ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Факультет среднего профессионального образования

КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

ОП.01 БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Специальность 35.02.12 Садово-парковое и ландшафтное строительство

Форма обучения очная

Оренбург 2023 г.

Введение в ботанику. Растительная клетка

Ботаника как наука и ее задачи.

Ботаника — сложная система научных дисциплин, изучающих растительный мир во всем его богатстве форм и жизненных — проявлений. Вместе с зоологией, изучающей животный мир, она входит в состав биологии — науки о живых существах, о жизни во всех ее проявлениях.

Растительный мир развивался постепенно - от простых организмов к сложным. Впервые растения, как и вообще жизнь, возникли в воде. Первоначальные растения были представлены простейшими организмами. В процессе эволюции эти простейшие организмы усложнялись и приспосабливались к окружающей их среде.

История развития земной поверхности насчитывает несколько миллиардов лет. Отдельные этапы развития Земли обозначаются в виде геологических эр, каждая из которых имеет возраст в несколько миллионов лет. Обычно весь цикл развития нашей планеты делится на 5 геологических эр: архейскую, протерозойскую, палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую.

Самой древней является архейская эра, а самой молодой - кайнозойская. Геологические эры делятся на отдельные периоды. Для каждой геологической эры и её периодов характерно развитие определённых групп растений и животных. Каждая из указанных геологических эр земной поверхности характеризуется своими осадочными породами, в которых сохраняются окаменелости и отпечатки растений и животных.

История развития ботаники.

Первые письменные трактаты о растениях принадлежат греческому ученому Теофрасту (372–287 гг. до н.э.), которого называют «отцом ботаники». Он описал свыше 500 видов растений, сделав попытку их классификации на основе жизненных форм.

Древнеримский ученый Плиний Старший (23–79 гг. н.э.) написал первый учебник по ботанике, дошедший до наших дней.

В конце XV века, в эпоху великих географических открытий зарождаются и развиваются формы сохранения растений для их сравнительного изучения. В середине XVI века было положено начало гербаризации. Возникают первые ботанические сады в Италии (1540 г. – в Падуе, 1545 г. – в Пизе), Швейцарии (1560 г. – в Цюрихе). Немецкий художник Альбрехт Дюрер (1471–1528), иллюстрируя ботанические книги, создает великолепные гравюры растений.

Выдающийся английский естествоиспытатель Роберт Гук (1635–1703) усовершенствовал микроскоп и при рассмотрении среза пробки обнаружил, что она состоит из крохотных ячеек. В 1665 г. он описал растительные клетки и ввел термин
«cellula», что на латыни означает «клетка». Марчелло Мальпиги (1628–1694) и НеемийГрю (1641–1712) положили началоана томии растений, описав клетки, ткани различных видов и их значение. В 1671 г. они, независимо друг от друга, выпустили книги с одинаковым названием «Анатомия растений».

Систематика и описательная морфология XVIII в. достигла высшего развития в трудах шведского ботаника Карла Линнея (1707–1778). В 1735 г. Линней выпустил книгу
«Система природы», где классифицировал растения по строению органа размножения – андроцея. Он выделил 24 класса. Эта система была искусственна, т.к. в ее основу было положено не родство растений, а сходство некоторых признаков.

Значительными успехами в ботанике был отмечен XIX век. Оформились и возникли такие разделы, как физиология, география и экология растений, геоботаника, палеоботаника, эмбриология и т.д. Во всех разделах ботаники был накоплен огромный фактический материал, что создало базу для обобщающих теорий. Важнейшими из них стали клеточная теория и теория эволюционного развития жизни.

В 1838 г. немецкий ботаник М.Шлейден установил, что клетка – это универсальная структурная единица в теле растений, а в 1839 г. Зоолог Т.Шванн распространил этот

вывод и на животных. Разработка клеточной теории оказала огромное влияние надальнейшее развитие биологии и положила начало цитологии.
Появление эволюционной теории Чарльза Дарвина (1809–1882) стало началомновой эпохи в развитии всех биологических наук. Начался новый период для систематики
– эволюционный (филогенетический), т.е. возникла необходимость объединять в одни таксоны виды, единые по происхождению, а не по внешнему сходству.

Основные разделы ботаники.
Выделяют следующие разделы ботаники:
морфология растений изучает внешнее строение растений, отдельных органов, ихвидоизменения в зависимости от условий среды;
анатомия исследует внутреннее строение растений, используя оптические приборы;цитология изучает строение и функции растительных клеток;
гистология изучает ткани, их расположение, функциональные особенности; физиология исследует жизненные процессы, присущие растениям (обмен веществ,
рост, развитие и т. д.).
Систематика ставит перед собой несколько целей:

- описать все существующие виды;
- классифицировать их по более крупным таксонам;
- восстановить пути эволюционного развития растительного мира.

Палеоботаника изучает вымершие виды, дошедшие до нас в виде окаменелостей и отпечатков в горных породах, и тем самым помогает восстанавливать этапы развития растительного царства.
Фитоценология изучает растительные сообщества (фитоценозы) и взаимодействия между их компонентами.
География растений изучает распределение видов растений и фитоценозов по поверхности Земли в зависимости от климата, почвы и геологической истории.
Экология– исследует взаимоотношения растений друг с другом и с условиями окружающей среды.

Роль зеленых растений в природе и жизни человека.
Роль зеленых растений в природе можно охарактеризовать следующим образом:

1) обеспечивают атмосферный воздух кислородом, необходимым для дыхания большинства организмов;
2) в процессе фотосинтеза, используя солнечную энергию, создают из неорганических веществ и воды огромные массы органических соединений,

которые служат пищей самим растениям, животным и человеку;

3) в органическом веществе зеленых растений накапливается солнечная энергия, за счет которой развивается жизнь на Земле;
4) растения поддерживают природное равновесие кругооборота веществ и энергии в биосфере Земли.

Исключительна роль растений в жизни человека. Среди растений пищевого назначения в первую очередь следует назвать зерновые культуры, особенно пшеницу, рис, кукурузу. Широко используются в питании овощи, плоды, корнеплоды, ягоды, продукты, которые получают из сахароносных, жиромасличных, орехоплодных, пряновкусовых культур. Непрерывно возрастает использование человеком всех видов сырья, получаемогоиз леса.

Основные особенности растительной клетки.
Растительная клетка имеет ряд особенностей строения, которые отличают ее и от животных, и от простейших, и от грибов. Основные отличия связаны с процессами

жизнедеятельности растений. Стоит рассмотреть детальнее, в чем именно они заключаются.

Морфологические особенности

Вначале стоит рассмотреть отличия в строении, а уж потом характерные особенности обмена веществ, которые так или иначе связаны со структурными различиями:

- клеточная стенка растительной клетки жесткая, и содержит в качестве основного компонента целлюлозу, тогда как у грибов подобная роль отводится хитину, а у простейших – муреину;
- пластиды – одни из важнейших органелл для растения, так как именно в них содержатся молекулы хлорофилла, благодаря которым осуществляется процесс фотосинтеза. В клетках животных пластид и пигментов нет вообще, а в клетках простейших молекулы хлорофилла находятся в криптах – особых инвагинациях мембраны;
- в клетке растений присутствуют вакуоли, выполняющие функцию запасания. Предназначение этих органелл определенным образом связано с фотосинтетической активностью, осуществляемой в пластидах;
- клетка растений окрашена в зеленый цвет, животная клетка и клетка бактерий совершенно бесцветна. Эта особенность также обусловлена наличием пигмента-хлорофилла, имеющего зеленый окрас.

Различия биохимических процессов

Логично предположить, что отличаясь по строению, клетки будут различаться и по выполняемым функциям:

- в растительной клетке осуществляется образование сахара из углекислого газа и воды – в животной клетке такой процесс не может происходить по определению, так как они являются гетеротрофами;
- из-за того, что клеточная оболочка растительной клетки ограничена плотной стенкой, она не может совершать фагоцитоз и пиноцитоз – функцию, которая доступна как одноклеточным простейшим (амеба), так и некоторым клеткам человеческого организма (лейкоцитам);
- существуют некоторые различия в процессе запасания питательных веществ – если растения в вакуолях запасают клетчатку, то животные клетки – гликоген.

Ткани и органы высших растений, их функции, классификация, возникновение, особенности строения

Поняти о тканях

Понятие о тканях как группах сходных клеток появилось уже в трудах первых ботаников-анатомов в XVII в. Мальпиги и Грю описали важнейшие ткани, в частности ввели понятия о паренхиме и прозенхиме, основанные на форме составляющих их клеток. Эти термины оказались удобными для чисто описательных целей и удержались в современной анатомии.

В дальнейшем анатомы классифицировали ткани, беря за основу их наиболее существенные признаки — функции и происхождение.

Классификация тканей на основе физиологических функций была разработана в конце XIX— начале XX в. Швенденером и Габерландтом и сыграла важную роль в развитии анатомии растений, особенно одного из ее разделов — физиологической анатомии.

Тканям называют устойчивые, г. е. закономерно повторяющиеся, комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

Строение растений усложнялось в течение многих миллионов лет. В процессе эволюции возникали новые ткани и увеличивалось число разных типов клеток, входящихв состав тканей.

Классификация постоянных тканей.

Клетки у большинства растительных организмов слагаются в достаточно однородные комплексы, называемые тканями.

Классификация тканей может быть проведена по двум основным принципам: морфологическому и физиологическому.

Морфологический принцип кладет в основу классификации происхождение и строение ткани, а физиологический ≈ выполняемую функцию.

Однако классификация лишь по преобладающей функции в значительной степени условна. И все же, несмотря на трудность классификации в теле растения реально существуют хорошо различимые ткани, обладающие целым характерных признаков.

Тканями называют устойчивые, то есть закономерно повторяющиеся комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

Все ткани делятся на 2 большие группы. В первую группу входят эмбриональные ткани, состоящие из интенсивно делящихся клеток. Они носят название образовательных тканей или меристем.

Образовательные ткани в процессе роста и дифференцировки дают начало "взрослым" специализированным тканям. Все взрослые ткани входят во вторую группу и именуются постоянными.

Ткани удобно рассмотреть в следующей системе.

I. Образовательные ткани (меристемы):
   1) верхушечные (апикальные);
   2) боковые (латеральные):

а) первичные (прокамбий, перицикл), б) вторичные (камбий, феллоген);

   3) вставочные (интеркалярные);
   4) раневые (травматические).

II. Ассимиляционные ткани.

III. Запасающие ткани.

IV. Аэренхима.

V. Всасывающие ткани:
   1) ризодерма;
   2) веламен;
   3) всасывающий слой щитка в зародышах злаков;
   4) гаустории паразитных растений;
   5) гидропоты.

VI. Покровные ткани:
   1) первичная (эпидерма);
   2) вторичная (перидерма);
   3) третичная (корка, или ритидом).

VII. Ткани, регулирующие прохождение веществ:
   1) эндодерма;
   2) экзодерма.

VIII. Выделительные ткани:
   1) наружные:

а) железистые волоски (трихомы) и выросты (эмергенцы),
б) нектарники,
в) гидатоды;

2) внутренние:

а) выделительные клетки (с эфирными маслами, смолами, кристаллами, танинами и т.д.),

б) многоклеточные вместилища выделений,

в) смоляные каналы (смоляные ходы),

г) млечники (членистые и нечленистые).

IX. Механические ткани (опорные, скелетные, арматурные):

1) колленхима;

2) склеренхима:

а) волокна,

б) склереиды.

X. Проводящие ткани:

1) ксилема (древесина);

2) флоэма (луб).

Все ткани за вычетом меристем называют постоянными тканями.

Ткани образовательные и постоянные.

По степени дифференциации выделяют ткани образовательные (недифференцированные) и постоянные (дифференцированные). Образовательные ткани - эмбриональные. Их клетки способны непрерывно делится. Постоянные ткани - это ткани, которые после своего формирования не подвергаются дальнейшим изменениям; они возникают из образовательных тканей. К постоянным тканям относятся покровные, проводящие, механические, выделительные и основные.

Образовательные ткани (меристемы).

Меристемы состоят из недифференцированных и по внешнему виду одинаковых клеток, способных многократно делиться. Возникающие из меристем клетки (производные меристемы) дифференцируются, т. е. становятся различными и дают началовсем тканям и органам растения.

Меристемы могут сохраняться очень долго, в течение всей жизни растения (у некоторых деревьев тысячи лет), так как содержат некоторое число инициальных клеток (инициалей), способных делиться неопределенное число раз с сохранением меристематического характера. Остальные клетки меристемы являются производными от инициалей; они делятся ограниченное число раз и превращаются в постоянные ткани.

На кончике зародышевого корешка и впервичной почечке локализуются группы инициальных клеток, формирующих верхушечные (апикальные) меристемы. Эти меристемы наращивают корень и побег в длину. Боковые (латеральные: лат. lateralis — боковой) меристемы в осевых органах (стеблях, корнях) образуют цилиндрические слои, на поперечных разрезах имеющие вид колец.

Вставочные меристемы представляют собой активно растущие ме-ристематические участки, расположенные большей частью у оснований междоузлий. Их можно назвать остаточными, поскольку они происходят от верхушечных меристем, но их преобразование в постоянные ткани задерживается по сравнению с соседними участками стебля.

Раневые (травматические) меристемы, как показывает название, возникают при залечивании поврежденных тканей и органов.

Ассимиляционные ткани.

В зависимости от специализации, основную паренхиму делят на ассимиляционную, вентиляционную, всасывающую, запасающую и выделительную.

Ткани, основной функцией которых является работа ассимиляции, то естьфотосинтез, объединяют в систему ассимиляционных тканей.

У высших растений они имеют обычно зеленую окраску. Поэтому могут быть названы зеленой паренхимой или хлорофиллоносной паренхимой (короче ≈ хлоренхимой).
Ассимиляционная ткань устроена достаточно просто и состоит из однородных тонкостенных клеток.
Хлоропласты в клетках хлоренхимы обычно расположены в один ряд в постенном слое цитоплазмы. Центральная часть полости клетки занята крупной вакуолью.
Доступ углекислоты к клеткам хлоренхимы облегчается тем, что в ней имеется развитая система межклетников, сообщающаяся с атмосферой. Наличие межклетников является характернейшей особенностью ассимиляционной ткани. Межклетники обеспечивают газообмен с окружающей средой.
Нередко хлоренхима дифференцирована на столбчатую (палисадную) и губчатую ткань. Палисадная ткань обычно состоит из удлиненных клеток цилиндрической формы, расположенных перпендикулярно к поверхности органа. Межклеточники в палисадной ткани развиты слабо. Палисадная ткань содержит большое количество хлоропластов, здесь происходят световые реакции фотосинтеза.
Губчатая ткань построена из округлых или неопределенной формы клеток, образующих рыхлую сложную сетчатую систему. Межклетники хорошо развиты. Здесь протекает газообмен и темновая стадия фотосинтеза.

Запасающие ткани.
Запасающая паренхима. Вещества, синтезированные растением или воспринятые извне, могут откладываться в виде запасов. К накоплению запасных веществ способны все живые клетки. Запасающие ткани состоят из живых, чаще всего паренхимных клеток.
Вещества накапливаются в твердом или растворенном виде. В виде твердых зерен откладываются крахмал и запасные белки.

Аэренхима.
Практически во всех тканях имеются межклетники, образующие единую систему. Межклетники через проходные отверстия или устьица сообщаются с атмосферой. Однако газовый состав в межклетниках сильно отличается от газового состава атмосферы.
Если в растениях образуется ткань с очень большими межклетниками, нередко превышающими размеры самих клеток, и если вентиляционная функция такой ткани выступает на первое место, то ее называют аэренхимой.
Как правило, в состав аэренхимы входят механические клетки, придающие этой рыхлой ткани дополнительную прочность.
Особенно развита аэренхима у водных и болотных растений, в условиях, где затруднен нормальный газообмен.

Всасывающие ткани.
Всасывающие ткани играют важную роль в жизни растений. Через них в тело растения из внешней среды поступают вода и растворенные в ней вещества. Они очень различны по структуре и по распространенности среди высших растений. Наибольшее значение имеет ризодерма (греч.риза — корень; дерма — кожа) — наружный слой клеток на всех молодых корнях. Через ризодерму в корень всасывается из почвы вода и поглощаются растворенные в ней вещества.
Веламен особенно хорошо развит на воздушных корнях орхидей.
Гидропоты состоят из одной или из группы клеток, чаще всего на поверхности листьев у растений, погруженных в воду, и способны избирательно поглощать растворенные в воде вещества.

Покровные ткани.

В соответствии с происхождением из различных меристем и структурой выделяют три покровные ткани — эпидерму, перидерму и корку (ритидом). Эпидерма (греч.эпи — сверху) возникает из наружного слоя апикальной меристемы побега (из протодермы) и покрывает листья и молодые стебли. На смену ей из вторичных меристем могут образоваться перидерма и корка. Перидерма возникает также на корнях.

Главная функция эпидермы — регуляция газообмена и транспирации (естественного испарения воды живыми тканями).

Эпидерма, кроме того, выполняет целый ряд других функций. Она препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов, защищает внутренние ткани от механических повреждений и придает органам большую прочность; через эпидерму могут выделяться наружу эфирные масла, вода, соли. Эпидерма может функционировать как всасывающая ткань. Наконец, эпидерма принимает участие в синтезе различных веществ, в восприятии раздражений, в движении листьев. Таким образом, эпидерма — многофункциональная ткань.

Эпидерма — сложная ткань, так как в ее состав входит ряд морфологически различных клеток:

1) основные клетки эпидермы,
2) замыкающие и побочные клетки устьиц,
3) трихомы, т. е. производные эпидермальных клеток в виде выростов, волосков.

Перидермой называют сложную многослойную покровную ткань, которая приходит на смену первичным поверхностным тканям. Может она возникнуть и в результате залечивания поврежденных тканей раневой меристемой. Сложной перидерма является потому, что состоит из комплекса клеток, различных по строению и функциям. Эти клетки составляют: а) феллему (пробку), выполняющую главные защитные функции; б) феллоген (пробковый камбий), за счет работы которого перидерма длительное время нарастает в толщину; в) феллодерму, выполняющую функцию питания феллогена.

Феллоген — это один слой меристематических клеток, откладывающих клетки пробки наружу и клетки феллодермы внутрь органа.

Главное значение пробки — защита от потери влаги. Она предохраняет растение от проникновения в него болезнетворных организмов.

Корка (ритидом). Таким образом, корка состоит из чередующихся слоев пробки и прочих отмерших тканей коры, т. е. имеет сложный гистологический состав.

Мертвые ткани корки не могут растягиваться, следуя за утолщением ствола. Рано или поздно на стволе появляются трещины, не доходящие, однако, до глубинных живых тканей. Толстая корка надежно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных пожаров, резкой смены температур.

Проводящие ткани.

Проводящие ткани, т. е. ткани, по которым происходит массовое передвижение веществ, возникли как неизбежное следствие приспособления к жизни на суше. Возникли две проводящие ткани, по которым вещества передвигаются в двух направлениях. По ксилеме (греч. ксилос— древесина) в направлении снизу вверх (от корней к листьям) поднимаются вещества почвенного питания — вода и растворенные в ней соли(восходящий ток).

По флоэме (греч. флойос— кора) в направлении сверху вниз (от листьев к корням) передвигаются вещества, синтезируемые в листьях, главным образом сахароза(нисходящий ток)..

Ксилема и флоэма имеют ряд общих особенностей.

1) Они образуют в теле растения непрерывную разветвленную систему, соединяющую все органы растения — от тончайших корешков до самых молодых побегов.

2) Ксилема и флоэма представляют собой сложные ткани, т. е. в их состав входят разнородные элементы — проводящие, механические, запасающие, выделительные. Естественно, самые важные из них — проводящие элементы.

3) Проводящие элементы как в ксилеме (трахеиды и сосуды), так и во флоэме (ситовидные элементы) вытянуты по направлению тока веществ, иногда очень значительно.

4) Стенки проводящих элементов содержат поры или сквозные отверстия (перфорации), облегчающие прохождение веществ.

В громадном большинстве случаев ксилема и флоэма расположены рядом, образуя или слои, или так называемые проводящие пучки.

Различают несколько типов проводящих пучков. Наиболее обычны коллатеральные открытые пучки, в которых между флоэмой и ксилемой залегает камбий. Биколлатеральный открытый пучок обладает добавочно внутренней флоэмой (например, утыквы). Закрытые пучки, напротив, лишены камбия (им как бы «закрыт» путь к вторичному камбиальному утолщению). В концентрических пучках или ксилема окружает флоэму (амфивазальные пучки), или наоборот (амфикрибральные пучки).

В состав ксилемы входят проводящие, механические, запасающие и некоторыедругие элементы.

Различают два типа проводящих, или трахеальных, элементов — трахеиды и членики сосудов (иногда к трахеальным элементам причисляют и древесинные волокна, поскольку между ними и трахеидами нет резкой границы). Трахеида представляет собой сильно вытянутую в длину водопроводящую клетку с ненарушенными первичными стенками. Сосуд состоит из многих клеток, называемых члениками сосуда. Членики расположены друг над другом, образуя трубочку.

В состав флоэмы входят ситовидные элементы, сопровождающие клетки (клетки- спутницы), несколько типов паренхимных клеток, флоэмные (лубяные) волокна и некоторые другие элементы. Самыми важными являются ситовидные элементы с сопровождающими клетками, содержащие мелкие отверстия, которые часто называютситовидными порами.

Важная роль в проведении ассимилятов по ситовидным трубкам принадлежит сопровождающим клеткам (клеткам-спутницам), которые сохраняют ядра и многочисленные активные митохондрии.

Механические ткани.

Колленхима рано возникает в молодых побегах (но не в корнях), когда еще продолжается растяжение в длину. Пластичное (остаточное) растяжение ее оболочек возможно лишь при активном участии живого содержимого, которое выделяет вещества, снижающие упругость оболочек. Пластичность оболочек колленхимы сохраняется еще и потому, что они не одревесневают.

Одна из особенностей колленхимы состоит в том, что она выполняет свое назначение только в состоянии тургора.

Склеренхима отличается от колленхимы признаками, указанными выше: она состоит из клеток с равномерно утолщенными и большей частью одревесневшими оболочками, а содержимое клеток отмирает после окончательного формирования оболочек. Таким образом, склеренхима выполняет свою функцию уже после отмирания протопластов.

Оболочки склеренхимных клеток обладают высокой прочностью, близкой к прочности стали. Отложение лигнина (одревеснение) повышает прочность оболочек, их способность противостоять раздавливанию. Однако одревеснение делает оболочки более хрупкими. Различают два основных типа склеренхимы — волокна и склереиды.

Волокна имеют форму прозенхимных клеток, сильно вытянутых в длину и заостренных на концах. Обычно они имеют толстые стенки и очень узкую полость.

Волокна, входящие в состав древесины, называют древесинными волокнами (волокнами либриформа), а входящие в состав луба — лубяными волокнами.
Склереидами называют склеренхимные клетки, не обладающие формой волокон. Они могут быть округлыми (каменистые клетки, брахисклереиды, ветвистыми (астросклереиды) или иной формы..
В стеблях колленхима и склеренхима чаще всего располагаются или непосредственно под эпидермой, или несколько глубже, но все же близко к поверхности.

Выделительные ткани.
Выделительные ткани выделяют млечный сок, смолы, эфирные масла, нектар и другие вещества, исключающиеся из обмена веществ. В зависимости от того, выделяют ли они вещества наружу или выделенные вещества остаются внутри растения, эти ткани можно разделить на наружные и внутренние.
К наружным выделительным тканям относятся железистые волоски, выделяющие эфирные масла, кислоты (пеларгония, крапива), нектарники, гидатоды, а также пищеварительные железки насекомоядных растений.
Гидатоды выделяют наружу капельки воды при избыточном поступлении её в растение. Такой процесс называют гуттацией, её можно наблюдать у многих растений по утрам после прохладных и влажных летних ночей.
Внутренние выделительные ткани могут быть представлены отдельными клетками, рассеянными среди клеток других тканей, в которых накапливаются различные вещества (слизи, танины, оксалат кальция и др.), вместилищами выделений и млечниками.
Вместилища выделений могут возникать в виде межклетников, заполненных выделенными веществами или на месте группы клеток, которые разрушаются после накопления веществ.
Млечники представляют собой живые клетки, содержащие в вакуолях млечный сок. Могут быть членистые и нечленистые.
Членистые млечники возникают из многих клеток, оболочки которых в местах соприкосновения растворяются. Характерны для растений из семейств сложноцветных, маковых, колокольчиковых и др.
Нечленистые млечники представляют собой одну гигантскую ветвистую клетку (у молочайных, тутовых).
Млечный сок — это эмульсия, содержащая различные вещества: смолы, каучук, эфирные масла, алкалоиды, белковые соединения.

Корень и корневая система.
Ризоиды, обычно представляющие собой подобные нитям ветвящиеся или неветвящиеся выросты поверхности тела. Они стелются по субстрату и проникают в глубь него, прочно закрепляя растение. У водных растений они выполняют функцию закрепления организма на субстрате. У наземных растений наряду с функцией прикрепления ризоиды приобрели функцию поглощения воды и необходимых веществ.
Ризомоид представляет собой видоизмененный талом, покрытый ризоидами.
Высшие растения имеют еще более совершенный орган закрепления и поглощения почвенных растворов — корень. Он представляет собой узкоцилиндрический, т.е. осевой, орган, способный расти ортотропно в глубь субстрата, что позволяет более прочно закреплять организм и полнее использовать ресурсы почвы.
Апекс корня формирует не только новые участки корня, но и особое образование - корневой чехлик, который прикрывает апекс и защищает его от повреждений, когда он продавливается сквозь грунт. У большинства видов корень в этой зоне несет многочисленные корневые волоски, очень похожие на ризоиды и выполняющие такие же функции.

Корни многих семенных растений способны не только удлиняться, но и длительно утолщаться по всей длине. Это утолщение, как и подобное ему утолщение стеблей, называют вторичным.

Выделяют зоны корня: зона деления, зона роста, зона всасывания, зона проведения.Корни способны ветвиться. У плаунов и, вероятно, других плаунообразных ветвление корней апикальное; у остальных, имеющих корни высших растений, ветвлениекорней боковое эндогенное. В результате ветвления корней возникает корневая система,разные типы которой различаются особенностями слагающих ее корней и характером соединения корневой и побеговой систем.

Корневая система бывает стержневой, мочковатой и смешанной.

У некоторых семенных растений, преимущественно однодольных, главный корень развит слабо или быстро отмирает, а корневая система формируется благодаря развитию на гипокотиле и/или базальных узлах главного побега нескольких мощных придаточных корней. В этом случае корневая система выглядит как пучок более или менее одинаковых разветвленных корнейи называется мочковатой.

Побег и система побегов.

Побег состоит из осевой части — стебля, несущей уплощенные боковые, или аппендикулярные, придатки — листья. Листья прикрепляются к стеблю в узлах. Соответственно участки стебля между узлами называют междоузлиями. Междоузлия могут быть удлиненными с длиной, превышающей диаметр стебля, или укороченными, когда их длина равна либо меньше диаметра стебля. Побег с удлиненными междоузлиями называют удлиненным. Побег, все междоузлия которого укорочены, называется укороченным, или розеточным. У деревьев и кустарников удлиненные побеги обычно называют ростовыми, а укороченные. Если у побега часть междоузлий укороченная, а часть удлиненная, то говорят о полурозеточном побеге. В поперечном сечении междоузлия обычно округлые, но бывают и иных очертаний.

Листья располагаются на стебле по-разному, но не хаотично, а строго закономерно,что позволяет различать несколько типов листорасположения:

- мутовчатый филлотаксис свойствен побегам, на каждом узле которых находится несколько листьев, число которых специфично для вида растения, но чаще всего равно 3 или 4.
- супротивный филлотаксис отличается от мутовчатого тем, что на каждом узле располагается пара листьев.
- очередной, или рассеянный, филлотаксис наблюдается в тех случаях, когда на каждом узле располагается по одному листу.

Степень перекрывания листьев значительно уменьшается благодаря различиям их размеров, а также искривлениям листьев и скручиваниям междоузлий стебля. В результате проекция листьев подобна флорентийской мозаике. Ее так и называют «листовая мозаика».

Лист. Морфология и анатомия листа.

Листья современных растений очень разнообразны по размерам, очертаниям, расчленению на структурные компоненты. Основные элементы листа включает листовое основание, прилистники, черешок и листовую пластинку

Листовое основание — это базальная часть листа, которой он крепится к узлу побега.

У большинства растений основание вполне развитых листьев очень короткое и плохо заметное, но у некоторых видов оно разрастается в длину и ширину, более или менее полно охватывая междоузлие в виде влагалища (влагалищные листья). Края влагалища остаются свободными (незамкнутые влагалища) или срастаются на том или ином протяжении (замкнутые влагалища).

Пластинка - главный элемент листа, осуществляющий фотосинтез. При описании листа характеризуют общее очертание пластинки, очертания ее основании и окончания, характер края и особенности расчленения глубокими выемками. У цельных листьев глубоких выемок нет, хотя край листа может быть не только ровным (цельнокрайний лист), но и зубчатым, городчатым и пр. Выемки глубиной до ½ ширины половины пластинки расчленяют ее на лопасти (лопастной лист). Выемки глубиной 1/2-1/4 ширины половины листовой пластинки разделяют доли раздельного листа. Еще более глубокие выемки выделяют сегменты рассеченного листа. Лопасти, доли и сегменты располагаютсяперисто или пальчато.

В листовой пластинке развиты жилки — протяженные структуры, в которых проходят элементы проводящей системы. Совокупность жилок листовой пластинки составляет ее жилкование, особенности которого у разных видов неодинаковы. Различают открытое жилкование, когда соседние жилки не связаны друг с другом и слепо оканчиваются по краю листа, и закрытое, когда между соседними жилками имеются перемычки — анастомозы. Выделяют: дихотомическое, параллельное, дуговидное, сетчатое, перистое.

У многих видов на листовом основании развиваются парные выросты - прилистники. Есть виды, у которых зеленые прилистники сохраняются и фотосинтезируют наряду с листовой пластинкой.

В зависимости от числа листовых пластинок различают простые и сложные листья. У первых пластинка одна, у вторых — несколько. Каждая пластинка сложного листа независимо от своего размера носит название листочек (сложного листа). Листочки пальчато-сложных листьев скучены на вершине черешка, а листочки перисто-сложных листьев располагаются попарно вдоль рахиса, представляющего собой непосредственное продолжение черешка. Рахис оканчивается слепо либо непарным листочком, формируя парноперистосложный или непарноперистосложный лист. Листья с 3 листочками относят к тройчатосложным.

Метаморфозы побега и корня.

Диапазон метаморфозов побега очень широк: от небольшого уклонения оттипичного строения до сильно измененных форм, в которых лишь с большим трудом удается распознать побег.

Кочан - гигантская покоящаяся открытая почка с утолщенной стеблевой частью (кочерыгой) и десятками молодых неразвернувшихся листьев. В кочане запасные вещества депонированы и в кочерыге, и в листьях.

Корневище представляет собой долговечный побег, в котором запасает ас- симиляты стебель, а листья представлены катафиллами, как правило, очень недолговечными.

Каудекс очень похож на укороченное ортотропное корневище. Однако при нем всегда сохраняется мощный главный корень, причем граница между корнем и собственнокаудексом с возрастом становится трудноразличимой.

Клубень обозначают метаморфозы разных органов: побега, гипокотиля, корня, характеризующиеся значительной толщиной и не несущие заметных листовых органов. Стеблевой клубень представляет собой терминальную часть закончившего продольный рост видоизмененного элементарного побега.

Туберидий очень похож на клубень, но развивается из базальной части надземного побега, включающей одно или несколько утолщающихся междоузлий, запасающих воду иассимиляты.

Клубнелуковица — это подземный укороченный метаморфизированный побег с толстым стеблем, запасающим ассимиляты, придаточными корнями, отрастающими с нижней стороны клубнелуковицы, и сохраняющимися засохшими основаниями листьев, в совокупности составляющими защитный покров.

Луковица резко отличается от других видоизмененных запасающих побегов тем, что запасные вещества в ней откладываются в чешуях листовой природы, а стебель преобразован в донце: он очень сильно укорочен, имеет форму диска и снизу несет придаточные корни.
Колючки — это побеги с ограниченным продольным ростом, очень твердым одревесневающим стеблем и острой верхушкой.
Ловчие пузырьки пузырчатки, представляющие собой асцидиатные конечные доли многократно раздельных листьев, устроены наиболее сложно.
Филлодии — это уплощенные черешки, функционально замещающие пластинку простого листа или листочки сложного листа, которые развиты слабо или вообще отсут- ствуют.
Очень интересны метаморфозы листа, по облику и функциям сходные с метаморфозами побега. Это листовые усики и колючки, которые могут соответствовать всему листу или только его отдельным структурным элементам (например, некоторым листочкам и рахису сложного перистого листа, как усики гороха, или прилистникам, как колючки белой акации).
От колючек листового и побегового происхождения следует отличать похожие на них шипы, которые представляют собой не метаморфизированные органы, а выросты поверхности стебля и листа (например, у розы). Чаще всего они располагаются без определенного порядка.
Особенность метаморфозов корней состоит в том, что очень многие из них отражают не изменения главных функций корня, а изменения условий их выполнения.
Наиболее распространенным метаморфозом корня, по-видимому, следует считать микоризу, т.е. комплекс корня и сросшихся с ним гиф грибов, из которых растение получает воду с растворенными в ней минеральными веществами.
Бобово-ризобиальный симбиоз осуществляется через развивающиеся на корнях клубеньки, содержащие внутри ризобии в особой форме бактероидов, которые потребляют ассимиляты растения и синтезируют аммонийные соединения, используя азотвоздуха.
У небобовых семенных растений симбиоз с азотфиксирующими организмами осуществляется посредством метаморфизированных коралловидных корней. Такие корни слабо растут в длину, но обильно ветвятся, причем боковые корни остаются частично сросшимися с материнским корнем и друг с другом.
Немногие высшие растения перешли к гетеротрофному паразитическому или полупаразитическому существованию на других высших растениях. Они извлекают необходимые им вещества из тела хозяина посредством гаусторий. Гаустория, проникающая в тело хозяина, настолько отличается от обычного корня, что некоторые ботаники отказываются признать ее за метаморфизированный корень.
У ряда растений тропических болот развиваются пневматофоры, или дыхательные корни, снабжающие кислородом корневую систему, располагающуюся в аноксической почве или иле. Пневматофоры — это утолщенные отрицательно геотропичные корни с ограниченным ростом, выставляющиеся над субстратом и пронизанные огромным числом полостей, по которым кислород воздуха диффундирует к скелетным и сосущим корням.
Выполнение корнем опорной функции может также сочетаться с его мета- морфозом. Ходульные корни, обычно развивающиеся у прибрежных тропических деревьев, — это придаточные корни на надземных побегах, которые растут вниз, не ветвясь и не образуя корневых волосков, пока не достигнут субстрата, где обильно ветвятся.
Значительно сильнее от обычных корней отличаются досковидные корни, отходящие горизонтально от основания ствола некоторых деревьев, главным образом тропических, и в механическом отношении соответствующие контрфорсам.

Корни-прицепки развиваются на узлах побегов немногих видов лиан и за- крепляются на опоре, Эти корни быстро прекращают рост, не развивают корневых волосков, но часто образуют множество боковых корней в одной плоскости, также отличающихся ограниченным ростом и отсутствием корневых волосков. В результате на узлах возникают перистые структуры, плотно прилегающие и прикрепляющиеся к субстрату.

Котрактильные корни, развивающиеся на корневищах и луковицах, заглубляют ихв грунт. Такие корни вначале интенсивно растут в длину не ветвясь, а затем сильно замедляют продольный рост и обильно разветвляются на конце. Разветвления прочнозаякоривают верхушку контрактильного корня, а лишенная боковых корней базальная его часть укорачивается и втягивает корневище или луковицу в глубь почвы. Благодаря этому нарастающие корневища и луковицы остаются на одной и той же глубине. Запасающие корни сильно утолщены. Это могут быть боковые и/или придаточные корни, которые называют корневыми шишками, или корневыми клубнями, либо главный корень. В последнем случае у растения формируется корнеплод, в образовании которого участвуют также утолщенные гипокотиль и основание главного побега. В зрелом корнеплоде граница между органами неразличима.

Очень редко корни специализируются на выполнении функции защиты растения отфитофагов. В этих случаях они преобразуются в корневые колючки, как у тропических эпифитов из рода Myrmecodia.

У немногих водных видов есть ассимилирующие корни, играющие значительную роль в обеспечении растения ассимилятами. Ассимилирующие корни бывают двух типов ветвящиеся, напоминают стелющиеся по дну пластинчатые талломы. Другие располагаются в толще воды на узлах побега, радиально-симметричны, имеют ограниченный апикальный рост и несут несколько ортостих обильных боковых корней. Ассимилирующие корни обоих типов корневых волосков не образуют.

организмы. Царство Грибы

Задачи и методы систематики.

Живая природа представляет собой сложно организованную иерархическую систему. Изучением многообразия организмов, выявлением их сходства и различий, классификацией по группировкам (таксонам) разного ранга занимается наука систематика. Принципы систематики, введение бинарной номенклатуры разработаны шведским ученым К.Линнеем (1753г). Считая, что нахождение определенного порядка в природе является главнейшей целью науки, К. Линней в качестве основной (начальной) систематической (таксономической) единицы (таксона) определил вид, под которым он понимал совокупность организмов, сходных между собой, как сходны дети от однихродителей, и способных давать плодовитое потомство. Однако К. Линней считал, что со времени создания виды постоянны и неизменны. На основе изучения сходства организмов он подразделил организмы, а также ввел в оборот такие таксономические единицы, как вид, род, отряд, класс, разместив их в виде иерархической системы и определив их сопод- чиненность, заключающуюся в том, что каждая категория более высокого уровня включает в себя одну или несколько категорий низшего порядка. Например, класс включает в себя несколько отрядов, отряд - несколько родов, а род - несколько видов.

Методы систематики: сравнительно – морфологический, палеоботанический, онтогенетический, физиолого-биохимический, цитологический.

Задача систематики - расположить организмы в такую систему , которая отражала бы историю развития мира организмов от форм древнейших и примитивных до современных и самых сложных. Определяя место вида в системе органического мира, систсематика имеет важное теоретическое и практическое значение, позволяя ориентироваться в огромном разнообразии живых существ.

Классификации, номенклатура, филогенетика.

Проблемы систематики охватывают вопросы классификации, номенклатуры и филогенетики.

Классификация - распределение организмов в соответствии с их сходством и различием по определенной системе соподчиненных (иерархических) категорий.

Номенклатура – перечень названий организмов и категорий, употребляемых в систематике. Таксономические категории - определенные ранги или уровни классификации, т.е. ступени определенной иерархии. Таксоны - совокупность реально существующих или существовавших организмов, отнесенных к определенным таксономическим категориям. (Примеры таксонов и категорий). Построениефилогенетической системы.

Филогенентика - изучает историческое развитие живых организмов (филогенез) и его закономерности как в целом, так и в эволюцию таксонов разного ранга - от видов и родов до царств. Основа филогенетики - эволюционная теория, дарвинизм. Филогенентика изучает, в частности, такие проблемы, как эволюция и происхождение организмов, перспективы эволюции и возможности влияния на эволюционный процесс, механизмы микроэволюции и возникновение в результате видов.

Понятие «вид « закрепилось в биологии еще в середине 17 века после работ Карла Линнея, однако его строгого общепринятого определения не существует. Вид объединяет множество реальных особей; тождественных и имеющих общее географическое расположение.

Виды возникаю и существуют в процессе эволюции.По Комарову В.Л., «… вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существоание обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции».

Вид основная структурная единица в системе живых органимов и особый качественный этап эволюции. Вследствии этого вид представляет собой основную таксоновическую категорию в систематике.

Современная классификация организмов.

В настоящее время принято, чтобы классификация там, где это допустимо, следовала принципам эволюционизма.

Сегодня систематика принадлежит к числу бурно развивающихся биологических наук, включая всё новые и новые методы: методыматематической статистики, компьютерный анализ данных, сравнительный анализ ДНК и РНК, анализ ультраструктуры клеток и многие другие.

Классификация:

-Неклеточные формы. Царство Вирусы

-Клеточные формы.

1. Надцарство Прокариоты (доядерные организмы)

1) царство Дробянки (отделы Архебактерии, Настоящие бактерии, Цианобактерии)

2. Надцарство Эукариоты (ядерные организмы)

1) царство Растения (подцарства Багрянки, Настоящие водоросли, Высшие растения)

2) царство Настоящие грибы (отделы: Хитридиомикота, Зигомикота, Аско-микота, Базидиомикота). Сюда же относят Анаморфные грибы, половая ста-дия которых неизвестна и Лишайники.

3) царство Животные (подцарства Простейшие или Одноклеточные и Многоклеточные).

4. царство Простейшие (отделыМиксомикота, Плазмодиофоромико-та , Акразиомикота и Диктиостелиомикота) .

5) царство Хромиста – включены отделы: Оомикота, Гифохитридио-микота иЛабиринтуломикота.

Надцарство прокариоты: бактерии, архебактерии, цианобактерии.

Предъядерные, прокариоты, - организмы, клетки которых не име-ют ограниченногомембранного ядра. Прокариоты – самые примитивные клеточные организмы. Они были единственной формой жизни на Земле в течение 2 млрд. лет. Насчитывается около 3000 видов прокариот. Это одноклеточные, колониальные и нитчатые организмы. В отличие от эукариот среди прокариот нет истинно многоклеточных организмов.

Прокариотические клетки мельче эукариотических на порядок (0,5…5 мкм). В цитоплазме прокариот еще не прошел процесс компартментации. Цитоплазма ограничена наружной цитоплазматической мембраной, складчатое впячивание которой (мезосома) выполняет функции митохондрии.

Аналог ядра – генофор, или нуклеоид.

Митоз и мейоз отсутствуют. Размножаются они делением клеток надвое в результате образования поперечной перегородки.

Клетки многих прокариот имеют жгутики, с помощью которых они передвигаются (скользят).

Прокариоты отличаются от эукариот и физиологически. Окислительные процессы ограничены у многих брожением. Некоторые обладают способностью фиксировать атмосферный азот.

В составе прокариот одно царство – Дробянки (Mychota), они названы так по способу размножения простым делением. Характеристика дробянок совпадает с таковой прокариот. Царство Дробянки включает три отдела: Архебактерии, Настоящие бактерии (эубактерии) и Цианобактерии

Отдел Архебактерии.

К архебактериям (Archeobacteria) относят прокариот, отличающихся от настоящих бактерий следующими признаками:- составом клеточной стенки;- структурой и составом липидной мембраны;- составом и последовательностью нуклеотидов в транспортных рибосомальных РНК;- физиологией и биохимией.

Клетки архебактерий имеют форму кокков, палочек и спиралей, а также пирамид, шестилучевой звезды, квадрата и т.д. Они не образуют эндоспор, многие подвижны.

К архебактериям относя более 40 видов (25 родов) с разным типом обмена веществ (хемогетеротрофы и хемоавтотрофы), физиологией (аэробы, анаэробы) и экологией. Наиболее важны метанобразующие бактерии. Большая часть запасов природного газа на Земле биогенного происхождения.

Образование месторождений серы связано с деятельностью серовосстанавливающих и сероокисляющихархебактерий, распространенных вгидротермальных водах (75…105 ℃).

Отдел Настоящие бактерии.

Настоящие бактерии – Bacteria - очень древние организмы, появившиеся свыше 3млрд. лет назад. Бактерии встречаются повсеместно.

Строение. По форме и особенностям объединения клеток различают несколькоморфологических групп бактерий:

- шаровидные бактерии – кокки, монококки, диплококки, тетракокки, стрептококки, стафилококки, сарцины.
- палочковидные бактерии – истинные бактерии, бациллы.
- извитые бактерии – виброны, спириллы, спирохеты.

Размеры колеблются (0,2…10 мкм наиболее часто).

Строение клеток типичное для прокариот.

Питание и катаболизм - внеклеточное превращение.
Большинство бактерий являются гетеротрофными организмами - са-протрофы и паразиты.
Значение бактерий в природе и деятельности человека. Практически все природные соединения разлагаются бактериями. Это аммонифицирующие, нитрифицирующие бактерии и бактерии, фиксирующие свободный азот воздуха.
Свободный азот воздуха фиксируется анаэробным клостридиумом (Clostridiumpasteurianum) и аэробным азотобактером (Azotobacterchroococcum), живущими в почве. Кроме них азот воздуха фиксируется клубеньковыми бактериями (Rhizobium), вступающими в симбиоз с бобовыми растениями.
Способность бактерий расщеплять органические вещества используют при очисткесточных вод.
Без участия бактерий, вызывающих различные типы брожения, невозможно производство многих пищевых и технических продуктов:

- молочнокислое брожение;- пектиновое брожение;
- отрицательная роль бактерий.

Отдел Цианобактерии.
Общие сведения. Цианобактерии (Cyanobacteria) – фототрофные прокариоты, традиционно называемые сине-зелеными водорослями.
Цианобактерии – водные (в основном пресноводные), реже почвенные организмы. Организация клеток, наличие муреина в клеточной стенке, близость генетических свойств, способность фиксировать азот – все это сближает их с бактериями. Однако между ними существуют различия: более высокий уровень дифференциации тела; пигментная система (аналогичная таковой эукариотических красных водорослей и существенно отличающаяся от системы фототрофных бактерий); фотосинтез с выделением кислорода. Эти признаки, а также водный образ жизни сближают цианобактерии с эукариотическими водорослями.
Строение. К цианобактериям относят одноклеточные, колониальные и нитчатые фототрофные организмы. Для них характерно полное отсутствие подвижных жгутиковых стадий и полового процесса. Хлоропластов нет; фотосинтетические пигменты находятся в мембранах, расположенных в цитоплазме.
Распространение и значение – распространены цианобактерии повсеместно. Цианобактерии используются в качестве зеленого удобрения. Некоторые виды спирулиныиспользуют в пищу.
Цианобактерии имеют в жизни человека как положительное (азот-фиксация, съедобность), так и отрицательное значение (порча воды, гибель рыбы, засорение фильтров водозаборных сооружений).

Царство Грибы.
Грибы — гетеротрофы (т. е. им нужны органические источники углерода) с абсорбтивным типом питания. Переваривание внеклеточное, осуществляется с помощью выделяемых вовне ферментов, что обеспечивает поглощение питательных веществ всей поверхностью тела путем осмоса. Ферменты секретируются концами гиф, они катализируют расщепление крахмала и белков соответственно до глюкозы и аминокислот,которые и всасываются гифами.
Грибы — аэробы, лишь некоторые из них, например дрожжи, могут получать энергию в процессе брожения. Одни поселяются на мертвых остатках растений и животных (сапротрофы), другие питаются за счет живых организмов (паразиты), третьи (симбионты) участвуют в создании двух важнейших симбиозов — микоризы и лишайников. Грибы используют преимущественно растительные субстраты.
Среди грибов есть облигатные (обязательные) и факультативные паразиты. Облигатные паразиты, такие, как мучнеросные, ржавчинные и головневые грибы,

узкоспециализированны, имеют небольшой круг хозяев, им нужен специфический набор питательных веществ. В растение гифы гриба проникают через раны, устьица или прямо через кутикулу и эпидерму. Здесь гифы, ветвясь, движутся по межклетникам или выделяют ферменты пектиназы, которые разрушают межклеточное вещество, освобождая грибу дорогу через ткани растения. Для проникновения в живые клетки растения и поглощения из них пищи на гифах образуются присоски — гаустории, которые внедряются в клетку, не убивая ее и не разрушая плазмалемму. Жизнь паразита зависит от продолжительности жизни хозяина. Их циклы развития строго согласованы с жизнью хозяина. К смерти хозяина гриб успевает сформировать устойчивые, обычно зимующие споры.

Грибы вступают в тесный симбиоз с высшими растениями, образуя микоризу (грибокорень).

Тело гриба представляет собой мицелий (грибницу) — разветвленную сеть тонких нитей — гиф. Толщина гиф не превышает 5...6 мкм. Мицелий развивается на поверхности или внутри субстрата и имеет большую поверхность соприкосновения с ним, что обеспечивает осмотическое поглощение питательных веществ.

Если гифы разделены перегородками (септами) на отдельные клетки, то они образуют клеточный (септированный) мицелий, если представляют собой как бы одну разветвленную клетку — неклеточный мицелий. Септа развивается от стенки гифы к ее центру, где остается пора, через которую цитоплазма (а также отдельные органеллы) может перемещаться из одной клетки в другую. Гифы мицелия могут плотно сплетаться, образуя ложную ткань — плектенхиму. У некоторых грибов-паразитов мицелий отсутствует, а тело представляет собой плазмодий.

Грибы — наиболее примитивные организмы из ныне живущих эукариот, их клетки имеют признаки и растений, и животных, а также ряд примитивных черт. Клеточные стенки выраженные (толщиной около 0,2 мкм), состоят из аморфного пектинового матрикса и фибриллярного компонента (хитин — у большинства грибов, целлюлоза — изредка). Клеточные стенки растут очень быстро.

Грибы размножаются вегетативным, бесполым и половым путем.

Вегетативное размножение грибов может происходить частями мицелия,почкованием, оидиями и хламидоспорами.

Части мицелия, попав в благоприятные условия, разрастаются в новые особи. Этот способ распространен почти у всех грибов.

Почкование наблюдается у дрожжевых грибов. На клетке образуется сначала небольшой бугорок, затем в него переходит одно из образовавшихся в результате митоза ядер и бугорок превращается в самостоятельную клетку. После кратковременного периода покоя она, в свою очередь, начинает почковаться.

Оидии — это тонкостенные клетки, на которые могут распадаться гифы некоторых грибов (например, мукоровых). Каждая клетка прорастает затем в новую особь.

Хламидоспорами в отличие от оидий называются толстостенные клетки, на которые распадаются гифы. Хламидоспоры одеты прочными оболочками, благодаря которым они могут пережить неблагоприятные условия (головневые грибы).

Бесполое размножение у грибов происходит тремя способами: зооспорами, спорангиоспорами, конидиями.

Зооспоры — подвижные споры с одним или двумя жгутиками. Они образуются у грибов, ведущих водный образ жизни. Зооспоры возникают внутри одноклеточных зооспорангиев и при созревании выходят в воду. Поплавав некоторое время, они покрываются оболочкой и прорастают в новую особь (сапролегния).

Спорангиоспоры образуются внутри одноклеточных спорангиев. Это неподвижные споры эндогенного происхождения. В одном спорангии может быть примерно до 10 000 спор. При вскрытии спорангия они освобождаются, подхватываются токами воздуха и

переносятся на довольно большие расстояния. Спора, попав в благоприятные условия, прорастает (мукор).
Конидии — экзогенные споры, образуются на разветвленных вертикальных гифах, конечные клетки которых, округляясь, образуют цепочки конидий. Созревая, конидии отчленяются и опадают. Каждая конидия прорастает в гифу (пеницилл).
Половое размножение у грибов очень разнообразно:
происходит при слиянии гамет - гаметогамия. Характерен для низших грибов; состоит в слиянии содержимого двух многоядерных специализированных половых
органов (гаметангиев), не дифференцированных на гаметы;
происходит при слиянии соматических клеток, половые органы и гаметы отсутствуют. У грибов с одноклеточным мицелием наблюдается слияние двух особей - хологамия. У высших - базидиальных - грибов происходит слияние гаплоидных соматических клеток гетероталличных (физиологически различных) гиф - соматогамия. Автогамия происходит при переползании протопласта через пору в септе из одной клетки в другую;
завершается образованием зиготы, ее мейотическим делением и образованием полового спороношения.

Классификация грибов.
Низшие грибы имеют неклеточный мицелий или их мицелий развит слабо. Высшиегрибы имеют клеточный мицелий, бесполое размножение с помощью конидий.
Формы плодовых тел:

- шляпконожечные;
- сидячие (консолевидные, копытовидные или в виде неправильных наростов);
- округлые: шаровидные, грушевидные, клубневидные (подземные) и др. Так обычно описывают плодовые тела замкнутого строения;
- другие (распростёртые, распростёрто-отогнутые, булавовидные, коралловидные, уховидные, лопастные, звёздчатые и т. п.).

Такое деление может быть неточным с научной точки зрения, но для практики определения грибов при сборе оно обычно удобно. Часто форма сильно меняется при созревании гриба, особенно это относится к округлым плодовым телам. Их оболочка(перидий) может раскрываться, образуя звёздчатую форму, или же после разрыва перидия образуются лопастные или фаллюсовидные формы.
Экологические группы грибов характеризуют их распределение по субстрату, который является источником питания грибов:

- симбиотрофныемакромицеты (микоризообразователи) — макромицеты, образующие микоризу на корнях деревьев и кустарников.
- сапротрофныемакромицеты (сапротрофы) — макромицеты, использующие в качестве источника пищи мёртвое органическое вещество, за счёт которого осуществляются все их процессы жизнедеятельности.
- подстилочные и гумусовые сапротрофы — грибы, использующие для питания лесной опад, подстилку и гумусовый слой почвы.
- ксилотрофы (дереворазрушающие грибы) — грибы, осуществляющие разложение древесины.
- карботрофы — грибы, растущие на кострищах и пожарищах.
- копротрофы — грибы, использующие для жизнедеятельности органику из экскрементов животных.
- бриотрофы — грибы, разлагающие отмершие части мхов (если мхи сфагновые, то грибы имеют название сфагнотрофы).
- микотрофы (сапротрофныемикофилы) — грибы, развивающиеся на мумифицированных плодовых телах шляпочных грибов (в основном, груздях и сыроежках).

В эколого-трофическую группу грибов входит царство настоящих грибов и исключённые из этого царства таксоны, которые получили название «грибоподобные организмы», «псевдогрибы» или «микоиды». К ним относятся грибоподобные представители, относимые к группе хромистов (Chromista) или страменопил (Straminopila):
Оомицеты (Oomycota) — имеют хорошо развитый синцитий, клеточная стенка содержит целлюлозу, бесполое размножение двужгутиковыми (гладкий и перистый) зооспорами и конидиями, полового спороношения нет, половой процесс — оогамия, паразиты и сапрофиты;
Лабиринтулы (Labyrinthulomycota); Гифохитриевые
(Hyphochytriomycota)
Существуют также так называемые грибоподобные протисты (Protista):Миксомицеты
(Myxomycota);
Плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota).
Грибоподобные протисты не относятся ни к царству, ни к экоморфе грибов, поскольку отличаются способом питания. Для них характерно как осмотрофное питание (всасывание через клеточную мембрану), так и эндоцитоз — захват клетками пузырьков, содержащих питательный материал. Эти организмы рассматриваются вместе с грибами только благодаря исторической традиции.
Отдел Хитридиомикота включает один класс Хитридиомицеты (Chytridiomycetes). В цикле развития грибов этого класса имеются подвижные стадии с одним гладким бичевидным жгутиком, направленным назад. Вегетативное тело представлено голой многоядерной цитоплазматической массой – плазмодием или клеткой, от которой отходят тонкие безъядерные выросты – зачаточные гифы. Бесполое размножение осуществляется зооспорами с одним жгутиком. Половой процесс – изогамия, гетерогамия, оогамия, хологамия.
Представители класса связаны в основном с водной средой обитания. Большинство из них – паразиты водорослей, водных грибов, беспозвоночных. Есть наземные почвенные виды, паразитирующие на высших растениях в условиях повышенной влажности. Значительно меньшую часть составляют сапротрофы, поселяющиеся в воде на растительных и животных остатках. Ряд Хитридиомицетов вызывает болезни сельскохозяйственных растений. Фитопатогенные виды в основном представлены в порядке Хитридиевые (представители).
Отдел Зигомикота включает более 500 видов, относящихся к 2 классам: Зигомицеты (Zygomycetes) и Трихомицеты (Trichomycetes). Почти все их представители – наземные организмы. В основном это почвенные сапротрофы, в меньшем количестве – паразиты насекомых и других беспозвоночных, грибов, высших растений, теплокровных животных и человека.
Для отдела Зигомикота характерен своеобразный половой процесс – зигогамия, при котором сливается содержимое двух клеток, не дифференцированных на гаметы. У гомоталличных видов объединяются клетки одного и того же мицелия, у гетероталличных
– разных мицелиев. У большей части видов мицелий гетероталличный. После слияния клеток развивается покоящаяся зигоспора, при прорастании которой образуется гифа со спорангием на конце (представители).
Отдел Аскомикота. Известно около 30000 видов сумчатых грибов. Распространены широко. Большинство сапротрофы, обитающие в почве, на органических субстратах, на пищевых продуктах (вызывают их порчу). К аскомицетам относятся почти все грибы, входящие в состав лишайников. Есть и паразиты растений и животных, грибы, разрушающие древесину. Аскомицеты разнообразны по строению: дрожжи с одиночнымипочкующимися клетками и грибы с крупными плодовыми телами, например сморчки и строчки.
Сумчатые грибы имеют членистый многоклеточный мицелий

По месту формирования сумок, особенностям их строения и результатам молекулярно-генетических исследований во многих системах грибов отдел Аскомикота подразделяют на следующие классы: Археаскомицеты (Archaeascomycetes), Гемиаскомицеты или Голосумчатые (Hemiascomycetes), Эуаскомицеты – Настоящие сумчатые, или Плодосумчатые (Euascomycetes) и Локулоаскомицеты (Loculoascomycetidae).
Отдел Базидиомикота включает грибы с клеточным мицелием, объединяющие около 30 тыс. видов. Вегетативное размножение осуществляется частями мицелия, оидиями и хламидоспорами. Бесполое размножение происходит с помощью конидий, но бывает редко. Половой процесс – соматогамия – очень растянут, и завершается образованиям базидий с базидиоспорами. Органов полового размножения у базидиальныхгрибов нет.
Существует три типа базидий: холобазидия – одноклеточная, булавовидная; гетеробазидия – состоит из нижней расширенной части (гипобазидия) и верхней, являющейся выростом нижней (эпибазидия); фрагмобазидия - разделена поперечными перегородками на четыре клетки. Фрагмобазидии обычно образуются из толстостенных покоящихся клеток – телиоспор, поэтому их еще называют телиобазидиями.
По типу строения базидий отдел Базидиомикота подразделяют на 3 классаБазидиомицеты,Устилягиномицеты,Урединомицеты.
Отдел Анаморфные (несовершенные грибы) объединяет грибы с многоклеточным мицелием. Половой процесс и половые спороношения (сумчатое или базидиальное) у них неизвестны. Они либо утрачены в процессе эволюции, либо пока не обнаружены. Вегетативное размножение происходит частями мицелия, почкованием или путем распада мицелия на отдельные клетки. У большинства видов известно бесполое размножение с помощью конидий. Весь жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии.
В настоящее время современная система Анаморфных (Несовершенных) грибов включает 3 класса: Гифомицеты, еломицеты, Агономицеты.

Царство Растения. Подцарство Высшие споровые растения.
Общая характеристика царства Растения.
Растения - царство эукариотических автотрофных организмов. Продуценты. Царство растений включают 3 подцарства: Багрянки, Настоящие водоросли и Высшие (зародышевые) растения. Багрянки и Настоящие водоросли могут быть объединены в подцарство Водоросли с отделами: Эвгленовые, Пирофитовые, Золотистые, Жёлто- зелёные, Диатомовые, Зелёные, Багрянки, Бурые.
К Высшим растениям относятся отделы: Проптеридофиты (вымершие), Моховидные, Псилотовидные, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные, Голосеменные и Покрытосеменные
Высшие растения около 350000 видов – макроскопические, многие достигают громадных размеров. Низшие водоросли более 30 тыс. видов.- микроскопические, лишь некоторые достигают значительной длины, но толщина обычно незначительна .
Тело почти всех высших растений расчленено на органы: листья, стебли, корни, тело же низших растений не расчленено на органы и представляет собой таллом или слоевище. Высшие растения называют листостебельными, низшие – талломными.
Высшие растения многоклеточные, тело их состоит из множества типов клеток и системы тканей, имеются проводящие цилиндры (стелы). Низшие растения одноклеточные и многоклеточные. Тело их состоит из немногих клеток, нет тканей и стелы (лишь у некоторых морских водорослей намечена дифференциация клеток на ткани).
Высшие растения континентальные, в основном автотрофные и зеленые. Окраска их обусловлена сочетанием хлорофилла и сопутствующих ему каратиноидов в типичных для зеленых растений пропорциях, пигменты находятся в пластидах. Продукт

фотосинтеза – крахмал. Среди низших растений кроме зеленых есть бурые, золотистые, красные и др. Окраска их зависит от наличия в клетках ряда дополнительных пигментов, маскирующих хлорофилл, находящийся в хроматофорах. Запасные вещества у водорослей разные: крахмал, сходные с крахмалом парамилон и багрянковый крахмал, полисахариды (ламинарин и др.), лейкозин, жиры и др.

В филогенетическом отношении низшие растения представлены рядом самостоятельных эволюционных стволов, связанных сдруг другом общностью происхождения: эволюция каждого ствола шла независимо от других по пути усложнения или упрощения (в связи с паразитизмом) организации. Высшие же растения – монофилетическая группа, предками которых были зеленые водоросли. Отдельные ветви эволюции ствола высших растений генетически связаны между собой. По количеству видов высшие превосходят низшие, но по численности индивидов, широте распространения в природе и жизни человека низшие превосходят высшие. По роли в природе и жизни человека низшие растения не уступают высшим, низшие являются лишь свидетельством примитивности их строения и более низкого места в филогенетическом древе растительного мира.

Отдел Моховидные.

К споровым относятся растения, размножение и распространение которых осуществляется посредством спор, причем споры образуются двумя путями – бесполым и половым. Споровыми растениями являются водоросли, грибы, лишайники и высшие споровые растения (папоротники, плауны, хвощи, мхи, некоторые ископаемые растения).

В жизненном цикле высших споровых растений, как и у некоторых водорослей, чередуются особи бесполового и полового поколений, которые размножаются, соответственно, бесполым и половым путем. В полном жизненном цикле, который обеспечивает непрерывность жизни организмов, происходит чередование гаметофита (полового) и спорофита (бесполого поколения). На спорофите образуются органы бесполого размножения, на гаметофите – полового.

Высшие споровые растения после выхода на сушу в ходе эволюции претерпевали метаморфозы в двух направлениях. Так сформировались две крупные эволюционные группы – гаплоидная и диплоидная. К первой ветви относятся мхи, у которых лучше развит гаметофит, а спорофит занимает подчиненное положение. К диплоидной ветви принадлежат папоротники, хвощи и плауны. У них гаметофит редуцирован, и выглядит как заросток.

Моховидные – это наиболее обособленная группа высших растений. Наука, занимающаяся их изучением, носит название бриологии.

Современные моховидные представлены примерно 25000 видами. Из них около 1500 видов встречается на территории России. Древнейшие ископаемые формы мхов известны с карбона, но скорее всего они появились значительно раньше, возможно, одновременно с риниофитами и независимо от них.

В подавляющем большинстве моховидные – низкорослые многолетние растения размером от 1 мм до нескольких сантиметров, реже до 60 см и более. Тело у одних моховидных представляет собой слоевище, а у других расчленено на стебель и листья. Характерный признак всех моховидных – отсутствие корней. Всасывание воды и прикрепление к субстрату у них осуществляют ризоиды, представляющие собой выросты эпидермы. Моховидные могут быть однодомными или двудомными. Внутреннее строение их относительно простое. У листостебельных форм ассимиляционная, механическая и проводящая ткани более или менее обособлены. Элементы проводящих тканей сходны с трахеидами и ситовидными трубками.

Особенно своеобразен цикл развития моховидных. Как и для всех высших растений, для них характерно чередование полового и бесполого поколений. Однако доминирует в цикле развития гаплоидный гаметофит, что резко отличает мхи от всех

остальных высших растений. Другая специфическая особенность этой группы состоит в том, что гаметофит и спорофит представляют собой как бы одно растений. Бесполое поколение (спорофит) у моховидных называется спорогоном и представлено небольшой коробочкой со спорами и ножкой, нижняя часть которой превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело гаметофита.Спорофит таким образом лишен самостоятельности и полностью зависит от гаметофита.

Развитие полового поколения моховидных начинается с момента прорастания споры. Прежде всего развивается ветвистое нитчатое (у большинства мхов) или пластинчатое (у сфагнума) многоклеточное образование – протонема (предросток), на котором закладываются почки. У одних мхов из почек вырастают пластинчатые слоевища, у других – облиственные стебли – гаметофоры, на которых развиваются половые органы моховидных.

Органы полового размножения – архегонии и антеридии многоклеточны и, как правило, защищены наружным слоем клеток. Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке. В них формируются самостоятельно движущиеся сперматозоиды.

Архегонии моховидных обычно имеют бутыльчатую форму с суженной шейкой и расширенным брюшком, где помещается крупная яйцеклетка. Слияние гамет возможно только при наличии влаги. Дальнейшее развитие зиготы происходят внутри архегония. Зигота дает начало спорогону, заканчивающемуся коробочкой, в которой вызреваютспоры, процесс этот занимает от нескольких месяцев до двух лет. После созревания спорогона коробочка вскрывается.

Образованию спор в спорангиях предшествует мейоз. При этом число хромосом уменьшается вдвое, т.е. споры имеют гаплоидный набор хромосом. Гаплоидны и протонема, возникающая из споры, и гаметофоры, образующиеся на протонеме.

Моховидные распространены повсюду, кроме морей и сильно засоленных почв, но везде, как правило, предпочитают наиболее увлажненные местообитания. Особенно богато моховидные представлены в тундре. Животные обычно не едят мхи, разлагаются они очень медленно. Они способны аккумулировать многие, в том числе радиоактивные, вещества, впитывать и удерживать большое количество воды. В связи с этим мхи играют большую роль в регулировании водного баланса ландшафтов. Интенсивно развиваясь, мхи могут ухудшать продуктивность сельскохозяйственных земель, способствуя их заболачиванию. Но в то же время они обеспечивают равномерный перевод поверхностного стока вод в подземный, предохраняя почвы от эрозии

Некоторые сфагновые мхи обладают антибиотическими свойствами и находят применение в медицине. Торфяные залежи, образованные в основном сфагновыми мхами, издавна служат источником топлива и органических удобрений. Отдел моховидные делят на три класса – печеночники (Hepaticopsida), антоцеротовые (Antocerotopsida), и листостебельные мхи (Bryopsida).

В основу определения моховидных положены особенности строения спорогона, однако учитывают и строение вегетативных органов гаметофита.

Отдел Плауновидные.

Плауновидные представляют самую древнюю группу из числа ныне живущих высших растений. Род плаун (Licopodium) известный еще с верхнего девона, является поистине живым ископаемым. В палеозое плауновидные совместно с папоротниками и некоторыми голосеменными занимали господствующее положение в растительном покрове Земли. В мезозое они начинают постепенно уступать голосеменным и в настоящее время представляют собой угасающую группу, насчитывающую около 1000 видов, относимых к четырем родам, трем порядкам и двум классам. Современные плауновидные – это многолетние травянистые растения с простыми листьями и дихотомическим ветвлением. В жизненном цикле плауновидных преобладает бесполое

поколение. Стебель хорошо развит и имеет спиральное, супротивное или мутовчатое листорасположение. На подземных корневищах обычно образуются придаточные корни. Верхушечная меристема со временем теряет свою активность, поэтому плауновидные ограничены в росте.
Спорофиллы по форме, размерам и цвету похожи на обычные вегетативные листья. Чередуясь с ассимиляционными листьями, они образуют на стебле спороносные зоны или собраны в расположенные на верхушках ветвей стробилы, нередко называемые спороносными колосками. Плауновидные объединяют как равноспоровые, так и разноспоровые растения.
Некоторые плауны ядовиты, и животными обычно не поедаются. Споры этих растений, богатые жирными маслами, используются в пиротехнике, в медицине (в качестве кожных присыпок) и технике (для обсыпки форм под фигурное литье). В современном растительном покрове плауновидные заметной роли не играют.
Классификация плауновидных испытывает сложности из-за наличия переходных форм, особенно среди вымерших видов. Внутри отдела выделяются два класса – плауновидные (Licopodiopsida) равноспоровые и полушниковые (Jsoetopsida), в основном разноспоровые.

Отдел Хвощевидные.
Хвощевидные в прошлом огромная, но почти полностью вымершая группа растений, расцвет которой пришелся в истории Земли на каменноугольный период. От всех известных растений и вымершие, и современные хвощевидные отличаются побегами, которые расчленены на четко выраженные узлы и междоузлия, легко распадающиеся на членики. Членистость обусловлена мутовчатым листорасположением и наличием в нижних частях междоузлий интеркалярной меристемы, по которой и происходит разламывание на членики. Характерная черта хвощевидных – наличие спорангиефоров, спорофиллов особого строения. Палеозойские хвощевидные были исключительно разнообразны. Среди них встречались травянистые, кустарниковые, и лиановидные формы, а древовидные виды, например каламиты (Calamites), достигали 15-
20 м высоты. Вместе с гигантскими плауновидными эти формы образовывали каменноугольные леса.
Современные хвощевидные представлены только одним порядком (Equisetales), одним семейством хвощевых (Equisetaceae) и одним родом хвощ (Equisetum) с 25 космополитными видами, 12 из которых можно встретить на территории России. Современные хвощи – многолетние корневищные травы с мутовками бурых редуцированных листьев, утративших хлорофилл.
Все современные хвощи – морфологически равноспоровые растения, их одно- или обоеполый гаметофит (заросток) представлен маленьким, величиной в несколько миллиметров, зеленым наземным растением. В антеридиях образуются сперматозоиды с большим числомундулиподиев. Оплодотворение происходит в присутствии капельной водной среды, после чего из зиготы без периода покоя начинает развиваться новый спорофит.
Хвощи встречаются по всему миру в самых разных растительных сообществах, но в любом случаев местах с достаточным или избыточным увлажнением. Часто они образуют большие заросли, а в некоторых типах низинных болот, по берегам водоемов и в сырых лесах хвощи нередко доминируют в травянистом покрове. Обычнейшие виды умеренной зоны России – хвощи полевой (Equisetumarvense), лесной (E. silvaticum), наплывающий (E.fluviatile), зимующий (E.hiemale) и некоторые другие. Почти все они злостные трудно искоренимые сорняки на переувлажненых землях. Если в сене много хвощей, крупный рогатый скот может им отравиться. Молодые вегетативные побеги хвоща полевого применяют в медицине как мочегонное средство, но в целом значение хвощей невелико.

Отдел Папоротниковидные.

Папоротниковидные, или папоротники, представляют собой наиболее жизнеспособную ветвь, происхождение которой связано с проптеридофитами. Возникли они в девоне, когда древовидные папоротники вместе с ныне ископаемыми плаунами и хвощами господствовали в растительном покрове Земли. Большинство их вымерло, оставшиеся дали начало мезозойским формам, которые представлены очень широко. Папоротники намного превосходят по числу видов все остальные отделы высших споровых.

Для папоротниковидных характерно сочетание ряда признаков, из которого главнейшими является макрофилия – наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных листьев – вай., расаположение на нижней стороне листьев групп спорангиев – сорусов, отсутствие камбия и преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом.

В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10000 видовпапоротников, из которых около 100 видов встречается на территории России. Папоротники распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В тропической Азии, Австралии, Южной Америке, где произрастает более половины всех видов, кроме разнообразных трав, лиан и эпифитов встречаются и древовидные папоротники с высокими стволами и веером перистых листьев на вершине. В странах умеренного климата папоротники – это многолетние корневищные травы сырых тенистых лесов, реже болот.

Как и у большинства высших растений (за исключением моховидных), спорофит в жизненном цикле развития папоротников занимает господствующее положение по сравнению с половым поколением (гаметофитом) и является, как правило, многолетним растением. По своим размерам папоротники варьируют от тропических древовидных форм, достигающих иногда высоты 25 метров, до крошечных растений всего лишь внесколько миллиметров длины.

Стебель папоротников обычно не бывает сильно развит и не достигает таких размеров как у хвойных или древесных двудольных. Только у древовидных папоротников он представлен прямостоячим стволом, несущим на верхушке крону листьев. У большинства же папоротников короткий горизонтально расположенный стебель представлен корневищем.

Листья папоротников разнообразны по величине (от 2…4 мм у некоторых эпифитов до 30 м у древовидных форм), форме и расчлененности. В отличие от листьев прочих высших растений листья папоротников длительное время продолжают верхушечный рост, образуя при этом характерную развивающуюся «улитку».

Спорангии развиваются на обыкновенных зеленых листьях, на специальных спороносных частях листа, или на специализированных листьях. Располагаться они могут одиночно или группами – сорусами. Сорусы расположены с нижней, лучше защищенной стороны листьев. При созревании спорангии вскрываются и споры высыпаются. Споры папоротников гаплоидны, гаплоиден и гаметофит, развивающийся из них.

Большинство папоротников – равноспоровые растения. Только немногие группы характеризуются разноспоровостью. Гаметофиты (заростки) равноспоровых папоротников обитают обычно на поверхности почвы. Они обоеполые, зеленые, маленькие, разные по форме, питаются самостоятельно, реже лишены хлорофилла и развиваются под землей. К почве гаметофит прикреплен многочисленными ризоидами. На нижней брюшной стороне гаметофита развиваются архегонии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, также сосредоточены на нижней поверхности гаметофита. Каждый антеридий содержит сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. В архегониях созревают яйцеклетки. Оплодотворение происходит только в капельно-жидкой водной среде, обеспечивающей активное движение сперматозоидов к архегонию (рис.8). Зигота, возникающая из

оплодотворенной яйцеклетки, дает начало диплоидному зародышу, развивающемуся в диплоидный спорофит. У разноспоровых папоротников гаметофиты редуцированы до микроскопических размеров. Особенно это относится к мужским гаметофитам.
Широкое применение папоротников в хозяйстве человека основано на их декоративном внешнем виде. Многие из папоротников являются оранжерейными и аквариумными растениями. Иногда они используются на удобрения, как, например водный папоротник р.Azolla. Их листья или крахмал стеблей идут в пищу, некоторые используются как лекарственные растения. Широко распространяясь на заброшенных полях и пастбищах такие папоротники, как орляк обыкновенный, могут стать злостными сорняками.
Отдел папоротниковидные делят на 7 классов, только в трех из которых есть ныне живущие виды. В данном практикуме предлагается рассмотреть представителей одного из этих классов - класса полиподиевые - (Polipodiopsida), включающего три подкласса: полиподиевые - Polipodidae, марсилеевые - Marsileidae, и сальвиниевые – Salvinidae.

Семенные растения. Отдел Голосеменные.
Общая характеристика Голосеменных.
Голосеменные – очень древние растения, их ископаемые остатки находят в слоях девонского периода палеозойской эры. В настоящее время в мировой флоре насчитывается около 800 видов голосеменных. Это преимущественно деревья (ель, пихта), реже кустарники (виды эфедры и можжевельника), стланцы (сосна кедровая стланиковая), иногда эпифиты (некоторые виды саговника), или даже древовидные лианы (представители гнетовых). Травы представлены лишь одним достоверно известным видом
– вильямсониелла – Williamsoniella. Это ископаемое растение из семейства Беннетитовых. Ветвление в основном моноподиальное. Стебель имеет сложное строение благодаря длительному функционированию двух латеральных меристем: камбия ифеллогена. По общей структуре он близок к стеблям древесных покрытосеменных свторичным утолщением. Различие в составе гистологических элементов: у голосеменныхсосудов нет, древесина гомоксилярная – состоит почти целиком из трахеид. Исключениесоставляют представители класса гнетовых – Gnetopsida, которые имеют трахеи, однако иу них ситовидные трубки без клеток-спутниц. По строению листьев голосеменные делятсяна 2 группы: одни имеют крупные рассеченные листья, похожие на листья пальм или вайипапоротников, другие мелкие, цельные – чешуевидные илиигольчатые (хвоя).Голосеменные за небольшим исключением – вечнозеленые растения. Корни (главный ибоковые) обычного для деревьев и кустарников строения, с микоризой. Придаточныекорни встречаются очень редко, только у примитивных представителей. Один из наиболееважных признаков всех голосеменных – наличие семязачатков (семяпочек). Семязачатокпредставляетсобой мегаспорангий, окруженный особым защитным покровом–интегументом. Семязачатки расположены открыто, на мегаспорофиллах, и из них послеоплодотворения развиваются семена. Важнейшая характеристика голосеменных – прохождение жизненного цикла и соотношение в нем моноплоидной (гаметофит) и диплоидной (спорофит) фаз.
Голосеменные – разноспоровые растения, спорофит преобладает над гаметофитом, который не имеет самостоятельного существования. Спорофитом является само сухопутное растение.

Размножение Голосеменных.
Вегетативное размножение встречается редко. Оно возможно черенками у некоторых хвойных (кипарисовые) или отводками (у секвойи, пихты).
Семенное размножение рассмотрим на примере сосны лесной (обыкновенной) – Pinus sylvestris. Это один из наиболее широко распространенных в природе, а также в культуре, общеизвестных представителей всего отдела. В типичных случаях это дерево до

50 м высоты, достигающее возраста 400 лет. Побеги двух видов – нормальные и укороченные. Спорообразование в насаждениях начинается примерно на 30-40-м году жизни, но бывает и раньше. Спорофиллы собраны в шишки 2 видов, резко различающиеся между собой: мужские представлены метельчатыми «соцветиями», женские – одиночные. У сосны мужские и женские шишки образуются на одном растении.

Мужская шишка в «соцветии» имеет эллипсовидную форму, длина ее 4-5 см, диаметр 3-4 см. Она образуется в пазухе чешуйки, на месте укороченного побега и представляет собой побег с хорошо развитой осью (стержнем), на которой спирально расположены микроспорофиллы – редуцированные спороносные листья. Их можно рассматривать как гомологи тычинок покрытосеменных. У основания оси имеются низовые листья в виде чешуек, играющие защитную роль.

Микроспорофиллы яйцевидной формы, тонкие, плоские, с двумя параллельными микроспорангиями (пыльниками) на нижней стороне. К осени в микроспорангии заканчивается обособление многочисленных материнских клеток микроспор, окруженных тапетумом. Только весной они редукционно делятся. В результате каждая диплоидная материнская клетка образует 4 моноплоидные микроспоры. Микроспора одноядерна, одета 2 оболочками – интиной и экзиной и несет 2 сетчатых воздушных мешка. Они возникают вследствие расхождения экзины и интины, но преимущественно за счет последней. Здесь же, в микроспорангии, прорастают микроспоры и развивается мужской гаметофит. Он развивается внутри оболочек микроспоры и редуцирован еще больше, чем у разноспоровых папоротникообразных растений. В результате деления ядра микроспоры образуются 2 проталлиальные клетки, которые вскоре редуцируются и исчезают. Этиэфемерные проталлиальные клетки – единственные вегетативные клетки заростка. Затем ядро микроспоры делится еще раз, и вновь появляются 2 клетки: антеридиальная, формирующая мужские гаметы – спермии, и вегетативная, с помощью которой мужские гаметы доставляются к яйцеклетке. Доставка мужских гамет осуществляется при помощи пыльцевой трубки, которая представляет собой новообразование в связи с утратой подвижности гамет. Мужской гаметофит полностью лишен органов полового размножения – антериднев. Покровы (оболочки) микроспоры остаются покровами пыльцы. Ко времени ее созревания микроспорангии вскрываются продольной щелью и пыльца высыпается наружу. Воздушные мешки облегчают перенос пыльцы ветром. Дальнейшее развитие мужского гаметофита происходит после опыления, т.е. на женских шишках внутри семязачатка.

Женские шишки образуются на верхушках молодых побегов. Устроены они более сложно, чем мужские, и достигают отнросительно больших размеров. На главной оси расположены мелкие бесплодные чешуйки, называемые кроющими. В пазухах этих чешуек образуются крупные толстые чешуи с 2 семязачатками на верхней стороне. Их называют семенными чешуями. По-видимому, семенные чешуи – редуцированные спороносные побеги, возникающие в пазухах кроющих чешуй. Следовательно, женская шишка – это группа укороченных метаморфизированных боковых побегов, находящихся на общей оси. Семязачатки расположены у основания семенной чешуи.

Молодой семязачаток состоит из нуцеллуса и интегумента. Нуцеллус, по существу и есть мегаспорангий. Он имеет яйцевидную форму и срастается с интегументом. Лишь около вершины, обращенной к оси шишки, интегумент имеет отверстие, называемое микропиле, или пыльцевходом. В начале развития семязачатка нуцеллус состоит из однородных диплоидных клеток. Затем в средней части нуцеллуса обособляется одна более крупная археспориальная клетка, которая и является единственной материнской клеткой мегаспор. Она редукционно делится и образует 4 моноплоидные мегаспоры. В дальнейшем 3 из них дегенерируют, и только одна способна к развитию. Мегаспорангий никогда не вскрывается, так что мегаспора остается внутри него. Внутри мегаспорангия мегаспора многократно делится и образует женский гаметофит, называемый здесь эндоспермом. Отметим, что у голосеменных эндосперм моноплоидной. Из 2 наружных

клеток эндосперма, ориентированных к микропиле, образуются 2 архегония – женские органы полового размножения. Архегонии сосны и других голосеменных значительно редуцированы по сравнению с архегониями папоротникообразных. Хорошо развита лишь яйцеклетка – важнейший компонет архегония. Брюшная канальцевая клетка недолговечна и дегенерирует задолго до оплодотворения, шейка состоит из 8-12 клеток, шейковые канальцевые клетки вовсе не образуются. Оплодотворяется яйцеклетка спустя 20 месяцев после образования семячатка.

Таким образом, в цикле развития сосны преобладает спорофит над гаметофитом. Но здесь женский заросток развивается внутри семязачатка эндопроталлиально (внутреннезаростковое развитие). С помощью ветра и воздушных мешков пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки. Улавливается пыльца каплями густой жидкости, заполняющей пространство между нуцеллусом и интегументом и выступающей через микропиле. Эта жидкость, подсыхая, затягивает пыльцу внутрь семязачатка на нуцеллус (в пыльцевую камеру). После опыления микропиле зарастает. Чешуйки женской шишки смыкаются. Мужской гаметофит продолжает свое развитие на мегаспорангии. Экзина лопается, и вегетативная клетка, окруженная интиной, развивается в пыльцевую трубку, которая внедряется в ткань нуцеллуса и растет в направлении архегония. Антеридиальная клетка делится и образует 2 функционально неоднородные клетки: клетку-ножку и спермагенную клетку. Они перемещаются в пыльцевую трубку, по которой и достигают архегония. Образование из спермагенной клетки 2 спермиев – мужских гамет, лишенных жгутиков, происходит непосредственно передоплодотворением.

Пыльцевая трубка через шейку архегония входит в контакт с яйцеклеткой. К этому времени пыльцевая трубка приобретает повышенный тургор, кончик ее лопается, и содержимое выбрасывается в цитоплазму яйцеклетки. Вегетативное ядро разрушается. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, а второй отмирает. От опыления до оплодотворения у сосны проходит около 13 месяцев. Из образовашейся в результате оплодотворения зиготы (диплоид) тотчас развивается зачаточный зародыш (предзародыш), а затем настоящий зародыш. Развитие его идет за счет запасных продуктов эндосперма. Так как на нуцеллус семязачатка часто попадают несколько пылинок, то иногда оплодотворяются оба архегония. Однако полноценный зародыш развивается лишь из одной зиготы. У некоторых голосеменных имеет место полиэмбриония (многозародышевость). Редко из одной зиготы путем расщепления может образоваться несколько зародышей, из которых полноценного развития достигает также лишь один. У сосны репродуктивным зачатком расселения и численного увеличения особей является не спора, а семя. Это же можно сказать в целом обо всех голосеменных, а также покрытосеменных. Но семя у сосны и других голосеменных имеет важнейшие принципиальные отличия от семени покрытосеменных.

Сформированное семя сосны соединяет в себе двойную природу – гаметофита и спорофита. Одна существенная часть семени – первичный эндосперм – представляет собой женский гаметофит (n хромосом). Другая существенная часть семени – зародыш – зачаток дочернего спорофита (2n хромосом). Кожура семени (бывший интегумент семязачатка) и прилегающий к нему слой перисперма (бывшая ткань нуцеллуса) являются обособленной частью материнского спорофита (2n хромосом). Зародыш развивается за счет первичного эндосперма.

Семена созревают через полтора года после опыления. К этому времени шишки достигают длины 4-6 см, чешуи одревесневают, из зеленых становятся бурыми. В солнечные дни в конце зимы – начале весны чешуи шишек раздвигаются и семена высыпаются. Благодаря крыловидным придаткам семена разносятся ветром на большие расстояния, прорастают и дают новые сосны.

Классификация Голосеменных

Ранее голосеменные растения выделялись в специальный класс Gymnospermae, вначале в рамках семенных растений (в составе отдела Spermatophyta, 1882—1952), позже
— в составе сосудистых растений (в составе отдела Tracheophyta, 1950—1981). Этот класс включал хвойные и подобные им растения, в том числе несколько групп вымерших растений, известных только по ископаемым остаткам.

Несмотря на то, что голосеменные растения явным образом отличны от других групп высших растений (папоротникообразных и цветковых), ископаемые остатки длительное время служили доказательством того, что покрытосеменные произошли от голосеменных предков, что делало таксон голосеменных парафилетичным (современная кладистика пытается определять лишь такие таксоны, которые являлись бы монофилетическими — с прослеживающейся привязкой к общему предку и включающие всех потомков этого общего предка). Вместе с тем, некоторые исследования ДНК показывают, что голосеменные, возможно, являются монофилетической группой[4].

Современные семенные растения обычно разделяют на пять таксонов одного ранга (в современных публикациях чаще в качестве такого ранга используют класс), при этом по отношению к совокупности четырёх групп нецветковых растений для отделения их от группы цветковых (покрытосеменных) растений применяют термин «голосеменные», не рассматривая при этом его в качестве таксона[4]:

Класс Гинкговые (Ginkgoopsida)Класс
Гнетовые (Gnetopsida)
Класс Саговниковые, или Цикадовые (Cycadopsida)Класс
Хвойные (Pinopsida)

Последняя классификации голосеменных, представленных в современной флоре Земли, приводится в работе Christenhusz et al. (2011). В работе представлены 12 семейств, сгруппированные в 83 рода с общей численностью группы в 1080 видов (Christenhusz & Byng 2016).

Подкласс Cycadidae[en]Порядок
Cycadales
Семейство Саговниковые: Cycas
Семейство Замиевые: Dioon, Bowenia, Macrozamia, Lepidozamia, Encephalartos,Stangeria, Ceratozamia, Microcycas, Zamia.
Подкласс Ginkgoidae[en]Порядок
Гинкговые
Семейство Ginkgoaceae: GinkgoПодкласс
Gnetidae[en]
Порядок Вельвичиевые
Семейство Вельвичиевые: WelwitschiaПорядок
Gnetales
Семейство Gnetaceae: GnetumПорядок
Ephedrales
Семейство Ephedraceae: EphedraПодкласс
Pinidae[en]
Порядок Сосновые
Семейство Сосновые: Cedrus, Pinus, Cathaya, Picea, Pseudotsuga, Larix, Pseudolarix, Tsuga, Nothotsuga, Keteleeria, Abies
Порядок Araucariales
Семейство Араукариевые: Araucaria, Wollemia, Agathis
Семейство Подокарповые или Ногоплодниковые: Phyllocladus, Lepidothamnus, Prumnopitys, Sundacarpus, Halocarpus, Parasitaxus, Lagarostrobos, Manoao, Saxegothaea, Microcachrys, Pherosphaera, Acmopyle, Dacrycarpus, Dacrydium, Falcatifolium, Retrophyllum, Nageia, Afrocarpus, Podocarpus

Порядок Cupressales
Семейство Сциадопитисовые: Sciadopitys
Семейство Кипарисовые: Cunninghamia, Taiwania, Athrotaxis, Metasequoia, Sequoia, Sequoiadendron, Cryptomeria, Glyptostrobus, Taxodium, Papuacedrus, Austrocedrus, Libocedrus, Pilgerodendron, Widdringtonia, Diselma, Fitzroya, Callitris (включая Actinostrobus и Neocallitropsis), Thujopsis, Thuja, Fokienia, Chamaecyparis, Callitropsis, Cupressus, Juniperus, Xanthocyparis, Calocedrus, Tetraclinis, Platycladus, Microbiota
Семейство Тисовые: Austrotaxus, Pseudotaxus, Taxus, Cephalotaxus, Amentotaxus,Torreya
К голосеменным относят также несколько групп вымерших растений, в том числе:
Беннетитовые, или Беннеттитопсиды (Bennettitopsida). Эту группу либо рассматривают как таксон в ранге класса, либо включают в состав Саговниковых в ранге порядка (Bennettitales)
Семенные папоротники, или Птеридоспермы. Эту группу рассматривают как таксон либо в ранге отдела (Pteridospermatophyta), либо в ранге класса (Pteridospermae, или Lyginopteridopsida — Лигиноптеридопсиды)

Генеративные и вегетативные органы покрытосеменных растений

Строение цветка.

Цветок — это укороченный видоизмененный побег с ограниченным ростом, содержащий вместо обычных зеленых листьев концентрически расположенные листья, приспособленные для выполнения функций размножения. Осевая часть цветка называется цветоложем, переходящим в цветоножку — часть стебля, непосредственно несущую цветок. Если цветоножка отсутствует, такой цветок называют сидячим. На цветоложе расположены все остальные части цветка: чашелистики, лепестки, тычинки и пестик (или пестики).

Околоцветник.

Чашечка и венчик — внешние части цветка, составляющего покров, называемыйоколоцветником. Околоцветник может быть двойным и простым.
Простой околоцветник образован только чашелистиками или только лепестками. Двойной состоит из чашечки и венчика. Существуют растения, цветки которых не имеют околоцветника. Такие цветки называют голыми (у ясеня, ивы).
Чашелистики обычно зеленого цвета и больше всех похожи на настоящие листья. Они могут быть свободными или сросшимися, тогда собственно чашечка будет называться раздельно- или сростнолистной.
Венчик представляет собой совокупность лепестков, окраска которых зависит от наличия в них разных пигментов — красящих веществ, находящихся в клетке.
Лепестки также могут быть сросшиеся — сростнолепестные и свободные — раздельнолепестные. Они не только защищают тычинки и пестики, но и служат для привлечения насекомых-опылителей.

