканей, количество окисляемых субстратов и гидратация. Факторы внешней среды включают температуру почвы и воздуха, состав почвенных газов, доступную почвенную влагу, освещенность, повреждения и механические нарушения, химические вещества почвенного раствора (пестициды и минеральные удобрения).

**Возраст и физиологическое состояние тканей.** У молодых тканей с высоким отношением протоплазмы к материалу клеточных оболочек и с небольшим числом мертвых клеток интенсивность дыхания выше, чем у зрелой ткани, содержащей меньше физиологически активного материала. Например, маленькие ветки дышат в пересчете на единицу сухого веса сильнее, чем ветви, а молодые листья – сильнее осуществляют дыхание, чем старые.

**Наличие субстратов.** На дыхание растение распространяется закон действия масс. Это означает, что увеличение количества окисляемого субстрата обычно вызывает большую интенсивность дыхания. Это очень заметно в созревающих плодах, где превращение крахмала в сахар сопровождается увеличением интенсивности дыхания. В самой молодой заболони высокая концентрация углеводов может быть причиной высокой, интенсивности дыхания.

**Гидротация.** До определенных пределов интенсивность дыхания коррелирует с содержанием воды в клетке растений. Это особенно заметно в сухих семенах, где интенсивность дыхания уменьшается по мере того, как семена созревают и становятся сухими, но увеличивается при увлажнении семян. Дыхание до некоторой степени подавляется недостатком воды, но имеются и некоторые исключения. Когда побеги и хвоя хвойных деревьев резко обезвоживаются, происходит временное усиление дыхания, а затем ослабление его. Недостаток воды усиливает дыхание на свету у нескольких видов деревьев сухих мест, но уменьшает у видов, растущих во влажных местах.

**Влажность почвы.** Неблагоприятное действие могут оказывать как дефицит, так и избыток почвенной влаги. Побеги страдают от недостатка почвенной влаги намного раньше корней. При снижении влажности почвы намного ниже полевой влагоемкости дыхание листьев яблони возрастает, хотя фотосинтез и транспирация уменьшается. Наиболее интенсивное дыхание наблюдается при наиболее низкой транспирации и фотосинтезе, когда листья начинают вянуть. Дыхание усиливается потому, что обезвоживание способствует превращению крахмала в сахар, обеспечивая больше субстрата для дыхания.

**Температура почвы и воздуха.** Интенсивность дыхания сильно зависит от температуры и потому варьирует с изменением температуры почвы и воздуха.

Определено достоверное дыхание стволов тополя при  $-11^{\circ}\text{C}$ , самой низкой из использованных температур. Фотосинтез при температуре ниже  $-3^{\circ}\text{C}$  не бывает. Эти результаты согласуются с полученными для хвойных деревьев, у которых выделение  $\text{CO}_2$  начинается при прогреве стволов до  $3^{\circ}\text{C}$ , вероятно, потому, что при этой температуре оттаивают клетки.

При высоких температурах наблюдается вредное усиление дыхания, потому что оптимальная для фотосинтеза температура обычно ниже оптимума для дыхания.



Например, у сосны повышение температуры с 20° до 40°С значительно уменьшает наблюдаемый фотосинтез и снижает способность деревьев этих видов накапливать углеводы. Низкая температура удлиняет срок хранения плодов и овощей, потому что она снижает интенсивность дыхания и других физиологических процессов

Эффективность действия низкой температуры при хранении некоторых плодов и овощей увеличивается путем создания газовой среды с низким содержанием кислорода и высоким содержанием двуокиси углерода.

**Состав атмосферы.** Значительных изменений концентрации  $O_2$  в атмосфере не бывает, но концентрация  $O_2$  часто становится лимитирующим фактором в стволах деревьев, внутри почек, плодов и семян. Внутренняя флоэма хорошо снабжается кислородом путем диффузии внутрь через чечевички и трещины в коре. Дыхание корней и почвенных организмов приводит к уменьшению концентрации  $O_2$  и повышению концентраций  $CO_2$ . Отклонение от нормы обычно увеличивается с глубиной почвенного слоя. Летом оно больше, чем зимой.

Корни хвойных погибает за два дня в не аэрируемой среде, но корни ивы остаются живыми и имеют 50% нормальной скорости роста. Насыпка грунта над принявшейся корневой системой часто повреждает или убивает деревья и кустарники из-за худшего снабжения корней кислородом. При выращивании деревьев иногда для усиления газообмена устраивают скважины, кладут черепицу и насыпают гравий. Некоторые виды легче переносят насыпку грунта, предположительно потому, что их корневые системы устойчивее к пониженным концентрациям  $CO_2$ . Недостаточная аэрация приводит к ряду нарушений метаболизма, обычно снижаются рост корней и поглощение минеральных веществ и воды. Из-за пониженного поглощения воды в стеблях часто происходит водный стресс, уменьшающий фотосинтез и усиливающий дыхание. Понижение интенсивности нитрификации уменьшает снабжение азотом. В результате таких нарушений ослабляются рост и мощность растения или даже оно погибает.

**Повреждения и механические раздражители.** В листьях значительно увеличивается интенсивность дыхания, если до них дотронуться, потереть или согнуть. Следовательно, при измерении интенсивности дыхания необходима осторожность во избежание грубых прикосновений к растительной ткани. Ранения, такие, как срезание плодов, вырезание куска коры или древесины, обычно сопровождаются усилением дыхания. Удаление куска ткани усиливает снабжение данной поверхности кислородом. Иногда интенсивность дыхания увеличивается при заболеваниях растения, но о механизме этого явления известно мало.

## Лабораторная работа №9.

### Определение интенсивности дыхания в чашках Конвея.

Определение интенсивности дыхания данным методом основано на учете количества  $CO_2$ , выделяемого при дыхании растением, находящимся в замкнутом сосуде. За определенный промежуток времени углекислый газ поглощается известным объемом раствора щелочи. Ее избыток титруют соляной кислотой. Учет начального объема  $CO_2$  проводят в таком же замкнутом пространстве. В качестве замкнутого сосуда используют чашки Конвея (рис.8).

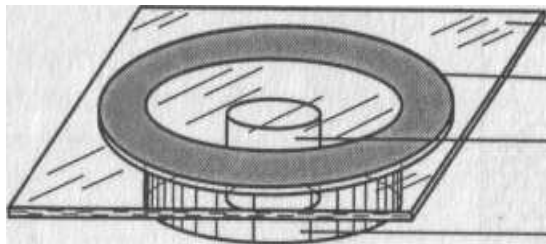
Чашка Конвея состоит из двух низких цилиндров — внешнего и внутреннего. Внутренний цилиндр меньшего диаметра закреплен в центре внешнего цилиндра. Он предназначен для раствора  $Ba(OH)_2$ , который будет поглощать  $CO_2$ . Свободный объем внешнего цилиндра (кольцо вокруг внутреннего цилиндра) заполняют определенной

навеской растительного материала. Наружный цилиндр чашки Конвея и ее крышка снабжены шлифами, которые позволяют герметично закрывать чашку.

Определение дыхания в чашках Конвея дает возможность сравнивать интенсивность дыхания разных объектов, например, молодых и старых листьев, листьев разного яруса, листьев растений разных экологических и возрастных групп, а также выявить изменения в интенсивности дыхания в условиях стресса.

Цель работы:

ознакомиться с методом определения интенсивности дыхания растений в чашках Конвея.



Материалы и оборудование:

чашки Конвея, вазелин, бюретки, штативы, фильтровальная бумага, ножницы, весы, разновесы, реактивы: 0,1н Ва(ОН)<sub>2</sub>; 0,1н НСl, фенолфталеин.

Растения : взрослые или их органы, проростки.

Рис.8. Чашка Конвея:

1 — внешний цилиндр; 2 — внутренний цилиндр; 3 — шлиф чашки; 4 — стеклянная пластина со шлифом.

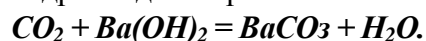
**Задание 1:** Прodelать опыт и вычислить интенсивность дыхания исследуемых объектов в зависимости от вариантов опыта.

**Материалы и оборудование:** чашки Конвея, вазелин, бюретки, штативы, фильтровальная бумага, ножницы, весы, разновесы, реактивы: 0,1н Ва(ОН)<sub>2</sub>; 0,1н НСl, фенолфталеин, любые проростки и взрослые растения или их органы.

