

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования

«ЧЕЧЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Биолого-химический факультет

Кафедра «Ботаника»

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ: ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Учебное пособие

Грозный 2015

**Печатается по решению Ученого Совета
ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет»
Протокол №7 от 06 июля 2015 г.**

Составители: Эржапова Разет Салмановна, к.б.н., зав кафедрой ботаники ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет»

Эржапова Элиса Салмановна, к.б.н., доцент, старший преподаватель кафедры ботаники ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет»

Рецензенты:

Магомадова Раиса Сайпудиевна, кандидат биологических наук, доцент, декан факультета Естествознания ФГБОУ ВО «Чеченский государственный педагогический университет»

Батхиев Асланбек Магомедович, кандидат биологических наук, доцент, зав кафедрой «Зоология и биоэкология» ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет»

Эржапова Р.С., Эржапова Э.С. Физиология растений. Учебное пособие. Грозный: Издательство ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет», 2015. – 92 с.

Пояснительная записка

Важным элементом в подготовке специалиста с высшим образованием является самостоятельная работа студентов с учебным материалом. Современные образовательные технологии ориентированы на привитие у обучаемого навыков самостоятельного поиска необходимой для учебы информации, её усвоения, постановки и решения задач, самоконтроля уровня своей подготовленности по изучаемой дисциплине. При этом студенту предоставляется право формировать в определенных пределах свою образовательную программу.

Дисциплина «Физиологии растений» относится к числу фундаментальных биологических дисциплин, основной *целью* которой является формирование у студентов современного представления о природе основных физиологических процессов, месте их локализации, этапах, механизмах регуляции и закономерностях взаимодействия с внешней средой.

Задачи курса:

1. сформировать представление о фототрофном организме, как объекте изучения физиологии растений, рассматривая его на различных уровнях организации живой материи, и установить его роль в биосфере в целом;
2. выделить основные этапы истории развития физиологии растений как науки, а также познакомиться с основными направлениями современных научных исследований в данной области;
3. изучить особенности физиологии и биохимии растительной клетки;
4. установить особенности и механизмы водного обмена растительного организма;
5. изучить физиолого-биохимические особенности процессов фотосинтеза и дыхания; установить особенности трансформации форм энергии, характерные для этих процессов в пределах растительных организмов, занимающих разные ступени эволюционной организации;
6. установить особенности поступления, передвижения, физиологической роли и ассимиляции элементов минерального питания растений;
7. сформировать представления о процессах роста, развития и размножения растительных организмов; установить этапы онтогенеза и физиологические особенности, связанные с возрастными изменениям;

8. установить специфику и механизмы действия гормональных систем растительного организма;

9. выявить адаптационные механизмы устойчивости; установить их физиологическую роль и специфику действия к неблагоприятным факторам среды.

В рамках развития *общекультурных компетенций* у студентов при изучении курса «Физиология растений» данная программа предполагает:

1. соблюдения эстетических и правовых норм в отношении сохранения разнообразия растительного царства;

2. приобретение новых знаний в области физиологических механизмов и специфики их протекании в пределах растительного организма, осуществляемых на всех уровнях организации живой материи, используя современные информационные технологии;

3. выстраивание и реализация перспективной линии интеллектуального и профессионального саморазвития и самосовершенствования;

4. использование в познавательной деятельности базовые знания в области анатомии, морфологии, систематики и экологии растений, агротехнике, а также органической и неорганической химии, биохимии, генетики, физике и других естественных наук; применения классических методов теоретического и экспериментального исследования в области анатомо-морфологических и физиологических исследований, моделирования физиологических процессов, осуществляемых как в естественных, так и в искусственных условиях;

5. использование современных универсальных и специализированных программ и программного обеспечения, а также создание собственной электронной базы данных по изучаемой дисциплине с использованием литературных и Интернет ресурсов.

Занятия по дисциплине «Физиология растений» способствуют развитию следующих *профессиональных компетенций*:

1. способности демонстрировать имеющиеся представления о разнообразии анатомо-морфологических и физиологических структур, характерных для растительного организма, формировавшегося в процессе эволюционного развития, и роли существующего биоразнообразия для устойчивости Биосферы в целом;

2. использования методов наблюдения, описания, идентификации, классификации и культивирования растительных организмов, а также

методов и оценки состояния живых систем;

3. демонстрация знаний о принципах структурной и функциональной организации, характерной для растительных организмов, и методов гомеостатической регуляции;

4. демонстрация знаний о принципах клеточной организации растительных организмов, стоящих на разных ступенях эволюционного развития, а также биохимических и биофизических процессов и циклов и их молекулярных механизмах, лежащих в основе процессов жизнедеятельности растительного организма;

5. применение современных экспериментальных методов, используемых на данном этапе познания сущности и течения физиологических процессов растительного организма, осуществляемых в лабораторных и естественных условиях;

6. имеет представления о закономерностях воспроизведения и индивидуального развития их физиологических механизмах и процессах, а также методах получения и работы с эмбриональными объектами;

7. демонстрация и применение базовых представлений в рамках общей, системной и прикладной экологии, а также принципах оптимального природопользования и охраны растительных ресурсов;

8. знание и практическое использование принципов мониторинга, методов оценки состояния природной среды и специфики влияния абиотических, биотических и антропогенных факторов на растительные организмы. Овладев умениями грамотно использовать информацию, студент становится субъектом педагогического процесса, исследователем, умеющим самостоятельно и творчески, выявлять и решать широкий круг задач в различных областях исследования.

В результате освоения дисциплины «Физиология растений» студент должен **ЗНАТЬ**

- специфические особенности строения и функционирования представителей царства Растения;
- физические, химические и биологические законы и закономерности, которым подчиняются физиологические процессы растительного организма;
- сущность важнейших физиологических процессов, протекающих во времени и пространстве в пределах растительного организма, с учетом суточных и сезонных изменений на уровне клеток, тканей, органов, систем органов и целого организма;
- биохимические механизмы и специфику протекания

физиологических процессов под действием внешних и внутренних факторов среды; последовательность протекания и конечные продукты биохимических реакций и циклов, характеризующих жизненно важные физиологические процессы;

- энергетику процессов фотосинтеза и дыхания;
- основные методы и методики, используемые при постановке долгосрочных и краткосрочных физиологических опытов и экспериментов;
- основные этапы онтогенеза и связанные с ними физиологические особенности;
- механизмы адаптации к условиям среды; специфику лабораторного оборудования;
- правила поведения и технику безопасности в специализированной лаборатории.

В результате освоения дисциплины «Физиология растений» студент должен **УМЕТЬ**:

- самостоятельно работать с периодической литературой;
- определять цели, задачи эксперимента, выделять методы исследования и подбирать методики;
- выполнять лабораторные и экспериментальные работы; работать со специализированным лабораторным оборудованием; проводить наблюдения, анализировать полученные результаты и формулировать выводы; готовить временные микропрепараты; осуществлять качественные и количественные анализы; применять полученные теоретические знания в практических исследованиях;
- устанавливать причинно-следственные связи между особенностями строения ткани или органа и протекающими в них физиологическими процессами, а также реакциями на изменения условий среды; применять полученные знания из области физиологии растений для углубленного освоения смежных дисциплин (цитологии, биологической химии, генетики, молекулярной биологии, эволюции, биотехнологии, основ сельского хозяйства).

В результате освоения дисциплины «Физиология растений» студент должен **ВЛАДЕТЬ**:

- понятийным аппаратом;
- современными методами физиологических исследований;
- системой знаний об основных физиологических процессах, протекающих в растительном организме и современных проблемах и

актуальных направлениях исследований, стоящих перед физиологией растений; навыками работы в лабораторных и полевых условиях.

Требования к уровню подготовки студента, завершившего изучение курса физиологии растений.

Студенты, завершившие освоение курса, должны обладать прочными знаниями в области физиологии растений, включая:

- особенности строения и физиологии растительной клетки;
- фотосинтеза как процесс питания растений;
- дыхания как источника энергии и ассимилятов;
- водного режима на клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях;
- минерального питания и процессов ассимиляции;
- физиологии роста, развития и размножения растений; гормональных систем;
- интеграции физиологических процессов и ее связи с продуктивностью растений;
- устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды и механизмах адаптации.

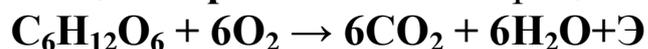
ПРОЦЕССЫ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

1. Теория В.И. Палладина.
2. Показатели дыхания: интенсивность и дыхательный коэффициент.
3. Пути диссимиляции углеводов. Гликолиз, его суть, энергетика.
4. Цикл ди- и трикарбоновых кислот, цикл Кребса-Корнберга.
5. Окислительный пентозофосфатный цикл и его роль в метаболизме

Значение дыхания в жизни растений. Теория В.И. Палладина.

Дыхание – одно из наиболее характерных свойств организмов; оно присуще любому органу, любой ткани, каждой клетке.

Общее выражение этого процесса:

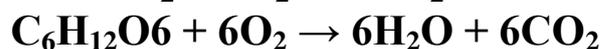
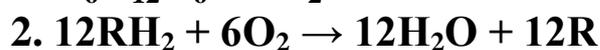
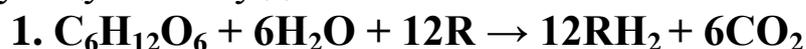


Дыхание – разрушение органических веществ при участии кислорода воздуха, в результате чего выделяется энергия и образуются очень окисленные вещества CO_2 и H_2O .

Основное физиологическое значение процесса дыхания: освободившаяся в результате разрушения веществ энергия используется для синтеза молекул АТФ, которые являются донором энергии для совершения работы в клетке.

Вещество, разрушающееся в процессе дыхания – **дыхательный субстрат (белки, жиры, органические кислоты, углеводы)**.

Основа современных представлений о химизме дыхания была заложена в трудах **В.И. Палладина** в 1912 году предложил следующую схему дыхания:



В. И. Палладин считал, что в растениях есть специальные **акцепторы водорода**, которые он назвал **дыхательными пигментами (R)**.

Кислород воздуха окисляет дыхательный хромоген до пигмента **(R)**.

Эти пигменты связывают водород воды, а кислород воды окисляет сахар до CO_2 .

Присоединяя водород, дыхательный пигмент восстанавливается и превращается в бесцветное соединение, названное **дыхательным хромогеном** (RH_2).

Окисление сахаров идет не за счет непосредственного присоединения к ним O_2 воздуха, а через цепь преобразований.

Показатели дыхания: интенсивность и дыхательный коэффициент

Интенсивность (скорость) дыхания количество O_2 , поглощенного за 1ч одним граммом

✓ сухого (или сырого) вещества растительного материала (количеством CO_2 , который выделяется за 1ч одним граммом растительной массы);

✓ измерить на свету нелегко (идет фотосинтез, в газообмене которого участвуют те же газы);

✓ от 0,002–0,10 до 715 мг CO_2 /г сухого вещества в час.

Показатели дыхания: интенсивность и дыхательный коэффициент

Дыхательный коэффициент (ДК) соотношение количества выделенного CO_2 к количеству поглощенного O_2 :

$$ДК = CO_2/O_2$$

Дыхательный коэффициент – качественный показатель, так как в первую очередь, он зависит от химической природы окисляемого вещества;

дыхательный субстрат: **углеводы** – ДК = 1;

дыхательный субстрат: **органические кислоты** ДК >1;

дыхательный субстрат: **жиры, белки** – ДК < 1.

Физиологический показатель эффективности дыхания

– характеризует количество образованных молекул АТФ и степень сопряжения аэробного дыхания и фосфорилирования **соотношение Ф/О (Р/О);**

Ф – количество молей неорганического фосфата, которое пошло на фосфорилирование АДФ

О – количество поглощенного кислорода

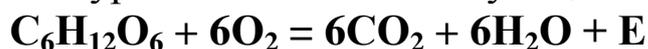
При поглощении одного атома кислорода и переносе электронов от **НАДН** или **НАДФН** на кислород с образованием воды максимально могут синтезироваться **3 молекулы АТФ**, поэтому **Ф/О = 3**.

Когда электроны транспортируются от ФАДН₂, то $\Phi/O = 2$.

Методы определения интенсивности дыхания растений

Функционирование живых организмов неразрывно связано с потреблением и трансформацией энергии, источником которых служат питательные вещества. Растения синтезируют энергетически богатые органические соединения из СО₂ и Н₂О в процессе фотосинтеза. В клеточном дыхании происходит их окисление, а свободная энергия запасается в виде АТФ и НАДН.

Наиболее общими проявлениями дыхания всех живых организмов является поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Т. е. во время дыхания происходит окисление органического субстрата кислородом, что может быть в итоге представлено в виде простого уравнения соответствующих химических превращений:



Процесс дыхания состоит из трех этапов: гликолиза, цикла трикарбоновых кислот и окислительного фосфорилирования. Гликолиз и цикл трикарбоновых кислот - представляют собой биохимические пути окисления глюкозы, протекающие, соответственно, в цитозоле и матриксе митохондрий. В биохимических реакциях синтезируются АТФ, НАДН и ФАДН₂, которые на заключительном этапе окисляются в электрон-транспортной цепи, расположенной на митохондриальной мембране. Перенос электрона в цепи завершается восстановлением кислорода до воды. В процессе электронного транспорта на мембране образуется электрохимический градиент протонов, который является движущей силой синтеза АТФ - окислительного фосфорилирования.

Исходя из общего уравнения дыхания, его интенсивность может быть оценена либо по поглощению кислорода из среды, либо по выделению углекислоты живым организмом, либо по убыли его массы. При этом следует отнести соответствующий показатель к массе растения, или в величине площади поверхности органа. Последнее весьма актуально для растений, которые в отличие от животных не имеют специализированных органов дыхания. У растений также отсутствуют специализированные системы переноса кислорода по органам и тканям организма, поэтому и поглощение кислорода, и выделение углекислого газа происходит всей поверхностью растительного организма.

Таким образом, при определении интенсивности дыхания растений измеряют изменение содержания кислорода или углекислого газа за определенный период времени единицей массы растения. Для подобных целей существуют различные методы, среди которых выделяют: газометрические, основанные на изменении соотношения кислорода и углекислого газа в воздушной среде; физико-химические методы анализа для прямого определения поглощения кислорода и выделения углекислого газа.

Главные пути окисления углеводов – – гликолиз и цикл Кребса

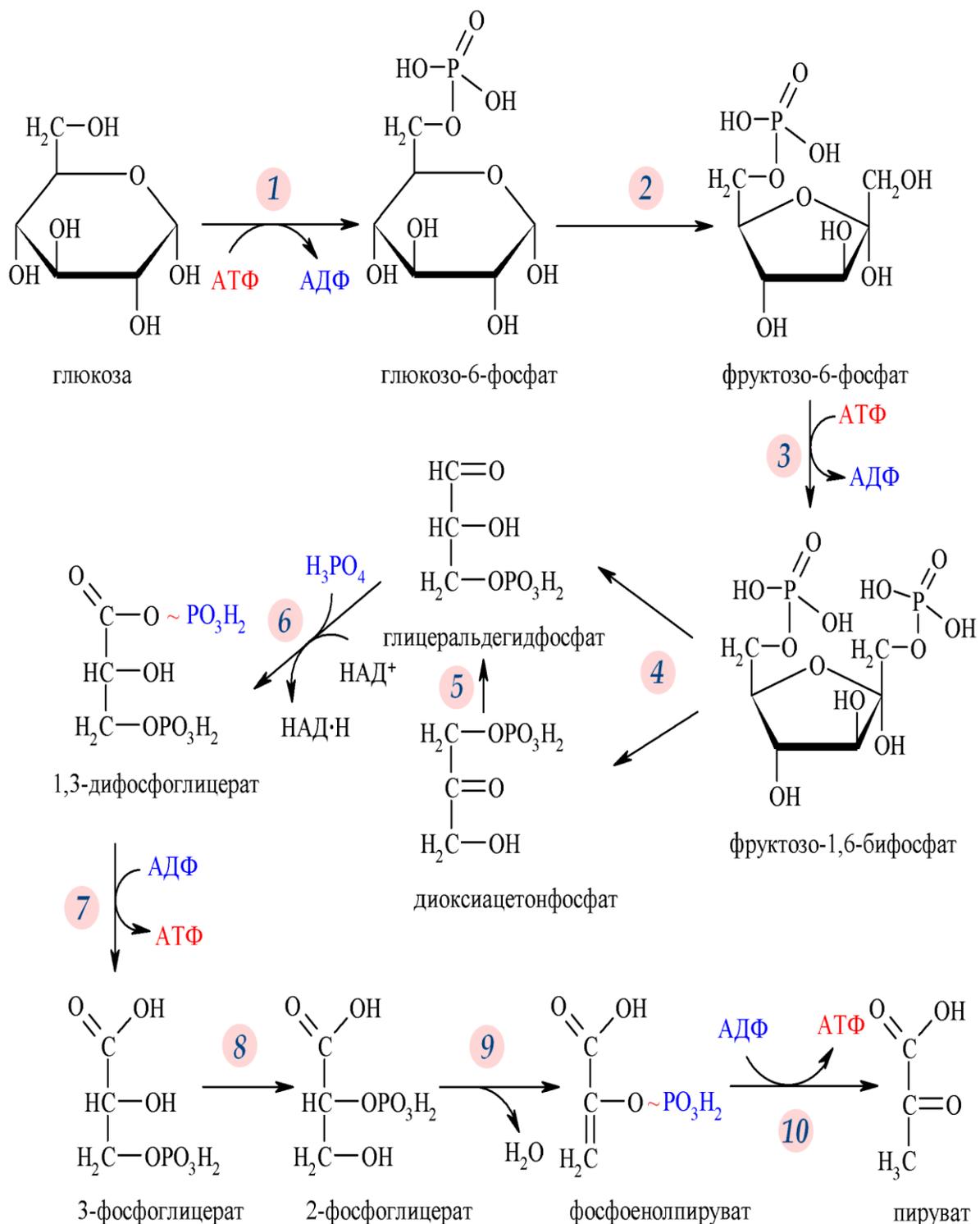
Название «гликолиз» происходит от греч. γλυκός, glykos – сладкий и греч. λύσις, lysis – растворение.

Глико́лиз (*фосфотриозный путь*, или *шунт Эмбдена – Мейерхофа*, или *путь Эмбдена-Мейергофа-Парнаса*) – ферментативный процесс последовательного расщепления глюкозы в клетках, сопровождающийся синтезом АТФ. Гликолиз при аэробных условиях ведёт к образованию пировиноградной кислоты (пирувата), гликолиз в анаэробных условиях ведёт к образованию молочной кислоты (лактата). Гликолиз является основным путём катаболизма глюкозы в организме животных.

Схема реакций гликолиза

I стадия: активирование глюкозы, расщепление гексозы;

II стадия: окисление, восстановление, образование АТФ и пирувата:



Общий обзор

Гликолитический путь представляет собой 10 последовательных реакций, каждая из которых катализируется отдельным ферментом.

Процесс гликолиза условно можно разделить на два этапа. Первый этап, протекающий с расходом энергии 2-х молекул АТФ, заключается в расщеплении молекулы глюкозы на 2 молекулы глицеральдегид-3-фосфата. На втором этапе происходит НАД-

зависимое окисление глицеральдегид-3-фосфата, сопровождающееся синтезом АТФ. Сам по себе гликолиз является полностью анаэробным процессом, то есть не требует для протекания реакций присутствия кислорода.

Гликолиз – один из древнейших метаболических процессов, известный почти у всех живых организмов. Предположительно гликолиз появился более 3,5 млрд лет назад у первичных прокариотов.

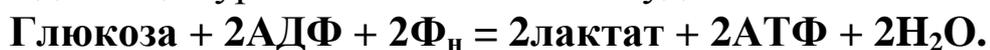
Локализация. В клетках эукариотических организмов десять ферментов, катализирующих распад глюкозы до пировиноградной кислоты (ПВК), находятся в цитозоле, все остальные ферменты, имеющие отношение к энергетическому обмену, – в митохондриях и хлоропластах. Поступление глюкозы в клетку осуществляется двумя путями: натрий–зависимый симпорт (преимущественно для энтероцитов и эпителия почечных канальцев) и облегчённая диффузия глюкозы с помощью белков-переносчиков. Работа этих белков-транспортёров контролируется гормонами и, в первую очередь, инсулином. Сильнее всего инсулин стимулирует транспорт глюкозы в мышцах и жировой ткани.

Результатом гликолиза является превращение одной молекулы глюкозы в две молекулы пировиноградной кислоты (ПВК) и образование двух восстановительных эквивалентов в виде кофермента НАД·Н.

Полное уравнение гликолиза имеет вид:



При отсутствии или недостатке в клетке кислорода пировиноградная кислота подвергается восстановлению до молочной кислоты, тогда общее уравнение гликолиза будет таким:

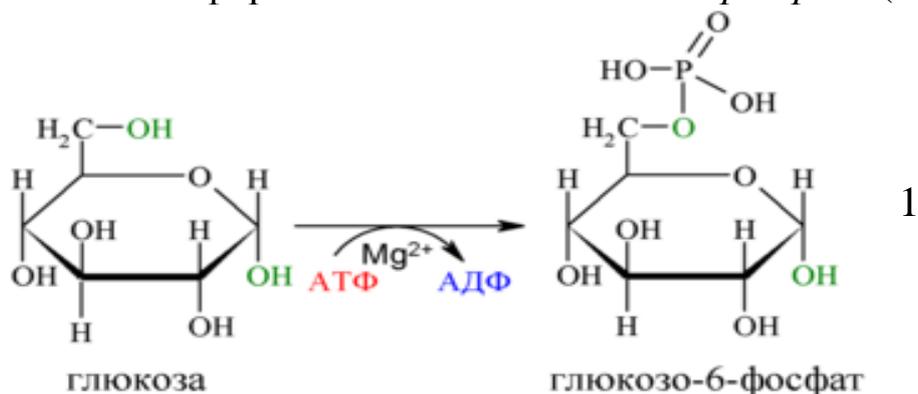


Таким образом, при анаэробном расщеплении одной молекулы глюкозы суммарный чистый выход АТФ составляет две молекулы, полученные в реакциях субстратного фосфорилирования АДФ.

У аэробных организмов конечные продукты гликолиза подвергаются дальнейшим превращениям в биохимических циклах, относящихся к клеточному дыханию. В итоге после полного окисления всех метаболитов одной молекулы глюкозы на последнем этапе клеточного дыхания – окислительном фосфорилировании,

происходящем на митохондриальной дыхательной цепи в присутствии кислорода, – дополнительно синтезируются ещё 34 или 36 молекулы АТФ на каждую молекулу глюкозы.