Андроцей и гениций.

Главные части цветка — тычинки и пестики. Каждая тычинка состоит из тонкой тычиночной нити с расположенным на ее конце пыльником.
Пыльник представляет собой группу пыльцевых мешков. В них развиваются микроспоры, а из них — пыльцевые зерна или пылинки. Пыльцевое зерно (пылинка) микроскопических размеров, в нем развиваются мужские половые клетки — спермии, необходимые для оплодотворения. Тычинки могут быть в цветке свободные или сросшиеся. Совокупность тычинок называют андроцеем.
Пестик образуется из одного, двух или большего числа плодолистиков, совокупность которых называют гинецеем.

Пестик состоит из завязи, в которой находятся семязачатки (семяпочки), столбика (одного или нескольких) и рыльца, на котором прорастает попавшая при опылении пыльца. Завязь бывает верхняя (свободная), то есть прикрепленная основанием к цветоложу, средняя — срастается с цветоложем и нижняя — под околоцветником.
Цветки, у которых есть тычинки и пестики, называют обоеполыми. Если же в цветке есть только тычинки или только пестики, их называют раздельнополыми. Цветки, где есть только тычинки, называют тычиночными, если только пестики, — пестичными. Если тычиночные и пестичные цветки находятся на одном растении, то такие растения называются однодомными. Например, у кукурузы на верхушке растения находится соцветие-метелка, где собраны тычиночные цветки, а пестичные цветки расположены в соцветиях-початках. К однодомным относятся тыква, орешник, дуб, береза, огурец и др.
У двудомных растений (ива, конопля) на одном растении расположены тычиночные цветки, на другом — пестичные. Различают цветки правильные, или неправильные — зигоморфные и несимметричные.
Все части цветка — чашелистики, лепестки, тычинки и пестики — могут прикрепляться к цветоложу, но спирали или кругами. Чтобы иметь более полное представление о цветке, о строении и расположении его частей, составляют его формулу и рисуют диаграмму. Особенности строения цветков — важнейший признак, который учитывается систематиками при классификации покрытосеменных, особенно при определении растения к такой таксономической единице, как семейство.

Соцветия.
У многих растений развиваются одиночные цветки, располагающиеся по одному на верхушке побега, или в пазухах листьев (пазушные). У других растений цветки располагаются группами. Такая совокупность цветков получила название соцветие. Соцветия имеют большое биологическое значение для растения, так как благодаря им увеличивается возможность продлить существование вида.
Соцветия бывают простые и сложные.
К простым соцветиям принадлежат: кисть, зонтик, початок, щиток, корзинка, головка, простой колос. Им свойственна только одна ось соцветия, которая может быть удлиненной или укороченной.
Сложные соцветия образуются из простых вследствие разветвления главной оси соцветия. Сюда относятся: сложный зонтик, сложный колос, метелка, сережка и др.
Соцветие является собранием цветков, расположенных на одной оси. Все соцветия делятся на две основные группы: неопределенные (рацемозные) и определенные (цимозные).
К простым соцветиям принадлежат: кисть, зонтик, початок, щиток, корзинка, головка, простой колос. Им свойственна только одна ось соцветия, которая может быть удлиненной или укороченной.
Сложные соцветия образуются из простых вследствие разветвления главной оси соцветия. Сюда относятся: сложный зонтик, сложный колос, метелка, сережка и др.
Соцветие является собранием цветков, расположенных на одной оси. Все соцветия делятся на две основные группы: неопределенные (рацемозные) и определенные (цимозные).
В неопределенных соцветиях главная ось нарастает моноподиально, сверху она не ограничена, часто имеет большое число боковых осей, не перерастающих главную. Очередность цветения отдельных цветков снизу вверх или с края к середине. Среди этого типа соцветий выделяются следующие:
Колос имеет цветки без цветоножки, сидящие на удлиненной главной оси. Початок является особым видом колоса, с главной мясистой сильно утолщенной осью. Сережка также является колосом, но с тонкой свисающей главной осью, позже полностью падающей.

У сложного колоса на главной оси вместо одиночных цветков находятся колоски (узлаков).
Кисть состоит из цветков, расположенных на цветоножках одинаковой длины на главной оси.
Метелка – сложная кисть, боковые оси которой отходят из главной и ветвятся также, как кисти или другие соцветия.
Щиток (полузонтик) состоит из цветков, расположенных на главной оси на тем более коротких ножках, чем ближе они располагаются к вершине оси, таким образом все цветки находятся в одной плоскости.
Зонтик имеет укороченную главную ось и цветки, расположенные на ножках почти одинаковой длины, выходящих из одной точки. Зонтик сверху бывает плоский или округлый.
Сложный зонтик образуется тогда, когда на боковых осях расположены не одиночные цветки, а меленькие зонтики.
Головка имеет очень укороченную главную ось, которая образует мясистое, выпуклое ложе соцветия, цветки сидячие или расположены на очень коротких ножках.
Корзинка тоже имеет короткую главную ось, переходящую в выпуклое, плоскоеили вогнутое ложе соцветия. Цветки не имеют ножек. У основания каждого цветка находятся прицветники, называемые чешуйками. Снизу корзинка окружена листьями обвертки.
Определенные соцветия ветвятся симподиально и зацветают в обратной последовательности, чем неопределенные соцветия типа кисти, а именно сверху вниз или от середины к краям. Среди них различают двулучевой верхоцветник или дихазий, который возникает когда рядом с верхушечным цветком главной оси, прекращающим ее дальнейший рост, развиваются на том же уровне две боковые оси, разветвляющиеся дальше таким же образом. Многолучевой верхоцветник (плейохазий) образуется тогда, когда ниже верхушки главной оси вырастает больше двух боковых, которые развиваютсяв одинаковой степени.
Завиток является однолучевым верхоцветником, который, образуется подобно двулучевому, но имеет только одну боковую ось, растущую с одной и той же стороны.
Извилины также являются однолучевым верхоцветником, но боковые оси располагаются то с одной, то с другой стороны.
Завитки иногда состоят из очередных ветвей, расположенных перпендикулярно к оси соцветия, направленных то в одну, то в другую сторону; в этом случае они имеют винтообразную форму. Если боковые оси, расположены перпендикулярно к оси соцветия и всегда направлены в одну сторону, образуется соцветие типа извилины, но спиралевидной формы.

Плод.
Плоды могут быть односемянные и многосемянные, сочные и сухие. Обычно вскрываются сухие многосемянные плоды, а остальные не вскрываются. Назовемосновные типы плодов.
Костянка - сочный односемянный плод с тремя слоями околоплодника: наружный - кожица, средний - сочная мякоть, внутренний - косточка; внутри плода находится семя (примеры: вишня, слива, персик).
Ягода - многосемянный или односемянный плод с сочной мякотью, но без косточек(могут быть только семена с твердой кожурой). Примеры: помидор, виноград.
Яблоко - многосемянный плод с сочной мякотью, в котором принимают участие кроме завязи другие части цветка (яблоня, груша, рябина).
Тыквина — сочный, многосемянный плод, с толстым кожистым наружным слоем околоплодника. К тыквинам принадлежат сочные крупные плоды, достигающие нескольких десятков килограммов (тыква, огурец, дыня, арбуз).

Боб - сухой многосемянный плод, без перегородки внутри, вскрывающийся двумястворками (горох, бобы, соя).
Стручок - сухой многосемянный плод, с перегородкой внутри, вскрывающийсядвумя створками (например, капуста, горчица).
Коробочка - сухой многосемянный плод, вскрывающийся дырочками, несколькимистворками, зубчиками, крышкой (например, мак, тюльпан, гвоздика).
Зерновка — сухой односемянный плод, с тонким околоплодником, срастающимся ссеменной кожурой (например, рожь, пшеница, кукуруза).
Семянка — сухой односемянный плод с кожистым околоплодником, не срастающимся с семенной кожурой (например, подсолнечник, одуванчик).
Орех — сухой односемянный плод с очень твердым околоплодником (например,орешник, липа).
Желудь — сухой односемянный плод с более мягким кожистым околоплодником(например, дуб).

Семя

Хотя семя нередко описывают (в том числе и в авторитетных источниках) как «орган семенного размножения растений» (реже — «орган полового размножения растений»), семя не является органом в обычном значении этого термина, так как в нём объединены структуры двух (у голосеменных — трёх) разных поколений жизненного цикла. Органы полового размножения (половые органы, гаметангии) у голосеменных растений представлены архегониями, а у цветковых редуцированы. Более оправданно определение семени как «зачаточного растения» (его дают многие школьные учебники ботаники); это определение подчеркивает, что из семени разовьётся новое поколение (спорофит) растения. При этом остальные части семени, кроме зародыша, можно считать добавочными структурами (органами), которые обеспечивают развитие зародыша.

В природе существует чрезвычайно огромное разнообразие семян, которое представлено разнообразием строения семенной кожуры и прилегающей к ней запасающей ткани, степенью развития, формой и положением в семени зародыша, а также внешним видом — формой, размерами, окраской, типом их поверхности, наличием разного рода выростов (волосков, летучек и т. п.). Минимальные размеры имеют семена орхидных и заразиховых; их масса составляет 0,001—0,003 мг. Максимального размера достигают семена сейшельской пальмы Lodoicea maldivica — нескольких десятков сантиметров в диаметре и масса около 20 кг. Разнообразие форм семян необычайно. Преобладающее большинство семян имеют шаровидную или эллипсоидальную форму, часто встречаются семена бочковидные, веретеновидные, кеглевидные, ладьевидные и т. д. В зависимости от типа поверхности семена могут быть голыми, опушенными, волосатыми, а также гладкими или морщинистыми, складчатыми и т. д. Цвет семян также весьма различен.

Семя развивается на поверхности семенной чешуи. Оно представляет собой многоклеточную структуру, объединяющую запасающую ткань — эндосперм, зародыш и специальный защитный покров (семенную кожуру). До оплодотворения в центральной части семязачатка имеется нуцеллус, который постепенно вытесняется эндоспермом. Эндосперм гаплоидный и образуется из тканей женского гаметофита.

У саговников и гинкго наружный слой семенной кожуры (саркотеста) мягкий и мясистый, средний слой (склеротеста) твёрдый, а внутренний слой (эндотеста) к моменту созревания семени плёнчатый. Семена распространяются различными животными, которые поедают саркотесту, не повреждая склеротесты.

У тиса и подокарпуса семена окружены мясистым ариллусом — сильно видоизменённой чешуёй женской шишки. Сочный и ярко окрашенный ариллус привлекает птиц и некоторых насекомых, которые распространяют семена этих хвойных. Ариллусы многих видов подокарпуса съедобны и для человека.

Снаружи семя покрыто семенной кожурой, которая защищает внутренние части семени от высыхания и механических повреждений. Семенная кожура развивается из покровов (интегумента) семяпочки. Структура кожуры зрелых семян, ее толщина, прочность и твердость в значительной мере связаны с типом околоплодника. Фаза созревания является завершающим преобразованием, главным образом, покровных тканейи окончательным обезвоживанием плодов.
Эндосперм — ткань, содержащаяся внутри семени, обычно окружающая зародыш и снабжающая его питательными веществами в ходе развития. У голосеменных эндосперм представляет собой ткань женского гаметофита. Часто на ранних стадиях развития он имеет синцитиальное строение, позднее в нём формируются клеточные стенки. Клетки эндосперма исходно гаплоидные, но могут становиться полиплоидными. У цветковых эндосперм обычно образуется в ходе двойного оплодотворения в результате слияния центральной клетки (центрального ядра) зародышевого мешка с одним из спермиев. У многих цветковых клетки эндосперма триплоидны. У кувшинки эндосперм образуется при слиянии спермия с гаплоидной клеткой зародышевого мешка, так что его ядра диплоидны. У многих цветковых ядра эндосперма имеют набор хромосом более чем 3n (до 15 n).
Перисперм схож по функциям с эндоспермом, но имеет диплоидный набор хромосом, содержит малое количество белковых веществ, в основном крахмал, а иногда и жиры. Может выполнять роль основной запасающей ткани как самостоятельно, так и наряду с эндоспермом.
Под кожурой находится зародыш — маленькое будущее растение. Зародыш у многих цветковых состоит из зародышевого корешка, зародышевого стебелька, зародышевой почечки и семядолей. У других групп (например, у подавляющего большинства орхидных) зародыш до прорастания семени не имеет дифференцированных органов.
У однодольных растений в семени одна семядоля, у двудольных — обычно две, у голосеменных — от 2 до 24 (при этом у голосеменных число семядолей в семени может варьировать даже в пределах одного вида).
Основная особенность химического состава зрелых семян — очень низкое содержание воды, обычно всего 10—15 % (по разным источникам, от 5 до 20 %).
Химический состав семян сильно зависит от условий созревания и от сорта растения. Семена одних растений содержат больше белков (фасоль, соя), других — больше углеводов (пшеница, рожь), третьих — больше жиров (подсолнечник, орех). Ферменты (мальтаза, липаза, фосфатаза, протеолитические) необходимы для преобразования запасных питательных веществ в усвояемую для зародыша форму.
После созревания семена находятся в состоянии покоя (семя перестает расти и развиваться на определенный период времени). Из состояния покоя семена выводятся воздействием тепла и воды или требуется стратификация.
Науке известны случаи прорастания семян, находившихся в покое на протяжении сотен и даже тысяч лет. Так в Израиле была выращена финиковая пальма из семени, найденного на развалинах крепости Масада, разрушенной в I веке н. э.
Всхожесть семян — это их способность давать за определённый срок нормальные проростки (в лаборатории) или всходы (в полевых условиях). Всхожесть сильно зависит от условий проращивания и от условий хранения семян. Обычно всхожесть выражают в процентах (это процент семян, которые дали всходы, от общего числа семян).
При длительном хранении семян со временем их всхожесть падает. Семена некоторых растений теряют всхожесть уже через 2—3 недели (например, семена большинства видов ив полностью теряют всхожесть при температуре 18—20 °C в течение месяца). Всхожесть семян большинства культурных растений заметно снижается через 2—3 года. Семена лотоса в торфе сохраняют всхожесть не менее 250 лет (по некоторым

данным, более тысячи лет). Сохранившиеся в вечной мерзлоте семена люпина арктического удалось прорастить через 10—12 тыс. лет.

Семенам для прорастания требуется кислород, влага, температура выше 0 С, а также некоторые другие факторы, в зависимости от вида растения. Некоторые семена при набухании поглощают значительные объёмы воды.

Семена растений прорастают при положительной температуре. Температура начала прорастания широко варьирует у растений разных таксономических групп и географических регионов. В среднем семена растений полярных и умеренных широт прорастают при более низкой температуре, чем семена субтропических и тропических видов. Различаются также оптимальная температура прорастания, при которой наблюдается наибольшая всхожесть и максимальная.

Семена некоторых растений выдерживают периоды кратковременного воздействия высокой температуры во время лесных пожаров, после которых создаются благоприятные условия для прорастания выживших семян. Кроме того, огонь способствует вскрыванию плодов некоторых видов растений, обладающих устойчивостью к воздействию огня. Так, только после пожаров вскрываются «поздние» шишки сосны скрученной, шишки секвойядендрона и др., плоды некоторых видов рода банксия.

Стратификация — выдерживание семян при низких положительных температурах.

Скарификация — повреждение механическим или химическим воздействием оболочки семян, необходимое для их прорастания. Она обычно требуется семенам с толстой и прочной семенной кожурой (многие бобовые) или эндокарпом (например, малина, черёмуха).

В природе скарифицирующим агентом может служить воздействие бактерий игуминовых кислот почвы, а также прохождение через желудочно-кишечный тракт различных животных.

Предполагается, что семена некоторых растений (например, кальварии Sideroxylon grandiflorum) не могут прорасти в природе без прохождения через кишечник птиц. Так, семена кальварии удавалось проращивать только после их прохождения через кишечник домашних индеек или обработки полировочной пастой.

Некоторым семенам требуются одновременно и скарификация, и стратификация. А иногда (боярышник) большинство семян прорастают после скарификации и двойной стратификации, то есть после двух зимних периодов покоя.

Разнообразие форм и особенностей строения семян и плодов является важным фактором распространения семян (диссеминации). Распространение семян является основным средством расширения ареалов видов, обогащает наследственную основу вида, часто позволяет избегать неблагоприятных условий существования.

Семена многих растений падают на землю рядом с материнским растением после вскрытия плодов. Крупные семена обычно осыпаются под действием силы тяжести вблизи материнского растения. У многих осыпание семян происходит под воздействием любого раскачивания растения или плодоножки. Иногда при вскрытии плодов семена с силой выбрасываются, разлетаясь на некоторое расстояние. Саморазбрасывание семян характерно для таких растений, как бешеный огурец, недотрога мелкоцветковая, кислица обыкновенная.

Семена многих растений распространяются ветром. Обычно это мелкие семена и семена с волосками или различными крыловидными образованиями, благодаря чему они могут разноситься ветром на большие расстояния. Это, например, семена сосны обыкновенной, снабжённые крылышком, семена растений родов Тополь и Ива, покрытые волосками («тополиный пух»), мелкие пылевидные семена орхидных.

Водой распространяются плоды и семена не только водных, но и некоторых наземных растений. Ольха часто растет по берегам рек; её плоды, попадая в воду, не тонут. Течение уносит их далеко от материнских растений. Плоды кокосовой пальмы с одного острова на другой переносятся морским течением.

Семена растений могут распространяться животными на теле (обычно вместе с плодами), при прохождении через кишечный тракт и при растаскивании с потерей семян. Пассивно разносятся животными семена благодаря различным образованиям на их поверхности - шероховатости, шипы, слизь и др. На теле разносят семена и односемянные плоды обычно птицы и млекопитающие. Так, млекопитающие могут разносить на шерсти плоды гравилата, череды, репешка и многих других растений, обладающих крючками, волосками и прицепками. Также на теле птиц и млекопитающих могут распространяться клейкие семена омелы, кувшинки и др. Через кишечники птиц и млекопитающих после поедания ими плодов проходят, не теряя всхожести, семена таких растений, как бересклет бородавчатый, боярышник, малина и многих других. Пройдя через кишечный тракт, часть семян сохраняет всхожесть. Делая запасы в кладовых, белки, бурундуки, сойки и кедровки теряют часть семян или не находят часть кладовых, способствуя распространению семян сосны сибирской и дуба.
Особый способ распространения семян животными — мирмекохория. Мирмекохория — распространение семян муравьями. Семена некоторых растений обладают привлекательными для муравьёв питательными придатками — элайосомами. Мирмекохорные растения средней полосы России — фиалка душистая, копытень европейский, ожика волосистая и многие другие; некоторые из них распространяются исключительно муравьями.

Бесполое, половое и вегетативное размножение растений.

Новые особи могут образоваться от родительских бесполым путем, т. е. без участия гамет и полового процесса, и половым путем, когда образованию дочерних особей обязательно предшествует половой процесс. При бесполом размножении в широком смысле родительская особь или разделяется на более или менее равные части, или отделяет от себя мелкие зачатки дочерних особей, способные развиться в самостоятельные растения. Разделение вегетативного тела или отделение от него вегетативных же зачатков, например почек, клубеньков,- это вегетативное бесполое размножение. При этом генотип потомства остается в принципе неизменным и каждый потомок" полностью воспроизводит материнское растение. Иногда же в качестве зачатков отделяются специализированные клетки, называемые спорами (греч.спора — посев, сеяние). У высших растений образование спор связано с редукцией числа хромосом, поэтому вырастающие из спор дочерние растения не похожи на материнские (не воспроизводят их). Размножение спорами хотя и является бесполым, поскольку спора прорастает без всяких слияний с другими клетками, но оно связано у высших растений с половым размножением в закономерном цикле воспроизведения.
При половом размножении генотип дочерних особей может изменяться и обогащаться за счет различных рекомбинаций индивидуальных признаков родителей.
Вегетативное размножение - это увеличение числа особей данного вида или сорта посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела растения. Каждая отделившаяся часть живет какое-то время самостоятельно и, как правило, образует новые органы, нередко недостающие (на отделившемся побеге образуются корни, на частях корня — побеги). Таким образом, при вегетативном размножении обычна и типична регенерация — восстановление целого из части. Впрочем, довольно часто все необходимые органы создаются у будущей самостоятельной особи еще до отделения ее от материнской (например, новые розеточные побеги с придаточными корнями на концах усов земляники).
При половом процессе в результате слияния гамет и их ядер происходит удвоение числа хромосом в ядре. На определенном этапе цикла развития, при мейозе, происходит редукция числа хромосом, в результате которой образующиеся ядра получают одинарный набор хромосом. Спорофиты многих водорослей диплоидны, и мейоз в цикле их развития совпадает с моментом образования спор, из которых развиваются гаплоидные

гаметоспорофиты или гаметофиты. Такой мейоз называют спорической редукцией. Спорофиты более примитивных красных водорослей (родов Кладофора, Эктокарпус и многие другие) наряду с гаплоидными спорами образуют диплоидные споры, которые снова развиваются в спорофиты. Споры, появляющиеся на гаметоспорофитах, служат для самовозобновления материнских растений. Спорофиты и гаметофиты водорослей, стоящих на высших ступенях эволюции, строго чередуются без самовозобновления.

У ряда водорослей мейоз происходит в зиготе. Такой мейоз называют зиготической редукцией и встречается у ряда видов зеленых и харовых водорослей. У пресноводных вольвоксовых и улотриксовых водорослей спорофит представлен одноклеточной зиготой, которая производит до 32 зооспор, по массе во много раз превышающих родительские гаметы, т.е. по существу наблюдается спорическая редукция.

Некоторые группы водорослей имеют гаметическую редукцию, которая характерна для животных, а не для растительных организмов. У этих водорослей мейоз происходит при образовании гамет, при этом остальные клетки слоевища остаются диплоидными. Такая смена ядерных фаз присуща широко распространенным по всему земному шару диатомовым водорослям и бурым фукусовым (которые включают наиболее массовые морские виды водорослей), а из зеленых – крупному роду Кладофора. Развитие с гаметической редукцией ядра, как полагают, дает указанным водорослям определенные преимущества по сравнению с другими.

Если редукционное деление происходит в спорангиях перед образованием спор бесполого размножения (спорическая редукция), то имеет место чередование поколений – диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Этот тип жизненного цикла называется гаплобионтным со спорической редукцией. Он характерен для некоторых зеленых водорослей, многих бурых и красных водорослей.

Наконец, у немногих водорослей мейоз происходит в вегетативных клетках диплоидного таллома (соматическая редукция), из которых затем развиваютсягаплоидные талломы. Такой жизненный цикл ссоматической редукцией известен у красных и зеленых водорослей.

Систематика покрытосеменных растений. Класс Двудольные.

Общая характеристика покрытосеменных растений.

Покрытосеменные, или Магнолиевые, или Цветковые – самый крупный отдел растений. Он насчитывает более 500 семейств, примерно 13 тыс. родов и не менее 250тыс. видов.

Покрытосеменные – последний тип высших растений, появившийся во второй половине мезозоя и быстро занявший в растительном покрове Земли господствующее положение. В численности видов он конкурирует со всеми другими типами, вместе взятыми.

Огромные потенциальные возможности покрытосеменных связаны с появлением цветка, особенностями структуры органов полового размножения, ходом полового процесса.

Термин «покрытосеменные» объединяет все растения, семена которых образуются внутри плодов, в отличие от голосеменных, у которых семена лежат на мегаспорофиллах – открыто, голо. Прочие группы растений не имеют органа, гомологичного плоду, защищающего семена и способствующего их распространению. Образованием плода завершается сложный онтогенетический процесс, состоящий из ряда фаз: спорообразования, опыления, развития гаметофита, оплодотворения и, наконец, плодоношения. Органом, в котором протекает эта серия последовательных процессов, является цветок, предрешающий образование плода. Следовательно, цветок и является самым характерным признаком покрытосеменных растений, поэтому последние называются цветковыми растениями. Цветок развивается из почки, как укороченный, глубоко видоизмененный побег, выполняющий функции бесполого и полового

размножения. Существенная часть цветка – пестик, по форме напоминающий сосуд, с чем связано название «Angiospermae» (греч.ангилос – сосуд, сперма - семя). Таким образом, для покрытосеменных растений характерно наличие пестика и плода. Образование спор на спорофите происходит на видоизмененных побегах – цветках. Микроспоры формируются в гнездах пыльника тычинки, мегаспоры – в семязачатках, находящихся внутри завязи пестика. Споры прорастают в крайне редуцированные гаметофиты внутри спорангиев. Мужской гаметофит– пыльца – состоит из двух клеток, женский – зародышевый мешок – имеет восемь клеток.

Особенностью цветковых, помимо наличия цветка, является двойное оплодотворение. В результате полового процесса из семязачатка образуется семя с эндоспермом, а из пестика и других частей цветка – плод. Биологический смысл процесса двойного оплодотворения заключается в том, что только одновременно с зародышем (а не раньше, как у голосеменных) очень быстро формируется триплоидный (а не гаплоидный) эндосперм, что позволяет избежать ненужной траты пластических веществ в том случае, если зигота не образуется.

Двойное оплодотворение можно рассматривать как новейшее приспособление, увеличивающее экологическую пластичность и жизненность потомства.

Анатомическое строение становится более совершенным – появляются сосуды, ситовидные трубки с клетками спутницами, прочные арматурные ткани. При развитии побеговой системы у покрытосеменных стало преобладать симподиальное нарастание, изменилось жилкование листьев и т.д.

Таким образом, большая пластичность, способность к эволюции привела не только к огромному числу цветковых растений, но и к великому их разнообразию, которая проявляется и в удивительной их приспособленности к самым крайним, экстремальным условиям обитания, разнообразию жизненных форм, появлению многочисленных метаморфозов.

Систематика покрытосеменных растений.

В настоящее время используется система покрытосеменных, опубликованная А.Л.Тахтаджяном в 1987 г. Обширный и исключительно разнообразный отдел Покрытосеменные рассматривается как единая, вполне естественная монофилетическая группа. Древнейшим порядком являются магнолиевые, от предков которых произошливсе ныне живущие покрытосеменные.

О т д е л Магнолиофиты – Magnoliophyta

П о к р ы т о с е м е н н ы е – Angiospermae Ц в е т к о в ы е – Anthophyta,К л а с с Магнолиопсиды – Magnoliopsida

Двудольные – Dicotyledones Подкласс

Магнолииды – Magnoliidae

Подкласс Ранункулиды - Ranunculidae Подкласс

Кариофиллиды - Caryophillidae Подкласс

Гамамелидиды - HamamelididaeПодкласс Дилленииды -

Dilleniidae Подкласс Розиды - Rosidae

Подкласс Ламииды - Lamiidae Подкласс

Астериды - Asteridae К л а с с Лилиопсиды –

LiliopsidaОднодольные - Monocotyledones

Подкласс Алисматиды - AlismatidaeПодкласс

Триуридиды - Triurididae Подкласс Лилииды -

Liliidae Подкласс Арециды – Arecidae

Весь обширный отдел цветковых делится на два класса: Magnoliopsida, или Dicotyledones – Двудольные, и Liliopsida, или Monocotyledones – Однодольные.
Длительная самостоятельная эволюция двух классов, связанных общностью происхождения от двудольных предков так далеко развела их, что однодольные растения не скрещиваются с двудольными и прививок, между ними не получено.
По последней системе А.Л.Тахтаджяна эти классы подразделяются на 11 подклассов, 8 из которых принадлежат двудольным, 3 - однодольным. Подклассы включают порядки, состоящие из семейств.
Класс Магнолиопсиды или Двудольные включает восемь подклассов, 429 семейств, около 10 тыс. родов и не менее 190 тыс. видов.
Класс Лилиопсиды, или Однодольные насчитывает около 63000 видов объединенных в 3000 родов и в 104 семейства.

Подкласс Магнолииды.
Представлен в основном древесными растениями, реже травами, водными растениями или паразитами. Для анатомии проводящей системы характерно либо отсутствие сосудов, либо наличие примитивных сосудов с лестничной перфорацией. Нередко есть секреторные клетки, выделяющие эфирные масла, смолы, бальзамы. Устьица обычно с 2 побочными клетками. Цветки обоеполые, спиральные, или спироциклические, с неопределенным андроцеем и большей частью апокарпным гинецеем; Семязачатки чаще всего с двойным интегументом. Семена с эндоспермом, иногда с периспермом и маленьким зародышем.
Подавляющее большинство представителей – тропические и субтропические растения. В подкласс магнолиид входят наиболее примитивные порядки двудольных, в том числе магнолиевые, бадьяновые, лавровые и нимфейные. Хотя среди представителей подкласса нет ни одной ныне живущей формы, сочетающей в себе все примитивные признаки, магнолииды в целом представляют собой группу, которая стоит наиболее близко к гипотетической исходной группе, давшей начало ныне живущим цветковым растениям. Это центральная группа покрытосеменных, с которой связаны происхождением многие прогрессивные линии эволюции как двудольных, так и однодольных.

Подкласс Ранункулиды.
Близкие к Магнолиидам по ряду признаков, но более высокоорганизованные. Среди них преобладают травы, уже имеющие сосуды, а секреторные клетки становятся редкостью. Цветки тож еобычно обоеполые, спиральные, или спироциклические, андроцей большей частью многочисленный.
Все представители обладают сосудами. Секреторные клетки в паренхимных тканях обычно отсутствуют.
Устьица разных типов, в большинство случаев безпобочных клеток. Как и гинецей, последний обычно апокарпный. Семена с эндоспермом и маленьким зародышем.
Подкласс небольшой, объединяет 13 семейств (три порядка). Из этого подкласса мы познакомимся с очень распространенным в умеренной полосе семейством лютиковых из порядка лютикоцветных и порядком макоцветных.

Подкласс Кариофиллиды.
Большинство представителей этого подкласса приспособлено к произрастанию в условиях засушливого климата и наиболее характерно для флоры полупустынь и пустынь. Однако имеется также немало высокогорных и лесных видов. Преобладающая жизненная форма - травы, хотя встречаются полукустарники, кустарники и небольшие деревья. Листья простые, цельные. Для проводящей системы характерно наличие сосудов с простой перфорацией. Устьица с 2 или 3 (редко 4) побочными клетками или побочные

клетки отсутствуют. Цветки циклические, большей частью с простым околоцветником, обоеполые, актиноморфные, изредка раздельнополые или безлепестные. Гинецей ценокарпный и лишь изредка апокарпный. Семена с согнутым зародышем, окруженным периспермом.
К подклассу относится три порядка: гвоздичные - Caryophyllales, гречишные - Polygonales, плюмбаговые - Plumbaginales. Кариофиллиды произошли, вероятно, от примитивных представителей ранункулид.

Подкласс Гамамелидиды.
Гамамелидиды, включающие 16 порядков,- древняя группа цветковых растений, восходящая к древнейшим магнолиидам. Они насчитывают 22 семейства, 71 род и около 1500 видов.
Относятся главным образом древесные растения или кустарники, травы значительно реже. Для проводящей системы характерны сосуды с лестничной или простой перфорацией. (Исключение – древний порядок Trochodendrales, нет сосудов, есть трахеиды). Устьица с 2 или большим, числом побочных клеток или побочныеклетки отсутствуют. Цветки Гамамелидид в большинстве случаев анемофильные, мелкие, с невзрачным околоцветником или без него, большей частью раздельнополые, с многочисленным неопределенным андроцеем у более примитивных представителей и более определенным у продвинутых. Гинецей ценокарпный, плоды обычно односемянные, семена с эндоспермом или без него.

Подкласс Диллениды.
Относятся деревья, кустарники и травы с листьями цельными или по-разному расчлененными. Для проводящей системы характерно наличие сосудов то с лестничной, то с простой перфорацией. Устьица разных типов, большей частью без побочных клеток. Цветки обоеполые и раздельнополые, с двойным околоцветником или иногда безлепестные, у более примитивных семейств спироциклические. Андроцей нередко многочисленный, гинецей у примитивных форм апокарпный, у более продвинутых ценокарпный, семена с эндоспермом.

Подкласс Розиды.
Относятся деревья, кустарники и травы с листьями цельными или по-разному расчлененными. Для проводящей системы характерно наличие сосудов то с лестничной, то с простой перфорацией. Устьица разных типов, большей частью без побочных клеток. Цветки обоеполые и раздельнополые, с двойным околоцветником или иногда безлепестные, у более примитивных семейств спироциклические. Андроцей нередко многочисленный, гинецей у примитивных форм апокарпный, у более продвинутых ценокарпный, семена с эндоспермом.

Подкласс Ламииды.
Высокоспециализированные деревья, кустарники, полукустарники и травы с простыми, чаще супротивными листьями без прилистников. Цветки со сростнолепестным венчиком, пестик из двух прилистников чаще с верхней завязью. Эволюция цветка шла по пути приспособления к насекомоопылению, превращению актиноморфных цветков в резко зигоморфные (двугубые). Ламииды- крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 52 семейства (11 порядков).

Подкласс Астериды.
Составляет не самую большую, но в целом наиболее высоко специализированную группу двудольных.

Устьица большей частью с 2, 4 (часто) или 6 (редко) побочнымиклетками. Сосуды всегда имеются, членики сосудов с лестничной или чаще с простой перфорацией.Венчик уее представителей всегда сростнолепестный.Часто наблюдается функциональная и морфологическая дифференциация цветков в соцветиях, что особенно характерно для представителей семейства сложноцветных. Завязь у представителей подкласса, за оченьредким исключением, нижняя и составлена 2 плодолистиками. Тычинки, как правило, в одинаковом или в меньшем числе с долями венчика.Гинецей всегда ценокарпный. Семена с эндоспермом или без него.

Подкласс объединяет 5 порядков, 13 семейств, около 1400 родов и примерно 30000 видов.

При этом семейство астровые или сложноцветные включает более 90 % родов и видов подкласса. В подклассе преобладают однолетние и многолетние травы, кустарники, деревья и древесные лианы встречаются здесь как редкое исключение. У большинства представителей имеются млечники. Произошли астериды от вымерших примитивных розидов. Из пяти порядков важнейшие Колокольчикоцветные (Campanulales) и Астроцветные (Asterales).

Класс Однодольные

Общая характеристика однодольных растений.

Класс однодольных, содержащий около 65 семейств, около 3000 родов и не менее 60 000 видов, подразделяется на 3 подкласса.

Однодольные растения - второй по величине класс покрытосеменных, или цветковых, растений. Однодольные насчитывают около 59 000 видов, 2800 родов и 60 семейств, что составляет около ¼ общего разнообразия цветковых растений. В конце XX - начале XXI веков ботаники-систематики увеличили количество семейств однодольных за счёт дробления уже существующих, так что в некоторых системах классификации растений «старое» семейство Лилейные распределено по нескольким десяткам семейств. Самым многочисленным семейством является Орхидные (20 100 видов), отличающиеся чрезвычайно сложными, красивыми цветками. На втором месте по количеству видов стоит очень важное в хозяйственном отношении семейство Злаки (10 000 видов). Другие большие семейства — Осоковые (5300 видов), Пальмовые (2800 видов) и Ароидные (2500 видов).

Сравнительная характеристика классов Двудольные и Однодольные растения

Класс Двудольные (около 190 тыс. видов)	**Класс Однодольные** (около 63 тыс. видов)
Семя	
Зародыш с двумя семядолями. Семядоли латеральные (боковые), обычнос тремя главными проводящими пучками.	Зародыш с одной семядолей. Семядоля терминальная (верхушечная), с двумя проводящими пучками.
Жизненная форма	
Травянистые, реже вторично древесные	Древесные, травянистые
Корень	
Первичный зародышевый корешок, система стержневая, чехлик и эпидерма корня общее происхождение в онтогенезе. Вторичное утолщение (камбий есть).	Первичный корень рано отмирает, формирует систему главных корней или мочковатую, чехлик и эпидерма разного происхождения. Отсутствие вторичного утолщения (камбия нет).
Стебель	
Сплошное расположение проводящих тканей или пучки, распложенные по кругу. Вторичное	Разбросанное расположение проводящих пучков. Отсутствие вторичного утолщения (камбия нет).

утолщение (камбий есть).	
Лист	
Простой, сложный, более или менее четко разделен на черешок и пластинку. Жилкование перистое или пальчатое. Расположение листьев очередное, супротивное	Простой, обычно не расчлененный на черешок и пластинку часто с влагалищем. Жилкование параллельное или дуговое. Расположение листьев чаще двурядное
Цветок	
Пяти-, четырех,- многочленный. У некоторых примитивных форм бывают 3хчленные	Трехчленный
Пыльцевые зерна	
Оболочка пыльцевых зерен обычно трехбороздная или производных от нее типов (однобороздная у примитивных форм)	Оболочка пыльцевых зерен обычно однобороздная, никогда не бывает трехбороздной

Подкласс Алисматиды.

Водные или болотные травы. Устьица с 2 или реже 4 побочными клетками. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Цветки обоеполые или однополые. Околоцветник развит или редуцирован, часто отсутствует. Зрелая пыльца обычно 3- клеточная. Оболочка пыльцевых зерен однобороздная, дву-, многопоровая или безапертурная. Гинецей большей частью апокарпный, реже ценокарпный. Семена без эндосперма.

В подкласс алисматид входят порядки частуховых, водокрасовых, наядовых и др. Алисматиды произошли, вероятно, от какой-то вымершей группы травянистых магнолиид, стоявших близко к предкам современных нимфейных.

Подкласс Лилииды.

Травы или вторичные древовидные формы.Устьица обычно с 2 побочными клетками. Сосуды только в корнях или во всех вегетативных органах, очень редко отсутствуют. Цветки обоеполые или редко однополые. Околоцветник хорошо развит и состоит из сходных между собой (обычно лепестковидных) или ясно различающихся чашелистиков и лепестков, или же околоцветник редуцирован. Зрелая пыльца обычно 2- клеточная, реже 3-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен однобороздная, одиопоровая(иногда 1—4-поровая). Гинецей, как правило, ценокарпный, редко (у примитивных триурисовых и некоторых примитивных лилейных) более или менее апокарпный. Семена обычно с обильным эндоспермом, но у порядка имбирных с периспермом и остатком эндосперма или только с периспермом.

В подкласс лилиид входят порядки лилейных, имбирных, орхидных, бромелиевых, ситниковых, осоковых, коммелиновых, эриокауловых, рестиевых, злаковых и др. Происхождение, вероятно, общее с алисматидами.

Подкласс Арециды.

Травы или вторичные древовидные формы. Устьица с 2, 4, 6 (чаще всего с 4) побочными клетками. Сосуды во всех вегетативных органах или только в корнях (аронниковые). Цветки обоеполые или чаще однополые. Околоцветник развит и состоит из очень схожих между собой чашелистиков и лепестков, или он более или менее редуцирован, иногда отсутствует. Цветки собраны в метельчатые или шаровидные соцветия либо в початки, которые большей частью снабжены покрывалом. Зрелая пыльца обычно 2-клеточная. Оболочка пыльцевых зерен разных типов, главным образом

одноборoздная. Гинецей апокарпный (некоторые пальмы) или чаще ценокарпный. Семена с эндоспермом, как правило, обильным.
В подкласс арецид входят порядки пальмовых, циклантовых, аронниковых, пандановых, рогозовых. Наиболее вероятно, что арециды имеют общее происхождение с лилиидами.
Более или менее древовидные растения, большей частью характеризующиеся хорошо развитым прямым колонновидным стволом.
Область естественного распространения большинства пальм — тропики и субтропики. Особенно много видов пальм произрастает на Мадагаскаре и в Колумбии. В Европе, в Испании и на юге Франции, произрастает веерная пальма хамеропс приземистый (Chamaerops humilis), которая выдерживает морозы до −12 градусов Цельсия, а также на юге материковой Греции и Крите встречаются рощи перистой критской финиковой пальмы (Phoenix theophrastii).
На территории бывшего СССР в местностях с субтропическим климатом — на Черноморском побережье Кавказа и Южном берегу Крыма, а также в Азербайджане, Грузии, Узбекистане, Туркмении и юге Казахстана произрастают интродуцированные пальмы родов *Chamaerops, Phoenix, Sabal, Trachycarpus, Washingtonia* и некоторые другие.
Пальмы широко культивируются как сельскохозяйственные культуры (финиковые пальмы, кокосовые пальмы). Используются плоды многих видов пальм, древесина; из ротанга и некоторых других пальм делают плетёную мебель. Пальмовые листья традиционно используют для изготовления крыш некоторых азиатских строений и беседок, пляжных «грибков», головных уборов и др. Кроме того, различные виды пальм широко используются как декоративные растения (в том числе и в комнатном садоводстве).

Физиология растений как наука. Структурная организация, свойтварастительной клетки
Предмет и задачи, этапы развития физиологии растений.
Физиология растений, биологическая наука, изучающая общие закономерности жизнедеятельности растительных организмов. Физиология растений изучает процессы поглощения растительными организмами минеральных веществ и воды, процессы роста и развития, цветения и плодоношения, корневого (минерального) и воздушного (фотосинтез) питания, дыхания, биосинтеза и накопления различных веществ, совокупность которых обеспечивает способность растения строить своё тело и воспроизводить себя в потомстве. Раскрывая зависимость жизненных процессов от внешних условий, физиология растений создаёт теоретическую основу приёмов и методов повышения общей продуктивности растительных организмов, питательной ценности, технологического качества их тканей и органов. Физиологические исследования служат научной основой рационального размещения растений в почвенно-климатических условиях, наиболее полно соответствующих их потребностям.
Круг вопросов, составляющих предмет физиологии растений, во многом определяется специфическими особенностями её объекта – зелёного растения. Зелёные растения отличаются от всех других форм живых существ способностью использовать в качестве источника энергии солнечный свет и преобразовывать его энергию в химическую (свободную) энергию органических соединений, т. е. осуществлять процесс фотосинтеза. Благодаря этому зелёные растения способны использовать для своего питания неорганические соединения, лишённые существенных запасов легко мобилизуемой свободной энергии. В процессе фотосинтеза растения обогащают энергией поглощаемые ими и преобразуемые минеральные соединения, синтезируют различные богатые энергией органические вещества и тем самым создают основную базу пищи и энергии для существования всех прочих форм жизни на Земле. В этом состоит

принципиальное отличие зелёных растений от животных и других бесхлорофилльных организмов (грибы, бактерии), для существования которых необходимы готовые органические соединения. Специфические свойства растений тесно связаны с особенностями их общей анатомо-морфологической структуры. В отличие от животных, для которых характерно «компактное» строение, растительные организмы, как правило, обладают значительно большей поверхностью благодаря ветвлению как надземных, так и подземных органов. Это позволяет растению взаимодействовать с большими объёмами почвы и воздуха как источниками питания. Кроме того, у растения на протяжении почти всей жизни не прекращается рост, т.к. наряду со старыми имеются молодые ткани (меристемы), сохраняющие способность к образованию новых клеток. Другая специфическая особенность зелёных растений – отсутствие у них постоянной внутренней среды: температура тканей, содержание в них кислорода, углекислого газа и другие параметры могут меняться. В силу этого приспособление растений к изменяющимся условиям внешней среды (адаптация) осуществляется принципиально иным путём, чем у животных.

Этапы развития физиологии растений как науки. Физиология растений возникла и развивалась первоначально как составная часть ботаники, занимающаяся преимущественно проблемой почвенного питания растений. Первые попытки экспериментально решить вопрос о том, за счёт чего строят свои ткани растения, сделал голландский естествоиспытатель Ян ван Гельмонт (1629). Выращивая в течение 5 лет ивовую ветвь в горшке со взвешенной почвой, он установил, что за время опыта вес ветви увеличился в 30 раз, тогда как вес почвы почти не изменился. Гельмонт пришёл к заключению, что основной источник питания растения не почва, а вода. Несмотря на ошибочность такого вывода, этот опыт имел большое значение, т.к. при изучении растений впервые был применен количественный метод – взвешивание. В конце 17 в. было установлено наличие у растений пола. В 1727 англичанин С. Гейлс обнаружил передвижение веществ и воды по тканям растения. Важнейшую роль в последующем развитии физиологии растений и всего естествознания в целом сыграло открытие англ. химика Джозефа Пристли, который установил, что зелёные растения в ходе своей жизнедеятельности изменяют состав воздуха, возвращают ему способность поддерживать горение и сохранять жизнь животных (1771). Это явление получило в дальнейшем название фотосинтеза. Впервые идею о воздушном питании растений высказал в 1753 М. В. Ломоносов, который отметил, что тучные деревья, растущие на бедном питательном веществами песке, не могут получить через корни необходимого количества питательных веществ, и сделал вывод, что растения получают питание через листья из воздуха. Работы голландского естествоиспытателя Я. Ингенхауза (1779) и особенно швейцарских учёных Ж. Сенебье и Н. Т. Соссюра (конца 18 – начала 19 вв.), а позднее нем. учёного Ю. Р. Майера, французского агрохимика Ж. Б. Буссенго (1868) и др. позволили расшифровать отдельные стороны фотосинтеза как процесса усвоения углекислого газа и воды, происходящего с выделением кислорода при обязательном участии света. Большое влияние на развитие физиологии растений оказали работы французского. учёного А. Лавуазье по химии горения и окисления (1774–84). В начале 19 в. были отмечены ростовые движения у растений – тропизмы, которые позднее детально исследовал Ч. Дарвин. Особенно бурно развивались работы в области почвенного питания растения. Немецуий учёный А. Тэер сформулировал гумусовую теорию (1810–19), в которой решающую роль в питании растений отводил органическому веществу почвы. В 40-х гг. 19 в. на смену гумусовой теории питания растений пришла минеральная теория немецкого химика Ю. Либиха, в которой подчёркивалась роль минеральных элементов почвы в корневом питании растений. Работы Либиха содействовали развитию физиологических исследований и внедрению минеральных удобрений в с.-х. практику. Ж. Буссенго использовал разработанный им вегетационный метод для изучения закономерностей поступления азота и других минеральных элементов в растение. Буссенго и немецкий

учёный Г. Гельригель выявили специфические особенности бобовых растений как азотфиксаторов, а русский ботаник М. С. Воронин в 1866 доказал, что клубеньки, образующиеся на корнях этих растений, имеют бактериальную природу. Большую роль в развитии физиологии растений в 19 в. сыграли нем. учёные Ю. Сакс, В. Пфеффер, австрийские ботаники Ю. Визнер, Х. Молиш, чешские учёные Б. Немец и Ю. Стокласа, исследователи ряда других стран. Вторая половина 19 в. ознаменовалась важными исследованиями К. А. Тимирязева о роли хлорофилла в процессе фотосинтеза. Доказав приложимость к фотосинтезу растений закона сохранении энергии, Тимирязев обосновал и развил представления о космической роли зелёных растений, которые, осуществляя уникальную функцию фотосинтеза, связывают жизнь на Земле с энергией Солнца.

Большой вклад в развитие физиологии растений и, в частности, учения о фотосинтезе, внесли советские ботаники – А. А. Рихтер, открывший явление адаптивных изменений качественного состава пигментов фотосинтеза, Е. Ф. Вотчал, детально изучивший взаимосвязь фотосинтеза с водообменом растений, Ф. Н. Крашенинников,который, используя методы калориметрии, первый доказал, что наряду с углеводами при фотосинтезе образуются соединения др. химической природы. Е. Ф. Вотчал был одним из основоположников украинской школы физиологов растений, к которой принадлежали В. Р. Заленский, раскрывший роль сосущей силы как решающего регулятора водного баланса растения, В. В. Колкунов, установивший взаимосвязь между анатомическим строением свекловичного корня и его сахаристостью, В. Н. Любименко, доказавший, что хлорофилл в хлоропластах находится не в свободном состоянии, а связан с белками.

Во 2-й половине 19 в. и начале 20 в. были сделаны основополагающие открытия в области изучения обмена веществ и энергии в растительных организмах. С этого времени связь физиологии и биохимии растений становится особенно тесной. Впервые термин «обмен веществ» применительно к растениям ввёл русский ботаник А. С. Фаминцын (1883). С конца 19 в. начались интенсивные исследования природы механизмов дыхания – процессов окисления органических веществ, осуществляющихся в биологических условиях без использования внешних источников энергии. Русский биохимик А. Н. Бах в 1896–97 создал перекисную теорию биологического окисления, являющуюся фундаментом современной теории радикалов. Перекисная теория послужила толчком к интенсивному изучению химизма и энзимологии дыхания. В. И. Палладин (1912) обосновал представления о биологическом окислении, в основе которого лежит дегидрирование, как об одном из основных этапов дыхания, что в дальнейшем получило развитие в работах немецкого учёного Г. Виланда. Существенный вклад в изучение дыхания и др. процессов внёс С. П. Костычев. Немецкий биохимик О. Варбург открыл роль железа как структурного элемента ферментов, связанных с биологическим окислением. Вскоре после этого английский учёный Д. Кейлин открыл цитохромы – важнейшую группу соединений, участвующих в транспорте электронов как в фотосинтезе, так и в дыхании. Сов. физиолог В. О. Таусон первым начал исследовать энергетические параметры дыхания.

Детальным изучением процессов обмена азотистых веществ в растении, результаты которого привели к коренным изменениям в практике применения азотсодержащих удобрений, наука обязана советскому агрохимику Д. Н. Прянишникову. Большое значение имели работы Прянишникова и его школы в области фосфорного и калийного питания растений, известкования почв и во многих др. областях физиологии минерального питания. Важную роль сыграли работы его учеников. Г. Г. Петров детально изучил процессы метаболизма азота в растении в зависимости от условий освещения, И. С. Шулов создал ряд вариантов вегетационного метода (метод текучих растворов, стерильных культур и др.), с помощью которых он доказал способность корней растений ассимилировать органические соединения, в том числе и некоторые белковые соединения, Ф. В. Чириков исследовал физиологические особенности с.-х. растений, различающихся по способности усваивать труднорастворимые формы фосфатов почвы. В области

водообмена и засухоустойчивости растений фундаментальные работы принадлежат Н. А. Максимову. На основе работ в области физиологии микроорганизмов, среди которых особое место принадлежит открытию С. Н. Виноградским хемосинтеза (1887), стали всё более четко вырисовываться закономерности круговорота отдельных элементов в природе, выявляться роль в этом процессе растений и их симбиотических взаимоотношений с микрофлорой почвы.

К числу принципиально важных достижений современной физиологии растений относится расшифровка тонких механизмов, регулирующему влиянию которых подчинён энергетический обмен зелёного растения. Т. о. выяснено, что фотосинтез и дыхание представляют собой две стороны единого процесса обмена веществ и энергии. Установлена роль биохимических процессов дыхания как источника промежуточных продуктов, используемых клеткой для синтеза основных структурных и физиологически активных компонентов протоплазмы. По своему значению дыхание в определённых условиях аналогично фотосинтезу, т.к. в отсутствие фотосинтеза растения могут усваивать питательные вещества только в результате окислительно-восстановительных превращений, осуществляемых при дыхании. Достигнуты успехи в раскрытии природы физико-химических и биохимических процессов, участвующих в поглощении световой энергии, преобразовании этой энергии в химическую и её запасании в форме богатых энергией, так называемых макроэргических соединений, выполняющих роль биологического «горючего». Большую роль в изучении этих проблем физиологии растений сыграли работы ряда советских и зарубежных учёных – немецких О. Варбурга, Г. Виланда, английского Д. Кейлина, шведского Х. Теорелля, английского Х. А. Кребса, венгерского А. Сент-Дьёрдьи, советскиого Я. О. Парнаса, Д. М. Михлина, фьериканского М. Гиббса и др. Принципиально важные успехи достигнуты при изучении строения и физико-химических свойств и путей биосинтеза фотосинтетических пигментов, их метаболизма и механизмов осуществляемых ими функций. Достижения в области изучения пигментов выразились в открытии нескольких видов фотофосфорилирования (циклическое, нециклическое, псевдоциклическое, амер. учёный Д. И. Арнон и др.), расшифровке механизмов первичных этапов поглощения кванта света (советские ученые А. Н. Теренин, американские Б. Чанс, Л. Н. М. Дьюйзенс), выяснении путей биосинтеза хлорофиллов (сов. исследователь Т. Н. Годнев, амереканский– Е. Рабинович и др.), раскрытии биохимических механизмов и путей темновой стадии фотосинтеза (амереканским учёный М. Калвин, австралийским М. Д. Хетч. С. Р. Слэк, советским Ю. С. Карпилов). Теоретическое значение этих исследований состоит в утверждении принципа альтернативности, взаимозаменяемости, который лежит в основе организации всех физиологических функций и регуляторных систем растительного организма. Соотношение циклического, нециклического или псевдоциклического путей фотофосфорилирования в онтогенезе зависит от внешних условий (например, освещения) и т.д. Установлено существование одно-, двух- и, возможно, даже трёхквантового механизмов фотосинтеза. Наряду с эволюционно наиболее древним анаэробным путём окислительного энергообмена (гликолиз) существуют пути аэробного окисления (цикл трикарбоновых кислот, глиоксилатный цикл, пентозофосфатный цикл). Соотношение между ними также непостоянно и зависит от вида растения и условий его развития (парциальное давление O2 в атмосфере, температура, свет). Важное событие в современной Физиология растений – открытие новой специфической функции энергообмена зелёного растения – фотодыхания, т. е. индуцируемого светом поглощения зелёной клеткой кислорода, сопровождающегося выделением CO_2. С фотодыханием, по- видимому, в значительной мере связана эффективность использования растением света, чистая продуктивность фотосинтеза и общая продуктивность растения.

Изучение индивидуального развития растительного организма (его онтогенеза) и природы регулирующих его факторов показало, что наряду с условиями внешней среды мощное влияние на развитие растения оказывают содержащиеся в его тканях

фитогормоны – ауксины, гиббереллины, цитокинины. Открытие этих веществ дало толчок изучению с новых позиций ростовых процессов, перехода растения от вегетативной к генеративной фазе развития. Выявлена важнейшая роль в регуляции общего хода развития растений, выполняемая корневыми системами, в тканях которых осуществляется синтез гиббереллинов и цитокининов. Наряду со стимуляторами в растениях обнаружены соединения, тормозящие рост и развитие. Так, процессы прорастания семян, покой зимующих почек и т.п. регулирует ингибитор абсцизовая кислота.

Выявлено также, что ряд физиологических процессов регулируется фитохромом (например, прорастание семян, удлинение и разгибание гипокотиля, образование листовых зачатков, дифференцировка первичных листьев, элементов ксилемы, устьиц и т.д.). Доказана индукция фитохромом биосинтеза ферментов, участвующих в образовании хлорофилла, формировании хлоропласта и фотосинтетического аппарата в целом. Обнаружены также др. вещества – компоненты группы фитохромов, по-видимому, регулирующие реакции фототропизма, фотопериодизма и некоторые др. Работы в этой области физиологии растений открывают принципиально новые стороны, характеризующие общерегуляторную роль света в жизнедеятельности растения

Основные направления физиологии растений, методы и уровни исследований.

Физиология растений, биологическая наука, изучающая общие закономерности жизнедеятельности растительных организмов. Физиология растений изучает процессы поглощения растительными организмами минеральных веществ и воды, процессы роста и развития, цветения и плодоношения, корневого (минерального) и воздушного (фотосинтез) питания, дыхания, биосинтеза и накопления различных веществ, совокупность которых обеспечивает способность растения строить своё тело и воспроизводить себя в потомстве. Раскрывая зависимость жизненных процессов от внешних условий, физиология растений создаёт теоретическую основу приёмов и методов повышения общей продуктивности растительных организмов, питательной ценности, технологического качества их тканей и органов. Физиологические исследования служат научной основой рационального размещения растений в почвенно-климатических условиях, наиболее полно соответствующих их потребностям.

Круг вопросов, составляющих предмет физиологии растений, во многом определяется специфическими особенностями её объекта – зелёного растения. Зелёные растения отличаются от всех других форм живых существ способностью использовать в качестве источника энергии солнечный свет и преобразовывать его энергию в химическую (свободную) энергию органических соединений, т. е. осуществлять процесс фотосинтеза. Благодаря этому зелёные растения способны использовать для своего питания неорганические соединения, лишённые существенных запасов легко мобилизуемой свободной энергии. В процессе фотосинтеза растения обогащают энергией поглощаемые ими и преобразуемые минеральные соединения, синтезируют различные богатые энергией органические вещества и тем самым создают основную базу пищи и энергии для существования всех прочих форм жизни на Земле. В этом состоит принципиальное отличие зелёных растений от животных и других бесхлорофилльных организмов (грибы, бактерии), для существования которых необходимы готовые органические соединения. Специфические свойства растений тесно связаны с особенностями их общей анатомо-морфологической структуры. В отличие от животных, для которых характерно «компактное» строение, растительные организмы, как правило, обладают значительно большей поверхностью благодаря ветвлению как надземных, так и подземных органов. Это позволяет растению взаимодействовать с большими объёмами почвы и воздуха как источниками питания. Кроме того, у растения на протяжении почти всей жизни не прекращается рост, т.к. наряду со старыми имеются молодые ткани (меристемы), сохраняющие способность к образованию новых клеток. Другая специфическая особенность зелёных растений – отсутствие у них постоянной внутренней

среды: температура тканей, содержание в них кислорода, углекислого газа и другие параметры могут меняться. В силу этого приспособление растений к изменяющимся условиям внешней среды (адаптация) осуществляется принципиально иным путём, чем у животных.

Этапы развития физиологии растений как науки. Физиология растений возникла и развивалась первоначально как составная часть ботаники, занимающаяся преимущественно проблемой почвенного питания растений. Первые попытки экспериментально решить вопрос о том, за счёт чего строят свои ткани растения, сделал голландский естествоиспытатель Ян ван Гельмонт (1629). Выращивая в течение 5 лет ивовую ветвь в горшке со взвешенной почвой, он установил, что за время опыта вес ветви увеличился в 30 раз, тогда как вес почвы почти не изменился. Гельмонт пришёл к заключению, что основной источник питания растения не почва, а вода. Несмотря на ошибочность такого вывода, этот опыт имел большое значение, т.к. при изучении растений впервые был применен количественный метод – взвешивание. В конце 17 в. было установлено наличие у растений пола. В 1727 англичанин С. Гейлс обнаружил передвижение веществ и воды по тканям растения. Важнейшую роль в последующем развитии физиологии растений и всего естествознания в целом сыграло открытие англ. химика Джозефа Пристли, который установил, что зелёные растения в ходе своей жизнедеятельности изменяют состав воздуха, возвращают ему способность поддерживать горение и сохранять жизнь животных (1771). Это явление получило в дальнейшем название фотосинтеза. Впервые идею о воздушном питании растений высказал в 1753 М. В. Ломоносов, который отметил, что тучные деревья, растущие на бедном питательном веществами песке, не могут получить через корни необходимого количества питательных веществ, и сделал вывод, что растения получают питание через листья из воздуха. Работы голландского естествоиспытателя Я. Ингенхауза (1779) и особенно швейцарских учёных Ж. Сенебье и Н. Т. Соссюра (конца 18 – начала 19 вв.), а позднее нем. учёного Ю. Р. Майера, французского агрохимика Ж. Б. Буссенго (1868) и др. позволили расшифровать отдельные стороны фотосинтеза как процесса усвоения углекислого газа и воды, происходящего с выделением кислорода при обязательном участии света. Большое влияние на развитие физиологии растений оказали работы французского. учёного А. Лавуазье по химии горения и окисления (1774–84). В начале 19 в. были отмечены ростовые движения у растений – тропизмы, которые позднее детально исследовал Ч.Дарвин. Особенно бурно развивались работы в области почвенного питания растения. Немецуий учёный А. Тэер сформулировал гумусовую теорию (1810–19), в которой решающую роль в питании растений отводил органическому веществу почвы. В 40-х гг. 19 в. на смену гумусовой теории питания растений пришла минеральная теория немецкого химика Ю. Либиха, в которой подчёркивалась роль минеральных элементов почвы в корневом питании растений. Работы Либиха содействовали развитию физиологических исследований и внедрению минеральных удобрений в с.-х. практику. Ж. Буссенго использовал разработанный им вегетационный метод для изучения закономерностей поступления азота и других минеральных элементов в растение. Буссенго и немецкий учёный Г. Гельригель выявили специфические особенности бобовых растений как азотфиксаторов, а русский ботаник М. С. Воронин в 1866 доказал, что клубеньки, образующиеся на корнях этих растений, имеют бактериальную природу. Большую роль в развитии физиологии растений в 19 в. сыграли нем. учёные Ю. Сакс, В. Пфеффер, австрийские ботаники Ю. Визнер, Х. Молиш, чешские учёные Б. Немец и Ю. Стокласа, исследователи ряда других стран. Вторая половина 19 в. ознаменовалась важными исследованиями К. А. Тимирязева о роли хлорофилла в процессе фотосинтеза. Доказав приложимость к фотосинтезу растений закона сохранении энергии, Тимирязев обосновал и развил представления о космической роли зелёных растений, которые, осуществляя уникальную функцию фотосинтеза, связывают жизнь на Земле с энергией Солнца.

Большой вклад в развитие физиологии растений и, в частности, учения о фотосинтезе, внесли советские ботаники – А. А. Рихтер, открывший явление адаптивных изменений качественного состава пигментов фотосинтеза, Е. Ф. Вотчал, детально изучивший взаимосвязь фотосинтеза с водообменом растений, Ф. Н. Крашенинников,который, используя методы калориметрии, первый доказал, что наряду с углеводами при фотосинтезе образуются соединения др. химической природы. Е. Ф. Вотчал был одним из основоположников украинской школы физиологов растений, к которой принадлежали В. Р. Заленский, раскрывший роль сосущей силы как решающего регулятора водного баланса растения, В. В. Колкунов, установивший взаимосвязь между анатомическим строением свекловичного корня и его сахаристостью, В. Н. Любименко, доказавший, что хлорофилл в хлоропластах находится не в свободном состоянии, а связан с белками.

Во 2-й половине 19 в. и начале 20 в. были сделаны основополагающие открытия в области изучения обмена веществ и энергии в растительных организмах. С этого времени связь физиологии и биохимии растений становится особенно тесной. Впервые термин «обмен веществ» применительно к растениям ввёл русский ботаник А. С. Фаминцын (1883). С конца 19 в. начались интенсивные исследования природы механизмов дыхания – процессов окисления органических веществ, осуществляющихся в биологических условиях без использования внешних источников энергии. Русский биохимик А. Н. Бах в 1896–97 создал перекисную теорию биологического окисления, являющуюся фундаментом современной теории радикалов. Перекисная теория послужила толчком к интенсивному изучению химизма и энзимологии дыхания. В. И. Палладин (1912) обосновал представления о биологическом окислении, в основе которого лежит дегидрирование, как об одном из основных этапов дыхания, что в дальнейшем получило развитие в работах немецкого учёного Г. Виланда. Существенный вклад в изучение дыхания и др. процессов внёс С. П. Костычев. Немецкий биохимик О. Варбург открыл роль железа как структурного элемента ферментов, связанных с биологическим окислением. Вскоре после этого английский учёный Д. Кейлин открыл цитохромы – важнейшую группу соединений, участвующих в транспорте электронов как в фотосинтезе, так и в дыхании. Сов. физиолог В. О. Таусон первым начал исследовать энергетические параметры дыхания.

Детальным изучением процессов обмена азотистых веществ в растении, результаты которого привели к коренным изменениям в практике применения азотсодержащих удобрений, наука обязана советскому агрохимику Д. Н. Прянишникову. Большое значение имели работы Прянишникова и его школы в области фосфорного и калийного питания растений, известкования почв и во многих др. областях физиологии минерального питания. Важную роль сыграли работы его учеников. Г. Г. Петров детально изучил процессы метаболизма азота в растении в зависимости от условий освещения, И. С. Шулов создал ряд вариантов вегетационного метода (метод текучих растворов, стерильных культур и др.), с помощью которых он доказал способность корней растений ассимилировать органические соединения, в том числе и некоторые белковые соединения, Ф. В. Чириков исследовал физиологические особенности с.-х. растений, различающихся по способности усваивать труднорастворимые формы фосфатов почвы. В области водообмена и засухоустойчивости растений фундаментальные работы принадлежат Н. А. Максимову. На основе работ в области физиологии микроорганизмов, среди которых особое место принадлежит открытию С. Н. Виноградским хемосинтеза (1887), стали всё более четко вырисовываться закономерности круговорота отдельных элементов в природе, выявляться роль в этом процессе растений и их симбиотических взаимоотношений с микрофлорой почвы.

К числу принципиально важных достижений современной физиологии растений относится расшифровка тонких механизмов, регулирующему влиянию которых подчинён энергетический обмен зелёного растения. Т. о. выяснено, что фотосинтез и дыхание представляют собой две стороны единого процесса обмена веществ и энергии.

Установлена роль биохимических процессов дыхания как источника промежуточных продуктов, используемых клеткой для синтеза основных структурных и физиологически активных компонентов протоплазмы. По своему значению дыхание в определённых условиях аналогично фотосинтезу, т.к. в отсутствие фотосинтеза растения могут усваивать питательные вещества только в результате окислительно-восстановительных превращений, осуществляемых при дыхании. Достигнуты успехи в раскрытии природы физико-химических и биохимических процессов, участвующих в поглощении световой энергии, преобразовании этой энергии в химическую и её запасании в форме богатых энергией, так называемых макроэргических соединений, выполняющих роль биологического «горючего». Большую роль в изучении этих проблем физиологии растений сыграли работы ряда советских и зарубежных учёных – немецких О. Варбурга, Г. Виланда, английского Д. Кейлина, шведского Х. Теорелля, английского Х. А. Кребса, венгерского А. Сент-Дьёрдьи, советскиого Я. О. Парнаса, Д. М. Михлина, фьериканского М. Гиббса и др. Принципиально важные успехи достигнуты при изучении строения и физико-химических свойств и путей биосинтеза фотосинтетических пигментов, их метаболизма и механизмов осуществляемых ими функций. Достижения в области изучения пигментов выразились в открытии нескольких видов фотофосфорилирования (циклическое, нециклическое, псевдоциклическое, амер. учёный Д. И. Арнон и др.), расшифровке механизмов первичных этапов поглощения кванта света (советские ученые А. Н. Теренин, американские Б. Чанс, Л. Н. М. Дьюйзенс), выяснении путей биосинтеза хлорофиллов (сов. исследователь Т. Н. Годнев, амереканский– Е. Рабинович и др.), раскрытии биохимических механизмов и путей темновой стадии фотосинтеза (амереканским учёный М. Калвин, австралийским М. Д. Хетч. С. Р. Слэк, советским Ю. С. Карпилов). Теоретическое значение этих исследований состоит в утверждении принципа альтернативности, взаимозаменяемости, который лежит в основе организации всех физиологических функций и регуляторных систем растительного организма. Соотношение циклического, нециклического или псевдоциклического путей фотофосфорилирования в онтогенезе зависит от внешних условий (например, освещения) и т.д. Установлено существование одно-, двух- и, возможно, даже трёхквантового механизмов фотосинтеза. Наряду с эволюционно наиболее древним анаэробным путём окислительного энергообмена (гликолиз) существуют пути аэробного окисления (цикл трикарбоновых кислот, глиоксилатный цикл, пентозофосфатный цикл). Соотношение между ними также непостоянно и зависит от вида растения и условий его развития (парциальное давление О2 в атмосфере, температура, свет). Важное событие в современной Физиология растений – открытие новой специфической функции энергообмена зелёного растения – фотодыхания, т. е. индуцируемого светом поглощения зелёной клеткой кислорода, сопровождающегося выделением CO_2. С фотодыханием, по- видимому, в значительной мере связана эффективность использования растением света, чистая продуктивность фотосинтеза и общая продуктивность растения.

Изучение индивидуального развития растительного организма (его онтогенеза) и природы регулирующих его факторов показало, что наряду с условиями внешней среды мощное влияние на развитие растения оказывают содержащиеся в его тканях фитогормоны – ауксины, гиббереллины, цитокинины. Открытие этих веществ дало толчок изучению с новых позиций ростовых процессов, перехода растения от вегетативной к генеративной фазе развития. Выявлена важнейшая роль в регуляции общего хода развитиярастений, выполняемая корневыми системами, в тканях которых осуществляется синтез гиббереллинов и цитокининов. Наряду со стимуляторами в растениях обнаружены соединения, тормозящие рост и развитие. Так, процессы прорастания семян, покой зимующих почек и т.п. регулирует ингибитор абсцизовая кислота.

Выявлено также, что ряд физиологических процессов регулируется фитохромом (например, прорастание семян, удлинение и разгибание гипокотиля, образование листовых зачатков, дифференцировка первичных листьев, элементов ксилемы, устьиц и

т.д.). Доказана индукция фитохромом биосинтеза ферментов, участвующих в образовании хлорофилла, формировании хлоропласта и фотосинтетического аппарата в целом. Обнаружены также др. вещества – компоненты группы фитохромов, по-видимому, регулирующие реакции фототропизма, фотопериодизма и некоторые др. Работы в этой области физиологии растений открывают принципиально новые стороны, характеризующие общерегуляторную роль света в жизнедеятельности растения

Строение и физиологическая роль основных компонентов растительнойклетки.

Клетки, образующие ткани животных и растений, значительно различаются по форме, размерам и внутреннему строению. Однако все они обнаруживают сходство в главных чертах процессов жизнедеятельности, обмена веществ, в раздражимости, росте, развитии, способности к изменчивости.

Клетки всех типов содержат два основных компонента, тесно связанных между собой, - цитоплазму и ядро. Ядро отделено от цитоплазмы пористой мембраной и содержит ядерный сок, хроматин и ядрышко. Полужидкая цитоплазма заполняет всю клетку и пронизана многочисленными канальцами. Снаружи она покрыта цитоплазматической мембраной. В ней имеются специализированные структуры- органоиды, присутствующие в клетке постоянно, и временные образования - включения. Мембранные органоиды: наружная цитоплазматическая мембрана (НЦМ), эндоплазматическая сеть (ЭПС), аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии и пластиды. В основе строения всех мембранных органоидов лежит биологическая мембрана. Все мембраны имеют принципиально единый план строения и состоят из двойного слоя фосфолипидов, в который с различных сторон ива разную глубину погружены белковые молекулы. Мембраны органоидов отличаются друг от друга лишь наборами входящих в них белков.

Цитоплазматическая мембрана. У всех клеток растений клеточная мембрана трехслойна: наружный и внутренний слои состоят из молекул белков, средний - из молекул липидов. Она ограничивает цитоплазму от внешней среды, окружает все органоиды клетки и представляет собой универсальную биологическую структуру. В некоторых клетках наружная оболочка образована несколькими мембранами, плотно прилегающими друг к другу. В таких случаях клеточная оболочка становится плотной и упругой и позволяет сохранить форму клетки, как, например, у эвглены и инфузории туфельки. У большинства растительных клеток, помимо мембраны, снаружи имеется еще толстая целлюлозная оболочка - клеточная стенка. Она хорошо различима в обычном световом микроскопе и выполняет опорную функцию за счет жесткого наружного слоя, придающего клеткам четкую форму.

На поверхности клеток мембрана образует удлиненные выросты - микроворсинки, складки, впячивания и выпячивания, что во много раз увеличивает всасывающую или выделительную поверхность. С помощью мембранных выростов клетки соединяются друг с другом в тканях и органах многоклеточных организмов, на складках мембран располагаются разнообразные ферменты, участвующие в обмене веществ. Отграничивая клетку от окружающей среды, мембрана регулирует направление диффузии веществ и одновременно осуществляет активный перенос их внутрь клетки (накопление) или наружу (выделение). За счет этих свойств мембраны концентрация ионов калия, кальция, магния, фосфора в цитоплазме выше, а концентрация натрия и хлора ниже, чем в окружающей среде. Через поры наружной мембраны из внешней среды внутрь клетки проникают ионы, вода и мелкие молекулы других веществ. Проникновение в клетку относительно крупных твердых частиц осуществляется путем фагоцитоза (от греч. "фаго" - пожираю, "питое" - клетка). При этом наружная мембрана в месте контакта с частицей прогибается внутрь клетки, увлекая частицу в глубь цитоплазмы, где она подвергается ферментативному расщеплению. Аналогичным путем в клетку попадают и капли жидких веществ; их

поглощение называется пиноцитозом (от греч. "пино" - пью, "цитос" - клетка). Наружная клеточная мембрана выполняет и другие важные биологические функции.

Цитоплазма на 85 % состоит из воды, на 10 % - из белков, остальной объем приходится на долю липидов, углеводов, нуклеиновых кислот и минеральных соединений; все эти вещества образуют коллоидный раствор, близкий по консистенции глицерину. Коллоидное вещество клетки в зависимости от ее физиологического состояния и характера воздействия внешней среды имеет свойства и жидкости, и упругого, более плотного тела. Цитоплазма пронизана каналами различной формы и величины, которые получили название эндоплазматической сети. Их стенки представляют собой мембраны, тесно контактирующие со всеми органоидами клетки и составляющие вместе с ними единую функционально-структурную систему для осуществления обмена веществ и энергии и перемещения веществ внутри клетки.

В стенках канальцев располагаются мельчайшие зернышки-гранулы, называемые рибосомами. Такая сеть канальцев называется гранулярной. Рибосомы могут располагаться на поверхности канальцев разрозненно или образуют комплексы из пяти- семи и более рибосом, называемые полисомами. Другие канальцы гранул не содержат, они составляют гладкую эндоплазматическую сеть. На стенках располагаются ферменты, участвующие в синтезе жиров и углеводов.

Внутренняя полость канальцев заполнена продуктами жизнедеятельности клетки. Внутриклеточные канальцы, образуя сложную ветвящуюся систему, регулируют перемещение и концентрацию веществ, разделяют различные молекулы органических веществ и этапы их, синтеза. На внутренней и внешней поверхности мембран, богатых ферментами, осуществляется синтез белков, жиров и углеводов, которые либо используются в обмене веществ, либо накапливаются в цитоплазме в качестве включений,либо выводятся наружу.

Рибосомы встречаются во всех типах клеток - от бактерий до клеток многоклеточных организмов. Это округлые тельца, состоящие из рибонуклеиновой кислоты (РНК) и белков почти в равном соотношении. В их состав непременно входит магний, присутствие которого поддерживает структуру рибосом. Рибосомы могут быть связаны с мембранами эндоплазматической сети, с наружной клеточной мембраной или свободно лежать в цитоплазме. В них осуществляется синтез белков. Рибосомы кроме цитоплазмы встречаются в ядре клетки. Они образуются в ядрышке и затем поступают в цитоплазму.

Комплекс Гольджи в растительных клетках имеет вид отдельных телец, окруженных мембранами. В мембранные трубки комплекса Гольджи из канальцев эндоплазматической сети поступают продукты секреции клетки, где они химически перестраиваются, уплотняются, а затем переходят в цитоплазму и либо используются самой клеткой, либо выводятся из нее. В цистернах комплекса Гольджи происходит синтез полисахаридов и их объединение с белками, в результате чего образуются гликопротеиды.

Митохондрии - небольшие тельца палочковидной формы, ограниченные двумя мембранами. От внутренней мембраны митохондрии отходят многочисленные складки - кристы, на их стенках располагаются разнообразные ферменты, с помощью которых осуществляется синтез высокоэнергетического вещества - аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). В зависимости от активности клетки и внешних воздействий митохондрии могут перемещаться, изменять свои размеры, форму. В митохондриях найдены рибосомы, фосфолипиды, РНК и ДНК. С присутствием ДНК в митохондриях связывают способность этих органоидов к размножению путем образования перетяжки или почкованием в период деления клетки, а также синтез части митохондриальных белков.

Лизосомы - мелкие овальные образования, ограниченные мембраной и рассеянные по всей цитоплазме. Встречаются во всех клетках животных и растений. Они возникают в

расширениях эндоплазматической сети и в комплексе Гольджи, здесь заполняются гидролитическими ферментами, а затем обособляются и поступают в цитоплазму. В обычных" условиях лизосомы переваривают частицы, попадающие в клетку путем фагоцитоза, и органоиды отмирающих клеток. Продукты лизиса выводятся через мембрану лизосомы в цитоплазму, где они включаются в состав новых молекул. При разрыве лизосомной мембраны ферменты поступают в цитоплазму и переваривают ее содержимое, вызывая гибель клетки.

Пластиды есть только в растительных клетках и встречаются, у большинства зеленых растений. В пластидах синтезируются и накапливаются органические вещества. Различают пластиды трех видов: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты - зеленые пластиды, содержащие зеленый пигмент хлорофилл. Они находятся в листьях, молодых стеблях, незрелых плодах. Хлоропласты окружены двойной мембраной. У высших растений внутренняя часть хлоропластов заполнена полужидким веществом, в котором параллельно друг другу уложены пластинки. Парные мембраны пластинок, сливаясь, образуют стопки, содержащие хлорофилл. В каждой стопке хлоропластов высших растений чередуются слои молекул белка и молекул липидов, а между ними располагаются молекулы хлорофилла. Такая слоистая структура обеспечивает максимум свободных поверхностей и облегчает захват и перенос энергии в процессе фотосинтеза. Хромопласты - пластиды, в которых содержатся растительные пигменты (красный или бурый, желтый, оранжевый). Они сосредоточены в цитоплазме клеток цветков, стеблей, плодов, листьев растений и придают им соответствующую окраску. Хромопласты образуются из лейкопластов или хлоропластов в результате накопления пигментов каротиноидов. Лейкопласты-бесцветные пластиды, располагающиеся в неокрашенных частях растений: в стеблях, корнях, луковицах и др. В лейкопластах одних клеток накапливаются зерна крахмала, в лейкопластах других клеток

- масла, белки.

Все пластиды возникают из своих предшественников - пропластид. В них выявлена ДНК, которая контролирует размножение этих органоидов.

Клеточный центр, или центросома, играет важную роль при делении, клетки и состоит из двух центриолей. Он встречается у всех клеток животных и растений, кроме цветковых, низших грибов и некоторых, простейших. Центриоли в делящихся клетках принимают участие в формировании веретена деления и располагаются на его полюсах. В делящейся клетке первым делится клеточный центр, одновременно образуется ахроматиновое веретено, ориентирующее хромосомы при расхождении их к полюсам. В дочерние клетки отходит по одной центриоле.

Включения -временные элементы, возникающие в клетке на определенной стадии ее жизнедеятельности в результате синтетической функции. Они либо используются, либо выводятся из клетки. Включениями являются также запасные питательные вещества: в растительных клетках-крахмал, капельки жира, белки, эфирные масла, многие органические кислоты, соли органических и неорганических кислот. Некоторые включения накапливаются в клетках как отбросы - в виде кристаллов, пигментов и др.

Вакуоли - это полости, ограниченные мембраной; хорошо выражены в клетках растений и имеются у простейших. Возникают в разных участках расширений эндоплазматической сети. И постепенно отделяются от нее. Вакуоли поддерживают тургорное давление, в них сосредоточен клеточный или вакуолярный сок, молекулы которого определяют его осмотическую концентрацию. Считается, что первоначальные продукты синтеза - растворимые углеводы, белки, пектины и др. - накапливаются в цистернах эндоплазматической сети. Эти скопления и представляют собой зачатки будущих вакуолей.

Ядро клетки играет основную роль в ее жизнедеятельности, с его удалением клетка прекращает свои функции и гибнет. Ядро окружено двойной мембраной, пронизанной порами, посредством которых оно тесно связано с каналами эндоплазматической сети и

цитоплазмой. Внутри ядра находится хроматин - спирализованные участки хромосом. В период деления клетки они превращаются в палочковидные структуры, хорошо различимые в световой микроскоп. Хромосомы - это сложный комплекс белков с ДНК, называемый нуклеопротеидом.Функции ядра состоят в регуляции всех жизненных отправлений клетки, которую оно осуществляет при помощи ДНК и РНК-материальных носителей наследственной информации. В ходе подготовки к делению клетки ДНК удваивается, в процессе митоза хромосомы расходятся и передаются дочерним клеткам, обеспечивая преемственность наследственной информации у каждого вида организмов.

Кариоплазма - жидкая фаза ядра, в которой в растворенном виде находятся продукты жизнедеятельности ядерных структур

Ядрышко - обособленная, наиболее плотная часть ядра. В состав ядрышка входят сложные белки и РНК, свободные или связанные фосфаты калия, магния, кальция, железа, цинка, а также рибосомы. Ядрышко исчезает перед началом деления клетки и вновь формируется в последней фазе деления.

Таким образом, клетка обладает тонкой и весьма сложной организацией. Обширная сеть цитоплазматических мембран и мембранный принцип строения органоидов позволяют разграничить множество одновременно протекающих в клетке химических реакций. Каждое из внутриклеточных образований имеет свою структуру и специфическую функцию, но только при их взаимодействии возможна гармоничная жизнедеятельность клетки. На основе такого взаимодействия вещества из окружающей среды поступают в клетку, а отработанные продукты выводятся из нее во внешнюю среду - так совершается обмен веществ. Совершенство структурной организации клетки могло возникнуть только в результате длительной биологической эволюции, в процессе которой выполняемые ею функции постепенно усложнялись.

Простейшие одноклеточные формы представляют собой и клетку, и организм со всеми его жизненными проявлениями. В многоклеточных организмах клетки образуют однородные группы - ткани. В свою очередь ткани формируют органы, системы, и их функции определяются общей жизнедеятельностью целостного организма

Функции белков, нуклеиновых кислот, липидов, углеводов.

Средний химический состав цитоплазмы и органелл растительной клетки:

Часть клетки	Белки	Липиды	Нуклеиновые кислоты
Цитоплазма в целом	60-70	15-20	5
Ядро	70	8	20
Хлоропласты	60-70	20-25	1-3
Митохондрии	55-60	25-35	1-3

Липиды, их химическая природа и функции.

Жиры и жироподобные вещества, объединенные под общим названием липиды, — один из главных компонентов клеток животных, растений и микроорганизмов. Липиды играют важную роль в протопласте; они участвуют в адсорбционных процессах и регулировании проницаемости цитоплазмы для веществ, поступающих в клетку. Только в присутствии липидов и некоторых других веществ (даже в самых незначительных количе-ствах по сравнению с белками) возможно поддержание структуры протопласта, необходимой для жизни клетки.

Липиды растворяются в различных органических растворителях: эфире, бензоле, хлороформе. Характерная особенность этих растворителей — высокое содержание в них гидрофобных радикалов и группировок.

К липидам высших растений относятся нейтральные липиды, или триглицериды, воска, глицерофосфатидилгликолипиды. Если в молекуле глицерина все три гидроксильные группы этерифицированы жирными кислотами, то такие соединения называются триглицеридами (триацилглицеринами). При воздействии щелочи или фермента липазы триглицерид расщепляется на глицерин и жирные кислоты. К важнейшим и широко распространенным жирным кислотам, которые входят в составтриглицеридов, относятся следующие.

Насыщенные жирные кислоты: пальмитиновая CH_3-$(CH2)_{14}$-COOH; стеариноваяCH3— $(CH_2)_{16}$—COOH; арахиновая CHз— $(CH_2)_{18}$—COOH; бегеневая CH_3— $(CH_2)_{20}$—COOH.

Ненасыщенные жирные кислоты: олеиновая CH_3— $(CH_2)_7$—CH = CH— $(CH_2)_7$—COOH; линолевая CH_3—(CH_2)4-CH=CH-CH_2—CH=CH—$(CH_2)_7$—COOH; линоленовая — CH_3CH_2CH = $CHCH_2CH$ = $CHCH_2CH$ = $CH(CH_2)_7$—COOH.

Наиболее часто в растениях встречаются олеиновая и линолевая кислоты, в специализированной системе клетки, в хлоропластах преобладает линолевая кислота.

Триглицериды, состоящие в основном из насыщенных жирных кислот (например, стеариновой и пальмитиновой) и имеющие при комнатной температуре твердую консистенцию, называют жирами. Триглицериды, состоящие из ненасыщенных жирных кислот (олеиновой, линолевой и линоленовой), при комнатной температуре — жидкие, их называют маслами.

Растительные жиры богаты ненасыщенными жирными кислотами, т. е. кислотами, имеющими двойные связи, поэтому при обычной температуре они жидкие. Жиры животного происхождения при обычной температуре твердые, потому что содержат главным образом насыщенные жирные кислоты (пальмитиновую, стеариновую), не имеющие двойных связей. Жидкие растительные масла превращают в твердые путем гидрогенизации, которая заключается в присоединении водорода по месту двойных связей непредельных жирных кислот. Гидрогенизацию проводят с помощью специальных катализаторов. При действии кислот и щелочей на жиры происходит расщепление сложноэфирной связи – так называемое омыление жира, сопровождающееся образованием свободного глицерина и жирных кислот или же их солей, называемых мылами.

При длительном хранении жиры приобретают неприятный вкус и запах – прогоркают. Прогоркание жиров может вызываться чисто химическими реакциями связанными с действием света, воздуха и воды. Иногда прогоркание жиров зависит от жизнедеятельности микроорганизмов. Жирам свойственна такое свойство как гидрофобность и нерастворимость в воде. Это обусловлено наличием в их молекулах большого количества неполярных углеводородных радикалов

Жиры являются запасными веществами, которые накапливаются в очень больших количествах в семенах и плодах многих растений, используемых для полученияростительных жиров (масел).

Жиры являются сложными эфирами трехатомных спиртов глицерина и высших карбоновых кислот. Высокомолекулярные жирные кислоты представляют собой длинные углеводородные цепочки с насыщенными (т.е. не содержат двойных связей) или ненасыщенными связями (т.е. содержат двойные связи). От степени насыщенности жирных кислот зависит консистенция жира: чем больше степень ненасыщенности, тем более жидким при нормальных условиях является жир (масло). Свойства жиров определяются качественным составом жирных кислот, их количественным соотношением, процентным содержанием свободных, не связанных с глицеринов жирных кислот, соотношением различных глицеридов и т.п.

Масла некоторых растений содержат значительное количество неспецифических жирных кислот, характерных для данного вида растений. Так, масла растений из семейства Капустные – горчица- включают от 42% до 55% ненасыщенной эруковой кислоты.

Жиры (масла) отличаются высокой калорийностью, это и определяет их основную функцию – запасную. Главное место их локализации – семена. У жиров существует такая полезная особенность: при окислении высвобождается больше воды, чем при окислении других запасных веществ (так называется метаболическая вода).

Углеводы. Углево́ды (сахариды) — общее название обширного класса природных органических соединений. Название происходит от слов «уголь» и «вода». Причиной этого является то, что первые из известных науке углеводов описывались брутто- формулой Cx(H2O)y, формально являясь соединениями углерода и воды.С точки зрения химии углеводы являются органическими веществами, содержащими неразветвленную цепь из нескольких атомов углерода, карбонильную группу, а также несколько гидроксильных групп. По способности к гидролизу на мономеры углеводы делятся на две группы: простые (моносахариды) и сложные (олигосахариды и полисахариды). Сложные углеводы, в отличие от простых, способны гидролизоваться с образованием простых углеводов, мономеров. Простые углеводы легко растворяются в воде и синтезируются в зелёных растениях. Биологическое значение углеводов:

-Углеводы выполняют структурную функцию, то есть участвуют в построении различных клеточных структур (например, клеточных стенок растений).

-Углеводы выполняют защитную роль у растений (клеточные стенки, состоящие из клеточных стенок мертвых клеток защитные образования — шипы, колючки и др.).

-Углеводы выполняют пластическую функцию — хранятся в виде запаса питательных веществ, а также входят в состав сложных молекул (например, пентозы(рибоза и дезоксирибоза) участвуют в построении АТФ, ДНК и РНК.

-Углеводы выполняют рецепторную функцию — многие олигосахариды входят в состав воспринимающей части клеточных рецепторов или молекул-лигандов

Белки. Практически все белки построены из 20 аминокислот, принадлежащих к L- ряду, и одинаковых практически у всех организмов. Аминокислоты в белках соединены между собой пептидной связью -CO-NH-, которая образуется карбоксильной и а- аминогруппой соседних аминокислотных остатков: две аминокислоты образуют дипептид, в котором остаются свободными концевые карбоксильная (-COOH) и аминогруппа (H_2N-), к которым могут присоединяться новые аминокислоты, образуя полипептидную цепь.

Участок цепи, на котором находится концевая H_2N-группа, называют N-концевым, а противоположный ему - С-концевым. Огромное разнообразие белков определяется последовательностью расположения и количеством входящих в них аминокислотных остатков. Хотя четкого разграничения не существует, короткие цепи принято называть пептидами или олигопептидами (от олиго...), а под полипептидами (белками) понимают обычно цепи, состоящие из 50 и более аминокислот. Наиболее часто встречаются белки, включающие 100-400 аминокислотных остатков, но известны и такие, молекула которых образована 1000 и более остатками. Белки могут состоять из нескольких полипептидных цепей. В таких белках каждая полипептидная цепь носит название субъединицы.

Пространственная структура белков. Полипептидная цепь способна самопроизвольно формировать и удерживать особую пространственную структуру. Исходя из формы белковых молекул белки делят на фибриллярные и глобулярные. В глобулярных белках одна или несколько полипептидных цепей свернуты в компактную структуру сферической формы, или глобулу. Обычно эти белки хорошо растворимы в воде. К их числу относятся почти все ферменты, транспортные белки крови и многие запасные белки. Фибриллярные белки представляют собой нитевидные молекулы,скрепленные друг с другом поперечными связями и образующие длинные волокна или слоистые структуры. Они обладают высокой механической прочностью, нерастворимы в воде и выполняют главным образом структурные и защитные функции.

Порядок расположения ковалентно связанных аминокислот в полипептидной цепи называют аминокислотной последовательностью, или первичной структурой белков.

Первичная структура каждого белка, кодируемая соответствующим геном, постоянна и несет в себе всю информацию, необходимую для формирования структур более высокого уровня. Потенциально возможное число белков, которые могут образоваться из 20 аминокислот, практически не ограничено.