**Порядок выполнения работы**

1. Чашки Конвея перед опытом калибруют, они должны быть одинакового объема для контрольного и опытного вариантов. Каждый вариант опыта ставят в трех повторениях.

2. Во внешний круг чашки Конвея раскладывают навеску растительного материала массой 0,5—1,0 г. Во внутренний цилиндр наливают 1 или 2 мл 0,1н Ва(ОН)<sub>2</sub>. Чашку герметично закрывают притертой крышкой (так, чтобы на крышке проявился прозрачный контур шлифа чашки) и ставят на 20 — 40 мин в темноту (для исключения фотосинтеза в зеленых тканях растений). За время экспозиции накопившийся в объеме чашки Конвея углекислый газ реагирует с гидроксидом бария:



Избыток Ва(ОН)<sub>2</sub> оттитровывают 0,1н НСl по фенолфталеину до исчезновения розовой окраски.

3. Одновременно с опытным вариантом ставят контрольную чашку Конвея (без навески). В нее наливают такой же объем раствора 0,1н Ва (ОН)<sub>2</sub>, закрывают притертой крышкой и оставляют рядом с опытной чашкой. Гидроксид бария Ва (ОН)<sub>2</sub> в этой чашке реагирует с углекислым газом, изначально находившимся в ее объеме в составе воздуха. Избыток барита оттитровывают 0,1н НСl по фенолфталеину.

4. По разнице объемов раствора соляной кислоты, пошедшей на оттитрование избытка Ва(ОН)<sub>2</sub> в контрольной и опытной чашках, вычисляют интенсивность дыхания (**И. д.**):

$$\text{И. д.} = 2.2 (V_{\text{HClK}} - V_{\text{HClon}}) / P_1, \quad \text{мг CO}_2 / (\text{г} \cdot \text{ч}),$$

где  $V_{\text{HClK}}$  — объем 0,1н НСl, пошедший на титрование избытка Ва(ОН)<sub>2</sub> в контрольной чашке;

$V_{\text{HClon}}$  — объем 0.1н НСl, пошедший на титрование избытка Ва(ОН)<sub>2</sub> в опытной чашке;

$P$  — масса навески, г;

$t$  — время, ч;

2,2 — коэффициент пересчета Нсl в СО<sub>2</sub> (1 мл 0.1н НСl или Ва (ОН)<sub>2</sub> эквивалентен 2,2 мг

## ТЕМА 10. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ.

Минеральное питание растений - это совокупность процессов поглощения, передвижения и усвоения растениями химических элементов, получаемых из почвы в форме ионов минеральных солей. При исследовании золы растений в ней обнаруживается множество химических элементов, в т. ч. редких, содержание которых в различных частях растений не одинаково. Это свидетельствует о том, что данные элементы необходимы растениям и накапливаются в них. Минеральное питание, потребляемое растением из почвы, условно делится на макро- и микроэлементы. Макроэлементы – такие элементы питания, которых необходимо для растений в большом количестве (N азот, P фосфор, K калий, S сера, Ca кальций, Mg магний, Fe железо и др.). Микроэлементы – такие элементы питания, которых необходимо очень малое количество, но не менее важные для нормального роста и развития растений (Cu медь, Zn цинк, Mo молибден, B бор, Co кобальт и др.). Элементы, присутствующие в растениях, отнесены к жизненно важным – это азот, калий, кальций, магний, железо, сера и фосфор. Для разных видов растений они необходимы в различных количествах. Заменить одни элементы какими-либо другими невозможно. От степени их присутствия в почве зависит продуктивность растений. В почвах средней полосы России обычно не хватает азота и фосфора, реже калия, поэтому их вносят в виде минеральных удобрений, содержащих в доступной форме азота, фосфора и калия. Каждый химический элемент играет в жизни растения особую роль.

Азот является особо важным элементом, так как входит в состав аминокислот, из которых формируются белки и хлорофилл. Он усваивается растениями в виде  $\text{NH}_2^-$ .

Фосфор усваивается растением в виде растворимых солей фосфорной кислоты (фосфатов) и находится в нём в свободном состоянии или совместно с белками и другими органическими веществами, входящими в состав плазмы и ядра.

Сера поглощается растением в виде солей серной кислоты, входит в состав белков.

Калий сосредоточен в молодых органах, богатых плазмой, а также в органах накопления запасных веществ – семенах, клубнях, вероятно, играет роль нейтрализатора кислой реакции клеточного сока и участвует в тургоре.

Магний содержится в растении там же, где и калий и входит в состав хлорофилла.

Кальций накапливается во взрослых органах, особенно в листьях, служит нейтрализатором вредной для растения щавелевой кислоты и защищает его от токсического действия различных солей, участвует в образовании оболочек клетки.

Железо находится в растении в малых количествах, но входит в состав протопластов, и при его недостатке развивающиеся листья не зеленеют, а остаются белыми (хлороз).

Кроме указанных жизненно необходимых элементов, определённое значение имеют хлористый натрий (накапливаясь в клетках галофитов, позволяет увеличить осмотическое давление до 100 атмосфер, благодаря чему они могут противостоять физиологической сухости почвы), марганец, фтор, йод, бром, цинк, кобальт, стимулирующие рост растений.

Минеральные соединения азота и зольных элементов поглощаются наземными высшими растениями почти исключительно корнями. Соли, как и вода, поглощаются живыми клетками первичной коры корня и корневыми волосками, затем корневым давлением выталкиваются с водой в сосуды, разносятся транспирационным током по другим частям растения и снова принимаются живыми клетками стебля и листа. В живых клетках корня происходит первый отбор веществ, допускаемых внутрь растения. Участие живых клеток в принятии веществ обуславливают избирательную способность растения, благодаря которой различные вещества поглощаются в разных количествах. Так как поступление в сильной степени зависит от потребления, растение принимает на различных стадиях развития то одни соли, то другие. Чем теснее соприкосновение корня с частицами почвы, тем сильнее развита корневая система и тем полнее идёт поглощение солей. Кроме того, корни обладают растворяющей способностью. Мощная, сильно разветвлённая корневая система способствует лучшему питанию растения.

Минеральное питание является одной из важнейших физиологических функций деревьев. Значение минеральных веществ для растений сложно переоценить, так как они выполняют обширное число различных функций в организме растения. Они входят в состав всех тканей растения, являются катализаторами в реакциях, в осмотических процессах выступают регуляторами и еще многие другие функции. Причем каждый отдельный элемент (минерального питания) в организме растения выполняет, сугубо индивидуальные и специфические функции, в результате чего практически все из них взаимно незаменимы.

Положительные результаты в деле выращивания посадочного материала в лесном питомнике во многом зависят от обеспеченности их элементами минерального питания. Эффективным приемом агротехнического ухода является применение удобрений при основной обработке почвы, перед посевом (посадкой) посадочного материала (семян) или совместно с посадкой и посевом, а также в ходе всего периода выращивания культур.

Минеральное удобрение оказывает разностороннее действие на почвенные условия:

- первостепенное действие – пополнение доступных питательных веществ в почве;
- изменяют в положительную сторону реакцию почвенной среды;
- улучшают физические и физико-химические свойства почвы;
- повышают и улучшают жизнедеятельность почвенных микроорганизмов;
- улучшают водный режим почв.

Важность и необходимость применения минеральных удобрений объясняется недостаточными плодородными свойствами почвы, а еще и тем, что во время выкопки посадочного материала с корневой системой и комом земли с участка вывозится

плодородный слой почвы, который необходимо восполнять для возможности дальнейшего выращивания качественного и жизнеспособного посадочного материала.

### Лабораторная работа № 10.

#### Содержание минеральных элементов в разных частях растений.

**Микрохимический анализ золы растений** В основе микрохимического анализа лежит свойство некоторых солей образовывать характерной формы кристаллы, по которым можно судить о наличии в составе золы того или иного элемента.

Цель работы:

Выявить ионы  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $Cl^-$ ,  $PO_4^{3-}$  в золе растений.

Материалы и оборудование: Зола различных органов древесных растений.