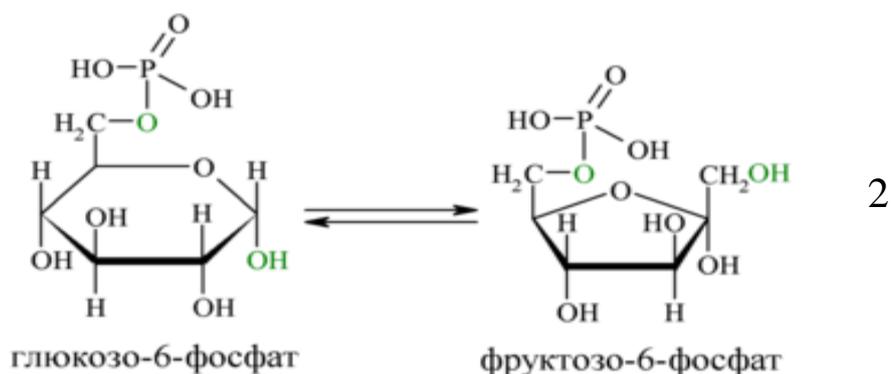
Первой реакцией гликолиза является *фосфорилирование* молекулы глюкозы, происходящее при участии тканеспецифичного фермента гексокиназы с затратой энергии 1 молекулы АТФ; образуется активная форма глюкозы – *глюкозо-6-фосфат (Г-6-Ф)*:



Для протекания реакции необходимо наличие в среде ионов Mg^{2+} , с которым комплексно связывается молекула АТФ. Эта реакция необратима и является *первой ключевой реакцией гликолиза*.

Фосфорилирование глюкозы преследует две цели: во-первых, из-за того что плазматическая мембрана, проницаемая для нейтральной молекулы глюкозы, не пропускает отрицательно заряженные молекулы Г-6-Ф, фосфорилированная глюкоза оказывается запертой внутри клетки. Во-вторых, при фосфорилировании глюкоза переводится в активную форму, способную участвовать в биохимических реакциях и включаться в метаболические циклы. Печёночный изофермент гексокиназы – глюкокиназа – имеет важное значение в регуляции уровня глюкозы в крови.

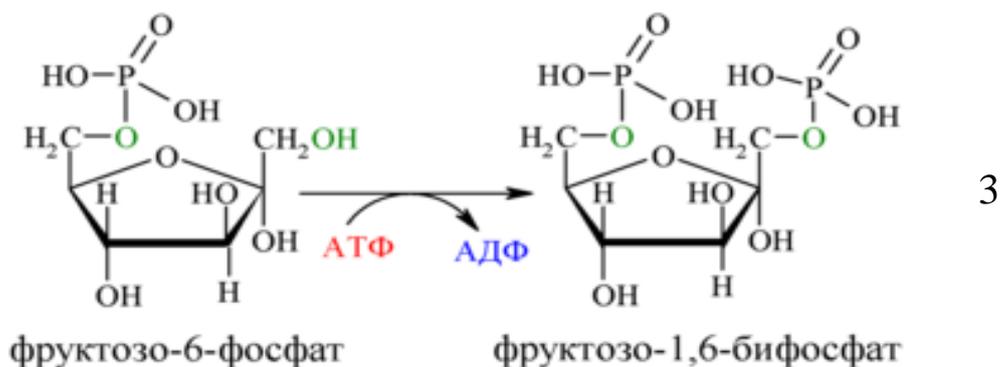
В следующей реакции (2) ферментом фосфоглюкоизомеразой Г-6-Ф превращается во *фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф)*:



Энергия для этой реакции не требуется, и реакция является полностью обратимой. На данном этапе в процесс гликолиза может также включаться путём фосфорилирования и фруктоза.

Далее почти сразу друг за другом следуют две реакции: необратимое фосфорилирование фруктозо-6-фосфата (3) и обратимое альдольное расщепление образовавшегося *фруктозо-1,6-бифосфата* (*Ф-1,6-бФ*) на две триозы (4).

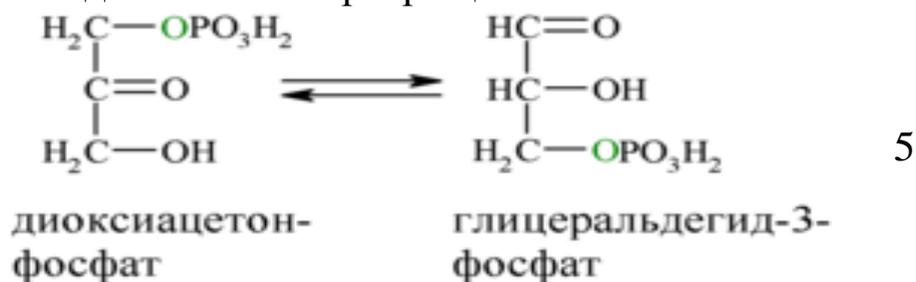
Фосфорилирование Ф-6-Ф осуществляется фосфофруктокиназой с затратой энергии ещё одной молекулы АТФ; это вторая *ключевая реакция* гликолиза, её регуляция определяет интенсивность гликолиза в целом.



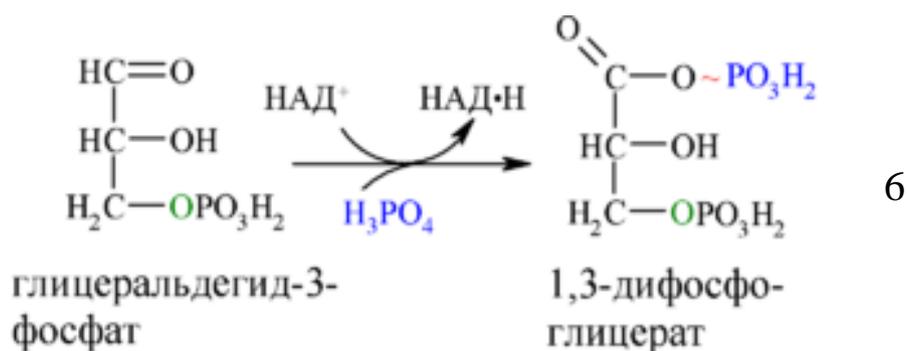
Альдольное расщепление *Ф-1,6-бФ* происходит под действием альдолазы фруктозо-1,6-бифосфата:



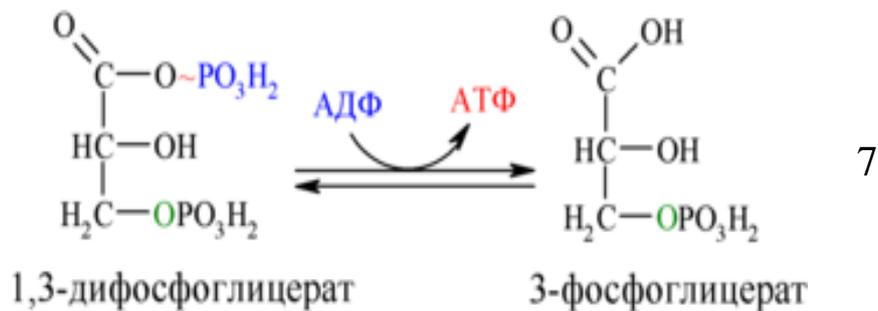
В результате четвёртой реакции образуются *дигидроксиацетон-фосфат* и *глицеральдегид-3-фосфат*, причём первый почти сразу под действием *фосфотриозоизомеразы* переходит во второй (5), который и участвует в дальнейших превращениях:



Каждая молекула глицеральдегидфосфата окисляется НАД⁺ в присутствии *дегидрогеназы глицеральдегидфосфата* до *1,3-дифосфоглицерата* (6):

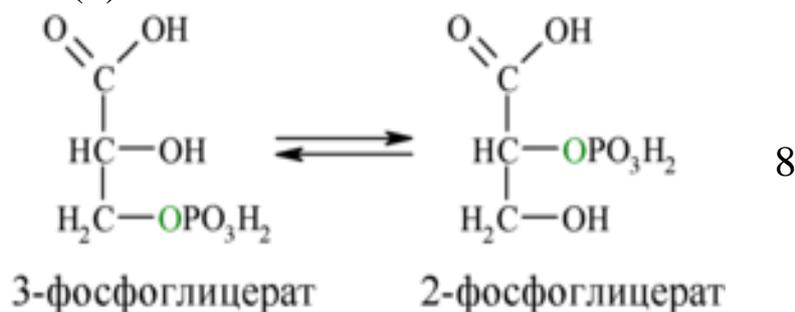


Далее с *1,3-дифосфоглицерата*, содержащего макроэргическую связь в 1 положении, ферментом *фосфоглицераткиназой* на молекулу АДФ переносится остаток фосфорной кислоты (реакция 7) – образуется молекула АТФ:

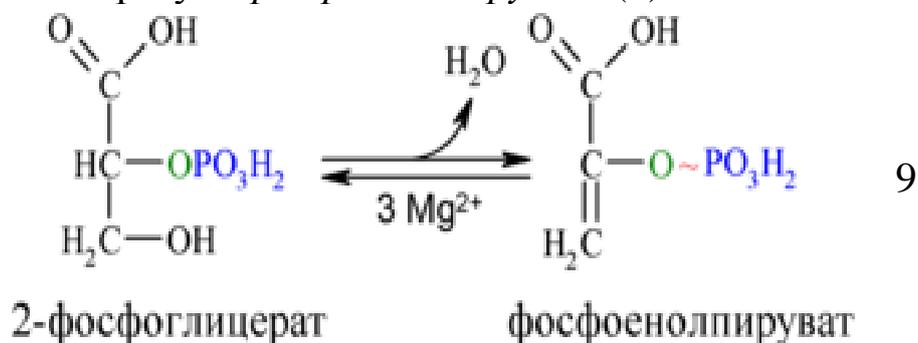


Это *первая реакция субстратного фосфорилирования*. С этого момента процесс расщепления глюкозы перестаёт быть убыточным в энергетическом плане, так как энергетические затраты первого этапа оказываются компенсированными: синтезируются 2 молекулы АТФ (по одной на каждый 1,3-дифосфоглицерат) вместо двух потраченных в реакциях **1** и **3**. Для протекания данной реакции требуется присутствие в цитозоле АДФ, то есть при избытке в клетке АТФ (и недостатке АДФ) её скорость снижается. Поскольку АТФ не подвергается метаболизму, в клетке не депонируется, а просто разрушается, то эта реакция является важным регулятором гликолиза.

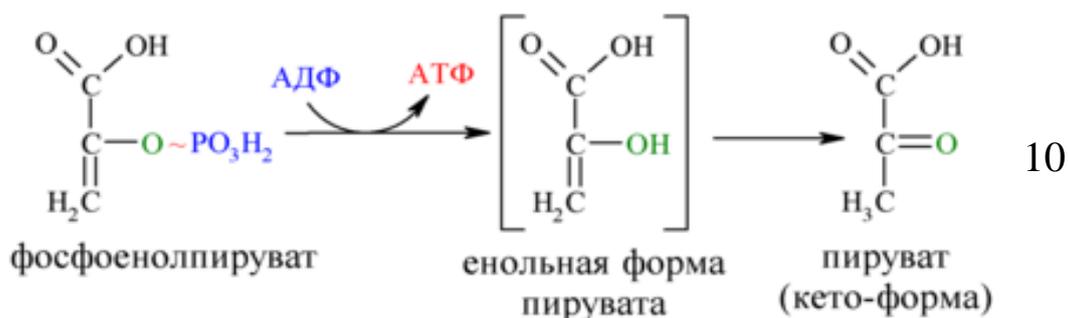
Затем последовательно: фосфоглицеролмутаза образует *2-фосфоглицерат (8)*:



Енолаза образует *фосфоенолпироват (9)*:



И, наконец, происходит вторая реакция субстратного фосфорилирования АДФ с образованием енольной формы пировата и АТФ (**10**):



10

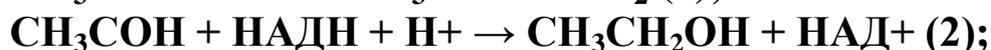
Реакция протекает под действием пируваткиназы. Это последняя ключевая реакция гликолиза. Изомеризация енольной формы пирувата в пируват происходит неферментативно.

С момента образования Ф-1,6-бФ с выделением энергии протекают только реакции 7 и 10, в которых и происходит к субстратное фосфорилирование АДФ.

Преобразование пирувата

В анаэробных условиях пируват вступает в реакции брожения.

При **спиртовом брожении** пируват декарбоксилируется с образованием уксусного альдегида (1), а затем восстанавливается до этилового спирта (2):



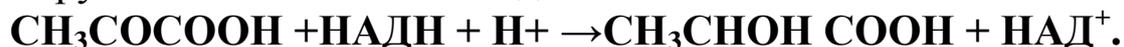
реакции не сопровождаются образованием АТФ и восстановлением коферментов.

Образовавшийся во время гликолиза НАДН растрачивается на восстановление уксусного альдегида;

при **молочно-кислом брожении** из 1 молекулы гексозы образуются 2 молекулы молочной кислоты:



пируват восстанавливается до молочной кислоты:

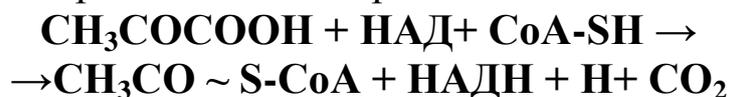


Основная функция брожения регенерация НАД⁺ и обеспечение гликолитических процессов окисленной формой кофермента – суммарный выход гликолиза и брожения – только 2 молекулы АТФ.

В аэробных условиях– окислительное декарбоксилирование при помощи пируват дегидрогеназного мультиферментного комплекса, составной частью которого является коэнзим А (CoA или CoA-SH);

ацетил-СоА – активированная уксусная кислота (тиоловая группа участвует в образовании эфирной связи уксусной кислоты – тиоэфирная связь относится к высокоэнергетическим связям);

суммарное выражение этого процесса:

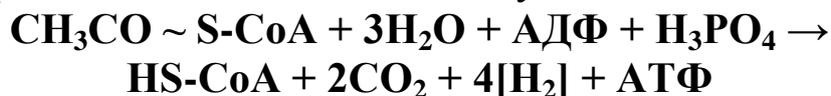


Пировиноградная кислота (ПВК) поступает в цикл Кребса, где окисляется с образованием CO₂

Значение. Гликолиз – катаболический путь исключительной важности. Он обеспечивает энергией клеточные реакции, в том числе и синтез белка. Промежуточные продукты гликолиза используются при синтезе жиров. Пируват также может быть использован для синтеза аланина, аспартата и других соединений. Благодаря гликолизу производительность митохондрий и доступность кислорода не ограничивают мощность мышц при кратковременных предельных нагрузках.

Цикл ди- и трикарбоновых кислот (лимонно-кислый цикл, цикл Кребса)

В аэробных условиях образовавшийся ацетил-СоА вступает в цикл Кребса. В цикле Кребса после реакций отнятия и присоединения воды, декарбоксилирования и дегидрирования ацетильный остаток, поступивший в цикл в виде ацетил-СоА, полностью расщепляется. Суммарная реакция записывается в следующем виде:



Цикл Кребса проходит одинаково у животных и растений. Это является еще одним доказательством единства происхождения. Цикл происходит в строме митохондрий. Рассмотрим его подробнее:

Первая реакция цикла – перенос ацетильного остатка от ацетил-СоА на щавелево-уксусную кислоту (ЩУК) с образованием лимонной кислоты (цитрат) (рис. 1.).

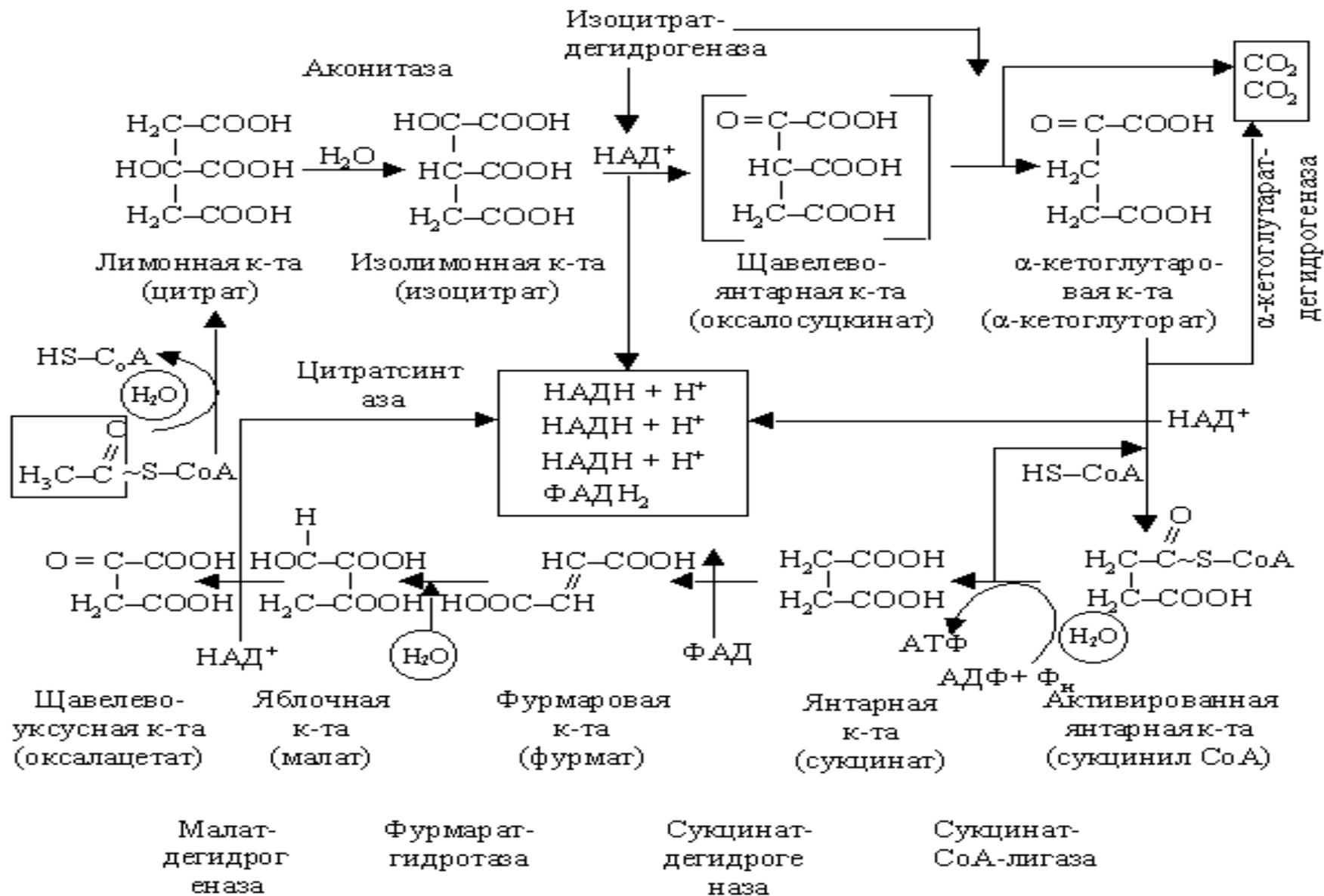


Рис. 1. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (лимонно-кислый цикл, цикл Кребса)

Глиоксилатный путь (цикл Кребса-Корнберга) (рис. 2)

При прорастании богатых жиром семян ход цикла Кребса немного изменяется.

Это разновидность цикла Кребса, в которой участвует глиоксильная кислота, получила название глиоксилатного цикла; происходит в специальных органеллах – глиоксисомах; в клетках животных нет.

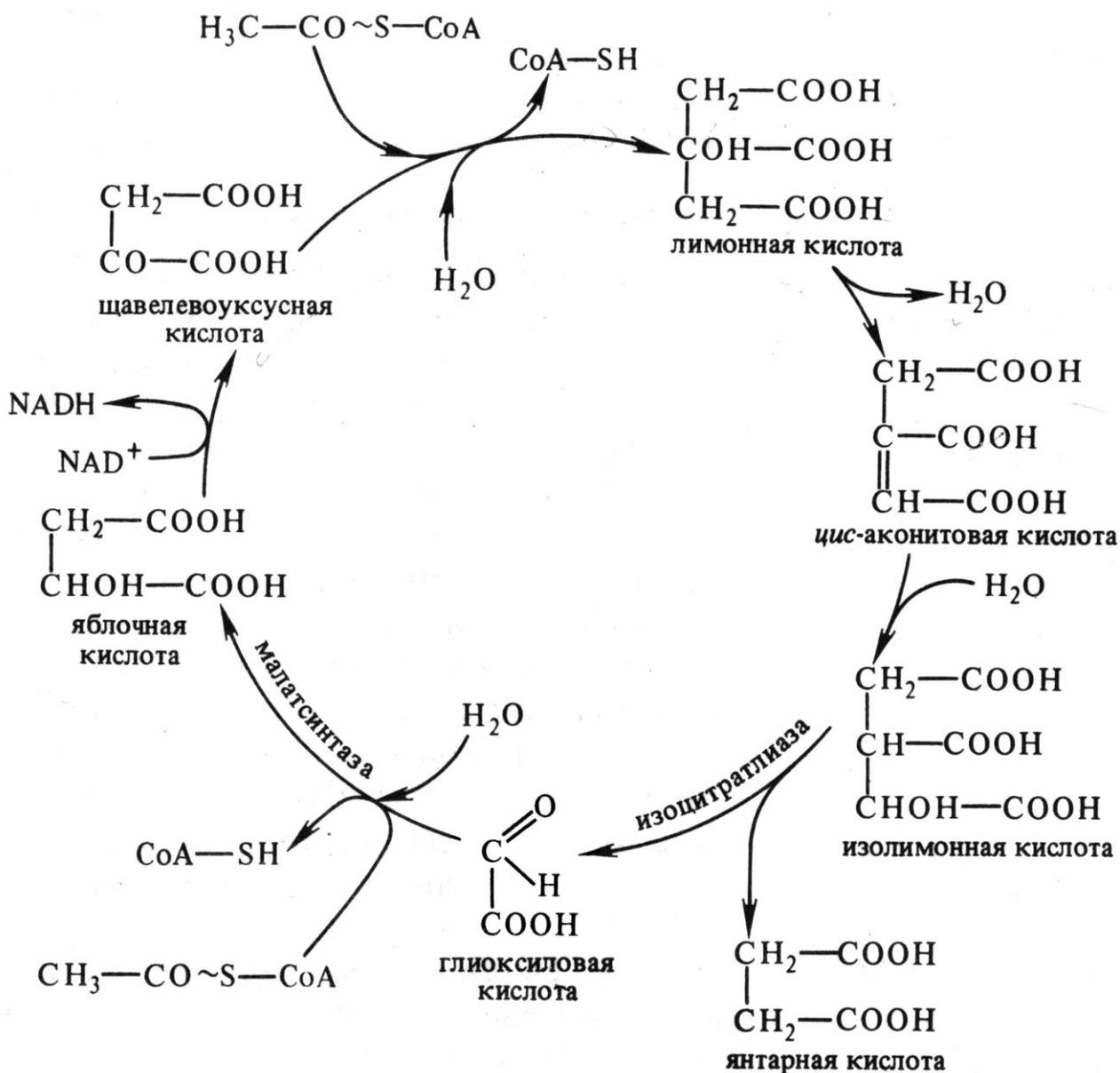


Рис. 2. Глиоксилатный путь

Окислительный пентозофосфатный цикл

Кроме гликолиза и цикла Кребса, существует и другой универсальный, присущий всем организмам, путь полного окисления глюкозы – пентозофосфатный (рис. 3):

- ✓ аэробное окисление углеводов;
- ✓ идет в гиалоплазме (цитоплазме) при высокой концентрации кислорода.