В результате взаимодействия боковых групп аминокислотных остатков отдельные относительно небольшие участки полипептидной цепи принимают ту или иную конформацию (тип укладки), известную как вторичная структура белков. Наиболее характерными элементами ее являются периодически повторяющиеся а-спираль и b- структура. Вторичная структура весьма стабильна. Так как она в значительной мере определяется аминокислотной последовательностью соответствующего участка белка, становится возможным ее предсказание с определенной степенью вероятности. Термин «а

-спираль» был введен американским биохимиком Л. Полингом, описавшим укладку полипептидной цепи в белке а -кератине в виде правосторонней спирали (а -спираль можно сравнить со шнуром от телефонной трубки). На каждый виток такой спирали в белке приходится 3,6 аминокислотных остатков. Это означает, что группа - С= О одной пептидной связи образует водородную связь с группой —NH другой пептидной связи, отстоящей от первой на четыре аминокислотных остатка. В среднем каждый а - спиральный участок включает до 15 аминокислот, что соответствует 3-4 оборотам спирали. Но в каждом отдельном белке длина спирали может сильно отличаться от этой величины. В поперечном сечении а -спираль имеет вид диска, от которого наружу направлены боковые цепи аминокислот. b-структура, или b - складчатый слой, может быть образована несколькими участками полипептидной цепи. Эти участки растянуты и уложены параллельно друг другу, связываясь между собой водородными связями, которые возникают между пептидными связями. Они могут быть ориентированы в одном и том же или в противоположных направлениях (направление движения вдоль полипептидной цепи принято считать от N-конца к С-концу). В первом случае складчатый слой называют параллельным, во втором - антипараллельным. Последний образуется,когда пептидная цепь делает резкий поворот вспять, образуя изгиб (b -изгиб). Боковые цепи аминокислот ориентированы перпендикулярно плоскости b -слоя.

Третичной структурой называют пространственное строение глобулярных белков. Но часто это понятие относят к характерному для каждого конкретного белка способу сворачивания полипептидной цепи в пространстве. Третичная структура формируется полипептидной цепью белка самопроизвольно, по-видимому, по определенному пути (путям) свертывания с предварительным образованием элементов вторичной структуры. Если стабильность вторичной структуры обусловлена водородными связями, то третичная структура фиксируется разнообразной системой нековалентных взаимодействий: водородными, ионными, межмолекулярными взаимодействиями, а также гидрофобными контактами между боковыми цепями неполярных аминокислотных остатков. В некоторых белках третичная структура дополнительно стабилизируется за счет образования дисульфидных связей (-S-S-связей) между остатками цистеина. Как правило, внутри белковой глобулы расположены боковые цепи гидрофобных аминокислот, собранные в ядро (их перенос внутрь глобулы белка выгоден термодинамически), а на периферии находятся гидрофильные остатки и часть гидрофобных. Белковую глобулу окружает несколько сотен молекул гидратной воды, необходимой для стабильности молекулы белка и нередко участвующей в его функционировании. Третичная структура подвижна, отдельные ее участки могут смещаться, что приводит к конформационным переходам, которые играют значительную роль во взаимодействии белка с другими молекулами. Третичная структура является основой функциональных свойств белка. Она определяет образование в белке ансамблей функциональных групп — активных центров и зон связывания, придает им необходимую геометрию, позволяет создать внутреннюю среду, являющуюся предпосылкой протекания многих реакций, обеспечивает взаимодействие с другими белками.

Третичная структура белков однозначно соответствует его первичной структуре; вероятно, существует еще нерасшифрованный стереохимический код, определяющий характер свертывания белка. Однако один и тот же способ укладки в пространстве обычно соответствует не единственной первичной структуре, а целому семейству структур, в которых совпадать может лишь небольшая доля (до 20-30%) аминокислотных остатков, но при этом в определенных местах цепи сходство аминокислотных остатков сохраняется. Результатом является образование обширных семейств белков, характеризующихся близкой третичной и более или менее сходной первичной структурой и, как правило, общностью функции. Нередко, особенно в крупных белках, сворачивание полипептидной цепи проходит через формирование отдельными участками цепи более или менее автономных элементов пространственной структуры — доменов, которые могут обладать функциональной автономией, будучи ответственными за ту или иную биологическую активность белка. Так, N-концевые домены белков системы свертывания крови обеспечивают их присоединение к клеточной мембране.

Существует много белков, молекулы которых представляют собой ансамбль изглобул (субъединиц), удерживаемых вместе за счет гидрофобных взаимодействий,водородных или ионных связей. Такие комплексы называют олигомерными, мультимерными или субъединичными белками. Укладку субъединиц в функциональноактивном белковом комплексе называют четвертичной структурой белка. Некоторыебелки способны образовывать структуры более высоких порядков, например, полиферментные комплексы, протяженные структуры (белки оболочек бактериофагов), надмолекулярные комплексы, функционирующие как единое целое (например, рибосомыили компоненты дыхательной цепи митохондрий). Четвертичная структура позволяетсоздать молекулы необычной геометрии. Так, у ферритина, образованного 24 субъединицами, имеется внутренняя полость, благодаря которой белку удается связать до3000 ионов железа. Кроме того, четвертичная структура позволяет в одной молекулевыполнять несколько различных функций. В триптофансинтетазе совмещены ферменты,ответственные за несколько последовательных стадий синтеза аминокислоты триптофана.

Сравнительно слабые связи, ответственные за стабилизацию вторичной, третичной и четвертичной структур белка, легко разрушаются, что сопровождается потерей его биологической активности. Разрушение исходной (нативной) структуры белка, называемое денатурацией, происходит в присутствии кислот и оснований, при нагревании, изменении ионной силы и других воздействиях. Как правило, денатурированные белки плохо или совсем не растворяются в воде. При непродолжительном действии и быстром устранении денатурирующих факторов возможна ренатурация белка с полным или частичным восстановлением исходной структуры и биологических свойств.

Классификация белков. Сложность строения белковых молекул, чрезвычайное разнообразие выполняемых ими функций затрудняют создание единой и четкой их классификации, хотя попытки сделать это предпринимались неоднократно, начиная с конца 19 века. Исходя из химического состава белки делят на простые и сложные (иногда их называют протеидами). Молекулы первых состоят только из аминокислот. В составе же сложных белков помимо собственно полипептидной цепи имеются небелковые компоненты, представленные углеводами (гликопротеиды), липидами (липопротеиды), нуклеиновыми кислоты (нуклеопротеиды), ионами металла (металлопротеиды), фосфатной группой (фосфопротеиды), пигментами (хромопротеиды) и т. д.

Поглощение, транспорт и выделение воды растением

Вода: структура и свойства, значение в жизни растений.

Вода является главной составной частью растений. Ее содержание неодинаково вразных органах растения (так, в листьях салата она составляет 95 %, а в сухих семенах - не

более 10 % от массы ткани) и зависит от условий внешней среды, вида и возраста растения. Для своего нормального существования растение должно содержать определенное количество воды. Два процесса – поступление и испарение воды – называютводным балансом.

Вода - это среда, в которой протекают процессы обмена веществ. Все реакции гидролиза, окислительно-восстановительные реакции идут с участием воды. Вода служит источником кислорода, выделяемого при фотосинтезе, и водорода, используемого для восстановления углекислого газа. Вода поддерживает конформацию молекул белка, устойчивость структур цитоплазмы и оболочки клеток в упругом состоянии. С изменением тургорного давления связаны некоторые движения частей растений.

Заряды в молекуле воды распределены неравномерно, так как атом кислорода воды оттягивает электроны от атомов водорода. Поэтому молекула воды представляет собой диполь: один полюс молекулы заряжен положительно, а другой отрицательно. Благодаря этому молекулы воды могут ассоциировать друг с другом, ионами и белковыми молекулами. Вода участвует в поглощении и транспорте веществ, так как является хорошим растворителем. Гидратные оболочки, окружающие ионы, ограничивают их взаимодействие.

Вода обладает высокой теплоемкостью - 1кал/град, что позволяет растению воспринимать изменения температуры окружающей среды в смягченном виде. Испарение воды растениями - транспирация служит основным средством терморегуляции у растений. Растения испаряют очень много воды. Большой расход воды связан с тем, что растения обладают значительной листовой поверхностью, необходимой для поглощения углекислого газа, содержание которого в воздухе незначительно (0,032 %).

Вода в растении состоит из фракций, различающихся по своей подвижности из-за связи с различными соединениями. 85-90 % воды приходится на более подвижную фракцию. В эту фракцию входит резервная вода, заполняющая вакуоли и другие компартменты клетки. Она осмотически связана с сахарами, органическими кислотами, минеральными солями и другими растворенными в ней веществами. Осмотически связанной водой называют воду, образующую периферические слои гидратационных оболочек вокруг ионов и молекул. К подвижной фракции относят и интерстициальную воду, выполняющую транспортную функцию и находящуюся в клеточных стенках, межклетниках и сосудах растения.

Фракция малоподвижной воды составляет 10-15 % всей воды клетки. Этоконституционная вода, химически связанная и входящая в состав неорганических соединений, а также гидратационная вода, образующая оболочки вокруг молекул веществ. Воду, гидратирующую мицеллы, называют коллоидносвязанной. Молекулы воды располагаются вокруг мицеллы несколькими слоями. Ближайший к поверхности мицеллы слой воды очень прочно связан. За этим слоем следуют все менее прочно связанные слои, молекулы которых могут обмениваться с молекулами свободной воды. Коллоидносвязанная вода необходима для нормального функционирования клетки и ее устойчивости при попадании в неблагоприятные условия. Коллоидные мицеллы могут гидратироваться не только путем присоединения молекул воды к гидрофильным группам, расположенным на поверхности - это так называемая мицеллярная гидратация, но и путем внедрения молекул воды внутрь мицеллы и присоединения к имеющимся здесь активным гидрофильным радикалам. Такая гидратация называется пермутоидной.

По степени доступности для растения различают следующие формы почвенной влаги. Гравитационная вода заполняет промежутки между частицами почвы и хорошо доступна растениям. Однако она быстро испаряется и легко стекает в нижние горизонты почвы под влиянием силы тяжести, вследствие чего бывает в почве лишь после дождей. Капиллярная вода заполняет капилляры в почвенных частицах. Эта вода хорошо доступна для растений, она удерживается в капиллярах силами поверхностного натяжения и поэтому не только не стекает вниз, но и поднимается вверх от грунтовых вод. Пленочная

вода окружает коллоидные частицы почвы. Вода из периферических слоев гидратационных оболочек может поглощаться корнями. Гигроскопическая вода адсорбируется сухой почвой при помещении ее в атмосферу с 95 %-ной относительной влажностью. Этот тонкий слой молекул воды удерживается с такой силой, что их водный потенциал достигает -1000 бар и она недоступна для растений.

Количество почвенной воды в процентах, при котором растение впадает в устойчивое завядание, называют коэффициентом или влажностью завядания. Завядание растений разных видов может начинаться при одной и той же влажности, но промежуток времени от завядания растения до его гибели (интервал завядания) у растений может быть различным. Так, для растений бобов он составляет несколько суток, а для растений проса -несколько недель. Завядание начинается позже у растений с более отрицательным осмотическим потенциалом и меньшей скоростью транспирации.

«Мертвый запас» влаги в почве - это количество воды полностью недоступной растению. Он зависит от механического состава почвы. Чем больше глинистых частиц в почве, тем больше «мертвый запас» влаги. Количество доступной для растения воды пред, удерживаемое почвой) и «мертвым запасом».

Термодинамические основы поглощения, транспорта и выделения воды.

При температуре выше абсолютного нуля все молекулы находятся в постоянном движении. Диффузия - это процесс, ведущий к равномерному распределению молекул газов или растворенного вещества и растворителя благодаря их постоянному движению. Диффузия всегда направлена от большей концентрации вещества к меньшей. Количество вещества **J**, диффундирующего в единицу времени через воображаемое поперечное сечение, зависит от величины градиента **dc/dx** (градиент – мера изменения какого-либо параметра с расстоянием или временем) и от природы диффундирующего вещества, влияющего на коэффициент диффузии **D**. Это 1-й закон диффузии Фика, который описывается следующим уравнением:

$J = - D \cdot dc/dx$,

так как суммарный поток направлен в сторону области меньшей концентрации, в уравнении стоит знак минус.

Скорость диффузии уменьшается с увеличением ее продолжительности. Проходимое путем диффузии расстояние пропорционально не времени, как при равномерном движении, а ее квадратному корню. Это 2-й закон диффузии Фика:

$dc/dt = D \cdot dc^2/dx^2$,

где dc/dt – изменение концентрации вещества во времени.

Диффузия воды через полупроницаемую мембрану называется осмосом. Полупроницаемая мембрана - это мембрана хорошо проницаемая для воды и непроницаемая или плохо проницаемая для растворенных в воде веществ. Осмотическая ячейка - это пространство, окруженное полупроницаемой мембраной и заполненное каким-либо водным раствором. Все клеточные мембраны, в том числе плазмалемма и тонопласт, являются полупроницаемыми мембранами. Вода проходит в клетку через водные поры в плазмалемме, образованные специальными белками аквапоринами.

Внутри осмотической ячейки раствор развивает осмотическое давление π:

$\pi = i \cdot c \cdot R \cdot T$, где c – концентрация раствора в молях, T - абсолютная температура, R - газовая постоянная 0,082 л · атм/град · моль, i – изотонический коэффициент, равный 1

$+ \alpha(n-1)$, где α - степень электролитической диссоциации, n – число ионов, на которые распадается молекула электролита

Благодаря осмотическому притоку воды в клетку там возникает гидростатическое давление, называемое тургорным. Это давление прижимает цитоплазму к клеточной стенке и растягивает ее. Клеточная стенка имеет ограниченную эластичность и оказывает равное противодавление. Эластическое растяжение ткани благодаря тургорному давлению

ее клеток придает твердость не одревесневшим частям растений. Завядающие побеги становятся дряблыми, так как при потере воды тургорное давление падает. Тургорное давление противодействует притоку воды в клетку. Давление, с которым вода осмотически притекает в клетку, равно таким образом, разности между осмотическим давлением π и тургорным давлением P. Эту величину называют сосущей силой S: $S = \pi -$
P. Вода поступает в клетку из внешнего раствора, если его потенциальное осмотическое давление меньше сосущей силы клетки и, наоборот, вода выходит из клетки в раствор с более высоким потенциальным осмотическим давлением.
При термодинамической трактовке сосущая сила заменяется водным потенциалом
ψ_w. Водный потенциал можно определить как работу, необходимую для того, чтобы поднять потенциал связанной воды до потенциала чистой, то есть свободной воды. Термин водный потенциал не совсем точен. Правильнее, но менее употребителен термин разность потенциалов воды, поскольку он определяется разностью между химическими потенциалами воды в системе μ_w (например, вакуоле) и чистой воды μ_{ow} при атмосферномдавлении. Абсолютные значения μ_w и μ_{ow} неизвестны, но их разность можно определить. Она всегда отрицательна. Потенциал воды в растворе, растении, почве и атмосфере меньше 0. Потенциал чистой воды равен 0.
Можно также заменить π и P на потенциалы, а именно на осмотический потенциал
ψ_π (отрицательный) и потенциал давления ψ_p (как правило, положительный). В таком случае осмотическое уравнение превращается в уравнение потенциала воды:
$- \psi_w = - \psi_\pi - \psi_p$ (размерность бар = эрг $\cdot$ см$^{-3}$ $\cdot 10^6$)
Величину осмотического потенциала можно определить плазмолитическим методом. Плазмолиз - это процесс, обусловленный потерей воды клеткой. Он проявляется в отходе протопласта от клеточной стенки. В отдельных местах цитоплазма может в течение более или менее продолжительного времени сохранять связь с клеточной стенкой, образуя так называемые нити Гехта. Наблюдаются различные формы плазмолиза: выпуклый плазмолиз при небольшой вязкости цитоплазмы и вогнутый плазмолиз при высокой вязкости цитоплазмы (рис.). При переносе плазмолизированных тканей в гипотонический раствор или чистую воду вода поступает в клетку и происходит деплазмолиз. Количество воды в клетке увеличивается, объем вакуоли возрастает и она прижимает цитоплазму к клеточной стенке. Плазмолитический метод основан на подборе изоосмотического (изотонического) раствора, то есть имеющего осмотический потенциал равный осмотическому потенциалу клетки. Раствор, при котором начался плазмолиз, имеет осмотический потенциал примерно равный осмотическому потенциалу клетки. Зная концентрацию наружного раствора в молях, можно вычислить осмотический потенциал клетки. Иногда при сильном завядании протопласт не отстает от клеточной стенки как при плазмолизе, а сжимается и тянет ее за собой. При этом клеточная стенка прогибается. Это явление называют циторризом. Развивается натяжение или отрицательное давление стенки и потенциал тургорного давления приобретает отрицательное значение. В этом случае величина водного потенциала определяется уже не разностью, а суммой осмотического потенциала и потенциала давления: $-\psi_w = -\psi_\pi + \psi_p$.
Величина осмотического потенциала позволяет судить о способности растения поглощать воду из почвы и удерживать ее, несмотря на иссушающее действие атмосферы. Осмотический потенциал колеблется у разных растений в пределах от -5 до -200 бар. У водных растений осмотический потенциал около -1 бара. У большинства растений средней полосы осмотический потенциал колеблется от -5 до -30 бар, растения степей и пустынь имеют более отрицательный осмотический потенциал. Осмотический потенциал различен и у разных жизненных форм. У деревьев он более отрицателен, чем у кустарников и травянистых растений, соответственно. У светолюбивых растений осмотический потенциал более отрицателен, чем у теневыносливых растений.
Поступление воды в клетку обусловлено не только осмотическим давлением, но и силой набухания. Набуханием называют поглощение жидкости или пара

высокомолекулярным веществом (набухающим телом), сопровождаемое увеличением объема. Явление набухания обусловлено коллоидальными и капиллярными эффектами. В протоплазме преобладает набухание на коллоидальной основе (гидратация коллоидов), а в клеточной стенке наблюдаются оба эффекта: капиллярный - накопление воды между микрофибриллами и в межмицеллярных пространствах и коллоидальный - гидратация полисахаридов, особенно гемицеллюлоз.

У некоторых частей растений поглощение воды происходит исключительно путем набухания, например, у семян. Вода диффундирует в набухающее тело. Благодаря большому сродству набухающего тела к воде при набухании может возникать давление набухания в несколько сотен атмосфер. Силу набухания обозначают термином матричныйпотенциал ψ_τ.

Таким образом, для клетки характерны следующие уравнения водного потенциала:вакуоль: $-\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p$

протоплазма: $-\psi_w = -\psi_\pi - \psi_p - \psi_\tau$

клеточная стенка: $-\psi_w = -\psi_\tau$

Вода в клетку может поступать также в процессе пиноцитоза, когда часть плазмалеммы под влиянием различных причин, чаще всего в результате адсорбции на плазмалемме крупных молекул и вирусных частиц, прогибается внутрь клетки, внешние края такой инвагинации смыкаются и виде пузырька - везикулы с адсорбированной частицей и внешним раствором проходит внутрь цитоплазмы. Сухие семена, находящиеся в состоянии покоя, поглощают воду из воздуха или какого-либо субстрата до наступления критической влажности. Основу фазы водопоглощения составляют физико-химические явления, сорбция, однако при этом происходит некоторые биохимические превращения, связанные с включением в структуру кислот дополнительных молекул воды.

Набухание начинается, когда семена достигнут влажности выше критической.

За счет поступающей влаги активизируется жизнедеятельность клеток, их ферментативные системы переходят в активное состояние, усиливаются гидролитические процессы, происходит перестройка коллоидов, сильно увеличивается дыхательный коэффициент.

Значение транспорта воды и путь водного тока в растении.

Вода в клетку может поступать также в процессе пиноцитоза, когда часть плазмалеммы под влиянием различных причин, чаще всего в результате адсорбции на плазмалемме крупных молекул и вирусных частиц, прогибается внутрь клетки, внешние края такой инвагинации смыкаются и виде пузырька - везикулы с адсорбированной частицей и внешним раствором проходит внутрь цитоплазмы. Сухие семена, находящиеся в состоянии покоя, поглощают воду из воздуха или какого-либо субстрата до наступления критической влажности. Основу фазы водопоглощения составляют физико-химические явления, сорбция, однако при этом происходит некоторые биохимические превращения, связанные с включением в структуру кислот дополнительных молекул воды.

Набухание начинается, когда семена достигнут влажности выше критической.

За счет поступающей влаги активизируется жизнедеятельность клеток, их ферментативные системы переходят в активное состояние, усиливаются гидролитические процессы, происходит перестройка коллоидов, сильно увеличивается дыхательный коэффициент.

Корневое давление, его природа, зависимость от внутренних и внешних условийСилу, вызывающую в растении односторонний ток воды с растворенными веществами, не зависящую от процесса транспирации, называют корневым давлением.Наличие корневого давления позволяет говорить о нижнем концевом двигателе водноготока. Корневое давление можно измерить, присоединив манометр к концу, оставшемусяпосле срезания надземных органов растения, или поместив корневую систему в серию

растворов различной концентрации и подобрав такую, при которой плач прекращается. Оказалось, что величина корневого давления равна примерно 1-1,5 бара (Д.А. Сабинин). Было показано также, что плач осуществляется только в тех условиях, в которых нормально протекают все процессы жизнедеятельности клеток корня. Не только умерщвление клеток корня, но и снижение интенсивности их жизнедеятельности, в первую очередь интенсивности дыхания, прекращает плач. В отсутствие кислорода, под влиянием дыхательных ядов, при пониженной температуре плач приостанавливается. Все сказанное позволило Д. А. Сабинину дать следующее определение: плач растений — это прижизненный односторонний ток воды и питательных веществ, связанный с затратой энергии. Однако механизм этого явления до настоящего времени не получил достаточного объяснения. Существуют две основные точки зрения. Ряд исследователей (А. Крафтс, Т. Бройер и др.) полагают, что вода передвигается пассивно, осмотическим путем по градиенту водного потенциала. Согласно этой гипотезе низкий (более отрицательный) водный потенциал создается в сосудах ксилемы благодаря поступлению туда из почвы растворимых солей, а также из-за слабого противодавления малоэластичных стенок сосудов. Соли поступают активно, для чего и требуется затрата энергии. Таким образом, поступление воды связано в этом случае с энергетическими затратами и с активной жизнедеятельностью клеток корня не прямо, а косвенно. В этой связи корневое давление можно определить как давление, развивающееся в проводящих элементах ксилемы благодаря метаболической активности корней. Поскольку активное поступление зависит от энергии, выделяемой при дыхании, работа нижнего концевого двигателя — корневого давления зависит от присутствия кислорода, ингибиторов и активаторов дыхательного обмена.

Вместе с тем существует и другая точка зрения (В.Н. Жолкевич, Л.В. Можаева, Н.В. Пильщиков), согласно которой корневое давление складывается из двух составляющих: осмотической и метаболической. Работа последней требует непосредственной затраты энергии АТФ. Высказывается предположение, что при этом большая роль принадлежит сократительным актиноподобным белкам, энергозависимое сокращение и расслабление которых вызывает изменения гидростатического давления в клетках. В результате на пути водного тока в направлении сосудов ксилемы создаются локальные градиенты водного потенциала, что и способствует проталкиванию воды в сосуды. Вопрос этот требует дальнейшей экспериментальной разработки. Сила, развиваемая нижним концевым двигателем водного тока, во много раз меньше той, которая обусловливается транспирацией. Это проявляется и в том, что скорость вытекания воды из ксилемы значительно уступает скорости транспирации, поэтому в обычных условиях вода в сосудах находится не под положительным, а под отрицательным давлением. Однако все же нижний концевой двигатель способствует подаче воды. Большинство исследователей считает, что прекращение работы нижнего концевого двигателя является показателем начала страдания растений от недостатка воды (засухи). Особенное значение этот двигатель водного тока приобретает в отсутствие транспирации. Так, это может иметь место ранней весной, когда воздух насыщен водой и транспирация ослаблена. У некоторых многолетних растений в зимний период сосуды ксилемы заполнены воздухом и весной поступление воды идет за счет работы только нижнего концевого двигателя.

Фотосинтез и дыхание

Лист как орган фотосинтеза.

Фотосинтез у растений – процесс, при котором происходят поглощение электромагнитной энергии солнца хлорофиллом и вспомогательными пигментами и превращение ее в химическую энергию, поглощение углекислого газа из атмосферы, восстановление его в органические соединения и выделение кислорода в атмосферу.

Лист является органом фотосинтеза, сверху он покрыт бесцветной кожицей – малопроницаемой для газов кутикулой. Углекислый газ, который усваивается в процессе фотосинтеза, поступает в лист через устьица. Диффузия углекислого газа в лист происходит очень интенсивно.

Для осуществления процесса фотосинтеза имеют значение особенности строения листа. К верхней стороне листа прилегает палисадная паренхима, клетки которой расположены перпендикулярно, плотно соприкасаются друг с другом и содержат много хлоропластов. Палисадная паренхима является преимущественно ассимиляционной тканью.

К нижнему эпидермису прилегает губчатая паренхима с рыхло расположенными клетками и межклетниками. Это приспособление растений служит для лучшего проникновения газов в клетки.

Чтобы процесс фотосинтеза происходит непрерывно, клетки должны быть достаточно насыщены водой. В таких условиях устьица до определенной степени открыты. При этом будут происходить транспирация, газообмен, снабжение листьев в достаточной мере углекислым газом, т.е. процесс фотосинтеза пройдет нормально.

Лист пронизан проводящими пучками, которые обеспечивают отток из него продуктов ассимиляции, что очень важно для нормального течения фотосинтеза, поскольку в клетках, переполненных продуктами ассимиляции, в частности крахмалом, фотосинтез угнетается и может совсем прекратиться. В процессе фотосинтеза участвуют сложные биологические системы и структуры, которые препятствуют окислению образующихся восстановленных продуктов. Неустойчивые продукты фотосинтеза не окисляются, так как они разобщены на гетерогенных клеточных структурах, и продукты восстановления углекислого газа отделены от кислорода, образующегося непрерывно при фотосинтезе. Это обуславливается сложным ультраструктурными особенностями клетки и ее органелл. Следовательно, большая роль в фотосинтезе принадлежит структурным элементам хлоропласта, которые обеспечивают пространственную локализацию отдельных звеньев общего процесса.

У всех высших растений, водорослей и цианобактерий содержится хлорофилл *a*, хлорофилл *b* имеется у высших растений и зеленых водорослей. Хлорофилл *c*, лишенный фитола, содержится в бурых и диатомовых водорослях, хлорофилл *d* – в красных водорослях. Фотосинтезирующие зеленые бактерии имеют бактериохлорофиллы *c* и *d*, пурпурные бактерии - бактериохлорофиллы *a* и *b*.

Хлорофиллы хорошо растворимы в органических растворителях (этиловом эфире, бензоле, хлороформе, ацетоне, этиловом спирте) и нерастворимы в воде. Хлорофиллы имеют максимумы поглощения света в красной и синей частях спектра.

Хлорофилл *a* имеет сине-зеленую окраску, хлорофилл *b* - светло-зеленую.

Фотосинтетические пигменты.

Одно из важнейших свойств хлорофиллов – их ярко выраженная способность к флуоресценции, которая очень интенсивна в растворе и угнетена в хлорофилле, содержащемся в тканях листьев, пластидах. Так как в живом листе энергия поглощенных квантов в основном превращается в химическую энергию, причем по степени флуоресценции можно судить об эффективности фотосинтеза. Чем интенсивнее флуоресценция, тем ниже КПД использования поглощенной энергии. Известно, что флуоресценция - это свойство многих тел под влиянием падающего света, в свою очередь, излучать свет; при этом длина волны излучаемого света обычно больше длины волны возбуждающего света.

В соответствии с правилом Стокса флуоресценция сдвинута в более длинноволновую часть по сравнению с поглощением света, максимум флуоресценциисоставляет 650-668 нм.

Флуоресценция изменяется развитием растительного организма и зависит от его физиологических свойств. Способность хлорофиллов к интенсивной флуоресценции указывает на их значительную фотохимическую активность.

Каротиноиды – жирорастворимые пигменты, присутствующие в хлоропластах всехрастений. Они входят в состав хромопластов в незеленых частях растений, например,корнеплодов моркови. К каротиноидам относят 3 группы соединений: 1) оранжевые иликрасные каротины, 2) желтые ксантофиллы, 3) каротиноидные кислоты. Каротины иксантофиллы состоят из 8 остатков изопрена, которые образуют цепь конъюгированныхдвойных связей. Основные каротиноиды - β-каротин, лютеин, виолаксантин и неоксантин.Каротины и ксантофиллы растворимы в хлороформе, бензоле, сероуглероде, ацетоне. Каротины хорошо растворяются в эфирах, но плохо в спиртах, а ксантофиллынаоборот. Каротиноиды имеют максимумы поглощения в фиолетово-синей и синей частях спектра света. Они не способны к флуоресценции.

Главные функции каротиноидов: поглощение света в качестве дополнительных пигментов, защита молекул хлорофиллов от необратимого фотоокисления, тушение активных радикалов, участие в фототропизме, так как способствуют определению направления роста побега.

Каротиноиды - жирорастворимые пигменты желтого, оранжевого и красного цвета. Они входят в состав хлоропластов и хромопластов незеленых частей растений(цветков, плодов, корнеполод). В зеленых листьях их окраска маскируется хлорофиллом.С его ранним разрушением осенью или при неблагоприятных условиях связано пожелтение листьев.

Каротины являются тетратерпеноидами. Каротины являются обязательными компонентами пигментных систем. Они выполняют роль дополнительных пигментов, которые передают энергию поглощенных квантов хлорофиллу *a* для совершения фотохимической работы. Особенно возрастает их значения как светоулавливающих систем в сине-фиолетовой и синих частях спектра в затемненных местах, т.е. когда преобладает рассеяния радиация.

Существует предположение о прямом участии каротиноидов в расщеплении водыи кислородном обмене при фотосинтезе. Особое значение придается виолаксантиновому циклу.

При освещении в зеленых листьях происходит превращение диэпоксидксантофилла виолаксантина в безэпоксидный ксантофилл зеаксантин. В независимости от света, может идти реакция в которой, благодаря включению кислорода, происходит обратное превращение зеаксантина в виолаксантин. Возможно, этот цикл служит для удаления излишков кислорода, образующихся при фотолизе воды.

В верхушках побегов растений каротиноиды обеспечивают определение направления света и их ориентацию к световому потоку за счет фототропизма.

Фотосинтез имеет две фазы – световую и темновую. В световой фазе молекулы пигментов поглощают фотоны, передают поглощенную энергию молекулам хлорофилла *a,* происходит трансформация энергии света в химическую энергию АТФ и восстановленного НАДФН, выделяется кислород в результате фоторазложения воды. Все эти процессы происходят на мембранах хлоропластов. При темновой фазе фотосинтеза в строме хлоропластов восстанавливается поглощенный CO_2 с образованием углеводов и других органических соединений.

Поглощение света и возбуждение хлорофилла

Электрон представляет собой заряженную частицу, которая движется по орбите вокруг ядра атома. Электрон обладает вектором магнитного момента – спином, который отражает направление вращения электрона вокруг своей оси. В стабильном состоянии валентные электроны занимают самые низкие энергетические уровни и распределены по ним согласно принципу Паули: два электрона с антипараллельными спинами на каждой орбитали. Такое состояние молекулы называют основным синглетным состоянием S_0. При

поглощении молекулой пигмента фотона электрон переходит на более высокую орбиталь за счет энергии фотона. Если у возбужденного электрона сохраняется направление спина, то считают, что молекула находится в синглетном возбужденном состоянии S*. Если возбужденный электрон меняет спин, то такое возбужденное состояние называется триплетным T*.

Поглощение молекулой хлорофилла кванта красного света приводит к синглетному возбужденному состоянию S^*_1. При поглощении кванта синего цвета с более высоким уровнем энергии электрон переходит на более высокую орбиталь S^*_2. Время жизни электрона на S^*_2 составляет не более 10^{-12} секунды. За такое короткое время энергия электронного возбуждения не может быть использована и электрон возвращается на S^*_1, потеряв немного энергии в виде тепла. Время жизни электрона в состоянии S^*_1 равно 10^{-9}. Если молекула пигмента не участвует в фотохимической реакции, то электрон возвращается в стабильное состояние. При этом часть энергии теряется в виде тепла и излучается квант света с большей по сравнению с поглощенным фотоном длиной волны – явление флуоресценции.

Время жизни электрона в состоянии T* равно 10^{-4}-10^{-2} секунды. Из триплетного возбужденного состояния молекула может вернуться в стабильное состояние, излучив кроме тепла еще более длинноволновый, чем при флуоресценции, квант света. Это слабое свечение называют фосфоресценцией. Если молекула в возбужденном состоянии участвует в фотохимических реакциях с передачей электрона акцептору, то флуоресценции и фосфоресценции не происходит.

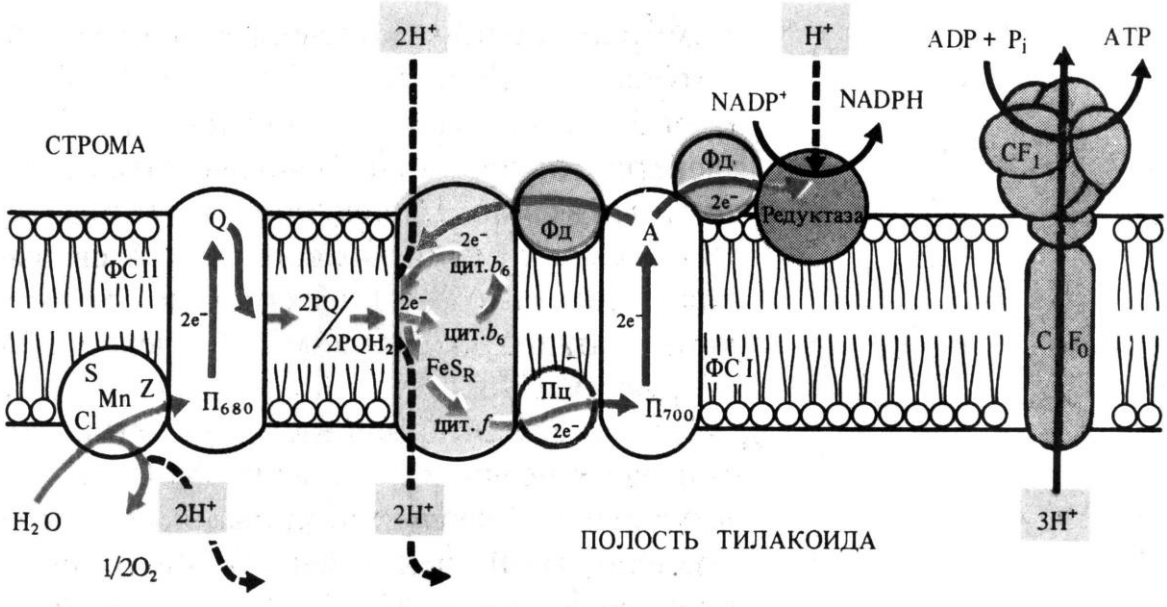
Для более полного использования падающего на листья света энергия фотонов улавливается 200-400 молекулами пигментов светособирающего (антенного) комплекса и передается к одной молекуле хлорофилла *a*, являющейся реакционным центром, которая и участвует в фотохимических реакциях. Передача энергии молекулами пигментов происходит по принципу индуктивного резонанса. Молекула пигмента, поглотившая фотон, создает переменное электрическое поле, которое усиливает колебания электрона в соседней молекуле. Это происходит из-за перекрытия частот колебаний и очень маленького расстояния между молекулами пигментов. Тем более, что при освещении листьев тилакоиды и граны сдвигаются и уплотняются, поэтому хлоропласты уменьшаются в объеме. Передача энергии молекулами пигментов идет с большой эффективностью. Так, от хлорофилла *b* к хлорофиллу *a* передается примерно 90 %, а от каротиноидов к хлорофиллу *a* – 40 % поглощенной энергии.

Совокупность молекул светособирающего комплекса и реакционного центра составляет фотосистему. Предположение о существовании в хлоропластах двух фотосистем высказал Р. Эмерсон в 1957 г, изучая влияние света на квантовый выход фотосинтеза у водоросли хлореллы. Квантовый выход фотосинтеза – это количество выделившегося кислорода или связанного углекислого газа на 1 квант поглощенной энергии. Он установил, что при одновременном освещении хлореллы коротковолновым (650 нм) и длинноволновым (700 нм) красным светом эффект выше, чем суммарный квантовый выход при воздействии красным светом этих длин в отдельности. Это явление получило название эффекта усиления Эмерсона. Позже предположение Р. Эмерсона о наличии двух фотосистем получило экспериментальное подтверждение.

<u>Нециклический и циклический транспорт электронов</u>

В фотосистеме II реакционный центр, состоящий из димера хлорофилла *a* с максимумом поглощения при 680 нм ($П_{680}$), последовательно поглотив энергию, равную 2 квантам коротковолнового красного света, и перейдя в синглетное возбужденное состояние, передает 2 электрона феофитину. От феофитина электроны последовательно передаются на пластохиноны Q_A и Q_B, расположенные на другой стороне мембраны тилакоида, затем на две липидорастворимые молекулы пластохинона PQ. Он является переносчиком протонов и электронов, выполняющего в мембране роль челнока.

Принимая 2 электрона и захватывая из стромы 2 H^+, 2 молекулы PQH_2 диффундируютчерез липидную фазу мембраны. Электроны от 2 PQH_2 поступают в цепь:
железосерный белок FeSr→ цитохром f → Cu-содержащий белок пластоцианин → $П_{700}$,а протоны попадают в полость тилакоида.
Вакантные места в $П^+_{680}$ заполняются 2 электронами из содержащего Mn переносчика электронов, который восстанавливается с участием белкового комплекса S. Окисленный комплекс S связывает воду и восстанавливается за счет электронов воды.При фотоокислении воды комплексом S вторая пара протонов освобождается в полость тилакоида, а атом кислорода диффундирует из хлоропласта.
После возбуждения реакционного центра фотосистемы I - молекулы хлорофилла *a*с максимумом поглощения при 700 нм ($П_{700}$), 2 квантами длинноволнового красного света 2 электрона передаются мономерной форме хлорофилла *a* – $А_1$ и затем переносчикам электронов железосерным белкам $А_2$ и $А_В$, ферредоксину на наружной стороне мембраны тилакоида, НАДФ-редуктазе. Этот фермент восстанавливает НАДФ в НАДФН. На вакантные места в $П^+_{700}$ переходят электроны с пластоцианина и нециклическая цепьтранспорта электронов замыкается.
В мембранах хлоропластов может функционировать циклический транспорт электронов, когда действует только фотосистема I. Возбужденные молекулы $П_{700}$ передают электроны на $А_1$, железосерные белки $А_2$ и $А_В$, переносящие электроны надругую сторону мембраны, ферредоксин, пластохинон, цитохром b_6, железосерный белок FeSr, цитохром f, пластоцианин и $П_{700}$. Энергия, освобождающаяся при транспорте электронов, используется для фосфорилирования АДФ.



Локализация электрон- и протонтранспортных реакций в тилакоидной мембране хлоропласта (по В. В. Полевому).
Механизм фотофосфорилирования АДФ объясняет теория П. Митчелла. Согласно этой теории, трансмембранный перенос пластохинонами электронов и протонов в одну сторону чередуется с переносом цитохромной системой в обратную сторону электронов. Поэтому по одну сторону мембраны накапливается избыток протонов и возникает электрохимический мембранный потенциал. Его энергия используется для синтеза АТФ при разрядке мембраны в результате транспорта протонов через мембрану посредством H^+-АТФазы, которая действует как АТФсинтетаза. Этот фермент выглядит как грибовидная частица на поверхности мембраны тилакоидов. Его молекула состоит из двух частей: головки, выступающей с наружной стороны мембраны и содержащей активный центр фермента, и ножки, погруженной в мембрану и представляющей канал, через который передвигаются протоны.

КПД фитоценозов.

Эффективность фотосинтеза можно характеризовать коэффициентом полезного действия (КПД), который определяют по формуле Е % (КПД) =В*100/А, где А — количество энергии, поступившей за период вегетации на 1 га посева, или энергии, которая была поглощена посевом, кДж; В — количество энергии, накопившейся в органической массе урожая (биологического или хозяйственного), кДж.

В среднем КПД фотосинтеза сельскохозяйственных растений составляет 0,5 — 1%, а теоретически возможный — 4 — 6%. Максимальный показатель использования энергии ФАР посевами и насаждениями обусловливается способностью поглощать не менее 60% энергии света, поступающего к ним. на протяжении вегетации. Из этого количества на фотосинтез идет 10%, на дыхание расходуется около 20% энергии, усваивающейся в про- цессе фотосинтеза, или Е% (КПД) = 60*(10/100)*(80/100)=4.8%

Структурой посевов называется создаваемая архитектоника (построение) сообщества растений, которое характеризуется определенными морфологическими признаками я физиологическими функциями, а оптимальная структура — это такой посев, который имеет высокий КПД фотосинтеза и обеспечивает максимальный биологический ихозяйственный урожай.

Фотосинтез в естественных условиях — процесс очень изменчивый, и по основным его показателям — интенсивности (мг CO_2 на 1 дм2 в 1 ч) и чистой продуктивности (г/м2 в сутки) — наблюдается большая вариабельность. Чистую продуктивность фотосинтеза (Фч.пр.), которая характеризует интенсивность образования и накопления органической массы урожая, определяют по формуле, г/м2: Фч.пр.=(В2- В1)/(Л1+Л2)*1/2n,где В1и В2—масса сухого вещества пробы урожая в начале и конце учетного периода; В2—В1 —прирост сухой массы за учетный период (n дней); Л1 и Л2 —площадь листьев пробы в начале и .конце периода; (Л1+Л2)1/2п — средняя площадьлистьев за указанный отрезок времени; n — число дней в учетном периоде.

Роль дыхания в жизни растений.

Дыхание - один из важнейших процессов обмена веществ растительного орга- низма. Выделяющаяся при дыхании энергия тратится как на процессы роста, так и на поддержание в активном состоянии уже закончивших рост органов растения. Вместе с тем значение дыхания не ограничивается тем, что это процесс, поставляющий энергию. Дыхание, подобно фотосинтезу, сложный окислительно-восстановительный процесс, идущий через ряд этапов. На его промежуточных стадиях образуются органические соединения, которые затем используются в различных метаболических реакциях. К промежуточным соединениям относят органические кислоты и пентозы, образующиеся при разных путях дыхательного распада. Таким образом, процесс дыхания — источник многих метаболитов. Несмотря на то, что процесс дыхания в суммарном виде противоположен фотосинтезу, в некоторых случаях они могут дополнять друг друга. Оба процесса являются поставщиками как энергетических эквивалентов (АТФ, НАДФН), так и метаболитов. Как видно из суммарного уравнения, в процессе дыхания образуется также вода. Эта вода в крайних условиях обезвоживания может использоваться растением и предохранить его от гибели. В некоторых случаях, когда энергия дыхания выделяется в виде тепла, дыхание ведет к бесполезной потере сухого вещества. В этой связи при рассмотрении процесса дыхания надо помнить, что не всегда усиление процесса дыхания является полезным для растительного организма. Окисление дыхательных субстратов в ходе дыхания осуществляется с участием ферментов. Они называются оксиредуктазами, так как окисление одного вещества (донора электронов и протонов) сопряжено с восстановлением другого вещества (акцептора). Различают следующие группы ферментов.

Анаэробные или пиридиновые дегидрогеназы. Это двухкомпонентные ферменты, коферментом которых является НАД или НАДФ. Они передают электроны различным акцепторам, но не кислороду и отнимают два протона от субстрата. Один протон присоединяется к коферменту, а другой выделяется в среду. В зависимости от белковой части различают более 150 ферментов.
*Аэробные или флавиновые дегидрогеназы***.** Они катализируют отнятие двух протонов от субстратов и передают электроны от анаэробных дегидрогеназ разным акцепторам (хиноны, цитохромы), в том числе и кислороду. Простетической группой служат производные витамина B_2 – флавинадениндинуклеотид и флавинмононуклеотид.
Оксидазы. Эти ферменты передают электроны от субстрата только на кислород. При этом образуются вода (переносятся на O_2 4 электрона), перекись водорода (H_2O_2) или супероксидный анион кислорода (O^-). H_2O_2 и O^- весьма токсичны и поэтому быстро превращаются в воду и кислород под действием каталазы и супероксиддисмутазы, соответственно.
Оксигеназы. Они активируют кислород и катализируют его присоединение к различным органическим соединениям (аминокислоты, фенолы, ненасыщенные жирные кислоты, ксенобиотики – чужеродные токсичные вещества).

Гликолиз, его регуляция и энергетика.
Реакции гликолиза идут в цитозоле и в хлоропластах. В результате гликолиза из одной молекулы глюкозы образуется 2 молекулы пировиноградной кислоты и 4 молекулы АТФ. Поскольку макроэргическая связь формируется прямо на окисляемом субстрате, такой процесс образования АТФ получил название субстратного фосфорилирования. Две молекулы АТФ покрывают расход на первоначальное активирование субстрата за счет фосфорилирования. Следовательно, накапливаются 2 молекулы АТФ. Кроме того, в ходе гликолиза восстанавливаются 2 молекулы НАД до НАДН, окисление которых в электронтранспортной цепи митохондрий приводит к синтезу 6 молекул АТФ. Итого образуются 8 молекул АТФ. Образовавшиеся 2 молекулы пировиноградной кислоты вступают в аэробную фазу дыхания.

Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса), его регуляция и энергетика.
Аэробная фаза дыхания локализована в митохондриях. Пировиноградная кислота окисляется до воды и углекислого газа в дыхательном цикле, получившем название цикла ди- и трикарбоновых кислот или цикла Кребса в честь английского биохимика Г. Кребса, описавшего этот путь. В этом цикле окисляется не сама пировиноградная кислота, а ее производное – ацетилкоэнзим А. Он образуется в результате окислительного декарбоксилирования пировиноградной кислоты. Процесс этот состоит из ряда реакций и катализируется сложной мультиферментной системой, состоящей из трех ферментов и пяти коферментов, и названной пируваткарбоксилазой.
При окислении одной молекулы пировиноградной кислоты образуется 3 молекулы НАДН, 1 молекула НАДФН и 1 молекула $ФАДН_2$, при окислении которых в дыхательной электронтранспортной цепи синтезируется 14 молекул АТФ. Кроме того, 1 молекула АТФ образуется в результате субстратного фосфорилирования.

Окислительный пентозофосфатный цикл.
Апотомический путь катаболизма гексоз (пентозофосфатный путь окисления глюкозы, гексозомонофосфатный цикл, пентозный шунт) происходит в цитоплазме и при отсутствии света в хлоропластах. Глюкоза фосфорилируется при участии гексокиназы до глюкозо-6-фосфата. Он окисляется глюкозо-6-фосфатдегидрогеназой. При этом образуются восстановленный НАДФН и лактон фосфоглюконовой кислоты..
Лактон произвольно или при участии глюконолактозы гидролизуется до 6- фосфоглюконовой кислоты. Она под действием фосфоглюконатдегидрогеназы с

коферментом НАДФ декарбоксилируется с образованием восстановленного НАДФН и пятиуглеродного сахара рибулозо-5-фосфата. Отсюда и название апотомический путь (апотомия – усекновение). Последующие реакции представляют цикл регенерации исходного субстрата – глюкозо-6-фосфата. Для прохождения полного цикла необходимы три молекулы глюкозо-6-фосфата. Как видно из рис. 6.4, из 6 молекул глюкозо-6-фосфата образуются 6 молекул CO_2 и 6 молекул рибулозо-5-фосфата, из которых восстанавливается 5 молекул глюкозо-6-фосфата. При этом также образуется 12 молекул НАДФН, которые при окислении в дыхательной электронтранспортной цепи могут дать
36 молекул АТФ, что не уступает энергетическому выходу гликолитического пути. Продукты апотомического пути также участвуют в обмене веществ

Элементы питания и их поступление в растение

Макро- и микроэлементы, их усвояемые формы и роль в жизни растений.

Фосфор. Содержание фосфора в растениях составляет около 0,2% на сухую массу. Фосфор поступает в корневую систему и функционирует в растении в виде окисленных соединений, главным образом остатков ортофосфорной кислоты (H2P04-, HP042-, P043-). Физиологическое значение фосфора определяется тем, что он входит в состав ряда органических соединений, таких, как нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК), нуклеотиды (АТФ, НАД, НАДФ), нуклеопротеиды, витамины и многих других, играющих центральную роль в обмене веществ. Фосфолипиды являются компонентами биологических мембран, причем именно присутствие фосфата в их структуре обеспечивает гидрофильность, остальная часть молекулы липофильна. Многие витаминыи их производные, содержащие фосфор, являются коферментами и принимают непосредственное участие в каталитических реакциях, ускоряющих течение важнейших процессов обмена (фотосинтез, дыхание и др.). Фосфор содержится в составе такого органического соединения как фитин (Ca-Mg соль инозитфосфорной кислоты), который является основной запасной формой фосфора в растении. Особенно много фитина в семенах (до 1-2 % сухой массы). При всех превращениях в растительном организме фосфор сохраняет степень окисленности. На самом деле, все превращения сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты (фосфорилирование и трансфосфорилирование). Фосфорилирование — это присоединение остатка фосфорной кислоты к органическому соединению с образованием эфирной связи, например взаимодействие фосфорной кислоты с карбонильной, карбоксильной или спиртовой группировками. Фосфорилирование белков осуществляется ферментами протеинкиназами и контролирует протекание обменных реакций в организме, включая синтез белка и РНК, регуляцию активности ферментов, и лежит в основе работы сигнальных цепей. Фосфорилироваться могут и другие соединения. Например, при фосфорилировании Сахаров образуются сахарофосфаты — эфиры Сахаров и фосфорной кислоты. Эти соединения, более лабильные и реакционноспособные, чем свободные сахара, играют существенную роль при дыхании, взаимных превращениях углеводов, их синтезе. Трансфосфорилирование — это процесс, при котором остаток фосфорной кислоты, включенный в состав одного органического вещества, переносится на другое органическое вещество. Ряд важнейших в биологическом отношении фосфорных соединений содержит несколько остатков фосфорной кислоты. Для фосфора характерна способность к образованию связей с высоким энергетическим потенциалом (макроэргические связи). Такие связи нестабильны, это облегчает их обмен и позволяет использовать энергию на самые различные биохимические и физиологические процессы. Важным соединением, содержащим макроэргические фосфорные связи, является АТФ. Фосфорная кислота, поступая в живые клетки корня, быстро включается в состав нуклеотидов, образуя АМФ и АДФ. Далее в процессе субстратного и окислительного фосфорилирования (анаэробная и аэробная фазы дыхания) образуется АТФ. По данным А.Л. Курсанова, уже через 30 с поступивший меченый фосфор (32Р) обнаруживается в АТФ. Образовавшаяся АТФ используется на активацию Сахаров, ами-нокислот, синтез

нуклеиновых кислот, белков и на другие процессы. Недостаток фосфора влияет практически на все процессы жизнедеятельности растений. Для нормального протекания фотосинтеза, дыхания, роста требуется фосфор. В почве фосфор находится в малорастворимой форме, поэтому в обеспечении питания фосфором велика роль метаболизма корней. Поглощению фосфора способствует выделение корнями кислот, ферментов, углеводистых веществ.

Сера содержится в растениях в количестве 0,17%. Однако в растениях семейства крестоцветных ее содержание гораздо выше. Поступает сера в растения в виде сульфатиона $S04^{2-}$. Сера входит в состав органических соединений, играющих важную роль в обмене веществ организма. Так, сера входит в состав трех аминокислот - цистина, цистеина и метионина. Почти все белки включают аминокислоты, содержащие серу, поэтому становится понятна роль серы в белковом обмене организма. Сера входит также в состав многих витаминов и многих коферментов, таких, как биотин, тиамин, коэнзим А, глютатион, липоевая кислота и др. В связи с этим сера принимает участие в многочисленных реакциях обмена (аэробная фаза дыхания, синтез жиров и др.). В составе коэнзима А (CoA-SH) сера участвует в образо-вании макроэргической связи с ацильными группами кислот. Ацетилкоэнзим А ($CH3CO{\sim}SCoA$) играет роль в метаболизме углеводов, жирных кислот, аминокислот. Аденозилметионин используется при синтезе фитогормона этилена и лигнина. Сульфгидрильные группировки (SH) и дисульфидные связи (S-S) играют большую роль, обеспечивая взаимодействие между ферментами и их простетическими группами, а также участвуя в создании определенной конфигурации белковых молекул. Так, SH-группы связывают белок с такими коферментами, как НАД или ФАД. Часто за счет дисульфидных связей сохраняется трехмерная структура белка, а следовательно, его активность. Соединения серы участвуют в поддержании уровня окислительно-восстановительного потенциала клетки. Это относится к системам цистеин

- цистин и SH-глутагион <-> S-S - глутатион. В составе белка тиоредоксина сера участвуетв регуляции работы таких ферментов как Rubisco, АТФ-синтаза и др.. Сера входит в состав чесночных и горчичных масел. Именно с этим связан своеобразный вкус и запах некоторых растений семейства крестоцветные. Нельзя не отметить, что соединения серы, такие, как S-аденозилметионин, участвуют в образовании полиаминов, в частности спермедина. Согласно современным представлениям, полиамины играют большую и разностороннюю роль в жизнедеятельности организмов. Полиамины благодаря наличию заряженных аминогрупп во многих реакциях могут заменять неорганические катионы. Сера, поступая в растение в виде иона $S0_4^{2-}$, быстро переходит в органическую форму при участии АТФ и магния.

Такой активированный сульфат является короткоживущим соединением и через ряд этапов восстанавливается до цистеина при участии ферредоксина. Ферменты, участвующие в образовании цистеина, в частности сульфурилаза локализованы в цитозоле, пластидах и митохондриях. Из цистеина образуются цистин и метионин. Производным цистеина является глютатион, участвующий в передвижении серы по растению. Глютатион является сигналом для поступления иона $S04^{2-}$ через корни. В восстановленной форме сера включается в аминокислоты. Восстановленная сера в растении может подвергаться снова окислению. Окисленная форма S042- неактивна. Показано, что в молодых органах сера находится главным образом в восстановленной форме, а старых — в окисленной. К числу необходимых растению металлов относят как макроэлементы К, Са, Mg, Fe, так и микроэлементы Си, Zn, Мл и др. Участие в каталитических реакциях характерно, главным образом, для металлов. Металлы могут осуществлять влияние на процессы обмена различным путем:

1) непосредственно входя в активный центр фермента (в простетическую группу или в апофермент). Таковы ферменты, содержащие железо, медь и некоторые другие элементы. Функция металла заключается чаще всего в переходе из восстановленной в

окисленную форму и обратно, что сопровождается переносом электрона, например: Fe^{2+} »Fe^{3+} + e;

2) активируя тот или иной фермент путем изменения заряда белка-фермента или его конфигурации;

3) являясь связующим мостиком между ферментом и субстратом и тем самым облегчая их взаимодействие;

4) изменяя константу равновесия ферментативных реакций;

5) изменяя равновесие между активной и неактивной формами фермента;

6) связывая ингибиторы тех или иных ферментативных реакций.

Кальций входит в состав растений в количестве 0,2%. В старых листьях его содержание доходит до 1 %. Поступает в виде иона Ca2+. Роль кальция разнообразна. Кальций, соединяясь с пектиновыми веществами, дает пектаты кальция, которыеявляются важнейшей составной частью клеточных оболочек растений. Срединные пластинки, склеивающие клеточные оболочки соседних клеток, состоят по преимуществу из пектатов кальция. При недостатке кальция клеточные оболочки ослизняются, что особенно ярко проявляется в клетках корня. Кальций плохо передвигается по растению, поэтому для предупреждения ослизнения необходимо, чтобы ионы Ca2+ непосредственно соприкасались с клетками корня. Сказанное было продемонстрировано в опытах, поставленных по методу изолированных водных культур. В этих опытах одну прядь корней помещали в питательный раствор, содержащий все необходимые питательныевещества; другую прядь корня того же растения — в раствор с исключением кальция. Очень скоро клетки корня, которые находились в растворе без кальция, начали ослизняться и загнивать. Кальций повышает вязкость цитоплазмы, что видно на опытах с формами плазмолиза. В солях кальция плазмолиз имеет вогнутую форму, так как более вязкая цитоплазма с трудом отстает от клеточных оболочек. Присутствие кальция важно для нормального функционирования мембран. Дефицит кальция приводит к увеличению проницаемости мембран, нарушению их целостности, а соответственно процессовмембранного транспорта. Кальций принимает участие в поддержании структуры хромосом, являясь связующим звеном между ДНК и белком. При недостатке кальция наблюдаются повреждения хромосом и нарушение митотического цикла. Кальций необходим также для поддержания структуры митохондрий и рибосом, образования ламелл во вновь образующихся клетках. Кальций является активатором таких ферментов, как фосфорилаза, аденозинтрифосфатаза, дегидрогеназы, амилазы и др. Ca2+ служит посредником для реакций растений на внешние и гормональные сигналы, входя в состав сигнальных систем. В этой связи большое значение имеет связывание Ca2+ с белком кальмодулином, находящимся в цитозоле. В цитоплазме в обычных условиях поддерживается низкая концентрация кальция. При повышении внутриклеточной концентрации кальция в ответ на сигналы (внутренние и внешние) происходит его связывание с кальмодулином. Кальмодулин регулирует концентрацию Ca2+ в клетке по принципу обратной связи. Комплекс Ca2+ — кальмодулин способен влиять на активность ферментов, участвующих в синтезе и распаде циклических нуклеотидов (аденилатциклаза, фосфодиэстеразы), Ca2+-зависимых протеинкиназ, Ca2+-АТФазы. Кальмодулин влияет на активность структур-ных белков цитоскелета и таким образом контролирует перемещение органелл внутри клетки, изменение формы клетки, образование веретена деления. Кальций участвует в образовании клеточной стенки и росте растяжением. Кальций реагирует с различными органическими кислотами, давая соли, и тем самым является в определенной мере регулятором значения pH клеточного сока. Нейтрализуя щавелевую кислоту, образует характерные кристаллы щавелевокислого кальция.

Магний. Содержание магния в растениях составляет в среднем 0,17%. Магний поступает в растение в виде иона Mg2+. Магний входит в состав основного пигмента зеленых листьев — хлорофилла. Магний поддерживает структуру рибосом, связывая РНК и белок. Большая и малая субъединицы рибосом ассоциируют вместе лишь в присутствии

магния, который также необходим для формирования полисом и активации аминокислот. Поэтому синтез белка не идет при недостатке магния, а тем более в его отсутствие. Магний является активатором многих ферментов. Важной особенностью магния является то, что он связывает фермент с субстратом по типу хелатной связи (клешневидная связь между органическим веществом и катионом). Так, например, присоединяясь к пирофосфатной группе, магний связывает АТФ с соот-ветствующими ферментами. В связи с этим все реакции, включающие перенос фосфатной группы (большинство реакций синтеза, а также многие реакции энер-гетического обмена), требуют присутствия магния. Магний активирует такие ферменты, как ДНК- и РНК-полимеразы, аденозинтрифосфатазу, глютаматсинтетазу; ферменты, катализирующие перенос карбоксильной группы,— реакции карбоксилирования и декарбоксилирования; ферменты гликолиза и цикла Кребса, молочнокислого и спиртового брожений. В ряде случаев влияние магния на работу ферментов определяется тем, что он реагирует с продуктами реакции, сдвигая равновесие в сторону их образования. Магний может также инактивировать ряд ингибиторов ферментативных реакций.

Калий. Содержание калия в растении в среднем составляет 0,9%. Он поступает в растение в виде иона К+. Физиологическую роль калия нельзя считать полностью выясненной. Калий не входит ни в одно органическое соединение. Большая часть его (70%) в клетке находится в свободной ионной форме и легко извлекается холодной водой, остальные 30% в адсорбированном состоянии. В противоположность кальцию калий снижает вязкость протоплазмы, повышает ее оводненность, увеличивая гидратацию белков. Эта особенность действия калия хорошо проявляется в том, что в его солях плазмолиз имеет выпуклую форму, протоплазма легко отстает от клеточной оболочки. Следовательно, калий является антагонистом кальция. Соли калия растворимы и участвуют в регуляции осмотического потенциала клетки. В частности, большое значение имеет К+ в регуляции работы устьиц. Показано, что открытие устьиц на свету связано с накоплением в замыкающих клетках ионов калия. При этом $К^+$ в обмен на $Н^+$ поступает изклеток, окружающих устьичные. Корневое давление также во многом зависит от присутствия $К^+$ в пасоке.

Калий активирует работу многих ферментных систем, например фермент, ка-тализирующий фосфорилирование Сахаров, — гексокиназа, ферменты, катали-зирующие перенос фосфорной кислоты с пирувата на АДФ (пируваткиназа), а также ферменты, участвующие в образовании АТФ в процессе окислительного фосфорилирования. В связи с этим, по данным Э.И. Выскребенцевой, при недостатке калия резко падает содержание макроэргических фосфатов. Калий активирует и ряд ферментов цикла Кребса. Многие ферменты, участвующие в синтезе белка, требуют для своего действия присутствия калия. Несмотря на необходимость калия для проявления активности ряда ферментов, механизм этой активации до настоящего времени не представляется ясным. Недостаток калия замедляет транспорт сахарозы по флоэме. Влияние калия на передвижение органических веществ, по гипотезе Спаннера, проявляется благодаря образованию градиента электрического потенциала на ситовидных пластинках, который возникает при циркуляции калия между ситовидной трубкой и сопровождающими клетками. Влияние К+ на транспорт углеводов определяет его роль в формировании урожая. Под влиянием калия увеличивается накопление крахмала, сахарозы, моносахаридов.

Железо входит в состав растения в количестве 0,08%. Необходимость железа была показана в тот же период, что и остальных макроэлементов. Поэтому, несмотря на ничтожное содержание, его роль рассматривается вместе с макроэлементами. Железо поступает в растение в виде Fe^{3+}, а транспортируется в листья по ксилеме в виде цитрата железа (III). Роль железа в большинстве случаев связана с его способностью переходить из окисленной формы (Fe^{3+}) в восстановленную (Fe^{2+}) и обратно. Железо входит в состав каталитических центров многих окислительно-восстановительных ферментов. В виде

геминовой группировки оно входит в состав таких ферментов, какцитохромы, цитохромоксидаза, нитратредуктаза, нитритредуктаза, леггемоглобин, каталаза и пероксидаза. Цитохромная система является необходимым компонентом дыхательной и фотосинтетической электронтранспортной цепи. В силу этого при недостатке железа тормозятся оба этих важнейших процесса. Кроме того, целый ряд ферментов содержит железо в негемовой форме. К таким ферментам относятся некоторые флавопротеиды,нитрогеназа, железосодержащий белок ферредоксин, фитоферритин и др. Фитоферритин -является металлопротеидом, в виде которого железо аккумулируется в клетке. Железо необходимо для образования хлорофилла. При этом железо катализирует образование предшественников хлорофилла 5-аминолевулиновой кислоты и протопорфиринов. Предполагают, что железо играет роль в образовании белков хлоропластов. При недостатке железа нет условий для образования таких важнейших компонентов хлоропластов, как цитохромы, ферредоксин и некоторые другие. Возможно, это косвенно влияет на образование хлорофилла. В хлоропластах железо в негемовой форме входит в состав реакционных центров фотосистем I и II.

Практическая значимость исследований по микроэлементам связана с тем, что есть почвенные провинции, где остро недостает того или иного из них. Кроме того, часто в почве микроэлементы находятся в неусвояемом для растительного организма состоянии, поэтому внесение микроудобрений (удобрений, содержащих микроэлементы) в почву очень полезно. Однако надо учитывать, что высокие дозы микроэлементов могут оказать ядовитое влияние. Выяснилось, что микроэлементы в подавляющем большинстве активируют определенные ферментативные системы. Это осуществляется различными путями — непосредственным участием в составе молекул ферментов или их активацией. Важным моментом в действии всех микроэлементов является их способность давать комплексные соединения с различными органическими соединениями, в том числе и с белками. Разные микроэлементы могут давать комплексные соединения с одними и теми же органическими веществами, благодаря чему они могут выступать как антагонисты. Отсюда понятно, что для нормального роста растений необходимо определенное соотношение микроэлементов (железа к марганцу, меди к бору и т. д.). В решение вопросов, связанных с питанием растений микроэлементами большой вклад внесли Я.В. Пейве, М.Я. Школьник, М.В. Каталымов, Б.А. Ягодин и др.

Марганец поступает в растение в виде ионов $Мп^{2+}$. Среднее содержание марганца в растениях 0,001 %. В растении марганец находится в разной степени окисления ($Мп^{2+}$, $Мп^{3+}$, $Мп^{4+}$). Марганец характеризуется высоким показателем окислительно-восстановительного потенциала. С этим связано значение этого элемента в реакциях биологического окисления. Он необходим для нормального протекания фотосинтеза, поскольку входит в состав активного центра кислородовыделяющего комплекса фотосистемы II и осуществляет разложение воды и выделение ки-слорода: $2Mn^{4+} + 2H_20$ -

> $2Mn_2+ + 4H^+ + 0_2$. Кроме того, марганец участвует в восстановлении $С0_2$, играет роль в поддержании структуры хлоропластов. В отсутствие марганца хлорофилл быстро разрушается на свету. Марганец активирует более 35 ферментов, участвующих в реакциях окисления-восстановления, декарбоксилирования и гидролиза. В том числе ферменты, катализирующие реакции цикла Кребса (дегидрогеназа яблочной кислоты, лимонной кислоты, декарбоксилаза щавелевоуксусной кислоты и др.). В связи с этим понятно большое значение марганца для процесса дыхания, особенно его аэробной фазы. Марганец участвует в азотном обмене в восстановлении нитратов до аммиака, поскольку в этом процессе участвуют ферменты, некоторые из которых зависимы от марганца. В связи с этим у растений, испытывающих недостаток марганца, затруднено использование нитратов в качестве источника азотного питания. Марганец связан с синтезом белка через регуляцию активности ДНК-полимеразы и РНК-полимеразы. Марганец активирует ферменты, участвующие в окислении важнейшего фитогормона - ауксина. Медь

поступает в растение в виде иона Cu^{2+} или Cu^{+}. Среднее содержание меди в растениях 0,0002%.
Медь входит непосредственно в состав ряда ферментных систем, относящихся к группе оксидаз, таких, как полифенолоксидаза, аскорбатоксидаза, цитохромоксидаза. В этих ферментах медь соединена с белком, по-видимому, через SH-группы. Полифенолоксидаза и аскорбатоксидаза осуществляют окисление фенолов и аскорбиновой кислоты, а цитохромоксидаза входит в состав дыхательной цепи митохондрий. Ряд ферментов медь активирует, в частности нитратредуктазу, а также протеазы. Это объясняет роль меди в азотном обмене. Большая часть меди (75% от всего содержания меди в листьях) концентрируется в хлоропластах. В хлоропластах сосредоточен и медьсодержащий белок синего цвета — пластоцианин. Содержание меди в пластоцианине составляет 0,57%. Медь, подобно железу и марганцу, обладает способностью к обратимому окислению и восстановлению: Cu^{2+} + е —> Cu^{+}. Именно поэтому пластоцианин участвует в переносе электронов от ФСII к ФСI. При дефиците меди снижается активность первой фотосистемы. В связи с этим понятно значение меди для процесса фотосинтеза.
Цинк поступает в растение в виде ионов Zn^{2+}. Среднее содержание цинка в растениях 0,002%. В растениях цинк не участвует в окислительно-восстановительных реакциях, поскольку не меняет степень окисления. Он входит в состав более 30 ферментов, в т. ч. фосфатазы, карбоангидразы, алкогольдегидрогеназа, РНК-полимераза и др. Карбоангидраза катализирует разложение гидрата окиси углерода на воду и углекислый газ. Эта реакция важна для процесса фотосинтеза. Углекислый газ, поступая в клетку, растворяется в воде, образуя H_2C0_3: $C0_2 + H_20 <-> HC0_3^- + H^+$. Фермент карбоангидраза, катализируя высвобождение $C0_2$ из гидрата окиси углерода, способствует его использованию в процессе фотосинтеза. Кроме того, цинк активирует такие ферменты,как енолаза, альдолаза, гексокиназа, триозофосфатдегидрогеназа. В этой связи понятно значение цинка для процессов дыхания и фотосинтеза. Цинк играет важную роль при образовании фитогормона ауксина. Это связано с тем, что цинк, повышая активность триптофансинтетазы, влияет на образование аминокислоты триптофана — предшественника ауксина. Внесение цинка повышает содержание ауксинов и заметно сказывается на темпах роста растений. При дефиците цинка возрастает проницаемость мембран, что свидетельствует о роли этого элемента в структуре мембран, в поддержании их интеграции. Цинк влияет на белковый синтез, на активность РНКазы. Обнаружены бел-ки, содержащие цинк и участвующие в репликации ДНК и транскрипции. Цинк входит в состав одного из факторов регуляции транскрипции в соединении с остатками гистидина и цистеина («цинковые пальцы»).
Молибден поступает в растения в виде аниона $Mo0_4^{2-}$. Содержание молибдена в растениях составляет 0,0005-0,002%.
Молибден входит в состав более 20 ферментов, выполняя при этом не только каталитическую, но и структурную функцию. Молибден вместе с железом входит в состав активного центра ферментного комплекса нитрогеназы в виде Mo-Fe-белок и участвует в фиксации азота атмосферы различными микроорганизмами. При недостатке молибдена происходят заметные изменения в азотном обмене растений — наблюдается уменьшение синтеза белка при одновременном падении содержания аминокислот и амидов. Нарушения в азотном обмене особенно проявляются на фоне питания растений нитратами. Это связано с тем, что молибден входит в активный центр фермента, восстанавливающего нитраты до нитритов,- нитратредуктазу. Нитратредуктаза - это флавопротеид, простетической группой которого является флавинадениндинуклеотид (ФАД). При восстановлении нитратов молибден действует как переносчик электронов от ФАД к нитрату, при этом $N0_3^-$ переходит в $N0_2^-$, а Mo_5^+ - в Mo_6^+. Образование нитратредуктазы является одним из немногих примеров адаптивного синтеза ферментов в растительном организме. Этот фермент образуется, когда в среде имеются нитраты и

молибден. Активность нитратредуктазы возрастает в 10 раз и более при питании растений нитратами по сравнению с аммиаком, причем появление фермента происходит уже через 1-3 ч после внесения в среду нитратов.

По-видимому, молибден обладает и другими функциями, так как необходим растению и в условиях достаточного уровня аммиачного питания. При недостатке молибдена резко падает содержание аскорбиновой кислоты. При отсутствии молибдена наблюдаются нарушения в фосфорном обмене растений. Со способностью молибдена к комплексообразованию связано влияние этого элемента на стабилизацию структуры нуклеиновых кислот.

Бор поступает в растение в виде аниона борной кислоты — $B0_3^{3-}$. Среднее содержание бора в растениях 0,0001%. Роль бора выяснена далеко не достаточно. Это связано с тем, что бор, в отличие от большинства других микроэлементов, не входит в состав ни одного фермента и не является активатором ферментов. Большое значение для осуществления функции бора имеет его способность давать комплексные соединения. Комплексы с борной кислотой образуют простые сахара, полисахариды, спирты, фенольные соединения и др. В этой связи можно предположить, что бор влияет на скорость ферментативных реакций через субстраты, на которые действуют ферменты. Комплексы органических соединений с борной кислотой могут иметь и иное значение. Так, способность бора образовывать комплексы с углеводами оказывает влияние на клеточную оболочку, регулируя ориентацию мицелл целлюлозы, что способствует ее большей эластичности (Е.В. Бобко). У растений, испытывающих недостаток бора, наблюдается быстрая потеря эластичности клеточных оболочек, что, в свою очередь, связано с более жесткой ориентацией мицелл целлюлозы. Бор играет роль в поддержании структуры мембран. При недостатке бора подавляется активность H^+-помпы, повышается проницаемость мембран.

Комплексы сахаров с бором — сахароборат, по-видимому, легче проникают через мембраны и быстрее передвигаются по растению. При недостатке бора сахара накапливаются в листьях, и их отток резко тормозится. Определения, проведенные с нанесением меченой сахарозы на листья, показали, что при небольшом добавлении борной кислоты отток сахарозы идет значительно быстрее. Сходные результаты были получены в опытах, в которых лист экспонировался в атмосфере, содержащей меченый $C0_2$. Образовавшиеся при этом меченые продукты фотосинтеза оттекали значительно быстрее у растений, получивших бор. Показано (М.Я. Школьник), что при недостатке бора нарушается синтез нуклеиновых кислот. В боронедостаточных растениях заторможен процесс аминирования органических кислот. Бор может выступать как ингибитор активности ряда ферментов, в первую очередь катализирующих образование фенольных соединений. При недостатке бора наблюдается накопление кофейной и хлорогеновой кислот, которые считаются ингибиторами роста растений. Бор усиливает рост пыльцевых трубок, прорастание пыльцы. В этой связи опрыскивание бором способствует оплодотворению.

Кобальт находится в тканях растений в ионной (Co^{2+}, Co^{3+}) и комплексной форме. Содержание кобальта в среднем составляет 0,00002%. Особенно кобальт необходим бобовым растениям, поскольку участвует в фиксации атмосферного азота. Кобальт входит в состав кобаламина (витамин В12 и его производные), который синтезируется бактериями в клубеньках бобовых растений, а также в состав ферментов у азотфиксирующих организмов, участвующих в синтезе метионина, ДНК и делении клеток бактерий. При дефиците кобальта подавляется синтез леггемоглобина, снижается синтез белка, и уменьшаются размеры бактероидов. Это говорит в пользу необходимости кобальта. Установлена потребность в кобальте для высших растений, не способных к азотфиксации. Показано влияние кобальта на функционирование фотосинтетического аппарата, синтез белка, его связь с ауксиновым обменом. Трудность решения вопроса о

необходимости кобальта для всех растений заключается в том, что потребность в нем чрезвычайно мала.

Хлор поступает в растение в виде Cl^-. Хлор необходим для работы ФС II на этапе фотосинтетического разложения воды и выделения кислорода. Показано влияние хлоридов на работу H^+-АТФаз тонопласта, участие в делении клетки. Имеются сведения о влиянии хлора на азотный обмен. Так, хлориды стимулируют активность аспарагинсинтетазы, которая участвует в переносе аминогруппы на аспарагин. Концентрируясь в растении в вакуолях, хлориды могут выполнять осморегулирующую функцию. Недостаток хлора проявляется редко и наблюдается только на очень щелочных почвах.

Никель поступает в растения в виде иона Ni^{2+} , но может также находиться в виде Ni^+ и Ni^{3+} , Роль никеля для высших растений как микроэлемента была доказана недавно. До этого считали никель необходимым микроэлементом многих бактерий. У высших растений никель входит в состав фермента уреазы, который осуществляет реакцию разложения мочевины. Показано, что в растениях, обеспеченных никелем, активность уреазы выше и соответственно ниже содержание мочевины по сравнению с необеспеченными. Никель активирует ряд ферментов, в т. ч. нитратредуктазу и другие, оказывает стабилизирующее влияние на структуру рибосом. Имеются еще и такие элементы, которые усиливают рост лишь определенных групп растений.

Для роста некоторых растений засоленных почв (галофитов) оказывается полезным натрий. Необходимость натрия проявляется у растений C_4 и САМ. У этих растений показана необходимость натрия для регенерации ФЕП при карбоксилировании. Недостаток натрия у этих растений приводит к хлорозу и некрозам, а также тормозит развитие цветка. В натрии нуждаются и многие C_3-растения. Показано, что этот элемент улучшает рост растяжением и выполняет осморегулирующую функцию, подобно калию. Благоприятное влияние оказывает натрий на рост сахарной свеклы и цианобактерий.

Для роста диатомовых водорослей необходим кремний. Он улучшает рост некоторых злаков, таких, как рис и кукуруза. Кремний повышает устойчивость растений против полегания, так как входит в состав клеточных стенок. Хвощи нуждаются в кремнии для прохождения жизненного цикла. Однако и другие виды аккумулируют достаточно кремния и отвечают при внесении кремния повышением темпов роста и продуктивности. В гидрированной форме $Si0_2$ кремний накапливается в эндоплазматическом ретикулуме, клеточных стенках, в межклеточных пространствах. Он может также образовывать комплексы с полифенолами и в этой форме вместо лигнина служит для укрепления клеточных стенок. Показана необходимость ванадия для Scenedesmus (зеленая одноклеточная водоросль), причем это очень специфическая потребность, так как даже для роста хлореллы ванадий не нужен. Не все растения одинаково нуждаются и в тех элементах, которые относят к необходимым. Так, уже упоминалось, что бор значительно меньше нужен злакам. Бор и кальций необходимы для всех растений. В то же время для некоторых бактерий и грибов кальций может быть заменен стронцием или барием. Бобовые больше нуждаются в молибдене по сравнению с представителями других семейств. Калий в некоторых случаях и в небольших количествах может быть заменен рубидием или цезием. Бериллий может заменить магний для некоторых грибов и частично для томатов. Не все элементы, необходимые для жизни растений, являются таковыми для животных. Так, по-видимому, для животных не нужен бор. Они больше нуждаются в натрии, чем в калии. Установлено, что для животных необходимы йод и кобальт. Такие различия в реакции на элементы питания различных организмов для физиолога очень важны, так как дают возможность выяснить, какую роль играет данный элемент. Так, если бор не нужен животным, то, следовательно, его функция должна быть связана со специфическими особенностями растительного организма.

Поглощение минеральных веществ и их транспорт в растении.

Все неорганические питательные вещества поглощаются в форме ионов,

содержащихся в водных растворах. Поглощение ионов клеткой начинается с их взаимодействия с клеточной стенкой. Ионы могут частично локализоваться в межмицеллярных и межфибриллярных промежутках клеточной стенки, частично связываться и фиксироваться в клеточной стенке электрическими зарядами.

Поступившие ионы легко вымываются. Объем клетки, доступный для свободной диффузии ионов, получил название свободного пространства. Свободное пространство включает межклетники, клеточные стенки и промежутки, которые могут возникать между клеточной стенкой и плазмалеммой. Иногда его называют кажущееся свободное пространство (КСП). Термин "кажущееся" означает, что его объем зависит от объекта и природы растворенного вещества. КСП занимает в растительных тканях 5-10 % объема. Свободное пространство всего растения получило название апопласт, в отличие от симпласта - совокупности протопластов всех клеток.

Поглощение и выделение веществ в КСП - физико-химический пассивный процесс, не зависимый от температуры и ингибиторов энергетического и белкового обменов. Клеточная стенка обладает свойствами ионообменника, так как в ней адсорбированы ионы H^+ и HCO^- , обменивающиеся в эквивалентных количествах на ионы внешнего раствора. В клеточную стенку входят амфотерные белковые соединения, заряд которых меняется при изменение pH. Поэтому адсорбция ионов зависит от величины pH. Из-за преобладания отрицательных фиксированных зарядов в клеточной стенке происходит первичное концентрирование катионов (особенно двух- и трехвалентных).

Для того, чтобы проникнуть в цитоплазму и включиться в обмен веществ, ионы должны пройти через плазмалемму. Транспорт ионов через мембрану может быть пассивным и активным. Пассивное поглощение не требует затрат энергии и осуществляется путем диффузии по градиенту концентрации вещества, для которого плазмалемма проницаема. Пассивное передвижение ионов определяется не только химическим потенциалом μ, как это имеет место при диффузии незаряженных частиц, но и электрическим потенциалом ε. Оба потенциала объединяют в виде электрохимического потенциала $\bar{\mu}$: $\bar{\mu} = \mu + nF\varepsilon$, где μ - химический, ε - электрический, $\bar{\mu}$ - электрохимический потенциалы, n - валентность иона, F - константа Фарадея. Любая разность электрических потенциалов, которая возникает на мембранах, вызывает соответствующее перемещение ионов.

Электрический потенциал на мембране - трансмембранный потенциал может возникнуть по следующим причинам: 1) если поступление ионов идет по градиенту концентрации, но благодаря разной проницаемости мембраны с большей скоростью поступают катионы, чем анионы. В силу этого на мембране возникает разность электрических потенциалов, что приводит к диффузии противоположно заряженного иона; 2) при наличии на внутренней стороне мембраны белков, фиксирующих определенные ионы. За счет фиксированных зарядов создается дополнительная возможность поступления ионов противоположного заряда; 3) в результате активного транспорта либо катиона, либо аниона, в этом случае противоположно заряженный ион может передвигаться пассивно по градиенту электрического потенциала.

Активный транспорт - это транспорт, идущий против электрохимического градиента с затратой энергии, выделяющейся в процессе метаболизма. В определенных пределах с повышением температуры скорость активного поглощения веществ возрастает. В отсутствие кислорода, в атмосфере азота поступление ионов резко тормозится. Под влиянием дыхательных ядов, таких как цианистый калий, окись углерода, и ингибиторов дыхания, таких как 2,4-динитрофенол, азид натрия, транспорт ионов ингибируется. С другой стороны, увеличение содержания АТФ усиливает процесс поглощения.

Опыты, проведенные на искусственных липидных мембранах, показали, что перенос ионов может происходить под влиянием некоторых антибиотиков - ионофоров, вырабатываемых бактериями и грибами. В одних случаях катион входит во внутреннюю полость молекулы ионофора. Образованный комплекс диффундирует через мембрану во

много раз быстрее по сравнению со свободным ионом. Ионофоры другого типа взаимодействуют с мембранами, образуя в них поры.

Активный транспорт ионов через мембрану осуществляется с помощью переносчиков. Ион реагирует со своим переносчиком на поверхности плазмалеммы. Комплекс переносчика с ионом подвижен в самой мембране и передвигается к ее внутренней стороне. Здесь комплекс распадается и ион освобождается во внутреннюю среду, а переносчик передвигается к внешней стороне мембраны. Подтверждением наличия переносчиков служит тот факт, что при увеличении концентрации солей в окружающем растворе скорость поступления солей сначала возрастает, а затем остается постоянной. Это объясняется ограниченным числом переносчиков. Переносчики специфичны, то есть участвуют в переносе только определенных ионов и, тем самым, обеспечивают избирательность поступления.

Транспорт с участием переносчиков может идти по градиенту электрохимического потенциала. Это пассивный транспорт, но благодаря переносчикам он идет с большей скоростью, чем обычная диффузия и этот процесс носит название облегченной диффузии.

Активный транспорт ионов идет с потреблением энергии, аккумулированной в АТФ. Для использования энергии АТФ должна быть гидролизована: АТФ + НОН $\rightarrow$ АДФ + $Ф_н$. Этот процесс катализируется ферментом аденозинтрифосфатазой (АТФазой). АТФаза обнаружена в мембранах различных клеток. Транспортные АТФазы являются высокомолекулярными липопротеидами с мол. массой 200 - 700 кД. Для растений большое значение имеет H^+-АТФаза (водородный насос или водородная помпа), которая осуществляет перенос протонов через мембраны, используя энергию гидролиза АТФ. H^+- АТФаза - это одиночный полипептид с массой несколько большей 100 кД. Его содержание в плазмалемме растительных клеток достигает 15 % от общего количества белка. Перенос ионов водорода сопровождается переносом катионов в обратном направлении. Такой процесс называется антипорт. Вместе с протоном могут двигаться анионы - симпорт. Освобождаемая при распаде АТФ энергия используется для изменения конфигурации самой АТФазы, благодаря чему участок фермента, связывающий определенный ион, поворачивается и оказывается по другую сторону мембраны. Также выделены низкомолекулярные транспортные белки пермеазы (10 - 45 кД), лишенные ферментативной активности.

Пройдя через плазмалемму, ионы поступают в цитоплазму, где включаются в метаболизм клетки. Внутриклеточный транспорт ионов осуществляется благодаря движению цитоплазмы и по каналам эндоплазматического ретикулума. Ионы попадают в вакуоль, если цитоплазма и органеллы уже насыщены ими. Для того, чтобы попасть в вакуоль, ионы должны преодолеть еще один барьер - тонопласт. Транспорт ионов через тонопласт совершается также с помощью переносчиков и требует затраты энергии. Переносчики, расположенные в тонопласте, имеют меньшее сродство к ионам идействуют при более высоких концентрациях ионов по сравнению с переносчиками плазмалеммы. В тонопласте была идентифицирована особая H^+-АТФаза. Она не тормозится диэтилстильбестролом – ингибитором H^+-АТФазы плазмплеммы.

Поступление питательных солей в корневую систему носит частично активный характер, связанный с метаболизмом. Об этом свидетельствуют следующие особенности поступления: способность растений к избирательному концентрированию веществ; относительная независимость поступления воды и солей; зависимость от дыхания и фотосинтеза; ускорение процесса под влиянием температуры и света. Необходимо учитывать, что часто трудно провести границу между пассивным (не связанным с затратой энергии) и активным (связанным с затратой энергии) поступлением.

В корневой системе различают два объема — апопласт и симпласт. Тот факт, что оба эти объема участвуют в поглощении солей, был доказан в опытах с меченой серой (Э. Эпстайн). Отрезанные корневые системы ячменя погружали в раствор, содержащий сульфат (S042-), меченный по сере (35S). В одной пробе корней было определено

количество серы, поглощенной в течение одного часа. Другую пробу после часового пребывания в растворе помещали в раствор CaS04, не содержащий меченой серы. Сначала 35S быстро обменивалась и выходила в окружающий раствор, затем обмен прекращался. В дальнейшем 35S в раствор больше не выходила. Та часть серы, которая быстро обменивалась, была легкодиффундирующая, поступившая пассивным путем. Оставшаяся часть 35S в растении, очевидно, проникла внутрь клетки через мембрану. Большинство исследователей считают, что объем свободного пространства составляет 5—10% от всего объема корневой системы. В свободное пространство корня входит поверхность клеточных стенок и система межклетников, сосуды ксилемы.

Корни поглощают вещества из почвенного раствора (водная фаза) и при контакте с частицами ППК — почвенного поглощающего комплекса (твердая фаза почвы). ППК — это мелкодисперсная коллоидная часть почвы, смесь минеральных (алюмосиликатных) и органических (гуминовых) соединений. Большая часть коллоидов почвы заряжена отрицательно, на их поверхности в адсорбированном (поглощенном) состоянии находятся катионы. Некоторая часть коллоидов почвы в определенных условиях может быть заряжена положительно, поэтому на них в поглощенном адсорбированном состоянии будут находиться анионы. Обменные катионы и анионы — один из важнейших источников питания для растений. Катионы и анионы, находящиеся в поглощенном состоянии на частицах почвенного поглощающего комплекса, могут обмениваться на ионы, адсорбированные на поверхности клеток корня. Так может осуществляться поступление катионов К+, Са2+, Na+ в обмен на протоны, а также анионов N03-, Р043- и других в обмен на НС03- или анионы органических кислот. Особенно эффективно идет поглощение при контактном обмене, при котором происходит обмен ионами без перехода их в раствор. Поглощенные ионы адсорбируются на поверхности клеточных оболочек ризодермы. Из адсорбированного состояния ионы могут по коре корня передвигаться двумя путями: по апопласту и симпласту. При поступлении в симпласт ионы проникают через мембрану и далее передвигаются по плазмодесмам к сосудам ксилемы. Однако такие большие молекулы как белки не могут преодолеть пространство в плазмодесмах, поэтому имеются специальные механизмы. Поступление ионов через мембрану происходит с помощью переносчиков как пассивно, по градиенту электрохимического потенциала, так и активно, с ис-пользованием метаболической энергии. Механизм этого процесса и роль транспортных белков подробно разбирались выше.

Ток воды с растворенными веществами, движущийся по свободному пространству (апопласту), как бы омывает все клетки коры. На всем этом пути могут наблюдаться адсорбция веществ клеточными стенками, поступление ионов в клетки через соответствующие мембраны и включение их в обмен веществ, т. е. метаболизация. Необходимо учесть, что на пути движения по апопласту имеется преграда в виде клеток эндодермы с поясками Каспари. Передвижение через клетки эндодермы возможно, по- видимому, только через цитоплазму. Даже если признать наличие в стенках клеток эндодермы промежутков для свободной диффузии, то они настолько малы, что вещества не могут через них проникнуть. В связи с этим перенос ионов через мембраны клеток эндодермы необходим и также осуществляется с помощью переносчиков. В целом между апопластом и симпластом в корневой системе происходит непрерывное взаимодействие и обмен питательными солями. По мнению некоторых исследователей, основным для транспорта ионов является симпластный путь, отличающийся от апопластного большей эффективностью и возможностью осуществлять метаболическую регуляцию. В осуществлении этого большая роль принадлежит осморегулирующей функции вакуолей. Вопрос, что является движущей силой, заставляющей клетки корня секретировать ионы в сосуды ксилемы, является спорным. Имеется мнение, что клетки, расположенные около сосудов ксилемы, обладают более низкой метаболической активностью по сравнению с более удаленными благодаря меньшему содержанию в них кислорода. В силу низкой интенсивности дыхания эти клетки не удерживают соли и отдают их в сосуды ксилемы.

Затем соли вместе с водой благодаря градиенту водного потенциала поднимаются по сосудам вверх (массовый ток). Последние биохимические исследования показывают, что важную роль в переносе ионов в ксилему имеют паренхимные клетки ксилемы. Плазмалемма этих клеток содержит протонные помпы, водные каналы и различные ионные каналы, которые специализированы в поступлении и отдаче веществ. Так, в паренхиме идентифицированы два типа ионных каналов: К-специфичные и неспецифичные. Эти каналы регулируются благодаря мембранному потенциалу и концентрации калия. Из этих данных следует, что транспорт ионов из паренхимы в сосуды ксилемы находится под контролем обмена веществ путем регуляции Н+-АТФазы плазмалеммы и ионных каналов.

Основные пути синтеза и распада важнейших органических соединений.

Физиологические и биохимические процессы в зеленом растении связаны с углеводами. Они составляют 75-80% сухого вещества растительного организма и служат основным питательным и скелетным материалом и тканей растения.

В прорастающих семенах и набухающих почках происходят процессы мобилизации запасных веществ. Наиболее характерная черта этих процессов – распад сложных запасных веществ на более простые. Эти реакции происходят с присоединением воды и относятся к типу гидролитических.