Микроскопы, стеклянные тонкие палочки с оттянутыми концами, предметные стекла, пробирки, воронки, фильтровальная бумага, бумажные фильтры, маркер для стекла, этанол, дистиллированная вода, 10%-ный раствор  $HCl$ , 1 %-ные растворы кислот  $H_2SO_4$ ,  $HNO_3$ ,  $H_2CO_3$ ; 1 %-ные растворы солей  $NaHC_4H_4O_6$ ,  $Pt Cl_4$ ,  $K_4[Fe(CN)_6]$ ,  $Hg_2(NO_3)_2$ ,  $(NH_4)_2MoO_4$ ,  $(CH_3COO)_2Pb$ ,  $AgNO_3$ ,  $Na_2HPO_4$ , смесь следующего состава: 1 г  $Na_2HPO_4$ , 4 г  $NH_4Cl$ , 6 г  $NH_4OH$ , 2 г лимонной кислоты в 250 мл воды (реактив на  $Mg$ ).

Ход выполнения работы

Из золы, полученной при сжигании, готовят в пробирках два раствора — водный для выявления  $Cl^-$  и  $K^+$  и солянокислый для определения всех остальных ионов. Одну вторую часть золы заливают 3 мл дистиллированной воды, перемешивают и отфильтровывают в чистую пробирку. К оставшейся золе прибавляют 3 мл 10%  $HCl$ , перемешивают и отфильтровывают раствор в чистую пробирку.

С растворами проводят все качественные реакции. Появление типичных кристаллов показывает наличие в золе соответствующих элементов.

Техника проведения реакции показана на рисунке 9.

Следует заметить, что для сохранения чистоты реактивов каждый из них берут отдельной стеклянной палочкой. Для удобства палочку укрепляют в пробке, которой закрывают данный реактив.

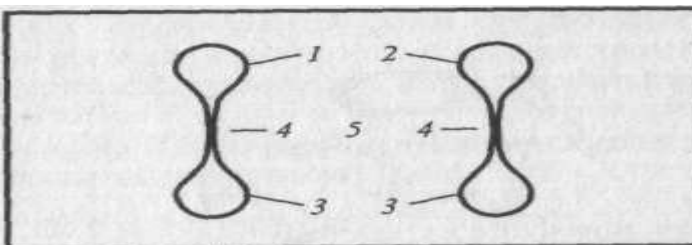


Рис. 9 Техника проведения реакции: 1- вытяжка из золы; 2-

На разные концы пред-раствор, содержащий обнаруживаемый элемент; 3 -реактив метного стекла помещают на обнаруживаемый элемент; 4 - «мостик» между раствором и по капле необходимого ре-реактивом; 5 - предметное стекло актива на ион, который

хотят выявить. Рядом с одной из них наносят каплю какой-либо соли, содержащей данный ион, а с другой — каплю солянокислого или водного экстракта золы. Чистой стеклянной палочкой с заостренным концом две соседние капли соединяют перемишками. В результате взаимодействия растворов образуются продукты реакции, которые при медленном подсушивании препарата будут выпадать в осадок с образованием характерных кристаллов. Следует избегать полного перемешивания капель растворов: самые крупные и правильно сформированные кристаллы образуются в тонких перемишках между каплями. Очень важно правильно подсушить препарат. Для этого его держат высоко над пламенем горелки и подогревают до полного испарения воды, слегка перемещая из стороны в сторону. Подсушивание прекращают, как только исчезнет последняя капля жидкости. Кристаллы рассматривают под микроскопом на сухом препарате без покровного стекла, зарисовывают и сравнивают с контрольным

вариантом. Прodelьвают все качественные реакции с растворами и с экстрактами золы. Появление типичных кристаллов показывает наличие соответствующих элементов в золе.

### 1. Обнаружение ионов калия:

а) реактивом на ионы калия может быть гидротартрат натрия  $\text{NaHC}_4\text{H}_4\text{O}_6$ , который с нейтральным раствором солей калия дает осадок гидротартрата калия  $\text{KHC}_4\text{H}_4\text{O}_6$  в виде крупных призм и пластинок (рис.13 а).

Кристаллы гидротартрата хорошо растворяются в кислотах и щелочах, поэтому для определения иона калия берут водный экстракт;

б) ионы калия можно обнаружить также с помощью хлорида платины  $\text{Pt Cl}_4$ . В этом случае выпадают кристаллы хлороплатината калия  $\text{K}_2\text{PtCl}_6$  (см. рис.13 б) в виде тетраэдров, октаэдров и кубов желтовато-зеленоватого цвета.

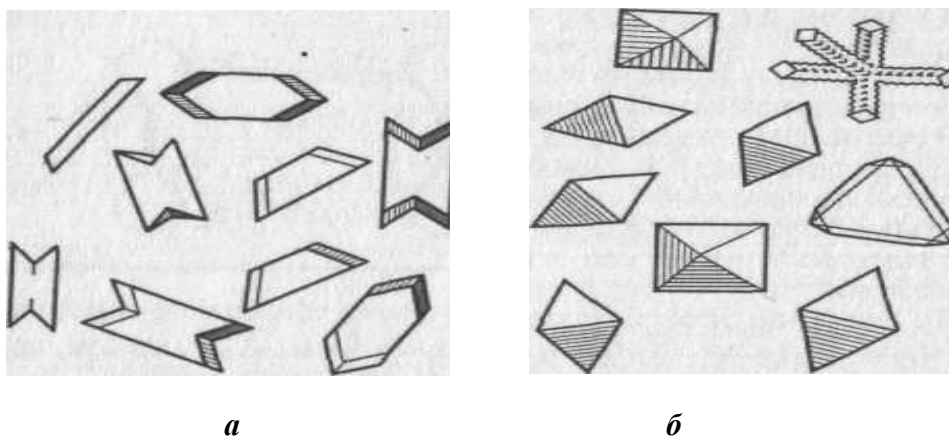


Рис 10. Кристаллы гидротартрата калия (а) и хлороплатината калия (б)

### 2. Обнаружение ионов кальция:

а) на предметном стекле каплю испытуемого раствора и контрольного раствора соединяют с каплями щавелевой кислоты. При медленном нагревании выпадают кристаллы оксалата кальция  $\text{CaC}_2\text{O}_4 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$  в виде октаэдров, кубов, крестов (рис.14а);

б) более характерным реактивом на кальций является серная кислота. В результате этой реакции при той же технике выполнения выпадают игольчатые кристаллы гипса  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ , которые иногда располагаются группами, напоминающими снежинки (Рис. 14б) ;

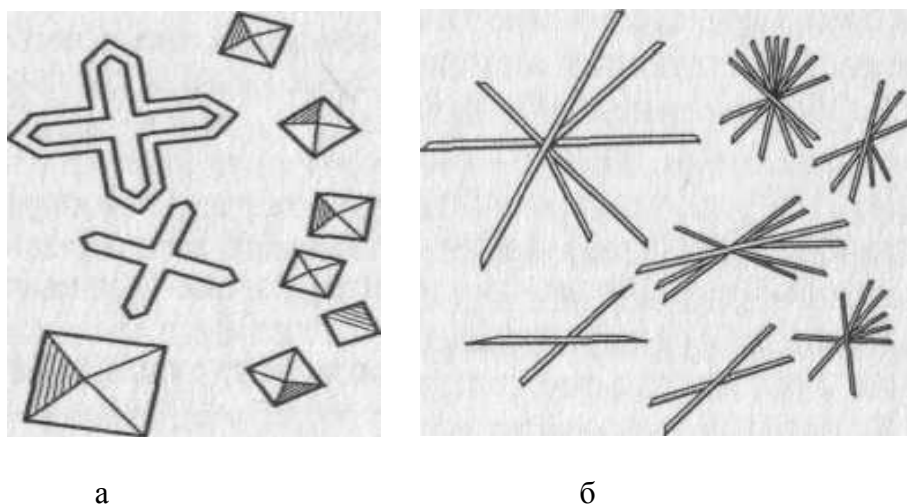
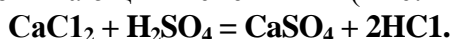


Рис. 11 Кристаллы оксалата кальция (а) и гипса (б)

### 3. Обнаружение ионов магния.

Капли испытуемого раствора и контрольной соли соединяют с реактивом, состоящим из гидрофосфата натрия, хлорида аммония, лимонной кислоты и гидроксида аммония. При медленной кристаллизации выпадают кристаллы фосфата магния-аммония в виде трапеций, призм и октаэдров; при быстрой кристаллизации — в виде звезд, крестов и ветвящихся образований (рис. 12 а, б):