Суммарное уравнение пентозофосфатного цикла можно записать в виде:

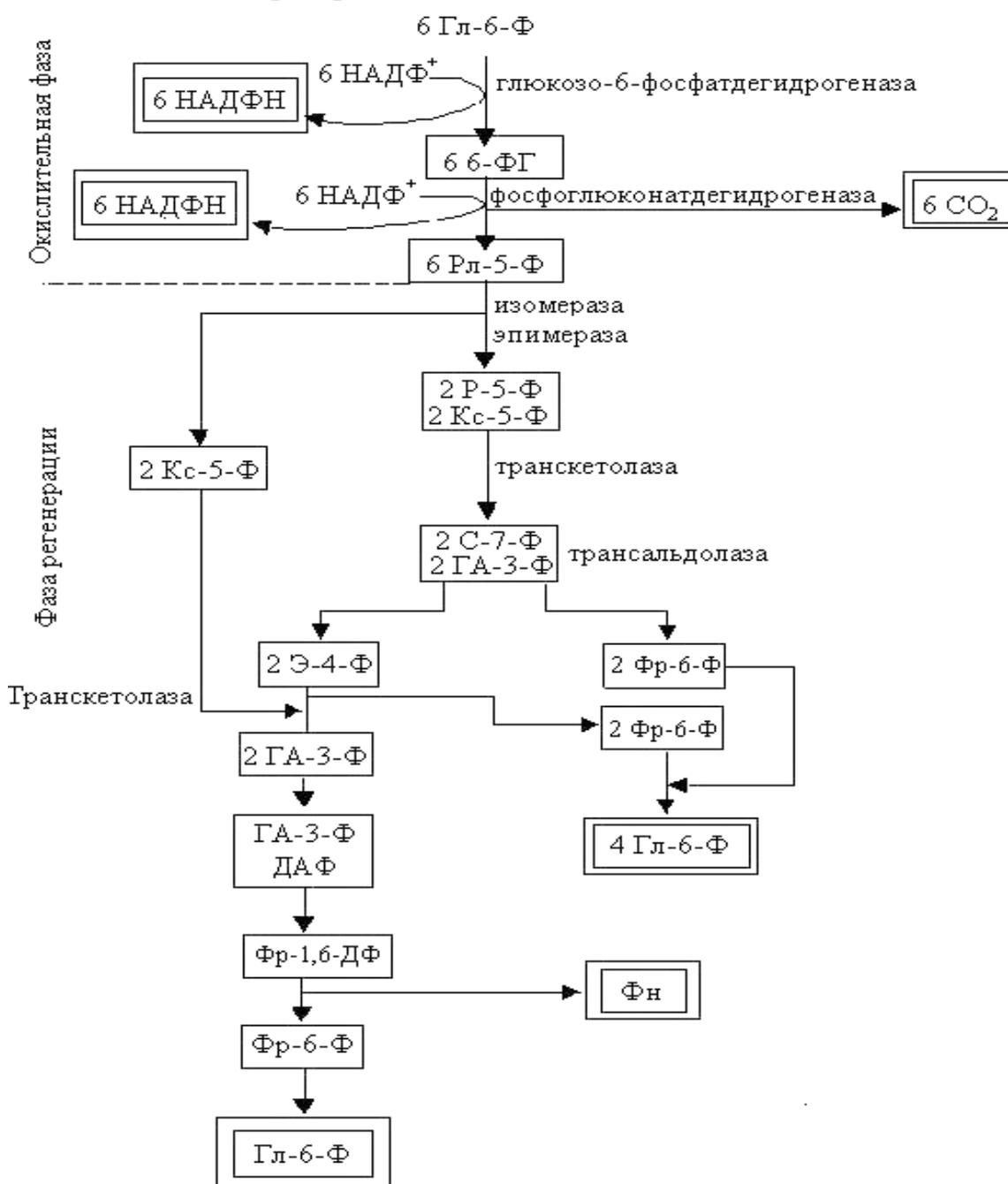
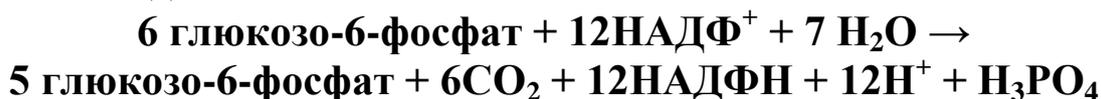


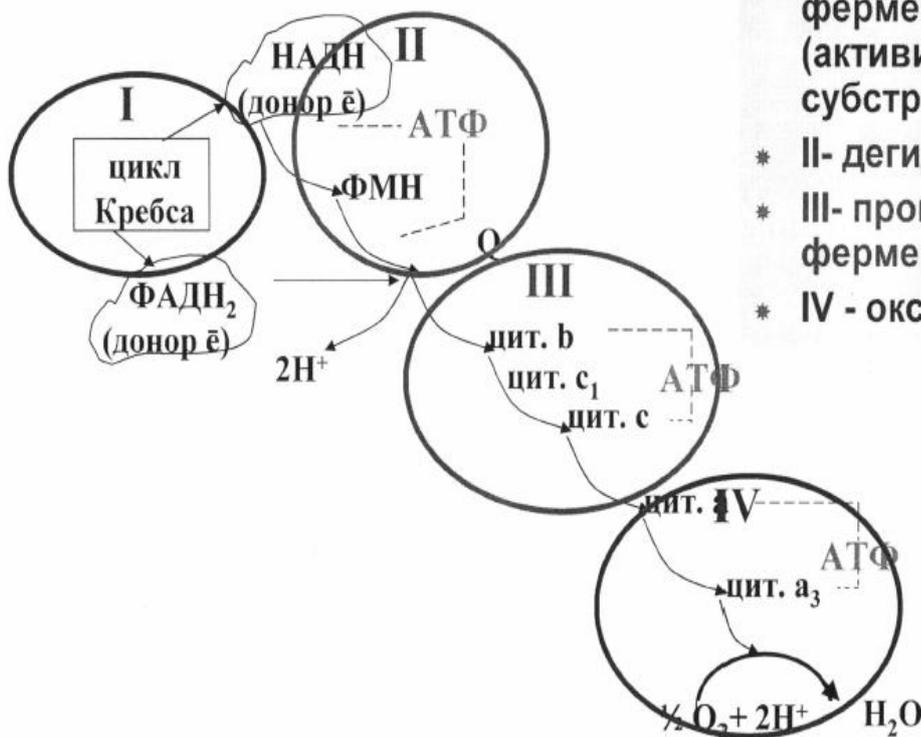
Рис. 3. Окислительный пентозофосфатный цикл

6-фосфоглюконат (6-ФГ)
 рибулозо-5-фосфат (Рл-5-Ф)
 рибозо-5-фосфат (Р-5-Ф)
 ксилулозо-5-фосфат (Кс-5-Ф)
 глицеральдегид-3-фосфат (ГА-3-Ф)
 седагептулозо-7-фосфат (С-7-Ф)
 фруктозо-6-фосфат (Ф-6-Ф)
 эритрозо-4-фосфат (Э-4-Ф)
 фосфоглицериновый альдегид(ГА-3-Ф)
 фруктозо-1,6-дифосфат (ФДФ)

Гидролиз фосфатной связи приводит к образованию фосфорной кислоты (Рн) и глюкозо-6-фосфата

Ферментные системы дыхания

Чанс и др. (США) в 50-х гг. XX в разместили компоненты ЭТЦ, используя ОВП переносчиков е⁻.



- * I – вспомогательные ферменты – готовят (активируют) субстрат
- * II- дегидрогеназы
- * III- промежуточные ферменты
- * IV - оксидазы

**Рис. 4. ЭТЦ – электрон-транспортная цепь
 ОВП – окислительно-восстановительный потенциал**

В 1961 г. Д. Грин пришел к выводу, что все переносчики электронов в митохондриальной мембране сгруппированы в 4 комплекса.

Окисление органических соединений в процессе дыхания

осуществляется с участием ферментов класса оксиредуктаз. В нем также принимают участие переносчики электронов: хиноны, железосерных белки и цитохромы и др.

Оксиредуктазы – класс ферментов, катализирующих реакции биологического окисления, сопровождающиеся переносом электронов с одной молекулы (восстановителя – акцептора протонов или донора электронов) на другую (окислитель – донора протонов или акцептора электронов). В зависимости от механизма окисления основные представители оксиредуктаз делятся на дегидрогеназы, оксидазы, пероксидазы, гидроксилазы и оксигеназы. Известно свыше двухсот оксиредуктаз.

Класс насчитывает 22 подкласса. Коферментами этого класса являются НАД, НАДФ, ФАД, ФМН, убихинон, глутатион, липоевая кислота.

Убихинон. Название убихинон (УХ) от англ. «вездесущий хинон», т.к. найден во всех клетках. Убихинон функционирует в цепи биологического окисления, свободно перемещаясь в липидной фазе мембран как в окисленной, так и в восстановленной форме. Убихинон окисляется без участия ферментов. Окислительно-восстановительные процессы УХ, протекающие в мембране митохондрий, сопровождаются переносом ионов H^+ через нее.

Основная функция цитохромов в процессе дыхания – перенос электронов по электрон-транспортной цепи к молекулярному кислороду.

Обычно цитохромы делятся на 4 группы в зависимости от природы входящего в них гема (Цх одной группы содержат одинаковые коферменты, но разные апоферменты). Железо, входящее в состав гема цитохромов может менять степень окисления с 2^+ на 3^+ .

Электрон-транспортная цепь – система структурно и функционально связанных трансмембранных белков и переносчиков электронов. Все участники этой цепи разделены на четыре окислительно-восстановительные системы (комплексы), связанные между собой убихиноном (CoQ) и цитохромом с.

Состав комплексов дыхательной цепи:

- I комплекс – **НАДН: СоQ-оксиредуктаза**. Включает ключевой фермент НАДН-дегидрогеназу и 5 железосерных кластеров (железо-серные белки). Благодаря НАДН-дегидрогеназе (кофермент ФМН) и железосерным белкам комплекс I катализирует перенос атомов водорода и электронов к коэнзиму

- Q.
- II комплекс – **сукцинат: убихинон-оксидоредуктаза**. Включает ФАД-зависимую сукцинатдегидрогеназу, железосерные белки и катализирует перенос электронов от сукцината на коэнзим Q.
 - Коэнзим Q является переносчиком электронов и протонов не только от I и II комплексов, но также и от ФАД-зависимых ферментов бета-окисления жирных кислот и других дегидрогеназ.
 - III комплекс – **убихинол: цитохром c-оксидоредуктаза**. Включает цитохромы *b* и *c* и один железосерный белок. Комплекс осуществляет перенос электронов от восстановленной формы коэнзима Q к цитохрому *c*.
 - IV комплекс – **(цитохром *c*: кислород-оксидоредуктаза; цитохромоксидаза)**. Включает 2 цитохрома (*a* и *a3*), которые содержат 2 атома меди. Цитохромоксидаза *a3* катализирует конечную реакцию биологического окисления - восстановление 2 электронами кислорода и образование воды.

Окислительное фосфорилирование – это процесс образования АТФ из АДФ и неорганического фосфата (Фн) в процессе тканевого дыхания. Согласно хемиосмотической теории Митчелла синтез АТФ осуществляется за счет электрохимического потенциала ионов H^+ , который создается на внутренней мембране митохондрий. Функционирование H^+ –АТФ–синтазы обеспечивает сопряжение транспорта H^+ с синтезом АТФ (рис. 5).

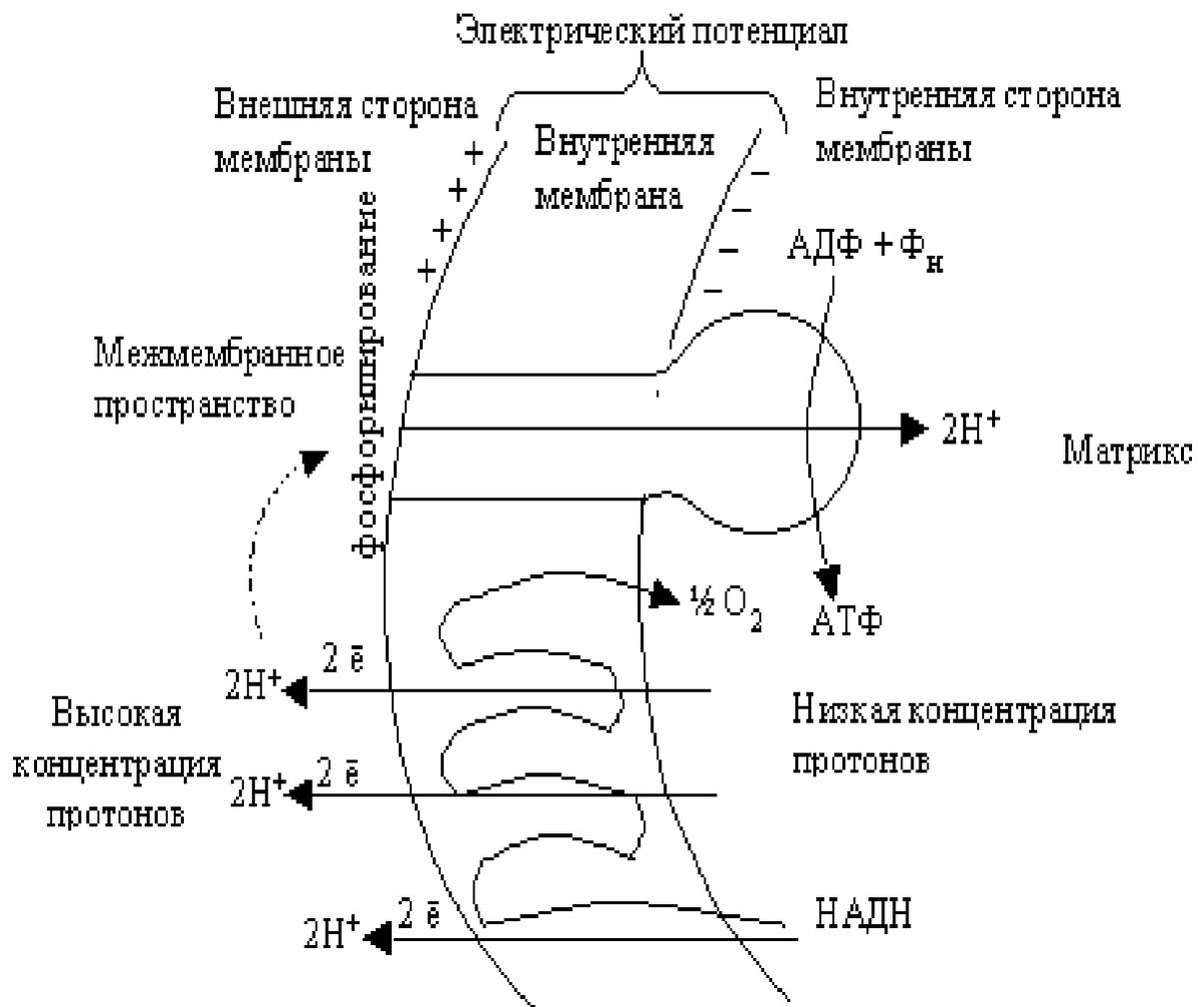


Рис. 5. Образование АТФ в митохондриях (хемиосмотическая теория)

Существует перекисная теория окисления Баха-Энглера (1897г.); подтверждена в 1955г. независимо Хайяши и Мэсоном – ^{18}O может включаться в ряд органических веществ непосредственно из $^{18}O_2$.

ЛАБОРАТОРНЫЕ РАБОТЫ по теме «ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ»

Лабораторная работа № I.–1.

Работа № I.–1.–1. Обнаружение дыхания растений

Материалы и оборудование: 2 стеклянные банки вместимостью 300–400 мл, 2 резиновые пробирки с отверстиями для воронки и трубки, 2 воронки, 2 изогнутые в виде буквы «П» стеклянные трубки длиной 18–20 см и диаметром 4–5 мм, 2 пробирки, химический стакан, раствор $\text{Ba}(\text{OH})_2$.

Растения: проросшие семена пшеницы, подсолнечника, кукурузы, гороха и др.

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

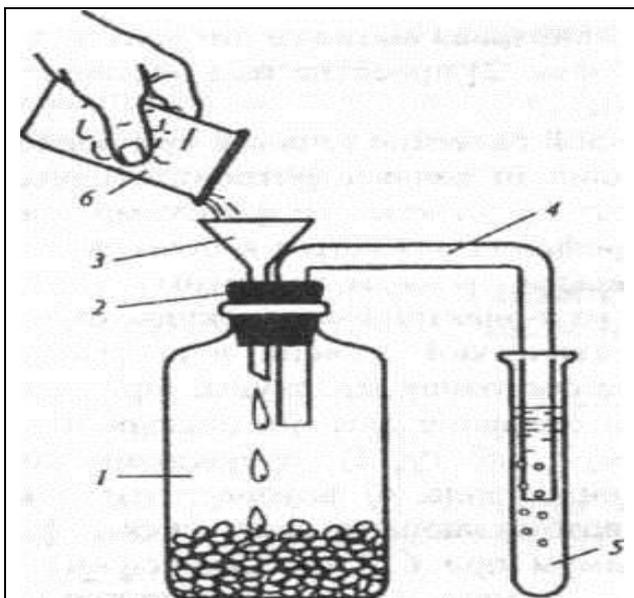
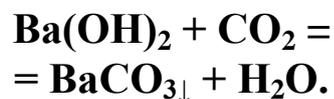


Рис. 6. Обнаружение углекислого газа, выделившегося при дыхании растений:

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:



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

Ход работы. В стеклянную банку насыпают 50–60 г проросших семян, плотно закрывают ее пробкой, в которую вставлены воронка и изогнутая стеклянная трубка (рис. 6) и оставляют на 1–1,5 ч. 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. Одновременно берут контрольную банку без семян, также закрывают ее резиновой пробкой с воронкой и стеклянной трубкой и ставят рядом с первой банкой.

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 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: зарисовать прибор, который помогает обнаруживать дыхание по выделению CO_2 , сделать подписи к рисунку, сделать вывод о выделении CO_2 в процессе дыхания.

Работа № I.–1.–2.

Определение интенсивности дыхания в чашках Конвея

Материалы и оборудование: чашки Конвея, вазелин, бюретки, штативы, фильтровальная бумага, ножницы, весы, разновесы, реактивы: 0,1 н $\text{Ba}(\text{OH})_2$; 0,1 н HCl , фенолфталеин. Растения: любые проростки и взрослые растения или их органы.

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. 7).

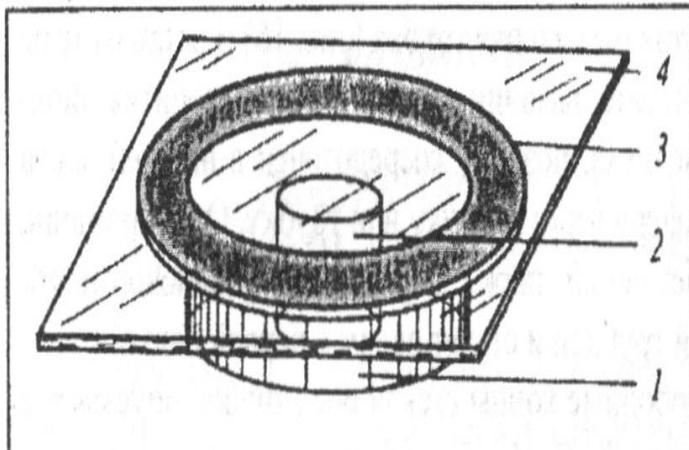


Рис. 7. Чашка Конвея:

- 1 – внешний цилиндр;
- 2 – внутренний цилиндр;
- 3 – шлиф чашки; 4 –
- стеклянная пластина со
- шлифом (крышка)

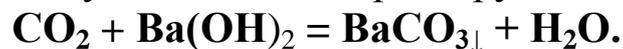
Чашка Конвея состоит из двух низких цилиндров — внешнего и внутреннего. Внутренний цилиндр меньшего диаметра закреплен в центре внешнего цилиндра. Он предназначен для раствора $\text{Ba}(\text{OH})_2$, который будет поглощать CO_2 . Свободный объем внешнего цилиндра (кольцо вокруг внутреннего цилиндра)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

Ход работы.

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

Во внешний круг чашки Конвея раскладывают навеску растительного материала массой 0,5–1,0 г. Во внутренний цилиндр наливают 1 или 2 мл 0,1 н $\text{Ba}(\text{OH})_2$. Шлиф чашки смазывают вазелином. 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 $\text{Ba}(\text{OH})_2$ оттитровывают 0,1 н HCl по фенолфталеину до исчезновения розовой окраски.

Одновременно с опытной ставят контрольную чашку Конвея (без навески). В нее наливают такой же объем раствора 0,1 н $\text{Ba}(\text{OH})_2$, закрывают притертой крышкой и оставляют рядом с опытной чашкой. Гидроксид бария в этой чашке реагирует с углекислым газом, изначально находившимся в ее объеме в составе воздуха. Избыток барита оттитровывают.

По разнице объемов раствора соляной кислоты, пошедшей на оттитровывание избытка $\text{Ba}(\text{OH})_2$ в контрольной и опытной чашках, вычисляют интенсивность дыхания (*И.д.*):

$$\text{И.д.} = \frac{2,2 (V_{\text{HClк}} - V_{\text{HClон}})}{Pt} \text{ ,мг CO}_2 \text{ / (г}\cdot\text{ч)}$$

где:

$V_{\text{HClк}}$ – объем 0,1н HCl , приходящийся на титрование избытка $\text{Ba}(\text{OH})_2$ в контрольной чашке;

$V_{\text{HClон}}$ – объем 0,1 н HCl , приходящийся на титрование избытка $\text{Ba}(\text{OH})_2$ в опытной чашке;

P – масса навески, г;

t – время, ч;

2,2 – коэффициент пересчета HCl в CO_2 (1 мл 0,1 н HCl или $\text{Ba}(\text{OH})_2$ эквивалентен 2,2 мг CO_2).

Задание: проделать опыт и вычислить интенсивность дыхания исследуемых объектов в зависимости от вариантов опыта.

Лабораторная работа № I.–2.

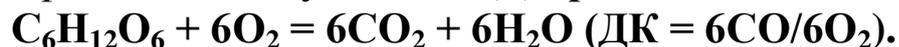
Работа № I.–2.–1.

Определение дыхательного коэффициента

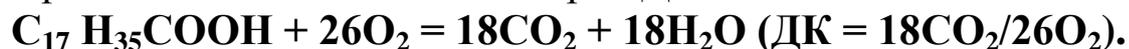
Материалы и оборудование: большая пробирка с хорошо пригнанной резиновой пробкой, в которую вставлена изогнутая под углом 90° тонкая стеклянная трубка, миллиметровая бумага, высокий стакан, вата, фарфоровая чашечка, пинцет, песочные часы на 5 мин, пипетка с оттянутым концом, фильтровальная бумага, стакан химический на 250 мл, подкрашенная вода, 20% раствор KOH .

Растения: *наклюнувшиеся семена пшеницы, подсолнечника, гороха.* Показателем химической природы субстрата, используемого для дыхания, может служить *дыхательный коэффициент* (ДК) – отношение объема CO_2 , выделяемого при дыхании, к объему поглощаемого O_2 .