Крахмал на 96,6% состоит из полисахаридов двух типов – *амилозы* и *амилопектина*. Превращение крахмала в сахар происходит под влиянием фермента амилазы. Более детальное изучение фермента показало, что это смесь двух ферментов – α – и β – амилазы, которые действуют параллельно и расщепляют крахмал до декстринови мальтозы.

Количество амилазы в семени, находящимся в состоянии покоя, незначительно, но с прорастанием оно возрастает. Центром образования амилазы является зародыш, в частности алейроновый слой, окружающий эндосперм. Образующиеся ферменты α – амилаза и β – амилаза диффундируют в ткани эндосперма и вызывают расщеплениекрахмала. Осахаривание крахмала в эндосперме идет до конца в том случае, когда он находится в тесном контакте с молодым побегом, который непрерывно поглощает и использует сахар, образующийся при гидролизе.

Под действием фермента цитазы растворяется гемицеллюлоза. Цитаза вырабатывается также зародышем.

Кроме ферментов, расщепляющих полисахариды, при прорастании действуют ферменты, которые гидролизируют дисахариды и гликозиды.

Синтез полисахаридов высшего порядка и олигосахаридов происходит в процессе трансгликозидирования, т.е. реакции переноса гликозидных остатков с участием ферментов гликозилтрансфераз.

Превращение азотистых веществ в растении идет следующим образом:

$$Белки \longrightarrow аминокислоты \longrightarrow органические\ кислоты \xrightarrow{+аммиак} аминокислоты \longrightarrow белки$$

В почве из всех усваиваемых соединений азота в наибольших количествах находятся нитраты. Они хорошо используются растениями. Между тем в аминокислотах,а следовательно и в белках азот находится в восстановленной форме – в виде NH_2 или NH- группы, отсюда ясно, что растения вынуждены прежде всего восстанавливать нитраты.

При прорастании семян и последующем росте ростка и корней происходит, значительные изменения в составе азотистых соединений семени.

Происходит распад белков и нуклеиновых кислот в эндосперме или семядолях. Это необходимо для того, что бы белки смогли перейти в легкоусвояемую форму и переместиться из эндосперма или семядолей к растущим частям зародыша. Распад белка происходит под действием ферментов, активность которых в прорастающем семени резко возрастает.

Распад нуклеиновых кислот идет под действием ферментов: РНК-азы, ДНК-азы, полинуклеотидфосфорилазы.

Следствием распада белков и нуклеиновых кислот является появление значительных количеств свободных аминокислот и амидов. Эти «лишние» аминокислоты при участии ферментов оксидаз расщепляются далее на аммиак и безазотистые соединения.

Кроме распада в семядолях и эндосперме идут синтетические процессы. Так в растущих органах растений ведущим процессом является биосинтез белка и нуклеиновых кислот, связанный с ростом и развитием растения. Помимо участия в биосинтезе аминокислоты подвергаются окислительному дезаминированию, приводящему к образованию соответствующих кетокислот и ионов аммония. Дезаминирование аминокислот осуществляется путем обратимого действия дегидрогеназ, которые катализируют не только синтез, но и распад аминокислот.

Физиологические основы диагностики обеспеченности растений элементами минерального питания.

Во многих случаях при недостатке элементов минерального питания у растений появляются характерные симптомы. В ряде случаев эти признаки голодания могут помочь установить функции данного элемента, а также необходимость его дополнительного внесения в почву. Симптомы голодания зависят также от способности передвижения данного питательного элемента по растению. Все элементы по их способности передвигаться по растению можно подразделить на две группы. Соединения таких элементов, как N, P, S, K, Mg и некоторые другие, легко передвигаются, и растение способно к их вторичному использованию. В случае недостатка какого-либо из этих элементов они передвигаются из более старых к более молодым органам. В силу этого симптомы голодания проявляются, в первую очередь, на старых листьях. Вместе с тем такие элементы и их соединения, как Ca, Fe, B плохо передвигаются по растению. Эти элементы неспособны к вторичному использованию, в силу чего они накапливаются в закончивших рост и особенно стареющих органах. Симптомы голодания проявляются в отношении этих элементов, в первую очередь, на самых молодых листьях и органах. Рассмотрим коротко внешние признаки голодания в отношении отдельных элементов.

Азот. Наиболее ярким признаком недостатка азота является пожелтение листьев, связанное с недостатком хлорофилла. У некоторых растений наблюдается усиленный синтез антоциана и в связи с этим появление красноватого оттенка черешков и жилок листьев. При резком недостатке азота листья преждевременно опадают.

Фосфор. При фосфорном голодании на листьях, незрелых плодах появляются мертвые некротические пятна. Окраска листьев становится голубовато-зеленая или темно- зеленая, в некоторых случаях наблюдается накопление красного пигмента — антоциана. Стебли дефицитных по фосфору растений характеризуются слабым развитием проводящей системы.

Калий. При недостатке калия на листьях проявляются хлоротические (белые) пятна. Некротические участки, края и концы листьев часто скручиваются.

Магний. Поскольку магний входит в состав хлорофилла, то первым признаком голодания является интенсивное пожелтение паренхимы листа. В первую очередь теряют окраску клетки паренхимы листа между жилками.

Сера. Признаки серного голодания очень близки к тем, которые наблюдаются при недостатке азота. Листья желтеют, появляется антоциановая окраска. Однако, в отличие от азота, эти признаки появляются, прежде всего, на молодых листьях.

Кальций. При недостатке кальция повреждаются и отмирают, в первую очередь, меристематические зоны стебля, корня и листьев. В свою очередь это тормозит процессы роста. Для Садефицитных растений характерны укороченные корни бурой окраски, мелко скрученные листья, стенки клеток становятся жесткими.

Железо. Недостаток железа вызывает интенсивный хлороз листьев, в первую очередь молодых. Характерным является то, что хлороз проявляется в пространстве между жилками, при этом желтая поверхность листьев покрыта сеткой зеленых жилок.
Марганец. При недостатке марганца на листьях появляются желтые и некротические пятна — точечный хлороз листьев. Особенно чувствительны к недостатку марганца хлоропласты. В них происходит разрушение хлорофилла и крахмальных зерен (нарушена структура).
Медь. При недостатке меди белеют и отмирают кончики листьев. Затем хлорофилл разрушается по краям листовой пластинки. Листья теряют тургор. Затем все растение завядает. Листья и плоды плодовых деревьев покрываются бурыми пятнами, появляется суховершинность.
Цинк. Недостаток цинка приводит к уменьшению размеров листьев и к изменению их формы. Листорасположение принимает розеточную форму, междоузлия укорачиваются, на листьях проявляется хлороз.
Бор. При недостатке бора первый симптом — это отмирание точки роста, останавливается рост побегов и корней, листовые пластинки утолщаются, скручиваются, становятся ломкими, цветки не образуются, нарушается развитие сосудистой системы, клетки плохо дифференцируются. Разрушение внутренних тканей приводит к ряду заболеваний: у сахарной свеклы — «гниль сердечка», затвердевание плодов у яблони и др. Недостаток бора меньше сказывается на семействе злаковых.
Молибден. При недостатке молибдена листья по краям приобретают серую, а затем коричневую окраску, теряют тургор, а затем ткани листа отмирают и остаются только жилки в виде хлыстиков.

Физиологические основы применения удобрений.
Рациональное внесение питательных веществ в виде удобрений — мощный фактор повышения урожайности растений. Особое значение это приобретает при развитии интенсивных технологий возделывания сельскохозяйственных культур. Однако необходимо учитывать, что завышенные дозы удобрений представляют не только бесполезную их трату, но могут привести к ряду весьма вредных последствий. Прежде всего, это может создать повышенную концентрацию почвенного раствора. Большинство культурных растений чувствительны к этому показателю. Повышение содержания какой- либо питательной соли может оказать непосредственное токсическое действие на растительный организм. Наконец, повышенное содержание солей в растении может ухудшать качество сельскохозяйственной продукции. Для установления обоснованных норм удобрений необходимо учитывать наличие питательных веществ в почве, потребности данного растения и свойства вносимых удобрений.
Растения резко различаются по содержанию, а следовательно, и по потребности в питательных веществах, по темпам их поступления, по усвояющей способности корневых систем. Растения с растянутым ходом поступления питательных веществ (в течение всего вегетационного периода), как правило, менее требовательны к удобрениям по сравнению с растениями со сжатым периодом поступления. Так, например, растения льна поглощают все необходимые вещества в течение 15 суток. Естественно, именно в этот период лен особенно требователен к содержанию питательных веществ в почве. Необходимо помнить, что с помощью удобрений можно регулировать не толь¬ко массу урожая, но и его качество. Так, для получения зерна пшеницы с высоким содержанием белка необходимо прежде всего внесение азотных удобрений, тогда как для получения продуктов с высоким содержанием крахмала (например, зерна пивоваренного ячменя или клубней картофеля) прежде всего надо улучшить питание фосфором и калием.
Важное значение имеет состав корневых выделений. Растения с кислыми корневыми выделениями (такие, как люпин, гречиха, горчица) могут усваивать фосфор из нерастворимой соли $Ca_3(P04)_2$. Важное значение в этом отношении имеет и повышенная

потребность указанных растений в кальции. Обменивая Ca^{2+} на H^{+} эти культуры обладают способностью переводить фосфат в растворимую форму. В этом случае можно применять в качестве удобрения фосфоритную муку. Применение фосфоритной муки возможно также на кислых почвах или в сочетании с физиологически кислыми удобрениями. Известно, что многие питательные соли вносятся с дополнительным ионом, например KCl содержит не только K^{+}, но и Cl^{-}. Между тем Cl-, хотя и необходим в небольших количествах, однако тормозит синтез крахмала и тем самым ухудшает качество картофеля. Как уже упоминалось, избыточное накопление нитратов в растениях может быть вредно для человека. Важное значение имеет правильное установление сроков и способов внесения удобрений. Так, с физиологической точки зрения оправдано внесение гранулированных удобрений, создающих местные очаги с повышенной концентрацией питательных веществ. Это, с одной стороны, уменьшает соприкосновение питательных солей с почвой, а с другой — повышает их усвоение растением в результате способности корней расти по направлению питательных веществ (хемотропические изгибы). С физиологической точки зрения весьма существенное значение имеет внесение питательных веществ на протяжении вегетационного периода (подкормки). Это позволяет регулировать соотношение питательных веществ в зависимости от фазы развития растения и условий среды. Известно, что в осенний период для озимых культур не рекомендуется вносить азотные удобрения, так как они усиливают ростовые процессы, снижая устойчивость растений.

В осенний период должно быть усилено фосфорное питание. Вместе с тем весной очень благоприятное влияние оказывает подкормка азотом. В ряде случаев полезны внекорневые подкормки, основанные на способности клеток листьев поглощать минеральные соли. В этом случае можно воздействовать не-посредственно на процессы, протекающие в листе. Как показывает практика, с помощью внекорневых фосфорных подкормок, проведенных незадолго до уборки, оказалось возможным усилить отток ассимилятов из листьев сахарной свеклы к корнеплодам и тем самым увеличить ее сахаристость. Ведущими в определении рационального питания растений были иостаются вегетационные и особенно полевые опыты. Именно эти опыты позволяют учесть все составляющие комплекса: почва — растение — удобрения. Поскольку на большинстве почв растения в первую очередь нуждаются в трех элементах питания — азоте, фосфоре, калии, то в простейшем случае опыт может быть заложен по схеме, включающей 5 вариантов:

1) контроль без удобрений;
2) N (внесение азотных удобрений);
3) P (внесение фосфорных удобрений);
4) K (внесение калийных удобрений);
5) NPK (сочетание всех трех видов удобрения).

Полевые опыты обязательно должны проводиться в определенной повторности результаты подвергаться статистической обработке. Наряду с решением агрономических задач такие опыты могут иметь обучающий характер, и их следует применять как на агробиостанциях вузов, так и на пришкольных участках. В настоящее время широко применяется метод программирования урожая. Это требует расчета норм удобрений, исходя из заданного урожая. При этом должно учитываться:

1) вынос питательных веществ данной культурой;
2) использование питательных веществ почвы данным растением;
3) нормы удобрений.

Важно подчеркнуть при этом, что при планировании урожая той или иной культуры должны быть учтены возможности снабжения водой (транспирационные коэффициенты), а также уровень фотосинтетической деятельности листового аппарата. Наивысшая эффективность удобрений может быть достигнута при оптимальном течении фотосинтеза и достаточном снабжении водой.

Физиологические основы роста и развития растений

Понятия о росте, развитии и онтогенезе растений.

Онтогенез (жизненный цикл) высшего растения – это жизнь растения с момента возникновения оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) или воз-никновения зачаточной почки, дающей начало органам вегетативного размножения, до естест-венной смерти.

Онтогенез – это комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растений от возникновения из оплодотворенной яйцеклетки, зачаточной или вегетативной почки и до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией наследственной генетической программы развития организма в конкретных условиях внешней среды.

По продолжительности онтогенеза растения делятся на однолетние, двулетние и многолетние. Однолетние растения подразделяются на эфемеры – растения, онтогенез которых завершается в 3-6 недель; яровые – растения, вегетационный период которых начинается весной или летом и завершается в это же лето или осенью; озимые – растения, вегетация которых начинается осенью и заканчивается летом или осенью следующего года.

Двулетние растения в первый год жизни образуют вегетативные и зачатки генеративных органов, во второй год проходят цветение и плодоношение. Многолетние растения имеют продолжительность онтогенеза от 3-10 до нескольких десятков лет.

Однолетние и двулетние растения относятся к группе монокарпических, однократно плодоносящих растений и после плодоношения погибают. У поликарпических растений плодоношение повторяется ряд лет. После плодоношения отмирает побег или часть побега, реже одни плодоножки. Деление растений на монокарпические и поликарпические условно.

Для характеристики онтогенеза растений используют понятия «рост» и «развитие». Рост и развитие интегрируют все физиологические функции и взаимодействие растительного организма с внешней средой.

Рост- это новообразование цитоплазмы и клеточных структур, приводящее к увлечению числа и размеров клеток, тканей, органов и всего растения в целом. Рост растений нельзя рассматривать как чисто количественный процесс. Так, появляющиеся побеги, листья качественно отличаются друг от друга.

Развитие – качественные изменения живых структур, обусловленные прохождением организмом жизненного цикла.

Процессы роста и развития тесно взаимосвязаны. Однако быстрый рост сопровождается медленным развитием и наоборот.

Показателем темпов развития служит переход растений к репродукции. Показатели темпов роста – скорость нарастания массы, объема, размеров растения.

Периодизация онтогенеза

1.Вегетативный период

- интенсивно образуется вегетативная масса

-усиленно растет корневая система

-происходят кущение и ветвление

-закладываются органы цветка

2.Репродуктивный период

- Изменяется характер физиологических и биохимических процессов

прекращается рост стебля

уменьшается влажность вегетативных органов

-происходит перераспределение пластических веществ

Возрастные периоды

1. Эмбриональный (от образования зиготы до созревания семян)

2. Ювенильный (прорастания семян или органов вегетативного размножения и формирование вегетативных органов)
3. Зрелость(появление зачатков цветков, формирование репродуктивных органов)
4. Размножение (однократное или многократное образование плодов)
5. Старение (преобладание процессов распада и малоактивности структур)

Фенологические фазы

Фенологические фазы - отличаются четко выраженными морфологическими измененияmирастений

Правила органогенеза побегов цветковых растений (по Ф.М.Куперман):

Правило первое

Единство органогенеза побегов цветковых растений выражается в последовательностипрохождения двенадцати этапов органогенеза.

Последовательное развитие и переход к новому этапу проходит по спирали, на каждом витке которой можно наблюдать процессы, присущие новому этапу, и одновременно затухание органообразовательных процессов, характерных для предыдущего этапа.

Правило второе. Продолжительность II этапа органогенеза побегов определяет морфологические типы растений и коррелирует с их долголтинм.

Правило третье.

Соотношение побегов с различными жизненными циклами этапов органогенеза (завершенный, незавершенный, прерванный) характеризуют морфофизиологические структуры жизненных форм растений. Соотношение побегов с завершенным
и незавершенным циклами этапов органогенеза:
однолетние растения – от 1:5 до 1:20;
многолетние древесные – от 1:50 до 1:500.

Правило четвертое.

Асинхронность в прохождении одноименных этапов органогенеза побегами разных порядков определяет ярусную изменчивость (разнокачественность) вегетативных игенеративных органов.

Правило пятое или закон редукции метамеров.

Органы, отстающие в развитии при «забеге» онтогенетически «старших» органов больше чем на 2-3 этапа орга-ногенеза, приостанавливаются в развитии, а затем отмирают или переходят в состояние покоя.

Правило шестое.

Формирование и рост стебля, его междоузлий, листьев,
корневой системы коррелятивно связаны с прохожде-нием этапов органогенеза побега.

Правило седьмое.

Типичный морфогенез, как и реализация потенциальной продуктивности, определяетсястепенью оптимизации условий, необходимых для прохождения этапов органогенгеза.

Правило восьмое. Последовательность прохождения этапов органогенеза побегов цветковых растений отражает закономерное онтогенетические изменения физиолого- биохимических процессов.

Правило девятое. Реакции растений на действие одноименных факторов внешней среды на разных этапах органогенеза неравнозначны

Правило десятое. Действие каждого фактора на том или ином этапе органогенеза можно наблюдать в условиях незначительно отклоняющихся от оптимума. При этом эффект действия любого фактора в первую очередь проявляется в изменении продолжительности одного или нескольких этапов органогенеза.

Клеточные основы роста и развития растений.

Меристематические ткани

Апикальные меристемы. Локализуются на полюсах зародыша, кончике корешка и почечке. Первичны, образуют конусы нарастания корня и побега

Латеральные меристемы. Располагаются поокружности осевых органов, образуя цилиндры, имеющие на поперечных срезахвид колец. Обеспечивают утолщение корня и стебля.
Первичные-прокамбий, перицикл, вторичные-камбий, феллоген.
Интеркалярные меристемы. Располагаются в основаниях междоузлий, черешков листьев. Фазы роста клетки:
-эмбриональная
-растяжения
- дифференциации
- старения и отмирания

Для эмбриональной фазы характерно:
-Деление клеток, увеличение массы их протоплазмы и ядра
-Клетки мелкие, с очень тонкими стенками, вакуолей нет или зачаточные
-Интенсивный обмен веществ
-Необходимы витамины, аминокислоты и пуриныДля
фазы растяжения характерно:
-Рост происходит благодаря увеличению вакуоли, растягивающей клетку. Вода поступает осмотически, концентрация клеточного сока повышается за счет сахаров, аминокислот, ионов. Быстрое увеличение – в 50 – 100 раз.
-Условием роста клеточной стенки является ее разрыхление, связанное с действием ауксина. Рост клеточной стенки обеспечивается новообразованием составляющих ее полимеров.
-В конце фазы - лигнификация клеточных стенок, повышается содержание фенольных ингибиторов и абсцизовой кислоты, снижается содержание ауксина.
-Максимальная интенсивность аэробного дыхания и поглотительная активность, минимальная устойчивость к неблагоприятным факторам среды.
Для фазы дифференциации характерно:
-Клетка начинает превращаться в специализированную, что является следствием дифференциальной активности их генов. Важную роль в этом процессе играют фитогормоны, особенно ауксин.
-Большие изменения в клеточной стенке: откладываются новые слои целлюлозы, включаются лигнин и суберин.
-После дифференцировки клетка выполняет функции, заложенные в ее организации.
Для фазы старения и отмирания характерно:
-гидролитические процессы преобладают над синтетическими;
- снижается содержание РНК, белков, повышается активность пероксидазы и кислых протеаз, проницаемость мембран, разрушаются хлорофилл и хлоропласты;

-уменьшается поступление ауксина, цитокинина, гиббереллина, увеличивается содержание этилена и абсцизовой кислоты.

Общая характеристика и особенности действия фитогормонов на рост тканей и органом, формирование плодов и семян, взаимодействие фитогормонов.

Фитогормоны – соединения, с помощью которых осуществляется взаимодействие органов и тканей и которые необходимы для запуска и регуляции физиологических и морфогенетических программ растений.
Фитогормоны подразделяют на:

1. ауксины - соединения преимущественно индольной природы;
2. гиббереллины, которые являются тетрациклическими карбоновыми кислотами;
3. цитокинины – производные 6-аминопурина;
4. абсцизовая кислота и ее производные – соединения терпеновой природы;
5. этилен – гормональный фактор, газ $H_2C{=}CH_2$.

В общем смысле ауксины, гиббереллины и цитокинины являются стимуляторами роста растений, тогда как абсцизовая кислота и этилен – ингибиторы роста растений.

Общие свойства фитогормонов:

- синтезируются в одном из органов растения (молодые листья, почки, верхушки корней и побегов) и транспортируются в места, где они активируют процессы органогенеза и роста;
- синтезируются и функционируют в растении в микроколичествах;
- им свойственны регуляторные функции;

Передвижение ауксина в растении

- Транспорт ауксина – активный процесс: он проходит по клеткам флоэмы, в основном вниз по стеблю к кончику корня. Латеральное передвижение ауксина происходит в верхушках колеоптилей (стеблевая ткань) в ответ на свет. Оно заключается в передвижении ауксинов из освещенной части верхушки колеоптиля в затемненную часть.
- Латеральное передвижение ауксина в стебле происходит также в ответ на действие силы тяжести. Аналогичное явление происходит и в корне.
- Передвижение ауксина в стебле и корне поляризовано, т.е. ауксины обычно быстрее перемещаются по продольным осям растения в одном направлении, чем в другом. Однако это направление различно в разных частях растения. Ауксины передвигаются медленно – 5-15 мм/час.
- Скорость передвижения ауксина зависит от интенсивности дыхания тканей и температуры – при увеличении на каждые 10^0С она обычно возрастает в три раза.
- Передвижение ауксинов может быть временно приостановлено с помощью наркотиков (хлороформ), после снятия анестезии транспортировка восстанавливается.

Передвижение гиббереллинов в растении

- Гиббереллины могут передвигаться по флоэме и ксилеме.
- Гиббереллины, передвигаются по молодым, растущим тканям, например, верхушкам корней, побегов и незрелых листьев.
- Гиббереллины не проявляют полярности транспорта, характерного, например, для ауксина.
- Скорость передвижения гиббереллинов – около 5 см/час.

Передвижение цитокининов в растении

- Из корней цитокинины пассивно транспортируются в надземные органы растений по ксилеме.
- Скорость передвижения цитокининов составляет 10-50 см/час.

Передвижение АБК в растении

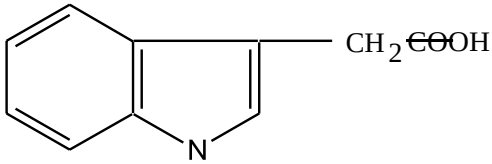
- Экзогенно введенная АБК способна быстро проникать в ткани и способна распространяться по растению во всех направлениях.
- Транспорт АБК от клетки к клетке протекает медленно и не является полярным.
- АБК перемещается в составе ксилемного и флоэмного токов, главным образом в направлении очагов высокой меристематической активности и замыкающих клеток устьиц.
- АБК, синтезируемая в корневом чехлике, базипетально перемещается по тканям центральной сосудистой зоны.

Передвижение этилена по растению

- Этилен свободно диффундирует по межклеточникам в окружающую среду.
- Этилен не перемещается в растении на большие расстояния, поэтому место действия его близко к тому, где от синтезируется.

- Предполагают, что транспортной формой этилена является аминоциклопропанкарбоновая кислота, перемещающаяся в растении с транспирационном током.

Ауксины



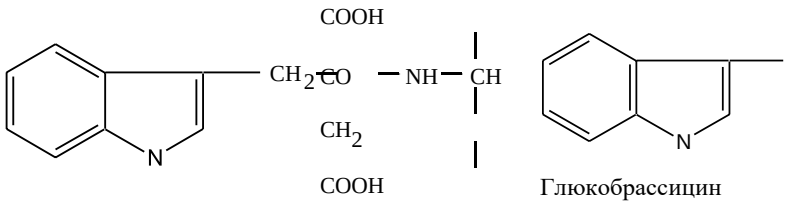
β–Индолилуксусная кислота

Индолилуксусная кислота (гетероауксин) применяется для ускорения образования корнейу черенков различных растений, например, цитрусовых, и их более быстрого укоренения.

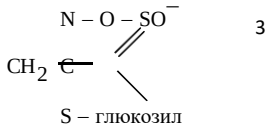
В настоящее время синтезирован ряд ауксинов, так же, как и ИУК, очень сильно ускоряющих образование корней у растений. Особенно большой активностью вэтом отношении обладает *β-нафтилуксусная кислота.*

Действие ИУК стимулируется рядом веществ: хлорогеновой кислотой, кверцетином и его производными – кверцитрином и рутином. Некоторые другие вещества растительного происхождения, как, например, кумаровая кислота и кумарин, наоборот, ослабляют действие ИУК. Оказалось, что вещества, подобные хлорогеновой кислоте, то есть стимулирующие действие ИУК, ингибируют особый разрушающий ее фермент – оксидазу β-индолилуксусной кислоты. Вещества же типа кумарина стимулируют действие этого фермента и таким образом ослабляют физиологическое действие β- индолилуксусной кислоты.

ИУК легко образует комплексы с белками, аминокислотами, сахарами и фенолами. При этом образуются физиологически инертные продукты, которые, как предполагают, представляют собой формы запаса гормона в покоющихся и слаборастущих частях растений. Среди таких производных ИУК в растениях найдены индолил-3- ацетиласпарагиновая кислота и гликозид – глюкобрассицин.



Индолил-3-ацетиласпарагиновая кислота

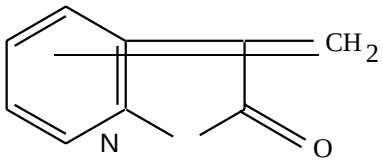


Глюкобрассицин

Ферментная система, окисляющая ИУК, найдена в тканях многих растений. Она содержит флавопротеид, участвующий в образовании H_2O_2 , и пероксидазу, которая с помощью H_2O_2 окисляет ИУК в физиологически неактивный 3-метиленоксиндол:

Метаболизм ауксина

- ИУК широко распространена в растительном мире от бактерий до высших



3-Метиленоксиндол

растений. У высших растений ее больше всего в развивающихся почках и листьях, вактивном камбие, в формирующихся семенах, в пыльце.

- В целом растении синтез ауксина наиболее интенсивен в верхушке главного побега. Его предшественником является аминокислота триптофан или триптамин. ИУК также может освобождаться из связанного состояния (из гликозидов, комплексов с аминокислотами и белками).

Физиология и биохимия действия ауксина

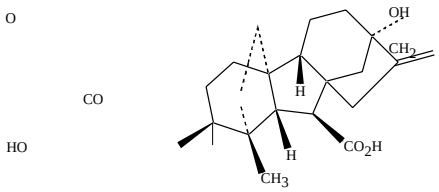
- Активизирует деление и растяжение клеток.
- Необходим для формирования проводящих пучков и корней.
- Способствует разрастанию околоплодника.
- Влияет на рост пыльцевых трубок.
- Максимальная стимуляция роста тканей наблюдается при разных концентрациях ИУК: например, для корней она составляет $5 \cdot 10^{-10}$ М, для почек – 10^{-9} М, для стеблей – 10^{-6} М.
- Ткани, обогащенные ауксином, обладают аттрагирующим действием, т.е. способны притягивать питательные вещества.
- Обработка ауксином задерживает процессы старения тканей и организмов.
- Уменьшение транспорта ауксина из листьев и завязей в черешок и плодоножку способствует прогрессивному старению листьев, вследствие чего усиливается продуцирование этилена, что приводит к разрастанию отделительного слоя и опадению листьев и завязей.
- Обуславливает явление апикального доминирования, т.е. тормозящее влияние апикальной почки на рост пазушных почек.
- Первостепенна роль ИУК – в ростовых движениях – тропизмах и настиях.
- Оказывают влияние на эластичную растяжимость клеточной стенки.
- Влияет на проницаемость для воды клеточных мембран.
- Участвует в изменении физических свойств цитоплазмы и энергетических условий.
- Оказывает влияние на синтетические процессы – прежде всего на синтез белка, нуклеиновых кислот и веществ клеточной оболочки.
- Тормозит переход к цветению короткодневных растений и стимулирует его у длиннодневных.

Содержание ауксинов в растениях (Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М., 1964)

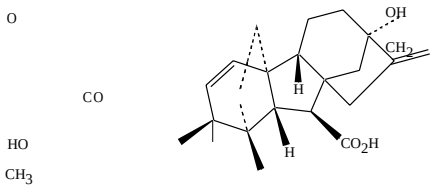
Растение	Ткань растения	Концентрация, экв. 1 мг гетероауксина на 1 кг сырой массы	Растение	Ткань растения	Концентрация, экв. 1 мг гетероауксина на 1 кг сырой массы
Кукуруза	эндосперм	105	Пшеница	эндосперм	22
Кукуруза	зерно	148	Овес	зерно	1
Рис	эндосперм	0,25	Турнепс	семена	0,25
Подсолнечник	стебель	0,74	Конопля	Листья и стебли	5,30
Свекла	семена	0,05	Конопля	разв. плоды	100
Ананас	листья	0,011	Фасоль	листья	0,008

Гиббереллины

Все гиббереллины – карбоновые кислоты. Чтобы различать их, им присвоилиноменклатурные номера: A_1, A_2 ….., A_n.



Гиббереллин A_1



Гиббереллин A_3 - Гиббереллловая кислота

Биологическая активность гиббереллинов представляет собой функцию от их структуры. Активность гиббереллинов измеряется с помощью специальных биотестов, большинство которых основано на 1) стимуляции роста проростков генетически карликовых сортов гороха, кукурузы и риса под действием гиббереллинов, 2) стимуляции под действием гиббереллинов роста салата и огурцов, 3) повышении α- амилазной активности в эндосперме семян злаковых (например, риса и ячменя) в ответ навоздействие гиббереллинов.

Метаболизм гиббереллинов

- Гиббереллины – большая группа соединений класса тетрациклических дитерпеноидов.
- Гиббереллины обнаружены у грибов, водорослей, высших растений. Наибольшее содержание гиббереллинов у высших растений – в незрелых семенах.
- Гиббереллины синтезируются главным образом в листьях, а также в корнях, свет стимулирует их образование.

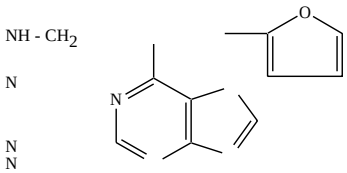
Физиология и биохимия действия

- Синтезируются особенно интенсивно в растущих апикальных стеблевых почках растений, в хлоропластах листьев, в формирующихся семенах, в зародыше прорастающих семян.
- Содержание гиббереллинов колеблется от 0,01 до 1,4 мг/кг сырой массы.
- Места действия гиббереллинов – апикальные и интеркалярные меристемы, где под влиянием этого фитогормона активизируется деление клеток.
- Наиболее типичное действие - удлинение стебля, что особенно прослеживается у карликовых растений. Например, генетическую карликовость кукурузы связывают с отсутствием способности к накоплению достаточного количества гиббереллинов в тканях.
- Под их влиянием происходит ускорение растяжения клеток, но слабое.
- Не стимулируют рост корня, а в повышенных концентрациях даже угнетают его.
- Обработка гиббереллинами выводит семена и клубни некоторых растений из состояния покоя.
- Активизируют ферменты, отвечающие за синтез фосфолипидов.
- При обработке гиббреллинами растений происходит повышение интенсивности дыхания, усиливается синтез целлюлозы, увеличивается количество простых сахаров за счет гидролитического расщепления крахмала.
- Ускоряют цветение длиннодневных растений, не действуют на короткодневные.
- Смещают пол растений в мужскую сторону (тыквенные, конопля).
- Влияют на регуляцию плодоношения: отмечено ускорение цветения и стимуляции образования партенокарпических плодов у томата и других растений.
- Задерживают старение плодов цитрусовых, восстанавливают их зеленую окраску.
- У многих видов ускоряют прорастание семян.

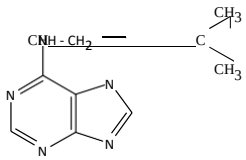
- Гиббереллины обладают высокой физиологической активностью - эффективные концентрации обычно измеряются миллиграммами на литр. Используют гиббереллины в виде растворов, которые по каплям наносят не верхушечные почки; применяется также опрыскивание растений растворами гиббереллинов и т.д. Обычно используют в виде 0,001% водного раствора.

Цитокинины

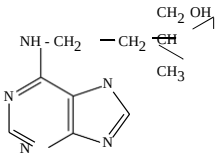
К числу особенно активных веществ из группы цитокининов относится кинетин, представляющий собой 6-фурфуриламинопурин. По-видимому, не содержится в растениях и является образующимся в лабораторных условиях продуктом деградации ДНК. В незрелых семенах кукурузы найден цитокинин, названный зеатином. Зеатин также найден в семяпочках хлопчатника, кокосовом молоке, пасоке явора.



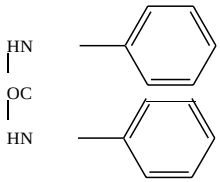
Кинетин



Зеатин



Дигидрозеатин



Дифенилмочевина

В растениях найден ряд производных зеатина, например дигидрозеатин, встречающийся в незрелых семенах люпина, завязи хлопчатника, пасоки явора. Весьма активное соединение из группы цитокининов – дифенилмочевина, выделенная из кокосового «молока», которое является сильным стимулятором деления растительных клеток.

Метаболизм цитокининов

- В настоящее время обнаружены у микроорганизмов, водорослей, папоротников, мхов и семенных растений.

- Особенно много цитокининов в прорастающих семенах и созревающих плодах, ксилемном соке, опухолевых тканях, а также меристематически активных участках.

- В почках в период покоя не удается обнаружить цитокининов, однако весной, по мере того как приближается период распускания почек, цитокинины начинают появляться и вскоре их содержание достигает максимума.

- Общая активность цитокининов и разнообразие структурных вариантов достигают максимального уровня в молодых листьях и снижаются до минимума в зрелых и стареющих листьях.

- В растении цитокинины обнаруживаются как в свободной форме, так и в составе тРНК, причем в растущих растениях эти формы возникают независимыми путями.

- Основное место синтеза свободных цитокининов у вегетирующих растений – апикальные меристемы корней, а также они образуются в развивающихся почках, развивающихся семенах и в зародышевой оси прорастающих семян.

- Цитокинины, которые присутствуют в тРНК, образуются во всех живых клетках растения, а внутри живой клетки они образуются в двух определенных компартментах-цитоплазме и хлоропластах.

- Цитокинины цитоплазматических тРНК сходны со свободными цитокининами, тогда как в хлоропластах цитокинины подобны цитокининам бактериальной тРНК.

- Цитокинины взаимодействуют с D-глюкозой с образованием гликозидов, что ведет к инактивации цитокининов.

- В растительных тканях с участием фермента может происходить отщепление боковой изопентенильной группы от цитокининов, что приводит к полной потере их активности.

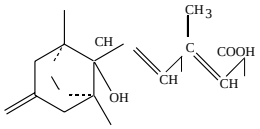
Физиология и биохимия действия

- Активизируют деление клеток и их рост.
- Стимулируют дифференциацию клеток и образование тканей из недифференцированных клеток, при этом действие зависит от соотношения цитокининов с ИУК и гиббереллинами.
- Стимулируют прорастание семян и покоящихся почек.
- Индуцирует клубнеобразование у столонов картофеля.
- Снимают ингибирующее действие, оказываемое ауксином на развитие пазушных почек и рост боковых побегов.
- Задерживают процессы старения растительных тканей.
- При обработке цитокининами начавших желтеть листьев у них наблюдается резкая активация процессов биосинтеза белка, хлорофилла.
- В основе эффекта лежит стимулирующее действие, оказываемое цитокининами на нуклеиновый обмен, где цитокинины активизируют новообразования ДНК и РНК, благоприятствуют восстановлению размеров и нормальной внутренней структуры ядерного аппарата, митохондрий и хлоропластов.

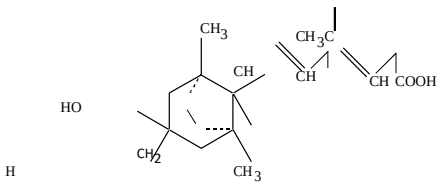
<u>Абсцизовая кислота</u>

АБК и ее производные –соединения терпеноидной природы.

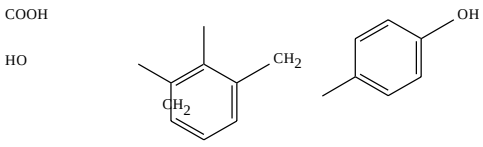
Абсцизовая кислота



Фазеевая кислота



Дигидрофазеевая кислота



Лунулариевая кислота

У лишайников и водорослей предполагается наличие возможного функционального эквивалента абсцизовой кислоты – лунулариевой кислоты.

Метаболизм АБК

- Абсцизовая кислота обнаружена у покрытосеменных и голосеменных растений, у папоротникообразных, хвощей, мхов, не найдена у грибов и бактерий.
- Богаты АБК старые листья, зрелые плоды, покоящиеся почки и семена.
- Большинство тканей содержит от 20 до 100 нг на 1 г сырой массы, но в мякоти плода авакадо концентрация АБК составляет 10, а в покоющихся почках дурнишника (Xanthium) – 20 мкг на 1 г сырой массы.
- Синтезируется абсцизовая кислота, главным образом, в листьях, а также в корневом чехлике.

- АБК синтезируется двумя способами: а) мевалоновая кислота → изопентилпирофосфат → геранилпирофосфат → фарнезилпирофосфат → геранилгеранилпирофосфат → АБК; б) мевалоновая кислота → геранилгеранилпирофосфат → фитоин → виолаксантин → цис-Δ^2-ксантоксин → АБК.

- АБК может обратимо превращаться в D-глюкозный эфир, АБК-β-D-глюкопиранозид или может быть превращена в фазеевую кислоту и смесь эпимерных дигидрофазеевых кислот, что можно рассматривать как процесс инактивации, поскольку ни фазеевая, ни дигидрофазеевая кислоты не обладают высокой активностью, присущей АБК.
- Содержание АБК определяют с помощью биотестов и физическими методами. В основе разработанных биотестов лежат следующие процессы: 1) стимуляция опадения черешков семядольных листьев у эксплантантов из 14-дневных проростков хлопчатника; 2) подавление ИУК-индуцированного роста колеоптилей овса (Avena); 3) подавление прорастания изолированных зародышей пшеницы (Triticum); 4) подавление роста различных видов ряски (Lemna minor); 5) подавление индуцированного гиббереллином синтеза α-амилазы в алейроновом слое ячменя (Hordeum); 6) стимуляция закрывания устьиц.

Физиология и биохимия действия

- В большинстве случаев АБК тормозит рост растений.
- Может выступать антагонистом ИУК, цитокинина и гиббереллина.
- Является природным ингибитором роста при геоположительном изгибе корня (если корень расположить в горизонтальном направлении, то АБК транспортируется под действием силы тяжести в нижнюю часть, где и подавляется рост, а так как рост верхней части корня при этом не подавляется, происходит искривление корня вниз).
- В некоторых случаях функционирует как активатор: 1) стимулирует развитие партенокарпических плодов у розы; 2) удлинение гипокотиля у огурца; 3) образование корней у черенков фасоли.
- Сильный ингибитор прорастания семян и роста почек, накапливается в них при переходе в состояние физиологического покоя.
- Участвует в процессе клубнеобразования, например, стимулирует образование корней у георгин и топинамбура.
- Увеличение содержания абсцизовой кислоты в тканях вызывает старение листьев и созревание плодов, предшествующее опадению.
- Абсцизовая кислота ускоряет распад нуклеиновых кислот, белков, хлорофилла.
- Участие в механизмах стресса (одна из наиболее важных функций АБК), например, быстро накапливается в тканях при водном дефиците, вызывая быстрое закрытие устьиц, что снижает транспирацию.
- Предполагается, что абсцизовая кислота, синтезированная корневым чехликом и тормозящая рост корня растяжением, участвует в механизме тропизма корней.
- Абсцизовая кислота может ингибировать синтез ДНК, РНК, белков.

Этилен

Метаболизм этилена

- Этилен образуется покрытосеменными и голосеменными растениями, папоротниками, мохообразными, зелеными водорослями и некоторыми грибами.
- Все ткани покрытосеменных растений способны продуцировать этилен.
- Наибольшая скорость синтеза этилена наблюдается, во-первых, в стареющих листьях и созревающих плодах и, во-вторых, в незрелых тканях, которые быстро делятся или растягиваются.

- С точки зрения внутриклеточного биосинтеза предполагают, что биосинтез этилена может быть локализирован в плазмалемме.
- Выделение этилена растениями тормозиться недостатком кислорода и может регулироваться светом.
- Концентрация этилена в тканях контролируется скоростью его синтеза.

Физиология и биохимия действия

- Ингибирует удлинение проростков.
- Останавливает рост листьев (у двудольных).
- Вызывает задержку митоза.
- Все вышеперечисленные явления устраняются повышенными концентрациями CO_2, причем удлинение стебля тормозиться из-за изменения направления роста клеток с продольного на поперечное, что приводит к утолщению стебля.
- Индуцирует корнеобразование на стебле.
- Подавляет рост корней.
- У некоторый растений вызывает эпинастию (опускание) листьев.
- У многих видов – ускоряет прорастание пыльцы, семян, клубней и луковиц.
- Стимулирует цветение ананаса.
- Стимулирует увядание некоторых цветков.
- Тормозит полярный транспорт ауксина, что, по-видимому, связано со способностью этилена устранять апикальное доминирование.
- Ускоряет созревание сочных плодов.
- Усиливает процессы старения.
- Действует на отделительную зону, расположенную в основании черешка листа, вызывая разрастание клеток этой зоны и способствуя выделению ферментов, разрушающих клеточные стенки, что приводит к опадению листьев и плодов.

Механизм действия фитогормонов.

- Действие фитогормонов в клетке осуществляется: а) через активацию специфических генов, ответственных за синтез необходимых ферментов; б) через влияние на структуру и функции клеточных мембран, рибосом, ЭПС, приводящее к изменению метаболизма клетки.
- Проводниками гормонального действия в клетке являются белки-рецепторы, взаимодействие фитогормонов с которыми приводит к биохимическим реакциям, которые обеспечивают реализацию действия данного гормона.
- Известны два типа белков-рецепторов: 1) внутриклеточные растворимые белки-рецепторы, которые, связав фитогормоны, мигрируют между цитоплазмой и ядром, при этом воздействуют на метаболизм в клетке, изменяя уровень транскрипции соответствующих генов ДНК (экспрессия генома) ядра и органелл (обнаружены для ауксина, цитокинина и гиббереллина); 2) мембранные белки-рецепторы, связывающие фитогормоны из внеклеточного пространства, которые, образовав комплекс с гормоном, вызывают быстрое увеличение в клетке концентрации метаболитов-посредников, при помощи которых реализуется физиологическое действие фитогормона (идентифицированы для ауксина, цитокинина, этилена, абсцизовай кислоты).
- Биосинтез фитогормонов контролируется геномом растения.

Взаимодействие фитогормонов

- Многокомпонентная гормональная система участвует в управлении ростовыми и формативными процессами растений, а также в реализации генетической программы роста и развития;
- Определенный гормональный статус в ходе индивидуального развития обеспечивается в растении путем синтеза новых порций гормона, а также инактивацией гормона, его транспортом, совместным действием гормонов, в результате чего происходит усиление или ослабление функций растения;

- Для обеспечения каждой формы ростового процесса существует доминирующий гормон, другие же как бы сопровождают его (например, регуляцию прорастания семян можно представить как доминирование гиббереллина, цитокинина или ауксина с редукционным содержанием эндогенного ингибитора; регуляцию роста корня – как действие ауксина с редукционным содержанием ингибитора; регуляцию роста стебля – как функцию совместного действия гиббереллина и ингибитора; старение стебля – как доминирование ингибиторов (абсцизовой кислоты и этилена) с редуцированным содержанием гиббереллинов; старение листьев – как доминирование абсцизовой кислоты с редукционным содержанием цитокинина);

- Взаимодействие фитогормонов в растении на уровне биосинтеза возможно благодаря их общему предшественнику и взаимодействию метаболических ветвей, ведущих к активации или подавлению биосинтеза гормонов конечным продуктом.

Использование фитогормонов и физиологически активных веществ в сельскохозяйственном производстве

1. Гербициды
2. Ретарданты
3. Регуляторы созревания
4. Регуляторы покоя
5. Дефолианты и десиканты

Ростовые явления, движение растений.

Ростовые корреляции – это зависимость роста и развития одних органов от других. Самый простой тип корреляции связан с питанием. Развитие побега зависит от корня, поставляющего минеральные вещества и воду. В свою очередь, побег поставляет в корень органические соединения. Основную роль играют гормональные взаимодействия между частями растения. Примером гормональной регуляции служит явление апикального доминирования – торможения верхушкой побега или корня развития соответственно пазушных почек или боковых корней. Апикальное доминирование обусловлено тем, что точка роста побега, содержащая большое количество ауксина, является мощным аттрагирующим центром, притягивающим питательные вещества и цитокинин, синтезированный в корне. Кроме того, ауксин задерживает образование проводящих пучков, соединяющих боковые почки с центральной проводящей системой. Удаление верхушки побега стимулирует этот процесс, а приток цитокинина к пазушным почкам усиливает в них клеточные деления. Формирующиеся в боковых почках листовые зачатки начинают синтезировать ауксин, необходимый для дальнейшего развития боковых побегов.

Ростовые корреляции используются в растениеводстве для получения большегоколичества продукции. Например, пасынкование – удаление боковых побегов у томатов –способствует образованию более крупных плодов. В процессе эволюции у растенийвозник специфический способ движения за счет необратимого роста клеток растяжением. Тропизмы.Это движения растений, обусловленные односторонне действующими факторами среды. Они являются следствием более быстрого роста клеток растяжением наодной стороне побега, корня, листа. В зависимости от природы фактора различают гео-,фото-, тигмо-, термо-, электро- и хемотропизмы. При положительных тропизмахдвижение направлено в сторону раздражителя, при отрицательных – от него. Рассмотримнесколько видов тропизма.

Геотропизм – изгибание под действием гравитационного поля Земли вследствие разной скорости роста клеток противоположных сторон органа. Восприятие силы тяжести связано с воздействием на плазмалемму и эндоплазматический ретикулум статолитов (амилопласты, хлоропласты, отложения солей). Давление статолитов на мембраны приводит к изменению мембранного транспорта, поляризации клеток. При этом нижняя

часть стеблей и корней, приведенных в горизонтальное положение, приобретает суммарный электроположительный заряд. Активируется транспорт ауксина как отрицательно заряженного аниона к нижней стороне органа. У стебля это приводит к усилению роста нижней части горизонтально расположенного стебля и его изгиба вверх. У клеток корней выше чувствительность к ауксину, поэтому повышенная концентрация ИУК в нижней части корня ингибирует ее рост и верхняя половина растет быстрее, что приводит к изгибу корня вниз.

Фототропизм – изгибы растений под влиянием одностороннего освещения. Затененная сторона этиолированных проростков растет более быстро, так как туда перемещается ауксин. В зеленых проростках ауксин не транспортируется на затененную часть побега, но у них в клетках освещенной стороны накапливается ингибитор роста ксантоксин.

Хемотропизм – ростовая реакция на химические соединения. Он наблюдается укорней, пыльцевых трубок, железистых волосков насекомоядного растения росянки.Большую роль при этом играет не только природа вещества, но и его концентрация: принизкой концентрации хемотропизм положителен, а при сверхоптимальной – отрицателен. Ростовые настии

Это движения растений, обусловленные диффузно действующими факторами среды и происходят в результате неравномерного роста клеток растяжением. При росте верхней стороны орган изгибается книзу (эпинастия), нижней стороны – кверху (гипонастия).

Фотонастия вызвана сменой света и темноты. У многих растений цветки закрываются при наступлении темноты и открываются утром. Эти движения можно вызвать, искусственно затеняя и освещая растения. Движения цветков происходят из-за разной скорости роста верхней и нижней сторон лепестков при изменении освещенности.

Тигмонастия характерна для лазящих растений, когда усик в ответ на прикосновение закручивается. Он реагирует только при создании эффекта трения. Втемноте усик не закручивается, но освещение растения даже через 90 мин послеприкосновения вызывает закручивание усика. Движение происходит при участии этиленаи ауксина, так как обработка ими вызывает закручивание усика без механическогораздражения. После прикосновения нижняя сторона усика теряет тургор и становитсявогнутой. Затем начинает расти верхняя сторона усика, что приводит к его закручиванию. Круговые нутации. Это круговые или колебательные движения органов растения,характерные, в основном, для растущих побегов и корней. Они происходят за счет идущихпо кругу ускорений роста клеток в результате геотропической корректировки вгравитационном поле.

Тургорные обратимые движения. Сюда относят движения замыкающих клеток устьиц, которые мы уже изучали. Такие же движения характерны для растений, чьи листья имеют специализированные образования в сочленениях между стеблем и черешком, между черешком и пластинкой листа. В этих образованиях паренхимные клетки коры, изменяя свой тургор, приводят к складыванию и разгибанию листьев. Различают флексорные и экстензорные клетки. Повышение тургора во флексорных клетках приводит к складыванию листьев, в экстензорных – к их разгибанию. Изменения тургора в этих клетках связано с изменениями транспорта сахарозы, ионов калия и хлора в результате деятельности протонных помп. Эти движения могут происходить медленно при смене условий освещения (никтинастические или движения сна), при механическом и химическом воздействиях у росянки или с большой скоростью при сотрясении у мимозы, кислицы и других растений.

Зависимость роста от экологических факторов, ритмы физиологическихпроцессов.

Рост как сложная интегральная функция растений во многом генетическипредопределен. В росте растений каждого конкретного вида и сорта имеются

особенности, определяемые его генотипом. Так, полиплоидные формы многих растений отличаются увеличенным размером клеток, листьев, цветков, плодов, всего растения. Гетерозис многих видов сельскохозяйственных растений проявляется в ускорении роста сельскохозяйственных растений (кукуруза, свекла, люцерна, огурец) и повышении их продуктивности. К внутренним факторам роста относится особенность гормональной системы конкретного растения. Разные формы роста регулируются различными сочетаниями фитогормонов, сменяющихся в процессе онтогенеза. Регуляцию прорастания семян можно представить как доминирование гиббереллина, ауксина и отчасти цитокинина при редуцированном содержании эндо генных ингибиторов, регуляцию роста корня — как действие ауксина при редуцированном содержании ингибиторов, регуляцию роста стебля — как результат совместного действия гиббе- реллина и ингибиторов.

Из внешних факторов особенно воздействует на рост растений температура. Каждый вид может расти только при определенных температурных условиях. Нижняя граница (минимальная температура) для большинства растений наших широт немного выше 0°С, для некоторых тропических — около 10°, верхняя граница достигает 30—35°, для некоторых низших растений, живущих в горячих водных источниках, 70 °С. Одно и то же растение с возрастом реагирует на температуру неодинаково. Существуют кардинальные точки температур: минимум, оптимум и максимум

Температура, оптимальная для ростовых процессов, может быть неблагоприятной для развития организма. Соответственно этому различают такие понятия, как

«физиологический оптимум» и «гармонический оптимум», понимая под первым условия, способствующие наиболее сильному росту, а под вторым — условия, обеспечивающие гармоническое и пропорциональное развитие структуры и свойств растений. Следователь- но, гармонический оптимум — это такие температуры, которые благоприятны и для роста, и для развития растений.

Свет оказывает существенное влияние на рост растений, однако большинство из них хотя и недолго, но может расти в темноте.

Существует довольно распространенное мнение, что свет задерживает и угнетает рост вообще. В действительности он ограничивает лишь фазу растяжения клеток и ускоряет переход их к дифференциации. Известно, что свет является необходимым фактором для биосинтеза растением биополимеров и других органических веществ, составляющих материальную основу, без которых невозможно новообразование структур клетки и увеличение массы растительного организма.

У зеленых, главным образом покрытосемянных, растений уже при небольшом ослаблении освещения междоузлия вытягиваются, становятся слабыми, более нежными и приобретают светло-зеленую окраску. Этиолированные растения в основном состоят из сочных тонкостенных клеток, поэтому этиолирование применяют при культуре некоторых овощей: спаржи, салата ромена, капусты и др. У растений, выросших без света, окраска белая или светло-желтая, стебли очень вытянуты, листья недоразвиты, покровные, механические и проводящие ткани развиты слабо. В темноте у покрытосемянных растений хлорофилл не образуется. Облигатно-микоризные растения, такие, как Monotropa hypopithys, Corallorhiza maculata, могут проходить весь цикл развития в темноте и образовывать семена. На свету этиолированные растения быстро зеленеют.

Если выращивать проростки из семян в темноте, то накопления сухого вещества не происходит, транспирации также почти нет; в этом случае преобладает главным образом гидролиз, нарушается обмен веществ, свойственный данному виду растений.

Следует отметить, что формообразовательные процессы проходят под действием определенных лучей - синих и фиолетовых.

На красном свету растения приобретают вид этиолированных, хотя они могут цвести и плодоносить. Особенно большое действие оказывает ультрафиолетовый свет. Растения, выросшие при ярком освещении, приобретают ксероморфную структуру.

Повышение влажности почвы и воздуха благоприятно влияет на рост растений. Для нормального роста необходима высокая степень насыщенности цитоплазмы водой, поскольку лишь при этом условии в ней могут образовываться конституционные и пластические вещества. При достаточном водоснабжении процессы синтеза преобладают над процессами гидролиза, т. е. создается определенный тип обмена веществ

В растении существуют периодические и ритмические колебания роста. Различают несколько основных этапов суточной периодичности и ритмичности линейного роста растений и их органов.

Синусоидный тип роста растений – кривая суточного типа скорости линейного роста имеет вид синусоиды с фазой максимума в дневные и минимума в ранние утренние часы суток.

Угловой тип суточных колебаний роста – динамика суточной скорости роста – характеризуется кривой с амплитудой колебаний под острым или тупым углом и наличием одного максимума и одного минимума.

Импульсный тип роста – кривая усиления скорости ростовых процессов и их торможения проходит импульсно, скачкообразно, под прямым или острым углом в течение десятков минут. Максимальная скорость роста наступает в 20-21 ч и сохраняется всю ночь, в дневные часы рост заторможен.

Импульсно-релаксационный тип роста – изменение скорости роста в течении суток происходит равномерно: в ночные часы усиливается, а в дневные затормаживается.

Двухволновый тип роста – в течение суток скорость роста на суточный кривой имеет две волны, дважды достигает максимальных и минимальных значений.

Относительно выровненный суточный ход скорости растений и их органов наблюдается у всех видов растений при низких суточных градиентах напряженности основных факторов среды, особенно с выровненной в течение суток температурой воздуха.

Типы суточной периодичности и ритмичности линейного роста растений сохраняются во все фазы онтогенеза.

Физиологические основы устойчивости растений

Понятие физиологического стресса, устойчивости, адаптации.

Теория стресса была сформулирована Гансом Селье, и термин «стресс» (от англ. stress - напряжение) в физиологию растений был заимствован в медицинской науке. В настоящее время в литературе употребляют различные наименования стрессов: климатический, водный, осмотический, температурный и даже экологический. Складывается представление, что существует множество различных стрессов. Правильнее называть внешние факторы, действующие на биологическую систему и вызывающие стресс, стрессорами, а стресс рассматривать как состояние организма, формирующееся в ответ на их воздействие. Например, «температурный стрессор», «осмотический стрессор» и т. д. Реакции на стрессорные воздействия лишь при некоторых условиях являются патологическими, в принципе же они имеют адаптивное значение, и поэтому были названы Селье «общим адаптационным синдромом». В более поздних работах он объединял термины «стресс» и «общий адаптационный синдром» и употреблял как синонимы (Селье) (1982). Обычно выделяют три фазы реакции растения на воздействие неблагоприятных факторов: первичная стрессовая реакции (по Селье: тревоги), адаптации (по Селье: резистентности) и истощения. В первую фазу наблюдаются значительные отклонения в физиолого-биохимических процессах, проявляются как симптомы повреждения, так и защитная реакция. Значение защитных реакций состоит в том, что они направлены на устранение (нейтрализацию) возникающих повреждений. Если воздействие слишком велико, организм погибает еще в стадии тревоги в течение первых часов. Если этого не случилось, реакция переходит во вторую фазу.

Во второй фазе организм либо адаптируется к новым условиям существования, либо повреждения усиливаются. При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспосабливается к ним. После окончания фазы адаптации растения нормально вегетируют в неблагоприятных условиях уже в адаптированном состоянии при общем пониженном уровне процессов. В фазу повреждения (истощения, гибели) усиливаются гидролитические процессы, подавляются энергообразующие и синтетические реакции, нарушается гомеостаз. При сильной напряженности стресса, превышающей пороговое для организма значение, растение гибнет. При прекращении действия стресс-фактора и нормализации условий среды включаются процессы репарации, т. е. восстановления или ликвидации повреждений. Адаптационный процесс (адаптация в широком смысле) протекает постоянно и осуществляет «настройку» организма изменениям внешней среды в пределах естественных колебаний факторов. При значительных или внезапных отклонениях условий среды возникает необходимость срочной мобилизации приспособительных реакций. Можно полагать, что стресс-реакция играет существенную роль в адаптации организма. В целом реакция растения на изменившиеся условия является комплексной, включающей изменения биохимических и физиологических процессов. Эти изменения могут носить как неспецифический, так и специфический характер. Неспецифическими являются однотипные реакции организма на действие разнородных стрессоров или разных организмов на один и тот же стресс-фактор. К специфическим относят ответные реакции, качественно отличающиеся в зависимости от фактора и генотипа. Понятие специфичности и неспецифичности адаптивных реакций применяют, во-первых, определяя отношение организма (вида, сорта) к различным стрессорам, а во-вторых, характеризуя реакцию различных организмов (видов, сортов) на один и тот же стрессор. Таким образом, характер ответа растения на различные факторы включает в себя неспецифические реакции, возникающие при действии любых неблагоприятных условий и специфические реакции, зависящие от особенностей воздействия. Важнейшей неспецифической реакцией клеток на действие стрессоров является синтез особых белков. Ряд подобных белков, связанных со стрессом, был идентифицирован в 80-90-е годы. Установлены гены, кодирующие белки и показано, что стресс индуцирует экспрессию целого ряда генов. Это позволяет судить, какие гены ответственны за устойчивость. Стрессовые белки синтезируются в растениях в ответ на различные воздействия: анаэробиоз, повышенные и пониженные температуры, обезвоживание, высокие концентрации соли, действие тяжелых металлов, вредителей, а также при раневых эффектах и ультрафиолетовой радиации. В настоящее время обнаружено, что при каждом из этих стрессов синтезируются как общие, так и специальные для каждого из них белки. Стрессовые белки разнообразны и образуют группы высокомолекулярных и низкомолекулярных белков. Белки с одинаковой молекулярной массой представлены разными полипептидами. Это обусловлено тем, что каждую группу белков кодирует не один ген, а семейство близких генов. После завершения синтеза белка могут происходить различные модификации, например, обратимое фосфорилирование. Защитная роль стрессовых белков в растении подтверждается фактами гибели клетки при введении ингибиторов синтеза белка в период действия стрессора. С другой стороны изменения в структуре гена, повреждающие синтез белков, приводят к потере устойчивости клеток. В результате изменения действия фактора или факторов происходит переключение жизни клетки на стрессовую программу. Это осуществляется одновременно на многих уровнях регуляции. Тормозится экспрессия генов, активность которых характерна для жизни клетки в нормальных условиях, и активируются гены стрессового ответа. Активирование генов стресса происходит благодаря рецепции сигнала и соответствующей сигнальной цепи. Абиотические стресс- факторы (избыток солей, повышенная температура и др.) по-видимому, активируют рецепторы в плазматической мембране. Там начинается сигнальная цепь, которая через различные интермедиаты, такие как протеинкиназы, фосфатазы приводит к образованию

транскрипционного фактора. Эти факторы в ядре активируют гены путем связывания со специфическими промоторами. Последовательность реакций следующая: стресс- сигнал -
> рецептор в плазмалемме -> сигнальная цепь в цитозоле —> транскрипционный фактор вядре —
> промотор стресс-индуцированного гена -> мРНК -> белок -> защитная роль в растении. В настоящее время исследованы промоторы различных стресс-индуцируемых генов, и при этом найден целый ряд регуляторных последовательностей для различных стрессоров. Например, обнаружен сегмент из 6 нуклеотидов, который активируется АБК, а также сегмент из 9 нуклеотидов, который активируется осмотическим стрессом. Предполагают, что есть последовательности, которые активируют несколько элементов. В результате изменений на транскрипционном уровне в клетках растений через 5 мин от начала стресса появляются мРНК, кодирующие стрессовые белки. Происходят изменения и в белоксинтезирующем аппарате. Распадаются полисомы, синтезирующие нормальные белки и формируются полисомы, синтезирующие стрессовые белки. Наблюдается ослабление, а затем и прекращение синтеза обычных белков в клетке, и переключение аппарата белкового синтеза на синтез стрессовых белков. Показано, что уже через 15 мин после начала воздействия стресс-фактора (теплового) в клетках обнаруживаются стрессовые белки. Их синтез постепенно нарастает, достигая максимума, а затем ослабевает. После окончания воздействия синтез стрессовых белков прекращается и возобновляется синтез белков, характерных для клетки в нормальных условиях. При этом при нормальной температуре мРНК стрессовых белков быстро разрушаются, тогда как сами белки могут сохраняться существенно дольше, обеспечивая, по-видимому, повышение устойчивости клеток к нагреву.

Приспособление онтогенеза растений к условиям среды как результат их эволюционного развития.

Важнейшей неспецифической реакцией на неблагоприятные воздействия является изменение свойств мембран, что связано с перестройками в их структуре. Это в значительной мере касается липидов. Наблюдаются сдвиги в соотношении различных групп жирных кислот, изменяется степень их ненасыщенности, возрастает уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ), снижается их подвижность. Это влияет на функции мембранных белков. Структурные изменения в мембранах приводят к освобождению из связанного состояния ионов Ca^{2+}. Известна роль кальция в поддержанииструктуры хроматина, в регуляции активности ферментов в митохондриях и хлоропластах. В цитозоле концентрация кальция невысока (10^{-5}—10^{-8} М), в то время как в апопласте и органеллах его в 103—104 раз выше. В результате стрессового воздействия поток кальция из апопласта в цитоплазму резко возрастает. Вслед за этим кальций выводится из цитоплазмы. Изменение концентрации кальция запускает специфические мембранные каналы и транспортные системы, а также вызывает структурные изменения в клетке. Нарушение структуры мембран приводит к многочисленным изменениям в метаболизме. Повышается проницаемость мембран, происходит деполяризация мембранного потенциала плазмалеммы, значение pH сдвигается в кислую сторону. Возрастает активность H+ — помпы в плазмалемме и тонопласте. Увеличивается вязкость цитоплазмы, наблюдается торможение деления и роста клеток. Важной особенностью реакции растений на стресс-факторы является изменение напряженности энергетического обмена. Митохондрии являются основными органеллами, снабжающими клетки таким энергетическим эквивалентом как АТФ. В состоянии стресса цитохромный путь дыхания падает и возрастает альтернативный путь с его терминальной оксидазой АО, не сопровождаемой образованием АТФ. Возникает недостаток энергетических ресурсов. Между тем при стрессе необходимы дополнительные энергетические эквиваленты. Возрастают затраты АТФ на поддержание структуры и обмена веществ, что сопровождается временной активацией дыхания. В дальнейшем при усилении действия стрессора дыхание снижается, и соотношение синтеза и расхода АТФ еще больше

нарушается. Возрастание активности гидролитических процессов ведет и к накоплению различных протекторных соединений, например такого низкомолекулярного осмотически активного вещества, как пролин. Пролин способен образовывать гидрофильные коллоиды, что удерживает воду и защищает белки от денатурации (при засухе, засолении, низкой или высокой температурах). Из других стрессовых метаболитов необходимо отметить образование редуцирующих Сахаров, полиаминов, бетаинов. Полиамины способны предотвращать повреждения, вызванные морозом, засухой, действием солей. Это вещества основной природы, легко связываются с отрицательно заряженными группами полимеров. Увеличивают стабильность РНК, ДНК, рибосом, стабилизируют мембраны, тормозят лизис клеточных стенок. Бетаины как метилированные производные аминокислот и аминов являются главными донорами метильных групп. Метилирование изменяет функциональную активность ДНК и других внутриклеточных полимеров и повышает их устойчивость к различным стрессовым воздействиям. Следует отметить, что перенос метильных групп на ДНК является самой распространенной модификацией ДНК. Существенную роль в ответе растений на стрессоры играет гормональная система. Показано, что при неблагоприятных условиях возрастает количество абсцизовой кислоты, этилена, жасмоновой кислоты, изменяется соотношение фитогормонов. Высказывается мнение, что у растений в отличие от животных при неблагоприятных условиях ведущую роль играют гормоны, тормозящие их функциональную активность. Это обеспечивает организму торможение роста и вхождение в покоящееся состояние. При действии неблагоприятных факторов важным для растения, является сохранение нормальных донорно-акцепторных отношений, поскольку при снижении запроса на ассимиляты, уменьшается фотосинтез. Однако на уровне организма имеется возможность смягчать это явление. В ряде случаев это происходит в результате увеличения объемов запасающих тканей.

Устойчивость растений против неблагоприятных условий имеет разный характер. Она может быть основана на том, что организм тем или иным путем избегает их воздействия. Например, одни растения запасают воду (суккуленты) и тем самым избегают обезвоживания при засухе, другие растения, с очень коротким вегетационным периодом (эфемеры), приурочивают жизнедеятельность ко времени выпадения осадков. Значительно большее значение имеет устойчивость, основанная на выносливости клеток растений, т. е. способности в процессе адаптации перестраивать как скорость, так и направление метаболических реакций таким образом, чтобы и в изменившихся условиях среды вырабатывать все необходимые соединения. Разный уровень устойчивости обусловлен биологическими особенностями видов. Растения, различающиеся по устойчивости, на стрессовые воздействия реагируют однотипно, но отличаются по скорости физиологических и структурных перестроек. Для растений, устойчивых к действию стрессоров, показана большая стабильность клеточных мембран по сравнению с неустойчивыми. Сохранению целостности мембран способствует торможение распада липидов и белков, что может быть связано с эффективной работой механизмов антиоксидантной защиты. Важными является сохранение содержания ненасыщенных жирных кислот, регуляция кальциевого обмена в клетках. Это придает мембране большую пластичность и создает лучшие условия для функционирования мембран. Так, показано, что мембраны холодостойких растений отличаются большим содержанием ненасыщенных жирных кислот. Это позволяет сохранять жидкостное состояние при пониженных температурах, при которых они переходят в полужидкое состояние. Значение липидов мембран в устойчивости к низким температурам подтверждается опытами с трансгенными растениями. При изучении процессов устойчивости отмечаются случаи одновременного ее повышения к нескольким факторам после действия какого- либо одного стрессора (по П.А. Генкелю: «сопряженнаяустойчивость»). Так, установлено, что предварительный тепловой шок повышает устойчивость к водному дефициту, засолению, тяжелым металлам. С другой стороны, повышение теплоустойчивости

растений отмечено при водном дефиците, действии засоления, холодовой закалке. Из неблагоприятных условий, которые вызывают стресс у растительных организмов, наиболее часто встречающимися стрессорами являются недостаток воды, высокая температура, низкая температура, высокая концентрация солей. В настоящей главе остановимся на рассмотрении физиологических основ засухоустойчивости, жаростойкости, холодоустойчивости, морозоустойчивости, зимостойкости, солеустойчивости, устойчивости к недостатку или отсутствию кислорода.

Покой глубокий и вынужденный.

Рост растений не является непрерывным процессом. У большинства растений время от времени наступают периоды резкого замедления или даже почти полной приостановки ростовых процессов, периоды покоя. В покоящееся состояние может вступать как растительный организм в целом, так и отдельные его части (семена, корни, клубни). В некоторых случаях растительный организм может находиться в растущемсостоянии, а отдельные почки — в покоящемся (спящем). Переход растения или его отдельных органов в покоящееся состояние, прежде всего, является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий. В большинстве районов земного шара наблюдается периодическое наступление времен года, неблагоприятных для растений. Это периоды низкой температуры или пониженной влажности. В этих случаях растение сохраняет жизнеспособность лишь при условии перехода в состояние покоя. Переход в покоящееся состояние часто сопровождается утратой (опадением) отдельных органов (листьев) или даже целых побегов. Именно в таком состоянии многолетние растения переживают зимний период. Таким образом, переход растения в покоящееся состояние предохраняет его от гибели под влиянием мороза или сильной засухи. Однако покой — это не только защитная реакция организма против неблагоприятных условий. Растения переходят в покоящееся состояние и при наличии всех условий, необходимых для роста. Временная приостановка ростовых процессов характерна и для тропических растений, несмотря на благоприятные условия в течение целого года. Если растение не прошло периода покоя, в последующем темпы роста его снижаются, ухудшается плодоношение. После периода покоя рост растений усиливается.

Физиологические особенности растений находящихся в покое.

Таким образом, в период покоя, по-видимому, происходят определенные изменения, подготавливающие последующий рост. Все сказанное позволяет считать, что период покоя — не только приспособление к неблагоприятным условиям, но и необходимое звено онтогенеза растений. Различают покой вынужденный и глубокий. Эти виды покоя находятся в разной зависимости от внешних условий. Вынужденный покой вызван неблагоприятными условиями. Обычно растительный организм вступает в вынужденный покой при отсутствии какого-то фактора, необходимого для ростовых процессов. Как только этот фактор изменяется в благоприятном направлении, ростовые процессы возобновляются. Сухие семена не прорастают до тех пор, пока не будет достаточного количества воды. Некоторым семенам для прорастания необходим свет. Весной почки не распускаются, пока температура не поднимется до определенного преде- ла. Таким образом, растение или орган, как только будут обеспечены всеми необходимыми условиями для роста, легко выходят из вынужденного покоя. Растения или органы, находящиеся в глубоком покое, не переходят к росту даже при наличии благоприятных условий. Из глубокого покоя растительные организмы выходят лишь по окончании определенных физиолого-биохимических изменений, подготавливающих последующий рост. Вынужденный и глубокий покой могут совпадать во времени. Характер покоя различен, различны и части растения, впадающие в состояние покоя. Однако есть и общие черты, характеризующие покоящееся состояние. Это отсутствие видимого роста. В период покоя может происходить скрытый рост. Так, наблюдения

показывают, что в зимний период почки несколько увеличиваются в размерах. Наряду с замедлением роста в период покоя уменьшается интенсивность всех процессов обмена.

Зимостойкость как устойчивость ко всему комплексу неблагоприятныхфакторов в осенне-зимний период.

Вымерзание

У растений имеются два физиологических состояния – вегетирующее и зимостойкое, приспособленные к различным внешним условиям зимнего периода. Первое характеризуется наличием усиленных процессов роста, обмена веществ, при слабой устойчивости растения. Второе состояние характеризуется отсутствием или ослабленным процессом роста и своеобразным, очень слабым обменом веществ. Рост и зимостойкость несовместимы друг с другом – они разделены во времени. В теплое время года идет рост, в холодное проявляется зимостойкость. Для развития устойчивости необходимы температуры ниже нуля, которые закаливают организм, но в период вегетации повреждают и убивают растения.

Способность растений переносить температуры ниже 0ºС, низкие отрицательные температуры называют морозоустойчивостью. Воздействию низких отрицательных температур подвергаются однолетние, двулетние и многолетние растения, причем переносят условия зимы в различные периоды онтогенеза. У однолетних яровых зимуют семена, у однолетних озимых – раскустившиеся растения, у двулетних и многолетних – клубни, корнеплолды, луковицы, корневища, взрослые растения. Способность этих растений переносить условия зимнегно периода обуславливается их достаточно высокой морозоустойчивостью. Ткани таких растений могут замерзать, однако растения не погибают. Вымерзание озимых культур обусловлено понижением температуры почвы на глубине залегания узла кущения (3 см) ниже критической в течение 2-3 суток.

Были выяснены условия после которых растения не вымерзают при любых отрицательных температурах, в том числе и сверхнизких. Высокая морозостойкость у растений формируется не сразу, она повышается поэтапно: сначала при вхождении в период покоя, затем при закаливании низкими положительными температурами и наличии света (первая фаза закаливания) и, наконец, в результате медленного и постепенного нарастания морозов (вторая фаза закаливания). Каждый из этих этапов одновременно является подготовительным для прохождения следующего. Если какое либо звено в такой длительной (несколько месяцев) подготовке растений к зиме выпадает или идет неудовлетворительно, растение окажется не в состоянии приобрести максимальную морозостойкость.

Закаливание представляет собой переходный этап, когда происходит коренная перестройка организма. Это сложный комплекс многих физиологических и химических изменений, причем способностью к закаливанию обладают не все растения. Растения южного происхождения не способны переносить морозы, а некоторые - даже низкие положительные температуры. Так, например, многие виды орхидей гибнут уже при температуре 10ºС. К тому же процесс закалки приурочен лишь к определенным этапам развития растений. Разные органы растений имеют неодинаковую способность к закаливанию. Например, листья листопадных деревьев не обладают способностью к закаливанию, цветочные почки закаливаются хуже листовых.

Зеленым растениям озимых злаков для первой фазы закаливания, обычно длящейся до двух недель, необходим свет и ночные температуры близкие к 0ºС. Эта зависимость объясняется необходимостью для тканей накопить в процессе фотосинтеза достаточное количество сахаров и других защитных веществ. Так, в листьях озимой пшеницы в декабре отмечено содержание растворимых углеводов до 18-24% (на сухое вещество), а в узлах кущения – 39-42 %. При этом существует связь зимостойкости озимой пшеницы с содержанием сахаров в узлах кущения. В опытах сорт озимой пшеницы Безостая 1

расходовал за зиму наибольшее количество углеводов (23 %), а более зимостойкий сорт - Мироновская 808 - 10 %.

В клетках, кроме углеводов (моно- и олигосахаридов) накаливаются гидрофильные белки, увеличивается количество полярных липидов, в мембранах возрастает содержание ненасыщенных жирных кислот, снижается содержание крахмала, оводненность клеток и точка замерзания цитоплазмы.

Роль сахаров заключается в том, что они образуют гидрофильные связи с белками цитоплазмы, предохраняя их от возможной денатурации. Кроме того, именно сахара снижают точку замерзания цитозоля, увеличивают водоудерживающую способность клеток, являются субстратом для энергетических процессов и запасным веществом. Также сахара увеличивают содержание прочносвязанной воды. Связанная с коллоидами вода, в виде гидратных оболочек биополимеров, при низких температурах не замерзает и не транспортируется, оставаясь в клетке. Криопротекторами являются также молекулы гемицеллюлоз (ксиланы, арабиноксиланы), выделяемые цитоплазмой в клеточную стенку и обволакивающие растущие кристаллы льда, что предотвращает образование крупных кристаллов, повреждающих клетку. Большое количество защитных белков и модификации молекул липидов увеличивают структурированность клеток (Третьяков Н.Н. и др., 1998). Низкое содержание воды предохраняет от образования льда при промораживании, поэтому сухие семена абсолютно устойчивы к глубоким низким (до – 193ºС) температурам.

Исследования показали, что увеличение содержания сахаров у озимых культур действительно является результатом их накопления в процессе фотосинтеза, а не гидролиза высокомолекулярных углеводов, так как зеленые растения не имеют запасов крахмала. В то же время, закаливание прорастающих семян может протекать и в темноте (при отсутствии фотосинтеза) за счет гидролиза крахмала, находящегося в эндосперме. Низкие положительные температуры в ночной период (длинные осенние ночи) нужны для того, чтобы снизить расход сахаров на дыхание. Свет же необходим в процессе закаливания растений не только для накопления в клетках защитных веществ, но и для поддержания ультраструктур протопласта.

Метаболические изменения, наблюдаемые во время первой фазы закаливания, могут быть вызваны изменением гормонального и энергетического балансов, что определяет синтез и активацию специфических ферментов, свойства клеточных мембран закаленных тканей. Накапливающаяся в тканях абсцизовая кислота увеличивает проницаемость мембран для воды, водоотдачу клеток.

Вторая фаза закаливания идет при температурах ниже 0ºС и не требует света. Повышение морозостойкости наблюдается при постепенном снижении отрицательных температур (в течение 2 недель) после длительного периода с осенними положительными температурами (первая фаза). Постепенное снижение температуры приводит к освобождению клеток от избыточного количества воды или витрификации (переходу воды в стеклообразное состояние).

Причиной вымерзания является образование льда в протоплазме, кристаллы которого и вызывают повреждение клеток. Такое явление может происходить при быстром понижении температуры. Кроме того, происходит коагуляция белков протоплазмы, выход ионов калия и сахаров из клеток, что вероятно, связано с повреждением мембранных систем, их активного транспорта. Поврежденные растения после оттаивания теряют тургор, из мясистых частей вытекает вода. Листья быстро буреют и засыхают.

После замерзания вегетирующее растение может сохранить жизнеспособность, если льда образуется немного. Так, в листьях капусты, выдержанных при температуре -5…-6ºС, образуется некоторое количество льда, воздух из межклетников вытесняется и листья становятся прозрачными. При этом образование льда в межклетниках неопасно и, после оттаивания, листья возвращаются в нормальное состояние. Вместе с тем, не все

растения одинаково реагируют на образование льда в тканях. Например, клубни картофеля и георгина погибают сразу, капуста и лук выдерживают умеренное промораживание, озимые злаки (рожь, пшеница) выдерживают понижение температуры до –15 ….-20ºС. Еще более выносливы зимующие почки лиственных и листья хвойных деревьев.

Вследствие накопления сахаров и снижения точки замерзания цитозоля для растений, прошедших закалку, характерно внеклеточное образование льда – кристаллизация льда начинается в клеточных стенках и межклетниках, что уменьшает опасность образования кристаллов льда в самих клетках и, соответственно, снижает вероятность гибели клеток. Если охлаждение протекает медленно (0,5 – 1,0 ºС/ч), то, при наличии высокой проницаемости мембран, вся вода, которая при имеющейся температуре может замерзнуть, успевает своевременно оттечь из клеток в межклетники. Выкристаллизовавшийся лед, действуя как сухой воздух, иссушает клетки и, тем самым, сильно изменяет их осмотические свойства. Вторая фаза закаливания обеспечивает отток из цитозоля клеток почти всей воды, которая может замерзнуть при отрицательной температуре. Клеточный сок становится концентрированным, изменяется pH среды. Действующими факторами второй фазы закаливания являются: 1) обезвоживание, вызывающее сближение молекул в цитозоле, вязкость которого соответственно увеличивается; 2) низкая температура, уменьшающая тепловое движение молекул в протопласте.

В клетках цитоплазма подвергается сжатию образовавшимися кристаллами льда, поэтому важным моментом является то, что цитоплазма закаленных растений более устойчива к механическому давлению (Полевой В.В., 1989). В связи с этим, важно наличие у молекул белков сульфогидрильных и других гидрофильных группировок, которые способствуют удержанию воды, препятствуют слишком сильному сближению молекул белка. Между содержанием сульфогидрильных групп и морозоустойчивостью клеток растений установлена положительная связь. Благодаря изменению свойств молекул белков и межмолекулярных связей в процессе закаливания, постепенное обезвоживание приводит к переходу цитоплазмы из состояния золя в гель (Третьяков Н.Н. и др., 1998). При последующем оттаивании клетки таких растений сохраняют жизнеспособность, если они не были механически повреждены кристаллами льда.

Явление витрификации воды в растительных организмах происходит при резком охлаждении (ниже – 20ºС). При этом повышается вязкость среды и не появляются центры кристаллизации льда. Застывшая растительная ткань в виде аморфной стекловидной массы долго сохраняет свою жизнеспособность. При медленном отогревании замерзшей ткани жизнеспособность клеток восстанавливается, а при быстром – наблюдается отмирание. По видимому, быстрое поступление воды в обезвоженный протопласт приводит к повреждению ядра, хлоропластов и цитоплазмы, плазмалемма теряет полупроницаемость. Очевидно, при таких условиях происходит быстрое смещение структурных частиц по отношению друг к другу, что приводит к разрушению субмикроскопической структуры протопласта и он отмирает (Лебедев С.И., 1988).

При одних и тех же условиях разные виды растений закаливаются с различной скоростью, поэтому для менее устойчивых слабые и умеренные морозы необходимы более длительное время. Возможно повторное прохождение второй фазы закаливания, если растения не утратили свойств, приобретенных при первой фазе. Первая фаза закаливания повышает морозостойкость растений с –5º до –12º, а вторая – увеличивает морозостойкость, например, у пшеницы до – 18 …–20 ºС, у ржи – до –20 …– 25ºС (ЛосеваА.С., Петров-Спиридонов А.Е., 1988).

Прекращение роста – одно их многих необходимых условий в развитии морозостойкости растений. У травянистых растений особенностью морозоустойчивых форм является снижение интенсивности растяжения клеток (вторая фаза роста клеток) при низких положительных температурах. В то же время деление клеток продолжается и,

именно за счет этого, идет рост листьев. При этом, чем более зимостоек сорт, тем меньше интенсивность ростовых процессов наблюдается в осенний период. Такая обратная зависимость отмечена по озимому ячменю, люцерне, клеверу, многим злаковым травам, дикорастущим растениям.

У озимых культур интенсивность ростовых процессов ослабляется лишь во время прохождения ими первой фазы закаливания под влиянием света, пониженной температуры и накопления сахаров. У морозостойких древесных пород рост подавляется путем вхождения их в период покоя. Растения, выращенные при несоответствующем фотопериоде, не успевают завершить летний рост и не способны к закаливанию. Вместе с тем, полной корреляции между морозостойкостью и интенсивностью роста нет. Это говорит о том, что ослабление роста является хотя и важным, но не единственным в процессе закаливания.

Так, исследования, проведенные на березе бородавчатой и белой акации, показали, что эти растения способны закаливаться и в растущем состоянии (растения находились при постоянном освещении, что мешало им войти в состояние покоя). Вместе с тем, без перехода в состояние покоя (обычно проверяется по распусканию почек) повышение морозостойкости было слабым. Такие сеянцы березы выдерживали промораживание до – 15°С. После действия температуры – 20°С только у единичных побегов отрастали почки. Растущая белая акация закаливалась еще меньше и выдерживала промораживание лишь до -5°С, при -10°С у нее вымерзала даже нижняя часть побегов, а после воздействия морозов до – 15°С она погибала.

Покоящиеся почки даже после одной второй фазы закаливания имеют высокую морозостойкость (до – 25°С). При этом, аналогичные результаты получены и по озимым культурам, на набухших семенах, еще не начавших прорастать. У древесных растений спящие почки сохраняют глубокий покой даже тогда, когда растение усиленно растет при непрерывном освещении. То есть, на одном и том же растении различные органы могут находиться в различном физиологическом состоянии, вследствие чего одни вымерзают при –5°, а другие выдерживают температуру – 25°С.

В целом, вхождение в состояние покоя хотя и создает условия для закаливания при отрицательных температурах, но все же не обеспечивает их перезимовки в суровые зимы. Максимальная морозостойкость у древесных пород отмечается только после полного цикла подготовки к зиме. Для этого растения должны войти в состояние покоя, а затем последовательно пройти первую и вторую фазы закаливания. Отмечено, что сеянцы березы после этого выносили без повреждения морозы –60°С. После этой температуры у них распускались и давали нормальные побеги даже верхушечные почки. Рекомендуемая подготовка позволяла сеянцам березы перенести температуру –195°, но уже со значительными повреждениями. Черная же смородина, после наступления глубокого покоя и завершения первой фазы закаливания переносила охлаждение до –253
°С.

Вымокание

Одним из важнейших факторов хорошего роста и развития растений является аэрация почвы. Нормальные условия аэрации предполагают постоянный газообмен между атмосферой и почвой, так как корни растений и почвенные микроорганизмы непрерывно поглощают кислород и выделяют углекислый газ, а также соединения, оказывающие токсическое действие на растительный организм.

Вымокание проявляется преимущественно весной в пониженных местах в период таяния снега, реже во время длительных оттепелей, когда на поверхности почвы накапливается талая вода, которая не впитывается в замерзшую почву и может затопить растения. Избыточное увлажнение и затопление почвы приводит к заполнению почвенных пор водой, вытеснению газов и уменьшению их диффузии. В результате этого доступность кислорода для корней растений резко снижается, а выделение углекислого

газа из почвы в атмосферу замедляется. Кроме того, кислород имеет низкую растворимость в воде. В 1 л воды содержится 8 - 9 мг кислорода, тогда как в том же объеме воздуха его в 33 раза больше, причем скорость диффузии кислорода в воздухе значительно выше, чем в растворе. По данным ряда исследователей, ухудшение физиологических свойств почвенного воздуха наступает уже при концентрации кислорода ниже 15 %. Наименьшая концентрация кислорода (1,0 - 2,8 %) и максимальная углекислого газа (19,0 - 19,5%) отмечены в торфянисто-глеевой и дерново-глеевой почвах.

Особенности роста растений в условиях нарушения газового режима, вызванного переувлажнением и затоплением, изучались довольно широко, и большинство исследователей считают, что повреждение и гибель растений при насыщении почвы водой обуславливается недостатком в ней кислорода, а не высоким содержанием углекислоты, хотя она может усиливать негативные процессы, связанные с анаэробными условиями. Исследования с водными культурами показывают, что при содержании в растворе от 8,5 до 2 мг/л кислорода дыхание корней протекает интенсивно, при уменьшении концентрации кислорода ниже 2 мг/л оно резко снижается и полностьюподавляется при снижении концентрации до 0,9 мг/л.

Изменение газового состава почвы имеет большое значение уже на начальных этапах роста растений. Недостаток кислорода и избыточное накопление углекислого газа может приводить к задержке прорастания семян и торможению роста проростков. При этом, разные культуры неоднозначно реагируют на это. Так, например, у ржи при недостатке кислорода, в сравнении с пшеницей, отмечается, большее угнетение зародыша и его гибель.

Изменение газового состава почвы при переувлажнении вызывает изменение химических и биологических процессов в ней. Преобладание анаэробных процессов приводит к появлению большого количества восстановленных соединений в почве, оказывающих неблагоприятное влияние на рост и развитие растений. Гибель озимых может вызываться усиленным накоплением в почве закисных соединений железа, алюминия и марганца. Избыточное увлажнение неблагоприятно отражается на содержании в почве подвижных форм фосфатов. Здесь увеличивается количество фосфатов закисного железа, которые при подсыхании почвы переходят в трудно растворимые фосфаты окисного железа. При ухудшении аэрации почвы замедляются нитрификационные процессы, резко снижается уровень нитратного азота. В результате распада органических соединений накапливаются токсичные для растений соединения – метан, сероводород, аммиак и альдегиды.

Ухудшение аэрации приводит к угнетению поглотительной способности корней. При корневой гипоксии поступление в растение таких важных элементов как азот,фосфор и калий, снижается даже при высоком содержании их в почве. Причем в анаэробных условиях может наблюдаться и выделение в среду ранее поглощенных солей. В целом, устойчивость растений к вымоканию в значительной степени определяется внутренним физиологическим состоянием растительного организма, зависит от биологических свойств культуры и почвенно-климатических условий.

Интенсивность вымокания растений зависит от степени их погружения в воду. Так, посевы озимых культур при неполном затоплении повреждаются не более чем на 5 - 6
%, при полном 5 - 10 дневном затоплении изреженность составляет 10 - 30 %, а при 20 дневном и более – изреженность почти полная.

Весной озимые культуры менее устойчивы, чем осенью. Это, очевидно, объясняется тем, что растения к весне становятся ослабленными. При этом с повышением температуры изреженность озимых увеличивается.

Устойчивость озимых культур к вымоканию, при застое на посевах талых вод в весенний период, в значительной мере определяется ледяной коркой, которая образуется после зимних оттепелей или выпавших дождей. При длительном пребывании озимых

культур под притертой ледяной коркой, которая может покрывать всю надземную их часть, растения повреждаются, а иногда и полностью погибают. Особенно большая гибель при образовании ледяной корки наблюдается в пониженных местах рельефа, или так называемых блюдцах, где скапливается вода.

В условиях длительного затопления отмечается снижение содержания хлорофилла и каротиноидов, но степень этого снижения зависит от биологических особенностей культуры. Недостаток кислорода в большей степени влияет на содержание хлорофилла, чем каротиноидов. При этом в первую очередь снижается содержание хлорофилла *а*, что связывают с меньшей его устойчивостью к воздействию первичных продуктов анаэробного процесса. Разрушению хлорофилла в листьях затопленных растений предшествует ослабление связей в хлорофилл-белково-липоидном комплексе.

Под действием затопления количество хлоропластов в клетке уменьшается, а их объем и поверхность несколько возрастают. Возможной причиной увеличения объема хлоропластов является повышение в них содержания воды и набухание белков, которое происходит за счет изменения проницаемости мембран хлоропластов.

Хлоропласты затопленных растений отличаются значительными изменениями в структуре. При оптимальной влажности почвы хлоропласты характеризуется хорошо выраженной системой фотосинтетических мембран и электронно-плотной стромой. Отчетливо видны плотно упакованные диски гран, связанные межгранными ламеллами. У растений подвергшихся затоплению, наблюдается смещение гран и появление электронно-прозрачных участков в хлоропласте. Отмечается набухание ламелл. Количество гран значительно уменьшается, в то время как доля матрикса увеличивается. У большинства гран мембраны приобретают нечеткие очертания, а у отдельных - становятся трудно различимыми и постепенно исчезают.

Для семян, подвергшихся действию затопления, характерно значительное изменение в азотном обмене. Оно выражается в замедлении утилизации запасных веществ семени, в нарушении перераспределения азотистых веществ между зародышем и эндоспермом, а также в торможении синтеза белка и роста проростка.

Нарушение функционирования цикла ди- и трикарбоновых кислот при анаэробных условиях, а также усиление в этих условиях гликолиза приводит к накоплению пировиноградной кислоты. Значительная часть ее в анаэробных условиях вступает в реакции аминирования и переаминирования и превращается в аланин. Усиленное его образование способствует снижению концентрации аммиака в тканях растений и тем самых уменьшает возможность их отравления. В узлах кущения озимых культур отмечается снижение количества аспарагиновой и глютаминовой кислот, а также пролина.