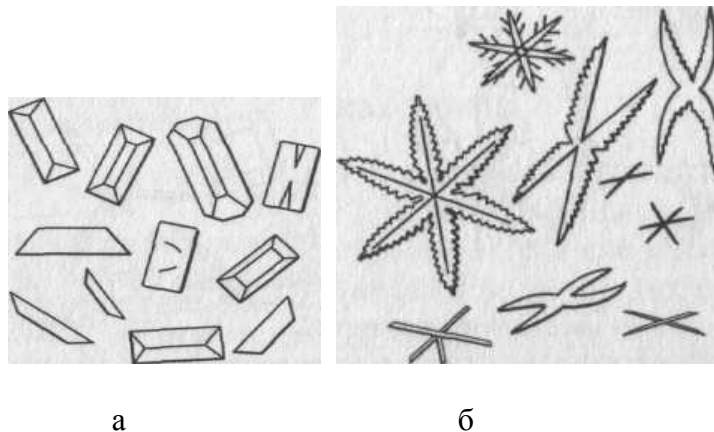
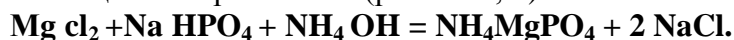
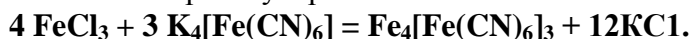


Рис. 12. Кристаллы фосфата магния-аммония, полученные:  
а — при медленной, б — при быстрой кристаллизации

### 4. Обнаружение ионов железа.

Присутствие в вытяжке ионов железа  $\text{Fe}^{3+}$  обнаруживают при взаимодействии с гексоцианоферратом (II) калия  $\text{K}_4[\text{Fe}^{+2}(\text{CN})_6]$ . В результате образуется интенсивно-синий осадок гексоцианоферрата (II) железа  $\text{Fe}_4[\text{Fe}(\text{CN})_6]_3$ .

Железа в некоторых образцах золы мало, поэтому исходную вытяжку следует нанести на стекло несколько раз и упарить. Наличие ионов железа выявляют по синей окраске:



Реакцию на железо можно проводить в пробирке с частью солянокислого экстракта, к которому по каплям прибавляют раствор гексоцианоферрата (II) калия.

### 5. Обнаружение фосфора:

а) растворы солей фосфорной кислоты образуют с цитратом ртути  $\text{Hg}_2(\text{NO}_3)_2$  кристаллический осадок фосфата ртути  $\text{Hg}_3\text{PO}_4$  в виде розеток или пучков игл;

б) ионы  $\text{PO}_4^{3-}$  можно обнаружить в растворе при взаимодействии с молибдатом аммония  $(\text{NH}_4)_2\text{MoO}_4$ .

Каплю раствора фосфорной кислоты, слегка подкисленную азотной кислотой, соединяют с каплей раствора молибдата аммония. В результате выпадают зеленовато-желтые мелкие кристаллы сложной комплексной соли (рис. 13 а, б):

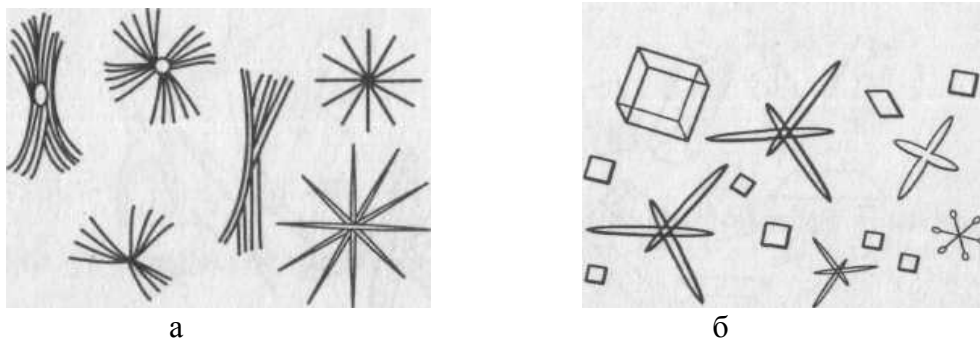


Рис.13. Кристаллы фосфата ртути (а) и фосфат-молибдата аммония (б)

### 6. Обнаружение ионов $SO_4^{2-}$ :

- а) в качестве реактива используют раствор ацетата свинца  $(CH_3COO)_2Pb$ . Выпадают очень мелкие кристаллы сульфата свинца в виде длинных игл, звезд и ромбов;
- б) в присутствии нитрата серебра  $AgNO_3$  осаждаются кристаллы сульфата серебра  $Ag_2SO_4$  в форме вытянутых шестиугольников и ромбов. Трение стеклянной палочкой на холоде ускоряет выпадение осадка (рис. 17 а, б).

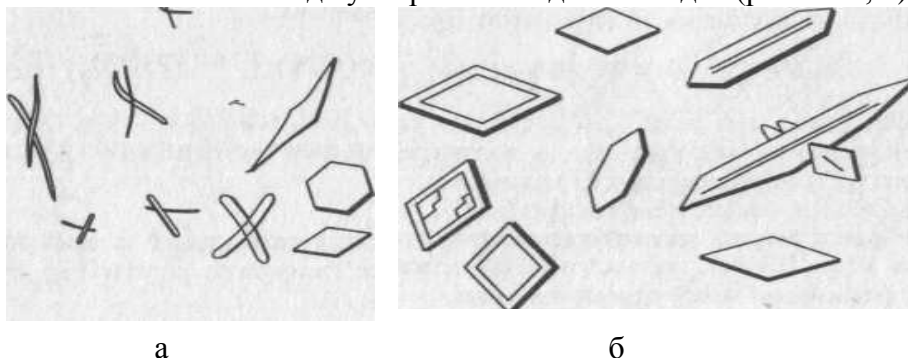


Рис. 17. Кристаллы сульфата свинца (а) и сульфата серебра (б)

### 7. Обнаружение ионов хлора.

Анионы хлора обнаруживают в водном растворе зола нитратом серебра. При взаимодействии хлора с этим реактивом выпадает белый осадок, который и служит доказательством присутствия ионов хлора в растворе.

*Задание 1:* При оформлении работы записать уравнения реакций и зарисовать характерные формы кристаллов.

В выводе отметить элементы, обнаруженные в золе исследованных растений.

## ТЕМА 11. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ.

**Рост и развитие** — неотъемлемые свойства всякого живого организма.

Растительный организм поглощает воду и питательные вещества, аккумулирует энергию, в нем происходят бесчисленные реакции обмена веществ, в результате чего он растет и развивается. Процессы роста и развития тесно взаимосвязаны, так как обычно организм и растет и развивается. Однако темпы роста и развития могут быть разными, быстрый рост может сопровождаться медленным развитием или, наоборот, быстрое развитие медленным ростом. Так, например, растение хризантемы в начале лета быстро растет, но не зацветает, следовательно, развивается медленно. Подобное происходит с высеянными весной озимыми растениями: они быстро растут, но не переходят к репродукции. Из этих примеров видно, что критерии, определяющие темпы роста и развития, различны. Критерием темпов развития служит переход растений к репродукции в виде семян. Для цветковых растений это закладка цветочных почек, цветение. Критерии темпов роста обычно определяют скоростью нарастания массы, объема, размеров растения. Растение растет в разных направлениях, то есть в длину и в толщину. Рост в длину происходит обычно в верхушках побегов и корней, где расположены клетки образовательной ткани. Они составляют так называемые конусы нарастания. Молодые клетки образовательной ткани постоянно делятся, увеличиваются их число и размеры, в результате чего корень или побег нарастает в длину. У злаков образовательная ткань находится в основании междоузлия, в этом месте и растет стебель. Зона роста у корня не превышает 1 см, у побега она достигает 10 см и более. Скорость роста побегов и корней у разных растений разнятся. Рекордсменом по скорости роста побегов является бамбук, у которого за сутки побег может вырасти до 80 см. Скорость роста корня зависит от влажности, температуры, содержания кислорода в почве. Большая потребность в кислороде у томата, гороха, кукурузы, меньше - у риса, гречихи. Лучше всего растут корни в рыхлой и влажной почве при оптимальной для этого растения температуре.