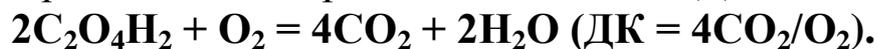
При окислении углеводов **ДК равен 1**:



При окислении белков или жиров **ДК меньше 1**:



При окислении органических кислот **ДК больше 1**:



Величина **ДК** зависит также от количества кислорода, поступающего к тканям, от состояния организма и фазы его онтогенеза. Прибор для определения **ДК** состоит из пробирки, в которую плотно вставляется пробка с изогнутой под прямым углом тонкой трубкой. К трубке присоединена измерительная шкала из миллиметровой бумаги либо градуируется трубка (рис. 8)

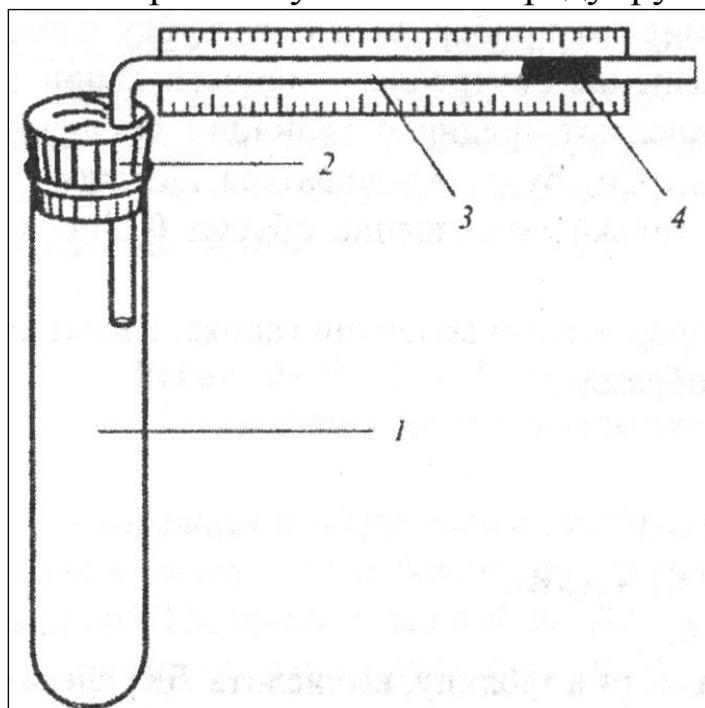


Рис. 8.

Прибор для

определения

дыхательного

коэффициента:

1 – пробирка, 2 –

резиновая пробка, 3 –

трубка с измерительной

шкалой, 4 – капля воды

В начале опыта в трубку вводится капля окрашенной воды. Ее передвижение будет успешным при чистой трубке, отмытой хромпиком. Если объемы поглощенного O_2 и выделенного CO_2 равны ($\text{ДК} = 1$), то капля в трубке передвигаться не будет. При величине **ДК** не равной 1, т.е. объемы поглощенного O_2 и выделенного CO_2 не соответствуют друг другу, капля смещается. Она будет перемещаться в сторону пробирки, если объем выделенного CO_2 будет меньше объема поглощенного O_2 , и давление в пробирке упадет ($\text{ДК} < 1$). Капля передвинется от пробирки к концу трубки при объеме выделенного CO_2 больше объема поглощенного O_2 , и давление в пробирке увеличится ($\text{ДК} > 1$). Данный метод определения

ДК позволяет получать хорошие сравнительные результаты.

Ход работы.

Пробирку заполняют проросшими семенами пшеницы до половины объема и плотно закрывают пробкой со стеклянной трубкой. Ставят пробирку в высокий стакан с ватой, чтобы избежать нагревания прибора от рук. В трубку вводят каплю подкрашенной воды пипеткой с оттянутым концом. За каплей в трубке наблюдают в течение 5 мин, чтобы убедиться в устойчивости ее положения. Следовательно, объем выделенного семенами пшеницы CO_2 равен объему поглощенного O_2 , а **ДК** = 1.

Семена пшеницы высыпают из пробирки и помещают в нее проросшие семена подсолнечника. Снова собирают прибор. Когда капля оторвется от края трубки, отмечают положение внутреннего мениска капли. Через каждые 5 мин 3 раза определяют ее смещение и вычисляют среднее расстояние, пройденное каплей за 5 мин (**А**). Оно соответствует разности между объемами поглощенного кислорода и выделенного CO_2 .

Затем пробирку открывают, проветривают и в верхней ее части над семенами помещают кольцо из фильтровальной бумаги, слегка смоченное раствором щелочи. Вновь собирают прибор, вводят в трубку каплю окрашенной воды. Отмечают смещение внутреннего мениска капли за 3 пятиминутных интервала. Вычисляют среднюю величину смещения (**В**). Выделенный же при дыхании CO_2 будет поглощаться щелочью, и второе смещение капли отразит только уменьшение объема O_2 , поглощенного при дыхании.

Все то же самое повторяют с проросшими семенами гороха. Расчет величины **ДК** проводят следующим образом.

Определяют величины **А** и **В**:

$$\mathbf{A} = \mathbf{O}_2 - \mathbf{CO}_2; \mathbf{CO}_2 = \mathbf{O}_2 - \mathbf{A}.$$

$$\mathbf{B} = \mathbf{O}_2, \text{ следовательно, } \mathbf{CO}_2 = \mathbf{B} - \mathbf{A}.$$

$$\text{Вычисляют } \mathbf{ДК}: \mathbf{ДК} = (\mathbf{CO}_2/\mathbf{O}_2 = (\mathbf{B} - \mathbf{A})/\mathbf{B}).$$

Результаты заносят в таблицу.

Задание: результаты опыта занести в таблицу, вычислить **ДК**; сделать выводы о химической природе веществ, используемых для дыхания прорастающими семенами пшеницы, подсолнечника, гороха.

Лабораторная работа № I.–3. Изучение ферментных систем дыхания

Процессы дыхания в клетках обеспечиваются активностью участвующих в них ферментов – *оксидоредуктаз*. Эти ферменты катализируют реакции переноса электронов от окисляемого субстрата – донора электронов к акцептору электронов.

О многих реакциях электрон переносится вместе с протоном, т. е. путем переноса атомов водорода от донора к акцептору. Оксидоредуктазы, катализирующие перенос водорода, называют *дегидрогеназами*. Акцептором электронов может служить кислород или различные соединения, так называемые промежуточные акцепторы. Оксидоредуктазы, которые катализируют перенос электронов на молекулярный кислород или на кислород пероксида водорода и органических перекисей, называют *оксидазами*. В дыхательной цепи митохондрий конечной (терминальной) оксидазой является *цитохромоксидаза*.

Многие другие оксидазы катализируют реакции окисления, не связанные с дыхательной цепью митохондрий. Они завершают многочисленные окислительные процессы, часто происходящие вне митохондрий. Такие оксидазы, как каталаза и пероксидаза, выполняют функцию защиты клетки от сильных окислителей оксидов водорода, возникающих в процессе метаболизма. Среди митохондриальных оксидаз, не связанных с электрон–транспортной цепью митохондрий, выделяют группу цианидустойчивых оксидаз, получивших название *альтернативных оксидаз*.

Ткани растения, отличающиеся интенсивным метаболизмом, характеризуются интенсивным дыханием и высокой активностью оксидоредуктаз. Активность этих ферментов различается в тканях, выполняющих в растении разные функции.

Работа № I.–3.–1. Качественная реакция с тетразолием на общую дегидрогеназную активность тканей

Материалы и оборудование: микроскоп, предметные и покровные стекла, часовые стекла, лезвие безопасной бритвы, термостат на 30–35°C, 0,1%–ный раствор трифенилтетра–золий хлористый (ТТХ), приготовленный на 0,87%–ном водном растворе

K₂HPO₄.

Растения: наклюнувшиеся и набухшие семена кукурузы, подсолнечника, фасоли.

Метод обнаружения дегидрогеназ основан на том, что соли тетразолия при восстановлении меняют свою окраску: в окисленном состоянии они бесцветны, а в восстановленном – окрашены. Дегидрогеназы – ферменты, катализирующие дегидрирование дыхательного субстрата. Дыхательный субстрат является донором водорода. Активированный дегидрогеназами водород дыхательного субстрата передается ими на другой фермент – переносчик водорода. Этот фермент передает водород дальше следующему ферменту – акцептору водорода и так далее по дыхательной цепи. Соли тетразолия в силу того, что они имеют низкий окислительно–восстановительный потенциал, способны перехватывать водород, становясь его акцепторами. Чем больше имеется в тканях восстановленных дегидрогеназ, тем больше молекул тетразолия может восстановиться.

Восстановленные формы солей тетразолия – формазаы – представляют собой интенсивно окрашенные соединения. Формазаы не окисляются вновь на воздухе, что делает их незаменимыми в гистохимии. В настоящей работе используется **трифенилтетразолий хлористый (ТТХ)**.

Ход работы.

В часовое стекло с небольшим количеством раствора ТТХ (2–3 мл) помещают срезы, сделанные с семян. Толщина срезов 0,5–1 мм. При наличии в тканях активных дегидрогеназ спустя 30–60 мин на срезах появляется окрашивание. Для ускорения окрашивания срезы можно поместить в термостат с температурой 30–35°C. После появления окраски срезы просматривают под микроскопом или лупой. По интенсивности окраски делают сравнительную оценку дегидрогеназной активности разных тканей.

Для уверенности, что окраска обусловлена активностью ферментов, необходимо ставить контроль со срезами, в которых ферменты инактивированы. Для этого срезы кипятят в воде 2–3 мин, эти убитые срезы используют в тех же реакциях, что и живые.

После образования окраски в срезах их рассматривают под лупой или микроскопом при малом увеличении и устанавливают локализацию дегидрогеназной активности в тканях. Делают рисунки живых и убитых срезов.

О величине дегидрогеназной активности отдельных тканей можно судить также по скорости появления в них окраски, обусловленной формой заноз. Там, где окраска появляется раньше, там и самая высокая активность этих ферментов.

Работа № I.–3.–2.

Количественное определение активности дегидрогеназ

Материалы и оборудование: стеклянные бюксы, весы торсионные, лезвия безопасной бритвы, 0,1%–ный раствор ТТХ в 0,87%–ном растворе K_2HPO_4 , 0,87%–ный раствор K_2HPO_4 , этанол, медицинский шприц, мерные цилиндры на 10 мл.

Растения: набухшие (но не проросшие) семена и проростки бобов, фасоли, тыквы, спящие и прорастающие почки деревьев.

Окраска тканей разных растений тетразолием позволяет количественно оценить их дегидрогеназную активность.

Ход работы.

Зародыши освобождают от семенной кожуры, с почек снимают чешуи. Берут по две навески (200–300 мг) исследуемых объектов – семядолей или почек без чешуи. Разрезают лезвием безопасной бритвы на тонкие пластинки толщиной 1–2 мм. Срезы разных объектов помещают в отдельные стеклянные бюксы. В один бюкс наливают 10 мл раствора ТТХ, в другой – 10 мл 0,87%–ного раствора K_2HPO_4 . Затем все срезы в обоих вариантах инфильтрируют этими же растворами с помощью медицинского шприца. После инфильтрации срезы переносят вновь в бюксы, закрывают крышками и помещают на 30 мин в термостат с температурой 37°C. Срезы в бюксах с раствором ТТХ приобретают красный цвет, интенсивность которого зависит от активности дегидрогеназ.

Затем срезы каждой пробы вынимают из бюкса и растирают в ступке с небольшим количеством этанола. Содержимое ступки переносят в мерный цилиндр и доводят этанолом до определенного объема (5–10 мл), выбранного по интенсивности окраски раствора, чем интенсивнее окраска, тем больший можно выбрать объем. Остатки измельченных образцов должны полностью обесцветиться. После растирания пробы центрифугируют, и полученный экстракт, окрашенный формазаном, сразу колориметрируют на ФЭКе при синем светофильтре. Если в исследуемых тканях имеется хлорофилл и контрольная вытяжка окрашивается в зеленый цвет, а опытная –

вместо красного в бурый, то колориметрирование проводят при зеленом светофильтре, что значительно снижает помехи, обусловленные дополнительным зеленым окрашиванием. Об активности дегидрогеназ судят по разнице в оптической плотности между величиной показаний ФЭКа в опытной и контрольной пробах. Для получения достоверных данных по активности дегидрогеназ в данном объекте исследование необходимо повторить не менее 3 раз. Величину дегидрогеназной активности в данных объектах выражают в относительных единицах, исходя из разницы в величинах оптической плотности опытной (с ТТХ) и контрольной (без ТТХ) проб.

Работа № I.–3.–3.

Определение активности каталазы

Материалы и оборудование: лупа, предметные и часовые стекла, лезвие безопасной бритвы, спиртовка, 5%–ный раствор пероксида водорода.

Растения: проростки кукурузы, бобов, тыквы, листья элодеи.

Каталаза в клетках выполняет функцию обезвреживания очень активного и потому опасного для живых клеток окислителя – пероксида водорода, катализируя реакцию $2\text{H}_2\text{O}_2 = 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$. Этот фермент особенно активен в молодых растущих тканях. Он активен также в зеленых листьях, где участвует в процессе фотодыхания у C_3 – растений. Для количественного определения активности каталазы можно использовать и газометрический метод.

Ход работы.

С проростков делают срезы толщиной 0,5–1 мм, а с побегов элодеи отрывают отдельные листья. Часть срезов и листьев убивают, нагревая их в капле воды на предметном стекле над пламенем спиртовки. Живые и убитые срезы и листья помещают в воду на часовое стекло и добавляют несколько капель раствора пероксида водорода. Под лупой наблюдают появление пузырьков газа у поверхности живых срезов и листьев. Это выделяется кислород в результате разложения пероксида под воздействием каталазы. Отмечают отсутствие пузырьков у убитых объектов.

Задание: описать опыт и сделать вывод о наличии активности каталазы в живых тканях и об отсутствии ее в мертвых.

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

–А–

Абсцизовая кислота – соединение терпеноидной природы. Синтезируется из мевалоновой кислоты, а также из продуктов распада ксантофиллов. Основными органами ее синтеза являются стареющие листья. Она накапливается в хлоропластах, хотя синтезируется в цитозоле.

Автолиз – это процесс, связанный с саморастворением живых клеток и тканей под действием их собственных гидролитических ферментов, разрушающих структурные молекулы. Происходит в организме при некоторых физиологических процессах (например, метаморфоз, автотомия и др.), в очагах омертвения, а также после смерти. У растений автолизом сопровождается дифференциация клеток, которые функционируют после смерти (например, трахеид или члеников сосудов). Частичный автолиз происходит и при созревании клеток флоэмы – члеников ситовидных трубок.

Автотроф – это организм, синтезирующий органические соединения из неорганических, используя при этом энергию солнечного света.

Автотрофы составляют первый ярус в пищевой пирамиде (первые звенья пищевых цепей). Именно они являются первичными продуцентами органического вещества в биосфере, обеспечивая пищей гетеротрофов. Следует отметить, что иногда резкой границы между автотрофами и гетеротрофами провести не удастся. Например, одноклеточная эвглена на свету является автотрофом, а в темноте – гетеротрофом. Автотрофных организмов классифицируют на фотоавтотрофов и хемоавтотрофов.

Автотрофность – свойство целостного растительного организма, которое определяется не только способностью синтезировать органическое вещество из углекислого газа и воды, используя энергию Солнца, но также способностью растений (в отличие от животных) извлекать и метаболизировать минеральные элементы почвенной или водной среды. Растения как первичные продуценты служат для животных и человека источником не только углеводов, но и минеральных элементов, поступающих в гетеротрофные организмы в составе органических молекул и комплексов, а также в виде ионов в сбалансированных концентрациях.

После гибели организмов и разложении из остатков минеральные элементы вновь могут использоваться растениями. Растения и микроорганизмы – центральное звено, обеспечивающее циркуляцию в биосфере элементов минерального питания, необходимых для жизнеобеспечения всех организмов планеты.

Автофагосома – это эндоплазматическая область, ограниченная двумя мембранами ЭР. После окончательного формирования автофагосомы, т.е. полного отделения от цитозоля, цитоплазма в ней деградирует, внутренняя мембрана разрушается. Автофагосомы имеют кислый рН и содержат много кислых гидрологических ферментов.

Азот – достаточно инертный при нормальных условиях двухатомный газ без цвета, вкуса и запаха. Является элементом главной подгруппы пятой группы второго периода периодической системы химических элементов Д.И.Менделеева, с атомным номером 7. Обозначается символом N (лат. *nitrogenium*, то есть «рождающий селитру») и имеет формулу N₂. Первооткрывателем азота считается Даниэль Резерфорд.

Азот, в форме двухатомных молекул N₂ составляет большую часть атмосферы, где его содержание составляет 75,6% (по массе) или 78,08% (по объёму), то есть около 3,87×10¹⁵ т. Содержание азота в земной коре, по данным разных авторов, составляет (0,7–1,5)×10¹⁵ т (причём в гумусе – порядка 6×10¹⁰ т), а в мантии Земли – 1,3×10¹⁶ т. Такое соотношение масс заставляет предположить, что главным источником азота служит верхняя часть мантии, откуда он поступает в другие оболочки Земли с извержениями вулканов. Масса растворённого в гидросфере азота, учитывая, что одновременно происходят процессы растворения азота атмосферы в воде и выделения его в атмосферу, составляет около 2×10¹³ т, кроме того примерно 7×10¹¹ т азота содержится в гидросфере в виде соединений.

Азот является элементом, необходимым для существования животных и растений, он входит в состав белков (16–18% по массе), аминокислот, нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, хлорофилла, гемоглобина и др. В составе живых клеток по числу атомов азота около 2%, по массовой доле – около 2,5% (четвёртое место после водорода, углерода и кислорода). В связи с этим значительное количество связанного азота содержится в живых организмах, «мёртвой органике» и дисперсном веществе морей и океанов. Это количество оценивается примерно в 1,9×10¹¹ т. В результате процессов гниения и разложения азотсодержащей органики, при условии

благоприятных факторов окружающей среды, могут образоваться природные залежи полезных ископаемых, содержащие азот, например, «чилийская селитра» (нитрат натрия с примесями других соединений), норвежская, индийская селитры.

Адаптация (позднелат. *adaption* – приспособление, прилаживание) – это генетически детерминированный процесс формирования защитных систем организма, обеспечивающих устойчивость и протекание онтогенеза в ранее неблагоприятных для него условиях. Адаптация включает все процессы (анатомические, морфологические, физиологические, поведенческие, популяционные и др.) от самой незначительной реакции организма на изменения внешних или внутренних условий, которая способствует повышению устойчивости, до выживания конкретного вида. Сохранение жизни на Земле является результатом непрерывной адаптации живых существ.

Адаптация активная – это тип формирования защитных механизмов, при котором обязательным условием выживания является индукция синтеза ферментов с новыми свойствами или новых белков, обеспечивающих защиту клетки и протекание метаболизма в ранее непригодных для жизни условиях. Конечным результатом такой адаптации является расширение экологических границ жизни растения.

Адаптации онтогенетические (фенотипические) – обеспечивают выживание данного индивида. Они не связаны с генетическими мутациями и не передаются по наследству.

Адаптация пассивная – этот тип адаптации характеризуется тем, что растительный организм «уходит» от повреждающего действия стрессора или сосуществования с ним. Например, переход в состояние покоя, способность растений изолировать «агрессивные» соединения, такие как тяжелые металлы, в стареющих органах, тканях или вакуолях, т.е. сосуществовать с ними. Настоящим «уходом» от действующего фактора является очень короткий онтогенез растений – эфемеров, позволяющий им сформировать семена до наступления неблагоприятных условий.

Адаптация срочная – в основе лежит образование и функционирование шоковых защитных систем. Происходит при быстрых и интенсивных изменениях условий обитания. Эти системы обеспечивают лишь кратковременное выживание при повреждающем действии фактора и тем самым создают условия для формирования более надежных долговременных механизмов адаптации.

Адаптации эволюционные (филогенетические) – это адаптации, возникающие в ходе эволюционного процесса (филогенеза) на основе генетических мутаций, отбора и передающиеся по наследству. Результатом таких адаптаций является оптимальная подгонка организма к среде обитания. Системы выживания, сформированные в ходе эволюции наиболее надежны. Они, как правило, функционируют в течение всего онтогенеза не только в стрессорных, но и в оптимальных условиях.

Аддитивность – действие смеси элементов в растворе равно сумме действия каждого отдельного элемента.

Адсорбция обменная – осуществляется, когда ионы, адсорбированные на стенках межфибрилярных полостей выделяются в солевой раствор путем обмена, причем адсорбированный ион вытесняется ионом, который содержится в солевом растворе в избытке. Например, если корень, выдержанный ранее в растворе кальция, перенести в раствор калия, то кальций будет выделяться из корня в раствор. Если же корень поместить в дистиллированную воду, то это не произойдет.

Аппарат Гольджи – органоид клетки, состоящий из 5–10 диктисом, расстояние между которыми составляет 20–25 нм. Участвует в образовании плазмалеммы и клеточной стенки, синтезе полисахаридов. С помощью его везикул происходит транспорт веществ к плазмалемме. В одной клетке может находиться от 1 до 30 аппаратов Гольджи, а в железистых – до нескольких сотен.

Апоптоз – программная смерть, например, растительной клетки и его биологический смысл заключается в том, чтобы ценой гибели части клеток спасти жизнь всего организма.

Проходит «незаметно» для соседних клеток. Его основная «цель» – «разобрать» клетку на составные части и строительные материалы, которые потом можно будет использовать для метаболизма других клеток. Типичные признаки апоптоза – конденсация и дробление ядра, разрыв нити ДНК на олигонуклеосомные фрагменты, формирование апоптозных телец – мембранных структур, содержащих фрагменты ДНК. При этом цитоплазматическая мембрана остается интактной до образования апоптозных телец. В процессе апоптоза клетка резко уменьшается в объеме, протопласт съеживается, а мембрана приобретает складчатость. Далее разрыхляется хроматин. Уровень ядерного гетерохроматина увеличивается, и он перемещается к краям ядра. Ядерная ДНК разрывается на фрагменты длиной

приблизительно 50 тыс. пар оснований. В дальнейшем такие фрагменты под действием Ca^{2+} -зависимой эндонуклеазы разрываются на олигонуклеосомные фрагменты длиной около 180 пар оснований. Апоптозные тельца с фрагментами ДНК мигрируют из центра клетки к ее периферии

Актин – сократительный белок. В растительной клетке входит в состав цитозоля. Может находиться в мономерной форме или образовывать длинные, тонкие (7 нм) нити – микрофиламенты, которые то образуются, то разрушаются. Это определяет такие свойства цитозоля, как вязкость, переход из состояния золя в гель и обратно, скорость движения цитозоля.

Альдолаза – очень распространенный фермент. В процессе дыхания участвует в расщеплении неустойчивой молекулы фруктозо-1,6-дифосфата на две триозы: *3-фосфоглицериновый альдегид (ФГА)* и *фосфодиоксиацетон(ФДОА)*. Участвующий в темновой фазе фотосинтеза, где она работает в обратном направлении: катализирует образование из ФГА и ФДОА фруктозо-1,6-дифосфата.