Одной из реакций на недостаток кислорода в окружающей среде является изменение интенсивности и характера дыхания растений. Вместе с тем, зависимость дыхания от концентрации кислорода определяется, во многом, биологическими особенностями растений. Наряду с растениями, у которых дыхательный процесс нарушается даже при непродолжительном пребывании в анаэробных условиях, есть виды, способные нормально существовать при длительном отсутствии кислорода. К культурам с большой чувствительностью к недостатку кислорода при затоплении можно отнести кукурузу, сою, ячмень, со значительно меньшей – картофель, овес, морковь.

В условиях избыточного увлажнения и, особенно, при затоплении снижается количество фосфорорганических соединений в растениях озимых культур, что свидетельствует о подавлении реакций окислительного фосфорилирования и, соответственно, нарушении нормального аккумулирования и трансформирования энергии.

В условиях гипоксии большое значение для растений имеют процессы спиртового и молочнокислого брожения, но, вместе с тем, накопление спирта и молочной кислоты отмечено не только в условиях затопления.

На ранних этапах прорастания, из-за недостаточной проницаемости для кислорода семенных оболочек, внутри семян обычно создаются анаэробные условия, которые сохраняются до момента появления корешков. Во время таких естественных анаэробных условий образуются этиловый спирт и молочная кислота. При образовании корешков, то есть с появлением доступного кислорода, а также при удалении семенных оболочек, эти продукты обычно исчезают, вследствие вовлечения их в обмен веществ. В связи с этим, этиловый спирт и молочная кислота на первых этапах прорастания семян считаются нормальными продуктами обмена веществ развивающегося зародыша, а складывающиеся анаэробные условия успешно преодолеваются прорастающими семенами, без задержки прорастания и явного повреждения тканей. Вместе с тем, длительный недостаток кислорода может привести к полной остановке прорастания.

При прорастании в воде чувствительность семян различных культур к анаэробным условиям, а также степень накопления этилового спирта неодинакова. Например, семена пшеницы после пребывания в воде в течение 96 часов сохраняют жизнеспособность на уровне 60 – 62 %, а семена ржи за этот период почти полностью погибают.

Различаются по скорости накопления этилового спирта и различные органы растений, что, вероятно, связано с их физиологической активностью. Так, в меристематических тканях корня этанол может образовываться даже при достаточном обеспечении их кислородом. Наибольшее количество спирта образуется, при этом, в меристеме кончиков корня, и постепенно снижается к его основанию. Содержание спирта здесь может более чем в 5 раз превышать его количество в зоне дифференциации.

Количество этилового спирта в узлах кущения озимых растений в течении трех дней затопления может возрастать в 3-4 раза, хотя при этом заметное повышение его концентрации наблюдалось лишь через 12 часов затопления. Количество молочной кислоты резко возрастает в первые 12 часов затопления, а затем интенсивность ее накопления уменьшается. Вероятно, такая разница связана с определенной последовательностью в синтезе этих соединений: в отсутствии кислорода вначале активизируются ферментные системы, катализирующие образование молочной кислоты, а затем – этилового спирта.

У других растений картина может быть иной. Так в тканях гороха вначале выше интенсивность образования этилового спирта, а в семенах фасоли отмечено одновременное образование этих продуктов.

Образование в клетке молочной кислоты, при недостатке кислорода, приводит к падению pH раствора, от значения которого зависит активность многих ферментов. Образовавшаяся в анаэробных условиях молочная кислота может окисляться в пировиноградную, которая, в свою очередь, превращается в аланин или используется в цикле Кребса. Образующийся при анаэробных условиях спирт претерпевает глубокие превращения и может довольно активно использоваться в метаболизме как промежуточный продукт в последующий аэробный период. Превращения этилового спирта связаны с образованием органических кислот, аминокислот, липидов, сахаров.Окисление этилового спирта и молочной кислоты, катализируемое алкогольдегидрогеназой и лактатдегидрогеназой, является одной из приспособительных реакций, предохраняющих клетку от отравления продуктами брожения.

Вместе с тем, очень многие виды растений (рис и другие влаголюбивые растения) приспособились к произрастанию на заболоченных или затопляемых почвах. Устойчивость к переувлажнению определяется у растений комплексом как анатомо- морфологических, так и так и физиолого-биохимических адаптаций, обеспечивающих достаточный уровень обмена веществ. У риса и болотных растений сильно развиты межклеточники и воздухоносные полости (аэренхима) в корнях, находящихся всообщении с такими же полостями стеблей и листьев, чем и обеспечивается сохранение достаточно высокого уровня кислорода, благодаря его транспорту из надземных частей в корни.

Таким образом, устойчивость растений к недостатку кислорода обуславливается их способностью регулировать процессы образования этилового спирта и молочной кислоты и их превращения в клетке. Не смотря на то, что реакции, приводящие к синтезу конечных продуктов брожения сходны для различных видов растений, образование этилового спирта и молочной кислоты во многом зависит от биологических особенностейрастений, условий их произрастания и степени приспособленности к неблагоприятным условиям среды.

В целом, свойство растений сохранять свою жизнеспособность при затоплении и соответственно недостатке кислорода имеет эволюционную основу. Предполагается, что брожение возникло на ранних этапах эволюции, так как служило источником химической энергии в анаэробных условиях. Появление аэробной системы энергетического обмена не привело к полному исчезновению систем, связанных с анаэробным дыханием. В настоящее время большинство растительных организмов способно осуществлять как процессы брожения, так и дыхание, используя ту или иную возможность в зависимости от условий окружающей среды и, прежде всего, от обеспечения кислородом. Попадая в условия ограниченного содержания кислорода, растения могут поддерживать жизнь за счет анаэробного синтеза АТФ.

Выпревание

В естественных условиях физиологическое выпревание озимых культур происходит под слоем снега более 50-60 см, если под ним продолжительное время сохраняется температура около 0ºС и талая почва. Например, для озимой пшеницы этот срок составляет около 5 месяцев. При таких условиях хороший эффект оказывает прикатывание снега, уменьшающее толщину снегового покрова, что приводит к снижению температуры на поверхности почвы.

Если же почва с осени сильно промерзает и под снегом держится отрицательная температура, то растения почти не выпревают. При этом следует отметить принципиальное отличие гибели озимых культур от выпревания и низких отрицательных температур. Под действием низких отрицательных температур разрушаются внутриклеточные структуры, наступают необратимые изменения и растения быстро погибают. В процессе выпревания при температуре около 0ºС в растениях рост и дыхание лишь замедляются, но не прекращаются и поэтому в отсутствие фотосинтеза они постепенно расходуют запасы ассимилятов и, в результате истощения, гибель растений наступает лишь через несколько месяцев.

Большей гибели растений способствует повреждение их в осенний период вредителями, инфекцией и отрицательными температурами. И, наоборот, истощенные при выпревании растения, подвергающиеся в последствие действию морозов, погибают быстрее.

Естественная задержка таяния снега, при положительной температуре воздуха весной, приводит к продлению периода с условиями, благоприятствующими выпреванию растений, вследствие чего них может быстро развиваться снежная плесень). Для ускорения таяния снега весной его посыпают материалами темного цвета, например, торфом или золой.

Устойчивость к выпреванию зависит и от закалки растений. Закаленные растения содержат сахаров больше и они более устойчивы к выпреванию. Изучение динамики накапления сахаров показывает, что содержание их в растениях озимых культур при выпревании резко снижается, а когда доходит до уровня 3-5 %, растения погибают. По динамике содержания сахаров в растениях можно прогнозировать состояние озимых в зимне-весенний период и их устойчивость к выпреванию. Обычно закаленные растения погибают при потере 45 – 55 % площади и массы листьев, а незакаленные – при потере 30 – 40 %, что может происходить уже за три месяца выпревания.

Исследования показывают, что повреждение растений идет постепенно. Сначала у растений отмирают нижние старые листья. Ко времени полной гибели нижнего листа

начинается отмирание верхушки расположенного выше листа, затем его средней и нижней частей, а далее в такой же последовательности происходит отмирание третьего и последующих листьев. Затем отмирают узлы кущения с конусами нарастания. При утрате листьев почки (зачатки побегов) временно живут за счет запасов питательных веществ узлов кущения, а когда эти запасы уменьшаются до критического уровня (3-5 %), то постепенно погибают. При этом растение может полностью потерять способность к регенерации органов. Последними из органов растений погибают корни. Все это - типичное явление, поэтому оно может служить показателем оценки состояния растений различных сортов при выпревании.

Следует отметить несколько различную реакцию листьев и корней на выпревание. Рост корневой системы, несмотря на снижение его интенсивности, продолжается даже при отмирании листьев. Исследования показывают, что, например, в корнях озимой пшеницы может накапливаться почти такое же количество сахаров, как и в листьях, но снижение их содержания идет медленнее, чем в листьях. Вероятно, это связано и с тем, что возможен приток ассимилятов из листьев и узлов кущения, что, в свою очередь, ускоряет их истощение.

Устойчивость растений к выпреванию связана и с особенностями развития растений – прохождением стадийных процессов. В природных условиях растения, сильно истощенные в течение зимы при выпревании, медленно растут, конусы нарастания слабо дифференцируются, растения образуют мелкий колос и дают низкий урожай зерна. Кроме того, растения не всегда выколашиваются, что кроме ослабления роста, связано с возможной обратимостью яровизационных процессов. Аналогичный процесс наблюдается при временном выдерживании яровизованных семян и растений в условиях повышенной концентрации азота в воздухе и высокой температуре (выше 27-28^{o}C), а также при дедифференциации ткани. Так, при распаде яровизированной ткани корнеплодов моркови и цикория до отдельных клеток это свойство полностью теряется, поэтому выращенные из этих клеток каллус, а затем и растения без новой яровизации не образуют цветоноса и не зацветают. Кроме того, побеги образованные весной в отсутствии температуры яровизации (0 – 5 ^{o}C) совсем не выколашиваются.

Выпревание растений зависит и от влажности среды. Так как, выпревание озимых под глубоким снегом происходит лишь на незамерзшей талой почве, то при насыщенном под снегом влагой воздухе растения более активно растут и дышат, расходуют запасы пластических веществ и быстрее истощаются, чем в условиях сухой среды. При повышении температуры отрицательная роль высокой влажности проявляется сильнее, но в то же время это действие ослабевает при наличии света даже слабой интенсивности. Высокая влажность воздуха под снежным покровом является важнейшим условием и для развития снежной плесени.

Переувлажнение почвы наносит вред во все сроки воздействия (перед выпреванием, в середине, после выпревания). В природных условиях более вредным бывает осеннее переувлажнение почвы, ухудшающее закалку озимых, поглотительную и синтетическую активность корневой системы. При этом во все сроки переувлажнения почвы выявлена положительная роль света и опрыскивания растений ретардантами, например, использование ТУРа на озимой пшенице. В зонах с частым переувлажнением почвы создаются сорта, отличающиеся замедленным ростом в этих условиях и большей устойчивостью. При этом исследования различных авторов указывают на отсутствие достаточной связи морозостойкости и устойчивости к переувлажнению.

Под глубоким снежным покровом растения находятся практически в темноте. При слое снега 10-15 см до поверхности почвы проникает до 6% солнечного света. При слое

50 см к растениям проникает около 1 % света и этого обычно достаточно, при сохранении температуры под снегом около 0^{o}C, чтобы предохранить озимые от полной этиоляции до весны. При 70-80 см снегового покрова к растениям свет практически не проникает и поэтому без света на талой почве и сохранении слабого роста происходит

сильная этиоляция и гибель растений. Вследствие этого, растения, находящиеся под толстым слоем снега, весной бывают светло-зелеными, с низким содержанием хлорофилла. При небольшой толщине снега (менее 20 см) растения получают хотя и небольшое количество света, но ежедневно, поэтому до весны не теряют зеленой окраски, и только нижние, более старые и более истощенные листья у них желтеют и отмирают.

При выпревании быстрое и значительное снижение содержания пигментов в листьях идет преимущественно за счет хлорофилла *a* . Менее резкие изменения в содержании отмечаются у хлорофилла *b* , что возможно связано с частичным его образованием из хлорофилла *a*. Идет при выпревании и снижение каротиноидов, но в меньшей степени чем хлорофиллов и оно не зависит от наличия света.

В целом, даже слабый свет зимой играет важную роль в повышении устойчивости озимых к выпреванию, что вероятно, связано со стабилизацией внутриклеточных структур, прежде всего, хлоропластов. Сама же этиоляция не является причиной гибели озимых от выпревания. Гибель растений - это результат их истощения. Устойчивость растений к выпреванию связана не со степенью разрушения хлорофилла, а по-видимому, с сохранением способности хлоропластов на свету быстро синтезировать хлорофилл при одновременном усилении обмена углеводов и белков.

В процессе выпревания в растениях может происходить распад белков, что приводит к накоплению свободных аминокислот и небелкового азота, а также аммиака, накопление которого в токсических дозах ускоряет гибель растений.

Повысить устойчивость растений к выпревания возможно за счет регулирования питания (особенно азотного и фосфорного) и обработки растений ретардантами. В случае повышенного азотного питания в ранне-осенний период (в сентябре) чрезмерно усиливается рост озимых, расходуются сахара, что ослабляет закалку и последующую устойчивость растений к неблагоприятным условиям в зимний период – к выпреванию, морозу и др. Дополнительное внесение фосфора улучшает состояние растений.

Выпирание

Выпирание посевов происходит при замерзании воды в верхнем слое почвы после оттепели. При этом почва вспучивается и поднимает слабо укоренившиеся растения, что часто вызывает разрыв корневой системы, а при последующем оттаивании почвы – ее оседание и обнажение узла кущения и корневой шейки. При очередном похолодании узел кущения подвергается воздействию низких температур.

Весной после оттаивания почвы растения остаются лежать на поверхности и погибают от иссушения, если не происходит их вторичного укоренения. Своевременное прикатывание растений стимулирует образование у них новых корней. Устойчивость растений к выпиранию определяется способностью корней к растяжению.

Выдувание

Выдувание озимых растений зимой происходит в районах с неустойчивым снежным покровом в результате сильных (больше 10 м/с) ветров (обычно при пыльных бурях), когда снежный покров невысокий или отсутствует, а почва сухая и поэтому слабо сцементирована. Сильнее выдуваются слабо развитые посевы (всходы – 3-й лист), которые имеют слабую корневую систему.

Ледяная корка

Ледяная корка – слой льда, образовавшийся при оттепелях от таяния снега или при выпадении жидких осадков и их последующем замерзании. Толщина ледяной корки колеблется от 20 до 50 мм, а максимальная достигает 150 мм. При этом она бывает притертой (смерзшейся с землей) и подвешенной (в снежном покрове). Чаще всего на территории России встречается притертая ледяная корка. Менее опасны висячие корки, так как они образуются сверху почвы и практически не соприкасаются с растениями, а поэтому их легко разрушить катком

Большинство исследователей считают, что гибель растений под ледяной коркой происходит вследствие нарушения газообмена. Исследования газового состава внутренней атмосферы растений, частично или полностью вмерзших в лед, позволили сделать вывод о том, что повреждение и гибель под ледяной коркой происходит не столько от недостатка кислорода, сколько от насыщения тканей углекислым газом. Концентрация углекислого газа в тканях растений лишь за одни сутки пребывания их под ледяной коркой может возрастать до 21 %, а кислорода уменьшаться до 8 %. В газовой среде с высокой концентрацией углекислого газа растения быстро повреждаются и теряют способность к развитию и сохранению высокой устойчивости к действию отрицательных температур. Растения в этих условиях гибнут от недостатка кислорода и накопления в тканях токсических продуктов – этилового спирта и других веществ.

При образовании ледяной контактной корки растения полностью вмерзают в лед, что ведет их к гибели, так как ослабленные от вымокания растения подвергаются сильному механическому давлению. Если же ледяная корка нетолстая и вмерзают только узлы кущения, а листья находятся в воздухе, то такие растения выживают, так как воздух проникает по межклеточникам из листьев в корневую систему. Ледяная корка не образуется, если после оттепели выпадает снег, не позволяющий низким температурам проникать глубоко в почву, тем самым предотвращая его повреждающее воздействие на растения. Вредность ледяной корки во многом зависит от толщины ее и продолжительности воздействия. Опытами с искусственной ледяной коркой показано, что большая часть растений отмирает уже через 10-15 дней при толщине ее от 6 до 10 см.

Зимняя засуха

Зимняя засуха наступает при замерзшей почве и отсутствии снежного покрова. В таких условиях во время ясной погоды солнечные лучи прогревают растения, что вызывает усиленное испарение воды листьями и их высыхание, так как вода из замерзшей почвы не может поступать в надземные части растений. Постепенно высыхание распространяется и на узел кущения, в результате чего растения погибают.

Чтобы уменьшить испарение воды и тем самым снизить неблагоприятное действие зимней засухи растения древесных пород образуют на ветвях мощный слой пробки, сбрасывают на зиму листья. При длительном отсутствии снега осенью наблюдается подвядание озимых культур, которое оказывается полезным, так как способствует повышению морозоустойчивости озимых.

Засухоустойчивость растений.

Засуха – это длительный бездождливый период, сопровождаемый снижением относительной влажности воздуха, влажности почвы и повышением температуры, когда не обеспечиваются нормальные потребности растений в воде.

Засухоустойчивость – способность растений переносить длительные засушливые периоды, значительный водный дефицит, обезвоживание клеток, тканей и органов. При этом ущерб урожая зависит от продолжительности засухи и ее напряженности. Различают засуху почвенную и атмосферную.

Взаимосвязь засухоустойчивости с анатомией и морфологией растений. Одним из характерных признаков засухоустойчивых растений являются небольшие размеры надземной части по сравнению с подземной. Корневая система развита очень хорошо, часть ее сильно разветвлена во все стороны в верхних слоях почвы, благодаря чему в дождливые периоды растения быстро всасывают воду. Другая часть корневой системы может иметь значительную длину и достигать грунтовых вод.

Признаки засухоустойчивости четко проявляются на анатомии и морфологии надземной части растений, в основном на листьях. Чем выше на побеге расположен лист, тем большие у него изменения в сторону усиления ксероморфизма, т.е. образуются структуры, повышающие засухоустойчивость этих листьев.

Основоположником учения о ксероморфизме верхушечных листьев травянистых растений был Заленский, а полученные выводы получили название закона Заленского.

Согласно закону Заленского длина сосудисто-волокнистых пучков на единице площади листа у одного и того же побега возрастает в зависимости от высоты прикрепления соответствующих листьев на стебле. Скорость этого возрастания больше у растений сухих солнечных мест обитания. У верхушечных листьев, по сравнению с нижними:

- меньше размеры клеток эпидермиса и мезофилла;
- меньше размеры устьиц, но число их возрастает;
- меньше размеры волосков, но число их возрастает;
- менее извилистые стенки эпидермиса;
- сильнее развит восковый налет;
- типичнее развита столбчатая паренхима и менее выражена губчатая паренхима;
- более развиты механические ткани.

Причины анатомических изменений листьев заключаются в различных условиях среды, окружающей листья в момент их развития на разных ярусах стебля, в неодинаковых наследственных свойствах протоплазмы тех клеток, из которых развива- ются листья, а также то, что нижние листья, расположенные ближе к корню, лучше снабжаются водой. Разница в этих условиях находит свое разрешение в различном строении листьев на одном и том же побеге.

Исследования показали, что в явлении ксероморфизма верхушечных листьев растений нет абсолютного сочетания всех признаков засухоустойчивости у одного вида. Преобладание одних признаков наблюдается наряду с уменьшением других. Цель растения в данном случае одна - борьба с засухой, но достигается она разными средст- вами. Было установлено, что пути эволюции ксероморфизма листьев различны:

- уменьшение площади листа и упрощение его формы;
- увеличение сети сосудисто-волокнистых пучков;
- увеличение количества устьиц и уменьшение их размеров;
- развитие опушения;
- усиленное развитие столбчатой паренхимы и уплотнение мезофилла.

Физиологические и биохимические аспекты засухоустойчивости растений. Под влиянием засухи в растительном организме может проходить целый ряд функциональных и структурных изменений. Существенную роль в функциональных изменениях играет изменение активности ферментных систем. Обнаружено, что засуха приводит к усилению активности почти всех гидролитических ферментов, в том числе, рибонуклеазы. Было обнаружено, что по мере возрастания степени обезвоживания в растении происходит снижение суммарной РНК. Причиной послужило не столько нарушение интенсивности синтеза РНК, сколько усиление ее распада при обезвоживании в результате рибонуклеазной активности.

Под влиянием засухи происходит распад полисом на рибосомы и субъединицы, в результате чего сильно падает синтез белка (на 50-70%), в то же время наблюдается, сравнительно небольшое (на 10%) снижение РНК, так как рибонуклеаза атакует, в первую очередь, информационную РНК. В сбалансированной системе у оводненных листьев участие рибонуклеазы заключается в разрушении РНК, выполнивших свою роль. При наличии водного дефицита повышается суммарная активность рибонуклеазы, усиливается распад РНК, в результате чего нарушается сбалансированность белоксинтезирующейсистемы.

Засуха снижает активность оттока ассимилятов из листьев, тормозит дыхательный метаболизм углерода и приводит к снижению темновой фиксации CO_2, снижает синтез АТФ, вызывает денатурацию белков протоплазмы и органоидов клетки. Под влиянием обезвоживания происходит изменение вязкости протоплазмы, усиливается

ее проницаемость, нарушается структура мембран.

Устойчивость растений к абиотическим и биотическим факторам среды

Устойчивость растений к гипоксии и аноксии, солеустойчивость, устойчивость к радиации.

Избыток влаги в почве оказывает крайне неблагоприятное влияние на растения. Этот фактор действует при заболачивании почв, временном или постоянном переувлажнении, при вымокании растений в результате весеннего таяния снега или при затяжных дождях, при нарушении поливных норм на орошаемых территориях. До 70% территории суши на Земле постоянно или периодически подвергаются затоплению. Неблагоприятным прогнозом является увеличение площадей затопляемых территорий в результате потепления климата, поднятия уровня вод Мирового океана, таяния вечной мерзлоты. Особенностью затопления, как стресс-фактора, является сочетание высокой оводненности и нарушение кислородного режима в корнеобитаемой зоне. Доступ кислорода к корням растений затрудняется (гипоксия) или совсем прекращается (аноксия). Известно, что обычно корни поглощают кислород, необходимый для дыхания, прямо из почвы. Хорошо структурированные почвы богаты кислородом. Но в плохо дренированных почвах при больших дождях поры заполняются водой, воздух вытесняется. Диффузия кислорода в воде происходит медленно, особенно при низких температурах. Вместе с тем кислород в почве необходим для жизнедеятельности аэробных микроорганизмов. Поэтому при длительном затоплении в почве развиваются анаэробные процессы, преимущественно маслянокислое и другие виды брожения.Происходит подкисление околокорневой среды, накапливаются С02, СН4, органические кислоты, спирты и другие соединения, многие из которых ядовиты для корней растений. При затоплении тормозится прорастание семян, снижается поглощение воды, ингибируется процесс экссудации. Нарушение водного обмена растений проявляется в снижении оводненности и возрастании водного дефицита. Резко падает поглощение ионов через корни. В результате в надземных органах обнаруживается недостаток питательных веществ. Наблюдается задержка роста растений. Однако показана различная реакция на затопление органов растения: рост побегов иногда ускоряется, а рост подземных органов всегда тормозится. Надземные органы растения не испытывают недостатка кислорода и влияние зато-пления на них осуществляется опосредовано через нарушение кооперативных связей с корневой системой на уровне транспорта метаболитов и физиологически активных соединений. Даже непродолжительное переувлажнение (1—3 суток) на ранних этапах онтогенеза снижает продуктивность сельскохозяйственных культур. В корнях ингибируются аэробные процессы, начинается брожение и ПВК превращается в молочную кислоту, сказывается недостаток АТФ.

Повышается значение рН цитоплазмы из-за утечки протонов и образования молочной кислоты, что является первым признаком повреждения клеток. Благодаря подкислению цитоплазмы ингибируется метаболизм. Однако некоторые растения, хорошопереносят недостаток кислорода в почве. Наиболее приспособлены к недостатку кислорода такие группы растений, как гидрофиты, болотные, растения ветландов и виды, произрастающие на плотных почвах. Уникальной культурой по устойчивости к затоплению является рис, который обычно выращивается на затопляемых анаэробных почвах. Возможность произрастания растений в условиях переувлажнения (к гипо- и аноксии) обеспечивается, во-первых, поддержанием содержания кислорода в тканях, близкого к нормальному уровню; во-вторых, приспособлениями, позволяющими осуществлять обменные процессы при пониженной концентрации кислорода в среде (Т.В. Чиркова). Сохранению необходимого уровня кислорода в тканях способствуют разнообразные анатомо-морфологические изменения. Происходит укорачивание и утолщение корней, образование дополнительной поверхностной корневой системы. В

первую очередь тормозится рост первичных корней, тогда как в придаточных корнях ростовые процессы продолжаются. В большинстве случаев вновь появившиеся корни проявляют отрицательный геотропизм, направляя свой рост в поверхностные слои почвы, более богатые кислородом. Разрастается основание стебля, что обеспечивает закладку дополнительных придаточных корней и проводящих пучков. У большинства растений при затоплении возрастает общий объем газовых полостей, что способствует транспорту кислорода из атмосферы к затопляемым органам. Приводятся данные, что у водных растений около 50% объема листа, как правило, занято газовым пространством. Развивается вентиляционная сеть межклетников, воздухоносные полости (аэренхима), которые составляют непрерывную систему, по которой воздух транспортируется из надземных частей растений в корни. Существенную роль в обеспечении кислородом корневой системы имеют листья. Даже в условиях нормальной аэрации до 25% кислорода поступает в корни за счет транспорта его из надземной части. У древесных растений аналогичную функцию выполняют чечевички. Все эти приспособления способствуют тому, что растение получает возможность избежать действия неблагоприятного фактора. Однако система транспорта и накопления кислорода не всегда оказывается эффективной и поэтому важным являются физиолого-биохимические приспособления, обеспечивающие достаточный уровень обмена веществ при пониженной концентрации кислорода. Эти приспособления связаны главным образом с процессом дыхания (Г. М. Гринева). Возрастает активность пентозофосфатного пути дыхания с окислением образующегося в ходе его НАДФН. Увеличивается значение гликолитического пути распада глюкозы. Возрастает роль эффективной работы системы детоксикации продуктов анаэробного распада (этиловый спирт, молочная кислота), что подразумевает удаление этих веществ или включение в обмен. Так, у устойчивых к кислородному дефициту растений не наблюдается чрезмерного накопления продуктов брожения. Это достигается не только за счет предотвращения их образования. Может происходить выход этанола (и других продуктов) в околокорневую среду или подъем с транспирационным током в надземную часть и выход в атмосферу через листья и чечевички. Кроме того, образующийся этанол может разрушаться с участием алкогольдегидрогеназы. Показано, что в анаэробных условиях происходит повышение активности этого фермента. В условиях недостатка кислорода существует возможность замены атмосферного кислорода, как акцептора электронов, его аналогами. Такими соединениями в условиях гипоксии являются нитраты. Этот процесс переноса на N03- электронов и протонов, очень схожий с обычным дыханием, получил название нитратного дыхания. Перенос электронов также возможен на жирные кислоты, каротиноиды. Происходят морфологические изменения структуры митохондрий, которые удлиняются, контактируют друг с другом и образуют митохондриальную сеть. Эта перестройка митохондриальных мембран имеет адаптивное значение, поскольку позволяет увеличить поверхность контакта внешней мембраны митохондрии с цитоплазмой и с мембранами ЭПР (Б.Б. Вартапетян).

При гипо- и аноксии изменяется количественное содержание и качествен-ный состав белков. Обычно содержание белка снижается в связи с ускорением распада и торможением синтеза. Однако для ряда белков отмечается усиление - синтеза. Так, показано, что при помещении корней кукурузы в анаэробные условия синтез белков тормозится, однако образуется 20 полипептидов. Большинство этих анаэробных белков является ферментами брожения и гликолиза. Предполагается, что сигналом для образования этих белков является кальций, концентрация которого возрастает уже через несколько минут после начала гипоксии. Это может служить сигналом для образования мРНК, на которой транслируются такие ферменты как алкогольдегидрогеназа и сахарозосинтаза, которая катали-зирует превращения сахарозы. Также индуцируется синтез белков-ферментов гликолиза, спиртового брожения, азотного обмена (нитратредуктаза, нитритредуктаза), супероксиддисмутаза (СОД), каталаза и пероксидаза. Три последних фермента входят в антиоксидантную систему (АОС) и обеспечивают

защиту от супероксидных радикалов и других АФК, образование которых при дефиците кислорода возрастает. У устойчивых растений увеличение синтеза белков-ферментов происходит в большей степени. Кроме того, у них в меньшей степени снижается синтез белка, что связано с накоплением таких протекторных соединений как полиамины, которые ингибируют активность протеаз.

Синтезируются ферменты, связанные с лизисом клеточных стенок и образованием аэренхимы. Важное значение имеет появление фермента синтеза этилена аминоциклопропанкарбосинтазы (АЦК-синтаза). Этилен активирует синтез анаэробных белков-ферментов, под действием которых могут разрушаться клетки коры корня, что облегчает диффузию кислорода. Этилен влияет на рост стеблей, стимулирует образование придаточных корней. Многие эффекты этилена связаны с ауксинами, которые при затоплении участвуют в поддержании транспортных процессов, регуляции формирования аэренхимы, придаточных корней. Недостаток 02 приводит к образованию АБК, накопление которой подавляет синтез аэробных белков и индуцирует работу генов, кодирующих анаэробные белки. Под влиянием АБК увеличивается концентрация кальция в цитоплазме, ингибируется рост. Изменения в гормональном балансе зависят от уровня дефицита кислорода, продолжительности действия стресс-фактора, устойчивости культуры, органа. Изменение гормонов при затоплении имеет фазный характер, что соответствует представлениям о течении стресс-реакции (Е.Ю. Бахтенко). В первый период изменения гормонов характеризуются резким и значительным отклонением от нормы к минимуму или максимуму с последующим менее резким возвращением к показателям контроля. В дальнейшем (2-я фаза) изменения гормонов носят плавный характер. Таким образом, у растений, произрастающих в условиях переувлажнения, ус-тойчивость к гипо- и аноксии достигается комплексом приспособлений, которые обеспечивают транспорт кислорода в корни, а также необходимые метаболические перестройки. Большинство культурных растений требовательны к аэрации почвы, поэтому неустойчивы к затоплению и могут произрастать на переувлажненных и заболоченных почвах только после отвода поверхностных вод (мелиорация) или снижении уровня грунтовых вод. Устойчивость зерновых культур к избытку воды в почве можно повысить с помощью обработок растений синтетическими цитокининами (6-БАП), АБК, хлорхолинхлоридом (ССС), ни-котиновой кислотой или сульфатом марганца. Благоприятным является внесение при затоплении нитратов. Наиболее эффективным является подбор более устойчивых к затоплению видов и сортов сельскохозяйственных растений. Сделаны попытки повышения устойчивости путем получения трансгенных растений. В качестве доноров генов устойчивости используют как растения, способные расти в анаэробной среде (аир), так и бактерии.

Засоление связано главным образом с повышенным содержанием натрия в почве. В зависимости от преимущественного накопления отдельных солей натрия засоление может быть сульфатным, хлоридным, содовым или смешанным. Наиболее вредное влияние оказывают ионы Na+ и CI-. Действие засоления на растительные организмы связано с двумя причинами: ухудшением водного баланса и токсическим влиянием высоких концентраций солей. Засоление приводит к созданию в почве низкого (резко отрицательного) водного потенциала, поэтому поступление воды в растение сильно затруднено. Под влиянием солей происходят нарушения ультраструктуры клеток, в частности изменения в структуре хлоропластов. Особенно это проявляется при хлоридном засолении. Вредное влияние высокой концентрации солей связано с повреждением мембранных структур, в частности плазмалеммы, вследствие чего возрас-тает ее проницаемость, теряется способность к избирательному накоплению веществ. В этом случае соли поступают в клетки пассивно вместе с транспирационным током воды. Поскольку в большинстве случаев засоленные почвы располагаются в районах, характеризующихся высокой летней температурой, интенсивность транспирации у растений очень высокая. В результате солей поступает много, и это усиливает

повреждение растений. Надо учесть также, что на засоленных почвах большая концентрация натрия препятствует накоплению других катионов, в том числе и таких необходимых для жизни растения, как калий и кальций. Для того чтобы избежать осмотического стресса важное значение имеет осморегуляция. Для этого растение использует два пути: накопление ионов и особенно образование растворенных органических веществ, таких как глицинбетаин, сорбитол, сахароза, пролин. Одной из причин большей устойчивости к засолению растений с САМ-метаболизмом является накопление органических кислот. Другой стороной вредного влияния солей является нарушение процессов обмена, Работами Б.П. Строганова показано, что под влиянием солей в растениях нарушается азотный обмен, накапливается аммиак и другие ядовитые продуктом. Необходимо отметить, что влияние засоления тесно связано с изменениями в обмене соединений серы. Показано, что при хлоридном засолении растения испытывают резкий дефицит соединений серы. Возникают типичные признаки серного голодания. В условиях засоления, связанного с высокой концентрацией сернокислых солей, наблюдается обратный процесс — избыточное накоп-ление серы. Последнее приводит к накоплению ряда токсичных продуктов. Повышенная концентрация солей, особенно хлористых, может действовать как разобщитель процессов окисления и фосфорилирования и нарушать снабжение растений макроэргическими фосфорными соединениями.

Высокая концентрация Na^+ и (или) Cl^- тормозит фотосинтез. Это связано с чувствительностью к высокой концентрации солей процессов фосфорилирования и карбоксилирования. Повышенная концентрация солей инактивирует работу белков, тормозит их синтез. Вместе с тем показано, что при действии солей активируется работа многих генов, кодирующих ферменты синтеза веществ, участвующих в осморегуляции. Так, пролинсинтаза является ключевым ферментом синтеза пролина, альдегиддегидрогеназа вызывает аккумуляцию бетаина. Другие ферменты (например, глицеринальдегидфосфатдегидрогеназа) приводят к увеличению растворимых Сахаров, что влияет на осмотическую концентрацию. У САМ растений под действием солей экспрессируются многие ферменты САМ — пути: ФЕП-карбоксилаза, малатдегидрогеназа и др. Показано, что осмотический стресс регулирует гены, кодирующие АТФазу, аквапорины. Отрицательное действие высокой концентрации солей сказывается раньше всего на корневой системе растений. При этом в корнях страдают наружные клетки, непосредственно соприкасающиеся с раствором соли. В стебле наиболее подвержены действию солей клетки проводящей системы, по которым раствор солей поднимается к надземным органам.

В основе устойчивости растений к солям лежат физиологические механизмы, которые можно разделить на две группы. К первой группе относятся механизмы, запускающие реакции обмена веществ, которые нейтрализуют неблагоприятное действие солей. Примером может служить окислительное разрушение токсичных соединений серы и ее производных, а также накопление веществ, регулирующих осмотические свойства клеток и оказывающих защитное влияние, например аминокислоты пролина. Важное значение в процессе приспособления к засолению имеет накопление веществ, относящихся к полиаминам (путресцин, спермидин и др.). В определенных концентрациях эти вещества оказывают защитное действие. Это связано, по-видимому, с тем, что они стабилизируют структуру нуклеиновых кислот и повышают устойчивость растений. Ко второй группе относятся механизмы, регулирующие транспорт ионов из среды в клетку. Этот тип приспособлений связан с защитными функциями мембран. По отношению к солям все растения делят на гликофиты, или растения пресных местообитаний, не обладающие способностью к произрастанию на засоленных почвах, и галофиты — растения засоленных местообитаний, обладающие способностью к приспособлению в процессе онтогенеза к высокой концентрации солей. По признакам, позволяющим выносить засоление, выделяют три группы галофитов. Эвгалофиты (настоящие

галофиты). Это растения с мясистыми стеблями и листьями, накапливающие в клетках большое количество солей. Концентрирование солей происходит в вакуолях. Галофиты этого типа растут на наиболее засоленных почвах (солерос, сведа). Исследования, проведенные, показали, что галофиты этой группы настолько приспособлены к произрастанию на засоленных почвах, что при нормальном содержании солей добавление хлористого натрия оказывает благоприятное влияние на их рост. Клетки растений этой группы характеризуются высокой концентрацией солей (более отрицательным водным потенциалом), благодаря чему они могут добывать воду из засоленной почвы. Некоторые солянки накапливают до 7% солей от массы клеточного сока. Одновременно цитоплазма этих растений обладает большой гидрофильностью, высоким содержанием белка, высокоустойчива к накоплению солей. Криптогалофиты (солевыделяющие). Они отличаются тем, что соли поглощаются корнями, но не накапливаются в клеточном соке. Поглощенные соли выделяются через специальные секретирующие клетки, имеющиеся на всех надземных органах, благодаря чему листья этих растений обычно покрыты сплошным слоем солей. Путем опадения листьев часть солей удаляется. Растения данной группы характеризуются значительной интенсивностью фотосинтеза, что создает у них высокую концентрацию клеточного сока. Эта особенность позволяет им поглощать водуиз засоленных почв. Вместе с тем цитоплазма их неустойчива и легко повреждается солями. К таким растениям относятся произрастающие на среднезасоленных почвах тамариск, кермек, лох и др.

Гликогалофиты (соленепроницаемые).Они характеризуются тем, что цитоплазма клеток корня малопроницаема для солей, поэтому они не поступают в растение. Высокая осмотическая концентрация в клетках растений этой группы создается за счет большой интенсивности фотосинтеза и накопления растворимых углеводов. К этой группе относятся такие растения как полынь и лебеда. Все приспособительные особенности галофитов заложены в их наследствен-ной основе. Из культурных растений солеустойчивыми растениями являются хлопчатник, сахарная свекла, ячмень, люцерна. Солеустойчивость растений можно повысить, применив прием закаливания. Для этого набухшие семена различных растений выдерживают в течение часа в 3%-ном растворе хлористого натрия, после чего промывают водой и высевают. Растения, выросшие из таких семян, характеризуются более низкой интенсивностью обмена, но являются более устойчивыми к засолению. Из агротехнических методов важнейшим является мелиорация засоленных почв. Перспективным считается использование фитомелиорантов. Показано, что некоторые виды растений способны поглощать NaCI из засоленных почв и тем самым эффективно улучшать их режим. Так, возделывание амаранта в течение 2—3 лет на засоленных в результате поливного земледелия почв приводит к их рекультивации, и они становятся пригодными для возделывания пшеницы.

Развитие ядерной энергетики сопровождается увеличением количества радиоактивных отходов, с которыми нужно непрерывно бороться, как и с другими опасными загрязнителями.

Излучение с очень высокой энергией, способное отнимать электроны от атомов и присоединять их к другим атомам с образованием пар положительных и отрицательных ионов, называют *ионизирующим излучением.* Источником ионизирующего из лучения служат радиоактивные вещества. Те изотопы элементов, которые испускают ионизирующее излучение, называют *радиоактивными изотопами.*

Каждый радиоактивный изотоп характеризуется определенной атомной массой и распадается с определенной скоростью. Эту скорость называют *периодом полураспада.* Период полураспада — величина постоянная для данного изотопа, она не зависит от факторов внешней среды. Крайне «короткоживущие» радионуклиды не оказывают никакого влияния на живые системы в отличие от «долгоживущих» радионуклидов.

Проникающая сила излучения зависит от его энергии. Чем выше энергия, тем больше потенциальный ущерб для биологического материала.

Разные виды организмов сильно различаются по своей чувствительности к дозам облучения. Размеры повреждающего действия облучения на растения зависят от дозы и характера облучения. Наибольший вред причиняет внутреннее облучение растений, когда радиоактивные альфа- и бета-частицы поступают в него через корни и листья. При этом радиоактивные вещества действуют на отдельные молекулы, макромолекулы, субклеточ- ные структуры, клетки, ткани, органы и целый растительный организм, вызывая нарушения физиологических и биохимических процессов.

В зависимости от дозы облучения процессы, обусловливающие синтез важных составных частей клеток, замедляются или прекращаются.

Радиотоксины способны активно реагировать с ДНК и действовать на внутренние мембраны клеток, вызывая мутагенные эффекты. При воздействии на мембраны митохондрий возникают нарушения в окислительно-восстановительных процессах, со- пряженных с реакциями окислительного фосфорилирования. Предполагается, что липоидные радиотоксины действуют в основном на мембраны, а хиноидныерадиотоксины реагируют с ДНК ядра, вызывая нарушение в ней информации.

У высших растений чувствительность к ионизирующему облучению прямо пропорциональна размеру ядра, а точнее, объему хромосом или содержанию ДНК. Растения с большим объемом хромосом гибнут при дозе в 5—10 раз ниже, чем растения с мелкими хромосомами или малым их количеством. Установлено, что растения с малым числом хромосом и крупными ядрами более чувствительны к облучению, чем полиплоиды и растения с большим числом хромосом и мелкими ядрами. Такая зависи- мость свидетельствует о том, что при увеличении хромосомной «мишени» вероятность прямого попадания атомных «выстрелов» повышается.

Первичное действие излучения на генетический материал приводит к разрыву хромосом, в результате чего образуются фрагменты, а затем и перекомбинации, вызывающие появлешн хромосомных перестроек. Более сильное воздействие радиации приводит к прекращению митозов и сильному повреждении) ядер.

Радиочувствительность растительного организма изменяется и широком интервале доз облучения и зависит от его биологических особенностей, возраста, физиологического состояния, интенсивности обмена веществ. Чувствительность клеток при облучении зависит от температуры, парциального давления кислорода, цикла деления, метаболического состояния, оводненности и интенсивности митозов.

В пределах одного вида растений радиочувствительность может зависеть от изменения объема ядер в течение цикла развития растительного организма.

С возрастом у растений повышается устойчивость к радиационному повреждению. При облучении растений пшеницы в период всходов урожай снижается на 53 %, кущения — на 23 %, а во время созревания снижения не обнаруживается. При облучении картофеля перед бутонизацией клубни не образуются, а при облучении в период цветения урожай снижается на 32 %.

Семена наиболее устойчивы, чем целые растения. Наблюдается довольно тесная связь между радиочувствительностью сухих семян при остром облучении, объемом ядер клеток и числом хромосом при условии одинакового содержания в них воды. При облучении семян различных культур оказалось, что наиболее чувствительны к облучению семена крестоцветных, а более устойчивы семена овса, люпина, клевера, льна.

Ионизирующее излучение радиоактивных изотопов может не оказатьповреждающего действия на урожай материнского растения. Однако отрицательное влияние накопленных радионуклидов в семенах может проявиться на последующих поколениях.

Поддержание стабильности генетического аппарата в клетках растений — главное условие для выживания и адаптации их к радиационному облучению.

Различают прямое и косвенное действие радиации на живые организмы. Прямое действие энергии излучения на молекулу переводит ее в возбужденное или

ионизированное состояние. Особенно опасны повреждения структуры ДНК: разрывы связей сахар-фосфат, дезаминирование азотистых оснований, образование димеров пиримидиновых оснований. Косвенное действие радиации состоит в повреждениях молекул, мембран, органоидов клеток, вызываемых продуктами радиолиза воды. Заряженная частица излучения, взаимодействуя с молекулой воды, вызывает ее ионизацию. Ионы воды за время жизни 10^{-15} - 10^{-10} сек способны образовать химически активные свободные радикалы и пероксиды. Эти сильные окислители за время жизни 10^{-6}

- 10^{-5} сек могут повредить нуклеиновые кислоты, белки-ферменты, липиды мембран. Первоначальные повреждения усиливаются при накоплении ошибок в процессах репликации ДНК, синтеза РНК и белков.

Устойчивость растений к действию радиации определяется следующими факторами:

1. Постоянное присутствие ферментных систем репарации ДНК. Они отыскивают поврежденный участок, разрушают его и восстанавливают целостность молекулы ДНК.
2. Наличие в клетках веществ – радиопротекторов (сульфгидрильные соединения, аскорбиновая кислота, каталаза, пероксидаза, полифенолоксидаза). Они ликвидируют свободные радикалы и пероксиды, возникающие при облучении.
3. Восстановление на уровне организма обеспечивается у растений: а) неоднородностью популяции делящихся клеток меристем, которые содержат клетки на разных фазах митотического цикла с неодинаковой радиоустойчивостью, б) присутствием в апикальных меристемах покоящихся клеток, которые приступают к делению при остановке деления клеток основной меристемы, в) наличием спящих почек, которые после гибели апикальных меристем начинают активно функционировать и восстанавливают повреждение.

Газоустойчивость растений, действие пестицидов на растения, устойчивость к полеганию.

Газоустойчивость – это скорость и степень проявления у растений патологических изменений при действии газа. Способность растений поддерживать свою жизнедеятельность в условиях загрязнения атмосферы без снижения роста и развития называют газоустойчивость. Она определяется различными физиологическими и биологическими особенностями организма, на основании которых выделяются несколькоформ газоустойчивости у древесных растений:

1) анатомическая, связанная с особенностями строения растений, препятствующими проникновению газов;
2) физиологическая, основанная на особенностях взаимодействия внутренних тканей с окружающим воздухом;
3) биохимическая, исключающая повреждение ферментативных систем и обмена веществ;
4) габитуальная, уменьшающая возможность контакта листьев и цветков с токсическими газами;
5) феноритмическая, выделяемая по признаку несовпадения во времени действия газа и критических периодов вегетации;
6) анабиотическая, связанная с состоянием покоя растений зимой или в летнюю засуху;
7) регенерационная, обусловленная способность побегов к повторному облиствлению, развитию новых побегов;
8) популяционная, зависящая от возрастного полиформизма популяций;
9) фитоценотическая, приобретающая значение в связи с вертикальной и горизонтальной неоднородностью фитоценоза, препятствующей проникновению газов.

Основы газоустойчивости были разработаны теории фотоокисления. Согласно этой теории, двуокись серы и другие токсические газы нарушают фотосинтез. При этом на свету начинается фотоокисление белков, аминокислот и других веществ, что приводит к их разрушению и в последующем к отмиранию клеток.

Газоутойчивость у растений различна. Некоторые растения можно использовать в качестве биоиндикаторов токсичных концентраций газа.

Наряду с высокочувствительными растениями в качестве биоиндикаторов можно использовать и газоустойчивые растения из числа тех, которые способны накапливать вредное вещество в значительных количествах (аккумуляторные индикаторы). Обнаружить действие двуокиси серы, фтористого и хлористого водорода на растения в этом случае можно с помощью химического анализа на содержание этих элементов в органах растений.

С учетом различной газоустойчивости для озеленения зон с разной степенью загрязнения газом рекомендуется использовать следующие древесные породы:

1) для зоны сильного поражения (в радиусе до 500 м от источника вредных газов) – тополь канадский, липа мелколистная, клен ясенелистный, бузина, жимолость;
2) для зоны умеренного поражения (в радиусе от 500 до 2000 м от источника вредных газов) – береза пушистая, вяз, клен остролистный, клен татарский, акация желтая, лещина, ива, рябина и др.;
3) для зоны слабо поражения (в радиусе от 2000 до 4000 м от источника вредных газов) – дуб, лиственница, ель, сосна и др.

3.4. Действие пестицидов на растения

К биотическим факторам, действующим в ценозе и оказывающим влияние на рост, развитие и конечную урожайность растений, наряду с аллелопатическими воздействиями относятся вредители и болезни.

Кроме агротехнических приемов, снижающих вредное действие этих факторов, необходимо применение химических мер борьбы.

Химические вещества (органические и неорганические соединения), используемые для борьбы с вредными организмами, повреждающими растения, а также с сорняками, называют *пестицидами.* Основой применения различных пестицидов является разная чувствительность к ним объектов, обусловленная различной степенью проницаемости поверхности покровов и особенностями обмена веществ. Таким образом, способность пестицидов действовать на одни живые организмы без нанесения вреда другим позволяет широко применять их для защиты растений.

Различного рода пестициды для борьбы с сорняками, называемые *гербицидами,* чаще всего одинаково фитонцидны как для сорняков, так и для защищаемой культуры, поэтому их применение основано на разной чувствительности к гербицидам в разные фазы развития. Так, гербициды вносят в почву до посева, во время посева или до всходов основной культуры, когда она еще не подвергается их действию. В случае применения гербицидоп на вегетирующих растениях возможность сохранения основной культуры также основана на некоторых особенностях метаболизма культурных растений, способных к детоксикаций поступающих ядов, или их инактивации.

В основе устойчивости разных видов и сортов растений лежат их биохимические реакции обмена веществ и различия в физиологической реакции. Среди растений нет ни одной систематической группы (класс, семейство, род), в которой все представители были бы одинаково устойчивы. Даже в пределах вида отдельные сорта растений по отношению к пестицидам могут вести себя по-разному. Так, двойные межлинейные гибриды кукурузы значительно более устойчивы к гербициду 2,4-Д, чем простые гибриды или самоопыленные линии. Обнаружены различия в химической реакции на обработку гербицидами у картофеля, гороха, льна, люпина, сахарной свеклы, табака, плодовых и ягодных культур. В целом пестициды проявляют большую избирательность действия по отношению к защищаемым растениям, что и позволяет применять их для борьбы с вредными организмами.

Пестицид может легко проникать в растения через корпи, особенно при проведении предпосевной обработки семян или если он был внесен в почву. Пестициды

проникают в корни, несмотря на слабую растворимость в воде, так как они легко растворяются в липидах мембран.

Поглощение пестицидов происходит, очевидно, так же, как и поглощение питательных веществ, в результате диффузии, обменной адсорбции и активного переноса молекул и ионов. Этот процесс может носить пассивный характер, когда адсорбированные на поверхности корней ионы и молекулы пестицидов проникают в неизмененном виде в свободное пространство клеток и дальше продвигаются с током воды по проводящим сосудам в клетки тканей надземных органов. Одновременно пестицид Si могут поступатьи метаболическим путем, когда, адсорбированные на внешней поверхности цитоплазмы клеток корней, они сразу вовлекаются в интенсивный обмен. В результате биохимической реакции пестициды могут необратимо разрушаться или образовывать комплексы с компонентами клеток. Интенсивность поступления пестицидов через корни повышается с увеличением дозы.

При обработке вегетирующих растений пестициды проникают главным образом через листья (кутикулярно или устьично) в виде жидкости или паров. Проникновение через кутикулу во многом зависит от анатомо-морфологических особенностей покровных тканей. Кутикула покрывает всю поверхность листа в виде сплошной пленки и служит главным препятствием на пути проникновения пестицидов в лист. Она характеризуется отрицательным зарядом и способна поглощать воду, ее матрикс имеет липофильные вещества, через него и могут проникать липофильные пестициды. Эндосперм кутикулы — один из возможных путей проникновения гидрофильных соединений. Проникновение пестицидов в листья после их кристаллизации прекращается. Известны как полярный(водный), неполярный (липоидный) пути поступления этих веществ в протопласт листа, так и комбинированный.

Проникновение пестицидов через кутикулу определяется их растворимостью в воде или отдельных компонентах кутикулы клеточной оболочки и зависит от степени их полярности. Кутикула хорошо проницаема для масел, поэтому многие растворимые в масле препараты легко проникают через нее. Далее пестициды диффузным путем проникают через клеточную оболочку и адсорбируются плазмалеммой. Благодаря особым свойствам мембран и вследствие десорбции или пиноцетоза адсорбированные молекулы пестицидов десорбируются в цитоплазму. Это метаболический процесс, в котором источником необходимой энергии являются дыхание и фотосинтез.

Пестициды проникают в листья и через открытые устьица, так как последние способны легко пропускать пары пестицидов из растворов, которыми опрыскивают растения, а также водные и масляные растворы и эмульсии с низким поверхностным натя-жением. Пестициды перемещаются в основном в быстрорастущие части растения. Скорость распространения их различна. Довольно быстро передвигается по сосудистой системе гексахлоран, многие гербициды и некоторые фунгициды. Скорость передвижения препаратов совпадает со скоростью движения эндогенных веществ по флоэме и ксилеме. Пестициды под действием ферментных систем подвергаются метаболическим изменениям. Скорость метаболических превращений зависит от свойств препарата и возрастных особенное гей культуры. В молодых растениях этот процесс идет быстрее, чемв старых, что объясняется высокой физиологической активностью первых.

В молодых тканях в связи с усиленной метаболической деятельностью преобладают синтетические процессы. При этом повышается содержание биокатализаторов и веществ высокой физиологической активности (ферментов, гормонов, витаминок). Активная форма этих соединений взаимодействует с пестицидами, вызываях изменения.

В старых тканях преобладают гидролитические процессы, связанные с разложением органических и образованием низкомолс- кулярных соединений, вследствие чего не создаются благоприятные условия для интоксикации пестицидов.

Различные пестициды метаболизируются в растениях по-разному. Одно и то же вещество может вовлекаться в различные реакции, в результате чего образуется множество разнообразных продуктов метаболизма. На первом этапе могут образоваться даже более токсичные соединения, чем исходные. Пестициды в растениях способны образовывать и липофиль- ные конъюгаты с различными соединениями. Так, достаточно стабильные конъюгаты с углеводами растений обнаружены для большинства пестицидов или их метаболитов, в том числе для синтетических перметроидов (перметрин, циперметрин), триазинов, производных мочевины, карбаминовой кислоты, ароматических карбоновых кислот. Пестициды образуют конъюгаты также с аминокислотами. В большинстве случаев конъюгаты с сахарами и аминокислотами менее токсичны, чем исходные химические соединения. Однако известны и обратные случаи. Конъюгаты многих пестицидов и их метаболиты менее подвижны и могут сохраняться в растениях длительное время, иногда до полного созревания урожая. Применение таких препаратов должно быть строго регламентировано, чтобы в растениях оставалось возможно меньшее их количество. Предпочтительны пестициды, которые быстро разлагаются с образованием нетоксичных соединений. На поверхности растений разложение пестицидов, как правило, происходит быстрее, чем на почве

Поступление препарата возможно также непосредствен но через кору и покровные ткани стебля.

Пестициды, поглощенные растениями, могут передвигаться и нем по флоэме, лучевой паренхиме, клеточным стенкам, по ксилеме с транспирационным током и по межклетникам.

Для санитарного контроля за остатками в пищевых продуктах утверждается ПДК

— предельно допустимая концентрация содержания остатков пестицидов. ПДК устанавливается на основании результатов опытов по изучению токсичности пестицидов на животных и определения их остатков в той или иной культуре

Полегание злаковых культур обусловлено слабым развитием соломины.

Повышение устойчивости – применение ретардантов.

Аллелопатические взаимодействия в ценозе, физиологические основы иммунитета.

Взаимоотношения растений и микроорганизмов:

Симбиоз. Динамичную связь растений с почвенной средой обуславливает корневая система, которая выполняет не только механическую, поглотительную и запасающуюфункции, но и также синтетическую, выделительную и регуляторную. За счет корневых выделений, составляющих 8-12 % синтезированных в процессе фотосинтеза веществ, растения могут как активизировать жизнедеятельность почвенной микрофлоры, так и угнетать развитие агрономически важных ассоциаций.

Корневая система растений окружена почвой, которая обогащена корневыми выделениями, отмершими корневыми волосками, что служит питательной средой для микроорганизмов. Для каждого вида растений характерен свой, исторически сложившийся, микробный ценоз, специфичность которого обусловлена многими факторами и, прежде всего, корневыми выделениями растений. Так, например, при совместном посеве кукурузы и сои, корневые выделения кукурузы способствуют повышению в прикорневой зоне сои общей численности бактерий аммонификаторов и нитрификаторов и оказывают отрицательное влияние на развитие азотобактора, а корневые выделения сои оказывают противоположное действие.

В ризосфере, почве непосредственно прилегающей к корню, бактерий в сотни и тысячи раз больше, чем вне ее, что способствует более интенсивным почвенным процессам. В свою очередь, от микрофлоры почвы зависит обеспеченность растений минеральными элементами. Микроорганизмы дышат, выделяя значительные количества диоксида углерода, а многие из них образуют минеральные кислоты – азотную и серную, органические кислоты – уксусную, масляную и некоторые другие, а также ряд ферментов.

Это помогает растворению и превращению недоступных растениям соединений, прежде всего, фосфор- и азотсодержащих, в доступные. Что касается микроэлементов, то особое место здесь занимают изменения валентных состояний таких металлов, как марганец, молибден, железо. Микроэлементы стимулируют развитие ризосферных микроорганизмов, при этом, соотношение окисленных и восстановленных форм элементов в известной степени обусловлено видовым составом этих микроорганизмов. Микроорганизмы образуют также большое количество физиологически активных веществ, которые вовлекаются в метаболизм растений и могут стимулировать корневые выделения, часть из которых микроорганизмы связывают в органической форме.

Корневые выделения растений влияют на биохимические свойства микроорганизмов. Так, обнаружено, что биотин, тиамин и никотиновая кислота, входящие в состав корневых выделений кукурузы и пшеницы, в основном используются ризосферными микроорганизмами. В то же время отмечено, что, например, у Pseudomonas fluorescens под влиянием корневых выделений кукурузы увеличивается биосинтез витамина B_{12}, что, в свою очередь, вызывает рост корней. Кроме того, использование органических удобрений с различным содержанием биологически активных веществ, позволяет оказывать направленное воздействие на особенности взаимоотношений растений и ризосферной микрофлоры, выражающееся не только в изменении количества биологически активных веществ в почве, но и в направленности биосинтеза их в растениях.

Еще большее влияние на усвоение из почвы минеральных веществ оказывает симбиоз корней с почвенными грибами, впервые обнаруженный в 1882 году Ф.М.Каменским. В 1885 году Г.Франк, рассматривая симбиоз корней высшего растения с мицелием гриба, как вполне сложившийся с морфологической точки зрения орган, дал ему специальное название микоризы, что означает грибокорень. Различают микоризу эктотрофную (внешнюю), эндотрофную (внутреннюю) и эктоэндотрофную (переходную).

В природных условиях микоризу имеют 80% автотрофных растений. Отсутствует она у растений, обладающих способностью поглощать труднорастворимые фосфаты почвы (гречиха, горчица) и сформировавшихся в условиях неблагоприятных для развития микоризы (низкие температуры, недостаток влаги).

Наиболее отзывчивы на микоризную инфекцию бобовые культуры. Одной из основных особенностей корневых выделений бобовых является значительно большее, по сравнению со злаками, количество свободных аминокислот, интенсивное выделение которых наблюдается уже в первые дни прорастания семян и роста корня. Так, в корневых выделениях гороха идентифицировано 14 аминокислот с преобладанием аспарагиновой и глутаминовой кислот, их амидов, а также серина.

Для бобовых растений характерна и другая особенность – на их корнях поселяются клубеньковые бактерии, способные ассимилировать молекулярный азот, что очень важно с экономической точки зрения, так как сами растения не могут этого делать. Ежегодно в биологических системах фиксируется от 100 до 200 млн. тонн азота, что составляет свыше

70 % его притока в почвы и воды земного шара. На долю минеральных удобрений приходится около 15 %, а 10 % приходится на окислы азота, образующихся за счет электрических разрядов в атмосфере.

Регуляторы роста растений (ауксины, цитокинины, гиббереллины) продуцируются, в основном, актиномицетами и дрожжами. В частности высокая активность синтеза гетероауксина отмечена у Bacillus subtilis, Pseudomonas fluorescens, Mycobakterium album, Actinomyces violaceus и др. Среди ростовых веществ, содержащихся в корнях и клубеньках бобовых, наиболее интенсивно синтезируются индолилуксусная кислота и кинетин.

Антагонизм. Одним из проявлений антагонистических взаимоотношений высших растений и микроорганизмов в агрофитоценозах является так называемое почвоутомление, приводящее к снижению продуктивности культур. Одно из объяснений

этого явления – накопление различных фитотоксинов (фитотоксины, вырабатываемые микроорганизмами, называют еще маразминами). Они являются продуктами жизнедеятельности определенных видов микроорганизмов, развивающихся на специфических для растений корневых выделениях.

Посредством своих корневых выделений растения активно вмешиваются в формирование видового состава микрофлоры. Например, под огурцами и томатами, выращиваемыми бессменно, преобладают Aspergillus clavatus Desem, Aspergillus niger van Tieghem, Bilai, Penicillium urticae. Наибольшую фитотоксическую активность проявляют из них Penicillium urticae, выделяющие патулин и 6-метилсалициловую кислоту, а также Aspergillus clavatus, выделяющий патулин. Отмечено, что патулин является, во влажных холодных условиях весны, мощным ингибитором роста кукурузы, пшеницы и люцерны.

Вырабатываемая патогенным грибом Pyricularia oryzae тенуазоновая кислота ингибирует рост риса, вследствие нарушения синтеза белка на рибосомальном уровне.

Примером токсинов являются также вырабатываемые грибами рода Fusarium аспергиломаразмин**,** нарушающий водный обмен у растений (например, у томатов) и вызывающий увядание листьев, и фузариевую кислоту, которая вызывает пожелтениелистьев. Альтернариевая кислота (Alternaria solani) вызывает увядание листьев у пасленовых, сесквитерпеноид фоменон (грибы рода Phoma), цинниол (Alternaria sinniae) вызывают увядание стеблей, скручивание листьев и хлороз у подсолнечника, сесквитерпеноид гельминтоспораль (Cochliobobus sativus) ингибирует фосфорелированиеи задерживает рост зерновых, ризобиотоксин (Rhizobium japonicum) оказывает сильное гербицидное действие на некоторые сорные растения.

Кроме токсинов, в качестве средств воздействия грибов на растения известны также гормоны, ферменты и вещества, закупоривающие сосуды. Характерным признаком многих заболеваний (например, фузариозного вилта) является избыточное образование ауксинов в пораженных частях растений. Стимуляторами роста и развития растений, по своему биологическому действию, являются фузикокцины, продуцируемые некоторыми видами фитопатогенных грибов. Они стимулируют растяжение клеток, вызывают усиление устьичной и кутикулярной транспирации, ускоряют прорастание семян.

К ферментам, выделяемым грибами, следует относить пектиназы, целлюлазы, гемицеллюлазы и другие, расщепляющие соответствующие полисахариды клеточной оболочки, а также фосфатазы, пероксидазы и др.

К веществам закупоривающим сосуды, относятся полисахариды, клеи и слизи. Кроме того, под воздействием гриба растение может накапливать необычно большие количества одного из первичных метаболитов. Например, плесневый гриб Rhizopus может вызывать у растений накапливание фумаровой кислоты, которая окисляется в самом растении с образованием токсичного эпоксида.

Растение имеет различные механизмы защиты от патогенных микроорганизмов. Если на первом этапе, включающем внедрение паразита внутрь клетки и установления контакта с протоплазмой, решающее значение имеют анатомо-морфологические признаки растения, то на последующем этапе, в качестве средств самозащиты, используются определенные химические соединения, которые можно разделить на две группы – прединфекционные и постинфекционные.

Прединфекционные соединения присутствуют в растениях независимо от наличия инфекции. Большинство из этих веществ имеют фенольную природу, например, протокатеховая кислота и катехол у лука, пиносильвин в древесине сосны, лутеон в люпине. Могут быть использованы и вещества, отличные от фенолов, например, тритерпеновый гликозид авенацин овса (Avena sativa) против вызывающего выпревание гриба Ophiobolus graminis, алкалоид берберин, обеспечивающий устойчивость корней магонии (Mahonia trifoliata) к инвазии гриба Phymatotrichum omnivorum. Существенная роль в защитном некрозе принадлежит системе полифенолы-полифенолоксидаза, заключающейся в смещении равновесия фенолы ↔ хиноны в сторону накопления

хинонов, которые ингибируют прорастание спор микроорганизмов. Они легковзаимодействуют с функциональными группами белков (NH^{2-}, OH^{-}, SH^{-}) и аминокислот, образуя комплексы, недоступные для патогена, а также подавляют процесс окислительного фосфорилирования, что приводит к недостатку энергии и для растения и для патогенного организма.

Устойчивые сорта имеют также повышенную активность пероксидазы, которая в процессе инфицирования может повышаться, что приводит к образованию продуктов окисления фенолов, ингибирующих активность ферментных систем грибов.

В целом, первопричиной биохимических реакций иммунитета является регуляция (индукция или репрессия) активности генов, ответственных за синтез ферментов защитных реакций: реакции иммунитета определены генетически и представляются как результат совместной эволюции паразита и растения – хозяина.

Постинфекционные соединения отсутствуют в здоровом растении, но появляются в нем после инфекции либо в результате модификации имеющихся там нетоксических предшественников (например, цианогенных гликозидов и фенолов) путем гидролиза или окисления, либо вновь образуются после инфекции растений (фитоалексины).

Цианогенные гликозиды при гидролизе специфичной β-глюкозидазой дают промежуточный цианогидрин, спонтанно распадающийся на альдегид или кетон и синильную кислоту. Синильная кислота защищает растение от заражения грибами. Освобождение цианида происходит, например, когда листья лядвенца рогатого (Lotus corniculatus) заселяется патогеном Stemphylium loti. Этот патоген относительно толерантен к синильной кислоте и может быстро адаптироваться к цианиду с помощью фермента формамидгидролиазы, которая обезвреживает синильную кислоту путем превращения ее в формамид $HCONH_2$. В этом случае образование синильной кислоты сравнительно неэффективно в предотвращении грибной инвазии. Однако, уровень синильной кислоты в растении может быть настолько высок, что целый ряд грибов, обладающих потенциалом для нападения на лядвенец рогатый, не способны обеспечить себя детоксицирующим ферментом и поэтому не поселяются в тканях этого растения.

Фитоалексины рассматриваются в настоящее время как важнейшие средства защиты от грибов, бактерий и вирусов. Большая часть таких соединений возникает при гибели клеток паренхимы и, во многих случаях, они накапливаются в небольших зонах. У устойчивых сортов фитоалексины образуются лишь в ограниченном количестве клеток, в которые проник паразит и пораженная зона отторгается от здоровой. Причем в растении образуется не один, а несколько фитоалексинов единого биогенетического происхождения, что усиливает фунгицидное действие.

Большинство фитоалексинов (например, фитуберин, образующийся в листьях табака (Nicotiana tabacum) при инфицировании Pseudomonas lachrymans), по своей химической природе, относится к сесквитерпеноидам. Большую группу составляют фитоалексины изофлавоноидной и флавоноидной структуры. В частности в инфицированных грибами Apios tuberosa в листьях тутового дерева найдены пизатин, фазеолин и апиокарпин. Растения семейства Пасленовые продуцируют фенольные и терпеноидные стрессовые метаболиты, которые накапливаются до концентраций, токсичных для широкого спектра грибов и бактерий. К числу таких соединений относятся, например, конифериловый спирт, конифериловый альдегид, аукупарин.

Вместе с тем, переоценивать роль фитоалексинов, считая их универсальным защитным механизмом, не следует, так как устойчивость к заболеваниям определяется, по-видимому, целым комплексом различных защитных механизмов.

Взаимоотношения растений и млекопитающих

Не смотря на то, что животные могут наносить значительный ущерб растительному миру, растения продолжают господствовать в природе. В процессе эволюции выжили растения, обладающие эффективными средствами защиты, предохраняющими их от поедания. Причем, защита растений основана как на физических (жесткий эпидермис,

толстый слой кутикулы, колючки, шипы, жгучие волоски, а также стратегическая защита

– плотное прилегание к земле и вегетативное размножение под землей), так и на химических факторах (химическая защита в виде различных токсинов и отпугивающих веществ). При этом, токсичность химического соединения всегда относительна: она зависит от дозы, полученной в данный период времени, возраста и состояния здоровья животного, механизма поглощения и способа выведения токсина из организма, то есть способности развивать механизмы детоксикации.

Токсины часто выступают в роли репеллентов, поскольку растения, как правило, дают о себе знать с помощью предупредительных сигналов. Это сигналы зрительной (потенциально токсичные вторичные вещества откладывается на поверхности листьев или других органов в восковом налете; признаком химической защиты древесных растений является выделение ими смолы из коры и плодов и др.) или обонятельной природы (например, горчичные масла Капустных имеют острый, едкий запах). Животные, в данном случае, могут быть осведомлены о наличии токсинов в растении, даже не прикасаясь к нему. Что касается синильной кислоты, то в растениях содержащих цианогенные гликозиды, ее образование исключено, поскольку субстраты и ферменты для этой реакции локализованы в разных органеллах. Только при повреждении тканилиста растительноядными субстрат и фермент приходят в соприкосновение и выделяется яд, имеющий характерный предупреждающий запах «горького миндаля».

Предупредительным сигналом алкалоидов и сапонинов является горький вкус, который воспринимается животными уже в момент поедания растений, содержащих такие вещества. Горький вкус имеют большинство алкалоидов и сапонинов, причем эталоном горечи является хинин – алкалоид коры хинного дерева – вызывающий чувство горечи у человека даже в концентрации $1 \cdot 10^{-6}$ М.

Имеют горький вкус и другие вещества, в частности, тритерпеноид кукурбитацин, имеющийся в растениях семейства Тыквенные и отпугивающий растительноядных животных. Горькие токсины встречаются среди химических компонентов млечного сока цикория, одуванчика лекарственного и других Астровых.

Другим существенным моментом является яркая, бросающаяся в глаза окраска плодов.

Цветовой сигнал имеет в данном случае двоякую цель. Во-первых, он предупреждает травоядных животных, которые могут погибнуть от токсичных алкалоидов, присутствующих в больших количествах в этих плодах, например интенсивно окрашенные темно-пурпурные ягоды белладонны (Atropa belladonna). Во-вторых, он служит приманкой для питающихся плодами, толерантных к токсину, животных (особенно птиц), которые разносят потом непереваренные семена на значительные расстояния. Видимо, в процессе эволюции происходил отбор именно таких пигментов, которые привлекали не только опылителей, но и разносчиков семян.

Соединения, предотвращающие поедание, относятся к различным классам: аминокислоты, белки, амины, цианогенные гликозиды, глюкозинолаты, сапонины, флавоноиды, хиноны, алкалоиды. Например, непредельный лактон протоанемонин, образующийся в лютиках, вызывает у животных судороги и гибель. Аминокислота

β-цианоаланин, встречающаяся в семенах некоторых бобовых, вызывает у крыс конвульсии и смерть уже при дозе 200 мг/кг. Наибольшее число соединений подобного действия относится к гликозидам, которые токсичны для животных из-за агликона – неуглеводного компонента молекулы, освобождаемого в результате ферментативного гидролиза. Например, ранункулин лютиковых под действием ферментов превращается в протоанемонин, являющийся мощным раздражителем для животных. К наиболее распространенным цианогенным гликозидам следует отнести линамарин и лотаустралин – гликозиды клевера (Trifolium repens) и лядвенца рогатого (Lotus corniculatus). К ним же относится амигдалин, присутствующий , в частности, в семенах горького миндаля в количестве 1,8 %. Цианогенез защищает растения не только от млекопитающих, но это и эффективный способ защиты, например, растений клевера и лядвенца от истребления их

моллюсками, типа слизней и улиток. Не смотря на это, в экологическом плане цианогенез не обеспечивает растениям полной защиты, так как токсин отпугивает лишь 50% растительноядных видов. Весьма распространенным токсином у бобовых является канаванин ($NH_2C=NH.NHO(CH_2)_2CHNH_2CO_2H$), обнаруженный в семенах канавалии мечевидной (Canavalia ensiformis) в количестве 4-6 % от сырой массы. Канаванин токсичен для мышей, что, возможно, служит для семян защитой от поедания.

Токсичность глюкозинолатов, встречающихся у Капустных обуславливается выделением при их гидролизе изотиоцианатов (горчичных масел). В масле рапса, сурепицы и других растений содержится эруковая кислота. Наличие подобных токсических веществ в значительной степени препятствует использованию шрота и жмыха из семян этих растений в кормлении скота и птицы. Действие глюкозинолатов на организм животных заключается в подавлении биосинтеза тиреоидных гормонов – у жвачных животных увеличивается щитовидная железа. Горчичные масла – сильные раздражители, вызывающие воспалительные процессы в пищеварительном тракте. Отдельные соединения этого типа поражают почки и обуславливают появление нефритов, а аллилизотиоцианат, выделяясь через органы дыхания, вызывают острый отек легких.

Фалкаринол, содержащийся в растениях различных видов Аралиевых и Зонтичных, в листьях плюща, представляет собой действующее начало аллергенного и кожнораздражающего действия этих растений.

Самым известным классом растительных токсинов являются алкалоиды. Эта группа охватывает огромное количество химических соединений, от простого моноциклического пиперидина – кониина содержащегося в болиголове (Conium maculatum), до гекса- и гептациклических алкалоидов, подобных соланину растения Solanum tuberosum и стрихнину из Strychnos nux-vomica. Не все алкалоиды высокотоксичны, однако, в общем, большая часть алкалоидов обладает токсическим действием при попадании в организм животного либо в больших дозах, либо в малых дозах, но при пребывании там в течение длительного времени.

Большую опасность для животных представляют некоторые белки. Один из них – абрин, основной белок семян Abrus precatorius. Его летальная доза для человека 0,5 мг. Подобно большинству белков, абрин денатурируется при нагревании и при температуре выше 65^oC теряет токсичность. Хорошо известным токсином является рицин – белок клещевины обыкновенной (Ricinus communis), представляющий собой протоплазматический яд с летальоной дозой для мышей 0,001 мкг азота рицина на 1 г массы тела.

Многие растения содержат стимуляторы неспецифической резистентности. Из соединений такого типа действия особенно хорошо изучены гликокозиды растений семейства Аралиевые. Экстракт элеутерококка оказывает на организм многостороннее действие: возбуждает центральную нервную систему, повышает двигательную активность и умственную работоспособность , усиливает остроту зрения и интенсифицирует основной обмен и др. Экстракт из корней содержит разнообразную гамму полезных веществ – аскорбиновую кислоту, β-каротин, витамин Е, хлорогеновую кислоту и другие соединения, но основным действущим началом являются гликозиды.

Общеизвестно стимулирующее действие пуриновых алкалоидов – кофеина, теобромина, теофиллина. В частности , теофиллин – алкалдоид, содержащийся в листьях чая и в кофе, отличаются выраженным мочегонным действием, сильно расширяет кровеносные сосуды сердца, возбуждает центральную нервную систему.

Взаимоотношения растений и насекомых

В основе взаимоотношений насекомых с растениями лежит удовлетворение их пищевых потребностей. Информацию о питательной ценности растений насекомые получают посредством своих обонятельных, осязательных и зрительных рецепторов.

Насекомые – непосредственные участники перекрестного опыления для большинства растений, прежде всего двудомных. С помощью привлекающих веществ (аттрактантов) растения заманивают насекомых в ловушку с целью либо опыления, либо пропитания. Отдельные растения издают запах разлагающегося белка или фекалий и вводят тем самым в заблуждение насековых, питающихся экскрементами и падалью. В основном это достигается с помощью аминов – как летучих моноаминов, обладающих неприятным рыбным запахом, так и диаминов – путресцина и кадаверина, а также производных индола (скатол) и изомасляной кислоты (запах протухшего). Так, многолетнее растение кирказон ломоносовидный служит хорошей приманкой для насекомых падальщиков : его цветы пахнут особенно неприятно – несвежим мясом, что привлекает мушек и жучков.

Привлекает насекомых не только запах, но и цвет. Пчелы чаще посещают цветки растений, у которых преобладают голубые и желтые цветки, дневные бабочки предпочитают не очень яркие цвета – розовый или розовато-лиловый.

Раздражители химической природы отличаются от зрительных раздражений большим радиусом действия. Например, самки капустной мухи реагируют на запах капусты с расстояния 15 м, а колорадский жук активно воспринимает запах растений, переносимый воздушным потоком с 1,25 м.

Пищевая специализация насекомых развивалась сопряженно с эволюцией кормовых растений и была направлена, главным образом, на преодаление их иммунологических барьеров. У специализированных насекомых вредителей выработалась строгое соответствие в развитии с развитием растений и определенным их морфофизиологическим состоянием. Кроме того, многие насекомые являются переносчиками различных заболеваний, например, вирусных, а в отдельных случаях опосредствуют аллелопатичевские взаимодействия между растениями. Например, экскременты гусениц, поедающих листья эвкалипта, падают на поверхность почвы и токсично действуют на травянистые растения.

В некоторых случаях насекомые выполняют защитную функцию. Так, на определенных видах акации, произрастающих в Мексике и Центральной Америке, живут колонии муравьев, которые защищают растения от ряда вредителей. Чаще всего, у этих видов растений отсутствуют ядовитые для животных цианогены.

Не только насекомые используют растения в пищевых целях, но и растения используют насекомых в качестве пищи. На болотах, где всегда ощущается недостаток растворимых соединений азота, обитают насекомоядные растения: они восполняют недостаток азота поедая насекомых. К таким растениям относятся венерина мухоловка, листья которой состоят из двух лопастей, наподобие капкана, пузырчатка с ее мешочками (пузырьками), клапаны которых открываются только вовнутрь, росянка, к листьям которой насекомые моментально прилипают.

Насекомых, питавшихся бы всеми растениями, практически нет. Они могут питаться одним или несколькими близкими друг к другу растениями (монофаги), растениями, принадлежащими к одному семейству (олигофаги) или широкой группой растений, включающих несколько близких семейств (полифаги).

Монофагия обуславливается присутствием в растениях специфических веществ – аттрактантов, содержащихся лишь в растениях одного вида или близко родственных видов (например, глюкозинолаты у капустных). Их антагонистами являются репелленты

– вещества, отпугивающие насекомых. Существенно, что одни и теже соединения могут выполнять функции пищевых аттрактантов и репеллентов - привлекать насекомых одних видов и отпугивать других. Так, кукурбитацины – горькие вещества огурцов – отпугивают пчел и ос, но привлекают некоторых жуков.

Самозащита растений от насекомых обеспечивается не только репелентами, но и специальными веществами, предотвращающими их поедание, – антифидантами. Так, гликозид пунгенин, содержащийся в хвое ели колючей (Picea pungens), выступает в

качестве антифиданта для гусеницы листовертки-почкоеда Choristoneura fumiferana. Кетон 2-тридеканон содержится в диком виде томата (Lycopersicon hirsutum f. glabratum) в концентрации в 70 раз большей, чем в тканях культивируемого томата Lycopersicon esculentum. Его пары токсичны для тлей, личинок табачного бражника, колорадского жука. Райграсс (Lolium perenne), инфицированный грибом Acremonium loliae, устойчив по отношению к аргентинскому долгоносику (Listronotus bonariensis), а также другим насекомым вследствие наличия в нем антифиданта, которым оказался алкалоид перамин, уменьшающим популяцию взрослых насекомых, откладывающих яйца на инфицированных растениях.

Одно из явлений взаимодействия растений с насекомыми – галлообразование. Образование галлов представляет собой опасность для растений по той причине, что они могут накопить массу до 300% к массе инфицированного растения (листа), затрачивая при этом энергию, обычно используемую растением на другие нужды. К числу вредителей, вызывающих такие новообразования у полевых культур, относятся галлицы, некоторые виды злаковых мух, тлей клещей и нематод. Возбудители галлогенеза наряду с гидролитическими ферментами вводят в ткань поражаемых растений соединения гормональной природы (в частности, ауксины), что приводит к локальной гипертрофии клеток.

Вторичные метаболиты, обнаруживаемые у насекомых, часто получены ими с питанием из кормовых растений. Насекомые используют эти вещества для собственной защиты. Например, бабочки-данаиды, гусеницы которых развиваются на растениях ваточника, концентрируют в себе не менее 10 сердечных гликозидов. Если птица, в частности голубая сойка, пытается съесть данаиду, то горькие сердечные гликозиды вызывают у нее рвоту. Второй раз сойка данаиду уже не трогает, связывая яркую окраску бабочки с горьким вкусом сердечного гликозида.

Отдельные соединения растений хорошо известны как факторы гормонального регулирования роста и развития насекомых. Например, широко распространены в растительных объектах гормоны линьки насекомых. Наиболее изученные и известные гормоны линьки насекомых – два соединения стероидного ряда - α-экдизон и экдистерон (β-экдизон). Было определено, что экдизоны широко распространены среди папоротников и голосеменных, причем найдено большое количество фитоэкдизонов с другой структурой, чем α- и β-экдизоны, и с намного большей активностью. У покрытосеменных они встречаются нечасто и их синтез можно рассматривать как одну из стадий коэволюции растений и насекомых. В современный период эволюционной истории можно ожидать, что многие насекомые частично или полностью могут противостоять этому защитному механизму растений. Фитоэкдизоны не обязательно должны оказывать летальное действие на насекомых. Небольшое влияние на процессразмножения может, вероятно, быть достаточным, чтобы сделать растение менее пригодным для вредителей и контролировать в определенных пределах нападение на негонасекомых.

В некоторых случаях насекомые в процессе образования гормона линьки не могут обойтись без растений. Например, дрозофилла использует пищевой аттрактант кактусов, представленный стеролом, как основу для синтеза гормона линьки, так как насекомые не способны сами синтезировать стероидное ядро. Обычно исходным материалом служит ситостерол, наиболее широко распространенный стерол растительных тканей. Причем насекомые – не единственные членистоногие, нуждающиеся в гормонах линьки для своего роста и развития: экдистероиды найдены в хитиновых оболочках раков и крабов.

К веществам антигормональной природы, препятствующим образованию эндогенных гормонов насекомых, относятся прекоцены, которые по своей химической природе относятся к хроменам. Прекоцены действуют стерилизуеще на некоторых клопов, жуков, мух, они влияют на поведенческие реакции, на миграционную активность, а также установлена их антифидантная активность.

Сообщество растений – это физиологическая производственная система, в которой индивидуальные особенности растений подчиняются специфическим закономерностям формирования и развития системы в целом.

В фитоценозе растения испытывают воздействие одних видов и сами оказывают влияние на рост и развитие других посредством различных химических соединений. Как внутривидовые, так и межвидовые взаимодействия могут быть симбиотическими или конкурентными. В этих условиях растения приспосабливаются к влиянию соседей и у них появляются определенные анатомо-морфологические признаки, физиологические и биохимические свойства.

*Растения – паразиты и полупаразиты***.** Паразиты – растения, лишенные хлорофилла и получающие пищу от хозяина. Полупаразиты же имеют хлорофилл и сами производят органические вещества, получая от хозяина воду и минеральные вещества.

Паразиты в растительном мире многочисленны и разнообразны. Появление в производстве новых интродуцентов часто приводит в тому, что паразитические виды переходят с дикорастущих растений на культурные. Так, подсолнечник на полях России встретился с заразихой, паразитировавшей на дикой полыни, что привело к чрезвычайно широкому ее распространению. Несмотря на большие успехи селекционеров, проблема борьбы с этим паразитом до сих пор не решена.

Местом контакта гетеротрофа с растением–хозяином могут быть корни, как у заразихи, листья или ветви и стволы деревьев (омела). Например, у растений марьянника полевого (Melampyrum arvense) имеется хлорофилл, но корневая система частично редуцирована. Растения предпочитают прикрепляться своими слабыми корнями к корням растения-хозяина и брать из них часть веществ, то есть ведут себя как полупаразиты. Полностью редуцирована корневая система у омелы белой (Viscun album).

В настоящее время факультативный и облигатный паразитизм обнаружен у растений 15 семейств. Для нашей страны наиболее интересны представители семейств норичниковых (Scrophulariaceae), заразиховых (Orobanchaceae), ремнецветниковых (Loranthaceae), повиликовых (Cuscutaceae). Паразит перехвытывает воду и растворенные в ней минеральные вещества из корня и частично перекрывает им доступ в надземную часть хозяина, что вызывает общее нарушение обмена веществ у хозяина, ослабляет его, задерживает рост и развитие. Отсасывание воды обеспечивается большим осмотическим давлением в клетках паразита по сравнению с клетками хозяина.

Семена специализированных цветковых паразитов прорастают только под воздействием корневых выделений их растений–хозяев или близкородственных форм. В лабораторных условиях прорастание семян заразихи можно стимулировать корневыми экссудатами табака, подсолнечника, капусты и других растений, а также гиббереллловой кислотой, пиридоксином и никотинамидом.

Обнаруживают своих хозяев паразитические растения благодаря хемотропным реакциям. Например, проростки повилики прикрепляются к растению–хозяину под влиянием эфирного масла. Иммунитет к паразиту определеляется, прежде всего, биохимическими особенностями культуры.

В естественных фитоценозах виды семейства норичниковых проявляют, как правило, значительную точксичность по отношению к другим видам и образуют куртины. Если внешние условия не благоприятствуют их накоплению выше предела аутоинтоксикации, они могут быть доминантами ценоза в течение длительного периода.

Растения обширного рода Castilleja (Scrophulariaceae) содержат большое разнообразие пирролизидиновых и хинолизидиновых алкалоидов, которые они получают путем корневого паразитизма от растений-хозяев : от Senecio atratus и Senecio triangularis (Asteraceae) они получают пирролизидиновые алкалоиды, а от Lupinus и Thermopsis montana (Leguminosae) хинолизидиновые. Из европейской омелы белой выделены многочисленные флавоноидные гликозиды, содержащие в основном глюкозу и лишь в

отдельных случаях апиозу и рамнозу. В растениях многих видов содержится β-D- глюкозид сирингин.

Аллелопатия. Термин аллелопатия (от греческих слов, означавших «взаимный вред»), введенный в 1937 году австрийским ботаником Г.Молишем для обозначения конкурентного взаимодействия микроорганизмов и высших растений, в современном толковании означает биохимическое воздействие одного растения на другое, осуществляемое путем образования и выделения в окружающую среду различных химических соединений. Этим аллелопатия отличается от конкуренции, когда происходит полное или частичное изъятие некоторого фактора, необходимого другому растению (вода, минеральные вещества, свет и др.). Все это относится не только к агрофитоценозам, но и в большей степени к естественным фитоценозам. Если в агрофитоценозах ослабление отрицательного действия различного рода веществ возможно за счет агротехники, то в естественном фитоценозе влияние растений друг на друга обусловлено не столько конкуренцией, сколько аллелопатией. Что касается возделываемых культур, то, видимо, в процессе селекции происходил отбор менее активных форм, так как чем дольше культивируется растение, тем меньше его аллелопатическая активность: кукуруза, картофель, рис, виноград проявляют весьма невысокую активность, в то же время клевер, люцерна и другие многолетние травы,введенные в культуру недавно, очень активны.

Аллелопатические вещества одного растения могут воздействовать на другое растение либо непосредственно – ингибируя рост, либо косвенно – ингибируя рост его симбионтов (полезных микроорганизмов). Аллелопатию можно представить как круговорот физиологически активных веществ в биогеоценозе. Выделяемые вещества образуют защитную биохимическую зону вокруг продуцирующих их растений, причем способностью выделять разнообразные соединения в окружающую среду обладают все органы растений: корни, листья, стебли, плоды, семена. Степень физиологической активности выделяемых веществ при этом различна: наиболее активны вещества, выделяемые из надземной части, особенно листьев, затем стеблей и наименее активные – из корней. Главная же роль принадлежит корневым выделениям живых и неповрежденных корней.

Выделения растений можно подразделить на прижизненные и посмертные, происходящие в результате отмирания организма или отдельных его частей. Прижизненные выделения можно подразделить на активные (обусловленные нормальной жизнедеятельностью растений) и пассивные (в результате вымывания из листьев осадками).

Выделения растений могут быть в виде газа или водного раствора, поэтому для аллелопатии существенное значение имеют два типа веществ – водорастворимые и летучие (способные существовать в виде газа, пара, аэрозолей или пыли).

Летучие соединения делят на: 1) фитогенные –активные выделения неповрежденных органов растений; 2) фитонциды – выделения поврежденных тканей, возникающие вследствие нарушения целостности вместилищ веществ и автолиза; 3) миазмины – выделения из отмерших гниющих тканей. Водорастворимые соединения делят на: 1)активные или экссудаты; 2) пассивные или диффузаты; 3) посмертные или сапролины.

Аллелопатические соединения в немалой степени регулируют структуру фитоценозов, способствуя ее формированию. При их участии возможны нарушения в численности видов, а для отдельных из них - полное исчезновение. Так, на брошенных землях быстро развивается сорная растительность, с которой начинается дальнейшая сукцессия данных экосистем. В центральных штатах США первая стадия сукцессии представлена такими мощными сорняками, как джонсова трава (Sorghum halepense), дикорастущий подсолнечник (Helianthus annus) . Через 2-3 года аллелопатической борьбы преобладающим становится низкорослое, чахлое на вид растение - аристида

мелкоцветковая (Aristida oligantha), вытесняющая пионерные виды и занимаюшая их место. Папоротник-орляк (Pteridium aquilinum) доминирует во многих фитоценозах всех континентов, а ястребинка (Hieracium pilosella), завезенная в Новую Зеландию, широко расселяется на пастбищах, угнетая местные виды (вещества отмирающих листьев ястребинки подавляют прорастание семян и рост проростков таких видов, как клевер белый и ежа сборная).

Водные экстракты из тканей амброзии, аристиды, росички, молочая, подсолнечника являются сильными ингибиторами азотфиксирующих бактерий – азотобактера и ризобиума. Сами они растут на бедных азотом почвах, но подавлением азотфиксации избавляются от конкуренции других видов растений, требующих хорошего азотного питания.

Экологические механизмы взаимодействия организмов сводятся, в конечном итоге,к накоплению в корнеобитаемой среде определенных биологически активных химическихсоединений. Чаще всего это фенолы. Особенно широко встречается феруловая кислота,которая содержится повсеместно не только в растениях, но и в почве, где образуется врезультате деградации лигнина. В ходе микробного метаболизма она превращается в другие фенольные кислоты, которые также проявляют аллелопатическое действие. Вчастности, именно с помощью фенольных кислот растения бамбука подавляют рост иразвитие проростков арахиса и кукурузы. Токсическими веществами, накапливающимисяпод плодовыми культурами, являются фенольные соединения – флоризин и его агликонфлоретин. Корневые выделения яблони задерживают рост сеянцев яблони, груши, вишни.Вещества пожнивных остатков, вызывающие утомление почвы, также относятся к фенольным соединениям. Водные экстракты из пшеничной соломы, а также овса и стеблей кукурузы, наряду с разлагающимися послеуборочными остатками, существенно ингибируют рост корней и побегов пшеницы, поскольку содержат в качестве ингибиторов фенольные кислоты – сиреневую, ванилиновую, феруловую.