Рост корней зависит от интенсивности фотосинтеза. Условия, благоприятные для фотосинтеза, положительно влияют и на рост корней. Скашивание надземной части растений тормозит рост корней, приводит к уменьшению их массы. Обильный урожай плодов также задерживает рост корней дерева, а удаление соцветий способствует росту корней. Рост растений в толщину происходит за счет деления клеток образовательной ткани - камбия, расположенного между лубом и древесиной. У однолетних растений клетки камбия прекращают делиться к моменту цветения, а у деревьев и кустарников они перестают делиться с середины осени и до весны, когда растение вступает в стадию покоя. Периодичность деления клеток камбия приводит к образованию годичных колец в стволе дерева. Годичное кольцо - это прирост древесины за год. По числу годичных колец на пне определяют возраст спиленного дерева, а также те климатические условия, в которых оно росло. Широкие годичные кольца свидетельствуют о благоприятных климатических условиях для роста растения, а узкие годичные кольца - о менее благоприятных условиях. Рост растений происходит при определенной температуре, влажности, освещенности. В период роста интенсивно расходуются органические вещества и заключенная в них энергия. Органические вещества поступают в растущие органы из фотосинтезирующей и запасающей тканей. Необходимы также для роста вода и минеральные вещества. Однако только воды и питательных веществ недостаточно для роста. Нужны особые вещества - гормоны - внутренние факторы роста. Они необходимы растению в небольших количествах. Увеличение дозы гормона вызывает противоположное действие - торможение роста.

Широко распространен в мире растений гормон роста гетероауксин. Если срезать верхушку стебля, то рост его замедляется, а затем приостанавливается. Это свидетельствует о том, что гетероауксин образуется в растущих зонах стебля, откуда он поступает в зону растяжения и оказывает влияние на цитоплазму клеток, повышает пластичность и растяжимость их оболочек.

Гормон гиббереллин также стимулирует рост растений. Этот гормон вырабатывается особым видом низших грибов. В небольших дозах он вызывает удлинение стебля, цветоножки, ускорение цветения растений. Карликовые формы гороха и кукурузы после обработки гиббереллином достигают нормального роста. Гормоны роста выводят из состояния покоя семена и почки, клубни и луковицы.

У ряда растений обнаружены особые вещества - ингибиторы, которые тормозят рост. Они содержатся в мякоти плодов яблони, груши, томата, жимолости, в оболочках семян каштана, пшеницы, в зародышах подсолнечника, в луковицах лука и чеснока, в корнях моркови, редиса. Содержание ингибиторов возрастает к осени, благодаря чему плоды, семена, корнеплоды, луковицы, клубни хорошо хранятся и не прорастают осенью и в начале зимы. Однако ближе к весне при наличии благоприятных условий они начинают прорастать, так как в течение зимы ингибиторы разрушаются.

Рост растений - это процесс непостоянный: период активного роста весной и летом сменяется затуханием процессов роста осенью. Зимой деревья, кустарники и травы пребывают в состоянии покоя. В период покоя прекращается рост, сильно замедляются процессы жизнедеятельности у растений. Например, зимой дыхание у них в 100 - 400 раз слабее, чем летом. Однако не следует думать, что у растений в состоянии покоя полностью прекращается жизнедеятельность. В покоящихся органах (в почках деревьев и кустарников, в клубнях, луковицах и корневищах многолетних трав) важнейшие процессы жизнедеятельности продолжают продолжаться, но совершенно прекращается рост, даже если для этого будут все условия. В период глубокого покоя растения трудно "пробудить". Например, только что убранные с поля клубни картофеля не будут прорастать даже в теплом и влажном песке. Но уже через несколько месяцев у клубней появятся ростки, и этот процесс трудно будет задержать.

Покой - это реакция организма на изменение условий окружающей среды.

Изменение условий среды может удлинить или сократить период покоя. Так, если искусственно удлинить день, то можно задержать переход растений в состояние покоя.

Таким образом, покой растений - это важное приспособление к переживанию неблагоприятных условий, возникшее в ходе эволюции.

Процессы роста лежат в основе движения растений. Движения растений различны. Широко распространены в природе тропизмы - изгибы органов растения под влиянием какого-то фактора, действующего в одном направлении. Например, при освещении растения с одной стороны оно изгибается в сторону света. Это фототропизм. Растение изгибается вследствие того, что его органы на освещенной стороне растут медленнее, чем на освещенной стороне. Реакцию растений на действие силы тяжести называют геотропизмом. Стебель и корень по-разному реагируют на земное притяжение. Стебель растет вверх, в противоположном направлении к действию силы тяжести (отрицательный геотропизм), а корень - вниз, по направлению действия этой силы (положительный геотропизм). Переверните прорастающее семя корнем вверх, а стеблем вниз. Через некоторое время увидим, что корень изогнется вниз, а стебель вверх, т.е. они займут обычное для них положение. Движением растения реагируют и на присутствие в среде химических веществ. Эта реакция называется хемотропизмом. Он играет большую роль в минеральном питании, а также в оплодотворении растений. Так, в почве корни растут по направлению к питательным веществам и влаги.

Растения отвечают тропизмами и на воздействие температуры, воды, на повреждение органов. Для растений характерен и иной тип движения - настии. В основе настий также лежит рост растения, который вызывается различными раздражителями, действующими на растение в целом. Различают фотонастии, вызванные изменением освещения, термонастии, связанные с изменением температуры. Многие цветки открываются утром и закрываются вечером, т.е. реагируют на изменение освещения. Например, утром, при ярком солнечном свете открываются корзинки одуванчика, а вечером, с уменьшением освещенности, они закрываются. Цветки душистого табака, наоборот, раскрываются вечером, с уменьшением освещенности. В основе настий, как и у тропизмов, также лежит неравномерный рост: если сильнее растет верхняя сторона лепестков, цветок раскрывается, если нижняя - закрывается. Следовательно, в основе движения органов растения лежит их неравномерный рост. Таким образом, тропизмы и настии играют большую роль в жизни растений, это один из признаков приспособленности растений к среде обитания, к активной реакции на воздействие различных ее факторов.

Процессы роста - неотъемлемая часть индивидуального развития растений, или онтогенеза. Все индивидуальное развитие особи складывается из целого ряда процессов, определенных периодов в жизни особи, начиная с момента ее появления и до ее смерти. Количество периодов онтогенеза и сложность процессов развития зависят от уровня организации растений. Так, индивидуальное развитие одноклеточных организмов начинается с образованием новой, дочерней клетки (после деления материнской клетки), продолжается в течение ее роста и заканчивается ее делением. Иногда у одноклеточных организмов бывает период покоя - при образовании споры; затем спора прорастает и развитие продолжается до деления клетки. При вегетативном размножении индивидуальное развитие начинается с момента отделения части материнского организма, продолжается формированием новой особи, ее жизнью и заканчивается смертью. У высших растений при половом размножении онтогенез начинается с оплодотворения яйцеклетки и включает периоды развития зиготы и зародыша, образования семени, его прорастания и формирования молодого растения, его зрелости, репродуктивности, увядания и смерти. Если у одноклеточных организмов все процессы их развития и жизнедеятельности протекают в одной клетке, то у многоклеточных процессы онтогенеза гораздо сложнее и состоят из целого ряда преобразований. В ходе развития новой особи в результате деления клеток образуются различные ткани (покровная, образовательная, фотосинтезирующая, проводящая и др.) и органы, выполняющие разнообразные функции,

формируется половой аппарат, организм вступает в пору размножения, дает потомство (одни растения - раз в жизни, другие - ежегодно в течение многих лет). В процессе индивидуального развития в организме накапливаются необратимые изменения, он стареет и отмирает.

Продолжительность онтогенеза (жизни) зависит от уровня организации растений. Одноклеточные организмы живут не долго, многоклеточные - до нескольких сотен лет.

Продолжительность развития растительных организмов зависит и от факторов среды: света, температуры, влажности и др. Ученые установили, что при температуре 25°C и выше ускоряется развитие цветковых растений, они раньше зацветают, образуют плоды и семена. Обильная влажность ускоряет рост растений, но задерживает их развитие.

Сложное воздействие на развитие растений оказывает свет: растения реагируют на продолжительность дня. В процессе исторического развития одни растения нормально развиваются, если продолжительность светового дня не превышает 12 ч. Это растения короткого дня (соя, просо, арбуз). Другие растения зацветают и образуют семена при выращивании в условиях более продолжительного дня. Это растения длинного дня (редис, картофель, пшеница, ячмень).