Ассимиляция первичная – это процесс включения элементов минерального питания в органические молекулы, такие как нуклеиновые и аминокислоты, липиды, кофакторы ферментов, пигменты.

Анаэробная фаза дыхания – см. гликолиз.

Анабиоз – это особое состояние организма, когда жизненные процессы в нем настолько замедлены, что отсутствуют видимые проявления жизни.

Антиоксиданты – это вещества, связывающие свободные радикалы или замедляющие вызываемые ими процессы. Продлевают жизнь клеток.

Аноксия – (от греч. *an-* частица отрицания и новолатин. *oxi-* кислород) – это процесс связан с отсутствием кислорода в окружающей среде.

Антогонизм – (от греч. *anti*–против, *agonizomai*– борюсь) – это такой тип взаимодействия, при котором физиологический эффект действия солей меньше, чем от действия каждой соли, взятой в отдельности. Например, действие ионов калия и кальция. Известно, что калий увеличивает, а кальций уменьшает гидрофильность цитоплазмы.

Амилопласты – неокрашенные пластиды. Внешне похожи на пропластиды, но содержат гранулы крахмала. Их название происходит

от амилозы – линейного, растворимого в воде полисахарида, состоящего из α (1→4)глюкопиранозильных единиц, основного компонента крахмала. Амилопласты обычно присутствуют в клетках запасующих органов.

Ауксин – это гормон роста, обладает высокой физиологической активностью. По химической природе это β -индолилуксусная кислота (ИУК), являющаяся производным индола (C_8H_7N). Синтезируется в растении из аминокислоты триптофана. Физиологическая роль в растительном организме:

- влияет на рост клетки в фазах растяжения;
- стимулирует рост клеток камбия;
- обуславливает взаимодействие отдельных органов;
- регулируют коррелятивный рост.

Аэротропизм – это изгибание побегов и корней в направлении поступления кислорода. Является частным случаем хемотропизма.

–Б–

Белки теплового шока (БТШ) – являются последним «рубежом обороны» живой растительной клетки, и запускается в случаях, если повреждающее действие высокой температуры превышает защитные возможности морфо–анатомических и физиологических приспособлений растительного организма.

Система БТШ – очень древняя и консервативная и возникла задолго до появления на Земле зеленых растений. Функция БТШ у прокариот заключается в обеспечении выживания индивидуальной клетки при экстремальных температурах. Растения же, как правило, состоят из огромного количества клеток, каждая из которых подобно прокариотическим клеткам отвечает на гипертермию индукцией экспрессии генов теплового шока и тем самым запускает программу собственного выживания. Интересно, что растение как целый организм не может контролировать работу системы теплового шока в собственных клетках. Это означает, что БТШ в растении ведут себя так, как если бы они функционировали в изолированной клетке, а не в составе многоклеточного организма.

Биологический насос – см. ионный насос.

Биологические часы – совокупность внутренних процессов, происходящих в растительном организме, обеспечивающих изменение времени. Физиологическая природа данного явления не известна.

Предполагают, что она связана с фотопревращением фитохрома.

Брассины или **брассиностероиды** – это стероидные вещества, содержащиеся в растительных организмах, которые обладают гормональным действием.

Брожение – это метаболический процесс, при котором регенерируется АТФ, а продукты расщепления органического субстрата могут служить одновременно и донорами, и акцепторами водорода или это внутренний окислительно-восстановительный процесс, при котором акцептором электронов служит органическая молекула и суммарная степень окисления образующихся продуктов, отличается от степени окисления сбраживаемого вещества. Брожение не высвобождает всю имеющуюся в молекуле энергию, поэтому промежуточные продукты брожения могут использоваться в ходе клеточного дыхания.

Брожение – это анаэробный (происходящий без участия кислорода) метаболический распад молекул питательных веществ, например глюкозы. По выражению Луи Пастера, «брожение – это жизнь без кислорода». Большинство типов брожения осуществляют микроорганизмы – облигатные или факультативные анаэробы. В ходе брожения происходит частичное окисление субстратов, при котором водород переносится на NAD^+ (никотинамидадениндинуклеотид). В ходе других этапов брожения его промежуточные продукты служат акцепторами водорода, входящего в состав NADH ; в ходе регенерации NAD^+ они восстанавливаются, а продукты восстановления выводятся из клетки.

Конечные продукты брожения содержат химическую энергию (они не полностью окислены), но считаются отходами, поскольку не могут быть подвергнуты дальнейшему метаболизму в отсутствие кислорода (или других высоко-окисленных акцепторов электронов) и часто выводятся из клетки. Следствием этого является тот факт, что получение АТФ брожением менее эффективно, чем путём окислительного фосфорилирования, когда пируват полностью окисляется до двуокиси углерода. В ходе разных типов брожения на одну молекулу глюкозы получается от двух до четырех молекул АТФ (около 36 молекул путём аэробного дыхания). Стандартные примеры продуктов брожения – этанол (этиловый спирт), молочная кислота, водород и углекислый газ. Однако продукты брожения могут быть более экзотическими, такими как масляная кислота, ацетон, пропионовая кислота, 2,3-бутандиол и др.

Основными типами брожения являются:

© **Спиртовое брожение** (осуществляется дрожжами и некоторыми видами бактерий), в ходе него пируват расщепляется на этанол и двуокись углерода. Из одной молекулы глюкозы в результате получается две молекулы питьевого спирта (этанола) и две молекулы углекислого газа. Этот вид брожения очень важен в производстве хлеба, пивоварении, виноделии и винокурении. Если в закваске высока концентрация пектина, может также производиться небольшое количество метанола. Обычно используется только один из продуктов; в производстве хлеба алкоголь улетучивается при выпечке, а в производстве алкоголя двуокись углерода обычно уходит в атмосферу, хотя в последнее время её стараются утилизировать.

© **Молочнокислое брожение**, в ходе которого пируват восстанавливается до молочной кислоты, осуществляют молочнокислые бактерии и другие организмы. При сбраживании молока молочнокислые бактерии преобразуют лактозу в молочную кислоту, превращая молоко в кисломолочные продукты (йогурт, простокваша и др.); молочная кислота придаёт этим продуктам кисловатый вкус.

Молочнокислое брожение происходит также в мышцах животных, когда потребность в энергии выше, чем обеспечиваемая дыханием, и кровь не успевает доставлять кислород. Обжигающие ощущения в мышцах во время тяжелых физических упражнений соотносятся с получением молочной кислоты и сдвигом к **анаэробному гликолизу**, поскольку кислород преобразуется в двуокись углерода аэробным гликолизом быстрее, чем организм восполняет запас кислорода; а болезненность в мышцах после физических упражнений вызвана микротравмами мышечных волокон. Организм переходит к этому менее эффективному, но более скоростному методу производства АТФ в условиях недостатка кислорода. Затем печень избавляется от излишнего лактата, преобразуя его обратно в важное промежуточное звено гликолиза – пируват.

Считается, что анаэробный гликолиз был первым источником энергии для общих предков всех живых организмов до того, как концентрация кислорода в атмосфере стала достаточно высокой, и поэтому эта форма генерации энергии в клетках – более древняя. За очень редкими исключениями она существует и у всех ныне живущих клеток.

© **Уксуснокислое брожение** осуществляют многие бактерии. Уксус (уксусная кислота) – прямой результат бактериальной ферментации. При мариновании продуктов уксусная кислота предохраняет пищу от болезнетворных и вызывающих гниение бактерий.

Биологическое окисление – это многоступенчатый ферментативный процесс, сопровождаемый выделением энергии.

–В–

Вакуоль – органелла, заполненная жидкостью и окруженная одинарной мембраной – тонопластом. Характерна только для растительной клетки. Возникает из цистерн эндоплазматического ретикулума. Вакуоли растительной клетки весьма разнообразны по форме, размеру, своему содержимому и функциональной роли. Отдельная клетка может содержать несколько видов вакуолей. Вакуоли не просто пассивно накапливают продукты метаболизма, а активным образом участвуют в биохимическом круговороте веществ в клетке.

Вакуолярный сок – содержит минеральные ионы, вещества первичного обмена – органические кислоты и их соли, углеводы, пектиновые соединения, белки, а также вещества вторичного синтеза – фенолы, танины, флавоноиды, пигменты, алкалоиды. Большинство ферментов, обнаруженных в вакуолях являются гидролитическими.

Визукула – структурная единица аппарата Гольджи, которая представлена пузырьками разного диаметра, отделяются от периферической части диктисомы.

Видимый свет – эта та часть спектра, длина волны которого приходится на область от 380 до 720 нм. Здесь располагаются известные цвета радуги: фиолетовый, синий, голубой, зеленый, желтый, оранжевый и красный. К этой области со стороны наиболее коротких волн примыкает ультрафиолетовая радиация, а со стороны более длинных – инфракрасная радиация. Лист поглощает 85% видимого света, пропускает 5% и отражает 10%.

Вегетационный метод – это один из способов выращивания растений в искусственных условиях в особых вегетационных стеклянных или металлических сосудах, заполненных водой (водная культура), песком (песчаная культура) или почвой (почвенная культура). Впервые данный метод был применен французом Ж.Б.

Буссенго в 1837 году.

Возраст собственный (календарный) – это время от момента заложения органа до настоящего времени.

Возраст общий (физиологический) – это общий возраст материнского организма.

Возрастные изменения – это обусловленные возрастом структурные и физиолого-биохимические изменения организма и его отдельных частей, возникающие в течение онтогенеза. Они могут усиливаться или ослабляться под влиянием внешних условий. Возрастные изменения являются основными внутренними факторами, определяющими онтогенез.

–Г–

Галофиты (от греч. *galos* – соль, *phyton* – растение) – это растения, имеющие специальные приспособления для нормального завершения онтогенеза в условиях высокой засоленности в почве.

Гиалоплазма – см. цитозоль.

Гиббереллины – большая группа соединений, которая является стимуляторами роста растений, ускоряют развитие листы, созревание семян. В настоящее время известно около 80 гиббереллинов, причем более 20 из них – естественные гормоны высших растений, а остальные встречаются только у грибов.

Основной структурной гиббереллинов считается гиббереллин **ГК₉**. Остальные гиббереллины рассматриваются как его производные. Гиббереллины неустойчивы и быстро разрушаются в кислой или щелочной среде. Наибольшей биологической активностью чаще обладает гибберелловая кислота (**ГК₃**), отличающаяся от **ГК₉** наличием гидроксильных групп у углеродов (отмечены стрелками) и двойной связью. У высших растений наиболее богаты гиббереллинами быстрорастущие ткани; они содержатся в незрелых семенах и плодах, проростках, развёртывающихся семядолях и листьях.

Гиббереллины получают главным образом микробиологическим способом из продуктов жизнедеятельности грибов рода *Fusarium*.

Гиббереллины открыты японским учёным Е.Куросава (1926) при исследовании болезни риса (чрезмерном его росте), вызываемой грибом *Gibberella fujikuroi* Sow. В 1935 японский учёный Т.Ябута выделил гиббереллины из этого гриба в кристаллическом виде и дал

им существующее название.

Гиббереллины применяют в практике растениеводства для повышения выхода волокна конопли и льна, для увеличения размеров ягод у бессемянных сортов винограда, для повышения урожайности трав, стимуляции прорастания семян (обработка гиббереллинами нарушает состояние покоя тканей и оказывает стратифицирующее действие на семена; при естественном выходе семян из состояния покоя содержание эндогенных гиббереллинов повышается) и др. Так как гиббереллины вызывают резкое ускорение роста зелёной массы растений, применение их должно сопровождаться усилением питания растений. Для ускоренного созревания томатов, черешни, яблок, а также для предотвращения полегания злаковых культур, используют обработки растений веществами, тормозящими действие гиббереллинов, например, этефон (способствует ускорению созревания томатов, черешни, яблони).

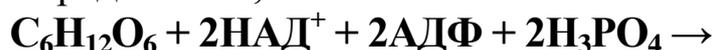
Гелиотропные органы (от греч. *helios* – солнце) – это положение органов растительного организма, которое практически всегда направлено к солнцу. См. **фототропизм**.

Гель – вязкий коллоидный раствор цитозоля.

Геотропизм – способность растений воспринимать действие силы тяжести и реагировать на него. Бывает положительный и отрицательный.

Гемицеллюлозы – являются производными пентоз и гексоз и представляют собой гетерогенную группу полисахаридов, в которую входят ксилоглюканы, ксиланы и глюкоманнаны. Они связываются с поверхностью целлюлозных микрофибрилл и сшивают их в сеть. Кроме того, гемицеллюлозы предотвращают трение микрофибрилл целлюлозы друг о друга, поскольку действуют, как смазка, по которой осуществляется скольжение целлюлозных волокон.

Гликолиз – процесс постепенного превращения сахара (глюкозы) в пируват, в результате которого клетка обогащается энергией. Является первой, анаэробной фазой дыхания. Для своего осуществления он не нуждается в специальных органеллах. Может происходить в пластидах, цитозоле и нуклеоплазме. Эволюционно наиболее древний способ добывания энергии, известный почти у всех живых организмов. Предположительно гликолиз появился более 3,5 млрд. лет назад у первичных прокариотов. Суммарное уравнение гликолиза можно представить, как:



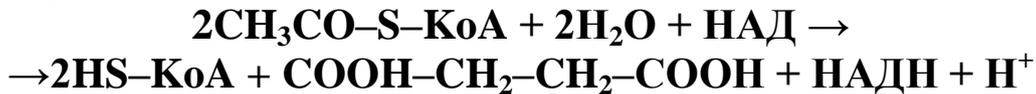


Гликолитический путь представляет собой 10 последовательных реакций, каждая из которых катализируется отдельным ферментом.

Процесс гликолиза условно можно разделить на два этапа. Первый этап, протекающий с расходом энергии 2 молекул АТФ, заключается в расщеплении молекулы глюкозы на 2 молекулы глицеральдегид-3-фосфата. На втором этапе происходит НАД-зависимое окисление глицеральдегид-3-фосфата, сопровождающееся синтезом АТФ. Сам по себе гликолиз является полностью анаэробным процессом, то есть не требует для протекания реакций присутствия кислорода.

Глиоксилатный цикл – осуществляется в глиоксисомах – специальных органеллах, окруженных одинарной мембраной.

Суммарное уравнение глиоксилатного цикла можно записать как:



Физиологическое значение – жиры превращаются в углеводы.

Глюконеогенез – это процесс синтеза сахаров в результате обращения реакции гликолиза.

Гормоны растений (от греч. *hormone* – побуждающий, вызывающий) – это вещества, образующиеся в очень малых количествах, в одной части растения, транспортирующиеся в другую его часть, вызывающие там специфическую ростовую или формообразовательную реакцию. В настоящее время у растений различают пять основных типов гормонов: ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовую кислоту, этилен.

Гормоны эндогенные – это гормоны, образующиеся в клетках растения.

Градиент (от лат. *gradiens* – шагающий) – это постепенное количественное изменение количественных морфологических, биохимических или функциональных свойств вдоль одной оси тела или его органа. Различают градиенты структурные, физиологические, концентрационные, давления, электро-физиологические, газообменные и др. Считается, что наличие градиентов является главным фактором происхождения полярности.

Гранулярная мембрана – мембрана на поверхности которой располагаются рибосомы.

Грана – компактная стопка тилакоидов хлоропласта.

Движения растений – это изменения расположения органов растительного организма в пространстве, обусловленные разными внешними факторами. Так, для лучшего поглощения света, листья должны располагаться под определенным углом к его лучам, для более быстрого поглощения солей и воды корни сами должны двигаться к ним. В основе движений лежит универсальное свойство живой материи – раздражимость.

Детерминация (от лат. *determinare* – определять) – это приобретение клеткой, тканью, органом, организмом, способности к реализации определенной наследственных форм. В результате из общего запаса наследственной информации, свойственной данному генотипу, реализуется только определенная ее часть.

Диафототропизм – способность растения располагать листовые пластинки перпендикулярно падающим на них лучам света.

Диктисома – структурная единица аппарата Гольджи, состоящая из пачки плоских округлых цистерн (или представлена плоским мешочком) – тонкий в центре и толстый по периферии, окруженный мембранной. Между диктисомами располагаются тонкие слои цитозоля.

Дифференциация клетки – это процесс специализации клетки для выполнения той или иной функции, приводящий к возникновению специфичной формы клетки. Процесс дифференциации клетки в её онтогенезе является составной частью дифференциации ткани и органа в онтогенезе всего растения. Особенности дифференциации растительной клетки во многом связаны с изменениями в структуре её клеточной стенки.

Дифференцировка – это возникновение структурных и функциональных различий между клетками, а значит, между тканями и органами в процессе развития растения. В результате дифференцировки растянувшиеся клетки превращаются в специализированные в строгом соответствии с функцией той ткани, в состав которой данная клетка входит. Выделяют следующие типы дифференцировки: структурную, биохимическую, физиологическую.

Дифференцировка структурная (морфологическая) – это возникновение различий по морфологическим признакам. На клеточном уровне она выражается в различной толщине и структуре клеточной стенки, форме клеток, разной степени вакуолизации,

особенностях развития тех или иных органелл.

Дифференцировка биохимическая – это возникновение различий в составе белков–ферментов, в способности к синтезу запасных веществ или вторичных метаболитов и в других изменениях в клетке, влияющих на обмен веществ.

Дифференцировка физиологическая (функциональная) – это возникновение различий между клетками, приводящих к выполнению ими разных функций, например между клетками разных тканей. Биохимическая дифференцировка предшествует другим ее типам. В этой фазе возникает многообразие клеток, при этом может происходить как усложнение, так и упрощение структуры клетки.

Доминирование апикальное (от лат. *apex* – верхушка, *dominar* – господствовать) – это процесс торможения роста боковых побегов (или корней) под влиянием верхушки побега (или корня). Нарушение апикального доминирования может явиться причиной превращения одной жизненной формы в другую.

Это наиболее известный случай коррелятивного торможения роста.

Дыхание – это физиологический процесс постепенного окисления органических веществ с выделением энергии, которая запасается в молекулах АТФ, являющихся, в свою очередь, донорами энергии для выполнения любой работы в клетке. В этом и состоит основное значение дыхания. В основе дыхания растений и животных лежат одни и те же химические реакции.

Дыхательный коэффициент – отношение количества выделенного CO_2 к количеству поглощенного кислорода.

Дыхательный субстрат – это органические вещества, разрушающиеся во время дыхания. Главным дыхательным субстратом в растительной клетке являются углеводы. Окисление дыхательного субстрата – сложный процесс, состоящий из большого числа химических реакций.

Денатурация – (от лат. *de* – приставка, означающая отделение, удаление и лат. *nature* – природа; не путать с лат. *denaturatus* – лишенный природных свойств) – термин биологической химии, означающий потерю белками их естественных свойств (растворимости, гидрофильности и др.) вследствие нарушения пространственной структуры их молекул.

Общее уравнение дыхания, баланс АТФ

Стадия	Выход кофермента	Выход АТФ (ГТФ)	Способ получения АТФ
1	2	3	4
Первая фаза гликолиза		-2	Фосфорилирование глюкозы и фруктозо-6-фосфата с использованием 2 АТФ из цитоплазмы.
Вторая фаза гликолиза		4	Субстратное фосфорилирование
	2НАДН	3(5)	Окислительное фосфорилирование. Только 2 АТФ образуется из НАДН в электронтранспортной цепи, поскольку кофермент образуется в цитоплазме и должен быть транспортирован в митохондрии. При использовании малат-аспартатного челнока для транспорта в митохондрии из НАДН образуется 3 моль АТФ. При использовании же глицерофосфатночелнока образуется 2 моль АТФ.
Декарбоксилирование пирувата	2ИАДН	5	Окислительное фосфорилирование
Цикл Кребса		2	Субстратное фосфорилирование
	6НАДН	15	Окислительное фосфорилирование
	2ФАДН ₂	3	Окислительное фосфорилирование
Общий выход	30 (32) АТФ	При полном окислении глюкозы до углекислого газа и окислении всех образующихся коферментов.	

Обычно денатурация вызывается повышением температуры (начало данного процесса происходит при 38°C и выше), действием

сильных кислот и щелочей, солей тяжелых металлов, некоторых растворителей (спирт), радиации и др.

–Ж–

Жароустойчивость – см. термотолерантность.

Железосерные белки – это группа переносчиков, в молекулах которых 2 или 4 атома железа связаны с таким же числом атомов серы и с радикалами цистена, образуя железосерный центр белка. Эти белки пока изучены плохо.

–З–

Закаливание – процесс повышения устойчивости к низким температурам.

Зародышевый мешок (лат. *female gametophyte*) – женский гаметофит, половое поколение покрытосеменных растений. Зародышевый мешок развивается внутри семязачатка (нуцеллуса) из мегаспоры. Состоит из гаплоидных яйцеклетки и двух синергид (на микропилярном конце), центральной клетки с одним диплоидным или двумя гаплоидными полярными ядрами (будущий эндосперм) и трех или больше антипод на халазальном конце.

Золь – невязкий коллоидный раствор цитозоля. Элементы цитоскелета способны быстро реагировать на различные внешние сигналы.

Закон Гроткуса – гласит, что фотохимический процесс, следовательно, и фотосинтез, совершаются лишь под действием тех лучей, которые поглощаются.

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.

–И–

Ионные каналы – большая и разнообразная группа интегральных белковых комплексов, которые присутствуют во всех клеточных мембранах. Основной функциональной характеристикой каналов является их способность распознавать и достаточно селективно, с высокой скоростью (10^6 – 10^8 ион/с) транспортировать

ионы. Перемещение ионов по каналу происходит по градиенту μ , т.е. пассивно, и основной составляющей движущей силы часто является разность концентраций иона по обе стороны мембраны. Другая способность каналов – регуляция их пропускной способности в ответ на специфические стимулы. Активность каналов модулируется мембранным потенциалом, pH , концентрацией ионов, внутриклеточными сигнальными молекулами и рядом других эндогенных и экзогенных факторов.

Ионный (биологический) насос – специализированные белки, находящиеся в мембране и транспортирующие через нее растворенные вещества против градиента электрохимического потенциала с использованием энергии, освобождаемой, например, при гидролизе АТФ.

Инициальная клетка – клетка, остающаяся на эмбриональной фазе роса. Она может еще делиться 5–6 раз, после чего тоже растягивается.

Интенсивность (или скорость) транспирации – это количественный показатель, который измеряется количеством граммов воды, испаренной с 1 м^2 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/ $\text{м}^2 \cdot \text{ч}$, а ночью может снижаться до 7–20 г воды/ $\text{м}^2 \cdot \text{ч}$ и даже больше. Если считать, что в дневные часы средняя интенсивность транспирации у культурных растений 200 г воды/ $\text{м}^2 \cdot \text{ч}$, 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 – 14 МПа. Транспирация уменьшает опасность перегрева тканей, так как избыточное тепло тратится на превращение воды из жидкости в пар.

Инфракрасная радиация – живым организмом воспринимается как тепло. Инфракрасные лучи не участвуют непосредственно в процессе фотосинтеза, но регулируют другие процессы жизнедеятельности. Инфракрасная радиация поглощается на 25%,

пропускается – на 30% и отражается на 45%.