На рисовых полях при затоплении почв, с высоким содержание гумуса, или при запахивании больших количеств зеленого удобрения в корневой зоне риса накапливаются органические кислоты – уксусная, пропионовая, масляная, молочная и янтарная, ингибирующие культуру. В почве под тросником накапливается значительное количество спиртов, альдегидов, органических кислот.

Фенилгептатриин, содержащийся в листьях череды волосистой, злостного сорняка, оказался мощным ингибитором для проростков двух других сорняков – ваточника и мари белой, а также кормовых трав – тимофеевки и клевера. Вещества этого типа, включая α- тертиенил из корней бархатцев, можно рассматривать как потенциальные заменителисовременных гербицидов.

Корневые выделения каучуконосной гваюлы серебристой (Parthenium argentatum) содержат аутотоксическое вещество – транс-коричную кислоту, ингибирующую рост растений в концентрации всего 0,0001 %. Коричная кислота эффективно подавляет рост, но поскольку она нестабильна, для того, чтобы оказывать аллелопатическое действие, она должна постоянно продуцироваться корнями. Кустарник Encelia farinosa, произрастающий в пустыне Могаба в Калифорнии, содержит в листьях токсин 3-ацетил- 6-метоксибензальдегид. Когда листья опадают на землю и разлагаются, он высвобождается и сохраняется в почве в неизменном виде, пока не вымывается сильным дождем. Подавляя полностью рост однолетних растений, он обеспечивает себе всю доступную влагу приблизительно в метре от точки роста.

Известным примером аллелопатии служит задержка роста травянистых растений (картофель, томат, люцерна и др.) по соседству с орехом черным (Juglans regia), токсичным началом которого служит юглон (5-гидрокси-1,4-нафтохинон). Особенно чувствительна к юглону ольха черная, причем механизм ингибирования ее роста включает, по видимости, ослабление дыхания растений, что отчетливо проявляется уже при концентрациях юглона в почве порядка 10^{-6} М.

К аллелопатическим веществам относятся и глюкозинолаты, вырабатываемые растениями семейства Капустных. Содержатся они во всех частях растения, но в большем количестве – в семенах и корнях. Например, в корнях рапса идентифицированы тиоглюкозиды β-фенилгорчичного масла: при внесении в почву в малых концентрациях они тормозили рост корней пшеницы.

В качестве аллелохимических средств ткани многих растений содержат относительно высокие концентрации цианогенов-гликозидов, которые широко распространены в растительном мире. Например, амигдалин содержится в семенах горького миндаля (до 1,8 %), линамарин встречается у льна. Цианогены обнаружены у центральноамериканских видов акации, у популяций клевера в Англии. Цианогенными являются около 2000 видов растений из более чем 100 семейств, однако число цианогенных гликозидов и липидов не превышает 30.

Причиной аллелопатического действия могут быть и алкалоиды. Например, семенная кожура зрелых семян чая служит защитным барьером между зародышем и окружающей средой. Содержащиеся в ней алкалоиды кофеин и теобромин – подавляют рост проростков чая, а, возможно, также и других растений в случае удаления семенной кожуры.

При набухании семян дурмана в окружающую среду выделяются алкалоиды скополамин и гиосциамин, количество которых начинает снижаться после пятого дня проращивания, хотя еще на седьмой день их выделение в сутки составляет 25-40 % от начального. При концентрации 0,1 – 1 % скополамин угнетает рост проростков культур.

Механизм действия различных классов аллелохимически активных соединений различен и включает следующие процессы:

- уменьшение поступления как макро, так и микроэлементов;
- - ингибирование митозов (клеточного деления) в меристематической зоне корней (кумарин может блокировать митоз в корнях лука на несколько часов);
- ингибирование или дезактивирование метаболизма индолилуксусной кислоты – ИУК (пара-гидроксибензойная кислота стимулирует ИУК-оксидазу, которая ускоряет расщепление ИУК, тогда как 3,4-дигидроксибензойная и феруловая кислоты сильно ингибируют ИУК-оксидазу, предотвращая тем самым расщепление ИУК);
- ингибирование фотосинтеза (скополетин);
- стимулирование (или ингибирование) дыхания растений (юглон нарушает окислительное фосфорилирование, подобно многочисленным ароматическим кислотам, альдегидам, флавоноидам и кумаринам).

Многие виды сложноцветных являются серьезными сорняками и реальными конкурентами зерновых именно благодаря своим аллелопатическим агентам, большей частью полиацетиленам и их тиофеновым аналогам. Следует отметить, что эффективностьтаких соединений усиливается на солнечном свету или под действием близкого УФ облучения (320 – 400 нм).

Устойчивость растений к болезням называется иммунитетом. Различают абсолютный – полную устойчивость к данной болезни и относительный – частичную поражаемость растений в зависимости от условий окружающей среды. К физиологическим показателям, обуславливающим устойчивость растения к возбудителю болезни, следует отнести различный характер устьичных движений, кислотность клеточного сока в клетках растения-хозяина, активность ферментов, характер обмена веществ клетки, интенсивность экзоосмоса органических веществ клетки, которая зависит в основном от коллоидного состояния цитоплазмы, степени ее проницаемости и др. в тканях часто накапливаются свойственные определенным растениям химические вещества типа гликозидов, алкалоидов, фенольных соединений и т.д., которые обуславливают устойчивость растений к болезням. Этот вид устойчивости называется химической в отличие от физиологической, находящейся в той или иной зависимости от процессов, проходящих в растении.

Таким образом, различают три вида устойчивости растений к инфекционным болезням.
Первый – анатомо-морфологическая устойчивость как следствие большой плотности структуры тканей, мелкоклеточности утолщенности оболочек и незначительных размеров межклетников.
Второй – физиологическая устойчивость, которая обуславливается характером устьичных движений, кислотностью и величиной осмотического давления клеточногосока.
Третий – химическая устойчивость, связанная с накоплением в клетках тканейразличных веществ – гликозидов, алкалоидов, фенольных соединений и др.
Учитывая большое влияние факторов внешней среды (температура, свет, влажность почвы и минеральное питание) на изменение устойчивости растений к болезням, нужно направлять действие этих факторов на ее повышение. Особая роль принадлежит минеральному питанию. Известны действие фосфора, калия и микроэлементов на повышение устойчивости растений к патогенным микроорганизмам и ослабление ее под влиянием азота. Подбором определенных соотношений элементов питания в различные фазы развития растений можно изменить обмен веществ состояние коллоидов цитоплазмы, а следовательно, и степень устойчивости их к болезням.
Можно допустить, что высокая устойчивость к болезням ряда сортов растений обуславливается действием продуцируемых ими антибиотиков, фитонцидов, которые угнетают проникших в ткани возбудителей болезней и препятствуют их развитию. Для борьбы с болезнями применяют специальные химические препараты – фунгициды

Проблема комплексной устойчивости сортов и гибридов сельскохозяйственных растений к биотическим и абиотическим факторам.

Создание сортов, одновременно сочетающих высокую урожайность и устойчивость к неблагоприятным условиям среды, представляет собой очень сложную задачу. Причина в том, что высокая продуктивность растений основана на высокой интенсивности ростовых и синтетических процессов, а высокая стрессоустойчивость, напротив, отрицательно связана с интенсивностью этих процессов. Не случайно растения наиболее устойчивы к неблагоприятным условиям в состоянии покоя — в виде созревших семян, клубней, луковиц, и т.д., а древесные — зимой в состоянии глубокого покоя, когда все метаболические процессы протекают крайне медленно. Можно сказать, что величина урожая является результатом компромисса между продуктивностью и устойчивостью к неблагоприятным условиям среды. Эта проблема в своей основе является проблемой биоэнергетической. То есть, чем больше энергетических ресурсов растение тратит наформирование урожая, тем меньше их остается на поддержание экологической устойчивости.
Из-за противоречий между продуктивностью и устойчивостью к стрессовым факторам среды «зеленая революция» (создание и широкое использование в производстве высокоурожайных низкостебельных интенсивных сортов) не дала ожидаемых результатов в ряде странах тропической Африки, Азии и Южной Америки именно из-за того, что при интродукции в эти регионы высокоурожайные сорта оказались экологически неустойчивыми. Подобную неудачу в нашей стране имели интенсивные сорта пшеницы Аврора и Кавказ, которые оказались неустойчивыми к болезням. В России новые сорта яровой пшеницы в благоприятные годы превосходят по урожайности старые на 30-50 %, ав неблагоприятные могут уступать им на ту же величину.
Обязательным условием создания новых высокоурожайных сортов для конкретных почвенно-климатических условий является оценка их адаптивных возможностей на основе применения наиболее эффективных методов диагностики устойчивости. Селекционные теории устойчивости построены в основном на установлении связи устойчивости с анатомо-морфологическими особенностями растений. Физиологические и

биохимические исследования в этой области направлены на изучение структуры и активности фотосинтетического аппарата, корневой системы, состава запасных белков и ферментов, связанных с устойчивостью и урожайностью.

Способы диагностики устойчивости растений разрабатывались и разрабатываются в настоящее время во многих научных учреждений страны. Огромный вклад в разработку методов и оценку мирового генофонда растений внесли ученые Всероссийского НИИ растениеводств им. Н И. Вавилова, а также ученые селекционных центров страны, специализированных на отдельных группах сельскохозяйственных культур. Для практического использования уже рекомендованы разнообразные методы оценки устойчивости, которые различаются по трудоемкости, производительности, точностью оценки, что обусловливают возможности их практического применения. Вместе с тем, при имеющихся различиях в подходах и технике выполнения все эти методы базируются на одних и тех же закономерностях адаптации растений к стрессорам.

Для практического растениеводства имеет значение, прежде всего, агрономическая устойчивость видов и сортов сельскохозяйственных растений. Она отражает степень снижения урожайности под влиянием стрессового воздействия и может выражаться в процентах снижения продуктивности в условиях стресса, по сравнению с продуктивностью в нормальных условиях.

При оценке сельскохозяйственных культур на устойчивость к тому или иному стрессовому фактору должны соблюдаться определенные правила. В частности, важно, что один и тот же фактор внешней среды оказывает разное влияние на растения в зависимости от силы этого фактора. Поэтому оценка устойчивости разных видов и сортов должна проводиться при одной и той же силе стрессовой нагрузки.

При определении и сравнении устойчивости разных сортов и гибридов необходимо использовать высококачественный семенной материал (семена без повреждений, с высокой всхожестью, одного года и места репродукции).

Необходимо при скрининге использовать сорта- стандарты или сорта- классификаторы, с которыми проводят сравнение изучаемых сортов и гибридов по устойчивости. В качестве классификаторов берутся два-три известных сорта, как правило, из числа возделываемых в данной зоне. Они должны хорошо различаться между собой по устойчивости к тому типу стрессора, на устойчивость к которому проводится оценка. Обычно выбирают для этой цели высокоустойчивый, среднеустойчивый и неустойчивый сорта.

Необходимо учитывать, что устойчивость растений изменяется в онтогенезе: она наиболее низка в молодом возрасте (у всходов, проростков), затем в период до созревания семян постепенно и существенно повышается, но на стадии формирования гаметофита ненадолго резко снижается. Из этого следует, что сравнительная оценка растительных объектов по устойчивости должна проводиться только на растениях или органах растений одинакового возраста. Для того чтобы избежать существенных ошибок и искажения результатов, при проведении оценки устойчивости растений необходимо тщательно подбирать однородный по положению на растении материал (равноудаленные от плода листья, побеги одного порядка и т.п.), обращать внимание на выравненность оцениваемых растений по количеству плодоэлементов.

Наиболее объективные данные по устойчивости растений дают результаты выращивания сортов в разных почвенно-климатических зонах. Примером служит проверка новых сортов в Государственном сортоиспытании, которая предусматривает выращивание их на сортоиспытательных участках, находящихся в разных экологических условиях в течение трех лет. Многолетние испытания в полевых условиях в одном и том же географическом пункте также могут быть использованы. Достоинством полевых методов является испытание сортов в естественных условиях той или иной почвенно- климатической зоны. Но даже трехлетних испытаний нередко оказывается недостаточно, чтобы получить надежную оценку экологической устойчивости сорта, так как

формирование стрессовых условий и напряженность стресса невозможно предсказать, тем более в критические периоды развития растений.

Моделировать некоторые экологические условия можно при выращивании растений в сосудах в условиях вегетационного опыта. В вегетационном домике можно создавать условия увлажнения почвы для оценки растений на устойчивость к почвенной засухе или переувлажнению. Более широкие возможности дает использование фитотронной техники. Здесь можно создавать необходимые условия влажности почвы, температуры и относительной влажности воздуха. Но вегетационный метод является весьма трудоемким и малопроизводительным. Он позволяет проводить оценку только у ограниченного числа сортов, и непригоден для массовой оценки.

Для массовой диагностики устойчивости растений широко используются лабораторные методы. Они наименее трудоемки, наиболее производительны, можно легко моделировать условия и воспроизводить их в повторных исследованиях. Но не всегда оценка устойчивости в лабораторном исследовании совпадает с истинной агрономической устойчивостью.

Наиболее широко при оценке устойчивости сортов и гибридов к различным экологическим факторам среды используются методы, в основе которых лежит реакция ростовых процессов на стрессовые условия, так как в большинстве случаев при стрессе различной природы наблюдается угнетение роста. Наиболее часто такой подход используется при оценке устойчивости растений в фазе проростков, так как в этот период легко определить биометрические ростовые показатели, такие как длина и масса побега и корня, объем корневой системы, число зародышевых корней и другие. Для этого растения выращивают в чашках Петри, растильнях или в бумажных рулонах в течение определенного времени при заданных параметрах интенсивности стрессового фактора.

Нарушение мембран и повышение их проницаемости является неспецифической ответной реакцией растений на стрессоры различной природы. Это свойство растений используют для оценки сортов на устойчивость к различным неблагоприятным условиям внешней среды. Степень повреждения мембран можно определить по количеству веществ клеточного сока, вышедших из клеток в наружный дистиллят и измерения электропроводности образовавшегося раствора.

Оценка устойчивости растений к засухе может проводиться по комплексу показателей водного режима, таким как общая оводненность тканей, водный дефицит, водоудерживающая способность тканей и органов.

Используется и ряд других методов оценки устойчивости растений к стрессорам разной природы и напряженности.

Для получения репрезентативных данных по устойчивости растений в условиях лабораторного исследования необходимо соблюдать следующие условия: использовать надежные методы; использовать сорта-дифференциаторы; подбирать для оценки растения одинаковые по габитусу, этапу онтогенеза, плодонагрузке; использовать комплекс разных методов оценки

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬ-НОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Факультет среднего профессионального образования

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ К СЕМИНАРСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

ОП.01 Ботаника с основами физиологии растений

Специальность 35.02.12 Садово-парковое и ландшафтное строительство

Форма обучения очная

Оренбург 2023 г.

Семинарское занятие
изучение методики работы со световым микроскопом, строениерастительной клетки
(2 часа)

1. План занятия:

1.1. Устройство и правила работы со световым микроскопом.
1.2.Строение клетки на примере клетки эпидермы сочной чешуи луковицы лука

Методические рекомендации по подготовке

Изучая данную тему необходимо, прежде всего, уяснить устройство светового микроскопа и правила работы с ним.
Биологический микроскоп - это оптический прибор, при помощи которого можно получить увеличенное обратное изображение изучаемого объекта и рассмотреть мелкие детали его строения, размеры которых лежат далеко за предела- ми разрешающей способности глаза.
Устройство и эксплуатация светового микроскопа довольно просты. Однако неумелое или невнимательное пользование прибором влечет за собой его порчу. Поэтому необходимо хорошо усвоить, из каких частей состоит микроскоп и их назначение. Следует строго соблюдать правила работы с микроскопом.
Микроскоп биологический рабочий МБР-1. Микроскоп этой марки широко используют в учебных, а также в биологических и медицинских лабораториях. Ондает увеличение от 56 до 1350 раз.
В микроскопе выделяют две системы: оптическую и механическую. К опти- ческой системе относят объективы, окуляры и осветительное устройство.
Объектив — одна из важнейших частей микроскопа. При его помощи полу- чают увеличенное действительное, но обратное изображение объекта и выявляют тонкие детали его структуры.
Объектив состоит из металлического цилиндра и вмонтированных в него линз, число которых может быть различным. Степень, увеличения находится в прямой зависимости от числа линз, объектив с большим увеличением имеет во- семь-десять линз. Первую линзу, обращенную к препарату, называют фронталь- ной. В верхней части объектива имеется винтовая нарезка, при помощи которой его ввинчивают в гнездо револьвера. Увеличение объектива обозначено на нем цифрами. Микроскоп МБР-1 снабжен тремя объективами: х8, х40, х90. В учебных целях чаще используют объективы х8 и х40.
Следует помнить о необходимости бережного обращения с объективами. Особой аккуратности требует работа с объективами большого увеличения, по- скольку у них рабочее расстояние, т. е. расстояние от покровного стекла до фрон- тальной линзы, измеряется десятыми долями миллиметра. Рабочее расстояние при объективе х8 равно 13,8 мм, при объективе х40 - 0,6, при объективе х90-0,12 мм. Объектив малого увеличения имеет максимальное рабочее расстояние и наи- большее поле зрения.

Качество изображения, особенно при объективах большого увеличения, за- висит также от толщины предметного и покровного стекол. Нормальная толщина предметного стекла 1,2 мм, покровного - 0,17 мм.

Окуляр подобно лупе дает прямое, мнимое, увеличенное изображение на- блюдаемого объекта, построенное объективом. Он не выявляет новых деталей строения, и в этом отношении его увеличение бесполезно. Окуляр устроен намно- го проще объектива. Он состоит из двух-трех линз, вмонтированных в металличе- ский цилиндр. Между линзами расположена постоянная диафрагма, определяю- щая границы поля зрения. Нижняя линза фокусирует изображение объекта, по- строенное объективом, в плоскости диафрагмы, а верхняя служит непосредствен- но для наблюдения. Увеличение окуляров обозначено на них цифрами: х7, х10, х15.

Для определения общего увеличения микроскопа следует умножить увели- чение объектива на увеличение окуляра (например, 90х10).

Осветительное устройство состоит из зеркала и конденсора с ирисовой диа- фрагмой, расположенных под предметным столиком. Оно предназначено для ос- вещения объекта пучком света.

Зеркало служит для направления света через конденсор и отверстие пред- метного столика на объект. Оно имеет две поверхности: плоскую и вогнутую. В учебных лабораториях с рассеянным светом обычно используют вогнутую по- верхность зеркала. Зеркало закреплено на штативе так, что оно может вращаться в двух взаимно перпендикулярных плоскостях.

Конденсор состоит из двух-трех линз, вставленных в металлический ци- линдр. При подъеме или опускании его при помощи специального винта соответ- ственно конденсируется или рассеивается свет, падающий от зеркала на объект.

Ирисовая диафрагма расположена между зеркалом и конденсором. Она служит для изменения диаметра светового потока, направляемого зеркалом через конденсор на объект в соответствии с диаметром фронтальной линзы объектива, и состоит из тонких металлических пластинок. При помощи рычажка их можно то соединять, полностью закрывая нижнюю линзу конденсора, то разводить, увели- чивая поток света.

Кольцо с матовым стеклом, или светофильтром, уменьшает освещенность объекта. Оно расположено под диафрагмой и передвигается в горизонтальной плоскости.

Механическая система микроскопа состоит из подставки, коробки с микро- метренным механизмом и микрометренным винтом, тубусодержателя, тубуса, винта грубой наводки, кронштейна конденсора, винта перемещения конденсора, револьвера и предметного столика.Подставка - основание микроскопа.

Коробка с микрометренным механизмом, построенным по принципу взаимо- действующих шестерен, прикреплена к подставке неподвижно. Микрометренный винт служит для незначительного перемещения тубусодержателя, а, следовательно, и объектива на расстояния, измеряемые микрометрами. Полный оборот микрометрен- ного винта передвигает тубусодержатель на 100 мкм, а поворот на одно деление опускает или поднимает тубусодержатель на 2 мкм.

Во избежание порчи микрометренного механизма разрешается крутить микрометренный винт в одну сторону не более чем на половину оборота.

Тубус - цилиндр, в который сверху вставляют окуляры. Он подвижно со- единен с головкой тубусодержателя и фиксируется стопорным винтом в опреде- ленном положении. Ослабив стопорный винт, тубус можно снять.

Револьвер предназначен для быстрой смены объективов, ввинченных в его гнезда. Центрированное положение объектива обеспечивает защелка, располо-женная внутри револьвера.

Тубусодержатель несет тубус и револьвер. В современных микроскопах с наклонным тубусом тубусодержатель подвижно соединен с коробкой микромет- ренного механизма при помощи рейки с гребенчатой нарезкой и зубчатого колеса,вращаемого рукояткой, называемой винтом грубой наводки.

Винт грубой наводки используют для значительного перемещения тубусо- держателя, а, следовательно, и объектива с целью фокусировки объекта при ма- лом увеличении.

Предметный столик предназначен для расположения на нем препарата. В середине столика есть круглое отверстие, в которое входит фронтальная линза конденсора. У МБР-1 предметный столик круглый. На нем лежит подвижной диск. Его можно вращать вокруг оси и передвигать в двух взаимно перпендику- лярных направлениях при помощи двух винтов, расположенных справа и слева от столика. Эти передвижения позволяют центрировать нужное место объекта, что особенно важно, когда работают с объективом большого увеличения. Стопорный винт служит для фиксации диска в определенном положении. На столике есть две пружинящие клеммы - зажимы, закрепляющие препарат.

Кронштейн конденсора подвижно присоединен к коробке микрометренного механизма. Его можно поднять или опустить при помощи винта, который вращает зубчатое колесо, входящее в пазы рейки с гребенчатой нарезкой.

Хорошим объектом для изучения строения клетки является кожица лукови- цы лука, на ее примере изучается строение растительной клетки.

Удалив сухие чешуи, кончиком острой иглы приподнимают кожицу мяси- стой чешуи с выпуклой поверхности и сдирают небольшую полоску. Снятая ко- жица имеет вид тонкой и нежной плёночки; её кладут наружной стороной вверх в помещённую на предметное стекло каплю, воды и тщательно расправляют иглой так, чтобы нигде не было подогнутых краёв. Накрывают препарат покровным стеклом, избегая попадания пузырьков воздуха.

Передвигая препарат, при малом увеличении находят участок из одногослоя клеток с ясно заметными ядрами и цитоплазмой. Выбранный участок объек- та помещают в центр поля зрения, и дальнейшее изучение ведут при большом увеличении.

На препарате, приготовленном в капле воды, хорошо видны светлые стенки клеток, в которых при внимательном рассмотрении можно увидеть неутолщенныеместа - поры.

Внутри каждой клетки вдоль клеточной стенки расположена зернистая ци- топлазма, которая в некоторых клетках пересекает их полости в виде тяжей. Ядро обязательно окружено цитоплазмой. В нем хорошо видны ядрышки.

В молодых клетках ядро находится в центральной части, а вокруг между тяжами цитоплазмы расположены вакуоли, заполненные клеточным соком. В бо- лее старых клетках ядро лежит в постенном слое цитоплазмы, а всю центральную часть занимает большая вакуоль.

Граница между цитоплазмой и вакуолями будет видна значительно лучше, если на клетки подействовать раствором йода в йодиде калия, который является также реактивом на белок. Реакцию проводят, не снимая препарат со столика микроскопа. Каплю раствора на стеклянной палочке подносят к краю покровного стекла, а с противоположной стороны стекла кладут фильтровальную бумагу. Бу- мага впитывает воду из-под покровного стекла, а на ее место проникает реактив. В результате реакции белки цитоплазмы окрашиваются в желтый цвет, а белки ядра в темно желтый. Вакуоли представляет собой более светлые пятна. Стенки клеток остаются бесцветными.

Готовят временный препарат листа элодеи. Обычно препарат не умещается целиком в поле зрения микроскопа, но передвигая его, можно составить себе представление о форме и основных чертах его строения. Внутри клетки заполне- ны бесцветной цитоплазмой, в которую погружены зеленые пластиды - хлоропла- сты.

Рассматривая край листа, отмечают форму и детали прозенхимных клеток и зубчиков. Обращают внимание на заостренные концы вытянутых клеток; они вклиниваются в промежутки между смежными по длине клетками и обеспечива- ют прочное сцепление между элементами края листа, что предохраняет его от разрыва. Внутри прозенхимных клеток хлоропластов несколько меньше, чем в паренхимных клетках.

Помещая в поле зрения микроскопа жилку листа, обнаруживают, что она состоит из нескольких слоев живых продолговатых клеток. Каждая клетка имеет клеточную оболочку и живое содержимое. Отмечают, что прозенхимные элемен- ты жилки отличаются от клеток края листа как более тонкой оболочкой, так и от- сутствием заострений на концах. Главная функция этих клеток — проведение во- ды и растворённых веществ.

ЗАДАНИЯ:

1. Рассмотреть строение микроскопа, зарисовать и подписать составные части.
2. Изготовить препарат эпидермы сочной чешуи луковицы лука.
2. Найти и рассмотреть при малом увеличении участок эпидермы, состоя- щий из одного слоя клеток с хорошо заметными ядрами. Изучить строение клетки при большом увеличении сначала в капле воды, а затем в растворе йода в йодиде калия. Зарисовать одну - две клетки и обозначить их основные части.

Семинарское занятие
изучение строения клеточной стенки и ее видоизменений, запасных пита-тельных веществ, их локализации в клетке (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Строение клеточной стенки и её видоизменений.. 1.2.Запасные питательные вещества и их локализация в клетке.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы по запасным питательным веществам (крахмал, белки, масла) следует знать следующее. При изучении крахмальных зерен картофеля от- резают маленький кусочек клубня и делают им мазок по предметному стеклу в капле воды. При этом из разрушенных клеток в воду попадают крахмальные зер- на, в результате чего она мутнеет. Накрыв препарат покровным стеклом и, оты- скав при малом увеличении место, где крахмальные зерна расположены более редко, переходят к большому увеличению.

Крахмальные зерна картофеля имеют различную величину и форму: наибо- лее крупные имеют почти правильную яйцевидную форму, другие - более мелкие

- являются овальными или круглыми. Крупные зерна картофеля вполне развиты и поэтому наиболее типичны для картофеля; им и следует, прежде всего, уделить внимание.

Крахмальные зерна картофеля хотя и бесцветны, но явственно слоисты. При точной наводке на фокус (при помощи микрометрического винта) ясно видны че- редующиеся бесцветные, но не одинаково преломляющие свет слои, расположен- ные вокруг центра, который у картофельного крахмала помещается не в середине зерна, а в его более тонком конце. Поэтому слоистость в данном случае следует называть *эксцентрической*. Центр, вокруг которого группируются слои крахмаль- ного зерна, носит название образовательного центра или ядра; очевидно, крах- мальное зерно нарастает путем отложения слоев вокруг этого образовательного ядра. В случае наличия одного образовательного ядра крахмальное зерно называ- ется *простым*; если имеется два или три ядра, то крахмальные зерна называются *сложными или полусложными*. В сложном зерне вокруг каждого образовательно- го ядра видна самостоятельная система слоев; в полусложном зерне, помимо соб- ственных слоев, окружающих два или большее число крахмальных зерен, имеют- ся еще облегающие их общие слои.

Находят на препарате указанные типы крахмальных зерен и зарисовывают их, соблюдая правильные соотношения величин.

Слоистость крахмальных зерен связана с неравномерным распределением влаги в их толще: чередуются более влажные (темные) и менее влажные (светлые) слои. Если распределение влаги станет равномерным, например, при нагревании над пламенем, то слоистость станет незаметной.

Реактивом на крахмал служит слабый раствор йода в йодиде калия. Реак- цию можно осуществить, не снимая препарат с предметного столика микроскопа. Глядя в микроскоп, наблюдают, как крахмальные зерна постепенно приобретают цвета от слабо-синего до темно-синего и черного.

Крахмальные зерна пшеницы можно рассмотреть в пшеничной муке, но лучше взять из эндосперма набухшей зерновки. Разрезав зерновку, извлекают кончиком иглы немного эндосперма и переносят его в каплю воды на предметное стекло. Затем накрывают покровным стеклом и рассматривают при большом уве- личении. В поле зрения микроскопа видны округлые и овальные крахмальные зерна двух размеров. Более крупные характеризуются едва видимой концентриче- ской слоистостью, а мелкие зерна заметной слоистости не имеют. В поле зрения микроскопа могут оказаться и остатки разрушенных стенок клеток. Зарисовыва- ют несколько крахмальных зерен, сопоставляя их по размеру с более крупными крахмальными зернами картофеля.

Крахмальные зерна овса также берут из эндосперма набухшей зерновки. При большом увеличении видны крупные, овальные, сложные крахмальные зер- на, состоящие из большого числа многогранных простых зерен. Видны также об- ломки разрушенных сложных крахмальных зерен. Слоистость зерен отсутствует. Зарисовывают одно- два сложных крахмальных зерна и несколько составляющих их простых.

Препарат крахмальных зерен кукурузы готовят так же, как и пшеницы. У кукурузы крахмальные зерна простые, многогранные, со сглаженными углами. В центре их видна трещина, по форме напоминающая штрих, галочку или звездоч- ку. Зарисовывают несколько зерен.

Крахмальные зерна риса извлекают из зерновки аналогичным способом и изготавливают препарат. Обращают внимание на то, что у риса овальные слож- ные крахмальные зерна состоят из очень мелких граненых простых. Видны также обломки сложных зерен. Зарисовывают одно- два сложных зерна и несколько со- ставляющих их простых.

Крахмальные зерна гречихи извлекают из набухшего плода или используют гречневую муку. Препарат приготавливают таким же способом как и предыду- щие. При большом увеличении видно, что крахмальные зерна этой культурыочень мелкие, неправильной формы. В поле зрения микроскопа они обнаружива- ются либо по одиночке, либо в скоплениях, соответствующих очертанию клетки. Иногда такие крупные скопления принимают за крахмальные зерна. Слоистость крахмальных зерен незаметна. В некоторых из них в центре видна трещина. Зари- совывают несколько простых крахмальных зерен и одно из скоплений.

Алейроновый слой эндосперма зерновки пшеницы. Для изготовления препа- рата на предметное стекло наносят каплю реактива. Затем делают поперечные срезы зерновки пшеницы, при помощи кисточки или пинцета переносят два-три среза на предметное стекло и накрывают покровным стеклом. Для ускорения ра- боты можно воспользоваться готовыми срезами или постоянным препаратом.

При малом увеличении находят тонкий участок среза, на котором видна зо- лотистая полоска клеток алейронового слоя, расположенного сразу же под спер- модермой и околоплодником. В результате реакции с йодом белок приобретает желтую окраску. При большом увеличении видно, что клетки алейронового слоя плотно сомкнуты, имеют кубическую форму и заполнены мелкими алейроновыми зернами. При большом увеличении можно увидеть, что внутри алейроновых зе- рен, несмотря на их малый размер, есть включения. Следовательно, алейроновые

зёрна пшеницы сложные. Иногда в центре клетки заметно ядро. Наибольшее количество запасного белка содержат зерновки твёрдой пшеницы. Этим объясняется их высокие технологические качества. В глубже лежащих клетках эндосперма зерновки видны крахмальные зёрна.

Зарисовывают несколько клеток алейронового слоя, спермодерму, слип- шуюся с сухим околоплодником, и клетки эндоспермы с крахмальными зернами и делают обозначения.

Несмотря на то, что белковые вещества и дают с йодом золотисто - жёлтую окраску, данная реакция не может считаться доказательством для белков, так как йод вызывает аналогичное окрашивание и некоторых других веществ. Поэтому дополнительно проводят так называемые качественные реакции окрашивания на белки - ксантопротеиновую и миллонову реакции.

Ксантопротеиновая реакция проводится прибавлением к срезу на предмет- ном стекле капли крепкой азотной кислоты и осторожным подогреванием препа- рата над пламенем спиртовки. Белковые вещества, при этом, окрашиваются в жёлтый цвет, который после прибавления 1 - 2 капель раствора аммиака перехо- дит в оранжевый.

Аналогично предыдущей, проводят реакцию с раствором миллона. Белко- вые вещества в капле этого раствора окрашиваются при нагревании в кирпично- красный цвет, тогда как крахмальные зёрна набухают и становятся незаметными. Проделывая указанные качественные реакции на белки, и следя за распределени- ем окраски в препаратах, убеждаются во всех случаях в том, что алейроновые зёрна (в отличие от крахмальных), дают положительную реакцию на белок.

Алейроновые и крахмальные зёрна в семядолях фасоли. Препарат готовят из тонкого среза семядоли фасоли, поместив его на предметное стекло в каплю реак- тива с добавлением капли глицерина. Находят при малом увеличение тонкий уча- сток среза. При большом увеличении видно, что семядоля фасоли состоит из крупных паренхимных клеток с небольшими межклетниками. Внутри клеток хо- рошо заметны большие овальные крахмальные зёрна с разветвлённой трещиной в середине и между ними - золотисто - жёлтые простые алейроновые зерна Зарисо- вывают одну - две клетки и делают обозначения: алейроновые зёрна, крахмальные зёрна. Приготавливая новые срезы так же проводят качественные реакции на бел- ки.

Сложные алейроновые зёрна в клетках эндосперма семени клещевины. Пер- вый препарат готовят следующим способом: обезжиренный срез эндосперма се- мени клещевины помещают на предметное стекло в каплю раствора йода, сме- шанного с концентрированным раствором сахара. В результате реакции с йодом белок приобретает желтую окраску. Раствор сахара предотвращает набухание алейроновых зерен.

При большом увеличении внутри клеток видны крупные алейроновые зерна овальной или грушевидной формы. При внимательном изучении находят в рас- ширенной части алейронового зерна в окружении аморфного белка один- два бел- ковых кристалла многогранной формы и в суженной части несколько глобоидов шаровидной формы. Иногда глобоиды лежат под кристаллами, тогда их невоз- можно обнаружить.

Быстро зарисовывают клетку со сложными алейроновыми зернами, так как кристаллы даже в небольшом количестве воды набухают и теряют свое гранистое очертание. Обозначают оболочку алейронового зерна, кристалл, глобоид, аморф- ную белковую массу.

Запасной жир. В семенах и других органах растений часто откладываются в запас жирные масла. Их даже можно считать наиболее широко распространенной в растительном мире формой запасных веществ. Масло обычно не образует в клетке каких-либо оформленных отложений, а распределяется в массе протоплаз- мы и поэтому в неповрежденной клетке непосредственно незаметно. Для того чтобы обнаружить под микроскопом присутствие масла, приходится главное внимание обращать на поврежденные при изготовлении срезов клетки, из кото- рых масло выступает блестящими капельками (по краю препарата) в окружаю- щую воду. Доказать, что эти капельки представляют собой действительно масло, можно при помощи специальных реактивов и красителей, дающих с маслом спе- цифическое окрашивание. Одним из таких красителей является «судан III».

Кристаллы оксалата кальция. В процессе жизнедеятельности клеток в них образуются и токсичные продукты, одним из которых является щавелевая кисло- та. При взаимодействии с ионами кальция происходит ее нейтрализация с образо- ванием нерастворимой соли – оксалата кальция (CaC_2O_4). Это соединение откла- дывается в растениях, главным образом в старых и отмирающих клетках в виде одиночных кристаллов разнообразной формы, сросшихся – друз, собранных впачку – рафид.

Как продукты вторичного обмена веществ в клетке, кристаллы накаплива- ются чаще в тех органах растений, которые периодически сбрасываются – листья, кора, почечные чешуи, волоски эпидермы. Форма кристаллов очень разнообразна и нередко специфична для тех или иных растений. Кроме оксалата кальция в рас- тениях распространены также кристаллы углекислого кальция – $CaCO_3$ (в древе- сине груши, бука), фосфорнокислого кальция – $CaPO_3$ (в клубнях георгинов, ли- стьев агавы), сернокислого кальция $CaSO_4$ (в листьях тамарикса, куриного проса, в тканях некоторых водорослей).

ЗАДАНИЯ:

1. Изготовить препараты крахмальных зерен картофеля, пшеницы, овса, кукурузы, риса, гречихи. Провести реакцию на крахмал раствором йода в йодиде калия. Зарисовать при большом увеличении крахмальные зерна указанных выше растений, сохраняя пропорции между ними. Сделать обозначения.
2. Рассмотреть алейроновые зерна пшеницы и фасоли. Для этого: а) Из- готовить препарат поперечного среза зерновки пшеницы в капле реактива (йод + йодид калия). Найти при малом, а затем при большом увеличениях алейроновый слой и рассмотреть алейроновые зерна. Зарисовать несколько клеток алейроново- го слоя, а также три-четыре клетки эндосперма с крахмалом, спермодерму (се- менную кожуру) и сухой околоплодник (покров зерновки). Сделать обозначения. б) Изготовить препарат поперечного среза семядоли фасоли, подействовав на него каплей раствора йода в йодиде калия. Рассмотреть при большом увеличении со-

держимое клеток – алейроновые и крахмальные зерна. Зарисовать одну-две клет- ки и сделать обозначения. в) Приготовить препарат обезжиренного среза эндос- перма семени клещевины. Найти при большом увеличении сложные алейроновые зерна и изучить их структуру. Зарисовать одну клетку со сложными алейроновы- ми зернами и сделать обозначения. Провести реакции окрашивания: (ксантопро- теиновая, миллонова реакции).

3. Изготовить препарат среза семян клещевины и льна, обработав их красителем «судан III». Найти при малом увеличении капли масла. Зарисовать несколько клеток с каплями масла и сделать обозначения. Поочередно делают срезы семян клещевины и льна, кладут их на предметное стекло в каплю красителя «судан III» и накрывают покровным стеклом. После этого необходимо слегка надавить на него иглой, чтобы капли масла выступили из разрезанных клеток на край среза. Краситель «судан III» интенсивно поглощается каплями масла и окрашивает их в оранжево-красный цвет. При малом увеличении находят тонкий край среза и рассматривают клетки при большом увеличении. В них, а также в окружающем растворе хорошо видны окрашенные капли масла.

4. Изготовить препарат сухой чешуи лука и найти при малом увеличении клетки с одиночными палочковидными и крестообразными кристаллами оксалата кальция. Рассмотреть их при большом увеличении и зарисовать несколько клеток с кристаллами. Сделать обозначения. Сделать препарат поперечного среза черешка листа щавеля. Найти при малом увеличении и рассмотреть при большом увеличении одну клетку с друзой. Зарисовать ее и сделать обозначения. Приготовить препарат продольного среза корневища купены. Найти при малом увеличении клетку с рафидой. При большом увеличении рассмотреть и зарисовать ее, сделать обозначения.

Семинарское занятие
изучение строения и функций меристематических тканейрастений (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Апикальные меристемы.
1.2. Латеральные меристемы.
1.3. Интеркалярные меристемы.
1.4. Раневые меристемы.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует обратить внимание на то, что для рас- тений характерен длительный рост с образованием новых тканей и органов. Этот рост возможен благодаря наличию в органах образовательных тканей (меристем).
Клетки меристем не специализированы, по внешнему виду одинаковы и способны многократно делиться. Возникающие из этих клеток новые клетки

дифференцируются, т.е. становятся различными и дают начало всем тканям и органам растения. В меристемах есть некоторое количество инициальных клеток, способных делиться неопределенное число раз с сохранением меристематиче- ского характера. Именно от этих инициалей ведет начало всё тело растения. Ос- тальные клетки меристемы являются производными от инициалей; они делятся ограниченное число раз и, в конце концов, превращаются в клетки постоянных тканей.

Клетки меристемы имеют тонкие оболочки, содержат мало целлюлозы. По- лость каждой клетки заполнена густой цитоплазмой с относительно крупным ядром, занимающим центральное положение. Органоиды клетки и вакуоли почти незаметны в световой микроскоп. Рост соседних клеток меристемы, а в дальней- шем клеток постоянных тканей, происходят синхронно, что исключает разрыв плазмодесм между клетками.

Распределение меристем в теле растения. После оплодотворения возникшая зигота делится и формирует зародыш, состоящий из эмбриональных, т.е. меристематических клеток. На двух его полюсах - корешке и первичной почке локализируются группы инициальных клеток, формирующих верхушечные (апикальные) меристемы. При ветвлении корня, побега, каждый из них имеет верхушечные меристемы и свои инициали.

Боковые (латеральные) меристемы в осевых органах образуют цилиндры меристематических клеток. Боковые меристемы, возникшие из апикальных (прокамбий, перицикл) относят к первичным. Вторичные меристемы (камбий, фелло- ген) возникают из первичных меристем, или из живых постоянных тканей путем их обратного преобразования в меристему. У однодольных Магнолиецветных вторичные меристемы отсутствуют, и тогда все тело растения образуется из од- них лишь первичных меристем.

Вставочные (интеркалярные) меристемы локализированы в основании стеблевых междоузлий. Их можно назвать *остаточными*, поскольку они являютсяпроизводными верхушечных меристем, но их преобразование в постоянные ткани задержалось по сравнению с участками стебля, расположенными выше и ниже их. Для вставочных меристем характерно включение в их структуру ряда дифферен- цированных элементов (проводящие клетки) и отсутствие в этой меристеме ини- циальных клеток.

Раневые (травматические) меристемы возникают на местах поражения жи- вых тканей и органов, путем дифференциации живых клеток с последующим образованием пробки или других тканей.

ЗАДАНИЯ:

1. Рассмотреть и зарисовать кончик корня лука репчатого, выделив зону делящихся клеток.
2. Сделать препарат верхушечной почки элодеи. Рассмотреть под малым увеличением и зарисовать конус нарастания с зачатками листьев (листовые примордии) и бугорков будущих почек.
3. Рассмотреть готовый препарат поперечного среза стебля бузины. Обозначить камбий, обратив внимание на правильные ряды клеток образовательной ткани.

Семинарское занятие
изучение строения и функций постоянных тканей растений (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Ассимиляционная паренхима.
1.2. Водоносная паренхима.
1.3.Запасающая паренхима.
1.4.Воздухоносная паренхима.
1.5. Поглощающая паренхима.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует обратить внимание, что основная ткань или па- ренхима образованна тонкостенными живыми клетками, различающимися по своим морфологическим и физиологическим особенностям. Она составляет осно- ву всех органов растения, в неё погружены другие ткани. Это одна из самых древ-них тканей растительного организма. Паренхимная ткань выполняет такие важ- нейшие функции как фотосинтез, ассимиляцию, дыхание, хранение запасных ве- ществ, секрецию и др., т.е. функции связанные с наличием живых протопластов. Классификация основных тканей основана на местоположении и выполняемой функции.

Ассимиляционная паренхима (хлоренхима). Главная её функция - фотосин- тез, в процессе которого осуществляется создание органических веществ расте- нием. В клетках хлоренхимы имеются многочисленные хлоропласты, которые способны менять своё положение в цитоплазме, в зависимости от степени осве- щенности. Этот вид основной ткани располагается непосредственно под эпидер- мисом, что обеспечивает хорошее освещение и газообмен. Между клетками нахо- дятся межклетники, благодаря которым осуществляется циркуляция газов и транспирация.

Запасающая паренхима не имеет хлоропластов и залегает преимуществен- но в осевых органах - сердцевине, сердцевинных лучах стебля, в органах репро- дуктивного и вегетативного размножения - семенах, плодах, луковицах, клубнях, корнеплодах. В клетках ткани откладываются запасные питательные вещества.

Поглощающая (всасывающая паренхима) характерна для кончика корня с его корневыми волосками и паренхимой первичной коры (под эпиблемой).

Аэренхима - паренхимная ткань с большим развитием межклетников. Глав- ная её функция - вентиляция. Она обильна у водных растений, в корнях степных злаков на плотных почвах. Межклетники от общего объема ткани занимают от 7,7 до 71,3% и образуют в органах непрерывную сеть каналов.

Водоносная паренхима - узкоспециализированная ткань характерная для ор- ганов суккулентных растений (очиток едкий, заячья капуста, алое древовидное). В

её клетках нет хлоропластов, клетки заполняются водой. Цитоплазма располага-ется по стенкам, вакуоль содержит слизи, хорошо удерживающие воду.

ЗАДАНИЯ:

1. Сделать поперечный срез листа фикуса. Обратить внимание на многослойную столбчатую и рыхлую с тонкостенными клетками ткань, лежащую под эпидермисом. Это будет основная ткань - ассимиляционная паренхима. Клетки овальной формы заполнены хлоропластами. Зарисовать группу соседних клеток.
2. Приготовить поперечный срез корня ириса в зоне корневых волосков. Сразу же за эпиблемой (покровной тканью) лежит к центру среза большой массив рыхло расположенных округлых клеток поглощающей паренхимы. Рассмотреть под малым увеличением и зарисовать группу клеток.
3. Ножом сделать тонкий срез с небольшого клубня картофеля. Обратить внимание на белый массив клеток, заполняющий клубень. Это и есть запасающая паренхима. Зарисовать группу клеток.
4. Сделать поперечный срез листа алоэ древовидного. На срезе под покровной тканью весь массив клеток представляет из себя водоносную паренхиму. Рассмотреть под малым увеличением и зарисовать группу клеток, используя для этого изображение с микроскопа.

Семинарское занятие
изучение неклеточных и предъядерных организмов (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Современная классификация органического мира.
1.2. Царство Вирусы.
1.3. Царство Дробянки.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы обратите внимание на то, как построена современная классификация органического мира:
Неклеточные формы. Царство Вирусы
Клеточные формы.
1. Надцарство Прокариоты (доядерные организмы)
1) Царство Дробянки (отделы Архебактерии, Настоящие бактерии, Циано-бактерии)
2. Надцарство Эукариоты (ядерные организмы)
1) Царство Растения (подцарства Багрянки, Настоящие водоросли, Высшие растения)

2) Царство Настоящие грибы (отделы: Хитридиомикота, Зигомикота, Аскомикота, Базидиомикота). Сюда же относят Анаморфные грибы, половая стадия которых неизвестна и Лишайники.

3) Царство Животные (подцарства Простейшие или Одноклеточные и Многоклеточные).

4. Царство Простейшие (отделы Миксомикота, Плазмодиофоромикота,Акразиомикота и Диктиостелиомикота) .

5) Царство Хромиста – включены отделы: Оомикота, Гифохитридиомикотаи Лабиринтуломикота

Микроорганизмы, общая характеристика. Бактерии, строение, формы кле-ток, группы по способу питания и по отношению к кислороду.

Вирусы - группа ультрамикроскопических, облигатных внутриклеточныхпаразитов, способных размножаться только в клетках живых организмов. Вирусы были открыты в 1892г русским ученым Д.И.Ивановским при изучении при-чин гибели табака от мозаичной болезни. Вирусы обладают следующими характерными особенностями, отличающими их от других микроорганизмов: не задерживаются бактериологическими фильтрами; не оседают при центрифугировании; невидимы в обычный световой микроскоп; содержат нуклеиновые кислоты како-голибо одного типа– ДНК или РНК; для их воспроизведения нужна только нуклеиновая кислота; не размножаются на искусственных питательных средах и мо-гут существовать только в организме восприимчивого хозяина.

Надцарство прокариоты: бактерии, архебактерии, цианобактерии. Предъядерные, прокариоты, - организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембранного ядра. Прокариоты – самые примитивные клеточные организмы. Они были единственной формой жизни на Земле в течение 2 млрд. лет. Насчитывается около 3000 видов прокариот. Это одноклеточные, колониальные и нитчатые организмы. В отличие от эукариот среди прокариот нет истинно многоклеточных организмов.

Прокариотические клетки мельче эукариотических на порядок (0,5…5 мкм). В цитоплазме прокариот еще не прошел процесс компартментации. Цитоплазма ограничена наружной цитоплазматической мембраной, складчатое впячивание которой (мезосома) выполняет функции митохондрии.

Аналог ядра – генофор, или нуклеоид. Митоз и мейоз отсутствуют. Раз- множаются они делением клеток надвое в результате образования поперечной пе- регородки. Клетки многих прокариот имеют жгутики, с помощью которых они передвигаются (скользят).

Прокариоты отличаются от эукариот и физиологически. Окислительные процессы ограничены у многих брожением. Некоторые обладают способностью фиксировать атмосферный азот.

Царство Дробянки. В составе прокариот одно царство – Дробянки (Mychota), они названы так по способу размножения простым делением. Характе- ристика дробянок совпадает с таковой прокариот. Царство Дробянки включает три отдела: Архебактерии, Настоящие бактерии (эубактерии) и Цианобактерии.

Отдел Цианобактерии Cyanobacteria. Цианобактерии (цианеи) – фототрофные прокариоты, традиционно называемые сине-зелеными водорослями.

Цианобактерии – водные (в основном пресноводные), реже почвенные ор- ганизмы. Организация клеток, наличие муреина в клеточной стенке, близость ге- нетических свойств, способность фиксировать азот – все это сближает их с бакте- риями. Однако между ними существуют различия: более высокий уровень диф- ференциации тела; пигментная система (аналогичная таковой эукариотических красных водорослей и существенно отличающаяся от системы фототрофных бак- терий); фотосинтез с выделением кислорода. Эти признаки, а также водный образ жизни сближают цианобактерии с эукариотическими водорослями.

Строение. К цианобактериям относят одноклеточные, колониальные и нит- чатые фототрофные организмы. Для них характерно полное отсутствие подвиж- ных жгутиковых стадий и полового процесса. Хлоропластов нет; фотосинтетиче- ские пигменты находятся в мембранах, расположенных в цитоплазме.

Распространены цианобактерии повсеместно. Цианобактерии используются в качестве зеленого удобрения. Некоторые виды спирулины используют в пищу. Цианобактерии имеют в жизни человека как положительное (азотфиксация, съе- добность), так и отрицательное значение (порча воды, гибель рыбы, засорение фильтров водозаборных сооружений.

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить строение вирусов растений.
2. Изучить строение сине-зеленых водорослей.

Семинарское занятие
изучение основных представителей Царства Грибов (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Строение грибов.
1.2. Практическое значение грибов.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении представителей рода Мукор –Mucor, следует небольшой ку- сочек мицелия со спорангиями поместить в каплю воды на предметное стекло и осторожно, чтобы не раздавить спорангии, накрывают покровным стеклом. Рас- сматривая при малом увеличении мицелий, следует обратить внимание на то, что он обильно ветвится и конечные гифы его очень тонкие. Мицелий мукора дает на- глядное представление о величине всасывающей поверхности грибов. В естест- венном состоянии мицелий пронизывает весь субстрат, в котором он растет, и на- ходится в полном контакте с окружающей питательной средой. Кое - где видны спорангиеносцы, заканчивающиеся спорангиями. Многие спорангии лопнули, и поэтому одноклеточные споры заполняют каплю воды. Спорангии находятся на разных фазах роста: мелкие - бесцветные, крупные имеют черную окраску. Форма

их шаровидная. В лопнувшем спорангии можно заметить вздувшееся окончание гифы, от которого отделился спорангий,- колонку. Вокруг нее лежат оставшиеся споры. В воздухе всегда присутствует множество спор мукора. Попадая на увлажненный органический субстрат, они прорастают.

Переведя микроскоп на большое увеличение, рассматривают строение ми- целия. Гифы мицелия без перегородок, гриб представляет как бы одну чрезвы- чайно большую клетку, напоминающую строение сифоновых водорослей. В ги- фах рассматривают бесцветную зернистую цитоплазму, множество мелких ядер и вакуоли.

При изучении представителей рода Сахаромицес, или Дрожжи – *Saccharo- myces,* небольшой кусочек дрожжевой массы помещают за час-два до занятий в теплую подсахаренную воду и ставят в теплое место. Через некоторое время на- чинается процесс брожения - материал превращается в мутную пенящуюся жид- кость: дрожжи разлагают сахар, выделяя углекислый газ и спирт. Освободившая- ся при этом энергия идет на осуществление жизненных процессов. В каплю воды на предметном стекле переносят небольшое количество мутной жидкости, при- коснувшись к ней кончиком стеклянной палочки, и, закрыв препарат покровным стеклом, рассматривают его при большом увеличении микроскопа. В поле зрения видны отдельные клетки округлой и овальной форы и клетки почкующиеся. При почковании на поверхности клетки появляется небольшое вздутие (иногда не од- но, а несколько), постепенно увеличивающееся в размерах и, наконец, отделяю- щееся от производящей ее клетки и, в свою очередь, также размножающееся. Ес- ли условия для почкования благоприятны (достаточное количество сахара, нуж- ная температура и аэрация), то процесс идет так быстро, что клетки не успевают разъединиться, и получаются непрочные цепочки клеток. При недостатке питания и большом доступе кислорода клетка превращается в сумку, и в ней развиваются по 4, реже по 8 аскоспор.

На окрашенном постоянном препарате при большом увеличении рассматри- вают строение клетки дрожжей. Содержимое клетки состоит из цитоплазмы, крупной вакуоли (одной или нескольких), занимающей обычно центральное по- ложение, мелких ядер и гранул запасных веществ.

При изучении представителей рода Пеницилл – *Penicillium, р*ассматривают кусочек хлеба или другого продукта, на поверхности которого имеется пеницилл, под бинарным микроскопом. Так как мицелий не нарушен переносом на стекло, на препарате хорошо видны его размеры и вся система разветвления гиф. Обра- щают внимание на группы спор, от которых во все стороны распространяются по- вторно ветвящиеся гифы, сложенные из вытянутых в длину клеток. По мере того, как нити ветвятся, они делаются более тонкими. Над мицелием возвышаются ко- нидиеносцы, разделенные на клетки и заканчивающиеся на верхушке разветвле- ниями, имеющими форму кисточек (отсюда название «кистевик»). От их конеч- ных удлиненных клеток – фиалид – отделяются цепочки конидий. Наиболее мо- лодые конидии расположены в основании цепочки, а наиболее старые, созревшие

– на её конце. Конидии образуются в чрезвычайно больших количествах; это обуславливает широкое распространение гриба. Отделившиеся конидии разносят-

ся токами воздуха и при благоприятных условиях (влажность воздуха, температу- ра, наличие питательной среды), прорастая, формируют новые мицелии.
Клейстотеции (плодовые тела) у пенициллa возникают очень редко, даже при наступлении неблагоприятных условий. Они мелкие шарообразные с сетча- тым рисунком на поверхности, их скопления окрашены в лимонно – желтый цвет. Клейстотеции заключают много сумок, чередующихся с бесплодными клетками.
При изучении рода Спорынья – *Claviceps, p*ассматривают колосья ржи с темно-фиолетовыми склероциями. Склероций – покоящаяся стадия мицелия. Го- товят поперечный срез через склероций (или рассматривают постоянный препа- рат). Для этого скальпелем разрезают склероций и затем, выровняв поверхность среза бритвой, делают как можно более тонкий срез и помещают его в каплю во- ды на предметное стекло. Отыскав при малом увеличении возможно более тонкое место, рассматривают его при большом увеличении. Срез состоит из угловатых клеток паренхимного типа – это гифы гриба в поперечном разрезе. В гифах и в окружающей воде плавают капельки масла – запасного питательного продукта. Покоящиеся склероции содержат также сахара и многоатомные спирты. Зимуют склероции в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или с дикорастущих злаков, обитающих по краям полей. Здесь накапливается обычно большое количество склероциев, с чем связано более сильное заражение посевов спорыньей по краям полей.
Изучают постоянный препарат среза стромы. Отмечают, что перитеции по- гружены в строму, они имеют кувшинообразную форму и узкое выводное отвер- стие. Рассматривая перитеции при большом увеличении, находят в них удлинен- ные аски, каждый из которых содержит по восемь нитевидных аскоспор. Вследст- вие повышения тургорного давления оболочки сумок вскрываются и споры вы-брасываются наружу. Споры настолько мелки и легки, что подхватываются ма-лейшими течениями воздуха и парят в нем. Заражение злаков аскоспорами спо- рыньи происходит во время цветения. Наиболее сильное заражение наблюдается при высокой влажности воздуха и холодной, бессолнечной погоде, когда затяги- вается период цветения злаков, а, следовательно, и их восприимчивость к зараже- нию грибом. Споры, попадающие на рыльца цветущих злаков, прорастают, вне- дряются в завязь и развивают в ней мицелий. Мицелий за счет поступающих в за- вязь питательных веществ, быстро разрастается и приступает к размножению, от- членяя от концов гиф большое количество конидий. Одновременно гифы выде- ляют жидкость в виде капель - «медвяную росу». Она имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров.
При изучении рода Агарикус, или Шампиньон (*Agaricus), p*ассматривают плодовое тело шампиньона двуспорового, которое образуется на сильно разветв- ленном в почве мицелии (рис.109). Оно имеет шляпку и ножку. Шляпка округлая с плоскозагнутым краем и остатками частного покрывала на нем. Окраска ее ко-леблется от почти беловатой до насыщенно – коричневой. Поверхность шляпки гладкая, в середине глянцевая или радиально-волокнистая до ясно выраженной чешуйчатости. Ножка белая, гладкая, цилиндрическая, шириной 3-6см, и высотой 10-20см, заполненная или почти полая, с хорошо выраженным кольцом. Мякоть плотная, сочная, на изломе розовеющая.

У молодых плодовых тел нижняя сторона шляпки, на которой находится ги- менофор затянута покрывалом - белой пленкой, прикрепленной к краю шляпки и ножке. Покрывало играет защитную роль. Если пинцетом удалить пленку, можно убедиться в том, что на этой стадии развития плодового тела пластинки имеют розовую окраску. По мере разрастания шляпки (что сопровождается созреванием спор) покрывало лопается и остается на ножке в виде прочного пленчатого коль- ца. Созревающие споры, отделяющиеся от базидий, теперь могут свободно падать вниз. На этой стадии пластинки приобретают темно-коричневый оттенок, так как споры шампиньона в массе окрашены в темный цвет. Ножка плодового тела, ко- жица, покрывающая шляпку, мякоть и пластинчатыйгименофор, расположенный на нижней поверхности шляпки, состоят из плектенхимы. Зарисовывают внешнее строение плодового тела шампиньона.

Для изучения микроскопического строения пластинчатого гименофора с пла- стинок делают бритвой срез, перпендикулярный к их длине. Из шляпки плодового тела при помощи скальпеля вырезают небольшой сектор, значительную часть мя- коти удаляют, а затем готовят ряд срезов бритвой, направляя ее от мякоти к пла- стинкам и срезая их поперек. Рассматривают также постоянный препарат про- дольного среза гименофора.

При малом увеличении микроскопа срез имеет вид гребешка, зубцы которо- го представляют собой перерезанные поперек пластинки. По краям пластинок и в промежутках между ними располагается гимений, средняя же часть пластинок со- стоит из более или менее рыхлого сплетения стерильных грибных гиф, называе- мого трамой.

При большом увеличении детально изучают строение гимения, состоящего из многочисленных базидий, несущих по две споры (вместо четырех, как это типич- но для большинства Базидиомицетов), и булавовидных псевдопарафиз между ни- ми. Споры шампиньона, широкоэллипсоидальные по форме, в молодом состоянии бесцветные, у зрелых спор оболочка окрашена в буровато-коричневый цвет. Бази-дии и псевдопарафизы берут начало от мелкоклеточной псевдопаренхимы, назы- ваемой субгимениальным слоем, располагающимся в несколько рядов между трамой и гимением. Зарисовывают участок гимениального слоя под большим уве- личением микроскопа.

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить строение и размножение: представителя отдела Зигомикота (Zygomycota) – мукора (Mucor); спорыньи (*Clavicepspurpurea*) из класса Эуаско-мицеты (*Euascomycetidae*), пор. Спорыньевые (*Clavicipitales*); дрожжей пекарских (*Saccharomycescerevisiae*)- представителей класса Археаскомицеты (*Archaeasco-mycetes*); пеницилла (*Penicillium*) и аспергилла (*Aspergillum*) из класса Эуаскоми-цеты (*Euascomycetidae*), пор. Эвроциевые (*Eurotiales*); шампиньона (*Agaricusbis-porus*) из подкласса Гомобазидиомицеты группы пор. Гименомицеты, порядка Агариковые (*Agaricales*).

Семинарское занятие
изучение основных представителей подцарства Сосудистые споровые растения. (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Отдел Моховидные.
1.2. Отдел Плауновидгные.
1.3. Отдел Хвощевидные.
1.4. Отдел Папоротниковидные.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует учесть, что Моховидные – это наиболее обособленная группа высших растений. Наука, занимающаяся их изучением, но- сит название бриологии. Современные моховидные представлены примерно 25000 видами. Из них около 1500 видов встречается на территории России. Древ- нейшие ископаемые формы мхов известны с карбона, но скорее всего они появи- лись значительно раньше, возможно, одновременно с риниофитами и независимо от них.
В подавляющем большинстве моховидные – низкорослые многолетние рас- тения размером от 1 мм до нескольких сантиметров, реже до 60 см и более. Тело у одних моховидных представляет собой слоевище, а у других расчленено на сте- бель и листья. Характерный признак всех моховидных – отсутствие корней. Вса- сывание воды и прикрепление к субстрату у них осуществляют ризоиды, пред- ставляющие собой выросты эпидермы. Моховидные могут быть однодомными или двудомными. Внутреннее строение их относительно простое. У листосте- бельных форм ассимиляционная, механическая и проводящая ткани более или менее обособлены. Элементы проводящих тканей сходны с трахеидами и сито- видными трубками.
Особенно своеобразен цикл развития моховидных. Как и для всех высших растений, для них характерно чередование полового и бесполого поколений. Од- нако доминирует в цикле развития гаплоидный гаметофит, что резко отличает мхи от всех остальных высших растений. Другая специфическая особенность этой группы состоит в том, что гаметофит и спорофит представляют собой как бы одно растений. Бесполое поколение (спорофит) у моховидных называется спорогоном и представлено небольшой коробочкой со спорами и ножкой, нижняя часть кото- рой превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело гаметофита. Спо- рофит таким образом лишен самостоятельности и полностью зависит от гамето- фита.
Развитие полового поколения моховидных начинается с момента прораста- ния споры. Прежде всего, развивается ветвистое нитчатое (у большинства мхов) или пластинчатое (у сфагнума) многоклеточное образование – протонема (пред- росток), на котором закладываются почки. У одних мхов из почек вырастают пла-

стинчатые слоевища, у других – облиственные стебли – гаметофоры, на которых развиваются половые органы моховидных.

Органы полового размножения – архегонии и антеридии многоклеточны и, как правило, защищены наружным слоем клеток. Антеридии имеют вид продол- говатых или округлых мешочков на ножке. В них формируются самостоятельно движущиеся сперматозоиды.

Архегонии моховидных обычно имеют бутыльчатую форму с суженной шейкой и расширенным брюшком, где помещается крупная яйцеклетка. Слияние гамет возможно только при наличии влаги. Дальнейшее развитие зиготы проис- ходят внутри архегония. Зигота дает начало спорогону, заканчивающемуся ко- робочкой, в которой вызревают споры, процесс этот занимает от нескольких ме- сяцев до двух лет. После созревания спорогона коробочка вскрывается.

Образованию спор в спорангиях предшествует мейоз. При этом число хро- мосом уменьшается вдвое, т.е. споры имеют гаплоидный набор хромосом. Гапло- идны и протонема, возникающая из споры, и гаметофоры, образующиеся на про- тонеме.

Моховидные распространены повсюду, кроме морей и сильно засоленных почв, но везде, как правило, предпочитают наиболее увлажненные местообитания. Особенно богато моховидные представлены в тундре. Животные обычно не едят мхи, разлагаются они очень медленно. Они способны аккумулировать многие, в том числе радиоактивные, вещества, впитывать и удерживать большое количество воды. В связи с этим мхи играют большую роль в регулировании водного баланса ландшафтов. Интенсивно развиваясь, мхи могут ухудшать продуктивность сель- скохозяйственных земель, способствуя их заболачиванию. Но в то же время они обеспечивают равномерный перевод поверхностного стока вод в подземный, пре- дохраняя почвы от эрозии

Некоторые сфагновые мхи обладают антибиотическими свойствами и нахо- дят применение в медицине. Торфяные залежи, образованные в основном сфагно- выми мхами, издавна служат источником топлива и органических удобрений. От- дел моховидные делят на три класса – печеночники (*Hepaticopsida*), антоцерото- вые (*Antocerotopsida*), и листостебельные мхи (*Bryopsida*). В основу определения моховидных положены особенности строения спорогона, однако учитывают и строение вегетативных органов гаметофита. Признаки классов приведены в раз- деле «порядок работы».

На занятии строение Моховидных рассматриваем на примере класса Лис- тостебельные мхи (Bryopsida). Листостебельные мхи – самый крупный класс мо- ховидных, насчитывающий около 15000 видов из 700 родов. Эти мхи играют наи- большую фитоценотическую роль в растительном покрове Земли. Листостебель- ные мхи характеризуются радиальным строением гаметофоров, имеющих, как правило, облиственный стебель, у большинства несущий ризоиды. Стебель расте- ния прямостоящий, и если он частично полегает, то веточки обязательно подни- маются вверх. Строение стебля и листьев значительно сложнее, чем у печеночни- ков, и отличается большим разнообразием. В стебле развиты примитивные меха- нические и проводящие ткани, иногда есть водозапасающие клетки. Ризоиды

многоклеточные, спорогон нередко с устьицами, без зоны роста в основании, коробочка без элатер, но обычно с колонкой.

Класс листостебельные мхи включает три подкласса: андреевые, или чер- ные мхи (*Andreales*), сфагновые, или белые (*Sphagnales*), бриевые, или зеленые, мхи (*Bryiales*).

Характерной особенностью бриевых мхов, отличающей их от сфагновых и андреевых, является ярко-зеленая окраска гаметофитов. Этот обширный подкласс включает в себя многочисленные семейства, в которые входят около 14000 видов.

В качестве образца рассматриваем политрих обыкновенный, или кукушкин лен, широко распространенный в смешанных и еловых лесах. Растение кукушки- на льна состоит из довольно длинного стебля, в нижней части несущего ризоиды, а выше покрытого жесткими темно-зелеными шиловидными листьями. Листья со- стоят из пластинки и влагалища, полуохватывающего стебель. В сухом состоянии влагалище прижато к стеблю.

Далее исследуем микроскопическое строение поперечного среза листа. На верхней стороне его расположены ассимиляционные пластинки. Жилка с механи- ческими элементами расширена. Рассматриваем в микроскоп поперечный срез стебля. В центре находят концентрический проводящий пучок, состоящий из вы- тянутых клеток, сходных с трахеидами и ситовидными трубками. Он окружен па- ренхимой, также выполняющей проводящую функцию.

Обращаем внимание, что не на всех побегах гаметофитов находятся споро- гоны. Гаметофиты этого растения раздельнополы и хорошо отличаются друг от друга. Женские гаметофиты в верхней части стебля несут несколько сближенные листья, подобные тем, которые располагаются ниже по стеблю. Между этими ли- стьями помещаются архегонии, по строению похожие на архегонии маршанции, но обращенные шейкой вверх и перемежающиеся с бесплодными парафизами. Мужские гаметофиты в верхней части стебля снабжены розеткой из нескольких расширенных листьев, нередко окрашенных в красноватый цвет. Рассматриваемв микроскоп постоянный препарат этой розетки и отмечают, что внутри располага- ются вытянутые антеридии, покрытые нежными крупными клетками и содержа- щие сперматогенную ткань. Антеридии также перемежаются с крупноклетными парафизами. Оплодотворение у кукушкина льна происходит только при наличии капельно-жидкой влаги, в которой должны находиться сперматозоиды. Из зиготы внутри архегония начинает развиваться довольно крупный спорогон.

Внимательно рассматриваем строение спорогона. Он состоит из ножки и коробочки. Ножка длинная. Коробочка прямостоячая или более или менее косо расположенная, призматическая, четырех-пятигранная, покрытая войлочным кол- паком ржаво-бурого цвета. Крышечка отваливающаяся. При помощи стереоско- пического микроскопа изучаем строение урночки. На границе урночки и шейки в эпидерме имеются устьица. В центре расположена колонка, которая у крышечки расширяется и формирует эпифрагму – тонкую перегородку, закрывающую ур- ночку. Вокруг колонки расположен спорангий, имеющий вид цилиндрического мешка. По краю урночки располагается ряд зубцов, называемых перистомом. Между зубцами перистома, способными к гигроскопическим движениям, и эпи- фрагмой имеются отверстия, через которые высыпаются споры.

Отдел Плауновидные представляют самую древнюю группу из числа ныне живущих высших растений. Род плаун *(Licopodium*) известный еще с верхнего девона, является поистине живым ископаемым. В палеозое плауновидные совме- стно с папоротниками и некоторыми голосеменными занимали господствующее положение в растительном покрове Земли. В мезозое они начинают постепенно уступать голосеменным и в настоящее время представляют собой угасающую группу, насчитывающую около 1000 видов, относимых к четырем родам, трем порядкам и двум классам. Современные плауновидные – это многолетние травя- нистые растения с простыми листьями и дихотомическим ветвлением. В жизнен- ном цикле плауновидных преобладает бесполое поколение (рис.4). Стебель хоро- шо развит и имеет спиральное, супротивное или мутовчатое листорасположение. На подземных корневищах обычно образуются придаточные корни. Верхушечная меристема со временем теряет свою активность, поэтому плауновидные ограни- чены в росте.

Спорофиллы по форме, размерам и цвету похожи на обычные вегетативные листья. Чередуясь с ассимиляционными листьями, они образуют на стебле споро- носные зоны или собраны в расположенные на верхушках ветвей стробилы, не- редко называемые спороносными колосками. Плауновидные объединяют как рав- носпоровые, так и разноспоровые растения.

Некоторые плауны ядовиты, и животными обычно не поедаются. Споры этих растений, богатые жирными маслами, используются в пиротехнике, в меди- цине (в качестве кожных присыпок) и технике (для обсыпки форм под фигурное литье). В современном растительном покрове плауновидные заметной роли не иг- рают.

Классификация плауновидных испытывает сложности из-за наличия пере- ходных форм, особенно среди вымерших видов. Внутри отдела выделяются два класса – плауновидные (Licopodiopsida) равноспоровые и полушниковые (Jsoetop- sida), в основном разноспоровые.

Строение отдела Плауновидные рассматриваем на примере представителя класса Плауновидные. Рассматриваем гербарный экземпляр плауна булавовидно- го, широко распространенного в хвойных лесах. Изучая спорофит, обращают внимание на длинный ползучий стебель и вертикальные ветвящиеся побеги, а также корни, отходящие от горизонтального стебля. Как стебли, так и корни име- ют верхушечное ветвление. Стебель округлый, Листорасположение спиральное. Листья не прижаты к стеблю.

Отделяем лист и рассматриваем его при помощи стереоскопического мик- роскопа. Листовая пластинка линейная, заканчивается длинным тонким волоском, жилка неветвящаяся.

Далее рассматриваем спороносные колоски, венчающие вертикальные по- беги. Они расположены на довольно длинных ножках по два, реже по три-пять. Колосок цилиндрической формы, состоит из оси, на которой плотно расположены спорофиллы. Спорофилл по форме и структуре отличается от вегетативного лис- та. Он чешуевидный, треугольный, с заостренным и загнутым кверху концом. Пользуясь препаровальными иглами, выделяем один спорофилл и рассматривают его под лупой. Наблюдаем, что на верхней стороне крепится почковидный спо-

рангий на короткой ножке. Зарисовывают часть колоска и спорофилл со споран- гием. Строение колоска можно также изучить, пользуясь постоянным препаратом его продольного среза.

Затем приступаем к изучению спор. Раздавливаем спорангий на предметном стекле, рассматривают споры под микроскопом и зарисовывают. Обращаем вни- мание на то, что все споры в колоске одинаковые, мелкие. Зрелые споры имеют форму невысокой трехгранной пирамиды со сферическим основанием. Если спора обращена к наблюдателю вершиной пирамиды, то при большом увеличении мож- но видеть бороздки, расходящиеся из одной точки – вершины. Что бы отчетливо видеть такой трехлучевой рисунок на спорах, надо действовать микрометриче- ским винтом. Кроме того, рассматриваем сетчатый рисунок на гранях споры – это утолщения на экзине. Под экзиной находится тонкая оболочка споровой клетки – интина.

В клетке споры, кроме протопласта и ядра, имеются пластиды и капельки масла (содержание масла в спорах плауновидных достигает 50 %); поэтому споры плауновидных легко воспламеняются и дают вспышку, в чем легко убедиться, ес- ли подбросить щепотку спор над пламенем горящей спички.

Споры прорастают через 3-8 лет после высыпания из спорангия. Из споры возникает новое поколение – гаплоидный гаметофит, или заросток, на котором через 6-15 лет после начала прорастания созревают архегонии и антеридии. Сам заросток, достигающий в поперечнике 2-5 мм и лишенный хлорофилла, питается за счет гиф гриба внедренных в него (микотрофное питание).

Отдел Хвощевидные в прошлом огромная, но почти полностью вымершая группа растений, расцвет которой пришелся в истории Земли на каменноуголь- ный период. От всех известных растений и вымершие, и современные хвощевид- ные отличаются побегами, которые расчленены на четко выраженные узлы и междоузлия, легко распадающиеся на членики. Членистость обусловлена мутов- чатым листорасположением и наличием в нижних частях междоузлий интерка- лярной меристемы, по которой и происходит разламывание на членики. Харак- терная черта хвощевидных – наличие спорангиефоров, спорофиллов особого строения. Палеозойские хвощевидные были исключительно разнообразны. Среди них встречались травянистые, кустарниковые, и лиановидные формы, а древовид- ные виды, например каламиты (*Calamites),* достигали 15-20 м высоты. Вместе с гигантскими плауновидными эти формы образовывали каменноугольные леса.

Современные хвощевидные представлены только одним порядком *(Equise- tales*), одним семейством хвощевых (Equisetaceae) и одним родом хвощ *(Equise- tum*) с 25 космополитными видами, 12 из которых можно встретить на террито- рии России. Современные хвощи – многолетние корневищные травы с мутовками бурых редуцированных листьев, утративших хлорофилл.

Все современные хвощи – морфологически равноспоровые растения, их од- но- или обоеполый гаметофит (заросток) представлен маленьким, величиной в не- сколько миллиметров, зеленым наземным растением. В антеридиях образуются сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. Оплодотворение происходит в присутствии капельной водной среды, после чего из зиготы без периода покоя на- чинает развиваться новый спорофит.

Хвощи встречаются по всему миру в самых разных растительных сообще- ствах, но в любом случаев местах с достаточным или избыточным увлажнением. Часто они образуют большие заросли, а в некоторых типах низинных болот, по берегам водоемов и в сырых лесах хвощи нередко доминируют в травянистом по- крове. Обычнейшие виды умеренной зоны России – хвощи полевой (*Equisetumar- vense*), лесной *(E. silvaticum*), наплывающий (*E.fluviatile*), зимующий *(E.hiemale*) и некоторые другие. Почти все они злостные трудно искоренимые сорняки на пере- увлажненых землях. Если в сене много хвощей, крупный рогатый скот может им отравиться. Молодые вегетативные побеги хвоща полевого применяют в медици- не как мочегонное средство, но в целом значение хвощей невелико.

Строение Хвощевидных рассматриваем на примере хвоща полевого. Изу-чаемгербарный экземпляр. Спорофит хвоща полевого – это многолетнее травяни- стое растение с корневищем, проникающим в почву на глубину до двух метров. На корневище имеются клубеньки, богатые крахмалом. От узлов корневищ во множестве отходят пучки тонких придаточных корней. Наземные побеги, восхо- дящие от корневища полевого хвоща, двоякие: одни побеги, называемые ранневе- сенними, розовато-бурые, спороносящие, появляются ранней весной и вскоре, по- сле выпадения созревших спор, увядают, другие – поздневесенние – зеленые, сте-рильные, мутовчаторазделенные вегетирующие.

От каждого узла зеленого побега вверх направлена мутовка мелких острых листьев, сросшихся основаниями в трубку, которая наподобие острозубчатого во- ротника охватывает нижнюю (растущую) часть междоузлия. Листья хвоща почти не содержат хлорофилл и поэтому не зеленые. Функцию фотосинтеза выполняет зеленый стебель и многочисленные зеленые боковые побеги, сидящие мутовками. Рассматриваем в лупу боковой побег хвоща и сравнивают его с главным – строе- ние их одинаковое. Отмечаем, что поверхность междоузлий продольноборозда- тая. Число бороздок, чередующихся с параллельными ребрышками, равно числу листьев, т.е. зубцов воротничка. Прослеживаем направление ребрышек при пере- ходе с одного междоузлия к другому – ребрышки на одном междоузлии продол- жаются в бороздки на другом , и наоборот.

Розово- бурый ранневесенний побег состоит из двух частей – спороносного колоска и его подставки. Этот побег не ветвящийся, высота его 15-30 см. Узлы этого побега охвачены колокольчатыми отодвинутыми друг от друга влагалища- ми из видоизмененных листьев. По краю каждого влагалища расположено 8-12 крупных ланцетных зубцов.

При помощи стереоскопического микроскопа рассматриваем фиксирован- ные в спирте спороносные колоски – поверхность их образована спорангиофора- ми - правильными шестигранными щитками, расположенными горизонтальными мутовками. Извлекаем пинцетом из колоска один щиток вместе с ножкой, соеди-няющей его со стержнем. Вокруг ножки по краю щитка свисают 8-12 мешковид- ных спорангиев. Рассматриваем постоянные микропрепараты продольных срезов спороносных колосков, зарисовывают их.

В микроскоп рассматриваем сухие споры хвоща. Споры, кроме обычных двух оболочек - экзины и интины имеют еще одну – наружную, которая при пол- ном созревании разрывается по спирали на две ленты – элатеры, крестообразно

прикрепленные к экзине в одной точке. Элатеры у хвоща в сухом состоянии оттопырены во все стороны, а при увлажнении скручиваются вокруг спор; меняющая- ся влажность приводит споры в движение. У хвоща элатеры не только разрыхля- ют массу спор и этим способствуют их рассеиванию, но и обеспечивают распространение их целыми группами.

Отдел Папоротниковидные, или папоротники, представляют собой наибо- лее жизнеспособную ветвь, происхождение которой связано с проптеридофитами. Возникли они в девоне, когда древовидные папоротники вместе с ныне ископаемыми плаунами и хвощами господствовали в растительном покрове Земли. Большинство их вымерло, оставшиеся дали начало мезозойским формам, которые представлены очень широко. Папоротники намного превосходят по числу видов все остальные отделы высших споровых.

Для папоротниковидных характерно сочетание ряда признаков, из которого главнейшими является макрофилия – наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных листьев – *вай,* расаположение на нижней стороне листьев групп спорангиев – *сорусов,* отсутствие камбия и преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом.

В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10000 видов папоротников, из которых около 100 видов встречается на территории России. Папоротники распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В тропической Азии, Австралии, Южной Америке, где произрастает более половины всех видов, кроме разнообразных трав, лиан и эпифи- тов встречаются и древовидные папоротники с высокими стволами и веером пе- ристых листьев на вершине. В странах умеренного климата папоротники – это многолетние корневищные травы сырых тенистых лесов, реже болот.

Как и у большинства высших растений (за исключением моховидных), спо- рофит в жизненном цикле развития папоротников занимает господствующее по- ложение по сравнению с половым поколением (гаметофитом) и является, как пра- вило, многолетним растением. По своим размерам папоротники варьируют от тропических древовидных форм, достигающих иногда высоты 25 метров, до кро- шечных растений всего лишь в несколько миллиметров длины.

Стебель папоротников обычно не бывает сильно развит и не достигает та- ких размеров как у хвойных или древесных двудольных. Только у древовидных папоротников он представлен прямостоячим стволом, несущим на верхушке кро- ну листьев. У большинства же папоротников короткий горизонтально располо- женный стебель представлен корневищем.

Листья папоротников разнообразны по величине (от 2…4 мм у некоторых эпифитов до 30 м у древовидных форм), форме и расчлененности. В отличие от листьев прочих высших растений листья папоротников длительное время про- должают верхушечный рост, образуя при этом характерную развивающуюся
«улитку».

Спорангии развиваются на обыкновенных зеленых листьях, на специальных спороносных частях листа, или на специализированных листьях. Располагаться они могут одиночно или группами – сорусами. Сорусы расположены с нижней,

лучше защищенной стороны листьев. При созревании спорангии вскрываются и споры высыпаются. Споры папоротников гаплоидны, гаплоиден и гаметофит, развивающийся из них.

Большинство папоротников – равноспоровые растения. Только немногие группы характеризуются разноспоровостью. Гаметофиты (заростки) равноспоро- вых папоротников обитают обычно на поверхности почвы. Они обоеполые, зеле- ные, маленькие, разные по форме, питаются самостоятельно, реже лишены хло- рофилла и развиваются под землей. К почве гаметофит прикреплен многочислен- ными ризоидами. На нижней брюшной стороне гаметофита развиваются архего- нии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, также сосредоточены на нижней поверхности гаметофита. Каждый антеридий содержит сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. В архегониях созревают яйцеклетки. Оплодотво- рение происходит только в капельно-жидкой водной среде, обеспечивающей ак- тивное движение сперматозоидов к архегонию (рис.8). Зигота, возникающая из оплодотворенной яйцеклетки, дает начало диплоидному зародышу, развивающе- муся в диплоидный спорофит. У разноспоровых папоротников гаметофиты реду- цированы до микроскопических размеров. Особенно это относится к мужским га- метофитам.

Широкое применение папоротников в хозяйстве человека основано на их декоративном внешнем виде. Многие из папоротников являются оранжерейными и аквариумными растениями. Иногда они используются на удобрения, как, на- пример водный папоротник *p.Azolla*. Их листья или крахмал стеблей идут в пищу, некоторые используются как лекарственные растения. Широко распространяясь на заброшенных полях и пастбищах такие папоротники, как орляк обыкновенный, могут стать злостными сорняками.

Отдел папоротниковидные делят на 7 классов, только в трех из которых есть ныне живущие виды. В данном практикуме предлагается рассмотреть пред- ставителей одного из этих классов - класса полиподиевые –(*Polipodiopsida*), включающего три подкласса: полиподиевые – Polipodidae, марсилеевые – *Marsi- leidae*, и сальвиниевые- *Salvinidae*

В качестве образца рассматривают равноспоровый папоротник щитовник мужской.

Спорофит щитовника мужского – это многолетнее травянистое растениевысотой до 1 метра. Под землей расположено толстое короткое черно-бурое кор-невище с дорсивентральным строением: дорсальная (спинная) поверхность несетчерешки отмерших листьев, вентральная (брюшная) – тонкие придаточные корни.От верхушки корневища отходит пучок зеленых листьев, главные черешки которых густо покрыты бурыми пленками. Пластинка листа в очертании эллипти-чески-продолговатая, двоякоперисторассеченная. Сегменты первого порядка рас-положены поочередно, заостренные. Сегменты второго порядка имеют зубчатыйкрай и тупую верхушку. На нижней стороне листьев вдоль средних жилок сег-ментов второго порядка размещаются группы спорангиев – сорусы, покрытыепленчатым покрывальцем – индузием – почковидной формы. Сорусу удалены друг от друга.

Изготовив препарат поперечного среза листа через сорус, или воспользо- вавшись постоянным микропрепаратом, рассматриваем срез соруса при большом и малом увеличениях. Индузий крепится на выросте листа - плаценте. К плацентеприкреплены также довольно длинные ножки спорангиев, которые имеют форму чечевицы. Оболочка спорангия многоклеточная, однослойная. На ней ясно выде- ляется ряд клеток с неравномерным подковообразным утолщением стенок, узким кольцом опоясывающий спорангий. Обращают внимание, что часть кольца состо- ит из тонкостенных клеток. Именно здесь происходит разрыв спорангия при под- сыхании, т.е. потери тургора клетками кольца.

Рассматривая споры щитовника в микроскоп, отмечаем, что они имеют овальную форму и толстую бугорчатую спородерму. Детали строения индузия, спорангиев, кольца и спор варьируют у разных видов папоротников и учитывают- ся при их определении.

Из споры, попавшей в благоприятные условия, вырастает заросток. Зарос- ток щитовника обоеполый, как у всех равноспоровых папоротников, до 4 мм в поперечнике, зеленый с сердцевидной выемкой, к почве прикреплен ризоидами. На нижней стороне заростка вблизи выемки находятся архегонии, с брюшком, погруженным в ткань заростка, а в ризоидальной части – округлые антеридии. Зарисовывают заросток и делают обозначения.

ЗАДАНИЯ:

1. Исследовать предложенные виды моховидных. Изготовить соответствующие микропрепараты, или, воспользовавшись постоянными, рассмотреть их в микроскоп. Сделать рисунки, указать обозначения. Составить схему жизненного цикла одного из изученных моховидных.
2. Описать строение плауна булавовидного. Зарисовать лист, участок оси колоска со спорофиллами, спорофилл со спорангием, две-три споры. Зарисовать участок спороносного колоска, спорофилл с микро- и мегаспорангиями, микро- и мегаспоры, лист. Зарисовать и сопоставить схемы жизненных циклов родов плауна и селагинеллы от прорастания споры до появления спорофита со спороносными колосками.
3. Описать один из видов хвоща, зарисовать его внешний вид. Изучить строение спороносного колоска. Зарисовать колосок и спорангиофор со спорангием, сделать обозначения. Рассмотреть споры хвоща под микроскопом и зарисовать их. Составить схему жизненного цикла хвоща. Рассмотреть гербарные образцы различных видов хвощей, зарисовать внешний вид этих хвощей, отметить их видовые особенности.
4. Рассмотреть и описать гербарный или живой образец папоротника щитовника мужского. Зарисовать строение листа. Рассмотреть под микроскопом поперечный срез соруса. Зарисовать участок листа с сорусом и обозначить его части. Исследовать и зарисовать заросток. Ознакомиться с особенностями строения сальвинии плавающей по гербарным или живым экземплярам. Составить схемы жизненных циклов равно- и разноспоровых папоротников.

Семинарское занятие
изучение основных представителей подцарства Мохообразные (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Отдел Моховидные.
1.2. Отдел Плауновидгные.
1.3. Отдел Хвощевидные.
1.4. Отдел Папоротниковидные.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует учесть, что Моховидные – это наиболее обособленная группа высших растений. Наука, занимающаяся их изучением, но- сит название бриологии. Современные моховидные представлены примерно 25000 видами. Из них около 1500 видов встречается на территории России. Древ- нейшие ископаемые формы мхов известны с карбона, но скорее всего они появи- лись значительно раньше, возможно, одновременно с риниофитами и независимо от них.
В подавляющем большинстве моховидные – низкорослые многолетние рас- тения размером от 1 мм до нескольких сантиметров, реже до 60 см и более. Тело у одних моховидных представляет собой слоевище, а у других расчленено на сте- бель и листья. Характерный признак всех моховидных – отсутствие корней. Вса- сывание воды и прикрепление к субстрату у них осуществляют ризоиды, пред- ставляющие собой выросты эпидермы. Моховидные могут быть однодомными или двудомными. Внутреннее строение их относительно простое. У листосте- бельных форм ассимиляционная, механическая и проводящая ткани более или менее обособлены. Элементы проводящих тканей сходны с трахеидами и сито- видными трубками.
Особенно своеобразен цикл развития моховидных. Как и для всех высших растений, для них характерно чередование полового и бесполого поколений. Од- нако доминирует в цикле развития гаплоидный гаметофит, что резко отличает мхи от всех остальных высших растений. Другая специфическая особенность этой группы состоит в том, что гаметофит и спорофит представляют собой как бы одно растений. Бесполое поколение (спорофит) у моховидных называется спорогоном и представлено небольшой коробочкой со спорами и ножкой, нижняя часть кото- рой превращена в гаусторий (присоску), внедряющийся в тело гаметофита. Спо- рофит таким образом лишен самостоятельности и полностью зависит от гамето- фита.
Развитие полового поколения моховидных начинается с момента прораста- ния споры. Прежде всего, развивается ветвистое нитчатое (у большинства мхов) или пластинчатое (у сфагнума) многоклеточное образование – протонема (пред- росток), на котором закладываются почки. У одних мхов из почек вырастают пла- стинчатые слоевища, у других – облиственные стебли – гаметофоры, на которых развиваются половые органы моховидных.

Органы полового размножения – архегонии и антеридии многоклеточны и, как правило, защищены наружным слоем клеток. Антеридии имеют вид продол- говатых или округлых мешочков на ножке. В них формируются самостоятельно движущиеся сперматозоиды.

Архегонии моховидных обычно имеют бутыльчатую форму с суженной шейкой и расширенным брюшком, где помещается крупная яйцеклетка. Слияние гамет возможно только при наличии влаги. Дальнейшее развитие зиготы проис- ходят внутри архегония. Зигота дает начало спорогону, заканчивающемуся ко- робочкой, в которой вызревают споры, процесс этот занимает от нескольких ме- сяцев до двух лет. После созревания спорогона коробочка вскрывается.

Образованию спор в спорангиях предшествует мейоз. При этом число хро- мосом уменьшается вдвое, т.е. споры имеют гаплоидный набор хромосом. Гапло- идны и протонема, возникающая из споры, и гаметофоры, образующиеся на про- тонеме.

Моховидные распространены повсюду, кроме морей и сильно засоленных почв, но везде, как правило, предпочитают наиболее увлажненные местообитания. Особенно богато моховидные представлены в тундре. Животные обычно не едят мхи, разлагаются они очень медленно. Они способны аккумулировать многие, в том числе радиоактивные, вещества, впитывать и удерживать большое количествоводы. В связи с этим мхи играют большую роль в регулировании водного баланса ландшафтов. Интенсивно развиваясь, мхи могут ухудшать продуктивность сель- скохозяйственных земель, способствуя их заболачиванию. Но в то же время они обеспечивают равномерный перевод поверхностного стока вод в подземный, пре- дохраняя почвы от эрозии

Некоторые сфагновые мхи обладают антибиотическими свойствами и нахо- дят применение в медицине. Торфяные залежи, образованные в основном сфагно- выми мхами, издавна служат источником топлива и органических удобрений. От- дел моховидные делят на три класса – печеночники (*Hepaticopsida*), антоцерото- вые (*Antocerotopsida*), и листостебельные мхи (*Bryopsida*). В основу определения моховидных положены особенности строения спорогона, однако учитывают и строение вегетативных органов гаметофита. Признаки классов приведены в раз- деле «порядок работы».