Знания о закономерностях роста и индивидуального развития растений используются человеком на практике при их выращивании. Так, свойство растений образовывать боковые корни при удалении кончика главного корня используют при выращивании овощных и декоративных растений. У рассады капусты, томатов, астр и других культурных растений при пересадке в открытый грунт прищипывают кончик корня, т. е. проводят пикировку. В результате прекращается рост главного корня в длину, усиливается отрастание боковых корней и распространение их в верхнем, плодородном слое почвы. Вследствие этого улучшается питание растений и увеличивается их урожай. Пикировка широко используется при высадке рассады капусты. Развитию мощной корневой системы способствует окучивание - рыхление и приваливание почвы к нижним частям растений. Таким путем улучшается поступление в почву воздуха и тем самым создаются нормальные условия для дыхания и роста корней, для развития корневой системы. Это, в свою очередь, улучшает рост листьев, вследствие чего усиливается фотосинтез и образуется больше органических веществ.

Обрезка верхушек молодых побегов, например яблони, малины, огурцов, приводит к прекращению их роста в длину и усилению роста боковых побегов.

В настоящее время для ускорения роста и развития растений применяют стимуляторы роста. Их используют обычно при черенковании и пересадке растений для ускорения образования корней.

## **Лабораторная работа № 11**

### **Зона роста корня**

*Задание 1:* Ознакомьтесь с расположением зоны роста в молодых корешках с помощью нанесения меток тушью.

*Материалы и оборудование:*

Посуда, тонкие кисточки или заостренные спички, проростки тыквы, фасоли или подсолнечника, тушь, миллиметровая бумага, вата, тонкие иголки, фильтровальная бумага.

*Порядок выполнения работы.*

1. Вырастить во влажных опилках несколько проростков тыквы, фасоли или подсолнечника. К началу опыта у них должны образоваться прямые корешки длиной около 2 см.

2. Прежде чем вынимать проростки, подготовить влажную камеру для наблюдения за их дальнейшим ростом: взять банку, закрыть внутренние стенки ее фильтровальной бумагой, одной половинке приколоть проростки.

3. Освободить проростки из опилок и обсушить корешки фильтровальной бумагой. Выбрать три проростка с прямыми корешками, положить на миллиметровую бумагу и тушью нанести на корешки метки через каждые 2 мм (первую метку сделать очень близко к кончику, таких меток получится около 10).

4. Взять узкую полоску фильтровальной бумаги и приколоть ее вместе с проростками к внутренней стороне половинки пробки. Конец фильтровальной бумаги должен при опускании в банку касаться воды. Вставить пробку с проростками в банку и закрыть оставшееся отверстие ватой.

Температура окружающей среды должна быть не менее 20 - 25 °С.

5. Через сутки произвести измерения. Для определения приростов вычитают из данных измерения первоначальную длину каждого участка — 2 мм.

6. Полученные результаты записать в виде таблицы.

#### Результаты измерения длины корней.

| Номер черешков         | Участки корешка | Прирост длины участков, мм |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
|------------------------|-----------------|----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
|                        |                 | 1                          | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|                        | 1               |                            |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
|                        | 2               |                            |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
|                        | 3               |                            |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| Среднее арифметическое |                 |                            |   |   |   |   |   |   |   |   |    |

## ТЕМА 12. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СВЕТА НА СКОРОСТЬ РОСТА РАСТЕНИЙ.

Скорость роста растений различна, что зависит как от внешних условий, так и от интенсивности физиолого-биохимических процессов в растениях.

Влияние влажности воздуха и влажности почвы. При культуре растений во влажной атмосфере листья обладают большей поверхностью и стебли отличаются большей сочностью и более сильным ростом, чем у растений, развивающихся в более сухом воздухе. Это явление объясняется сравнительно слабым испарением у первых растений и, следовательно, большим тургором растущих клеток. Оптимальная влажность почвы (около 60% полной влагоемкости почвы) также усиливает рост растений. В природных условиях наиболее сильный рост растений наблюдается во влажном теплом климате, с большим количеством атмосферных осадков. Расход воды растениями в различные периоды развития неодинаков: те периоды, в которые культурные растения особенно нуждаются в притоке воды, называются критическими. Например, для хлебных злаков таким периодом является формирование генеративных органов (у пшеницы с момента выхода в трубку до окончания колошения).

Свет как фактор роста растений. В темноте и при слабом освещении рост происходит быстрее, чем на свету. Свет задерживает рост, он не дает возможности растениям вытягиваться, придает им определенную форму. Побеги картофеля в темном хранилище иногда вытягиваются в длину до нескольких метров.

Представим себе этиолированные растения, то есть растения, развивающиеся в темноте. Свет задерживает не только рост стеблей, но и рост корней. Узкие и длинные листья в темноте еще сильнее вытягиваются, а листья с широкой листовой пластинкой в темноте плохо развиваются. У корнеплодов в темноте развиваются достаточно крупные желтые листья. Явлением этиоляции пользуются овощеводы при выращивании некоторых нежных овощей (спаржа, салат и др.). Одни растения лучше развиваются на ярком

солнечном свете, другие же на рассеянном свете и в тени. Влияние света сказывается не только на внешней форме растения, но и на анатомическом строении стеблей и листьев. Температура окружающей среды как фактор роста растений. При изучении прорастания семян мы видели, что бывают температуры минимума, оптимума и максимума роста. Наиболее благоприятная температура для большей части растений от 25 до 30°. Повышение ее от 0° на каждые 10° ускоряет рост растений приблизительно в два раза. Такое ускорение роста продолжается до температуры, приближающейся к оптимальной для данного растения. Дальнейшее повышение ее замедляет рост (в отличие от дыхания), и приближение к максимальной приостанавливает рост совершенно.

Минимальная температура роста большей части сельскохозяйственных культур лежит около 0-5°. Известно, что зерна ржи удавалось проращивать даже между кусками тающего льда. Многие весенние растения, например подснежник (*Galanthus*), пролеска (*Scilla*), зимовник (*Eranthis*) и др., пробиваются из-под тающего снега. Разбирая вопрос о холодостойкости растений, мы видели, что губительные температуры значительно ниже минимальных температур роста (например, для раскустившейся ржи около -20°).

Роль питательных веществ. При изучении минерального питания растений мы видели, что рост растений зависит от питательных солей, поступающих через корневую систему. Отсутствие одного из необходимых элементов останавливает рост растения. При этом концентрация водородных ионов также оказывает сильное влияние на рост. Количество CO<sub>2</sub> в воздухе влияет на ассимиляцию углерода, а следовательно, и на рост растений. Наличие кислорода воздуха необходимо для роста, так как дыхание растений тесно связано с ростом.

## **Лабораторная работа № 12**

### **1.Определение скорости роста корня.**

*Задание 1:* Определить скорость роста корней.

*Цель работы:* Ознакомиться с методом быстрого определения скорости роста корня, основанного на визуальном наблюдении через определенные промежутки времени.

*Материалы и оборудование:* стеклянный сосуд с влажными опилками, «горизонтальный микроскоп», обеспечивающий 10 —20-кратное увеличение, окулярная линейка, полоска миллиметровой бумаги или линейка с миллиметровыми делениями.

Растения: 2 —3-дневные проростки огурца, тыквы, подсолнечника, кукурузы и другие.

#### *Порядок выполнения работы*

В специальные каналы, сделанные у стенки стеклянного сосуда с влажными опилками, помещают проросток. При этом кончик корня, направленный вниз, должен быть хорошо виден через стекло. Сверху сосуд закрывают стеклом, проросток прикрывают влажными опилками или влажной фильтровальной бумагой. Необходимо обеспечить устойчивое положение сосуда с проростком, чтобы не допустить их малейшего смещения в пространстве. В противном случае, например, если стол будет сдвинут, измерения провести не удастся. Затем на уровне кончика корня на стекло приклеивают «миллиметровку» и отмечают исходную точку.

Записывают, против какого деления находится верхушка кончика корня. В результате роста кончик будет перемещаться вдоль линейки. Через 30 - 40 мин проверяют, на сколько делений переместился кончик, и повторяют это наблюдение несколько раз.

На основании полученных данных определяют, на какое число делений корень удлинился за время наблюдения и рассчитывают его прирост за 1 ч. Например, если за 30 мин. корень переместился на 2 деления, то за 1 ч он переместится на 4 делений.

Цену деления определяют в миллиметрах. Для этого можно использовать обычную линейку с делениями в 1 мм или миллиметровую бумагу.

Сравнивают скорость роста корней разных проростков при одинаковых условиях или одного и того же корня при изменении температуры, влажности и других факторов.