Инициация цветения – это образование апикальными меристемами цветочных зачатков и все предшествующие события, вызывающие их закладку. Она включает в себя фазы: индукцию и эвокацию. Затем формируется цветок (осуществляется флоральный морфогенез), происходят процессы опыления и оплодотворения, развиваются семена и плоды.

Индукция цветения – восприятие растением внешних и внутренних факторов, создающие условия для закладки цветочных зачатков. Эта фаза осуществляется под действием экологических факторов – температуры (яровизация) и чередования дня и ночи (фотопериодизм) – или эндогенных факторов, обусловленных возрастом растения (возрастная или автономная индукция).

Индукторы (от лат. *inductor* – возбуждатель, побудитель) могут служить факторы внешней среды (длина дня, качество света, температура и др.), гормоны и метаболиты. Развитие лишь временно зависит от вызвавшего его фактора.

Индукция развития – это влияние внешних факторов или одной части растения на другую, приводящее к детерминации развития организма, органа или ткани.

–К–

Каротиноиды – полиеновые углеводороды красного, желтого и оранжевого цветов, производные изопрена – $\text{CH}_2 = \text{C}(\text{CH}_3) - \text{CH} = \text{CH}_2$, содержащие до 40 атомов углерода. Каротиноиды представляют собой цепи, обладающие, как и хлорофиллы, сопряженными двойными связями. На обоих концах цепи находятся ионовые кольца. Каротиноиды присутствуют в хлоропластах всех растений, входят в состав хромопластов. В зеленых листьях каротиноиды обычно незаметны из-за присутствия хлорофилла, но осенью, когда хлорофилл исчезает, окрашивают листья в желтый и оранжевый цвета.

Каротиноиды делятся на две группы: *каротины* ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}$) и *ксантофиллы* ($\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_2$ и $\text{C}_{40}\text{H}_{56}\text{O}_4$). Каротины представляют собой углеводороды (тетратерпены), а ксантофиллы – содержат дополнительные гидроксид- и эпоксигруппы. У высших растений известны два каротина (α -каротин и β -каротин) и 4 ксантофилла (лютеин, виолаксантин, зеатин и антероксантин).

Каспазы – представляют собой семейство эволюционно консервативных цистеиновых протеаз, которые специфически расщепляют белки по остаткам аспарагиновой кислоты. В настоящее время идентифицировано около десяти каспаз. На молекулярном уровне основным признаком апоптоза считается активация ряда протеаз, прежде всего *каспаз*.

Клеточная стенка – тонко организованный сложный комплекс разнообразных полисахаридов, белков и ароматических веществ. Молекулярный состав и организация полимеров различны у представителей разных таксонов, клеток разных тканей одного вида, у индивидуальных клеток и даже у разных частей стенки вокруг отдельного протопласта. Клеточная стенка – динамичный компартмент, который изменяется в течение жизни клетки. *Первичная клеточная стенка* образуется при делении клетки и быстро увеличивает свою поверхность, в некоторых случаях более чем в сто раз. При специализации (дифференциации) большинство клеток формируют *вторичную клеточную стенку*, образуя сложные структуры, идеально подходящие для конкретных функций специализированных клеток.

Клеточный (митотический) цикл – период от митоза до митоза.

Каллус – клетки, образующиеся на раневой поверхности растения в виде опробковеваяющей ткани, которая возникает в результате деления пограничных с раной клеток. Каллусная ткань способствует зарастанию ран, срастанию прививок и т. д. В ней запасаются вещества, необходимые для регенерации органа. Чаще каллус возникает из камбия, но может образоваться и из других тканей.

Корреляция (от лат. *correlatio*) – это процесс влияния одних частей растительного организма на скорость и характер роста других. Корреляции могут быть как стимулирующими, так и тормозящими.

Корень – орган высших растений, наилучшим образом приспособлен для поглощения элементов минерального питания из почвы. Он является органом первичной ассимиляции элементов минерального питания. Однако корень работает не изолировано, а в строгом взаимодействии с работой надземных органов, поэтому поглощение как физиологический процесс регулируется растением, а также изменением напряженности внешних факторов.

Корневой волосок – это структура эпиблемы, являющаяся

основным входом для ионов в корень. На 1 мм² поверхности корня находится 200–400 корневых волосков.

Кофермент Q – см. убихинон.

Кристы – складки (гребни), образованные внутренней мембранной митохондрий.

Кросс-адаптация – это повышение устойчивости растения к данному фактору в результате его адаптации к фактору другой природы.

Круговорот азота – см. цикл азота.

Круговорот элементов минерального питания – это биогеохимические циклы отдельных элементов, которые включают разные компартменты биосферы, разные пулы соединений и характеризуются разными скоростями превращений.

Кутикула – это слой, который покрывает клеточную стенку и делает ее непроницаемой для воды. Кутикула состоит из сетчатого матрикса, «пустоты» которого заполнены гидрофобными кутикулярными восками.

Кутин – представляет собой сложный полимер, составленный из длинноцепочечных гидроксильированных жирных кислот и спиртов. Кутикулярные жирные кислоты имеют, как правило, 16 либо 18 атомов углерода и содержат одну, две или три гидроксильные группы. В результате образования сложноэфирных связей между карбоксильными и спиртовыми группами этих кислот получается сложная макромолекула с нерегулярной структурой. За счет присутствия в одной кислоте двух или трех гидроксильных групп образуется сетчатая структура, составляющая матрикс кутикулы. Является матриксом кутикулы надземных органов.

–Л–

Ламеллы стромы – не упакованные в гранулилакоиды, соединяют соседние грани между собой.

Лейкопласты – сходные по структуре с пропластидами бесцветные пластиды тканей, в которых откладываются запасные соединения такие, например, как крахмал (*амилопласты*), белки (*протеинопласты*), липиды (*элайоласты*).

Это уникальный тип пластид, синтезирующих изопреноиды, иногда их называют «терпеноидными пластидами». Для них характерно наличие плотной стромы, небольшого количества

внутренних мембран и рибосом, а также небольших пластоглобул (капель липидов). Типичный признак лейкопластов – наличие «ретикулярного футляра», т.е. они обычно окружены обширной сетью трубчатых мембран гладкого ЭР, которые также участвуют в синтезе изопреноидов.

Лигнин – это фенольный полимер. Лигнинами называют нерегулярные трехмерные полимерные сети из фенилпропаноидов–ароматических фенольных соединений со структурой $C_6 - C_3$. Его синтез строго совпадает с началом дифференциации клетки и образованием вторичной клеточной стенки. Фенилпропаноиды, входящие в состав лигнина, представлены оксикоричными спиртами «монолигнолами». К ним относятся *n*-кумаровый, кониферилловый и синаповый спирты. Конденсация этих трех компонентов и образует сеть лигнина. Монолигнолы могут связываться между собой различным образом – простой эфирной связью, сложно–эфирной связью либо C–C–связями.

Листовая мозаика – это такое расположение листовых пластинок, благодаря которому они меньше затеняют друг друга, что способствует оптимальному использованию света для фотосинтеза.

–М–

Матрикс митохондрий (или хондриоилазма) – вязкий раствор, содержащий ферменты. Заполняет внутреннее пространство митохондрий.

Матричный потенциал ($\Psi_{\text{матр.}}$) – это сила потенциала. Она может достигать – 100 МПа, например, при поглощении воды сухими семенами. Матричный потенциал всегда отрицателен, так как коллоиды, связывая воду, уменьшают ее активность.

Микрофиламенты – тонкие белковые нити диаметром 5–7 нм, которые представлены длинными цепочками глобулярного белка *актина*. Обнаружены особые белки, связывающие между собой микрофиламенты с образованием сети и определяющие организацию микрофиламентов. Вся эта структура очень лабильна. Под влиянием различных воздействий (большое значение имеет концентрация кальция) микрофиламенты распадаются на отдельные фрагменты и вновь собираются. Это определяет такие свойства цитоплазматического матрикса, как изменения вязкости, подвижность, переход из состояния геля в золь и обратно.

Микротрубочки – полые цилиндрические органеллы диаметром 20–25 нм, достигающие в длину нескольких микрометров. Предполагают, что стенки микротрубочек толщиной 5–8 нм состоят из цепочек глобулярного белка *турбулина*, свернутых спирально. Микротрубочки могут разрушаться и снова возникать. Обычно располагаются под плазмалеммой, но иногда образуют в цитозоле временные скопления. С ними связано движение цитоплазмы, участие в разного рода перемещениях органелл. Принимают участие в построении клеточных стенок, срединной пластинки и митотического веретена во время деления клетки.

Микрофибрилла – это уложенные параллельно друг другу полимерные цепи целлюлозы диаметром 4–10 нм и длиной 1–5 мкм. Особенностью ее организации является наличие аморфных зон и высококристаллических доменов, в которых глюкозы связаны между собой водородными и гидрофобными связями.

Митоз – (реже: **кариокинез** или **непрямое деление**) – деление ядра соматических клеток эукариот с сохранением числа хромосом. В отличие от мейоза, митотическое деление протекает без осложнений в клетках любой ploидности, поскольку не включает как необходимый этап конъюгацию гомологичных хромосом в профазе. Митоз – лишь одна из частей клеточного цикла, но он достаточно сложен, и в его составе, в свою очередь, были выделены пять фаз: профаза, прометафаза, метафаза, анафаза и телофаза.

Митохондрии – основная органелла, осуществляющая процесс дыхания в эукариотической клетке. Растительные митохондрии представляют собой сферические или удлинённые органеллы диаметром от 0,5 до 1,0 мкм и длиной от 1 до 3 мкм. Обладают следующими функциями:

- осуществляют окислительные реакции, являющиеся источником электронов;
- переносят электроны по цепи компонентов, синтезирующих АТФ;
- катализируют синтетические реакции, идущие с использованием энергии АТФ;
- регулируют биохимические процессы в цитоплазме.

Микротела – это мелкие, сферические, окруженные мембраной органеллы с характерными для них ферментами. Число этих органелл в клетке и свойственный им набор ферментов определяются внешними условиями. Эти органеллы чаще всего являются

производными ЭР.

Микрофибрилла – паракристаллические ансамбли, состоящих из нескольких дюжин цепочек глюкозы. В высших растениях каждая микрофибрилла состоит в среднем из 36 отдельных глюкозидов.

Мессенджеры вторичных – молекул, которые «передают» сигнал по эстафете и усиливают его. В качестве вторичных мессенджеров выступают инозитол-1,4,5-трифосфат, диацилглицерин, фосфатидная кислота, продукты перекисного окисления липидов мембран. Все эти соединения образуются из липидов плазмалеммы под действием специальных ферментов, активируемых в результате воздействия сигнала на рецепторы. Таким образом, плазматическая мембрана является местом не только рецепции сигналов, но также их усиления и дифференцирования.

Миозин – см. актин.

Минерализация – это разложение органических веществ с образованием минеральных, неорганических соединений. В результате минерализации органических веществ CO_2 и биоэлементы возвращаются в атмосферу, почву и воду.

Минеральный обмен растений – его характерные черты. *Во-первых*, происходит накопление элементов минерального питания в тканях растительного организма в концентрациях значительно более высоких, чем во внешней среде. Например, для калия и фосфора характерно наибольшее концентрирование. Вместе с тем растительный организм может накапливать и «ненужные» ему вещества – концентрация кадмия в тканях культурных растений в 2–16 раз выше, чем в почве.

Во-вторых, проявляется специфичность в потреблении, накоплении и распределении по органам отдельных элементов у разных растений.

Митотический (клеточный) цикл – период от митоза до митоза.

Мезофилл листа – это ассимиляционная ткань, у большинства растений состоит из столбчатой и губчатой паренхимы.

Монокарпические растения (от греч. *mono*–один, *karpos*–плод) – это растения цветущие и плодоносящие один раз в жизни.

Морозоустойчивость – зависит от вида растения и меняется в течение года.

Морфогенез – это процессы формообразования в основе которых лежат рост и развитие растения. Включает в себя процессы заложения,

роста и развития клеток (цитогенез), тканей (гистогенез), органов (органогенез), которые генетически запрограммированы и скоординированы между собой.

–Н–

Настия (от греч. *nastos* – уплотненный, закрытый) – это движения органов растения, вызываемое раздражителем, не имеющим строго направления, а действующим равномерно на все растение.

Это движения органов, возникающих под действием смены условий во времени. Названия настий зависит от природы раздражителей. По химической природе относятся к терпеноидам.

Некроз – внезапная смерть, например, растительной клетки.

Нуклеоплазма – внутреннее содержимое ядра, его матрикс, ограничено двумя элементарными мембранами – внутренней и наружной, между которыми находится *перинуклеарное пространство*. В нуклеоплазме есть зоны плотного вещества – хроматина.

–О–

Обращенный гликолиз – это процесс, при котором реакции гликолиза идут в обратном направлении. Синтез сахаров в результате обращения реакции гликолиза называют глюконеогенезом.

Окислительный пентозофосфатный цикл (путь) – это еще один способ окисления глюкозы, свойственный всем высшим растениям. Участвующие в этом процессе ферменты находятся в цитозоле. Субстратом для этого цикла служит **глюкозо-6-фосфат (Г-6-Ф)**.

Суммарное уравнение пентозофосфатного цикла можно записать так:



Окисление веществ происходит в результате дегидрирования, кислород воздуха в окислении дыхательного субстрата не участвует.

Физиологическое значение – снабжает клетки НАДФН, являющимся донором водорода для синтеза жирных кислот, восстановительного аминирования и других процессов. Во-вторых, промежуточные вещества этого цикла – пентозы – используются для

синтеза АТФ, АДФ, АМФ, нуклеиновых кислот, пиридиновых ферментов, веществ клеточной стенки и других соединений.

Онтогенез – (греч. *on*– род. падеж, *ontos* – существо; лат. *genesis* – происхождение, формирование) понимают индивидуальное развитие организма, органа, клетки от момента образования до естественной гибели. Онтогенез клетки может происходить двояко: либо от деления до ее смерти, либо от деления до деления.

Онтогенез – это процесс реализации наследственной информации, сложившийся в ходе исторического развития данного вида. Включает в себя все жизненные процессы и продолжается у разных растений от 10–14 дней до 3–5 тыс. лет. По продолжительности жизни растения делятся на эфемеры, однолетние, двулетние и многолетие.

В онтогенезе цветковых растений выделяют пять этапов: эмбриональный, ювенильный (молодости), зрелости, размножения и старости.

Критериями перехода от одного этапа к другому является возникновение характерных для них зачаточных структур: для эмбрионального этапа – это образование зиготы; для этапа юности – формирование только вегетативных органов; зрелости – заложения цветков; размножения – образования плодов; старости – увеличение количества мертвых клеток, накопления малоактивных структур.

Онтогенез может быть представлен как смена этапов, ведущих к половому размножению, возникновению нового организма как условия жизни вида.

Онтогенез клетки – это период от возникновения клетки до ее смерти.

Олеосома (или *сферосома*) – это липидные капли, заключенные в элементарную мембрану (разновидность микротел растительной клетки). В них высока активность таких ферментов, как липаза и неспецифическая эстераза. При прорастании семян, особенно масличных видов растений, олеосомы активно взаимодействуют с глиоксисомами и митохондриями в процессе глюконеогенеза.

Органелла – часть клетки (ее определенные компартменты), имеющая свою структуру и ультраструктуру, благодаря которой способна выполнять определенную функцию.

Окисосома – частицы, присоединяющиеся к внутренней мембране митохондрий со стороны стромы. Содержат окислительные ферменты.

Опыление – это процесс попадания пыльцы на рыльце пестика,

где и происходит ее прорастание.

Омоложение – усиление жизнедеятельности, связанное с увеличением синтеза белков и нуклеиновых кислот, активации клеточных делений и роста и возникновением или увеличением слабо дифференцированных структур и эмбриональных тканей. В клетках увеличивается скорость метаболизма, синтез веществ идет быстрее, чем распад, образуются новые структуры.

– II –

Палисадная паренхима – это основная ассимиляционная ткань листа, особенно богатая хлоропластами и в которой осуществляется процесс фотосинтеза.

Партенокарпия – это процесс, возникающий под действием гиббереллинов или ауксинов, при котором околоплодник начинает расти, хотя оплодотворение не произошло. Такие плоды называются партенокарпическими. Семена при этом не образуются.

Пектины – смесь гетерогенных, разветвленных и сильно гидратированных полисахаридов, обогащенных D-галактуронозой кислотой. Пектины клеточных стенок состоят из двух основных компонентов – *гомогалактоуронанов*, основная цепочка которых построена исключительно из остатков галактуронозой кислоты, и *рамногалактоуронанов* I, у которых в цепочке остатки галактуронозой кислоты чередуются с остатками рамнозы.

Пектины формируют гелевую фазу, в которую встроены и целлюлоза, и гемицеллюлоза. Они предотвращают агрегацию и слипание целлюлозной сети, а также функционируют как гидрофильный фильтр, определяющий проницаемость клеточной стенки для макромолекул.

Первичная кора корня – составляет до 86-90% от всего объема корня, в ней много межклетников.

Период вегетативного развития – это период онтогенеза, в течение которого происходит образование и рост только вегетативных органов. Этот период охватывает эмбриональный и ювенильный этапы.

Период репродуктивного развития – это период онтогенеза, в течение которого наряду с образованием вегетативных органов происходит закладка и рост цветков и плодов. Этот период охватывает этапы зрелости и размножения.

Перицикл – это слой первичной боковой меристемы, окружающей центральный цилиндр расположен на границе с первичной корой (под эндодермой). Считается, что именно в перицикле изменяется направление движения ионов с радиального на кольцевое. В результате из клеток перицикла ионы поступают непосредственно в сосуды, по крайней мере, у тех растений, у которых сосуды погружены в перицикл, например у ячменя.

Плазмалемма – основной барьер на пути диффузии ионов и молекул в клетку.

Подкормка внекорневая – это способ внесения удобрений через листовую поверхность растения.

Первичная клеточная стенка – возникает *denovo* на заключительных стадиях деления клетки, на стадии телофазы, когда появляется *клеточная пластинка*, разделяющая две дочерние клетки. Эта пластинка формируется из везикул аппарата Гольджи, концентрирующихся в зоне экватора делящейся клетки.

Пероксисома – это микротела, которые имеют форму пузырька, диаметром 0,5–1,5 мкм. В них находятся окислительные ферменты (каталаза, глиоксилатоксидаза), участвующие в фотосинтезе. Располагаются в клетках листьев, где образуют комплексы с хлоропластами и митохондриями.

Пестролистность – результат отсутствия хлорофилла в некоторых частях листа. В результате генных мутаций могут появиться растения–альбиносы, которые существуют, пока у них имеются запасные вещества.

Пигменты – это вещества, *избирательно* поглощающие свет и видимой части спектра. Зеленые и желтые пигменты играют в фотосинтезе разную роль. Еще в 1932 г. Р. Эмерсон (США) *разделил фотосинтетические пигменты на две группы*: пигменты-сборщики и пигменты-ловушки.

Пигменты-сборщики – это пигменты, поглощающие свет и передающие поглощенную энергию квантов пигменту-ловушке.

Пигмент-ловушка – это пигмент, который, получив энергию, может потерять электрон. Большинство пигментов являются сборщиками; это *вспомогательные* пигменты. Пигментами-ловушками являются особые формы хлорофилла *a*, которые обозначаются как **П₇₀₀** (**Р₇₀₀**) и **П₆₈₀** (**Р₆₈₀**), где **П(Р)** – первая буква русского (или латинского) слова «пигмент» (*pigmentum*), а цифра около буквы показывает, что максимум поглощения у пигмента приходится на длину волны 700 или

680 нм.

Покой – это такое состояние целого растения или отдельных органов, когда отсутствует видимый рост, но это не полная остановка всех жизненных процессов. В покое могут находиться семена, почки, клубни, луковицы и корневища. Покоящиеся органы дышат, в них идет процесс превращения запасных веществ, но скорость этих процессов мала. В период покоя в почках функционируют меристемы, закладываются листья, а у некоторых растений – цветки. Покой может наступить в любое время года. Выделяют два вида покоя: вынужденный и глубокий. Покой – это важнейшее свойство растительного организма.

Покой вынужденный – это состояние, когда видимого роста нет из-за отсутствия в окружающей среде необходимых условий.

Покой глубокий или органический – это отсутствие видимого роста, несмотря на благоприятные условия внешней среды, вызванное внутренними факторами.

Поликарпические растения (от. греч. *poly* – много; *karpos* – плод) – это растения, плодоносящие много раз в жизни.

Поляризация – это процесс возникновения полярности, – это первый этап дифференцировки.

Полярность – это морфологическая неодинаковость противоположных полюсов (верхушка/основание) оси целого растения или органа.

Это специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфологических и физиологических градиентов и выражающаяся в различиях свойств на противоположных концах клеток, тканей, органов и всего растения. У высших растений полярности проявляется морфологически в направлении клеточного деления, роста клеток и их дифференцировке, а также в ориентации тканей, образованных из этих клеток.

Это один из способов ориентации в пространстве отдельных частей того или иного органа, разделение функции по оси.

Возникает под влиянием условий среды

Плагиофототропность – это способность большинства растений располагать листья по отношению к световым лучам под острым или тупым углом.

Провакуоли – первичные элементы вакуолярной системы, обнаруживаются в меристематических клетках в виде небольших пузырьков. Выявляют прижизненной окраской нейтральным красным.

Продолжительность онтогенеза – это эволюционно сложившийся, наследственно закрепленный признак. Под влиянием внешних условий продолжительность онтогенеза может быть несколько изменена

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.

Проламеллярное тело – это рельефная мембранная структура, встречающаяся в этиопластах. Эта структура формируется из липидов, которые обычно составляют внутренние мембраны хлоропластов. Образование проламеллярных тел обусловлено отсутствием мембранных белков, необходимых для формирования нормальных тилакоидов хлоропластов. Липиды образуют мембранные трубочки, которые ветвятся в трех измерениях и формируют квазикристаллическую решетчатую структуру. После освещения этиопласты начинают развиваться в хлоропласты. Свет вызывает синтез хлорофилла из протохлорофиллида, а также синтез белков мембран. Это приводит к формированию хлорофилл-белковых комплексов, при этом липиды проламеллярного тела трансформируются в тилакоиды.

Пролиферирующие клетки – постоянно делящиеся клетки. В этом случае клетка последовательно проходит *клеточный (митотический) цикл*, т.е. период от митоза до митоза.

Пропластиды – предшественники остальных типов пластид: амилопластов, лейкопластов, этиопластов, хлоропластов, хромопластов. Всегда присутствуют в меристематических клетках. Набор пластид в конкретной клетке зависит от типа ее дифференцировки.

Протонные насосы (протонная помпа или H^+ -АТФаза) – перенос протонов через мембраны с использованием энергии АТФ или НАД(Ф)Н.

Протопласт – внутренне живое содержимое клетки, состоит из ядра, цитоплазмы и вакуоли. Представляет собой гетерогенную систему со сложным химическим составом.

Проэмбрио – начальная фаза развития многоклеточного зародыша вплоть до обособления протодермы.

Плазмалемма – мембрана протопласта.

Плазматическая мембрана – см. цитоплазматическая мембрана.

Плазмолитик – вещество, вызывающее плазмолиз. Например, соль, ферменты.

Плазмолиз – процесс отделения протопласта от клеточной стенки.