На занятии строение Моховидных рассматриваем на примере класса Лис- тостебельные мхи (Bryopsida). Листостебельные мхи – самый крупный класс мо- ховидных, насчитывающий около 15000 видов из 700 родов. Эти мхи играют наи- большую фитоценотическую роль в растительном покрове Земли. Листостебель- ные мхи характеризуются радиальным строением гаметофоров, имеющих, как правило, облиственный стебель, у большинства несущий ризоиды. Стебель расте- ния прямостоящий, и если он частично полегает, то веточки обязательно подни- маются вверх. Строение стебля и листьев значительно сложнее, чем у печеночни- ков, и отличается большим разнообразием. В стебле развиты примитивные меха- нические и проводящие ткани, иногда есть водозапасающие клетки. Ризоиды многоклеточные, спорогон нередко с устьицами, без зоны роста в основании, ко- робочка без элатер, но обычно с колонкой.

Класс листостебельные мхи включает три подкласса: андреевые, или чер- ные мхи (*Andreales*), сфагновые, или белые (*Sphagnales*), бриевые, или зеленые, мхи (*Bryiales*).

Характерной особенностью бриевых мхов, отличающей их от сфагновых и андреевых, является ярко-зеленая окраска гаметофитов. Этот обширный подкласс включает в себя многочисленные семейства, в которые входят около 14000 видов.

В качестве образца рассматриваем политрих обыкновенный, или кукушкин лен, широко распространенный в смешанных и еловых лесах. Растение кукушки- на льна состоит из довольно длинного стебля, в нижней части несущего ризоиды, а выше покрытого жесткими темно-зелеными шиловидными листьями. Листья со- стоят из пластинки и влагалища, полуохватывающего стебель. В сухом состоянии влагалище прижато к стеблю.

Далее исследуем микроскопическое строение поперечного среза листа. На верхней стороне его расположены ассимиляционные пластинки. Жилка с механи- ческими элементами расширена. Рассматриваем в микроскоп поперечный срез стебля. В центре находят концентрический проводящий пучок, состоящий из вы- тянутых клеток, сходных с трахеидами и ситовидными трубками. Он окружен па- ренхимой, также выполняющей проводящую функцию.

Обращаем внимание, что не на всех побегах гаметофитов находятся споро- гоны. Гаметофиты этого растения раздельнополы и хорошо отличаются друг от друга. Женские гаметофиты в верхней части стебля несут несколько сближенные листья, подобные тем, которые располагаются ниже по стеблю. Между этими ли- стьями помещаются архегонии, по строению похожие на архегонии маршанции, но обращенные шейкой вверх и перемежающиеся с бесплодными парафизами. Мужские гаметофиты в верхней части стебля снабжены розеткой из нескольких расширенных листьев, нередко окрашенных в красноватый цвет. Рассматриваемв микроскоп постоянный препарат этой розетки и отмечают, что внутри располага- ются вытянутые антеридии, покрытые нежными крупными клетками и содержа- щие сперматогенную ткань. Антеридии также перемежаются с крупноклетными парафизами. Оплодотворение у кукушкина льна происходит только при наличии капельно-жидкой влаги, в которой должны находиться сперматозоиды. Из зиготы внутри архегония начинает развиваться довольно крупный спорогон.

Внимательно рассматриваем строение спорогона. Он состоит из ножки и коробочки. Ножка длинная. Коробочка прямостоячая или более или менее косо расположенная, призматическая, четырех-пятигранная, покрытая войлочным кол- паком ржаво-бурого цвета. Крышечка отваливающаяся. При помощи стереоско- пического микроскопа изучаем строение урночки. На границе урночки и шейки в эпидерме имеются устьица. В центре расположена колонка, которая у крышечки расширяется и формирует эпифрагму – тонкую перегородку, закрывающую ур- ночку. Вокруг колонки расположен спорангий, имеющий вид цилиндрического мешка. По краю урночки располагается ряд зубцов, называемых перистомом. Между зубцами перистома, способными к гигроскопическим движениям, и эпи- фрагмой имеются отверстия, через которые высыпаются споры.

Отдел Плауновидные представляют самую древнюю группу из числа ныне живущих высших растений. Род плаун *(Licopodium*) известный еще с верхнего

девона, является поистине живым ископаемым. В палеозое плауновидные совме- стно с папоротниками и некоторыми голосеменными занимали господствующее положение в растительном покрове Земли. В мезозое они начинают постепенно уступать голосеменным и в настоящее время представляют собой угасающуюгруппу, насчитывающую около 1000 видов, относимых к четырем родам, трем порядкам и двум классам. Современные плауновидные – это многолетние травя- нистые растения с простыми листьями и дихотомическим ветвлением. В жизнен- ном цикле плауновидных преобладает бесполое поколение (рис.4). Стебель хоро- шо развит и имеет спиральное, супротивное или мутовчатое листорасположение. На подземных корневищах обычно образуются придаточные корни. Верхушечная меристема со временем теряет свою активность, поэтому плауновидные ограни- чены в росте.

Спорофиллы по форме, размерам и цвету похожи на обычные вегетативные листья. Чередуясь с ассимиляционными листьями, они образуют на стебле споро- носные зоны или собраны в расположенные на верхушках ветвей стробилы, не- редко называемые спороносными колосками. Плауновидные объединяют как рав- носпоровые, так и разноспоровые растения.

Некоторые плауны ядовиты, и животными обычно не поедаются. Споры этих растений, богатые жирными маслами, используются в пиротехнике, в меди- цине (в качестве кожных присыпок) и технике (для обсыпки форм под фигурное литье). В современном растительном покрове плауновидные заметной роли не иг- рают.

Классификация плауновидных испытывает сложности из-за наличия пере- ходных форм, особенно среди вымерших видов. Внутри отдела выделяются два класса – плауновидные (Licopodiopsida) равноспоровые и полушниковые (Jsoetop- sida), в основном разноспоровые.

Строение отдела Плауновидные рассматриваем на примере представителя класса Плауновидные. Рассматриваем гербарный экземпляр плауна булавовидно- го, широко распространенного в хвойных лесах. Изучая спорофит, обращают внимание на длинный ползучий стебель и вертикальные ветвящиеся побеги, а также корни, отходящие от горизонтального стебля. Как стебли, так и корни име- ют верхушечное ветвление. Стебель округлый, Листорасположение спиральное. Листья не прижаты к стеблю.

Отделяем лист и рассматриваем его при помощи стереоскопического мик- роскопа. Листовая пластинка линейная, заканчивается длинным тонким волоском, жилка неветвящаяся.

Далее рассматриваем спороносные колоски, венчающие вертикальные по- беги. Они расположены на довольно длинных ножках по два, реже по три-пять. Колосок цилиндрической формы, состоит из оси, на которой плотно расположеныспорофиллы. Спорофилл по форме и структуре отличается от вегетативного лис- та. Он чешуевидный, треугольный, с заостренным и загнутым кверху концом. Пользуясь препаровальными иглами, выделяем один спорофилл и рассматривают его под лупой. Наблюдаем, что на верхней стороне крепится почковидный спо- рангий на короткой ножке. Зарисовывают часть колоска и спорофилл со споран-

гием. Строение колоска можно также изучить, пользуясь постоянным препаратом его продольного среза.

Затем приступаем к изучению спор. Раздавливаем спорангий на предметном стекле, рассматривают споры под микроскопом и зарисовывают. Обращаем вни- мание на то, что все споры в колоске одинаковые, мелкие. Зрелые споры имеют форму невысокой трехгранной пирамиды со сферическим основанием. Если спора обращена к наблюдателю вершиной пирамиды, то при большом увеличении мож- но видеть бороздки, расходящиеся из одной точки – вершины. Что бы отчетливо видеть такой трехлучевой рисунок на спорах, надо действовать микрометриче- ским винтом. Кроме того, рассматриваем сетчатый рисунок на гранях споры – это утолщения на экзине. Под экзиной находится тонкая оболочка споровой клетки – интина.

В клетке споры, кроме протопласта и ядра, имеются пластиды и капельки масла (содержание масла в спорах плауновидных достигает 50 %); поэтому споры плауновидных легко воспламеняются и дают вспышку, в чем легко убедиться, ес- ли подбросить щепотку спор над пламенем горящей спички.

Споры прорастают через 3-8 лет после высыпания из спорангия. Из споры возникает новое поколение – гаплоидный гаметофит, или заросток, на котором через 6-15 лет после начала прорастания созревают архегонии и антеридии. Сам заросток, достигающий в поперечнике 2-5 мм и лишенный хлорофилла, питается за счет гиф гриба внедренных в него (микотрофное питание).

Отдел Хвощевидные в прошлом огромная, но почти полностью вымершая группа растений, расцвет которой пришелся в истории Земли на каменноуголь- ный период. От всех известных растений и вымершие, и современные хвощевид- ные отличаются побегами, которые расчленены на четко выраженные узлы и междоузлия, легко распадающиеся на членики. Членистость обусловлена мутов- чатым листорасположением и наличием в нижних частях междоузлий интерка- лярной меристемы, по которой и происходит разламывание на членики. Харак- терная черта хвощевидных – наличие спорангиефоров, спорофиллов особого строения. Палеозойские хвощевидные были исключительно разнообразны. Среди них встречались травянистые, кустарниковые, и лиановидные формы, а древовид- ные виды, например каламиты (*Calamites),* достигали 15-20 м высоты. Вместе с гигантскими плауновидными эти формы образовывали каменноугольные леса.

Современные хвощевидные представлены только одним порядком *(Equise- tales*), одним семейством хвощевых (Equisetaceae) и одним родом хвощ *(Equise- tum*) с 25 космополитными видами, 12 из которых можно встретить на террито- рии России. Современные хвощи – многолетние корневищные травы с мутовками бурых редуцированных листьев, утративших хлорофилл.

Все современные хвощи – морфологически равноспоровые растения, их од- но- или обоеполый гаметофит (заросток) представлен маленьким, величиной в не- сколько миллиметров, зеленым наземным растением. В антеридиях образуются сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. Оплодотворение происходит в присутствии капельной водной среды, после чего из зиготы без периода покоя на- чинает развиваться новый спорофит.

Хвощи встречаются по всему миру в самых разных растительных сообще- ствах, но в любом случаев местах с достаточным или избыточным увлажнением. Часто они образуют большие заросли, а в некоторых типах низинных болот, по берегам водоемов и в сырых лесах хвощи нередко доминируют в травянистом по- крове. Обычнейшие виды умеренной зоны России – хвощи полевой (*Equisetumar- vense*), лесной *(E. silvaticum*), наплывающий (*E.fluviatile*), зимующий *(E.hiemale*) и некоторые другие. Почти все они злостные трудно искоренимые сорняки на пере- увлажненых землях. Если в сене много хвощей, крупный рогатый скот может им отравиться. Молодые вегетативные побеги хвоща полевого применяют в медици- не как мочегонное средство, но в целом значение хвощей невелико.

Строение Хвощевидных рассматриваем на примере хвоща полевого. Изу-чаемгербарный экземпляр. Спорофит хвоща полевого – это многолетнее травяни- стое растение с корневищем, проникающим в почву на глубину до двух метров. На корневище имеются клубеньки, богатые крахмалом. От узлов корневищ во множестве отходят пучки тонких придаточных корней. Наземные побеги, восхо- дящие от корневища полевого хвоща, двоякие: одни побеги, называемые ранневе- сенними, розовато-бурые, спороносящие, появляются ранней весной и вскоре, по- сле выпадения созревших спор, увядают, другие – поздневесенние – зеленые, сте-рильные, мутовчаторазделенные вегетирующие.

От каждого узла зеленого побега вверх направлена мутовка мелких острых листьев, сросшихся основаниями в трубку, которая наподобие острозубчатого во- ротника охватывает нижнюю (растущую) часть междоузлия. Листья хвоща почти не содержат хлорофилл и поэтому не зеленые. Функцию фотосинтеза выполняет зеленый стебель и многочисленные зеленые боковые побеги, сидящие мутовками. Рассматриваем в лупу боковой побег хвоща и сравнивают его с главным – строе- ние их одинаковое. Отмечаем, что поверхность междоузлий продольноборозда- тая. Число бороздок, чередующихся с параллельными ребрышками, равно числу листьев, т.е. зубцов воротничка. Прослеживаем направление ребрышек при пере- ходе с одного междоузлия к другому – ребрышки на одном междоузлии продол- жаются в бороздки на другом , и наоборот.

Розово- бурый ранневесенний побег состоит из двух частей – спороносного колоска и его подставки. Этот побег не ветвящийся, высота его 15-30 см. Узлы этого побега охвачены колокольчатыми отодвинутыми друг от друга влагалища- ми из видоизмененных листьев. По краю каждого влагалища расположено 8-12 крупных ланцетных зубцов.

При помощи стереоскопического микроскопа рассматриваем фиксирован- ные в спирте спороносные колоски – поверхность их образована спорангиофора- ми - правильными шестигранными щитками, расположенными горизонтальными мутовками. Извлекаем пинцетом из колоска один щиток вместе с ножкой, соеди-няющей его со стержнем. Вокруг ножки по краю щитка свисают 8-12 мешковид- ных спорангиев. Рассматриваем постоянные микропрепараты продольных срезов спороносных колосков, зарисовывают их.

В микроскоп рассматриваем сухие споры хвоща. Споры, кроме обычных двух оболочек - экзины и интины имеют еще одну – наружную, которая при пол- ном созревании разрывается по спирали на две ленты – элатеры, крестообразно

прикрепленные к экзине в одной точке. Элатеры у хвоща в сухом состоянии оттопырены во все стороны, а при увлажнении скручиваются вокруг спор; меняющая- ся влажность приводит споры в движение. У хвоща элатеры не только разрыхля- ют массу спор и этим способствуют их рассеиванию, но и обеспечивают распространение их целыми группами.

Отдел Папоротниковидные, или папоротники, представляют собой наибо- лее жизнеспособную ветвь, происхождение которой связано с проптеридофитами. Возникли они в девоне, когда древовидные папоротники вместе с ныне ископаемыми плаунами и хвощами господствовали в растительном покрове Земли. Большинство их вымерло, оставшиеся дали начало мезозойским формам, которые представлены очень широко. Папоротники намного превосходят по числу видов все остальные отделы высших споровых.

Для папоротниковидных характерно сочетание ряда признаков, из которого главнейшими является макрофилия – наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных листьев – *вай,* расаположение на нижней стороне листьев групп спорангиев – *сорусов,* отсутствие камбия и преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом.

В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10000 видов папоротников, из которых около 100 видов встречается на территории России. Папоротники распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В тропической Азии, Австралии, Южной Америке, где произрастает более половины всех видов, кроме разнообразных трав, лиан и эпифи- тов встречаются и древовидные папоротники с высокими стволами и веером пе- ристых листьев на вершине. В странах умеренного климата папоротники – это многолетние корневищные травы сырых тенистых лесов, реже болот.

Как и у большинства высших растений (за исключением моховидных), спо- рофит в жизненном цикле развития папоротников занимает господствующее по- ложение по сравнению с половым поколением (гаметофитом) и является, как пра- вило, многолетним растением. По своим размерам папоротники варьируют от тропических древовидных форм, достигающих иногда высоты 25 метров, до кро- шечных растений всего лишь в несколько миллиметров длины.

Стебель папоротников обычно не бывает сильно развит и не достигает та- ких размеров как у хвойных или древесных двудольных. Только у древовидных папоротников он представлен прямостоячим стволом, несущим на верхушке кро- ну листьев. У большинства же папоротников короткий горизонтально располо- женный стебель представлен корневищем.

Листья папоротников разнообразны по величине (от 2…4 мм у некоторых эпифитов до 30 м у древовидных форм), форме и расчлененности. В отличие от листьев прочих высших растений листья папоротников длительное время про- должают верхушечный рост, образуя при этом характерную развивающуюся
«улитку».

Спорангии развиваются на обыкновенных зеленых листьях, на специальных спороносных частях листа, или на специализированных листьях. Располагаться они могут одиночно или группами – сорусами. Сорусы расположены с нижней,

лучше защищенной стороны листьев. При созревании спорангии вскрываются и споры высыпаются. Споры папоротников гаплоидны, гаплоиден и гаметофит, развивающийся из них.

Большинство папоротников – равноспоровые растения. Только немногие группы характеризуются разноспоровостью. Гаметофиты (заростки) равноспоро- вых папоротников обитают обычно на поверхности почвы. Они обоеполые, зеле- ные, маленькие, разные по форме, питаются самостоятельно, реже лишены хло- рофилла и развиваются под землей. К почве гаметофит прикреплен многочислен- ными ризоидами. На нижней брюшной стороне гаметофита развиваются архего- нии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, также сосредоточены на нижней поверхности гаметофита. Каждый антеридий содержит сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. В архегониях созревают яйцеклетки. Оплодотво- рение происходит только в капельно-жидкой водной среде, обеспечивающей ак- тивное движение сперматозоидов к архегонию (рис.8). Зигота, возникающая из оплодотворенной яйцеклетки, дает начало диплоидному зародышу, развивающе- муся в диплоидный спорофит. У разноспоровых папоротников гаметофиты реду- цированы до микроскопических размеров. Особенно это относится к мужским га- метофитам.

Широкое применение папоротников в хозяйстве человека основано на их декоративном внешнем виде. Многие из папоротников являются оранжерейными и аквариумными растениями. Иногда они используются на удобрения, как, на- пример водный папоротник *p.Azolla*. Их листья или крахмал стеблей идут в пищу, некоторые используются как лекарственные растения. Широко распространяясь на заброшенных полях и пастбищах такие папоротники, как орляк обыкновенный, могут стать злостными сорняками.

Отдел папоротниковидные делят на 7 классов, только в трех из которых есть ныне живущие виды. В данном практикуме предлагается рассмотреть пред- ставителей одного из этих классов - класса полиподиевые –(*Polipodiopsida*), включающего три подкласса: полиподиевые – Polipodidae, марсилеевые – *Marsi- leidae*, и сальвиниевые- *Salvinidae*

В качестве образца рассматривают равноспоровый папоротник щитовник мужской.

Спорофит щитовника мужского – это многолетнее травянистое растениевысотой до 1 метра. Под землей расположено толстое короткое черно-бурое кор-невище с дорсивентральным строением: дорсальная (спинная) поверхность несетчерешки отмерших листьев, вентральная (брюшная) – тонкие придаточные корни.От верхушки корневища отходит пучок зеленых листьев, главные черешки которых густо покрыты бурыми пленками. Пластинка листа в очертании эллипти-чески-продолговатая, двоякоперисторассеченная. Сегменты первого порядка рас-положены поочередно, заостренные. Сегменты второго порядка имеют зубчатыйкрай и тупую верхушку. На нижней стороне листьев вдоль средних жилок сег-ментов второго порядка размещаются группы спорангиев – сорусы, покрытыепленчатым покрывальцем – индузием – почковидной формы. Сорусу удалены друг от друга.

Изготовив препарат поперечного среза листа через сорус, или воспользо- вавшись постоянным микропрепаратом, рассматриваем срез соруса при большом и малом увеличениях. Индузий крепится на выросте листа - плаценте. К плацентеприкреплены также довольно длинные ножки спорангиев, которые имеют форму чечевицы. Оболочка спорангия многоклеточная, однослойная. На ней ясно выде- ляется ряд клеток с неравномерным подковообразным утолщением стенок, узким кольцом опоясывающий спорангий. Обращают внимание, что часть кольца состо- ит из тонкостенных клеток. Именно здесь происходит разрыв спорангия при под- сыхании, т.е. потери тургора клетками кольца.

Рассматривая споры щитовника в микроскоп, отмечаем, что они имеют овальную форму и толстую бугорчатую спородерму. Детали строения индузия, спорангиев, кольца и спор варьируют у разных видов папоротников и учитывают- ся при их определении.

Из споры, попавшей в благоприятные условия, вырастает заросток. Зарос- ток щитовника обоеполый, как у всех равноспоровых папоротников, до 4 мм в поперечнике, зеленый с сердцевидной выемкой, к почве прикреплен ризоидами. На нижней стороне заростка вблизи выемки находятся архегонии, с брюшком, погруженным в ткань заростка, а в ризоидальной части – округлые антеридии. Зарисовывают заросток и делают обозначения.

ЗАДАНИЯ:

2. Исследовать предложенные виды моховидных. Изготовить соответст- вующие микропрепараты, или, воспользовавшись постоянными, рассмотреть их в микроскоп. Сделать рисунки, указать обозначения. Составить схему жизненного цикла одного из изученных моховидных.

2. Описать строение плауна булавовидного. Зарисовать лист, участок оси колоска со спорофиллами, спорофилл со спорангием, две-три споры. Зарисовать участок спороносного колоска, спорофилл с микро- и мегаспорангиями, микро- и мегаспоры, лист. Зарисовать и сопоставить схемы жизненных циклов родов плауна и селагинеллы от прорастания споры до появления спорофита со спороносными колосками.

3. Описать один из видов хвоща, зарисовать его внешний вид. Изучить строение спороносного колоска. Зарисовать колосок и спорангиофор со спорангием, сделать обозначения. Рассмотреть споры хвоща под микроскопом и зарисовать их. Составить схему жизненного цикла хвоща. Рассмотреть гербарные образцы различных видов хвощей, зарисовать внешний вид этих хвощей, отметить их видовые особенности.

4. Рассмотреть и описать гербарный или живой образец папоротника щитовника мужского. Зарисовать строение листа. Рассмотреть под микроскопом поперечный срез соруса. Зарисовать участок листа с сорусом и обозначить его части. Исследовать и зарисовать заросток. Ознакомиться с особенностями строения сальвинии плавающей по гербарным или живым экземплярам. Составить схемы жизненных циклов равно- и разноспоровых папоротников.

Семинарское занятие
изучение основных представителей Голосеменных растений. Классы Цика-довые и Гинковые. (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Строение Голосеменных растений.
1.2. Жизненный цикл сосны обыкновенной.
1.3. Практическое значение хвойных растений.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует понимать, что голосеменные – очень древние растения, их ископаемые остатки находят в слоях девонского периода палеозойской эры. В настоящее время в мировой флоре насчитывается около 800 видов голосеменных. Это преимущественно деревья (ель, пихта), реже кустарни- ки (виды эфедры и можжевельника), стланцы (сосна кедровая стланиковая), ино- гда эпифиты (некоторые виды саговника), или даже древовидные лианы (предста- вители гнетовых). Травы представлены лишь одним достоверно известным видом

– вильямсониелла – Williamsoniella. Это ископаемое растение из семейства Бенне- титовых.

Ветвление в основном моноподиальное. Стебель имеет сложное строение благодаря длительному функционированию двух латеральных меристем: камбия и феллогена. По общей структуре он близок к стеблям древесных покрытосемен- ных с вторичным утолщением. Различие в составе гистологических элементов: у голосеменных сосудов нет, древесина гомоксилярная – состоит почти целиком из трахеид. Исключение составляют представители класса Гнетовых – Gnetopsida, которые имеют трахеи, однако и у них ситовидные трубки без клеток-спутниц. По строению листьев голосеменные делятся на 2 группы: одни имеют крупные рас- сеченные листья, похожие на листья пальм или вайи папоротников, другие мел- кие, цельные – чешуевидные или игольчатые (хвоя). Голосеменные за небольшим исключением – вечнозеленые растения. Корни (главный и боковые) обычного для деревьев и кустарников строения, с микоризой. Придаточные корни встречаются очень редко, только у примитивных представителей. Один из наиболее важных признаков всех голосеменных – наличие семязачатков (семяпочек). Семязачаток представляет собой мегаспорангий, окруженный особым защитным покровом – интегументом. Семязачатки расположены открыто, на мегаспорофиллах, и из них после оплодотворения развиваются семена. Важнейшая характеристика голосе- менных – прохождение жизненного цикла и соотношение в нем моноплоидной (гаметофит) и диплоидной (спорофит) фаз.

Голосеменные – разноспоровые растения, спорофит преобладает над гаме- тофитом, который не имеет самостоятельного существования. Спорофитом явля- ется само сухопутное растение.

Размножение голосеменных. Вегетативное размножение встречается редко. Оно возможно черенками у некоторых хвойных (кипарисовые) или отводками (у

секвойи, пихты). Семенное размножение рассмотрим на примере сосны лесной (обыкновенной) – Pinus sylvestris. Это один из наиболее широко распространен- ных в природе, а также в культуре, общеизвестных представителей всего отдела. В типичных случаях это дерево до 50 м высоты, достигающее возраста 400 лет. Побеги двух видов – нормальные и укороченные. Спорообразование в насажде- ниях начинается примерно на 30-40-м году жизни, но бывает и раньше. Споро- филлы собраны в шишки 2 видов, резко различающиеся между собой: мужские представлены метельчатыми «соцветиями», женские – одиночные. У сосны муж- ские и женские шишки образуются на одном растении.

Мужская шишка в «соцветии» имеет эллипсовидную форму, длина ее 4-5 см, диаметр 3-4 см. Она образуется в пазухе чешуйки, на месте укороченного по- бега и представляет собой побег с хорошо развитой осью (стержнем), на которой спирально расположены микроспорофиллы – редуцированные спороносные ли- стья. Их можно рассматривать как гомологи тычинок покрытосеменных. У осно- вания оси имеются низовые листья в виде чешуек, играющие защитную роль.

Микроспорофиллы яйцевидной формы, тонкие, плоские, с двумя парал- лельными микроспорангиями (пыльниками) на нижней стороне. К осени в микро- спорангии заканчивается обособление многочисленных материнских клеток мик- роспор, окруженных тапетумом. Только весной они редукционно делятся. В ре- зультате каждая диплоидная материнская клетка образует 4 моноплоидные мик- роспоры. Микроспора одноядерна, одета 2 оболочками – интиной и экзиной и не- сет 2 сетчатых воздушных мешка. Они возникают вследствие расхождения экзи- ны и интины, но преимущественно за счет последней. Здесь же, в микроспоран- гии, прорастают микроспоры и развивается мужской гаметофит. Он развивается внутри оболочек микроспоры и редуцирован еще больше, чем у разноспоровых папоротникообразных растений. В результате деления ядра микроспоры образу- ются 2 проталлиальные клетки, которые вскоре редуцируются и исчезают. Эти эфемерные проталлиальные клетки – единственные вегетативные клетки заростка. Затем ядро микроспоры делится еще раз, и вновь появляются 2 клетки: антериди- альная, формирующая мужские гаметы – спермии, и вегетативная, с помощью ко- торой мужские гаметы доставляются к яйцеклетке. Доставка мужских гамет осу- ществляется при помощи пыльцевой трубки, которая представляет собой новооб- разование в связи с утратой подвижности гамет. Мужской гаметофит полностью лишен органов полового размножения – антериднев. Покровы (оболочки) микро- споры остаются покровами пыльцы. Ко времени ее созревания микроспорангии вскрываются продольной щелью и пыльца высыпается наружу. Воздушные меш- ки облегчают перенос пыльцы ветром. Дальнейшее развитие мужского гаметофи- та происходит после опыления, т.е. на женских шишках внутри семязачатка.

Женские шишки образуются на верхушках молодых побегов. Устроены они более сложно, чем мужские, и достигают отнросительно больших размеров. На главной оси расположены мелкие бесплодные чешуйки, называемые кроющими. В пазухах этих чешуек образуются крупные толстые чешуи с 2 семязачатками на верхней стороне. Их называют семенными чешуями. По-видимому, семенные че- шуи – редуцированные спороносные побеги, возникающие в пазухах кроющих чешуй. Следовательно, женская шишка – это группа укороченных метаморфизи-

рованных боковых побегов, находящихся на общей оси. Семязачатки расположе- ны у основания семенной чешуи.

Молодой семязачаток состоит из нуцеллуса и интегумента. Нуцеллус, по существу и есть мегаспорангий. Он имеет яйцевидную форму и срастается с инте- гументом. Лишь около вершины, обращенной к оси шишки, интегумент имеет от- верстие, называемое микропиле, или пыльцевходом. В начале развития семяза- чатка нуцеллус состоит из однородных диплоидных клеток. Затем в средней части нуцеллуса обособляется одна более крупная археспориальная клетка, которая и является единственной материнской клеткой мегаспор. Она редукционно делится и образует 4 моноплоидные мегаспоры. В дальнейшем 3 из них дегенерируют, и только одна способна к развитию. Мегаспорангий никогда не вскрывается, так что мегаспора остается внутри него. Внутри мегаспорангия мегаспора многократно делится и образует женский гаметофит, называемый здесь эндоспермом. Отме- тим, что у голосеменных эндосперм моноплоидной. Из 2 наружных клеток эндо- серма, ориентированных к микропиле, образуются 2 архегония – женские органы полового размножения. Архегонии сосны и других голосеменных значительно редуцированы по сравнению с архегониями папоротникообразных. Хорошо раз- вита лишь яйцеклетка – важнейший компонет архегония. Брюшная канальцевая клетка недолговечна и дегенерирует задолго до оплодотворения, шейка состоит из 8-12 клеток, шейковые канальцевые клетки вовсе не образуются. Оплодотворяет- ся яйцеклетка спустя 20 месяцев после образования семячатка.

Таким образом, в цикле развития сосны преобладает спорофит над гамето- фитом. Но здесь женский заросток развивается внутри семязачатка эндопроталли- ально (внутреннезаростковое развитие). С помощью ветра и воздушных мешков пыльца из мужских шишек переносится на семязачатки. Улавливается пыльца ка- плями густой жидкости, заполняющей пространство между нуцеллусом и интегу- ментом и выступающей через микропиле. Эта жидкость, подсыхая, затягивает пыльцу внутрь семязачатка на нуцеллус (в пыльцевую камеру). После опыления микропиле зарастает. Чешуйки женской шишки смыкаются. Мужской гаметофит продолжает свое развитие на мегаспорангии. Экзина лопается, и вегетативная клетка, окруженная интиной, развивается в пыльцевую трубку, которая внедряет- ся в ткань нуцеллуса и растет в направлении архегония. Антеридиальная клетка делится и образует 2 функционально неоднородные клетки: клетку-ножку и спер- магенную клетку. Они перемещаются в пыльцевую трубку, по которой и дости- гают архегония. Образование из спермагенной клетки 2 спермиев – мужских га- мет, лишенных жгутиков, происходит непосредственно перед оплодотворением.

Пыльцевая трубка через шейку архегония входит в контакт с яйцеклеткой. К этому времени пыльцевая трубка приобретает повышенный тургор, кончик ее ло- пается, и содержимое выбрасывается в цитоплазму яйцеклетки. Вегетативное яд- ро разрушается. Один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, а второй отми- рает. От опыления до оплодотворения у сосны проходит около 13 месяцев. Из об- разовашейся в результате оплодотворения зиготы (диплоид) тотчас развивается зачаточный зародыш (предзародыш), а затем настоящий зародыш. Развитие его идет за счет запасных продуктов эндосперма. Так как на нуцеллус семязачатка часто попадают несколько пылинок, то иногда оплодотворяются оба архегония.

Однако полноценный зародыш развивается лишь из одной зиготы. У некоторых голосеменных имеет место полиэмбриония (многозародышевость). Редко из од- ной зиготы путем расщепления может образоваться несколько зародышей, из ко- торых полноценного развития достигает также лишь один. У сосны репродуктив- ным зачатком расселения и численного увеличения особей является не спора, а семя. Это же можно сказать в целом обо всех голосеменных, а также покрытосе- менных. Но семя у сосны и других голосеменных имеет важнейшие принципи- альные отличия от семени покрытосеменных.

Сформированное семя сосны соединяет в себе двойную природу – гамето- фита и спорофита. Одна существенная часть семени – первичный эндосперм – представляет собой женский гаметофит (n хромосом). Другая существенная часть семени – зародыш – зачаток дочернего спорофита (2n хромосом). Кожура семени (бывший интегумент семязачатка) и прилегающий к нему слой перисперма (быв- шая ткань нуцеллуса) являются обособленной частью материнского спорофита (2n хромосом). Зародыш развивается за счет первичного эндосперма (!).

Семена созревают через полтора года после опыления. К этому времени шишки достигают длины 4-6 см, чешуи одревесневают, из зеленых становятся бу- рыми. В солнечные дни в конце зимы – начале весны чешуи шишек раздвигаются и семена высыпаются. Благодаря крыловидным придаткам семена разносятся вет- ром на большие расстояния, прорастают и дают новые сосны.

Практическое значение хвойных. Древесина хвойных используется как строительный материал, как топливо, как сырье для бумажно-целлюлозной про- мышленности, особенно ель обыкновенная, для дубления кож, а смола хвойных употребляется для добычи терпентина и канифоля. Семена хвойных особенно си- бирского, корейского кедра (а также араукарий) имеют пищевое значение. Боль- шую ценность представляют хвойные как декоративные растения и как ветроза- щитные.

Сосна растет густыми насаждениями, образуя ценнейшие сосновые леса. Смолистая прочная древесина дает строевой материал высокого технического ка- чества, а также используется для изготовления шпал, мачт, в столярном деле и т.д. Смола сосны применяется в технических целях, из нее добываются ценные про- дукты (скипидар, вар, канифоль, сажа, смоляное масло и т.д.). Кора сосны исполь-зуется для дубления кож. Отвар хвои – сосновое масло употребляется как лечеб- ное средство, а вываренная хвоя используется в качестве «сосновой шерсти» для набивки, для примеси к основе различных тканей. Сосну сажают на песках для их закрепления, особенно в степной и даже полупустынной зонах РФ. Сосна ценна как декоративное растение. Считается, что воздух сосновых боров обладает цен- ными лечебными свойствами.

Большое хозяйственное значение имеют хвойные леса не только тем, что их составляют ценные древесные хвойные породы, а также потому, что велика их водоохранная роль. В хвойных лесах обитают ценнейшие пушные звери, птицы, для которых семена хвойных служат пищей.

ЗАДАНИЯ:

1. Ознакомиться по гербарным образцам и препаратам с видами класса хвойные – сосной обыкновенной, кипарисом вечнозеленым, елью обыкновенной, лиственницей сибирской, можжевельником обыкновенным, пихтой сибирской. Составить краткое описание этих видов по схеме.

2. Зарисовать отдельные части изученных растений и сделать обозначения. Изучить практическое значение хвойных растений.

Семинарское занятие
Изучение основных представителей Голосеменных растений. Классы Хвойные, Гнетовые

1. План занятия:

1.1. Порядок Эфедровые
1.2. Порядок Вельвичиевые
1.3. Порядок Гнетовые

2. Методические рекомендации по подготовке

К классу гнетовых относятся три изолированных друг от друга порядка:эфедровые (Ephedrales), вельвичивые (Welwitschiales) и гнетовые (Gnetales).

Они обладают рядом общих признаков:

Супротивное листорасположение

Дихазиальное ветвление собраний однополых стробил

Двусемядольные зародыши

Похожие на околоцветник покровы вокруг стробиловНаличие сосудов во вторичной ксилеме

Отсутствие смоляных каналов

Порядок включает только одно семейство эфедровые (Ephedraceae) с един- ственным родом эфедра (Ephedra), который насчитывает 40 видов. Представители рода - это сильно ветвящиеся безлистые вечнозеленые невысокие кустарники. Произрастают они в засушливых областях Евразии и Америки. В нашей стране встречаются на Кавказе, юго-востоке Европейской России и в Южной Сибири.

Эфедра - двудомное, реже однодомное растение. На мужских экземплярах образуются микростробилы, на женских - мегастробилы. На верхушке мегастро- била располагается семязачаток. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается за- родыш, а из семязачатка - семя, окруженное сочным, окрашенным в красный цвет покровом. Такой "плод" часто называют ягодой.

Некоторые виды эфедры, в основном эфедра хвощевая (E. equisetina), слу- жат источником сырья для получения алкалоида эфедрина. Эфедрин обладает эф- фектом, возбуждающим центральную нервную систему. Из ягод эфедры двуколо- сковой иногда готовят варенье, напоминающее по вкусу мед.

Порядок представлен единственным семейством вельвичиевые (Welwitschiaceae), одним родом вельвичия (Welwitschia) и одним видом вельвичия удивительная (W. mirabilis).

"Путешествие в невозможное - я встречаю вельвичию" - так назвал свою

статью английский ботаник Гордон Раули, посетивший в 1971 г. пустыни Юго-Западной Африки. А португальский ботаник Ф. Вельвич, который первый собрал и описал это растение, говорил, что он даже боялся дотронуться до него:он опа- сался, что оно исчезнет.

Вельвичия удивительная - самое причудливое сосудистое растение. Онапроизрастает в каменистых пустынях Юго-Восточной Африки, главным образомв пустыне Намиб, и отлично приспособлена к условиям пустынного климата.

Это дерево-карлик. Оно имеет длинный корень и короткий и толстый сте- бель. В верхней части от стебля отходят два супротивных лентовидных листа длиной до 2-3 м, лежащих на земле. Почти единственным источником влаги для вельвичии является густой туман, поэтому ее листья имеют многочисленные устьица с обеих сторон.

Вельвичия - растение двудомное. Микро- и мегастробилы возникают непо-средственно над основаниями листьев. У вельвичии формируется несколько яй-цеклеток, из которых только одна оплодотворяется, в результате чего образуется семя.

Порядок включает единственное семейство гнетовые (Gnetaceae) с одним родом гнетум (Gnetum). Род насчитывает около 30 видов. Это крупные древесные лианы, деревья и кустарники, обитающие во влажных тропических лесах Южной Азии, Африки и Южной Америки. Гнетумы имеют широкие кожистые листья, расположенные супротивно.

Это двудомные растения. Микростробилы представляют собой сережковид- ные образования, составленные мутовками стробилов, редуцированных до един-ственного микроспорофилла. Женские стробилы собраны более рыхло, в виде кисти. Каждый мегастробил состоит из одного семязачатка и двух покровов. При созревании семян внешний покров становится сочным и ярко окрашенным, а внутренний - твердым каменистым.

Из семян гнетума ула (Gnetum ula) получают пищевое масло, а молодые ли- стья и стробилы гнетума гнемон (G. gnemon) в тропической Азии употребляют в пищу как овощную зелень.

ЗАДАНИЯ:

1. Ознакомиться по гербарным образцам и препаратам с видами класса гне-товые. Составить краткое описание этих видов по схеме.
2. Зарисовать отдельные части изученных растений и сделать обозначения. Изучить практическое значение гнетовых растений.

Семинарское занятие
изучение морфологии и анатомии цветка, семян и плодов (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Строение цветка.
1.2. Андроцей.

1.3. Гинецей.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении строения цветка следует отметить, что цветок (flos) - генера- тивный орган растения, представляющий собой видоизмененный укороченный простой побег, в котором происходят процессы микро- и мегаспорогенеза, разви- тие мужского и женского гаметофитов, процесс двойного оплодотворения, обра- зование зародышей, семян и плодов. Как всякий побег он развивается из почки.

Типичный цветок состоит из цветоножки, цветоложа, околоцветника, ты- чинок, и пестика. Стеблевая часть цветка представлена цветоножкой и цветоло- жем. Цветоножка соединяет цветок со стеблем, у некоторых цветков она отсутст- вует, цветок сидит непосредственно на стебле и называется сидячим. Цветоложе - верхняя расширенная часть цветоножки, от которой отходят части цветка листо- вого происхождения (чашелистики,лепестки, листочки простого околоцветника, тычинки и срастающиеся в пестик плодолистики). Цветоложе может иметь разно- образную форму - от конической до плоской и даже вогнутой, в виде бокала.

Части цветка могут располагаться на цветоложе по спирали (цветок спи- ральный или ациклический) или по кругу (цветок круговой или циклический), иногда может быть смешанное (гемициклическое) расположение, когда части околоцветника расположены по окружности, а тычинки и пестики - по спирали (цветок полукруговой, гемициклический

Андроцей (androeceum) - это совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка. Тычинки служат для образования микроспор и пыльцы. Число ты- чинок в цветке различно - от одной (архидные, канновые), до нескольких сотен (мимозовые). Однако у большинства растений их сравнительно немного; две у сирени, душистого колоска, три у ирисовых, пять - у пасленовых и астровых, де- сять - у мотыльковых. Как и части околоцветника, тычинки могут располагаться либо спирально (магнолия, лютик), либо кругами или мутовками (тюльпан, лилия,лавр и др.)

Тычинки могут быть свободными или сросшимися. Свободный андроцей - все тычинки свободные (не сросшиеся между собой). По числу групп сросшихся тычинок различают разные типы андроцея; однобратственный андроцей - все ты- чинки в цветке срастаются в одну группу (астровые, люпин, камелия, вербейник); двубратственный - тычинки срастаются в две группы (у многих бобовых девять тычинок срастаются, а одна остаётся свободной); многобратственный - много- численные тычинки цветка срастаются в несколько групп (зверобой, магнолия). По длине относительно друг друга тычинки бывают равные (тюльпан); неравные, если тычинки разной длины (водосбор олимпийский); двусильные, если тычинок четыре, причём две из них (чаще передние) длиннее остальных (норичниковые, некоторые яснотковые); трёхсильные, если из шести тычинок три более длинные (нарцисс гибридный); четырехсильные, если из шести тычинок четыре длинные и две короткие (капустные).

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Тычиночная нить раз- ной длины, обычно тонкая, длинная, в сечении округлая, но бывает цилиндриче-

ской (шиповник), узкоовальной (лук), плоской, лентовидной и т.д.Иногда она отсутствует, и тогда пыльник называют сидячим (фиалка). У большинства растений тычиночные нити простые, неветвящиеся. Однако у некоторых видов от тычи- ночной нити отходят боковые выросты (лук круглоголовый), или наблюдается ветвление нити, приводящее к образованию сложных тычинок (клещевина, берё- за, лещина), соединённые связником, который является продолжением тычиноч- ной нити. Каждая тека имеет два пыльцевых гнезда, или пыльцевых мешка, яв- ляющихся микроспорангиями. Сложные (разветвленные) тычинки несут поло- винное число пыльцевых мешков, так как вследствие разветвления имеют только одну теку.

В пыльнике происходит два важнейших процесса: микроспорогенез и микрогаметогенез. Микроспорогенез - образование микроспор в микроспорангиях (пыльцевых гнёздах) в результате редукционного деления (мейоза) каждого микроспороцита.

Микрогаметогенез - развитие из микроспор мужского гаметофита, или пыльцевого зерна в результате одного митотического деления микроспоры.

У некоторых растений (лён, аистник) часть тычинок не имеет пыльников. Такие бесплодные тычинки, представленные лишь тычиночными нитями, назы- ваются стаминодиями. Иногда стаминодии приобретают вид ярко окрашенных лепестковидных пластинок (канна, имбирь), иногда превращаются в нектарники(купальница). В женских цветках тыквы и огурца имеются лишь зачатки (сле- ды) андроцея; постоянно недоразвиты две тычинки у шалфея. Иногда по строе- нию андроцея легко определить, к какому семейству относится растение (астро- вые, крестоцветные, мальвовые, тыквенные).

По строению пыльца (совокупность пыльцевых зёрен) довольно однооб- разна, но форма и структура её покрова - спородермы отличается большим раз- нообразием.

Размеры пыльцевого зерна варьируют от 2 мкм (незабудка) до 250 мкм (тыква). Большинство растений имеют среднюю величину пыльцы от 15 до 50 микрометров, крупная пыльца у тыквенных и мальвовых. Сроки сохранения жиз- неспособности пыльцы зависят от специфики вида. У многих злаков, клещевины,цитрусовых пыльца сохраняет жизнеспособность недолго - у пшеницы 15-20 ми- нут, у ржи 12 часов, у цитрусовых 4-6 дней. Пыльца сахарной свёклы при опти- мальных условиях хранения хорошо прорастает через 50 дней после цветения, у яблони сохраняет жизнеспособность в течение 2-7 месяцев, у подсолнечника до 1 года.

Гинецей (gynoeceum) - это совокупность плодолистиков или карпелл одно-го цветка, образующих один или несколько пестиков. Плодолистик - часть ги- нецея, представляющая собой видоизменённый лист - мегаспорофилл, на котором образуются семязачатки. Гинецей, представленный одним пестиком, состоящим из одного плодолистика, называют монокарпным гинецеем, он образует простой апокарпный гинецей (бобовые).Гинецей, состоящий из нескольких свободных (несросшихся) пестиков, каждый из которых представлен одним плодолистиком, называют сложным апокарпным гинецеем (сусак, магнолия, лютик, земляника).

Гинецей, представленный одним пестиком, состоящим из нескольких сросшихся плодолистиков, называют ценокарпным гинецеем. В зависимости от способа срастания плодолистиков, а также от числа гнёзд завязи выделяют сле- дующие типы ценокарпного гинецея.

Синкарпный гинецей - многогнёздный гинецей, образованный в результате глубокого срастания плодолистиков боковыми стенками (лилейные, яблоневые). В завязи образуются перегородки, делящие ее на число гнезд, равное числу пло- долистиков. Паракарпный гинецей - одногнёздный гинецей, образованный в ре- зультате неглубокого срастания нескольких плодолистиков краями (маковые, ты- квенные, крыжовник). Образуется одногнездная завязь. Лизикарпный гинецей - одногнёздный гинецей, образованный из синкарпного гинецея путём растворения перегородок внутри завязи, в центре которой сохраняется колонка из остатков краёв плодолистиков (первоцветные, гвоздичные).При исследовании ценокарпно- го гинецея важно установить, из какого числа плодолистиков он состоит, при этом необходимо учитывать всю совокупность следующих признаков: число от- дельных столбиков, число лопастей на рыльце, число гнёзд в завязи, количество средних жилок в стенке завязи.

Пестик наиболее важная часть цветка, образованная одним или несколь- кими сросшимися плодолистиками (карпеллами), в замкнутой полости которой находятся семязачатки. Он состоит из завязи - нижней, расширенной полой части пестика, вместилища семяпочек и развивающихся из них семян; столбика (одного или нескольких) и рыльца, воспринимающего пыльцу. Если столбик отсутствует, то рыльце сидит на завязи (сидячее рыльце - мак).

По характеру срастания с другими частями цветка, по положению на цве- толоже различают верхнюю, нижнюю и полунижнюю завязи. Верхняя завязь рас- полагается свободно на цветоложе выше околоцветника и андроцея и не срастает-ся с ними. Она соединяется с цветоложем только своим основанием и образована только плодолистиками.Такую завязь легко отделить от цветоложа препароваль- ной иглой (лютик, горох, картофель). Цветки с верхней завязью обычно подпес- тичные, поскольку у них тычинки и другие части прикрепляются ниже пестика. У некоторых розовых (шиповник, вишня, слива) свободные завязи сидят глубоко в цветке на дне кувшинчатого гипантия. Этот тоже верхняя завязь, но цветок око- лопестичный. Нижняя завязь полностью срастается с частями околоцветника, ан- дроцея, цветоложем. Её нельзя выделить, не нарушая целостности цветка. Все части цветка располагаются под завязью, поэтому цветок называют надпестичным (тыквенные, крыжовниковые, яблоня, груша, рябина).Полунижняя завязь - тип за- вязи, при котором околоцветник и тычинки срастаются только с её нижней поло- виной. Цветки с полунижней завязью относят к полунадпестичным (жимолость, камнеломка, бузина). Положение завязи в цветке является важным систематиче- ским признаком.

В зависимости от того, сколько плодолистиков образуют пестик и как они срастаются, завязь может быть одногнёздной (сливовые, бобовые), двухгнёздной (крестоцветные), многогнёздной (губоцветные - 4^x гнёздные, яблоневые - 5 гнёздные). Если гнёзда так или иначе сообщаются между собой, завязь считают одногнёздной, а гнёзда называют камерами. Различают два типа перегородок ме-

жду гнёздами: настоящие, образованные в результате срастания боковых поверхностей плодолистиков, и ложные, представляющие собой выросты тканей внутренней стенки завязи. В гнёздах, образованных ложными перегородками, нет семязачатков.

ЗАДАНИЯ:

1. Проанализировать строение и зарисовать околоцветник цветков следующих растений: лука (Allium), капусты (Brassica), гороха (Pisum), сирени (Siringa), картофеля (Solanum), льнянки (Zinaria), шалфея (Salvia). Сравнить между собой чашечки цветков капусты, гороха, картофеля; венчики цветков табака, картофеля, сирени, льнянки, гороха, шалфея. Дать им названия. Обозначить на рисунке чашелистики, а также части сростнолепестного венчика (трубка, зев, отгиб, губа) - на примере цветка сирени и цветка шалфея. Составить краткую общую характеристику исследованных и зарисованных околоцветников: тип симметрии, двойной или простой, свободный или сросшийся и степень срастания, форма, число членов, расположение и другие признаки.

2. Рассмотреть и дать краткую характеристику типам андроцея в цветках следующих растений: тюльпана, льнянки, капусты, подсолнечника, гороха, зверобоя. Обратить особое внимание на число тычинок, их взаимное расположение и расположение относительно околоцветника, длину тычиночных нитей, их срастание. Проанализировать и зарисовать одну из тычинок цветка лука, фиалки, шалфея, пшеницы, клещевины, шиповника. Обозначить части тычинки: тычиночную нить, связник, пыльник. Обратить внимание на число пыльцевых гнёзд, на форму пыльника и способ его прикрепления к тычиночной нити. Изучить микроскопическое строение пыльника (постоянный препарат). Зарисовать и обозначить его части. Изучить строение и прорастание пыльцы на рыльце пестика (постоянный препарат). Зарисовать пыльцевое зерно, обозначив экзину, интину, спермогенную или генеративную клетку, сифоногенную клетку; спермии и пыльцевую трубку.

3. Взять зафиксированные в спирте или живые пестики цветков лютика, гороха, яблони, тюльпана, мака, огурца, смолевки и на основе морфологического анализа дать заключение, из какого числа плодолистиков они состоят, определить типы завязи. Сделав поперечный разрез через завязь этих цветков определить тип гинецея, тип семязачатков. На поперечном разрезе плода чернушки определить истинные и ложные гнезда. Установить присутствие ложных перегородок в завязях томата, шалфея. Рассмотреть на постоянном препарате поперечного среза завязи пролески.

Семинарское занятие
изучение первичного и вторичного строение корня, строение корнеплодов идругих метаморфозов побега, стеблей, листьев и корня (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Корневые системы.

1.2. Первичное и вторичное строение корня.
1.3. Метаморфозы корней.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует обратить внимание на то, что корень в типич- ных случаях является осевым полисиметричным подземным органом, который неопределенно долго нарастает в длину верхушкой, защищенной чехликом и никогда не образует листьев. Основные функции корня - поглощение воды с растворенными в ней минеральными веществами из почвы, закрепление растения в субстрате, синтез некоторых органических веществ, накопление запасных веществ, вегетативное размножение, связь с микроорганизмами почвы. Углубляясь в почву корень ветвится, образуя боковые корни, на которых развивается много корневых волосков, охватывающих частицы почвы. Благодаря ветвлению, росту в глубину и в горизонтальном направлении, корни всасывают питательные вещества из раз- ных горизонтов почвы. На рост и развитие корня существенно влияют структура, степень увлажнения, кислотность, микрофлора почвы и другие факторы. Одно- временно корни растений в процессе роста, поглощения и выделения различных веществ оказывают значительное влияние на почву, соответственно изменяя её, и таким образом принимая важнейшее участие в почвообразовательном процессе. Следовательно, корень и почва находятся в постоянном взаимодействии, взаимно изменяя друг друга.

По происхождению различают три основных типа корневых систем. *Первая*

- система главного корня. Она развивается из корешка зародыша семени и состоит из главного (ось первого порядка) и боковых корней разных порядков. *Вторая* - система придаточных корней. Развивается из любой части тела растения (только не из меристемы зародышевого корешка и не от главного корня). Главный корень в этом случае или отмирает, или развит слабо и не выделяется в массе придаточных корней. Придаточные корни могут ветвится, образуя боковые корни. *Третья* - смешанная корневая система, когда развиты и одновременно функционируют обе предыдущие. По форме корневые системы могут быть стержневые, мочковатые и ветвистые. Система главного коня обычно имеет *стержневую* или *разветвленную* форму, а система придаточных корней - *мочковатую.*

Изучение строение корня и его зон проводится на кончике корня, для этого осторожно отрезают скальпелем кончик корня длиной 1-1,5 см, помещаем его в каплю воды на предметное стекло и накрываем покровным стеклом, не надавли- вая.

При малом увеличении на кончике корня можно видеть корневой чехлик, сохраняющийся в течении всей жизни растущего корня, который прикрывает нежные клетки верхушечной меристемы, предохраняя их от механических повре- ждений. Он имеет вид острого конуса, размером около 0,2 мм, состоящего из комплекса живых тонкостенных паренхимных клеток, мелких у основания и бо- лее крупных на вершине. Поверхностные клетки чехлика при трении о частицы почвы легко ослизняются и отделяются, образуя «мягкую подстилку» на пути растущего корня. Отделяющиеся клетки хорошо видны на препарате. Они имеют

тонкий слой цитоплазмы, ядро и крупные вакуоли. Взамен отпавших клеток чех- лика изнутри все время нарастают новые клетки, которые образуются из калип- трогена лежащего на границе конуса нарастания.

Зона деления клеток находится на верхушке конуса нарастания, она состоит из паренхимных клеток первичной меристемы заполненных обильной цитоплаз- мой без заметных вакуолей. Их оболочки тонкие и состоят из целлюлозы. Здесь интенсивно идет деление и увеличение числа клеток. Клетки делятся преимуще- ственно поперечными перегородками, в результате чего образуются отчетливо выраженные вертикальные ряды меристематических клеток.

В *зоне растяжения* деление клеток постепенно прекращается. Число их существенно не изменяется, но сами клетки сильно удлиняются, в них появляются крупные вакуоли. Центральную часть этой зоны называют плеромой, а наружную светлую - периблемой. Самый наружный однорядный слой клеток - дерматоген. Протяженность зон деления и растяжения от 0,5 до 2 см.

При дальнейшем изучении препарата видно, что на расстоянии около 3 мм от кончика корня поверхностный слой клеток превращается в специальную вса- сывающую ткань - эпиблему. Клетки её вытянуты по длине корня, лишены кути- кулы, тонкие оболочки легко проницаемы для воды. Выше зоны растяжения, в зоне всасывания, внешние стенки некоторых клеток эпиблемы на конце, обра- щенном к вершине корня, образуют по небольшому боковому выросту. В эти вы- росты перемещается ядро, стимулируя их дальнейшее вытягивание в направле- нии, перпендикулярном к поверхности корня. Выросты удлиняются, превращаясь в цилиндрические, округленные на конце корневые волоски. При этом волосок не отделяется перегородкой от образовавшей его клетки, а представляет собой часть её. Корневой волосок имеет длину до 1,5 мм, содержит тонкий постенный слой цитоплазмы, ядро находящееся в его кончике, и крупную центральную вакуоль. Оболочка его тонкая, целлюлозная, легко растягивается и на конце ослизняется, благодаря чему волосок плотно склеивается с комочком почвы. Зона всасывания, протяженность её 1,5-2 см, является самой деятельной и физиологически важной частью корня. Благодаря развитию корневых волосков поглощающая поверхность корня увеличивается до 10 раз.

Пользуясь большим увеличением, найдем все последовательные стадии формирования корневых волосков. В той части корня, где корневые волоски от- мирают, он функционирует уже только как проводящий орган. Зона всасывания переходит в зону проведения, имеющую самые большие размеры.

Сделав тонкий поперечный срез уплотненного в спирте корня ириса или лу-ка в зоне всасывания, подействовать на него флороглюцином и соляной кислотой (для выявления одревесневших элементов) и изготовить препарат в капле воды. Можно использовать постоянный препарат.

На срезе уже при малом увеличении обращает на себя внимание широкая первичная кора, покрытая одним слоем клеток с корневыми волосками - эпибле- мой, занимающая большую часть поперечного сечения корня, и относительно уз- кая внутренняя часть - центральный цилиндр.

Наружный слой *первичной коры* отчетливо выражен трехслойной *экзодер- мой*. Крупные многогранные клетки её плотно сомкнуты и несколько вытянуты в

радиальном направлении. Они не образуют правильных рядов, а чередуются друг с другом. По мере отмирания корневых волосков стенки клеток экзодермы опробковевают, пропитываясь суберином и становятся непроницаемыми ни для воды, ни для газов. Экзодерма превращается в покровную ткань корня, выполняющую роль пробки, но в отличии от последней первичную по происхождения.

Основная масса первичной коры рыхлая, с многочисленными межклетни- ками называется основной паренхимой. Она представлена крупными округлыми клетками с живым содержимым и целлюлозными стенками. Клетки коры распо- ложены более или менее правильными концентрическими слоями и служат ме- стом накопления крахмальных зерен. Эпиблема и паренхима выполняют погло- щающую функцию.

Внутренний слой первичной коры на границе с центральным цилиндром образует слой плотно сомкнутых клеток эндодермы состоящий из одного ряда клеток, внутренние тангентальные и радиальные стенки которых испытывают сильное вторичное утолщение, в результате которого утолщенные оболочки эн- додермы на поперечных срезах приобретают подковообразную форму. Относи- тельно тонкими остаются лишь наружные слегка выпуклые стенки клеток. Утол- щенные оболочки обнаруживают ясную слоистость. Они постепенно одревесне- вают и, пропитываясь суберином, опробковевают. Внимательно изучая срез при большом увеличении в эндодерме можно заметить отдельные клетки с неутол- щенными стенками, густой цитоплазмой и крупным ядром. Это так называемые пропускные клетки, через которые в радиальном направлении изкоровой части в центральный цилиндр корня проникает вода с растворами минеральных веществ. Цитоплазма пропускных клеток обладает избирательной проницаемостью. На препарате видно, что пропускные клетки расположены почти напротив участков ксилемы.

Центральный цилиндр начинается перициклом. Он состоит из одного ряда мелких живых паренхимных клеток, обладающих долгой меристиматической ак- тивностью. Из перицикла образуются боковые корни, поэтому иногда его назы- вают «корнеродным слоем». Непосредственно к перициклу примыкают проводя- щие ткани корня. На поперечном срезе отчетливо видны правильные радиальные группы сосудов, окрасившиеся под действием реактива в красный цвет, обра- зующие фигуру многолучевой звезды. Каждый луч ксилемы имеет вид треуголь- ника, упирающегося своей вершиной в перицикл, на границе с которым лежат са- ми мелкие по диаметру сосуды. Между лучами ксилемы лежат участки первичной флоэмы. В каждой радиальной группе флоэмы отчетливо различимы перерезан- ные поперек многогранные ситовидные трубки с бесцветными блестящими цел- люлозными оболочками, мелкие, заполненные густой цитоплазмой сопровож- дающие клетки и лубяная паренхима. Элементы флоэмы отделены от лучей пер- вичной ксилемы узким слоем живых тонкостенных клеток. Чередующиеся ради- альные группы флоэмы и ксилемы образуют в корне сложный радиальный пучок. Радиальные пучки с многолучевой ксилемой называют полиархными. При таком расположении проводящих тканей флоэма не препятствует поступлению воды, всасываемой корневыми волосками, передающейся по клеткам коры, а затем,

проходящей через пропускные клетки эндодермы и тонкостенный перицикл, непосредственно в сосудистые элементы ксилемы.

Центральную часть корня составляет небольшой участок механической ткани состоящей из клеток с равномерно утолщенными одревесневшими клетками. Такие же волокна (клетки) вклиниваются между сосудами и трахеидами, образуя единый центральный тяж механической ткани.

Зарисовать центральный цилиндр с прилегающим участком первичной коры. Обозначить: центральный цилиндр, состоящий из радиального проводящего пучка (ксилема, флоэма) и перицикла; первичную кору, состоящую из эндодермы с пропускными клетками, паренхимы первичной коры и экзодермы, эпиблему с корневыми волосками.

Первичное строение также можно изучить на корнях репчатого лука (Allium cepa). В отличии от корня ириса в нём имеется тонкостенная эндодерма с пятнами Каспари и отсутствует механическая сердцевина. Проводящие элементы в корне лука распространяются на всю центральную часть корня, где центр занят одним или несколькими крупными сосудами. Ксилема представлена обычно пятью радиально расположенными группами сосудов.

Вторичное строение (на примере корня тыквы). Для изучения вторичного строения корня тыквы можно воспользоваться постоянным препаратом поперечного среза корня в зоне проведения или изготовить препарат самим, подействовав на срез корня, толщиной 2,5-5 мм, флюроглюцином и соляной кислотой.

При малом увеличении находят в середине корня четырехлучевую *первичную ксилему* с более крупным центральным сосудом и мелкими, иногда даже слабо заметными элементами ксилемы в её лучах.

От лучей первичной ксилемы начинаются радиальные лучи - участки тонкостенной живой паренхимы. Они образованы камбием, возникшим из перицикла. С радиальными лучами чередуются широкие участки вторичной ксилемы с крупными сосудами и мелкоклеточной древесинной паренхимой.

Снаружи элементы вторичной ксилемы волнистой линией огибает камбиальная зона. Она представляет собой широкий слой мелких тонкостенных клеток, расположенных правильными радиальными рядами. К периферии от камбия лежит в пучке вторичная флоэма с хорошо различимыми крупными ситовидными трубками, снабженными простыми ситовидными пластинками, клетками спутницами и лубяной паренхимой. Первичная флоэма оттеснена к периферии пучка, деформирована и вследствие раннего сплющивания ситовидных трубок плохо различима.

От лучей первичной ксилемы, несколько изгибаясь между сосудистыми пучками, протягиваются светлые расширяющиеся к периферии первичные сердцевинные лучи. Они состоят из крупных удлинённых в радиальном направлении живых тонкостенных клеток, образованных межпучковым камбием, который при вторичном строении корня не всегда заметен.

С поверхности корень покрыт слоем перидермы. В перидерме нетрудно различить несколько наружных слоёв сплюснутых клеток пробки, лишенных содержимого, с оболочками бурого цвета. Пробку подстилает слой узких клеток феллогена, заполненных мелкозернистой цитоплазмой, и, наконец, феллодерма.

Крупные клетки внутренних слоёв феллодермы образуют кнаружи от сосудистых пучков и сердцевинных лучей паренхимную зону, отчетливо выраженную по всей окружности среза. Ткани, расположенные снаружи от камбия (флоэма, основная паренхима, феллодерма и пробковатый камбий), называют вторичной корой.

Таким образом, можно сказать, что корень при вторичном строении состоитиз ксилемы с радиальными лучами, камбиальной зоны, вторичной коры и пробки. Вторичное строение можно изучить также на корнях фасоли (Phaseolus vulgaris) или русских бобов (Vicia faba).Они отличаются от корня тыквы лишь присутствием в первичной флоэме механических элементов (пучков лубяных волокон) и небольшого участка паренхимной сердцевины в центре.

Заложение и развитие боковых корней в молодом корне тыквы. На попе- речных срезах молодых корней проростка тыквы, прошедших через зону всасы- вания или проведения недалеко от точки роста, можно проследить картину зало- жения и последующего развития боковых корней.

ЗАДАНИЯ:

1. Ознакомится с различными типами корневых систем проростков тыквы, пшеницы и фасоли. Определить форму корневых систем этих проростков. Зарисовать три типа корневых систем и обозначить их.
2. Изготовить препарат кончика корня проростка и рассмотреть его в микроскоп при малом увеличении. Найти корневой чехлик, зоны деления и растяжения клеток, зону всасывания. Зарисовать кончик корня и обозначить его зоны.
3. Изготовить препарат поперечного среза коня ириса или лука и ознакомиться с первичным строением корня. Зарисовать часть корня в виде сектора и обозначить ткани и комплексы тканей.
4. Изучить постоянный препарат поперечного среза молодого корня тыквы и ознакомиться с началом деятельности камбиального слоя.Изготовить препарат поперечного среза корня тыквы в зоне проведения (можно использовать постоянный препарат) и изучить вторичное строение корня.Сделать рисунки обоих препаратов и обозначить ткани и комплексы тканей.

Семинарское занятие
изучение основных представителей класса Двудольные, подклассов Ранункулиды, Кариофиллиды, Гамамелидиды и Дилленииды. (2
часа).

1. План занятия:

1.1. Класс двудольные растения.
1.2. Семейство Лютиковые.
1.3. Семейство Маковые.
1.4. Семейство Гвоздичные.
1.5. Семейство Амарантовые.

1.6. Семейство Маревые.
1.7. Семейство Гречишные.
1.8. Семейство Ильмовые.
1.9. Семейство Крапивные.
1.10. Семейство Коноплевые.
1.11. Семейство Буковые.
1.12. Семейство Березовые.
1.13. Семейство Ивовые.
1.14.Семейство Тыквенные.
1.15. Семейство Капустные.
1.16. Семейство Мальвовые.
1.17. Семейство Липовые.

2. Методические рекомендации по подготовке

Для класса двудольных характерно наличие двух семядолей в зародыше се- мени, появление перисперма, развитие главного корня, открытые сосудисто- волокнистые пучки стебля и концентрическое расположение их, сетчатонервное жилкование листа, пятичленный (четырехчленный, многочленный) тип цветка. Решать вопрос о принадлежности того или иного растения к одному из классов надо по совокупности признаков, т.к. среди представителей как двудольных, так и однодольных известны отклонения от этих признаков.

Класс двудольные включает восемь подклассов, 429 семейств, около 10 тыс. родов и не менее 190 тыс. видов.

Нами будут рассмотрены и определены представители обычных для сред- ней полосы семейств и порядков, имеющих важное практическое значение; а так же ряд экзотических семейств, имеющих большое филогенетическое значение, являющихся узловыми в системе цветковых растений.

Прежде чем приступить к определению растений, необходимо произвести морфологический анализ, дать соответствующее описание и зарисовки отдельных органов определяемого растения.

При проведении морфологического анализа покрытосеменных следует при- держиваться следующей схемы**.** Общая характеристика растения:

1. Жизненная форма.

а) дерево, кустарник, трава (многолетнее, двулетнее, однолетнееб)
однодольное, двудольное.

2. Корневая система.

а) стержневая, мочковатая, ветвистая;
б) видоизменения корня: корневые клубни, корнеплоды, клубеньки

3. Стебель.

а) прямостоячий, вьющийся, цепляющийся, ползучий и т.д.;б)
ветвистый, неветвистый;
в) опушенный, голый;
г) форма поперечного сечения: округлая, четырехгранная и т.д.;
д) видоизменения побегов: корневища, луковицы, клубни, усики, колючки.

4. Лист.

а) простой или сложный;

б) форма листовой пластинки, основания, верхушки, края;в)
черешковый, сидячий, влагалищный;

г) листорасположение: очередное, супротивное, мутовчатое, розеточное;д)
видоизменения: колючки, усики и т.д.

5. Соцветие.

а) моноподиальное: колос, сережка, початок, кисть, щиток, зонтик, головка, кор-зинка, сложный колос, сложный зонтик, метелка;

б) симподиальное: монохазий, дихазий, плейохазий;в)
соцветия нет (цветки одиночные).

6. Цветок.

а) актиноморфный, зигоморфный;

б) околоцветник: двойной, простой (венчиковидный, чашечковидный);в)
чашечка: свободная, сросшаяся; число чашелистиков;

г) венчик: свободный, сросшийся; число долей, окраска;

д)андроцей:многобратственный, двубратственный, однобратственный, число тычинок;

е) гинецей: простой или сложный; завязь: верхняя, нижняя, полунижняя;ж)
формула цветка.

7. Тип плода.

а) простой, сложный или дробный; ложный или настоящий;

б) с сочным околоцветником (ягода, костянка, яблоко, тыквина);в)
односеменной (орех, желудь, семянка, зерновка и т.д.);

г) многосеменной (листовка, боб, стручек, стручечек, коробочка).

Выполняют рисунки соцветия, цветка и его частей, плода, листорасположе- ния, листа и других органов. Затем можно переходить к определению растения.

При работе с определительными таблицами следует придерживаться сле- дующих правил работы.определитель имеет таблицы для определения семейства, рода и вида, составленные по дихотомическому признаку. Это значит, что каждая ступень, обозначенная цифрой 1,2,3 и т.д., имеет обычно две части: тезу и антите- зу.

Внимательно читая тезу и антитезу, сравнивают их между собой и выбира- ют ту из них, которая соответствует признакам определяемого растения. Если в конце выбранной тезы или антитезы стоит цифра, значит, определение нужно вес-ти дальше и следует перейти к ступени, номер которой и указывает цифра. Так переходят от ступени к ступени до тех пор, пока в конце выбранной тезы или ан- титезы будет указано название семейства. Цифра, стоящая рядом с названием се- мейства, обозначает страницу, на которой находится таблица для определения ро- да.

Определение рода ведется в том же порядке. Цифра, стоящая впереди названия рода, обозначает номер таблицы, по которой определяют вид.

Ход определения и его результаты записывают по следующей схеме:

Определение растений:

1. Семейство. Ход определения 1+; 3+; 11+; 12; 13+; 14; 15; 16; 16+; 17+; 18+; 19+; 20+; 21+; 22+; 23+; 24+; стр. 70
латинское название семейства: Ranunculaceae
русское название семейства: Лютиковые

2. Род. Ход определения 1+; 6+; 9+; 10; 11+;
латинское название рода: Caltha
русское название рода: Калужница

3. Вид. Ход определения 1;
латинское название вида: C. palustris русское
название вида: К. болотная

Подкласс Ранункулиды (Ranunculidae). Включает в себя растения, близкие к магнолиидам по ряду признаков, но более высокоорганизованные: нет бессосудистых форм, сосуды с простой перфорацией, секреторные клетки становятся редкостью, преобладают травы. Подкласс небольшой, объединяет 13 семейств (три порядка).

Семейство Лютиковые – Ranunculaceae**.** Семейство Лютиковые объединяет свыше 2000 видов (66 родов), распространенных преимущественно в областях умеренного и холодного климата Северного полушария. Основная жизненная форма – многолетние летнезелёные травы, перезимовывающие в виде корневищ и клубней, есть немногочисленные кустарники и лианы.

Листья простые, цельные или расчлененные, без прилистников. Родовые группы различаются между собой по строению цветка. Разнообразие цветков объ-ясняется в основном тем, что отдельные роды и семейства находятся на различ- ных путях эволюционного развития.

Очень обычны цветки с простым околоцветником и неопределенным чис- лом членов цветка, расположенных по спирали; отсутствие нектариев (виды ро- дов Печеночница, Ветреница, Калужница, Ломонос, Василистник, Купальница). Однако у многих родов вырабатывается двойной околоцветник либо неопреде- ленного, либо четко пятерного плана строения (виды родов Чистяка, Лютика, Ак- вилегии). Характерной чертой цветков многих лютиковых является появление ок- рашенной чашечки, привлекающей насекомых, лепестки частично превращены в нектарники, цветки зигоморфные, со шпорцами (виды родов Борец, Живокость, Сокирки).

Андроцей обычно многочисленный, так же как и апокарпный гинецей. Од- нако у более высокоорганизованных цветков число пестиков сокращается: до пя- ти у Водосбора и Живокости, до трех у Аконита, до одного у Сокирок; у Воронца и Чернушки гинецей ценокарпный из пяти сросшихся плодолистиков.

Разнообразие гинецея обусловило и разнообразие плодов, но в целом плоды примитивного типа: многолистовки и многоорешки и редко вследствие ценокарп-ности гинецея – ягода (род Воронец), коробочка (род Чернушка). Цветоложе у цветков более или менее выпуклое, иногда сильно удлиняющееся к моменту со-зревания плодов.

Как видно уже из этого краткого обзора, семейство Лютиковых очень раз- нообразно. По строению плодов различают два подсемейства: Зимовниковые

(Helleboreae) – характеризуется плодами листовками и подсемейство Ветреницевые, или Анемоновые (Anemoneae) – многоорешками.

Семейство Маковые – Papaveraceae**.** Сравнительно небольшое семейство – 250 видов. Многолетние и однолетние травы (реже встречаются полукустарники и кустарники). Характерной особенностью семейства является присутствие в тканях стеблей и листьев млечных сосудов, в которых содержится сок белого, желтого или оранжевого цвета; содержит алкалоиды, используемые в медицине (папаве- рин, кодеин, наркотин, морфин). Листья у маковых обычно очередные, простые, прилистников нет, поверхность листовых пластинок и черешков сизоватая. Цвет- ки насекомоопыляемые, актиноморфные, иногда очень большие, яркие, одиноч- ные (у мака), либо собраны в кистевидные соцветия. Цветки с круговым располо- жением частей по 2 или по 4 члена в круге, причем чашелистики опадают рано, к моменту раскрывания цветка. Андроцей из большого числа свободных тычинок, расположенных по спирали. Гинецей паракарпный из многих или двух плодолистиков, пестик с сидячим рыльцем, завязь верхняя. Плод – коробочка, часто стручковидная. Семена мелкие с маленьким зародышем и обильным эндоспер- мом.

При изучении представителей подкласса Кариофиллиды (Caryophyllidae) сле- дует представлять себе, что большинство из них приспособлено к произрастанию в условиях засушливого климата и наиболее характерно для флоры полупустынь и пустынь. Однако имеется также немало высокогорных и лесных видов. Преобладающая жизненная форма - травы, хотя встречаются полукустарники, кустар- ники и небольшие деревья. Цветки циклические, большей частью с простым околоцветником. К подклассу относится три порядка: гвоздичные - Caryophyllales, гречишные - Polygonales, плюмбаговые - Plumbaginales. Наиболее значимыми являются первые два порядка.

Семейство Гвоздичные – Caryophyllaceae. Одно из наиболее крупных се- мейств в порядке насчитывающее около 80 родов и 2000 видов, встречающихся практически на всех континентах и в различных зонах, а некоторые роды являют- ся настоящими космополитами. Это главным образом однолетние и многолетние травы, полукустарники, кустарнички, иногда кустарники, с листьями простыми, супротивными, большей частью без прилистников. Цветки актиноморфные, насекомоопыляемые, собранные в дихазиальные соцветия, обоеполые, изредка раздельнополые, пятерного плана строения. Чашелистики либо свободные, либо сросшиеся, лепестков 5, свободные или отсутствуют. Андроцей из 10 тычинок, расположенных в два круга, иногда тычинок 5-4 и даже одна. Гинецей из 5-3-2 плодолистиков, синкарпный, переходящий в лизикарпный, завязь верхняя, плоды – коробочки, орешковидные плоды или, реже, ягоды. Семена с мучнистым перисперм, вокруг которого расположен изогнутый зародыш.

Многие виды этого семейства – широко распространенные лесные и луговые травы, сорняки. Некоторые виды, например из рода Dianthus – гвоздика, являются декоративными растениями. С биохимической точки зрения семейство интересно как накопитель сапонинов, есть среди них и ядовитые растения.

В систематическом отношении семейство неоднородно. Чаще всего его под- разделяют на три подсемейства: Alsinoideae - альсиновые, Silenoideae - смолевко- вые и Paronychioideae – паронихиевые.

Семейство Амарантовые, или Щирицевые – Amaranthaceae**.** Насчитывает около 900 видов (65 родов) широко распространенных во всех климатических зо- нах, преобладая в сухих субтропических и тропических областях. Растения свето- любивые, требующие богатых азотом почв, поэтому часто становящиеся злост- ными сорняками пропашных культур, чему способствует образование огромного числа легко распространяющихся и быстро прорастающих мелких семян. Жиз- ненные формы - многолетние или однолетние травы, иногда кустарники и даже небольшие вечнозеленые деревья или стеблевые суккуленты с атипичным поли- камбиальным утолщением осевых органов. Листья очередные или супротивные, простые, без прилистников. Цветки в верхушечных или пазушных, часто откры- тых сложных соцветиях очень разнообразного облика, составленных сложными дихазиально разветвленными элементарными соцветиями, обоеполые или раз- дельнополые, актиноморфные. Прицветные листья часто сближены с цветками, кожистые, сухие, нередко ярко окрашенные. Простой околоцветник из 3-5 кожи- стых, часто высыхающих, свободных, редко слегка сросшихся листочков, кото- рые могут полностью редуцироваться. Тычинок 5, реже 1-4, очень редко тычинок больше; в основании они, как правило, сросшиеся в короткую трубочку. Послед- няя у многих родов несет плоские придатки («ложные стаминодии») разнообраз- ной формы, чередующиеся с тычинками. Пестик из 2-3, реже 5 сросшихся плодо- листиков. Одногнездная верхняя завязь с одним базальным семязачатком, очень редко с многочисленными семязачатками, прикрепленными к массивной низкой центральной колонке. Короткий столбик оканчивается лопастным рыльцем. Для многих видов характерна, несмотря на мелкие и просто устроенные цветки, энто- мофилия и наблюдается постепенный переход к анемофилии. Плод – орех, часто с кожистым околоплодником (мешочек), очень редко ягода или кожистая коробоч- ка. В распространении плодов часто участвуют сложные прицепки, в которые превращаются боковые цветки или группы цветков дихазиальных соцветий.

Два подсемейства амарантовых – *Amaranthoideae и Comphrenoideae* - раз- личаются строением тычинок. К подсемейству Amaranthoideae относят виды с че- тырехгнездными пыльниками, в том числе немногочисленные растения с много- семянными завязями (*Pleuropetalum, Decringia, Celosia* и др.).

Семейство Маревые – Chenopodiaceae. Объединяет 1600 видов (105 родов) трав, кустарников, очень редко деревьев, распространенных преимущественно в пустынных и полупустынных областях, на засоленных почвах. Стебли часто поч- ти безлистные, с мучнистым налетом, иногда мясистые. Листья очередные, про- стые, иногда очень сочные, мясистые и редуцированные до чешуек, без прилист- ников. Характерно образование добавочных камбиев в стебле и корне (поликам- биальность). Мелкие невзрачные зеленоватые цветки собраны в клубочки, кото- рые находятся в метельчатых или колосовидных соцветиях. Цветки правильные, с простым чашечковидным околоцветником, обоеполые или однополые. Тычинок пять, пестик один, из двух-трех (реже четырех-пяти) плодолистиков, завязь верх- няя, столбики свободные. Опыление ветром, редко наблюдается самоопыление.

Формула цветка: $*P_5A_5G_{(2-5)}$. Плод – орешек. Семена с согнутым зародышем с периспермом, без эндосперма. По форме и расположению зародыша в семени семейство делят на 2 подсемейства Chenopodioideae (*Cyclolobeae*) и Salsoloideae (*Spirolobeae*).

Семейство Гречишные – Polygonaceae. Насчитывает около 800 видов объеди- ненных в 30-35 родов. Представители этого семейства встречаются в самых раз- нообразных экологических условиях, главным образом в северном полушарии. Среди гречишных есть луговые мезофитные растения, водные и земноводные, а также растения засушливых мест обитания, пустынные, например характерный пустынный р. *Calligonum* – джузгун.

К этому семейству принадлежат травы, кустарники, лианы, реже древесные растения с очередными простыми листьями, имеющими при основании черешка так называемый раструб, возникший из сросшихся прилистников. Цветки обычно мелкие, собранные в сложные соцветия, обоеполые или раздельнополые, чаще всего 3-членные, иногда 5-членные, с простым околоцветником. Андроцей чаще всего из 2 трехчленных кругов, однако наблюдается редукция части тычинок или их расщепление, в результате чего андроцей из 6-членного может иметь иное чис- ло тычинок (5-8). Гинецей из 3-2 плодолистиков, лизикарпный, завязь верхняя. Плоды сухие, невскрывающиеся, орешковидные, сохраняющие обильный эндос- перм.

При изучении подкласса Гамамелидиды (Hamamelididae) следует рассмот- реть его представителей, входящих в семейства Ильмовые, Крапивные, Конопле- вые, Буковые, Березовые.

Семейство Ильмовые (Ulmaceae) включает 18 родов и около 200 исключи- тельно древесных видов, имеющих почти космополитное распространение и от- сутствующих лишь в холодных приполярных областях. Мелкие ветроопыляемые, обоеполые или однополые цветки ильмовых собраны пучками в пазушные соцве- тия. Чашечковидный простой околоцветник, расщепленный на 4-5 сегментов, имеет 4-5 противостоящих им тычинок. Псевдомонокарпный гинецей образован двумя сросшимися плодолистиками, один из которых остается стерильным. За- вязь плоская, верхняя, одногнездная. При этом верхушки плодолистиков не сра- стаются и несут прямо на своей внутренней брюшной стороне рыльцевые поверх- ности. Плоды — орехи или крылатые семянки, легко разносимые ветром. Иногда завязь развивается в более или менее сочные костянки, которые охотно поедают птицы и другие животные. Обычные представители ильмовых нашей флоры - это виды ильма *(Ulmus),* или вяза, вяз гладкий *(U.laevus)* и шершавый *(U.glabra),* со- провождающие лесообразующие породы российского Черноземья. В лесостепной зоне к ним добавляется еще и вяз граболистный, или берест *(U. carpinifolia),* при- влекающий внимание крыловидными пробковыми наростами на ветвях. Свои ви- ды вязов встречаются на юге Сибири и на Дальнем Востоке. Причем огромные белокорые стволы вяза японского *(U.japonica)* образуют в Приморье на сырых грунтах досковидные корни до 2 м высотой. Вязы могут достигать 30 м высоты и обладают плотной качественной древесиной. Еще более плотную древесину дает каменное дерево, или каркас *(Celtis),* каркасы кавказский *(C. caucasica)* и гладко- ватый *(C. glabrata)* встречаются в нашей стране в Предкавказье. Из-за неприхот-

ливости, засухоустойчивости и быстрого роста вязы широко используют в озеленении городов и создании лесозащитных полос. Существуют чисто декоративные, плакучие и пирамидальные формы вязов. Нередко выращивают густокронные разновидности вяза густого *(U. densa),* или карагача.

Семейство Крапивные (Urticaceae) насчитывает 45 родов и около 850 ви- дов. В основном это травы, реже кустарники или даже небольшие деревья, широ- ко распространенные в тропиках. Неизменные спутники человека — растения му-сорных мест — крапивы двудомная *(Urtica dioica)* и жгучая *(U. urens).* Жгучесть многих представителей семейства обусловлена мельчайшими жгучими волоска- ми, имеющими вид капиллярной трубочки. При соприкосновении с кожей эти острые хрупкие волоски проникают в кожный покров и легко обламываются. При этом содержимое трубочки, включающее органические кислоты и целый ряд дру- гих едких органических соединений, попадает в ранку, вызывая всем знакомое раздражение. Ожоги некоторых тропических крапивных, например видов рода лапортея *(Laportea)* или жирардиния *(Girardinia),* исключительно болезненны и оставляют болевые ощущения в течение многих месяцев. Ветроопыляемые, силь- но упрощенные, раздельнополые цветки крапивных собраны большей частью в сережковидные, метельчатые или головчатые соцветия. Околоцветник простой, из 4 долей, либо сильно или даже полностью редуцированный, что более характерно для женских цветков. Тычинок 1-4, а гинецей представлен двумя плодолистиками. Формула цветков крапивы двудомной: * $P_{2+2}A_{2+2}G_0$ и ♀ $*P_{2+2}A_0G_{(2)}$. Плоды сухие, ореховидные или семенковидные, но в некоторых случаях они окружены сочным ярко окрашенным покровом, развивающимся из чашечки, цветоложа или цвето- ножки, и напоминают ягоду. Плоды распространяются преимущественно живот- ными, но не меньшее значение у многих крапивных имеет и вегетативное раз- множение с помощью подземных столонов и корневых отпрысков. Молодые по- беги крапив, особенно крапивы двудомной, съедобны, их используют для приго- товления супов, отвар листьев применяют как кровоостанавливающее средство при внутренних кровотечениях. Некоторые крапивные, в том числе крапива дву- домная, могут использоваться для выделки веревок и грубых тканей, а отдельные тропические виды, например рами *(Boehmerianivea),* дают прочное шелковистое волокно очень высокого качества.

К крошечному *семейству Коноплевые(Cannabaceae)* относится единствен- ный, хотя и очень полиморфный, вид рода конопля - конопля посевная *(Cannabis- sativa)* и 2-3 вида хмеля *(Humulus).* Эти прямостоячие или вьющиеся травы с пальчаторассеченными листьями, происходящие из Евразии, культивируют сей- час практически повсеместно. Коноплевые очень близки к крапивным. Их раз- дельнополые, невзрачные, очень мелкие цветки опыляются ветром. Мужские цветки обычно собраны в метельчатые многоцветковые соцветия, а женские - в небольшие головки или колоски. Тычинок обычно 5. Гинецей из 2 плодолистиков с двумя, иногда срастающимися столбиками. Растения обычно двудомные, при- чем половой диморфизм выражен очень сильно, особенно у конопли. Плод - орех, окруженный неопадающим околоцветником. Из стеблей конопли получают пень- ку и паклю для изготовления канатов, веревок и грубых тканей. Южные расы это- го растения, называемые иногда коноплей индийской *(C.indica)* и выращиваемые

в странах с сухим субтропическим климатом, используются для получения наркотиков. Наркотические вещества, получаемые из конопли (гашиш, анаша, ма- рихуана, травка и т. д.), вызывают красочные галлюцинации. Все они довольно опасны, поскольку часто приводят к стойкому привыканию. Женские соцветия другого представителя коноплевых, хмеля обыкновенного *(H.lupulus),* так назы- ваемые шишки хмеля, используют в производстве пива. Кроме того, это растение нередко выращивают и как декоративную лиану.

Семейство Буковые - единственное семейство этого порядка - включает 8 родов и более 900 видов, отсутствующих только в тропической и Южной Африке, на большей части Южной Америки и в приполярных областях. Представление о внешнем облике буковых дает характернейший элемент широколиственных лесов европейской России - дуб черешчатый *(Quercusrobur).* Ряд других видов этого ро- да встречается в Предкавказье и на Дальнем Востоке. Почти все буковые - круп- ные листопадные или вечнозеленые деревья с плотной ценной древесиной, много реже кустарники или даже кустарнички. Листья у них очередные, кожистые, с ра- но опадающими прилистниками. Цветки раздельнополые, обычно в сережковид- ных или головчатых тирсах, где парциальным соцветием являются дихазии, реду- цированные иногда до 1 цветка. Отдельные женские дихазии окружены обычно чешуйчатой, бугорчатой или шиповатой чашевидной оберткой, или плюской, об- разованной видоизмененными конечными стерильными ветвями соцветия. Око- лоцветник простой, невзрачный, из 4-7 долей. Тычинки свободные, а их число обычно в 2 раза превышает число чашелистиков. Ценокарпный гинецей состоит почти всегда из 3 плодолистиков, образующих 3-гнездную завязь, несущую в ка- ждом гнезде 2 семязачатка, однако из всех семязачатков завязи развивается толь- ко один. Структура цветков дуба черешчатого: ♀$*P_{3+3}A_0G_{(3)}$; ♂$*P_{(6-8)}A_{6-10}G_{0.}$ Опы- ляются цветки почти всегда ветром.

Плод - односемянный орех, полностью или частично окруженный одревес- невающей плюской, обычно называют желудем. Распространяют желуди главным образом животные, для которых они нередко служат основой пищевого рациона. Многие буковые, доживающие до 500 лет и более, становятся основными лесооб- разующими породами. Плоды некоторых из них съедобны. Жареные и печеные плоды каштана настоящего *(Castaneasativa)* - общеизвестный деликатес. Кора и листья многих дубов богаты дубильными веществами, а галлы, образующиеся на листьях дуба красильного *(Q. infectoria)* при повреждении их личинками насеко- мых, служат источником медицинского танина. Дуб пробковый *(Q. suber),*распространенный в западном Средиземноморье, дает высококачественнуюпробку.

Семейство Березовые (Betulaceae) включает 6 родов и около 150 видов, распространенных почти исключительно в умеренных широтах Северного полу- шария. Здесь эти листопадные деревья и кустарники образуют обширные, так на- зываемые мелколиственные леса, к северу сменяющиеся безлесной тундрой, где некоторые березовые, например береза карликовая *(Betulababa),* становятся кус- тарничками. Лишь немногие представители семейства заходят в высокогорья тро- пических широт Азии и Америки. Виды березы *(Betula)* и ольхи *(Alnus),* особенно береза повислая (*B.pendula)*и береза пушистая *(B.pubescens),* ольха серая

(A.incana) и о. клейкая *(A.glutinosa),*- самые обычные древесные породы севера России. Не менее известен также орешник, или лещина обыкновенная *(Corylusa-vellana),* культурные сорта которого дают орехи фундук. Листья березовых цель- ные, с рано опадающими прилистниками, обычно железисто опушенные. Длямногих берез характерна поперечно отслаивающаяся кожистая кора, или береста, цвет которой обусловлен белым порошкообразным веществом — бетулином, со- держащимся в клетках коры. Цветки мелкие, невзрачные, раздельнополые, но од- нодомные. Околоцветник простой, из 4 долей или отсутствует вовсе. Мужские цветки с 2-4 тычинками собраны в висячие сережковидные тирсы, а женские - в небольшие шишковидные соцветия. И женские, и мужские соцветия состоят из дихазиев, редуцированных иногда до 1-2 цветков. Прицветники женских цветков часто срастаются, образуя кроющую чешую дихазия. Иногда эта чешуя массивная и деревянистая, как у ольхи. В других случаях срастающиеся чешуи разрастаются в кожистую плюску, охватывающую плод, как это происходит у лещины. Гинецей псевдомонокарпный состоит из 2 плодолистиков, образующих одногнездную за- вязь с длинными рыльцами. Формулы цветков: $P_0A_0G_{(2)}$; $P_2A_2G_0$. Опыляются цветки ветром, чему способствует раннее цветение, наступающее часто еще до распускания листьев. В завязи развивается только 1 семязачаток. Плод - орех, час-то с пленчатыми крыловидными выростами по бокам.