## 2. Влияние температуры и света на скорость роста растений

*Задание 1:* Изучить влияние внешних условий (температуры, света) на скорость роста растений и формирование листьев.

*Цель работы:* Ознакомиться с методом изучения влияния температуры и света на скорость роста растений

*Материалы и оборудование:* вазоны, песок, посуда, темная камера, холодильная установка, семена тыквы (или фасоли).

*Порядок выполнения работы*

1. Взять семена тыквы намочить их и, когда они набухнут и начнут прорастать, высадить в небольшие вазоны с песком по три семени (песок, а не почву берут для того, чтобы исключить различные условия минерального питания).

2. Примерно через 5—6 дней, когда растения дадут всходы, измерить высоту их стеблей, затем поместить вазоны в различные условия.

3. Через 7—10 дней сделать окончательные измерения и выводы.

4. Результаты наблюдений записать в таблицу по следующей форме:

### Результаты измерения и оценки скорости роста растений

| Условия выращивания                      | Результаты наблюдений |                           |         |        |
|--|-----------------------|---------------------------|---------|--------|
|  | прирост стебля        | характер развития листьев | окраска | выводы |
| В темной камере при температуре 20-25 °С |                       |                           |         |        |
| В темной камере при 1—5 °С               |                       |                           |         |        |
| На свету при 1—5 °С                      |                       |                           |         |        |

## ТЕМА 13. ДЕЙСТВИЕ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР И ХОЛОДО - И МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Пониженные температуры характерны не только для зон умеренного и холодного климата. В субтропиках в «зимний» период происходит понижение температуры, а иногда выпадает снег. Сильные колебания температуры испытывают и горные растения, даже в тропической зоне.

Наиболее чувствительны к холоду тропические растения. Чувствительные виды повреждаются при температурах, слишком низких для их нормального роста, но еще недостаточных для образования льда. Например, деревья какао погибают при температуре +8 °С.

Теплолюбивые растения южных широт, например рис, хлопчатник, а также бахчевые культуры (арбуз, дыня, тыква, огурцы, патиссоны, кабачки и другие), при пребывании в течение суток при температурах 0 — +5 °С сильно страдают и могут погибнуть. Гибель теплолюбивых растений наступает не сразу, а постепенно и нередко обнаруживается лишь после наступления теплого периода.

### Влияние пониженных температур на физиологические процессы.

Повреждения растений табака, тыквы, фасоли и других культур при снижении температуры до +2, +5 °С происходят из-за нарушения баланса водообмена, так как в охлажденные корни поступает меньше воды, чем ее расходуется при транспирации.

Причин повреждения растений под действием пониженных температур несколько:

1. Увеличение проницаемости мембран;
2. Разобщение окислительного фосфорилирования и дыхания;
3. Разделение фотосинтетического фосфорилирования и темновой фазы фотосинтеза;
4. Нарушение белкового синтеза и накопление токсичных веществ.

Основной причиной повреждения теплолюбивых растений при охлаждении является переход мембранных липидов из жидкокристаллического состояния в гель. Изменение физического состояния мембран влияет на активность  $H^+$ -АТФаз, белков-переносчиков, ионных каналов и многих ферментов. Мембраны теряют свою эластичность, молекулы липидов «сжимаются», и увеличиваются размеры мембранных пор. В результате увеличивается проницаемость мембран и через плазмалемму и тонопласт интенсивно выделяются водорастворимые соединения. Органические кислоты из вакуоли поступают в хлоропласт и хлорофилл превращается в феофитин. На листьях появляются бурые пятна.

Низкие температуры (+4 °С и ниже) вызывают у теплолюбивых растений (огурцы, томаты) *уменьшение интенсивности дыхания*. Однако в первые часы понижения температуры в клетках иногда увеличивается количество АТФ, поскольку ростовые процессы, требующие большого количества энергии, охлаждения тормозятся. Если пониженные температуры действуют долго, то количество АТФ потом резко падает. Дефицит АТФ становится причиной слабого поглощения солей корневой системой, в результате нарушается поступление воды из почвы. Растения в отдельных случаях даже могут потерять листья.

Нарушается согласованность в работе ферментов, катализирующих ход различных реакций, следствием чего является резкое увеличение количества эндогенных токсинов (ацетальдегид, этанол и др.).

При пониженной температуре почвы у большинства растений подавляется поглощение нитратов и уменьшается их транспорт из корней в листья. Уменьшение скорости оттока еще больше ухудшает поглощение нитратного азота.

При длительном действии пониженных температур увеличивается продолжительность всех фаз митотического цикла и снижается скорость роста клеток в фазе растяжения. Раньше начинается синтез лигнина, поэтому клетки, не достигнув своего окончательного размера, переходят к дифференцировке.

Поскольку фотосинтез является основным поставщиком дыхательного субстрата, то от его устойчивости к неблагоприятным факторам среды, от способности фотосинтетического аппарата восстанавливаться после частичного повреждения, зависит интенсивность дыхания и обеспеченность клеток энергией, необходимой для формирования защитных механизмов и репарации поврежденных структур и их функций.

**Холодоустойчивость** — способность теплолюбивых растений переносить действие низких положительных температур. *Холодостойкими* называются растения, которые не повреждаются и не снижают своей продуктивности при температуре от 0 до +10 °С.

Холодостойкость свойственна и растениям умеренной полосы. Для большинства сельскохозяйственных культур низкие положительные температуры почти безвредны. Наиболее холодоустойчивыми являются яровые зерновые (пшеницы, ячмень, овес), и зернобобовые культуры (горох, вика, чечевица), которые высеваются рано. Картофель, томаты, гречиха, просо, кукуруза, соя переносят температуры ниже +5 °С без значительных повреждений, а фасоль, сорго, арахис, рис, арбуз, дыня, тыква, огурцы, кабачки, патиссоны, перец — теплолюбивые растения, поэтому погибают при температуре ниже +10 °С.

У теплолюбивых растений полное ингибирование фотосинтеза наступает при 0 °С, так как происходит нарушение мембран хлоропластов и разобщение транспорта электронов и фотосинтетического фосфорилирования.

Мембраны чувствительных к холоду видов характеризуются высоким содержанием насыщенных жирных кислот. Подобные мембраны переходят в полукристаллическое состояние при температурах, близких к 0 °С. Это сопровождается нарушением мембранных транспортных процессов, ферментов клеточного метаболизма и систем передачи энергии. В мембранах устойчивых к холоду видов растений содержится

много ненасыщенных жирных кислот, что позволяет им поддерживать мембраны в жидком состоянии при действии низких положительных температур.

### **Действие отрицательных температур на растения и их морозоустойчивость.**

В умеренном климате растения могут подвергаться действию температур ниже нуля градусов, при которых замерзает вода. Растения, не обладающие достаточной устойчивостью против происходящих при этом изменений в их органах, сильно повреждаются и погибают. Поэтому сама возможность существования растений, в умеренном климате, тесно связана с их морозоустойчивостью.

**Морозоустойчивость** — это способность растений переносить охлаждение ниже 0 °С без нарушения онтогенетического развития.

### **Влияние отрицательных температур на физиологические процессы.**

Непосредственное действие температур ниже 0° С не может быть причиной смерти так как семена пшеницы, кукурузы, ячменя, редиса, лука, салата прорастают после пребывания в жидком азоте (-196 °С) и не погибают при выдерживании их в течение длительного времени при температуре, близкой к абсолютному нулю (—273 °С). У семян клевера всхожесть даже увеличивается после их хранения в течение 175 дней при температуре — 196 °С. Почки березы распускаются после действия на них температуры — 196 °С, если она понижается медленно (на 10 °С в сутки). Ветви ивы и тополя не погибают при помещении их на несколько часов в жидкий гелий (—267 °С). Листья капусты выдерживают температуру до —5-6 °С. Клетка погибает при образовании льда в протопласте. Однако место образования льда зависит от *скорости охлаждения*.

При *быстром* понижении температуры, например со скоростью 20 °С/мин, в протопласте образуются очень мелкие ледяные кристаллики, которые являются центрами кристаллизации и называются *микронуклеусами*.