Плазмодесма – специальные цитоплазматические каналы, пронизывающие клеточную стенку и соединяющие смежные клетки. В их образовании принимает участие плазмалемма растительной клетки вместе со специфичным участком ЭР. В результате плазмодесменных контактов большинство живых клеток растения имеют физически объединенную плазматическую мембрану. Этим растения существенно отличаются от животных, у которых клетки большинства тканей практически полностью отделены друг от друга плазматической мембраной.

Пластиды – (от греч. *plastikos* – изменчивый, пластичный) органеллы, найденные исключительно в клетках высших растений и водорослей. Они ответственны за фотосинтез, хранение разнообразных продуктов метаболизма, а также за синтез многих ключевых молекул растительных клеток. Пластиды различны по размеру, форме, содержанию и функциям. Обладают способностью дифференцироваться, дедифференцироваться и повторно редифференцироваться.

Всем пластидам свойствен ряд общих черт: имеют собственный геном (одинаковый у всех представителей одного вида растений), собственную белоксинтезирующую систему, от цитозоля пластиды отделены двумя мембранами – наружной и внутренней (для некоторых фототрофных организмов число пластидных мембран может быть больше. Например, пластиды эвглен и динофлагеллят окружены тремя, а у золотистых, бурых, желто-зеленых и диатомовых водорослей они имеют четыре мембраны. Это связано с происхождением пластид. Считается, что симбиотический процесс, результатом которого стало формирование пластид, в процессе эволюции происходил неоднократно (как минимум, трижды).

–Р–

Развитие – это изменения в новообразовании элементов структуры организма, обусловленные прохождением растением онтогенеза или жизненного цикла. Развитие организма зависит от

генетической программы развития и повторяется из поколения в поколение. Внешним критерием развития служит их переход к размножению – для цветковых это заложение цветков, а затем образование плодов.

Развитие автономное – осуществляется только под влиянием внутренних возрастных и других изменений, возникающих в самом организме.

Раздражимость – это ответная реакция организма на действие раздражителя, в качестве которого могут выступать факторы внешней и внутренней среды; или способность клетки, организма воспринимать изменения в окружающей среде и отвечать на них

Развитие индуцированное – требует, кроме внутренних изменений, еще и индукции со стороны внешних факторов.

Размножение – это физиологический процесс воспроизведения себе подобных организмов, обеспечивающий непрерывность существования вида и расселение его представителей в окружающем пространстве.

Размножение вегетативное – бесполое размножение путем образования новой особи из части родительской. Оно приводит к появлению генетически однородных групп особей. Служит эффективным способом расселения растений.

Растяжение – характеризует способ роста, характерный только для растительных организмов и является очень «быстрым» типом роста. При растяжении происходит сильная вакуолизация клеток. Основным «строительным» материалом является вода и углеводы (целлюлоза, пектин и др.), тогда как для обеспечения деления клеток нужен приток минеральных веществ, прежде всего – азота, фосфора и др.

Рост растяжением впервые появился у нитчатых водорослей. Клетка, имевшая размер 5–10 мкм, увеличивается в 10–50 или даже в 100 раз со скоростью до 100% в час.

Регенерация (от лат. *regeneration* – восстановление, возрождение) – это восстановление организмом утраченных или поврежденных частей тела, органов, возможна благодаря тотипотентности клетки. В естественных условиях регенерация – это способ защиты растений и основа вегетативного размножения. В большинстве случаев регенерация у растений происходит в результате возникновения меристематической активности у клеток, расположенных в участках, соседних с травмированными.

Широкое распространение явления регенерации у растений В.В.Полевой и Т.С.Саламатова (1991) объясняют двумя причинами:

© регенерация – один из эффективных способов выживания растений как прикрепленных организмов при (всякого рода) повреждениях.

© многие формы регенерации служат для вегетативного размножения растений.

Регуляция развития – это направленное изменение скорости или характера развития, обусловленное внешними или внутренними факторами. Различают автономное (от греч. *autonomia* – самоуправление) и индуцированное (от лат. *induction*–возбуждение) развитие.

Регуляторы роста – ими являются как природные вещества, так и синтетические препараты, применяемые при обработке сельскохозяйственных культур.

Реутилизация – это процесс вторичного использования элемента минерального питания, т.е. содержащиеся недостающий элемент вещества в старых листьях разрушаются, образующиеся продукты транспортируются в меристемы и там используются при образовании новых органов. Если элемент не способен к реутилизации, то первым будут желтеть и отмирать верхние листья.

Рибосома – небольшие органеллы размером 20–22 нм, с помощью которых происходит синтез белка. Каждая рибосома представляет собой крупный мультиферментный комплекс, состоящий приблизительно из одинаковых количеств белка и специальной высокомолекулярной рибосомальной РНК. Обязательным компонентом рибосом является магний, содержание которого может достигать до 2,0–2,5% от сухой массы. Каждая рибосома состоит из двух неравных субъединиц – большой и малой (рис.), которые легко разъединяются при понижении концентрации солей магния и кальция. Рибосомы, находящиеся в цитозоле клеток высших растений, имеют коэффициент седиментации, равный 80 единицам Сведберга (80S). Поэтому говорят, что они представляют собой 80S–рибосомы, а в хлоропластах – 70S–рибосомы. При изменении концентрации магния и при некоторых других условиях рибосомы диссоциируют на субчастицы следующим образом:



Ритмичность роста – это регулярно повторяющееся

чередование периодов активного роста и периодов его торможения. Определяется не только изменением внешних условий (экзогенная ритмичность), но зависит и от внутренних причин (эндогенная ритмичность).

Рост – это процесс новообразования элементов структуры. Рост – это одно из основных свойств живой материи. Способность к росту растительный организм сохраняет в течение всей жизни. Если роста нет – значит, растение находится в условиях стресса или погибло. Ростом можно назвать необратимое увеличение растения хотя бы по одному из параметров: числу клеток, линейным размерам, сырой и/или сухой биомассе.

Скорость роста зависит от вида растения и регулируется внешними и внутренними факторами.

Рост видимый – это баланс процессов новообразования и деструкции структур в растительном организме.

Рост истинный – это процесс новообразования структур растительного организма.

–С–

Световая фаза фотосинтеза – это вызванный поглощенным светом транспорт электронов, в результате которого образуются АТФ и НАДФН. Так как молекула, теряющая электрон, окисляется, а получающая его восстанавливается, то это уже окислительно-восстановительный процесс.

Свободная энергия – часть внутренней энергии системы, которая может быть потрачена на работу или движение.

Симпласт – состоит из протопластов клеток, соединенных плазмодесмами, его внешней границей служат плазматические мембраны. В силу особенностей растительной клетки он имеет и вторую внутриклеточную границу – тонопласт, отделяющий цитозоль от вакуоли.

Синергизм – (от греч. *synergeia* – совместное действие) взаимное усиление физиологического действия на растение каждого из элементов, входящего в раствор. В результате физиологический эффект солевой смеси превышает сумму эффектов каждого из компонентов смеси. Возможно взаимное усиление как положительного, так и отрицательного действия.

Секвенирование – это определение первичной

последовательности нуклеотидов цепи ДНК.

Скарификация – это прием выведения семян из состояния покоя. Данный метод, например, механического (нанесение царапин в результате перетирания семян или толченым стеклом) повреждения кожуры семян, который приводит к увеличению ее проницаемости для кислорода и воды, что ускоряет процесс прорастания.

Стратификация – это прием выведения семян (многих растений умеренных и северных широт, деревьев) из состояния физиологического покоя и заключается он в том, что семена в набухшем состоянии несколько месяцев выдерживают при температуре 0–5°C. Без проведения стратификации начальные этапы прорастания таких семян осуществляются, но рост их резко замедлен (карликовость) или ростовые процессы протекают с большими нарушениями. В процессе стратификации у зародышей некоторых видов возрастает содержание гиббереллинов. В этих случаях стратификация может быть заменена обработкой семян гиббереллином.

Статоляты – это особо плотные зерна крахмала, которые выполняют функцию рецепторов, воспринимающих направления действия силы тяжести.

Старость – период от полного прекращения плодоношения до отмирания всех вегетативных органов и смерти всего организма.

Старение – это усиливающееся с возрастом ослабление жизнедеятельности, приводящее к естественному отмиранию. Старение выражается в прогрессирующем нарушении синтеза белков, ослаблении регуляции, уменьшении скорости физиологических процессов, увеличении количества мертвых клеток. Распад веществ идет быстрее синтеза. Замедляют процесс старения те факторы, которые стимулируют синтез РНК и белков, прежде всего, – это цитокенины, а у некоторых растений также гиббереллины и ауксин.

Старости и отмирания – этап онтогенеза семенных растений, во время которого происходит полное прекращение плодоношения до естественной смерти.

Состояние насыщения – это такое состояние клетки, при котором положительный потенциал гидростатического (тургорного) давления полностью уравнивает отрицательный осмотический потенциал и клетка перестает поглощать воду. В таком состоянии ее водный потенциал равен нулю. В этом состоянии клетка уже не может поглощать воду ни из какого раствора, не сможет и отнять ее от

другой клетки.

Стель – это центральная часть стебля или корня (первичное строение) высших растений, которую окружает первичная кора. Ее можно охарактеризовать как «систему коммуникаций», включающая проводящие ткани флоэмы (нисходящий ток), ксилемы (восходящий ток) и окружающие их клетки паренхимы.

Стерильная культура – выращивание проростков или взрослых растений на питательной среде без микроорганизмов. Впервые метод был разработан в СССР в лаборатории Д.Н.Пряшнишникова в 1931 году.

Столбчатая паренхима (или палисадная) – располагается под верхней эпидермой, поглощает больше света, чем губчатая и является главной тканью, где идет фотосинтез.

Солнечная энергия – эта энергия, посылаемая от солнца к Земле. Она представляет собой электромагнитные колебания с разными длинами волн. Около 40–45% этой энергии приходится на область 380–720 нм. Это та часть спектра, которая воспринимается как видимый свет.

Срединная пластинка – находится между клеточными стенками соседних клеток. Она состоит в основном из пектинов и не содержит целлюлозы. Она формируется из содержимого клеточной пластинки

Солеустойчивость (галотолерантность) – это устойчивость растений к повышенной концентрации солей в почве или воде. Среди культурных растений настоящих галофитов нет.

Стресс – это интегральный неспецифический ответ растения на повреждающее действие, направленный на выживание организма за счет мобилизации и формирования защитных систем.

Стрессор (или стрессорный фактор) – это сильнодействующий фактор внешней среды, способный вызвать в организме повреждение или даже привести к смерти. Если повреждающее действие стрессора превосходит защитные возможности организма, то наступает смерть.

Стресс-реакция – быстрая первичная реакция растения на повреждающее воздействие.

Стресс-толерантность – (от лат. *tolerantia*– терпение), см. устойчивость.

Стрессорный фактор – см. стрессор.

Строма – бесцветный матрикс, окружающий тилакоиды хлоропластов. В строме протекают биохимические реакции темновой фазы фотосинтеза.

Сферосома – см. олеосома.

Суберин – представляет собой матрикс кутикулы подземных органов растения. Он обнаруживается в пробковых клетках перидермы, раневой поверхности клеток и участках эндодермы. В составе суберина присутствуют длинноцепочечные (от C_{16} до C_{22}) дикарбоновые кислоты, а также наличие фенольных компонентов.

–Т–

Темновая фаза фотосинтеза – это комплекс химических реакций, в результате которых происходит восстановление поглощенного листом CO_2 за счет продуктов световой фазы (АТФ и НАДФН) и образуются органические вещества. АТФ и НАДФН, образовавшиеся в световой фазе и используемые на восстановление двуокиси углерода, получили название *ассимиляционной силы*.

Термотропизм – это изгибание органа под влиянием разной температуры его противоположных сторон.

Тигмотропизм – это ответная реакция растительного организма, вызванная прикосновением.

Типы адаптации – см. активные и пассивные адаптации.

Термотолерантность – устойчивость растений к высоким температурам. Чем суше местообитание и чем выше температура воздуха, тем больше жароустойчивость. Меняется в ходе онтогенеза.

Толерантность – «терпимость»

Тотипотентность – (от лат. *totus* – весь, целый и *potential* – сила) это свойство растительных клеток, в основе которого лежит наличие в каждом клеточном ядре генетической программы развития целого растения; свойство клетки реализовать генетическую информацию, обеспечивающую ее дифференцировку и развитие до целого организма. В результате даже из одной вегетативной клетки любого органа в экспериментальных условиях можно восстановить целый организм.

Или это свойство соматических клеток в полной мере реализовать находящуюся в них наследственную информацию. Получаемые таким образом растения носят названия *регенерантов*. Получение растений–регенерантов из отдельной клетки и даже из отдельного протопласта в настоящее время служит основой многих биотехнологий.

Травмотропизм – это движения растения, вызванные ранением.

Транспорт ионов пассивный – передвижение ионов по градиенту электрохимического потенциал.

Тропизмы (от греч. *tropos* – поворот, направление) – это изменения положения органов, вызываемые односторонне действующим внешним раздражителем. В зависимости от природы раздражителя (свет, сила тяжести, химические вещества, прикосновение, электрический ток, поранение) тропизмы называют фото-, гео-, хемо-, тигмо-, электро-, травмотизмами. Характер ответной реакции может быть разным. Те органы, которые поворачиваются к раздражителю, называются положительно тропными, а те, которые отворачиваются от раздражителя, – отрицательно тропными.

Тонoplast – в 1885 г. Г.Де Фриз дал такое определение мембране вакуоли. Формируется за счет производных эндоплазматического ретикулума. Электронная микроскопия выявляет у тонoplasta структуру элементарной липопротеидной мембраны и асимметричность поверхностей (обращенный к цитоплазме осмиофильный слой толще внутреннего обращенного в полость вакуоли). Общая толщина тонoplasta несколько меньше, чем у плазмалеммы (до 8 нм), но больше, чем у мембраны эндоплазматической сети. *Тонoplast* обладает избирательной проницаемостью и поэтому участвует в регуляции осмотических процессов, связанных с вакуолью, особенно в поддержании тургора.

Турбулин – глобулярный белок, представляющий собой димер α - и β -субъединиц (53 и 55 кДа). Входит в состав стенки микротрубочки.

Тубулярно-везикулярная сеть – образуется во время слияния вытянутых везикул. Эта сеть, заполняясь полисахаридами, превращается в окруженный мембраной, похожий на продырявленный лист бумаги диск – клеточную пластинку, которая постепенно увеличивается в размерах за счет присоединения к ее краям новых везикул. Когда клеточная пластинка достигает плазматической мембраны, она сливается с ней и изолирует делящиеся клетки друг от друга. Содержимое мембранных везикул служит материалом для формирования первичной клеточной стенки.

–У–

Убиквитины – это целый ряд низкомолекулярных белков теплового шока, выполняющих в клетке роль санитаров.

Убихинон (или **кофермент Q**) – самый простой переносчик электронов. Это небольшая гидрофобная молекула, растворенная в липидном бислое мембраны. Молекула убихинона имеет форму кольца с двумя присоединенными к нему атомами кислорода. Она может находиться в трех состояниях: окисленном, полувосстановленном и восстановленном.

Ультраструктура органеллы – это расположение в пространстве отдельных, составляющих данную органеллу. Даже с помощью электронного микроскопа не всегда можно увидеть ультраструктуру более мелких органелл (рибосом).

Уравновешенные растворы – это растворы, в которых антагонизм ионов проявляется в максимальной степени. К естественным уравновешенным растворам относятся морская вода, плазма крови, тканевая жидкость. Для растений солевые растворы считаются уравновешенными, если отношение концентраций одновалентных катионов к двухвалентным приблизительно равно 10. Существует мнение, что причиной хлороза является не сам дефицит железа, а нарушение соотношения между элементами, прежде всего, железом и фосфором.

Устойчивость – способность растений переносить действие неблагоприятных факторов и давать в таких условиях потомство. Устойчивость является конечным результатом адаптации.

Устойчивость агрономическая – это способность растительных организмов давать высокий урожай в неблагоприятных условиях. Степень снижения урожая под влиянием стрессорных условий является показателем устойчивости растений к ним.

Ультрафиолетовая радиация – играет огромную роль в мутагенезе растений.

–Ф–

Фаза эмбриональная – на этой фазе клетки любого органа и любого растения поразительно похожи друг на друга. Они мелкие, изодиаметрические, имеют тонкие клеточные стенки и цитоплазму с крупным ядром и ядрышком. После деления начинается рост цитоплазмы, в результате каждая дочерняя клетка вырастает до размеров материнской. При этом количество всех органелл и молекул (таких как ДНК, РНК, белки, липиды и др.) удваивается, восстанавливается их первоначальное количество, бывшее в

материнской клетке до ее деления. На этой фазе многие органеллы представлены своими предшественниками: промитохондриями, пропластидами, провакуолями. Во время этой фазы сама клетка растет мало, но в это время быстро идет новообразование элементов структуры (органелл), формируется первичная клеточная стенка.

Фаза растяжения – на этой фазе клетка быстро растет в длину, то есть растягивается.

Фрагмопласт – образуется сразу после полного разделения ядра растительной клетки в телофазе митоза поперек делящейся клетки. Он состоит из множества уплощенных мембранных везикул – *фрагмосом*, содержащих компоненты клеточной стенки. Скопление везикул вместе с элементами цитоскелета, в том числе с остатками митотического веретена, называют *фрагмопластом*.

Флуоресценция – явление свечения некоторых веществ при их освещении.

Если источник света убрать, то флуоресценция прекратиться. Испускаемый при флуоресценции свет всегда имеет большую длину волны, чем поглощенный, так как часть поглощенной энергии превращается в тепловую. Хлорофилл флуоресцирует красным (вишневым) светом. Флуоресценция доказывает, что не вся поглощенная хлорофиллом энергия используется на фотосинтез. Флуоресценция тем сильнее, чем меньше поглощенной энергии света используется для фотосинтеза.

Фикобилины – красные и синие пигменты, содержащиеся у цианобактерий и некоторых водорослей. Фикобилины представлены пигментами: *фикоцианином*, *фикоэритрином* и *аллофикоцианином*. Фикобилины поглощают лучи в зеленой и желтой частях солнечного спектра. Это та часть спектра, которая находится между двумя основными линиями поглощения хлорофилла. Фикоэритрин поглощает лучи с длиной волны 495–565 нм, а фикоцианин – 550–615 нм. Сравнение спектров поглощения фикобилинов со спектральным составом света, в котором проходит фотосинтез у цианобактерий и красных водорослей, показывает, что они очень близки. Это позволяет считать, что фикобилины поглощают энергию света и, подобно каротиноидам, передают ее на молекулу хлорофилла, после чего она используется в процессе фотосинтеза.

Фитогормоны – см. гормоны растений.

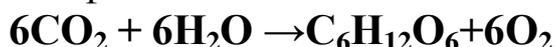
Фитосульфокислоты – это небольшие пептиды, состоящие из 4–5 аминокислот. Являются полипептидными гормонами, участвующие в

регуляции клеточных делений и других ростовых процессов у растений.

Фитохром – пигмент их группы хромопластов.

Фототрофы – это организмы, для которых источником энергии служит солнечный свет (фотоны, благодаря которым появляются доноры, или источники электронов). Такой тип питания носит название фотосинтеза.

Фотосинтез – это сложный физиологический процесс, характерный для растительных организмов, и заключается в создании органического вещества из неорганического с использованием энергии света. Общее уравнение фотосинтеза можно записать как:



Фотосинтетически активная радиация (ФАР) – это участок видимого спектра, поглощаемый пигментами хлоропластов (380–700 нм).

Фотопериод – это соотношение светлой и темной частей суток.

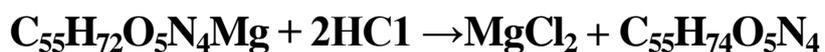
Фототропизм – под влиянием одностороннего освещения надземная часть растения поворачивается в сторону большей освещенности. Является адаптацией к неблагоприятным условиям среды, позволяющей растениям зацвести в наиболее благоприятное время года.

Фотопериодизм – это реакция растения на соотношение продолжительности дня и ночи (суточный ритм освещения), связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий.

Фотоморфогенез – это зависимые от света процессы роста и дифференцировки растений. В ходе фотоморфогенеза в соответствии с генотипом растение приобретает форму, которая оптимальна для положения света в конкретных условиях обитания. Можно сказать, что нормальный рост и развитие высших растений и есть фотоморфогенез. Наиболее ярко процессы фотоморфогенеза проявляются при прорастании семян и явлениях деэтиоляции.

Фотопериодическая индукция – это влияние благоприятных фотопериодов на развитие растений, приводящее к последующему их зацветанию независимо от длины дня.

Феофитин – это вещество красно-бурого цвета, которое в лабораторных условиях выделяют из хлорофилла при действии слабой кислоты.



Таким образом, у феофитина атом магния замещен на два атома водорода. В естественных условиях образование феофитина происходит при старении листьев, осенью, под влиянием неблагоприятных факторов среды. В результате листья желтеют.

Физиологически кислая соль – соль, у которой быстрее поглощается катион.

Физиологически основная соль – соль, у которой быстрее поглощается анион.

Физиологически нейтральная соль–соль, у которой быстрее катион и анион поглощается с одинаковой скоростью.

Флоральная детерминация – это состояние, при котором переход апикальной меристемы к образованию цветка становится необратимым. В это время в апексе начинаются интенсивные гистологические и морфогенетические изменения.

Флориген – это гормон, который индуцирует переход растения к зацветанию.

Фузикоцин – относится к природным регуляторам роста.

–X–

Химический потенциал – свободная энергия, отнесенная к 1 молю вещества. Таким образом, химический потенциал – это та энергия, которую данное вещество может израсходовать на работу или движение. Химический потенциал – функция концентрации.

Хемотропизм – способность корня быстрее расти в том направлении, где большая концентрация недостающего элемента минерального питания. Хемотропизм– это изгибы корней при неравномерном распределении в почве какого-либо вещества.

Хемотрофы – это организмы, которые в качестве внешнего источника энергии (доноров, или источников электронов) используют энергию химических связей пищи или восстановленных неорганических соединений – таких, как сероводород, метан, сера, двухвалентное железо и др. Такие организмы называются хемотрофы. Все фототрофы – эукариоты одновременно являются автотрофами, а все хемотрофы – эукариоты – гетеротрофами. Среди прокариот встречаются и другие комбинации. Так, существуют хемоавтотрофные бактерии, а некоторые фототрофные бактерии являются гетеротрофами.

Хондриоплазма – см. матрикс митохондрий.

Холодостойкие растения – это виды, которые не повреждаются и не снижают своей продуктивности при температуре от 0 до +10⁰С.

Холодоустойчивость – это способность теплолюбивых растений переносить действие низких положительных температур.

Хлороз – проявление недостатка азота как элемента минерального питания. Проявляется в изменении окраски листовых пластинок, вызванное нарушением синтеза хлорофилла – нижние листья сначала становятся бледно-зелеными, затем желтыми с красно-фиолетовыми жилками и быстро засыхают. В молодых листьях такие симптомы проявляются позже, поскольку азот в них поступает за счет процесса реутилизации из-за которой и желтеют нижние листья.