При *медленном* же замораживании лед образуется в межклетниках и в сосудах ксилемы, так как менее концентрированные растворы, находящиеся в них, замерзают быстрее. Хотя крупные кристаллы льда могут оказывать механическое давление на клеточные стенки и протопласт, однако именно дегидратация является причиной гибели клетки. Чем ниже температура, тем большее количество воды переходит в твердое состояние и тем сильнее обезвоживается цитоплазма. Так, например, в молодых растениях озимой пшеницы при —13 °С превращается в лед 62% воды, при -14 °С - 64%, при -17 °С - 67 %, а при -19 °С - 70 %. Возникшие в апопласте кристаллы льда быстро растут за счет воды, которая поступает из протопластов по градиенту водного потенциала. Это вызывает постепенное обезвоживание протопласта и приводит к денатурации белков, нарушению функционирования мембран и клеточных органелл. В результате дегидратации в клетках сильно увеличиваются концентрации растворенных веществ и прежде всего неорганических ионов, которые обладают токсичным действием. В условиях низких температур нарушается водный баланс растений, листья после оттаивания теряют тургор, побеги увядают и погибают.

Медленное замораживание вызывает нарушение работы *транспортных систем* и усиление пассивного выхода из клеток ионов калия, сахаров и других водорастворимых веществ, что приводит к нарушению гомеостаза, а также к феофитинизации хлорофилла под действием кислот, проникающих из вакуоли в хлоропласты. В условиях гипотермии прекращается отток ассимилятов.

Низкие температуры вызывают набухание хлоропластов и митохондрий, что приводит к нарушению окислительного и фотосинтетического фосфорилирования. Уже после 3-часового промораживания синтез АТФ прекращается. Разобщение окисления и фосфорилирования является одной из типичных ответных реакций на действие низких температур окружающей среды и почвы. Из холодной почвы вода поступает так плохо, что растение может завянуть. Низкие температуры почвы настолько сильно влияют на поглощение азота и калия, что нижние листья в результате реутилизации из них этих



элементов засыхают и отмирают, а верхние — приобретают зеленовато-желтую окраску.

Клетки, выдержавшие влияние мороза, могут погибнуть при повышении температуры и таяния льда. Если лед образовался в межклетниках, то во время его таяния они заполняются водой. Это затрудняет газообмен и усиливает вымывание ионов в межклетники, что нарушает гомеостаз клеток. Во время таяния льда в межклетниках ионы движутся по градиенту концентрации из вакуоли через цитоплазму в апопласт. Следствием оттока из протопласта растворенных соединений является потеря клетками тургора, поскольку в этих условиях активный транспорт ионов и сахаров обратно в вакуоль не происходит.

После заморозка растения погибают, если на них действуют прямые солнечные лучи, однако остаются живыми в условиях затенения. У сильно освещенных растений вода, образовавшаяся в межклетниках в результате таяния льда, очень быстро испаряется, и растения погибают от дегидратации, тогда как в тени они успевают задержать потерю воды и восстановить тургор. Этот пример показывает, что при замораживании нарушаются также осмотические свойства клеток.

*Таким образом, растения погибают в условиях действия отрицательных температур в результате образования больших кристаллов льда в протопласте, межклетниках, вызывающего сильную дегидратацию, денатурацию белков, нарушение функционирования мембран и деформацию клеток. Основными видимыми признаками повреждения растений от замерзания являются потеря тургора, инфильтрация воды в межклетники, образование хлоротических пятен на листьях, а также отмирание верхушки побега. Однако известно, что наличие в растительных клетках в листьях (капусты), корнеплодах (свеклы), клубнеплодах (топинамбура) криопротекторов, защищают вегетативные органы растений от действия мороза..*

### **Лабораторная работа № 13.**

#### **Действие криопротекторов на жизнеспособность клетки растительной ткани при замораживании.**

**Цель работы:** Показать защитное действие криопротекторов, а также их смесей на отдельные части растений, по сравнению чистых растворов.

**Материалы и оборудование:** кристаллизатор, скальпели, бритвы, термометр со шкалой от  $-50$  до  $+50$  °С, водяная баня, электроплитка, пробирки, штатив для пробирок, химические стаканы, линейки, пробочное сверло большого диаметра (8—10 мм), NaCl, снег, 12%-ный раствор глицерина, 2М раствор сахарозы, пипетки на 10 мл.

**Растения:** корнеплоды свеклы.

**Порядок выполнения работы:** Из корнеплода столовой свеклы пробочным сверлом диаметром 8—10 мм вырезают цилиндр и разрезают его на диски толщиной 2—3 мм. Все диски (общее их число 35) должны быть одинаковыми. Затем их помещают в химический стакан и тщательно промывают водой, чтобы удалить клеточный сок.

Отмытые кружочки по 5 штук помещают в 7 пробирок, в каждой из которых находится по 5 мл следующих жидкостей:

Дистиллированная вода;

2 М раствора сахарозы;

1М раствора сахарозы;

12 %-ного раствора глицерина;

12 %-ного раствора глицерина; 2М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл)

12 %-ного раствора глицерина и 1М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл);

12 %-ного раствора глицерина и 0,5 М раствора сахарозы в соотношении 1:1 (по 2,5 мл).

Опыт проводится (при возможности) в трехкратной повторности.

Состав смесей растворов сахарозы и глицерина можно менять (в таком случае заполняют дополнительные пробирки), что может быть особенно необходимо при

смене объекта, так как каждый новый объект требует индивидуального подбора криопротекторов и их смесей.

Все пробирки помещают в охлаждающую смесь, состоящую из трех частей снега и одной части сухой поваренной соли (температура —21 °С). Пробирки выдерживают в ней до полного замерзания содержимого (смотри табл. I).

После этого пробирки переносят в водяную баню с температурой 25—30 °С для размораживания. После оттаивания растворы тщательно перемешивают и сравнивают интенсивность их окрашивания.

**Задание:** расположить пробирки в ряд по мере увеличения интенсивности окрашивания растворов. Установить связь между интенсивностью окрашивания растворов и составом смесей, находящихся в этих пробирках.

Сделать выводы о роли криопротекторов (сахарозы и глицерина) и их смесей в сохранении жизнеспособности клеток растительных тканей при их замораживании.

**Таблица I. Охлаждающие смеси**

| Соли, добавляемые на 100 частей снега     | Достигаемая температура, °С | Соли, добавляемые на 100 частей снега                                      | Достигаемая температура, °С |
|---|-----------------------------|--|-----------------------------|
| 30 частей KCl                             | -10,9                       | 9 частей KNO <sub>3</sub> + + 67 частей NH <sub>4</sub> CNS                | -28,2                       |
| 25 частей NH <sub>4</sub> Cl              | -15,4                       | 32 части NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> + + 59 частей NH <sub>4</sub> CNS | -30,6                       |
| 45 частей NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub> | -16,7                       | 54,5 части NaNO <sub>3</sub> + + 39,5 части NH <sub>4</sub> CNS            | -37,4                       |
| 50 частей NaNO <sub>3</sub>               | -17,7                       | 143 части CaCl <sub>2</sub> (кристаллический)                              | -50,0                       |
| 33 части NaCl                             | -21,3                       | —  | —                           |

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| ТЕМА 1. ФИЗИОЛОГИЯ КЛЕТКИ  | 4  |
| ТЕМА 2. ТУРГОР, ПЛОЗМОЛИЗ И ДЕПЛАЗИОЛИЗ                                      | 8  |
| ТЕМА 3. ВОДНЫЙ ОБМЕН И ТРАНСПИРАЦИЯ В РАСТЕНИЯХ.                             | 10 |
| ТЕМА 4. СТРОЕНИЕ ЛИСТА КАК ОРГАНА ТРАНСПИРАЦИИ.                              | 14 |
| ТЕМА 5. РОЛЬ ФОТОСИНТЕЗА В ЖИЗНИ РАСТЕНИЯ                                    | 18 |
| ТЕМА 6. ФАЗЫ И ПРОДУКТЫ ФОТОСИНТЕЗА.   | 21 |
| ТЕМА 7. ПИГМЕНТЫ ФОТОСИНТЕЗА И ЕГО ПРОДУКТЫ.                                 | 27 |
| ТЕМА 8. ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ.  | 29 |
| ТЕМА 9. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ДЫХАНИЕ РАВСТЕНИЙ.                              | 32 |
| ТЕМА 10. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ.                                       | 35 |
| ТЕМА 11. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ.   | 40 |
| ТЕМА 12. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СВЕТА НА СКОРОСТЬ РОСТА РАСТЕНИЙ.             | 44 |
| ТЕМА 13. ДЕЙСТВИЕ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР И ХОЛОДО - И МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ | 46 |