Хлорофилл – зелёный пигмент, обуславливающий окраску хлоропластов растений в зелёный цвет. При его участии осуществляется процесс фотосинтеза. По химическому строению хлорофиллы – магниевые комплексы различных тетрапирролов. Хлорофиллы имеют порфириновое строение и структурно близки тому.

Хлорофилл (от греч. *chloros* – зеленый, *phyllon* – лист) – зеленый пигмент растительных организмов, который был выделен и назван в 1818 году П. Пелье и А Кавенту. Выделяют два хлорофилла – хлорофилл «**a**» (C₅₅H₇₂O₅N₄Mg) сине-зеленый и хлорофилл «**b**» (C₅₅H₇₀O₆N₄Mg) желто-зеленый.

Хлорофиллы не растворяются в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях и легко изменяются под действием кислот, солей и щелочей. В листе содержится примерно в три раза больше хлорофилла **a** по сравнению с хлорофиллом **b**.

По химической природе хлорофилл представляет собой сложный эфир дикарбоновой кислоты – хлорофиллина – и двух спиртов: метанола (CH₃OH) и фитола (C₂₀H₃₉OH).

Хлоропласты – зеленые фотосинтезирующие пластиды, отвечающие за поглощение и трансформацию энергии света. В высших растениях хлоропласты имеют преимущественно сферическую или эллипсоидную форму, у мхов и водорослей она может быть иной.

Хлоропласт – клеточная органелла, окруженная двойной мембраной. В дополнение к внешней и внутренней мембранам оболочки хлоропласты обладают еще и третьей системой мембран, формирующих *тилакоиды*. Компактная стопка тилакоидов называется *граной*. Белки и пигменты, принимающие участие в фотохимических

процессах фотосинтеза, находятся в мембранах тилакоидов. Граны погружены в бесцветный *матрикс*, окружающий тилакоиды, который называется *стромой* и является аналогом матрикса митохондрий. В строме протекают биохимические реакции темновой фазы фотосинтеза. Соседние граны связаны между собой одиночными (не упакованными в грану) тилакоидами, которые называются *ламеллами стромы*. Белки, пигменты и другие компоненты фотосинтетического аппарата, необходимые для фотохимических превращений, сгруппированы в различных участках мембраны тилакоидов гран.

Хромопласты – желтые, оранжевые или красные пластиды. Их цвет зависит от комбинации каротиноидов – единственных липофильных пигментов высших растений. Хромопласты ответственны за окраску многих плодов (например, помидоров, цитрусовых), цветков (лютиков, бархатцев) и корней (морковь). Хромопласты могут развиваться непосредственно из пропластид или повторно дифференцироваться из хлоропластов, как, например, в созревающих плодах помидора. Хромопласты могут редифференцироваться в хлоропласты, что наблюдается, в частности, в выступающих из земли и освещаемых участках корнеплодов моркови. Развитие хромопластов сопровождается мощной индукцией ферментов, катализирующих биосинтез каротиноидов. Неактивные формы этих ферментов обычно находятся в строме, активные формы присутствуют только в мембранах пластид, где локализованы как липофильные предшественники каротиноидов, так и сами каротиноиды.

Хроматин – представляет собой комплекс нуклеиновых кислот и белков, весь набор ферментов и кофакторов, необходимый для экспрессии генов и репликации ДНК, а также различные РНК. Находится в нуклеоплазме ядра. В делящихся клетках хроматин организуется в *хромосомы*.

Хромосомы – нуклеопротеидные структуры в ядре эукариотической клетки (клетки, содержащей ядро), которые становятся легко заметными в определённых фазах клеточного цикла (во время митоза или мейоза). Хромосомы представляют собой высокую степень конденсации хроматина, постоянно присутствующего в клеточном ядре. Исходно термин был предложен для обозначения структур, выявляемых в эукариотических клетках, но в последние десятилетия всё чаще говорят о бактериальных хромосомах. В хромосомах сосредоточена большая часть

наследственной информации.

Число хромосом специфично для каждого вида растений. В некоторых растительных клетках может происходить многократная репликация ДНК, в результате чего образуется полиплоидный набор хромосом.

–Ц–

Целлюлоза или клетчатка – $(C_6H_{10}O_5)_n$ – полимер β -D-глюкозы. Является основным строительным компонентом всех типов клеточных стенок растительного организма. Это самый распространенный растительный полисахарид. Составляет от 15 до 30% сухой массы всех первичных клеточных стенок, во вторичных клеточных стенках ее содержание выше. Целлюлоза представляет собой линейный полимер, состоящий из неразветвленного β -1 \rightarrow 4-D-глюкана. Подобная связь обуславливает поворот на 180° каждого последующего глюкозного остатка относительно предыдущего. Такая структура позволяет отдельным цепочкам полимера соединяться между собой водородными связями. Целлюлоза существует в форме микрофибрилл.

Цитоплазма – сложная многокомпонентная, пластичная, дифференцированная система, включающая ряд мембранных и немембранных структур. В цитоплазме протекают основные процессы метаболизма. Состоит из органелл и цитозоля или гиалоплазмы.

Цитоплазматическая мембрана – обязательный компонент любой растительной клетки. Она отграничивает клетку и обеспечивает сохранение существующих различий между клеточным содержимым и окружающей средой. Мембрана служит высокоизбирательным «входным» селективным фильтром и отвечает за активный транспорт веществ в клетку и из нее.

Цитозоль (или гиалоплазма) – внутренняя среда клетки, в которую погружены все ее органоиды. Бесцветный, прозрачный, водный, коллоидный раствор, содержащий около 90% воды. В состав раствора могут входить сахара, аминокислоты, нуклеотиды, витамины, газы, ионы, белки, нуклеиновые кислоты. В цитозоле идут важные биохимические процессы и реакции (гликолиз, синтез жирных кислот, нуклеотидов, аминокислот), а также осуществляется внутриклеточный транспорт веществ.

Структура гиалоплазмы раскрыта благодаря применению

иммуно–флуоресцентной микроскопии и включает сложную сеть белков, которые образуют цитоскелет.

Цитоскелет – внутренний скелет клетки, образован микротрубочками и микрофиламентами. Игрет важную роль в процессах митоза, мейоза, внутриклеточного движения цитоплазмы (циклоза), транспорте воды, а также в формировании клеточной стенки, влияя на расположение целлюлозных фибрилл, что определяет направление роста клетки, а значит – и ее форму.

Функции цитоскелета:

1) формирует механический каркас, который придает клетке форму и обеспечивает связь между мембраной и органеллами; каркас представляет собой динамичную структуру, которая постоянно обновляется по мере изменения внешних условий и состояния клетки. Для растительной клетки, имеющей жесткую клеточную стенку, формообразующая роль цитоскелета несущественна;

2) действует как «мотор» для клеточного движения: компоненты цитоскелета определяют деление клеток, перемещение органелл, движение цитоплазмы (моторная функция цитоскелета также более важна для животных клеток);

3) служит «рельсами» для транспорта органелл и других крупных комплексов внутри клетки.

Циклоз – внутриклеточное движение цитоплазмы, осуществляемое при помощи микротрубочек и микрофиламентов. Скорость движения цитозоля непостоянна и зависит от внешних условий и состояния клетки.

Виды движения цитоплазмы:

1. **Колебательное** движение – нет упорядоченного перемещения клеточных компонентов: одни частицы движутся к центру, другие – к периферии, третьи находятся в покое. Свойственно клеткам водоросли *Spirogyra* и водного гриба *Achlya*.

2. **Циркуляционное** движение характерно для клеток, имеющих протоплазматические тяжи, пересекающие вакуоль. Например, для волосков огурцов, тычиночных нитей традесканции и т.д. Потoki цитоплазмы, проходящие через вакуоль, все время меняют свой вид.

3. **Ротационное** движение цитоплазмы наблюдается в клетках с большой центральной вакуолью, когда цитоплазма находится на периферии клетки и движется, подобно приводному ремню. Его удобно наблюдать в клетках водных растений – харовых водорослей.

4. **Фонтанирующее** движение цитоплазмы свойственно клеткам,

обладающим вершечным ростом: корневым волоскам, пыльцевым трубкам. В толстом центральном тяже протоплазма движется к кончику клетки (или ее основанию), а постенный слой – в обратном направлении.

5. В гифах грибов цитоплазма движется по типу *прилива*. Движение происходит рывками по направлению к растущей верхушке гифы.

6. *Челночное* движение цитоплазмы наблюдается у миксомицетов. В одном из направлений постепенно возрастает скорость тока цитоплазмы, после достижения максимальной скорости наступает резкая остановка и начинается движение в противоположном направлении.

7. Для рода нитевидных водорослей осциллятория характерно *осцилляторное* движение, которое связано уже не только с движением цитоплазмы, но и с движением самой нити водоросли: кончик нити совершает движения, сопровождающиеся вращением нити вокруг собственной оси и поступательным движением нити. Водоросли могут таким образом перемещаться на стенки сосуда из воды или расплзаться в капле воды.

Цитокинез – деление тела эукариотной клетки. Цитокинез обычно происходит после того, как клетка претерпела деление ядра (кариокинез) в ходе митоза или мейоза. В большинстве случаев цитоплазма и органоиды клетки распределяются между дочерними клетками приблизительно поровну.

Важное исключение представляет собой оогенез, с его предельно асимметричными делениями, в ходе которых будущая яйцеклетка получает практически всю цитоплазму и органоиды, в то время как вторая из клеток в каждом из двух делений мейоза (так называемое полярное или редукционное тельце) почти не содержит цитоплазмы и вскоре отмирает.

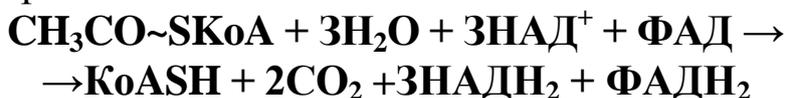
В тех случаях, когда деление ядра не сопровождается цитокинезом, образуются многоядерные клетки (симпласты).

Цветение – это комплекс процессов, протекающих в период от заложения цветка до оплодотворения. Способности закладывать цветки возникает у растений в определенном возрасте.

Цикл Кребса (цикл трикарбоновых кислот) – это циклический процесс. Единственным условием непрерывного его повторения – поступление новых молекул **ацетил-КоА**. В результате цикла Кребса каждая ацетильная группа, образовавшаяся из пировиноградной

кислоты (ПВК), расщепляющейся до CO_2 . Во время этого процесса восстанавливаются никотинамидадениндинуклеотид (НАД), флавинаденин-динуклеотид (ФАД) и синтезируются две молекулы АТФ.

Суммарная реакция цикла Кребса может быть записана следующим образом:



Цикл Кребса происходит в матриксе митохондрий и состоит из идентичных реакций и у животных и у растений.

Значение цикла Кребса – восстановление коферментов (НАД, ФАД), при последующем окислении которых образуются молекулы АТФ, запасующие в своих макроэргических связях энергию, освобождаемую при распаде ПВК. Кроме того, служат донорами H^+ для восстановительных реакций. Во-вторых, возникающие в цикле промежуточные вещества могут использоваться для синтеза белков, жиров, углеводов.

Цикл трикарбоновых кислот – см. цикл Кребса.

Цитокенины – производные аденина, у которого аминогруппа в шестом положении замещена различными радикалами. Синтезируется из мевалоновой кислоты. Образуются, главным образом, в кончиках корней растительного организма.

Циторриз – это состояние клетки, которое возникает в условиях водного дефицита, например, при суховее. В *молодых* тканях резкое усиление потери воды может произойти в результате испарения воды в клетке, но протопласт, сокращаясь в объеме, не отстает от клеточной стенки, а тащит ее за собой. При этом клеточная стенка волнообразно изгибается и не только не давит на протопласт, а, наоборот, стремится его растянуть.

Цитохромы – открыты в 1925 году Д.Кейлином как соединения, которые быстро окисляются и быстро восстанавливаются. По своей природе это гемсодержащие белки. Гем содержит порфириновое кольцо и атом железа, прочно связанный с четырьмя атомами азота. В растениях имеется несколько цитохромов, различающихся по природе гемма и обозначаемых как *цитохрома*, *цитохрома*₃, *цитохром**в*, *цитохром**с*, *цитохром**с*₁ и др. Атом железа, присоединяя электрон, переходит из окисной формы (Fe^{3+}) в закисную (Fe^{2+}), а теряя его, опять окисляется. Непосредственно с кислородом воздуха взаимодействует только цитохром-оксидаза.

Эвокация (от лат. *evocation* – вызывание) – это завершающая фаза инициации цветения, во время которой в апексе происходят процессы, приводящие к появлению цветочных зачатков.

Экспансины – это единственные белки, которые могут осуществлять удлинение клеточной стенки *in vitro*. Они обязательно присутствуют в растущих тканях всех цветковых растений.

Экзоцитоз – у эукариот это клеточный процесс, при котором внутриклеточные везикулы (мембранные пузырьки) сливаются с внешней клеточной мембраной. При экзоцитозе содержимое секреторных везикул (экзоцитозных пузырьков) выделяется наружу, а их мембрана сливается с клеточной мембраной. Практически все макромолекулярные соединения (белки, пептидные гормоны и др.) выделяются из клетки этим способом.

У прокариот везикулярный механизм экзоцитоза не встречается, у них экзоцитозом называют встраивание белков в клеточную мембрану (или в наружную мембрану у грамотрицательных бактерий), выделение белков из клетки во внешнюю среду или в периплазматическое пространство.

Экзоцитоз может выполнять **три основные задачи**:

– доставка на клеточную мембрану липидов, необходимого для роста клетки;

– высвобождение различных соединений из клетки, например, токсичных продуктов метаболизма или сигнальных молекул (гормонов или нейромедиаторов);

– доставка на клеточную мембрану функциональных мембранных белков, таких как рецепторы или белки–транспортёры. При этом часть белка, которая была направлена внутрь секреторной везикулы, оказывается выступающей на наружной поверхности клетки.

Элиситоры – это биологически активные вещества, образующиеся при травме клеток.

Эмбриональный этап онтогенеза семенных растений – происходит развитие зародыша от зиготы до созревания семени включительно. Все процессы эмбриогенеза у покрытосеменных растений осуществляются в семязачатке (семяпочке), которая формируется на плодолистике.

Эпиблема – ткань, покрывающая корень снаружи. Она

непосредственно соприкасается с почвенным раствором и почвой, поэтому первичное поступление ионов в корень происходит именно через нее. В клетках этой ткани, как анионы, так и катионы накапливаются в наибольших количествах, это является доказательством ее барьерной функции на пути поглощения ионов корнем. Эпидерма как поглотительная ткань неоднородна, поскольку некоторые из ее клеток способны превращаться в корневые волоски.

Эпидерма – покровная ткань. Покрывает молодые корни, главной функцией является поглощение веществ. В зоне дифференцировки клеток корня образует корневые волоски.

Эпидерма – покровная ткань высших растений, защищает ткани листа от внешних воздействий, регулирует газообмен и транспирацию через устьица.

Эпифиты (от греч. *epi* – на; *phyton* – растение) – это растения, поселяющиеся на стволах и побегах других растений, используя их только для прикрепления.

Эндодерма – ткань, которая отделяет центральный цилиндр корня от коры. Регулирует переход веществ с апопластного пути на симпластный и обратно.

Эндогенные ритмы – это внутренние, наследственно обусловленные ритмы, проявляемые и в постоянных условиях. Так, например, благодаря эндогенным ритмам наибольшее поступление воды в растение совпадает со временем ее наибольшей траты в результате усиленной транспирации днем. Существование эндогенных ритмов доказывает, что изменение скорости физиологических процессов не следует пассивно за изменением условий внешней среды, а регулируется и самим растением.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) – образован системой цистерн или каналов, которые ограничены мембраной и находятся в непосредственной структурной взаимосвязи друг с другом. Существуют две разновидности – шероховатый и гладкий. На поверхности *шероховатого (гранулярного)* ЭР расположены рибосомы, что позволяет обеспечивать синтез, транспорт белков. В мембранах шероховатого ЭР, как и в мембранах гладкого, сосредоточены ферменты, обеспечивающие конечные этапы синтеза мембранных липидов. В *гладком ретикулуме* синтезируются такие липофильные соединения, как терпеноиды, а также осуществляется детоксикация токсичных для клетки веществ гидрофобной природы. ЭР обладает способностью к активному транспорту различных

соединений по внутримембранной фазе. Причем у растительных организмов по системе ЭР вещества могут переноситься не только в пределах клетки, но и между различными клетками по плазмодесмам.

Эндоцитоз – процесс захвата (интернализации) внешнего материала клеткой, осуществляемый путём образования мембранных везикул. В результате эндоцитоза клетка получает для своей жизнедеятельности гидрофильный материал, который иначе не проникает через липидный бислой клеточной мембраны. Различают фагоцитоз, пиноцитоз и рецептор–опосредованный эндоцитоз. Термин был предложен в 1963 году бельгийским цитологом Кристианом де Дювом для описания множества процессов интернализации, развившихся в клетке млекопитающих.

Энхилема – жидкость, заполняющая каналы и цистерны эндоплазматического ретикулула.

Электронно-транспортная цепь – (см. дыхательная цепь).

Этап зрелости и размножения – этап онтогенеза семенных растений, характеризующийся готовностью к зацветанию, заложением репродуктивных органов их ростом и развитием, формированием семян и плодов.

Этиопласты – это специальный вид пластид, которые развиваются из пропластид в темноте. Этиопласты характерны для клеток этиолированных листьев и других, в норме зеленых, тканях растений, выращиваемых в темноте. В этиопластах содержится протохлорофиллид *a* и небольшое количество каротиноидов, которые придают им бледную желто-зеленую окраску, тогда как хлорофиллы *a* и *b* из-за отсутствия света не синтезируются. Особенностью строения этиопластов является наличие упорядоченной паракристаллической структуры (в форме решетки), которая состоит из мембранных везикул, известных как *проламеллярные тела*.

Этиолированные растения – это растения, имеющие длинные междоузлия, образующиеся в результате сильного растяжения клеток, при этом листовые пластинки недоразвиты, лишены хлорофилла. В целом у растения плохо развита механическая ткань.

Эфемеры (от греч. *ephemeros* – однодневный, скоропреходящий) – это растительные организмы, которые очень быстро проходят свое развитие от прорастания до полного плодоношения.

–Ю–

Ювенильный (этап молодости) этап онтогенеза семенных растений – включает в себя прорастание семян или органов вегетативного размножения и характеризуется накоплением вегетативной массы.

–Я–

Яровизация – это процесс, протекающий в озимых формах однолетних, двулетних и многолетних растений под действием определенной продолжительности низких положительных температур, способствующий ускорению генеративного развития.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

Основная литература:

1. Полевой В.В., Физиология растений. М., Высшая школа, 1989. 464с.
2. Рубин Б.Я. Курс физиологии растений. М., Высшая школа, 1976.
3. Справочник терминов и понятий по физиологии и биохимии растений (Под ред. М.Н.Кондратьева). М.: РГАУ-МСХА, 2007 г.

Дополнительная литература:

1. Веретенников Физиология растений с основами биохимии. Воронеж, 1987. 205 с.
2. Гавриленко В.Ф., Гусев М.В. и др. Избранные главы физиологии растений. МГУ, 1986. 480 с.
3. Генкель П.А. Физиология растений. М., Просвещение, 1975. 350 с.
4. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезински А., Кёрнер К. Ботаника. Физиология растений. Москва. Издательский центр «Академия», 2008. 496 с.
4. Кириллов Ю.И., Кокин Г.А. Физиология растений, Курган, Зауралье, 1998. 230 с.
5. ЛебедевС.И. Физиология растений, М., Просвещение, 1979. 408 с.
6. Максимов Н.А. Краткий курс физиологии растений. М., Сельскогиз, 1964. 602 с.
7. Рейн П., Эверт Р., Айкорн С. Современная ботаника. В 2-х томах. М., Мир, 1989. Т. 1-2.
8. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. Под ред. Н.Н. Третьякова. М., Колос, 1998. 640 с.
9. Филлипов В.В. Курс лекций по физиологии растений. Владимир, 1969. 205 с.
10. Шебельская Э.Ф. Физиология растений. Минск, Высшая школа, 1987. 280 с.
11. Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. М. Высшая школа. 150 с.
12. Якушкина Н.И. Физиология растений. М., Просвещение, 1993. 351с.

Литература по отдельным разделам физиологии растений:

Грин Н., Стоут У., Тейлор Д. Биология. Пер. с англ. М., Мир, 1993. 1-2-3 т.

Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М., Мир, 1993. 215 с.

Измайлов А.Л., Азотный обмен в растении. М., Наука, 1976. 319 с.

Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., Наука, 1976. 646 с.

Люттге У., Хигинботтан Н. Передвижение веществ в растении. М., изд. МГУ, 1990. 102 с.

Макарова А.Т. Физиология корневого питания растений. М., изд. МГУ. 1990. 102 с.

Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез: физиологические и биохимические аспекты. М., МГУ, 1992. 319 с.

Полевой В.В., Саламатова Т.С, Физиология роста и развития растений. Л. Изд. ЛГУ, 1991. 238.

Саламатова Т.С. Физиология растительной клетки. Уч. пос. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983, 231 с.

Чайлахян М.У. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988, 560 с.

Уоринг Ф, Филипс Н. Рост растений и дифференцировка. Пер. с англ. М.: Мир, 1984, 512 с.

Эвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез С3 и С4 растений. Механизмы и регуляции. Пер. с англ. М.: Мир, 1986, 598 с.

Интернет-ресурсы:

1. www.school.edu.ru
 2. www.sbio.info
 3. www.cbio.ru
 4. www.window.edu.ru
 5. www.humanities.edu.ru
 6. www.ecosystema.ru
- www.zipsites.ru/books/microbioI

СОДЕРЖАНИЕ

Теория В.И. Палладина.	8
Показатели дыхания: интенсивность и дыхательный коэффициент.	9
Пути диссимиляции углеводов. Гликолиз, его суть, энергетика.	11
Цикл ди- и трикарбоновых кислот, цикл Кребса-Корнберга.	19
Окислительный пентозофосфатный цикл и его роль в метаболизме	22
Ферментные системы дыхания	23
ЛАБОРАТОРНЫЕ РАБОТЫ ПО ТЕМЕ «ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ»	27
Лабораторная работа № I.–1.	27
Работа № I.–1.–1. Обнаружение дыхания растений	27
Работа № I.–1.–2. Определение интенсивности дыхания в чашках Конвея	28
Лабораторная работа № I.–2. Работа № I.–2.–1. Определение дыхательного коэффициента.	30
Лабораторная работа № I.–3. ИЗУЧЕНИЕ ФЕРМЕНТНЫХ СИСТЕМ ДЫХАНИЯ	33
Работа № I.–3.–1. Качественная реакция с тетразолием на общую дегидрогеназную активность тканей	33
Работа № I.–3.–2. Количественное определение активности дегидрогеназ	35
Работа № I.–3.–3. Определение активности каталазы	36
ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ	37
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:	88

Подписано в печать 16.12.2015 г. Формат 60x90 1/6
У.п.л. 3.80. Бумага офисная. Печать-ризография.
Тираж 100 экз.

Издательство ФГБОУ ВО «Чеченский государственный университет»
Адрес: 364037 ЧР, г. Грозный,
ул. Киевская, 33.