При изучении подкласса Диллениидыы (Dilleniidae) следует отметить, что наиболее значимые его представители, входят в 5 семейств. В филогенетическом отношении диллениидыы, включающие 31 порядок, 97 семейств, около 1910 родов и примерно 36 000 видов, представляют одну из центральных групп цветковых растений. У наиболее примитивных диллениидов сохранились еще общие черты с представителями подкласса магнолиидов. Однако большинство представителей подкласса ушло по пути специализации далеко вперед, образуя сильно разветв- ленную филогенетическую ветвь. Для многих из них характерен ценокарпный ги- нецей со сросшимися столбиками, высокая степень специализации цветка и нали- чие множества травянистых форм.

Семейство Ивовые – Salicaceae. К единственному семейству Ивовые отно- сят 3 рода и около 400 исключительно древесных и кустарниковых видов, встре- чающихся главным образом в умеренных и холодных областях Северного полу- шария. Многие ивы *(Salix)* - обычнейшие кустарники, реже небольшие деревья умеренной Евразии, проникая далеко в Арктику и высоко в горы, они принимают облик кустарничков. На юге России в поймах рек обычны леса из ивы белой, или ветлы (S.alba*).* Ближайшие родственники ив - тополя *(Populus),* их часто исполь- зуют для озеленения городов. Один из тополей - осина обыкновенная *(P. tremula)*

- важнейшая лесообразующая порода на севере России. Чаще других в городских посадках встречаются тополя лавролистный *(P. laurifolia),* душистый *(P. suaveo- lens),* бальзамический *(P. balsamifera)* и некоторые другие, большей частью слож- ного гибридного происхождения. На крайнем юге России в культуре распростра- нены пирамидальные формы тополей: тополя афганского *(P. afganica)* и тополя черного, или осокоря *(P. nigra).* На северо-востоке Азии, в том числе в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, по речным галечникам встречается и единствен- ный представитель третьего рода ивовых- чозения арбутолистная *(Choseniaarbuti-*

folia). Все ивовые двудомны, их сильно редуцированные, чаще ветроопыляемые цветки собраны в колосовидные или кистевидные опадающие соцветия, называе- мые обычно сережками. Предельно упрощенный бокальчатый околоцветник есть лишь у тополей. У ив околоцветника нет совсем, и сохраняются лишь 1—3 ма- леньких нектарника. Тычинок 2 —12, у тополей иногда до 40. Ценокарпный гине- цей состоит из 2, редко 4 плодолистиков, образующих верхнюю завязь, разви- вающуюся в сухую вскрывающуюся коробочку. Формула цветков ивы $*P_0A_0G_{(2)}$; $*P_0A_{2\text{-}12}G_0$**.** Очень мелкие семена снабжены хохолком и свободно разносятся вет- ром. Для большинства ивовых характерен быстрый рост, светолюбивость и лег- кость вегетативного размножения. Однако качество их быстро вызревающей дре- весины невысоко. Длинные годичные побеги ряда видов ив, называемых иногда вербами, являются классическим материалом для плетения. Ивы также успешно используют для закрепления подвижных грунтов и берегов водоемов, а их побеги и листья служат неплохим кормом для диких и домашних травоядных животных.

Семейство Тыквенные (Cucurbitaceae) объединяет 90 родов и более 700 видов, распространенных большей частью в тропических областях Земли. Лишь единичные виды тыквенных в своем естественном распространении достигают умеренных широт, но, тем не менее, семейство хорошо всем знакомо благодаря своим культурным представителям. К ним относятся многочисленные сорта арбу-за, тыквы, дыни, огурца, кабачков, патиссонов и т. д. Культура их уходит в глуби- ну веков, и в настоящее время родину многих из них установить можно лишь предположительно. Предки культурного огурца посевного *(Cucumissativas)* про- исходят, по-видимому, из засушливых районов Индостана. Сейчас это один из наиболее распространенных овощей во всем мире, недозрелые плоды которого в свежем или засоленном виде традиционно пользуются заслуженной популярно- стью. К роду огурец относится также дыня *(Cucumismelo),* происходящая из за- сушливых областей Азии, где и сейчас выращивают лучшие ее сорта. Прекрасные урожаи на юге России, особенно в Астраханской области, дают десертные сорта арбуза съедобного *(Citrulluslanatus).* Этот вид, у которого в диком виде домини- руют плоды с горькой мякотью, происходит из пустынных областей Юго- Западной Африки.

Многочисленные сорта выращиваемых у нас тыкв, к которым, кстати, отно- сятся и кабачки с патиссонами, выведены главным образом на основе американ- ского вида - тыквы обыкновенной *(Cucurbita pepo).* Большое число менее извест- ных представителей семейства, в том числе из родов момордика *(Momordica),* трихозантес *(Trichosanthes),* чайот *(Sechium)* и др., культивируют в тропиках и субтропиках, причем не всегда только из-за съедобных плодов, но и ради клубней, также употребляемых в пищу, как, например, у чайота (*S.edule).* Зрелые плоды ла- генарии, горлянки, или иначе посудной тыквы *(Lagenariasiceraria),* по настоящее время используют для изготовления разнообразной дешевой посуды, а из волок- нистых плодов люффы цилиндрической *(Luffacylindrica)* и люффы гранистой *(L. acutangula)* делают мочалки, используемые иногда для плетения и иных хозяйст- венных нужд. Почти все тыквенные - лиановидные травы, снабженные усиками.

Цветки у тыквенных обычно однополые, актиноморфные, одиночные или в малочленных пазушных соцветиях, 5-членные, с двойным спайнолепестным или

даже трубчатым околоцветником (рис.84). Венчик обычно яркий, желтый или белый. Тычинок почти всегда 5, причем они нередко в разной степени срастаются между собой. Ценокарпный гинецей чаще состоит из 3 плодолистиков, образую- щих нижнюю завязь. Общая формула цветков (огурец посевной): $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2)+(2)+1}G_0$ и ♀$* Ca_{(5)}Co_{(5)}A_0G_{(3)}$.Своеобразный ягодовидный (с разросшей- ся плацентой) плод большинства тыквенных получил название тыквины, реже плод - настоящая ягода или коробочка. Плоды большинства тыквенных охотно поедают разные животные, способствуя их распространению. В плодах бешеного огурца *(Ecballiumelaterium),* сорняка юга Европейской России, к созреванию воз- никает сильное избыточное давление. Совершенно зрелые плоды, внешне сход- ные с огурцами, при легком прикосновении внезапно отрываются от плодоножки и с треском «выплевывают» через образовавшееся отверстие слизистое содержи- мое и семена иногда более чем на 10 м вокруг себя. Кроме бешеного огурца, из тыквенных у нас относятся к сорнякам бриония белая *(Brioniaalba)* и эхиноцистис лопастный *(Echinocystislobasta),* сравнительно недавно занесенный из Северной Америки.

Семейство Крестоцветные, или Капустные *(Brassicaceae,* или *Cruciferae),* практически космополитно, оно включает 380 родов и более 3200 видов, боль- шинство из которых сосредоточено в теплоумеренном поясе Евразии. В основном это однолетние, двулетние или многолетние травы, редко кустарнички или невы- сокие кустарники. Встречаются здесь подушковидные и водные плавающие фор- мы. Очередные листья многих видов образуют прикорневую розетку, а цветки со- браны в верхушечные кисть или щиток. Околоцветник двойной, чашечка и вен- чик состоят из 4 листочков, расположенных крестообразно. Лепестки свободные и нередко ярко окрашенные. Тычинок обычно 6, они расположены в двух кругах, в большинстве случаев 2 тычинки наружного круга короткие, а 4 тычинки внутрен- него круга более длинные. Ценокарпный гинецей образован 2 плодолистиками, с продольной ложной перегородкой, делящей завязь на 2 продольные камеры. За- вязь верхняя, обычно сидячая, лишь изредка она располагается на небольшом ги- нофоре. Общая формула цветка: $*Ca_{2+2}Co_4A_{2+4}G_{\underline{(2)}}$**.**Плоды крестоцветных исклю- чительно разнообразны: удлиненные принято называть стручками, а укороченные(когда длина их соизмерима с толщиной) называют стручочками. И те и другие могут быть раскрывающимися и нераскрывающимися, более или менее орехо- видными или четковидными. У раскрывающихся плодов при опадании семян не- редко остается рамка, затянутая ложной перегородкой, как, например, у лунника *(Lunaria).* Сухие метельчатые соплодия этого растения с крупными округлыми бумажистыми остатками плодов нередко используют в зимних букетах. Семена или членики стручков крестоцветных часто имеют очень разнообразные крючко- видные или крыловидные выросты, способствующие распространению их ветром или животными. У некоторых видов, например сердечника недотроги *(Cordami- neimpatiens),* створки созревших плодов раскрываются с такой силой, что семена отлетают на значительное расстояние. Очень характерна для многих кресто- цветных гетерокарпия, когда плоды или семена одного растения сильно разнятся между собой по форме и размеру, что существенно увеличивает адаптивные воз-

можности вида. Многие представители семейства имеют первостепенное хозяйственное значение.

Семейство Липовые (Tiliaceae) насчитывает 46 родов и около 450 видов, широко распространенных в тропическом поясе и умеренных широтах Северного полушария. Большая их часть - кустарники, но есть также древесные и травяни- стые виды. Актиноморфные, обычно 5-членные, обоеполые цветки чаще собраны в многоцветковые цимоидные соцветия, реже парные или одиночные. Чашели- стики и лепестки, если они есть, почти всегда свободные. Тычинок в цветке мно- го, редко меньше 10, они свободные или в пучках. Ценокарпный гинецей из 2 или многих плодолистиков, образующих верхнюю, одно- или много-гнездную завязь с простым головчатым или лопастным рыльцем. Плод - сухая или мясистая много- семянная коробочка. Но иногда, как, например, у липы *(Tilia),* из-за недоразвития семязачатков он превращается в односемянный орех.

*Семейство Мальвовые (Malvaceae)*насчитывает 85 родов и около 1000 ви- дов. Большинство мальвовых встречается в тропическом поясе Земли, где они представлены не только травами и кустарниками, но и небольшими деревьями. Сравнительно немногие их травянистые представители достигают умеренных широт. Обычны в нашей флоре просвирник, или мальва лесная *(Malvasilvestris),* мальвы низкая *(M. pusilla)* и незамеченная *(M. neglecta),* хатьма тюринг- ская *(Lavaterathuringiaca)* и некоторые другие, предпочитающие большей частью мусорные местообитания, а многочисленные сорта крупной и эффектной шток- розы *(Alcea rosea),* тоже называемые мальвами, часто выращивают как декоратив- ные растения в открытом грунте. В теплых странах, а у нас в комнатной культуре распространены некоторые красивоцветущие гибискусы *(Hibiscus),* особенно «китайская роза» *(H. rosa-sinensis),* сирийский *(H. syriacus),* а также многочисленные их гибридные сорта. Почти всегда актиноморфные и обоеполые, 5-членные цвет- ки мальвовых располагаются по одному или пучками в пазухах обычных листьев либо в пазухах прицветников кистевидного, метельчатого или колосовидного верхушечного соцветия, по типу часто являющегося тирсом. Околоцветник двой- ной, в основании цветка наподобие второй чашечки образуется обертка или под- чашие, состоящее из свободных или срастающихся сближенных прицветников. Сегменты околоцветника свободные, однако каждый из 5 лепестков срастается в основании с тычиночной трубкой, вследствие чего венчик опадает целиком. Мно- гочисленные тычинки срастаются в трубку и несут из-за расщепления их нитей одногнездные пыльники (соответствующие половине нормального пыльника). Ценокарпный гинецей состоит из пяти или многих плодолистиков и образует пя- ти- или много*гнездную верхнюю* завязь со свободными или сросшимися стол- биками. Общая формула цветка: $*Ca_{3+(3),(6-10)+5}\ Co_5A_\infty G_{(\infty)}$. Крупные и яркие цветки большинства мальвовых опыляют насекомые, мелкие тропические птицы и даже летучие мыши. Плод — коробочка, либо схизокарпий, иногда называемый кала- чиком. Этот дробный (при созревании рассыпающийся) плод образован сросши- мися своими боками отдельными кольцевидно расположенными плодолистиками, содержащими один или несколько семязачатков. Отдельные доли плода, соответ- ствующие плодолистикам, могут содержать несколько семян и раскрываться спе- циальной щелью либо быть односемянными и нераскрывающимися. Нередко до-

ли плода имеют цепляющиеся шипики или крылатки, а семена часто окружены длинными легкими волосками, способствующими их распространению ветром.

ЗАДАНИЯ:

1. Ознакомиться с правилами работы с определителем растений.
2. Ознакомиться с разнообразием представителей семейства Лютиковых и Маковых на гербарном материале и записать названия растений. Проанализировать растения, взятые для исследования, составить их описание согласно общей схеме, уделить особое внимание строению цветков. Зарисовать общий вид цветка и отдельные части: лепесток, тычинки, гинецей и один пестик, лист. Определить исследованные растения.
3. Записать формулу цветка и составить краткое морфологическое описание родов: Stellaria, Silene, Agrostemma. Зарисовать плоды Agrostemma githago. Описать род Dianthus по общепринятой схеме
4. Записать формулы цветков и составить краткое морфологическое описание растений родов: Beta, Chenopodium, Atriplex. Зарисовать плоды и семена Beta vulgaris, Chenopodium album.
5. Составить диаграмму и краткое морфологическое описание родов: Fagopyrum и Polygonum. Зарисовать плоды Fagopyrum esculentum.
6. Проанализировать строение вегетативных и репродуктивных органов изучаемых растений и составить их краткое морфологическое описание по общей схеме.
7. Зарисовать лист, цветок и его части, плод, семя. Записать формулу цветка и определить исследованные растения.
8. Изучить отдельных представителей семейства, составить их морфологическое описание.
9. Записать формулу цветков и определить исследованные растения.
10. Зарисовать лист, цветки и его части, общий вид плода

Семинарское занятие

изучение основных представителей класса Двудольные, подкласса Розиды, Ламииды и Астериды (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Семейство Крыжовниковые.
1.2. Семейство Розовые.
1.3. Семейство Зонтичные.
1.4. Семейство Бобовые.
1.5. Семейство Пасленовые.
1.6. Семество Бурачниковые.
1.7. Семейство Норичниковые.
1.8. Семейство Пасленовые.
1.9. Семейство Астровые

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует отметить, что подкласс Розиды (Rosi- dae) - это наиболее крупный подкласс цветковых, включающий 40 порядков, 160 семейств, почти 2800 родов и более 55000 видов. Подобно диллениевым, они представляют один из центральных стволов развития двудольных. Оба подкласса произошли от древних магнолиевых, причем наиболее примитивные представи- тели розоцветных с актиноморфными цветками, сохраняющими апокарпный ги- нецей и неопределенное число тычинок, имеют совершенно определенное сходст- во с примитивными группами диллениевых. Подавляющее же большинство пред- ставителей подкласса Розиды ушло по пути специализации столь далеко, что уже совершенно не обнаруживает сходства с диллениевыми. Эволюция большинства из них выразилась в постепенном уменьшении числа частей цветка, срастании листочков околоцветника и становлении зигоморфии, срастании плодолистиков и образовании нижней завязи с единым столбиком. Встречаются здесь и примеры упрощения цветка и других органов растения в связи с высокой специализацией жизненной формы, переходом к ветроопылению или двудомности.

Семейство Крыжовниковые (*Grossulariacea*e) представлено одним очень полиморфным родом смородина (*Ribes*), часть видов которого иногда выделяют в самостоятельный род крыжовник (*Grossularia*). В семействе насчитывается около 150 видов, встречающихся в умеренной Евразии, горах Северо-Западной Африки и по всей Америке. Все они кустарники. Цветки обычно собраны в малоцветковые пазушные кисти, чашелистики срастаются основаниями в трубку, а лепестки сильно редуцированы. Тычинки чередуются с лепестками, а ценокарпный гине- цей, состоящий из двух плодолистиков, образует нижнюю завязь, развивающуюся позднее в обычно ярко окрашенную сочную ягоду. Многие представители семей- ства широко культивируются как ягодные культуры.

Семейство Розоцветные, или Розанные включает около 100 родов и свы- ше 3000 видов, распространенных практически по всему земному шару с замет- ным преобладанием в субтропических и умеренных областях Северного полуша- рия. Растения весьма разнообразных жизненных форм – вечнозеленые и листо- падные деревья, кустарники, полукустарники, многолетние и однолетние травы. Листья очередные или, очень редко супротивные, простые или сложные, снаб- женные прилистниками, свободными или прирастающими к черешку, реже без прилистников. Цветки одиночные или собраны в соцветия различных типов, обычно энтомофильные, актиноморфные, циклические, обоеполые, часто с хоро- шо развитым гипантием – плоским, вогнутым или бокаловидным (рис.91). Около- цветник двойной, редко венчик редуцирован. Чашелистиков и лепестков обычно по 5, реже 3, 4, 6, 8 или более. Чашечка часто с подчашием, образующим как бы наружный круг чашелистиков. Тычинок в 2-4 раза больше чем лепестков, реже столько же, сколько лепестков или чашелистиков, редко всего 2 или 1. Гинецей апокарпный или синкарпный. Завязь верхняя или нижняя. Плоды очень разнооб- разны: многолистовка, многоорешек, многокостянка, костянка, яблоко, очень ред- ко – коробочка. Семена без эндосперма.

Семейство Зонтичные – насчитывает около 300 родов и более 3500 видов, распространенных по всему земному шару. Многолетние или однолетние травы, редко полукустарники и кустарники. Немало среди зонтичных гигантских трав, многие из которых монокарпики, образующие мощный цветоносный побег до 3 метров высотой и после цветения отмирающие. Наряду с ними в семействе име- ются и ползучие, укореняющиеся в узлах формы с пазушными соцветиями.

Почти всегда очередные, снабженные влагалищами листья зонтичных мо- гут быть цельными, но чаще они сильно рассечены, нередко на линейные или да- же нитевидные доли, как например у укропа (*Anethumgraveolens*). В полых стеб- лях многих зонтичных, как и в других их органах, есть секреторные каналы, со- держащие эфирные масла, придающие ряду представителей семейства специфи- ческий запах.

Обычно довольно мелкие цветки собраны в головки или зонтики, чаще в сложные зонтики. Каждое соцветие имеет в основании обертку из прицветных листьев наружных цветков соцветия. В некоторых случаях ярко окрашенные, а иногда и срастающиеся листочки такой обертки служат для привлечения опыли- телей. Очень редко цветки одиночные или собраны в дихазии. Они могут быть обоеполыми или однополыми, а в отдельных случаях растения двудомны.

Актиноморфные или слабо зигоморфные 5-членные цветки зонтичных имеют всегда 5 тычинок, чередующихся с довольно невзрачными лепестками, а чашечка всегда представлена лишь небольшими зубчиками. Ценокарпный гине- цей состоит из 2 плодолистиков, образующих нижнюю 2-гнездную завязь, увен- чанную на верхушке нектарным диском и двумя маленькими столбиками. Форму- ла цветка зонтичных - ♂*$Ca_{5-0}Co_5A_5G_{(2)}$.В каждом гнезде завязи развивается толь- ко по одному семени, а изредка, вследствие редукции одного из гнезд плод стано- вится односемянным. Наиболее характерный плод зонтичных, так называемый вислоплодник, при созревании распадается на 2 сухие половинки, или мерикар- пия, которые висят, прикрепившись верхушками к колонке, или карпофору, обра- зованному брюшной частью плодолистиков. У менее специализированных плодов зонтичных карпофор не образуется, и мерикарпии опадают самостоятельно. Ме- рикарпии нередко несут разнообразные крылья, гребни и выросты, способст- вующие их распространению.

Решающее значение в систематике зонтичных имеют форма плода и его анатомическое строение. Над 5 периферическими проводящими пучками на по- верхности каждого мерикарпия обычно развиваются 5 продольных выростов – так называемых первичных ребер. Они могут быть тонкими, нитевидными или резко выступающими - килевидными или даже крылатыми, причем краевые реб- ра могут отличаться по форме от спинного и промежуточных. В ложбинках меж- ду первичными ребрами у некоторых родов развиты вторичные ребра, то более мощные, то слабо выраженные. Таким образом мерикарпий может насчитывать до 9 ребер.

Семейство Бобовые насчитывает около 650 родов и более 18 тысяч видов, уступая по объему лишь орхидным и сложноцветным. Распространены они по всей доступной цветковым растениям суше земного шара и представлены самыми

разнообразными жизненными формами – от огромных деревьев и лиан тропиче- ского леса до крошечных пустынных эфемеров.

Корни многих бобовых несут небольшие клубеньки, образованные разрас- тающейся паренхимной тканью при внедрении в корень бактерий из рода (*Rhizo- bium*). Эти симбиотические бактерии способны фиксировать атмосферный азот, которыми они не только снабжают растение, но и обогащают почву.

Листорасположение очередное, листья сложные с прилистниками (пери- сто, реже пальчатосложные и трехлисточковые). У некоторых травянистых бобо- вых, например, у гороха (*Pisum*), верхние доли листа превращаются в цепляю- щиеся усики, иногда роль листовой пластинки целиком переходит к листовидным прилистникам. Ксерофитные же виды некоторых пустынных акаций (*Acacia*) ино-гда полностью утрачивают листовые пластинки, функция которых переходит к уплощенным черешкам листьев, так называемым филлодиям. У основания че- решков и черешочков бобовых часто имеются утолщения, которые благодаря из- менению тургора приводят в движение листовую пластинку или только листочки. Из-за этого парноперистые листья многих бобовых на ночь складываются. А лис- точки мимозы стыдливой (*Mimosapudica*) способны резко складываться и пони- кать даже от легкого прикосновения. Соцветия бобовых очень разнообразны, ча- ще они ботроидные, кистевидные, метельчатые или головчатые, изредко редуци- рованы до одного цветка. Обоеполые актиноморфные, или зигоморфные цветки бобовых опыляются чаще насекомыми, реже, у тропических бобовых, птицами и летучими мышами. Иногда отмечается и самоопыление (например, у гороха). Околоцветник двойной, с 4-5 сегментами в каждом кругу или очень редко безле- пестной. При основании цветка очень часто, особенно у представителей мотыль- ковых, заметен гипантий, образованный срастанием части тканей цветоложа, ча- шечки тычинок и лепестков. По форме гипантий чаще кубковидный. От его ос- нования как бы отходят чашелистики, тычинки и лепестки. Тычинок чаще всего 10, причем они, располагаясь в два круга, нередко различным образом срастают- ся, иногда образуя желобок или трубку, в которую скапливается нектар. В других случаях тычиночные нити при развитии цветка многократно расщепляются и чис- ло тычинок возрастает до нескольких десятков или даже сотен. Гинецей бобовых почти всегда монокарпный, завязь верхняя, расположенная обычно на дне гипан- тия.Можно предположить следующую формулу цветка, например бобы*(Viciafaba*): ↑ $Ca_{(5)}Co_{1+2+(2)}\ A_{(9)+1}\underline{G_1}$. Плод бобовых называется бобом. Он вскрыва- ется двумя створками, но может вообще не вскрываться, вскрываться по одному шву или распадаться на отдельные членики. Внешне плоды бобовых исключи- тельно многообразны, а по величине могут достигать 1,5 м в длину. Часто при раскрывании боба его створки скручиваются, разбрасывая семена. Нередко сам боб или его отдельные четковидные членики несут цепляющиеся выросты или пленчатые крылатовидные придатки, способствующие распространению семян. Ярко окрашенные семена ряда тропический видов бобовых разносятся птицами и другими животными эндозоохорно. А у земляного ореха или арахиса, форми- рующаяся завязь за счет отрицательного геотропизма вытягивающегося гинофора и цветоножки погружается в почву на 8-10см, где и развивается плод. По строе- нию цветка бобовые разделяют на 3 подсемейства – цезальпиниевые, мимозовые

и собственно бобовые, или мотыльковые. Иногда их рассматривают как отдель- ные семейства.

При изучении данной темы следует иметь в виду, что представители под- класса Ламииды (Lamiidae) - это высокоспециализированные деревья, кустарни- ки, полукустарники и травы с простыми, чаще супротивными листьями без при- листников. Цветки со сростнолепестным венчиком, пестик из двух прилистников чаще с верхней завязью. Эволюция цветка шла по пути приспособления к насеко- моопылению, превращению актиноморфных цветков в резко зигоморфные (дву- губые). Ламииды - крупнейший по числу видов подкласс, объединяющий 52 се- мейства (11 порядков).

Семейство Бурачниковые–Boraginaceae. Это большое и широко распро- страненное семейство, причем особенно свойственное умеренной зоне северного полушария, насчитывающее 100 родов и 2000 видов. Подавляющее большинство бурачниковых травы, но есть кустарники, деревья и даже лианы. Листья простые, цельные, очередные, без прилистников, обычно жестко опушенные. Цветки соб- раны в соцветие завиток, обоеполые, обычно актиноморфные или слабо зиго- морфные. Околоцветник двойной. Чашечка из 5 чашелистиков свободных или сросшихся. Венчик пятилепестной с колесовидным или колокольчатым отгибом и трубкой различной длины, в зеве обычны чешуйки. Тычинок 5, тычиночные ни- ти прикреплены к трубке венчика. Гинецей обычно из 2 плодолистиков, к момен- ту созревания делящихся дополнительными перегородками, и становящийся 4-гнездным, завязь верхняя. Формула цветка: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{\underline{(2)}}$. Плод обычно дроб- ный, распадается на 4 орешковидные части (эремы) или же плод – костянка. Се- мена без эндосперма, редко – с эндоспермом. Характерны жесткие щетинистые волоски.

Семейство Норичниковые – Scrophulariaceae. Это крупное семейство, на- считывающее до 200 родов и 3000 видов, широко распространено в умеренной зоне, но имеет своих представителей и в субтропиках. Большей частью это травя- нистые растения, полукустарники, а также травянистые полупаразиты, паразиты или сапрофиты.

Листья простые, без прилистников, супротивные или очередные. Цветки в цимозных соцветиях или одиночные, обоеполые, чаще всего зигоморфные и зна- чительно реже актиноморфные, чашечка 4-5-членная, сросшаяся в основании, венчик обычно двугубый, 4-5-лопастной, андроцей из 5-4-2 тычинок, гинецей из 2 плодолистиков, завязь верхняя, плоды – коробочки, иногда ягодообразные или костянковидные.

Для норичниковых характерно накопление гликозидов, поэтому животные их не поедают. Их используют в медицине и культивируют как декоративные.

Среди норичниковых большинство родов обладают четко зигоморфными цветками, но некоторые – имеют цветки актиноморфные или почти актиноморф- ные. К таким растениям относится род коровяк – Verbascum.

Семейство Пасленовые - Solanaceae. В семейство входит 90 родов и около 2900 видов. Это травы, кустарники или некрупные деревья. Листья очередные, иногда вследствии деформации побегов почти супротивные, без прилистников, простые с цельной или рассеченной пластинкой. В стеблях обычна внутренняя флоэма.

Цветки собраны в завитки или одиночные, внешне правильные, но нередко слегка зигоморфные, пятичленные. Чашечка сростнолистная. Венчик сростнолепестный с колесовидным, воронковидным или звездчатым отгибом. Тычинок 5, чередую- щихся с зубцами венчика, прирастают к его трубке. Гинецей синкарпный из двух плодолистиков. Завязь верхняя обычно с массивными плацентами, несущими многочисленные семязачатки. Формула цветка: $*Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(\underline{2})}$. Плод - ягода или коробочка. Семена с изогнутым зародышем (редко прямым), с эндоспермом. Се- мейству принадлежат пищевые, лекарственные, наркотические, декоративные растения.

Семейство Яснотковые, или Губоцветные – Lamiaceae, Labiatae. Семейство содержащее около 200 родов и 3500 видов, очень широко распространено по всему земному шару во всех климатических зонах. К нему принадлежат много- численные травы, полукустарники и кустарники, изредка деревья. Семейство вы- деляется рядом признаков: четырехгранные стебли, накрест супротивные простые без прилистников листья, двугубые цветки. Стебель и листья покрыты желези- стыми волосками или эпидермальными железистыми чешуйками, выделяющими эфирные масла. Цветки - в ложных мутовках, образованных дихазиями, иногда собранных в колосовидные или метельчатые соцветия. Цветки обоеполые, четко зигоморфные, со сростной пятилепестной (почти правильной или двугубой) ча- шечкой, двугубым венчиком (верхняя губа из 2, нижняя из 3 лепестков), четырьмя двусильными тычинками (иногда тычинок 2), гинецей синкарпный из двух пло- долистиков, получающих ложную перегородку и потому 4 гнездный с одной се- мяпочкой в каждом гнезде. Завязь верхняя, окружена нектарником. Плод – цено- бий (четырехорешек), распадается на 4 эрема (орешка).

При изучении подкласса Астериды (Asteridae) следует учитывать, что в него входит не самая большая, но в целом наиболее высоко специализированную группа двудольных. Венчик у ее представителей всегда сростнолепестный. Часто наблюдается функциональная и морфологическая дифференциация цветков в со- цветиях, что особенно характерно для представителей семейства сложноцветных. Завязь у представителей подкласса, за очень редким исключением, нижняя и со- ставлена 2 плодолистиками.

Подкласс объединяет 5 порядков, 13 семейств, около 1400 родов и при- мерно 30000 видов. При этом семейство сложноцветные включает более 90 % ро- дов и видов подкласса. В подклассе преобладают однолетние и многолетние тра- вы, кустарники, деревья и древесные лианы встречаются здесь как редкое исклю- чение. У большинства представителей имеются млечники. Произошли астеридыот вымерших примитивных розидов. Из пяти порядков важнейшие Колокольчи- коцветные (*Campanulales*) и Астроцветные (*Asterales*).

Семейство Сложноцветные, или Астровые - Asteraceae, единственное в порядке, сравнимо по величине только с орхидными и включает по разным оцен- кам 1250 – 1300 родов и 25 000 видов, встречающихся по всему миру во всех дос- тупных цветковым растениям местообитаниях. Не будучи доминантами расти- тельных сообществ, сложноцветные, тем не менее, играют существенную роль в растительном покрове. Большинство представителей семейства – многолетние и однолетние травы, но в тропиках встречаются травянистые и древесные лианы,

стеблевые или листовые суккуленты, кустарники и даже деревья. В высокогорьях Африки и тропической Америки известны оригинальные розеточные древесные сложноцветные, а в пустынях можно встретить сильно опушенные подушковид- ные или кустарниковые, нередко колючие, безлистные растения с зелеными уп- лощенными стеблями.

Листья сложноцветных простые, цельные или рассеченные, очередные или реже супротивные. У многих представителей семейства, например одуванчи- ка, имеются млечники, содержащие белый латекс.

Цветки всегда собраны в корзинки, которые часто группируются в слож- ные агрегатные соцветия – колосья, кисти, метелки, цимоиды или даже головки. Последние состоят из одноцветковых корзинок, как, например, у степного расте- ния мордовника (*Echinops).* Основа корзинки – расширенная верхушка соцветия, или общее цветоложе, может быть плоским, вогнутым или выпуклым. Его по- верхность бывает ячеистой, ямчатой или гладкой, голой либо покрытой пленча- тыми чешуйками или щетинками, обычно представляющими видоизмененные прицветники отдельных цветков. По периферии и снаружи ложе соцветия окру- жено видоизмененными верхушечными листьями соцветия – обверткой. Листоч- ки обвертки располагаются в один, два или несколько рядов, а их верхушки ино- гда превращаются в колючки или крючковидные щетинки. Размер корзинок мо- жет изменяться от нескольких миллиметров до 10 и более сантиметров, а число цветков них колеблется от 1 до 1000 и более (у культурных форм подсолнечника). В корзинке часто наблюдается довольно высокая специализация цветков, зани- мающих определенное положение в соцветии. Цветки очень разнообразные: то довольно крупные и ярко окрашенные, то мелкие невзрачные. Наиболее типичные цветки четырехциклические, причем околоцветник и андроцей пятичленные, а гинецей образован двумя плодолистиками. Андроцей состоит из пяти тычинок со свободными тычиночными нитями и сросшимися в трубку пыльниками – такое строение характерно исключительно для астровых. Гинецей паракарпный. Завязь нижняя, одногнездная. Длинный столбик находится внутри тычиночной трубки, над которой возвышается обычно двухлопастное рыльце.

Чашечка цветка всегда закладывается 5 бугорками, из которых обычно развивается несколько или множество волосков либо щетинок, реже 1-5 пленча- тых чешуек, иногда чашечка остается недоразвитой в виде едва выраженного ва- лика на верхушке завязи. Всегда спайнолепесный, 5-членный околоцветник мо- жет быть актиноморфным или зигоморфным. На основании строения венчика у сложноцветных различают трубчатые, язычковые воронковидные и ложноязыч- ковые цветки.

Исходный актиноморфный венчик характерен для трубчатых цветков. В этом случае лепестки срастаются в трубку, а их верхушки образуют короткий от- гиб из пяти зубчиков. Цветок обоеполый (срединные цветки корзинки у видов ро- дов: подсолнечник, ромашка, иногда однополый пестичные и тычиночные цветки у кошачьей лапки двудомной *(Anthenariadioica)*. Формула цветка – $*Ca_{(5)}\,{}_{0}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Язычковый цветок - явно производный от трубчатого. В нижней части венчика у него тоже есть трубка, только очень короткая. Выше образуется пла-

стинчатый отгиб (язычок), заканчивающийся пятью зубчиками. Цветок зигоморфный, обоеполый, встречается у видов родов одуванчик, цикорий. Формула цветка: ↑ $Ca_{(5)-0}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Ложноязычковый цветок, очевидно, произошел от двугубого, венчик имеет только одну губу – нижнюю. Ложный язычок образован лишь тремя лепестками, на что указывают три зубчика на верхушке язычка. Цветок зигоморфный, часто пестичный, например краевые цветки корзинки у видов родов подсолнечник и ромашка. Формула цветка -♀ ↑ $Ca_{(5)-0}Co_{(3)}A_0G_{(2)}$.

Воронковидный цветок очень напоминает трубчатый. Основное отличие – воронковидное расширение венчика в верхней части трубки. Число зубцов – более пяти вследствие расщепления свободных окончаний лепестков. Цветок беспо- лый - без тычинок и пестика. Такие цветки расположены только по периферии корзинки, например у видов родов василек. Формула цветка: ↑ $Ca_{(5)-0}Co_{(5-7)}A_0G_0$.

Мелкие цветки, собранные в компактные соцветия – корзинки, более заметны для насекомых-опылителей. Корзинка может состоять только из трубчатых цветков или только из язычковых. Часто в центральной части корзинки располо- жены трубчатые цветки, а по периферии – ложноязычковые или воронковидные. Крупные краевые цветки бывают иначе окрашенные, чем мелкие срединные, что является, по видимому, хорошим ориентиром для насекомых.

Часть сложноцветных – апомикты, т.е. плоды у них развиваются без оплодотворения. Типичный апомикт – одуванчик. Псевдомонокарпные плоды сложноцветных – сухие невскрывающиеся семянки. Очень часто они снабжены летуч- кой – хохолком, или паппусом, образованным волосками видоизменившейся ча- шечки. Иногда волоски паппуса выносятся на специальном выросте верхушки за- вязи – носике, а летящая семянка, например, у одуванчика, напоминает при этом миниатюрный парашют. В других случаях, как у череды, щетинки на верхушке завязи снабжены крючками и легко цепляются за шерсть животных или одежду. У лопуха, дурнишника и многих других сорных сложноцветных цепляющиеся крючки имеют листья обвертки, что не менее успешно позволяет распространять- ся их семенам.

ЗАДАНИЯ:

1. Проанализировать строение вегетативных и репродуктивных органов представителей семейств Крыжовниковые, Розовые, Зонтичные, Бобовые составить краткое морфологическое описание растения по общей схеме.
2. Зарисовать листья, цветки и его части, плоды.
3. Записать формулу цветка и определить исследованные растения.
4. Составить краткое морфологическое описание представителей семейств Пасленовые, Яснотковые, Норичниковые, Бурачниковые.
5. Записать их формулу цветка, зарисовать плод.
6. Изучить строение представителей сем. Астровые, у которых соцветие состоит из цветков: язычковых (виды родов: одуванчик, осот, ястребинка), трубча-

тых (виды родов: подсолнечник, астра, нивяник, крестовник, тысячелистник), трубчатых и воронковидных (василек). Составить их описание.

7. Зарисовать для каждого изученного вида: лист, общий вид корзинки, ее ложе, удалив предварительно с него все цветки; несколько листочков обвертки, все типы цветков; плод.
8. Определить исследованные растения.

Семинарское занятие
изучение основных представителей класса Однодольные, подкласса Лилииды и Арециды (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Семейство Лилейные.
1.2. Семейство Осоковые.
1.3. Семейство Луковые.
1.4. Семейство Мятликовые.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении класса Лилиопсиды, или Однодольные (Liliopsida, или Monocotyledones), следует учитывать, что в его составе насчитывается около 63000 ви- дов объединенных в 3000 родов и в 104 семейства. Главнейшим признаком одно- дольных можно считать наличие всего одной семядоли, часто играющей роль вса- сывающего органа, иногда же зародыши вообще не дифференцированны на части.Главный корень недолговечен, и корневая система представлена придаточными корнями. Проводящие пучки закрытые, в большом количестве, разбросанные по поперечному срезу стебля. Камбия не образуется и если происходит вторичное утолщение стебля, то иным, чем у двудольных, способом. Поэтому среди одно- дольных нет настоящих древесных растений, а только лишь древовидные. Под- земные побеги часто представлены корневищами, клубнями, луковицами и т.д. Листорасположение очередное, часто 2-рядное. Листья цельные или цельнокрай- ние, с дугонервным или параллельно – нервным жилкованием, как правило, с ши- роким основанием. Часто хорошо развито влагалище. Прилистники отсутствуют. Цветки 3-членные. Околоцветник иногда сильно редуцирован или отсутствует. Оболочка пыльцевых зерен часто 1-бороздная или 1-поровая.

Перечисленные признаки однодольных характерны для многих или для большинства, но не для всех представителей. Так, среди однодольных изредка встречаются и пильчатые листья, и 2-членные цветки, и сетчато-нервное жилко- вание, и даже 2 семядоли.

Среди однодольных много высокоспециализированных растений – геофитов, переносящих неблагоприятные условия жизни в виде корневищ, луковиц, клуб- ней, клубнелуковиц, погруженных в землю; гелофитов, произрастающих на боло- тах и сильно увлажненных почвах; ксерофитов, приспособленных к аридным ус-

ловиям; эфемеров, имеющих короткий жизненный цикл, заканчивающийся до наступления длительного периода засухи.

Однодольные распространены по всему земному шару и, хотя число видов их составляет ½ двудольных, по количеству особей на лугах, в степях и саваннах они превосходят последние и часто господствуют в растительном покрове огром- ных территорий. Велико значение однодольных в жизни человека, ведь именно к ним относятся все хлебные злаки и большое количество разнообразных полезных растений.

Подкласс Лилииды (Liliidae). Лилииды – большой класс однодольных, вклю- чающий все самые крупные семейства (кроме пальм и аронниковых).Среди лили- ид имеются как растения относительно примитивные, по степени примитивности сравнимые с наиболее архаическими алисматидами (семена у них с обильным эн- доспермом, а пыльцевые зерна имеют более примитивное строение и в зрелом со- стоянии 2-клеточные), так и растения очень высокоспециализированные (боль- шинство семейств лилиид, в том числе орхидные и злаки которые достигли очень высокого уровня эволюционного развития).

Семейство Лилейные – Liliaceae. Насчитывает 10 родов и около 470 видов. Большинство лилейных – это многолетние луковичные травянистые растения.Стебли их могут быть облиственными или представлять собой цветочную стрел- ку, заканчивающуюся цветком, при этом листья имеются только у места выхода стебля из почвы. Листья простые, часто сидячие, влагалищные. Листовая пла- стинка от линейной до яйцевидной. Листорасположение очередное, часто двух- рядное. Цветки насекомоопыляемые, одиночные или собранные в соцветия (кисть, зонтик), обычно крупные, ярко окрашенные, но иногда мелкие и довольно невзрачные. Околоцветник простой венчиковидный. Лепестки околоцветника свободные или сросшиеся в двух кругах. Андроцей из 6 тычинок в двух кругах. Гинецей синкарпный из трех плодолистиков, завязь верхняя, плод – коробочка или ягода. Формула цветка: $*P_{3+3}A_{3+3}\underline{G_{(3)}}$ или $* P_{(3+3)}A_{3+3}\underline{G_{(3)}}$. К лилейным относятся многие декоративные растения: лилия (*Lilium*), тюльпан (*Tulipa*), рябчик (*Fritilla- ria*) и др.

Семейство Луковые – Alliaceae. Включает 32 рода и около 750 видов. Наи- большего разнообразия луковые достигают в Северном полушарии. Все предста- вители этого семейства луковичные или корневищные травы. Листья обычно си- дячие, листовая пластинка линейная, дудчатая или трубчатая. Листорасположение очередное, часто двухрядное. Цветки собраны в цимозное, зонтиковидное соцве- тие и до цветения заключены в чехол из одного - двух кроющих листьев. Соцве- тие располагается на верхушке безлистного побега – стрелке. Околоцветник про- стой венчиковидный или чашечковидный шестичленный, листки его свободные или при основании спаяны, располагаются в два круга. Тычинок шесть, обычно срастающихся с околоцветником. Гинецей синкарпный из трех плодолистиков. Завязь верхняя, с несколькими или многими семязачатками.

Формула цветка: $*P_{3+3}A_{3+3}\underline{G_{(3)}}$. Плод – коробочка. Семена мелкие с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. Для луковых характерно живорождение.

Семейство Осоковые – Cyperaceae. Семейство представлено многолетними или однолетними травами, нередко растущими во влажных местах и имеющими

подземные корневища. Их стебли округлые или трехгранные в сечении, несут уз- кие линейные листья, обычно с замкнутыми влагалищами без язычков, или безли- стны. Цветки мелкие, невзрачные, ветроопыляемые, иногда раздельнополые, соб- раны в колоски, которые в свою очередь могут быть собраны в более сложные со- цветия. Каждый цветок в колоске сидит в пазухе небольшого чешуевидного при- цветного листа, иногда почти скрывающего цветок. Околоцветник, если он есть состоит из 6 или многих щетинок, иногда разрастающихся при плодах, иногда он в виде чешуек или отсутствует. Тычинок обычно 3, так как один круг их редуци- рован, иногда 6 или меньше 3, гинецей из 3-2 сросшихся плодолистиков, обра- зующих верхнюю завязь, плод орешковидный, семя с обильным эндоспермом.

Большое семейство осоковых, на основании строения колосков и цветков, подразделяется на 3 подсемейства: сытевые (Cyperoideae), ринхоспоровые (Rhyn-chosporoideae) и осоковые (Caricoideae), из которых мы рассмотрим два.

Семейство Мятликовые или Злаковые - Poaceae, Gramineae. Мятликовые – очень разнообразная и широко распространенная группа растений. Объединяет около 900 родов и до 11000 видов. Среди них есть виды – космополиты. Нередко мятликовые доминируют в естественных растительных сообществах лугов и сте- пей. Общеизвестно их высокое народнохозяйственное значение как основных пищевых и кормовых растений.

В семействе преобладают травянистые многолетние, реже однолетние расте- ния, для которых характерен особый тип ветвления – кущение. Максимальное разнообразие жизненных форм приурочено к субтропическим и тропическим рай- онам, где встречаются и древовидные представители (бамбуковидные).

Стебель у большинства мятликовых полый, лишь в узлах выполненный (со- ломина). В основаниях междоузлий находится интеркалярная меристема, обу- славливающая рост стебля в длину. Боковые побеги могут быть внутривлагалищ- ными или вневлагалищными. В месте перехода влагалища в листовую пластинку нередко есть язычок (пленчатый или из волосков) и ушки.

Соцветие – сложный колос или агрегатное – метелка, состоящая из колосков, ложный колос (султан), редко початок. В основании колоска расположены видо- измененные листья – колосковые чешуйки. Каждый цветок образуется на оси ко- лоска в пазухе прицветника, называемого наружной цветковой чешуйкой. Цветки мелкие, невзрачные, обычно обоеполые, лишь у видов рода кукуруза *(Zea*) раз- дельнополые, в последнем случае растения однодомные. Трехчленный цветок, типичный для однодольных, можно наблюдать только у немногих современных мятликовых, например, из рода стрептохета. Околоцветник редуцирован, до внут- ренней цветковой чешуйки, возникшей в результате срастания двух листочков, и двух цветковых пленок – лодикул. Тычинок обычно три (наружный круг), реже две (душистый колосок - *Anthoxanthu*m) или одна (виды рода цинна - *Cinna*), но иногда их шесть (виды рода рис- *Oryza*) или даже больше (некоторые бамбуки). Завязь верхняя, всегда с одним семязачатком. Формула цветка: $\uparrow P_{(2)+2}A_3\underline{G_{(2)}}$. Плод

– зерновка, кожистый околоплодник слипается с кожурой семени, а иногда и с цветковыми чешуйками (виды рода ячмень - Hordeum). Зародыш прилегает к эн- досперму сбоку.

Семейство подразделяют на три подсемейства: бамбуковидные (Bambusoi- deae), мятликовидные (Poaeoideae), просовидные (Panicoideae).

ЗАДАНИЯ:

1. Зарисовать диаграмму цветка и составить морфологическое описание растений из семейств Лилейные, Осоковые, Луковые, Мятликовые.
2. Изучить несколько представителей из числа рекомендуемых и составить их описание, руководствуясь общей схемой.
3. Записать формулу и диаграмму цветка и зарисовать растение.

Семинарское занятие
изучение искусственной «клеточки Траубе» (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Свойства искусственной «клеточки Траубе».

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует учесть, что наиболее легко через мембрану про- никает вода и ее движение направлено из раствора меньшей концентрации в рас- твор большей концентрации. Свойство полупроницаемости коррелирует с осмо- тическими свойствами и лежит в основе механизма поступления воды в расти- тельную клетку.

Для получения «клеточки Траубе» в сосуд наливают раствор медного купо- роса ($^1/_2$ н) и осторожно маленькой пипеткой вводят по стенке сосуда концентри- рованный (1н.) раствор желтой кровяной соли. Капелька желтой кровяной соли в растворе медного купороса быстро образует на своей поверхности полупрони- цаемую пленку красной кровяной соли (железисто-синеродистая медь). Реакция идет по уравнению:

$K_4Fe(CN)_6 + 2\ CuSO_4 = Cu_2Fe(CN)_6 + 2K_2SO_4$

Эта пленка проницаема для воды, но не проницаема для солей. Таким обра- зом, в медном купоросе капля желтой кровяной соли, окруженная полупроницае- мой пленкой, является осмотической системой.

Концентрация раствора медного купороса снаружи пленки ниже, чем кон- центрация желтой кровяной соли внутри нее. Вследствие этого вода начнет по- ступать внутрь образовавшейся «клеточки».

Искусственная «клетка» будет увеличиваться в объеме и раствор около нее станет более концентрированным, благодаря отнятию от него воды. При увеличе- нии искусственной клеточки в объеме наблюдают, как рвется ее оболочка, и, на месте соприкосновения раствора желтой кровяной соли с медным купоросом, вновь образуется полупроницаемая пленка. Рост «клеточки» будет продолжаться до тех пор, пока концентрация солей по обе стороны полупроницаемой пленки не сравняются. Если концентрация желтой кровяной соли берется меньше, чем кон-

центрация медного купороса (например, $^1/_8$ или $^1/_{16}$ н), можно видеть, что искусственная «клеточка» в этом случае уменьшается в объеме и сморщивается. Окружающий «клетку» раствор медного купороса будет отнимать от нее воду и, становясь менее концентрированным и более легким, начнет струйками подниматься вверх.

При концентрации желтой кровяной соли, изотоничной ½ н раствору медно- го купороса, «клетка» изменяться в объеме не будет и в этом случае никаких струек в растворе медного купороса заметить нельзя.

Результаты наблюдений записывают в таблицу.

Изменение объема «клеточки Траубе» при изменении соотношения концентраций внутреннего и внешнего растворов.

Концентрация раствора желтой кровяной соли	1 н	½ н	¼ н	$^1/_8$ н	$^1/_{16}$ н
Изменения объема искусственной клетки					

ЗАДАНИЯ:

1.1. Дать определение полупроницаемости клеточных мембран

1.2. Изучить изменения в «клеточке Траубе» при нахождении ее в гипертоническом, гипотоническом и изотоническом растворах.

1.3. Выявить проницаемость искусственной мембраны по отношению к различным веществам

Семинарское занятие

изучение плазмолиза и деплазмолиза растительной клетки, изучение проницаемо-сти протоплазмы для клеточного сока при её повреждении (2 часа)

1. План занятия:

1.1. Плазмолиз и деплазмолиз растительной клетки.

1.2. Влияние внешних факторов на осмотические явления в растительной клетке.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует исходить из того, что растительная клетка пред- ставляет собой осмотическую систему, в которой протопласт играет роль полу- проницаемой оболочки, а осмотически деятельным раствором является клеточ- ный сок. Если внешний раствор будет более концентрированным, чем раствор внутри клетки, то вода будет выходить из клетки. При рассмотрении таких клеток под микроскопом можно наблюдать отставание протоплазмы от оболочки клетки. Это явление известно под названием плазмолиза. Пространство, образующееся между протопластом и клеточной стенкой, заполняется внешним раствором. При

использовании объектов с наличием антоциана (красящего пигмента), происходит постепенное увеличение его концентрации, вследствие потери большого количе- ства воды клеточным соком в процессе плазмолитического сокращения прото- пласта, и красная окраска клеточного сока становится темнее, чем у неплазмоли- зированных.

После замены плазмолитика водой клеточный сок заполняет весь объем клетки, протоплазма прижимается к ее стенкам.

Для получения плазмолиза кусочек эпидермиса с вогнутой стороны чешуи лука помещают в каплю воды на предметное стекло. Изготовленный таким обра- зом препарат покрывают покровным стеклом и рассматривают в микроскоп при малом увеличении, чтобы убедиться в тургорном состоянии клеток среза. Все клетки в этом случае будут иметь равномерную окраску от антоциана. Затем, с одной стороны покровного стекла помещают каплю раствора азотнокислого ка- лия (1 М), а с противоположной стороны, не сдвигая препарата, начинают отсасы- вать воду кусочками фильтровальной бумаги. Все время необходимо следить за тем, что происходит в клетках эпидермиса лука.

При изучении влияния внешних факторов на осмотические явления в расти- тельной клетке используют такое явление как выпуклый плазмолиз.Выпуклым плазмолизом называют плазмолиз, при котором протопласт имеет округлую фор- му.

Катионы и анионы солей оказывают специфическое и многообразное дейст- вие на цитоплазму. Одним из заметных внешних проявлений этого действия яв- ляются изменения в степени набухания и вязкости цитоплазмы, для оценки кото- рых используют время плазмолиза.

Временем плазмолиза называется период, который проходит с момента по- гружения в раствор плазмолитика ткани растения до наступления выпуклого плазмолиза. Этот показатель может характеризовать вязкость цитоплазмы: чем больше время наступления выпуклого плазмолиза, тем выше вязкость цитоплаз- мы.

Для получения плазмолиза кусочек эпидермиса с вогнутой поверхности че- шуи красного лука помещают в каплю раствора испытуемой соли, накрывают по- кровным стеклом и тут же приступают к просматриванию под микроскопом. Да- лее следят за сменой форм плазмолиза: начальной, вогнутой и выпуклой. Опреде- ляют время плазмолиза в каждой соли.

ЗАДАНИЯ:

1. Поместить кусочек эпидермиса с вогнутой поверхности чешуи красного лука в растворы $Ca(NO_3)_2$,KNO_3, KCNS. Проследить за сменой форм плазмолиза: начальной, вогнутой и выпуклой.
2. Определить время плазмолиза в растворе каждой соли. Результаты запи- сатьв таблицу.

Влияние катионов и анионов солей на время плазмолиза протопласта

Вариант	Соль	Концентра- ция рас- твора, М	Время по- гружения ткани в	Время на- ступления выпуклого	Время плазмоли- за, мин.

			раствор	плазмолиза	
1.	$Ca(NO_3)_2$	0,7			
2.	KNO_3	1,0			
3.	KCNS	1,0			

3.На основании полученных результатов сделать выводы о влиянии катионов и анионов на вязкость цитоплазмы.

Семинарское занятие
определение осмотического давления клеточного сока методом плазмолиза и сосущей силы клеток по изменению размеров ткани (2 часа)

1.План занятия

1.1.Осмотический потенциал в клетках растений.
1.2. Сосущая сила растительных клеток.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует иметь в виду, чтоплазмолитический ме- тод позволяет определить осмотический потенциал в клетках растений, не повре- ждая их. Для сравнения различных плазмолитиков между собой пользуются мо- лярными растворами, то есть растворяют 1 моль вещества в 1 литре дистиллиро- ванной воды (1 М раствор сахарозы = 324 г сахарозы на 1 л воды, 1 М раствор хлористого натрия = 585 г NaCl на 1 литр).
Метод основан на подборе такой концентрации наружного раствора, которая вызывает едва заметный плазмолиз. Такой начинающийся плазмолиз называют пограничным или начальным плазмолизом клетки, а ту концентрацию плазмали- тика, при которой происходит едва заметное отделение протоплазмы, называют погранично-плазмолитическим показателем. Этот показатель будет всегда выше действительного значения концентрации клеточного сока плазмолизируемой клетки. Вследствие наличия определенных ошибок плазмолитический метод нельзя проводить только на одной клетке. Обычно берут концентрации с шагом в 0,1 М. Чтобы определить изотоническую концентрацию более точно между дву- мя соседними концентрациями, нужно приготовить ряд растворов с интервалами в 0,01 или 0,02 М. Метод исследований тот же самый. Зная изотоническую кон- центрацию можно вычислить величину осмотического давления.
Осмотическое давление вычисляют по формуле:
$P = R \times T \times C \times i$,
где P – искомое осмотическое давление, атм.;R–
универсальная газовая постоянная ;
T - абсолютная температура, равная $273^oC + t^oC$ (комнатная);C -
изотоническая концентрация в молях;
i - изотонический коэффициент.

Если растворенное вещество не диссоциирует, то i = 1. Для электролитов ве- личина изотонического коэффициента зависит от степени электролитической дис- социации. Значения изотонического коэффициента для растворов NaCl даны в таблице.

Значения изотонического коэффициента для растворов NaCl

Концентрация NaCl, М	1,0	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4	0,3	0,2	0,1	0,01
Изотонический коэффициент, i	1,62	1,64	1,66	1,68	1,70	1,73	1,75	1,78	1,83	1.93

Сила, с которой клетка в данный момент поглощает воду, называется сосу- щей силой. Сосущая сила (S) клетки равна разности между осмотическим давле- нием клеточного сока (P) и тургорным давлением (T):

$S = P – T$

Сосущая сила зависит от степени насыщенности клетки водой. Она может быть равна нулю, когда клетка находится в полном насыщении водой (при этом P = T). В зависимости от концентрации растворов, окружающих клетку, происхо- дит поглощение или отдача клетками воды, что сопровождается изменением раз- меров тканей и концентрации растворов.

Предлагаемый метод основан на изменении размеров клеток в растворах раз- ной концентрации. При погружении исследуемой ткани в раствор, имеющий со- сущую силу больше сосущей силы клеток, раствор будет высасывать воду из кле- ток и размеры ткани уменьшатся. Если сосущая сила клеток будет больше сосу- щей силы раствора, то клетки всасывают воду, вследствие чего объем их и всей ткани увеличивается. При равенстве сосущих сил клеток и раствора размеры кле- ток остаются без изменений.

Для определения осмотического давления из одномолярного раствора NaCl путем разбавления водой готовят по 10 мл раствора следующих концентраций: 0,7; 0,6; 0,5; 0,4; 0,3; 0,2; 0,1 М.

Растворы тщательно перемешивают стеклянной палочкой (после каждой концентрации палочку необходимо промыть водой и вытереть салфеткой) и за- крывают пробочками для предохранения раствора от испарения.

Готовят с помощью бритвы 14 срезов с наружной стороны чешуи красного лука и помещают их в кипяченую воду на часовое стекло. При погружении в воду удаляется клеточный сок, вытекающий из поврежденных клеток, и достигается одинаковое состояние всех срезов. Затем в каждый стаканчик с раствором погру- жают по 2 среза. Перед переносом среза из воды в раствор его обсушивают фильтровальной бумагой. После 30-минутного пребывания срезов в растворе рас- сматривают их под микроскопом в капле того же раствора, в котором они лежали. Рассматривать срезы нужно в том же порядке, в котором их погружали в раствор. По найденной изотонической концентрации вычисляют осмотическое давление клеточного сока.

При определении сосущей силы готовят растворы NaCl следующих концен- траций: 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5; 0,6; 0,7. Растворы готовят так же, как и при опреде- лении осмотического давления. Из разрезанного, поперек клубня, картофеля вы-

резают пластинку толщиной 3-4 мм, которой придается форма прямоугольника длиной 50-60 мм. Прямоугольник разрезают на 7 одинаковых по длине полосок шириной 2-3 мм, тщательно измеряют их и погружают по одной в подготовлен- ные растворы. Полоски должны быть полностью погружены в раствор. Через 30 минут полоски вынимают и измеряют. Данные записывают в таблицу 2.

Изменение длины полоски растительной ткани в растворах различных ***концентраций***

Концентрация NaCl, М	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7
Изменение длины полоски, ±мм							

Раствор, в котором длина полоски осталась без изменения, по своему осмо- тическому давлению будет равен величине сосущей силы клеток данной ткани. Расчет сосущей силы производится по той же формуле, что и расчет осмотиче- ского давления.

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить методику определения осмотического давления клеточного сока методом плазмолиза и сосущей силы клеток по изменению размеров ткани.
2. Определить величину осмотического давления клеток эпидермиса лука методом плазмолиза.
3. Определить сосущую силу тканей клубня картофеля по изменению размеров ткани.

Семинарское занятие
определение содержания воды и водного дефицита врастительном организме
(2 часа)

1.План занятия

1.1. Содержания воды в растительном организме.
1.2. Водный дефицит в растительном организме.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует уяснить, что одним из важных показа- телей водного режима является степень оводненности тканей. С содержанием во- ды связаны концентрация клеточного сока, водныйпотенциал органов растений, отношение его к почвенной и атмосферной засухе.

Различные по засухоустойчивости растения различаются характером водного об- мена. Влаголюбивые растения содержат много воды при достаточном количестве ее в почве, однако они быстро теряют ее при понижении влажности почвы. У за- сухоустойчивых форм содержание влаги в растениях, как правило, ниже, но ее количество более устойчиво.

Количество воды в растительных объектах определяют весовым методом. Каждое определение выполняют в трехкратной повторности при навеске расти- тельного материала не менее 5 г. Бюксы предварительно просушивают до посто- янного веса и взвешивают.

При определении количества воды в овощах, картофеле и плодах от каждой пробы отрезают тонкие кусочки однородной ткани и укладывают их в бюксы. Бюксы с материалом взвешивают на технических весах с точностью до 0,01 г. Бюксы при этом должны быть закрыты крышками. После взвешивания у бюксов открывают крышки и бюксы помещают в сушильный шкаф, нагретый до 100-105 ^{o}C. Высушивание проводят до постоянной массы. Постоянная масса устанавлива- ется периодическим взвешиванием. Перед взвешиванием вынутые из сушильного шкафа бюксы предварительно охлаждают в эксикаторе. Расчет содержания воды проводят по формуле:

$$X = \frac{100\,(A - B)}{A},$$

где А – масса навески до высушивания, г, В – масса навески после высушивания,г.

Чтобы найти массу навески нужно из массы бюкса вместе с навеской вычесть первоначальную массу пустого бюкса.

При определении воды в вегетативных частях растений (листья, стебли или корни) их измельчают ножницами или секатором. При определении воды в семе- нах их предварительно размалывают. Взвешивание размолотых семян проводят на аналитических весах.

Данные наблюдений записывают в таблицу и делают выводы.

Расчет влажности растительного материала

Вари-ант	Повтор-ность	Номер бюкса	Масса пустого бюкса, г	Масса бюкса с материалом, г		Масса сухого мате-риала, г	Влаж-ность, %
				до сушки	после сушки		

Снижение оводнённости тканей изменяет состояние биоколлоидов клетки, что приводит к повреждению структуры протопласта, существенным сдвигам в состоянии и деятельности всех ферментных систем и, как следствие, к наруше- нию обмена веществ. Показателями напряженности водного режима растений служит водный дефицит и дефицит относительной тургесцентности ткани.

Под водным дефицитом понимают недостающее до полного насыщения клеток количество воды, выраженное в процентах общего его содержания при полном насыщении ткани.

В природных условиях полное насыщение листьев водой практически не наблюдается. В большинстве случаев водный дефицит у растений колеблется от

10 до 35%. Этот показатель хорошо коррелирует с водообеспеченностью растений и может быть использован для характеристики водного режима.

Для определения водного дефицита с растений срезают несколько листьев и в полиэтиленовых пакетах быстро переносят в лабораторию. Листья взвешивают на технических весах и помещают в банку с водой на 2 часа. Затем листья выни- мают из воды, просушивают снаружи фильтрованной бумагой и взвешивают. Для контроля листья вновь помещают в воду и через 30 минут взвешивание повторя- ют. Если масса листьев не изменится, то они полностью насыщены водой. После определения массы ткани, полностью насыщенной водой, определяют массу аб- солютно сухой ткани. На основании полученных данных вычисляют показатели водообеспеченности растений.

$$ВД = \frac{а - в}{а} 100$$

где $ВД$ – водный дефицит, %;

$а$ – количество воды, насыщающее орган, г;

$в$ – исходное содержание воды, г.

Относительная тургесцентность – величина, показывающая, какую долю в процентах составляет исходное количество воды от ее содержания, обеспечивающего полный тургор.

$$ОТ = \frac{A - B}{C - B} 100$$

где $ОТ$ – относительная тургесцентность, %;

A – масса сырой ткани, г;

B – масса сухой ткани, г;

C – масса тургесцентной ткани, г.

Величина, показывающая, сколько воды необходимо для достижения листьями растений тургесцентного состояния, называется дефицитом относительной тургесцентности:

$$ДОТ = 100 - \frac{A - B}{C - B} 100$$

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить методику определения содержания воды и водного дефицита в растительном организме.
2. Определить содержания воды в вегетативных частях растений и водного дефицита в листьях.
3. Выявить влияние временного недостатка влаги на физиологические процессы у растений и связь между интенсивностью и направленностью физиологических процессов и оводненностью растительных тканей.

Семинарское занятие
изучение пигментов листа и их свойств (2 часа)

1. План занятия

1.1. Пигменты листа растений и их выделение.
1.2. Физико-химические свойства пигментов листа.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует учитывать, что пигментная система хлоропла- ста представлена двумя типами пигментов: зелеными – хлорофиллами и желтыми – каротиноидами.

Хлорофиллы представлены хлорофиллом *a* ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ – зеленый с синеватым оттенком) и хлорофиллом *b* ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ – зеленый с желтоватым оттенком). Основным функциональным пигментом является хлорофилл *a*, яв- ляющийся непосредственным донором энергии для фотосинтезирующих реакций. Остальные пигменты лишь передают поглощенную ими энергию хлорофиллу *a.*

По химической природе хлорофиллы *a* и *b* – сложные эфиры, состоящие из дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – метилового и фитола. Структурная основа молекулы хлорофилла – порфириновое ядро, образованное из четырех пиррольных колец, в центре которого находится атом магния, удер- живаемый в этом положении за счет связей с атомами азота. Азот придает ядру гидрофильный характер, фитол обладает гидрофобными свойствами. Хлорофилл *b* отличается от хлорофилла*a* тем, что у него одна из метильных групп замещена на альдегидную.

Каротиноиды – соединения, которые можно рассматривать как производ- ные изопрена. Их подразделяют на каротины и ксантофиллы. Каротины - непре- дельные углеводороды, химический состав которых можно выразить формулой $C_{40}H_{56.}$ Наиболее распространенными из них являются ликопин, α-каротин, β- каротин и γ-каротин. У высших растений преобладает β-каротин. Ксантофиллы – кислородосодержащие производные каротинов, химический состав которых вы- ражается формулой $C_{40}H_{56}O_2$ или $C_{40}H_{56}O_4$, например, лютеин ($C_{40}H_{56}O_2$) и вио- лаксантин ($C_{40}H_{56}O_4$).

Получение вытяжки пигментов. При извлечении пигментов из раститель- ной ткани обычно используют полярные растворители (этиловый спирт, ацетон), которые разрушают связь пигментов с липопротеидами пластид, обеспечивая их более полное экстрагирование.

Для извлечения пигментов *с*вежие или сухие листья измельчают, помеща- ют в ступку, добавляют небольшое количество $CaCO_3$ для нейтрализации кислот клеточного сока, а также чистый кварцевый песок или толченое стекло. Затем добавляют спирт и продолжают растирать до получения однородной темно- зеленой массы. Носик ступки с наружной стороны смазывают вазелином и по стеклянной палочке осторожно сливают вытяжку через воронку с фильтром в колбочку на 25 мл.

Разделение пигментов по Краусу. Разделение пигментов основано на их различной растворимости в полярных и неполярных растворителях, например, в

спирте и бензине. Эти растворители не смешиваются, образуя два слоя – верхний, бензиновый, и нижний, спиртовой.

Для разделения пигментов в пробирку наливают 2-3 мл спиртовой вытяжки пигментов, добавляют 3-4 мл бензина и 2-3 капли воды (чтобы спирт не смешивался с бензином). Содержимое пробирки энергично встряхивают, а затем дают ему отстояться. Определяют, какие пигменты лучше растворяются в спирте, а какие в бензине. Зарисовывают окраску слоев, указав разделение пигментов.

Действие щелочи на хлорофилл. Хлорофилл – сложный эфир дикарбоновой кислоты хлорофиллина и двух спиртов – метилового (CH_3OH) и фитола ($C_{20}H_{39}OH$). При действии щелочью эфирные связи омыляются, с образованием соли хлорофиллиновой кислоты (сохраняют зеленую окраску и оптические свой- ства хлорофилла) и свободных спиртов:

$$\begin{array}{l} COOCH_3 \\ / \\ C_{32}H_{30}ON_4Mg \\ \backslash \\ COOC_{20}H_{39} \end{array} + 2\ KOH = \begin{array}{l} COOK \\ / \\ C_{32}H_{30}ON_4Mg \\ \backslash \\ COOK \end{array} + CH_3OH + C_{20}H_{39}OH$$

В ходе работы к 1 мл спиртового раствора пигментов добавляют 0,5 мл спиртовой щелочи и нагревают до кипения 2-3 раза. К охлажденному раствору добавляют 0,5 мл воды и равный объем бензина, взбалтывают, а затем дают от- стояться. Получается разделение пигментов, обратное методу Крауса. Указываютраспределение пигментов и продуктов омыления, учитывая, что каротиноиды с щелочью не реагируют.

Действие кислоты на хлорофилл. Зеленый цвет хлорофилла связан с нали- чием в порфириновом ядре атома магния, соединенного через атомы азота с че- тырьмя пиррольными кольцами. Атом магния сравнительно слабо удерживается в порфириновом ядре хлорофилла и при воздействии сильных кислот замещается двумя протонами с образованием соединения бурого цвета - феофитина.

$$\begin{array}{l} COOCH_3 \\ / \\ C_{32}H_{30}ON_4Mg \\ \backslash \\ COOC_{20}H_{39} \end{array} + 2HCl = \begin{array}{l} COOCH_3 \\ / \\ C_{32}H_{32}ON_4 \\ \backslash \\ COOC_{20}H_{39} \end{array} + MgCl_2$$

При действии на феофитин солей меди или цинка происходит замещение прото- нов на соответствующий металл, с образованием соединений, имеющих зеленую окраску.

Для получения феофетина в две пробирки наливают по 2-3 мл спиртового раство- ра пигментов, а затем добавляют по 1-2 капли крепкой соляной кислоты. Со- держимое пробирок энергично встряхивают, отмечают окраску раствора. Одну пробирку оставляют для контроля, а во вторую вносят небольшое количество ук- суснокислого цинка и доводят до кипения. Отмечают изменение окраски, записы- вают уравнение реакции.

Спектры поглощения пигментов.. Одно из основных свойств хлорофилла

– способность поглощать световую энергию видимой части спектра (от 380 до 720 нм), которая в дальнейшем превращается в химическую. Пигменты поглощают видимый свет не полностью, то есть каждый пигмент имеет свой характерный спектр поглощения. Минимум поглощения хлорофилла лежит в зоне зеленых лучей, чем и объясняется зеленая окраска, максимум в красной (660 и 640 нм) и сине-фиолетовой (430 и 450 нм) частях спектра. При этом в живом листе у хлорофиллов более широкий и выровненный спектр поглощения. Так, у хлорофилла*a* в красной части спектра имеется несколько пиков поглощения – 670, 683, 700, 710 нм, у хлорофилла *b* – 650…. 655 нм. Все это обусловлено степенью агрегации молекул пигмента и характером их связи с липопротеиновым комплексом в ламелах тилакоидов.

Для установления спектра поглощения хлорофилла используют спектро- скоп. Если пропустить белый свет через раствор хлорофилла, а затем разложить его при помощи призмы, то отдельные участки спектра будут выглядеть как тем- ные полосы. Такой спектр называют спектром поглощения. Сопоставляя спектры поглощения растворов разной концентрации (или одного и того же раствора, но при разной толщине слоя), можно установить степень поглощения отдельных лу- чей: чем слабее поглощается данный участок спектра, тем концентрированнее нужно взять раствор, чтобы добиться исчезновения этого участка в спектре по- глощения. Поглощаемые в наибольшей степени лучи можно определить по поло- сам в спектре поглощения очень разбавленного раствора.

Для определения спектра поглощения пигментов направляют спектроскоп на источник света и регулируют его так, чтобы спектр получился четкий и доста- точно яркий. Наливают исследуемый раствор в пробирку, помещают ее перед ще- лью спектроскопа и определяют наличие темных полос, которые соответствуют лучам, поглощаемым хлорофиллом. Изучают спектры поглощения растворов хлорофилла разной концентрации, разбавляя спиртовой раствор в соотношениях 1:1, 1:2, 1:3, 1:4, 1:5. Для сравнения рассматривают спектр каротина и ксантофил- ла (бензиновый слой, полученный после омыления хлорофилла).

Результаты заносят в таблицу и делают выводы.

Спектры поглощения хлорофилла

Разведение вытяжки	Часть спектра						
	Ф	С	Г	З	Ж	О	К
Исходный р-р							
1 : 1							
1 : 2							
1 : 3							
1 : 4							
1 : 5							

Спектры поглощения желтых пигментов

Раствор	Часть спектра						
	Ф	С	Г	З	Ж	О	К
Каротина							

Ксантофилла							

Флуоресценция хлорофилла. Хлорофилл обладает оптическим свойством, называемым флуоресценцией. Флуоресценция – излучение поглощенных квантов света. В соответствии с правилом Стокса флуоресценция сдвинута в более длин- но-волновую часть по сравнению с поглощением света, максимум ее - 650 – 668 нм. Хлорофилл в листе флуоресцирует слабо. Это связано с тем, что энергия по- глощенных квантов в основном преобразуется в химическую, причем по степени флуоресценции листа можно судить об эффективности фотосинтеза. Чем интен- сивнее флуоресценция, тем ниже КПД использования поглощенной энергии.

Для наблюдения флюоресценции пробирку со спиртовым раствором пиг- ментов помещают на темную бумагу у источника освещения и рассматривают в отраженном свете. Отмечают цвет хлорофилла и делают выводы.

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить пигменты листа и методы их выделения.
2.Изучить физические и химические свойства пигментов.

Семинарское занятие
определение содержания хлорофилла в листьях (2 часа)1.План занятия

1.1. Методы определения содержания хлорофилла в листьях.

1.2. Сравнительная характеристика содержания хлорофилла в листьях различных растительных объектов.

2.Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует иметь в виду, что *х*лорофилл – важней- ший компонент фотосинтетического аппарата листьев. Количественное его со- держание в листьях зависит от жизнедеятельности организма, его генетической природы. Поэтому, оно может быть использовано как физиологический показа- тель, характеризующий онтогенетические, возрастные и генетические особенно- сти растений. Количество пигментов отражает и реакцию растительного организ- ма на условия произрастания. Поэтому при физиологических исследованиях часто возникает необходимость проследить за динамикой содержания хлорофилла.

Для извлечения пигментов из листьев применяют полярные растворители (этиловый спирт, ацетон) или смесь полярных и неполярных (петролейный эфир, гексан, бензин, бензол) растворителей. Наиболее часто используют спирт и аце- тон.

Лучше всего экстрагировать пигменты из свежего растительного материала,но можно и из фиксированного. Консервирование материала по Т.П. Бельской за-

ключается в том, что листья нарезают мелкими кусочками (1-2 см), заворачивают в марлю и погружают в кипящий, насыщенный раствор поваренной соли на 1-2 минуты. Материал обезвоживается и ферменты убиваются. Затем промывают проточной водой в течение 0,5 минуты и встряхивают для удаления лишней вла- ги. Высушивают материал в тени не менее двух суток или в термостате с темпера-турой не выше 40^0С. Фиксированные листья помещают в эксикатор и хранят в темном и прохладном месте. При работе с сухим материалом берут 80%-ный рас- твор ацетона или 90%-ный раствор этилового спирта, а для свежих листьев ис- пользуется 85%-ный раствор ацетона или 96% -ный этиловый спирт.

Концентрацию пигментов определяют при помощи фотоэлектроколоримет- ра или спектрофотометра. В спиртовой и ацетоновой вытяжке, содержащей все пигменты, можно определить концентрацию хлорофиллов, не отделяя их от каро- тиноидов, фотоколориметром. Это возможно потому, что для хлорофиллов, в от- личие от каротиноидов, характерно поглощение и в красной части спектра.

Для определения количества хлорофилла навеску листьев (0,1 - 0,15 г) по- мещают в фарфоровую ступку, добавляют немного диоксида кальция, промытого кварцевого песка и растирают с 2-3 мл растворителя. К растертой массе добавля- ют 4-5 мл растворителя и снова растирают несколько минут. После отстаивания раствора нижнюю сторону носика ступки слегка смазывают вазелином, экстракт осторожно сливают по палочке в воронку со стеклянным фильтром № 2, встав- ленную при помощи каучуковой пробки в колбу Бунзена (или градуированную вакуумную пробирку), и отсасывают насосом. Экстракцию небольшими порция- ми чистого растворителя повторяют до тех пор, пока пигменты не будут полно- стью извлечены. Затем фильтрат переливают через сухую стеклянную воронку в мерную колбочку на 25 мл. Колбу Бунзена дважды ополаскивают небольшой порцией растворителя, каждый раз сливая жидкость в мерную колбочку. Затем содержимое колбочки доводят растворителем до метки, закрывают каучуковой пробкой, тщательно взбалтывают и используют для определения концентрации пигментов.

Анализ выполняют при комнатной температуре на рассеянном свету, так как при сильном освещении может произойти фотоокисление хлорофилла. Хранят вытяжку в холодном темном месте. Определение концентрации хлоро- филла проводят на фотоколориметре ФЭК – 56М, используя красный фильтр. Из- мерение выполняют не менее трех раз и, исходя из полученных данных, вычис- ляют среднее арифметическое значение оптической плотности. Показания шкалы барабана переводят в величины концентрации, используя калибровочный график. Для этого готовят серию стандартных растворов хлорофилла возрастающей кон- центрации и находят оптическую плотность каждого из них. На оси абсцисс от- кладывают значения концентрации, а на оси ординат – соответствующие им зна- чения оптической плотности. Точки соединяют и получают калибровочный гра- фик.

Готовят стандартные растворы в мерных колбочках на 25 мл, а концен- трацию исходного раствора хлорофилла обычно определяют на спектрофотомет- ре. В качестве стандартного можно использовать также раствор Гетри.

Чтобы определить концентрацию хлорофилла, на оси ординат находят установленную величину оптической плотности и от нее проводят горизонталь- ную прямую до пересечения с кривой графика. Из точки пересечения опускают перпендикуляр на абсциссу и определяют концентрацию хлорофилла. Выражают ее в процентах от массы сырых листьев. Расчет ведут по формуле:

$$X = \frac{B}{A} \cdot 100,$$

где B- количество хлорофилла в вытяжке, мг;
A- масса сырых листьев, взятых для анализа, мг;
100 – коэффициент для выражения показателя в процентах.
Результаты записывают в таблицу и делают выводы.

Определение содержания хлорофилла в листьях

Вариант	Навеска листьев, г	Объем вытяжки, мл	Оптическая плотность раствора	Количество хлорофилла по калибровочной кривой, мг на 25 мл	Содержание хлорофилла, % массысырых листьев

*Приготовление раствора Гетри.*В мерную колбу на 100 мл наливают 28,5 мл 1 %-го раствора $CuSO_4 \cdot 5H_2O$, 50 мл 2 % -го раствора $K_2Cr_2O_7$ и 10 мл 2- нормального (7%) раствора NH_4OH, доливают дистиллированной водой до метки и тщательно взбалтывают. Окраска раствора Гетри соответствует окраске раство- ра, содержащего 85 мг/л хлорофилла.

ЗАДАНИЕ:

1. Изучить методы определения содержания хлорофилла в листьях.
2. Определить количество хлорофилла в листьях растений, предложенных преподавателем.
3. Дать сравнительная характеристика содержания хлорофилла в листьях различных растительных объектов.

Семинарское занятие
определение интенсивности дыхания по количествувыделенного CO_2 (2 часа).

1. План занятия

1.1. Интенсивность дыхания растений.
1.2. Определение интенсивности дыхания по количеству выделенной углекислоты.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует уяснить, что под интенсивностью дыха- ния понимают количество CO_2, выделенное единицей массы растения за единицу времени. Она зависит от возраста, интенсивности роста, органа, внешних и внут- ренних условий. Для определения интенсивности дыхания по количеству выде- ленного CO_2 в замкнутый сосуд помещают навеску исследуемого материала и оп- ределенное количество щелочи. Выделенный в процессе дыхания CO_2 реагирует со щелочью, в результате чего концентрация раствора уменьшается:

$Ba(OH)_2 + CO_2 = BaCO_3 + H_2O$

Через определенное время оставшуюся в колбе щелочь титруют:

$Ba(OH)_2 + H_2C_2O_4 = BaC_2O_4 + 2\,H_2O$

Сравнивают полученную величину с результатом титрования такого же ко- личества исходного раствора щелочи. Это необходимо для определения исходной концентрации щелочи и одновременно для учета того количества CO_2, которое содержалось в сосуде до опыта, а также поглощаемого щелочью во время откры- вания сосуда. Разность между результатом титрования содержимого контрольно- го и опытного сосудов прямо пропорциональна количеству выделяемого при ды- хании CO_2.

Продолжительность экспозиции зависит от размера навески и интенсивно- сти дыхания исследуемого объекта. Если время поглощения не велико, то раз- ность между результатами титрования $Ba(OH)_2$ в контрольной и опытных колбах будет не достоверной. И наоборот, если же в колбе окажется слишком мало щело-чи, то может произойти неполное поглощение CO_2. Желательно поэтому подоб- рать такую экспозицию, чтобы на связывание CO_2 было израсходовано 10-40 % щелочи.

В ходе работы навеску исследуемого материала (5-10 г.) помещают в мар- левый мешочек и прикрепляют его к пробке при помощи крючка, вставленного в пробку. Вносят в колбу 2 капли фенолфталеина и наливают 10 мл 0,1 н. $Ba(OH)_2$. Быстро опускают в колбу материал, плотно закрывают колбу пробкой и записы- вают время начала опыта.

В контрольную (пустую) колбу также наливают 10 мл 0,1 н. $Ba(OH)_2$ и 2 капли фенолфталеина, а потом плотно закрывают пробкой. Колбы с объектами, содержащими хлорофилл, на все время опыта помещают в темноту для исключе- ния процесса фотосинтеза. Время от времени колбы осторожно покачивают, что- бы разрушить пленку $BaCO_3$, препятствующую полноте поглощения CO_2 , не до- пуская попадания ни одной капли раствора на мешочек с материалом.

Через 1-2 ч вынимают материал, быстро закрывают колбу пробкой и отмечают время окончания опыта. Проводят титрование оставшейся щелочи, приливая че- рез отверстие в пробке 0,1 н. щавелевую кислоту до слабо-розовой окраски, исче-зающей от одной капли кислоты. Чтобы избежать уменьшения концентрации рас- твора из-за поглощения углекислоты воздуха, титрование проводят через резино- вую пробку с двумя отверстиями, одно из которых закрыто трубкой с натронной известью, а в другое плотно вставлен конец бюретки.

В контрольной колбе $Ba(OH)_2$ можно титровать через 20 минут после по- мещения в нее раствора (за это время колбу необходимо периодически взбалты- вать).

Результаты записывают в таблицу, делают вывод.

Определение интенсивности дыхания.

Вариант	Масса пробы, г	Коли-чест-во $Ba(OH)_2$ в колбе, мл	Продол-жи-тельность опыта, час	Пошло $H_2C_2O_4$, мл		Интен-сив-ность дыхания, мг/г час
				контроль	опыт	

Расчет интенсивности дыхания проводят по формуле:

$$X = \frac{(a - в)\ К\ 2{,}2}{mt},$$

где: а – количество $H_2C_2O_4$, пошедшее на титрование $Ba(OH)_2$ в контрольной колбе ,мл;

в – количество $H_2C_2O_4$, пошедшее на титрование $Ba(OH)_2$ в опытной колбе, мл;

К – поправка к титру $H_2C_2O_4$;

2,2 - количество мг CO_2, эквивалентное 1 мл 0,1 н. $H_2C_2O_4$;m – масса пробы, г;

t – продолжительность опыта, час.

ЗАДАНИЯ:

1. Ознакомиться с методом определения интенсивности дыхания по количеству выделенной углекислоты.
2. Определить интенсивность дыхания у растений на вариантах, предложенных преподавателем.
3. Выяснить, почему колбы с объектами содержащими хлорофилл необходимо на время опыта помещать в темноту.

Семинарское занятие

определение активности каталазы в растительных объектах (2 часа)1.План занятия

1.1. Ферменты дыхательного процесса

1.2. Каталаза, её температурный оптимум и активность в растительных объектах.

2.Методические рекомендации по подготовке

При окислении веществ в процессе дыхания в качестве побочного продукта образуется перекись водорода, оказывающая в высоких концентрациях токсиче- ское действие на цитоплазму. Каталаза разлагает перекись водорода на воду и молекулярный кислород:

каталаза

$$2\,H_2O_2 = 2\,H_2O + O_2$$

Для определения активности каталазы могут служить самые разнообразные растительные объекты. Каталаза принадлежит к ферментам с пониженнойтермоустойчивостью. Температурный оптимум ее лежит в пределах от 0 до 10°С.

В ходе работы берут 2 г листьев, растирают их в фарфоровой ступке с квар- цевым песком, заливают 50 мл воды и настаивают 30 минут. Жидкость отфильт- ровывают через складчатый фильтр. Для определения берут 2 пробы по 20 мл: одну пробу кипятят (5 минут от начала кипения), убивая фермент, и она служит контролем. После остывания контрольной пробы в обе колбочки прибавляют по20 мл воды и по 3 мл 1 %-ного раствора H_2O_2. Колбы оставляют стоять при ком- натной температуре 15 или 30 минут, после чего, одновременно, в обе колбы при- бавляют по 5 мл 10 %-ного раствора H_2SO_4. Перекись водорода, не разложенную каталазой, титруют 0,1 н раствором $KMnO_4$ до розовой окраски, исчезающей в те- чение минуты. Титрование идет по уравнению:

$2KMnO_4 + 5H_2O_2 + 4H_2SO_4 = 2KHSO_4 + 2MnSO_4 + 5O_2 + 8H_2O$

Активность каталазы выражается числом миллилитров 0,1 н. раствора $KMnO_4$. В контрольной пробе количество раствора $KMnO_4$, пошедшего на титро- вание, будет больше, чем в опытной. Активность каталазы определяется по раз- ности числа миллилитров раствора $KMnO_4$, пошедшего на титрование контроль- ной и опытной пробы.

Результат пересчитывают на 1 г листьев и на единицу времени (1 час) по сле-дующей схеме.

Определяем, какая навеска соответствует 20 мл вытяжки.

2 г - 50 мл

х г - 20 мл X = 0,8 г

Установим расход $KMnO_4$ на титрование при навеске равной 1 г по пропорции:

0,8 г - y_1 мл $KMnO_4$

1 г - y_2мл $KMnO_4$,

где y_1 – количество 0,1 н. $KmnO_4$, пошедшее на титрование при навеске 0,8 г;

y_2 – количество 0,1 н. $KmnO_4$, которое пойдет на титрование при навеске равной 1 г.

Полученные результаты умножаем на 2, если продолжительность опыта 30 минут,или же на 4, если продолжительность опыта 15 минут.
Результаты опыта записывают в таблицу и делают выводы.
Определение активности каталазы

Вариант	Количество 0,1 н раствора $KmnO_4$, пошедшее на титрование, мл		Активность каталазы, мл 0,1 н. раствора $KMnO_4$ на 1 г листьев в час.
	контрольная колба	опытная колба	

ЗАДАНИЯ:

1. Ознакомиться с функциями каталазы в растительных объектах.
2. Изучить метод определения активности каталазы в растительных объектах.
3. Определить активность и температурный оптимум каталазы в растительных объектах, предложенных преподавателем.

Семинарское занятие микрохимический анализ золы растений (2 часа)

1. План занятия

1.1. Содержание макро- и микроэлементов в растении.
1.2. Микрохимический анализ золы растений.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует знать, что в золе, полученной после сжигания растительного материала, содержится большое количество элементов. Это и макроэлементы и микроэлементы. Для изучения химического состава золы можно использовать микрохимический метод, для которого требуется небольшое количество материала. Микрохимический метод основан на использовании реактивов, образующих при взаимодействии с химических элементом кристаллы характер- ной формы, свойственной только этим солям, или дающих цветные реакции.
В ход работы готовят два раствора золы: в воде и в 10 %-ном растворе соля- ной кислоты. Для этого в фарфоровую чашечку помещают немного золы (1/4 $см^3$), приливают 2 мл растворителя и тщательно размешивают стеклянной палочкой. Полученные растворы отфильтровывают. Все реакции, кроме реакций на хлориды и реакции берлинской лазури проводят на предметном стекле. Тонкими стеклян- ными палочками наносят на стекло капли испытуемого раствора и реактива на расстоянии 2-3 мм друг от друга, затем соединяют их тонким дугообразным ка-

нальцем. В месте соединения произойдет реакция, а по краям канальца – быстрая кристаллизация продуктов реакции. Кристаллический осадок рассматривают под микроскопом.

В водном растворе обнаруживают растворимые в воде хлориды. Реактивом служит азотнокислое серебро, результат – белые хлопья хлорида серебра. Реак- ция:

$KCl + AgNO_3 = AgCl + KNO_3$

В вытяжке с соляной кислотой открывают:

Кальций. Реактив – 1 %-ный раствор серной кислоты. Выпадают пучки игольчатых кристаллов гипса. Реакция:

$CaCl_2 + H_2SO_4 = CaSO_4 + 2HCl$

Калий. Реактив – 1 %-ный раствор $PtCl_4$. Получается хлороплатинат калия, в виде желто-зеленых октаэдров и других кристаллов правильной системы. Реак- ция:

$$2\,KCl + PtCl_4 = K_2PtCl_6$$

Для обнаружения калия может быть использован раствор комплексной соли $Na_2PbCu(NO_2)_6$. При этом образуются свинцово-черные и темно-коричневые кристаллы свинцово-медного азотнокислого калия. Реакция:

$Na_2PbCu(NO_2)_6 + 2KCl = K_2PbCu(NO_2)_6 + 2NaCl$

3. Магний. Каплю испытываемого раствора сначала нейтрализуют аммиаком, а затем соединяют с каплей 1 %-го раствора фосфорнокислого натрия. Кристаллы фосфорно-аммиачно-магнезиальной соли имеют вид ящиков, крышек, звезд или крыльев. Реакция: $MgCl_2 + Na_2HPO_4 + NH_3 = NH_4MgPO_4 + 2NaCl$

4. Фосфор. Реактив – 1 %-ный раствор молибденовокислого аммония в 1 %-ном растворе азотной кислоты. Получается зеленовато-желтый скрытокристаллический осадок фосфорно-молибденового аммиака. Реакция:

$H_3PO_4 + 12(NH_4)_2MoO_4 + 21HNO_3 = (NH_4)_3PO_412MoO_3 + 21NH_4NO_3 + 12H_2O$

5. Сера. Реактив – 1 %-ный раствор азотнокислого стронция. Образуются мелкие закругленные кристаллы сернокислого стронция. Реакция:

$Na_2SO_4 + Sr(NO_3) = SrSO_4 + 2NaNO_3$

6. Железо. Реактив – 1 %-ный раствор железистосинеродистого калия (желтая кровяная соль). Открытие элемента проводят в фарфоровой чашке. Происходит характерное для реакции берлинской лазури посинение раствора:

$4FeCl_3 + 3K_4[Fe(CN)_6] = Fe_4[Fe(CN)_6]_3 + 12KCl$

В ходе работы зарисовывают соответствующие кристаллы и отмечают, какие элементы встречаются в золе. Результаты записывают в таблицу, делают выводы.

Наличие химических элементов в золе растений

№ п/п	Химический элемент	Отметка о наличии	Рисунок кристалла	Примечание

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить принцип микрохимического анализа золы растений.

2. Определить основные макро- и микроэементы, содержащиеся в золе растений.

Семинарское занятие
определение объема, общей и рабочей адсорбирующей поверхностикорневой системы (2 часа)

1. План занятия

1.1. Объем, общая и рабочая адсорбирующие поверхности корневой системы, методы их определения.

1.2.Связь продуктивности растений с физиологической активностью корневой системы.

2.Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует знать, что исследованиями выявлена очень вы- сокая пластичность корневой системы, которая выражается в варьировании ее размеров и формы за счет корней разныхпорядков ветвления. Один и тот же вид растений в различных условиях формирует разные корневые системы, причем часто наблюдается горизонтальный или даже направленный вверх рост корней. Пластичность корневой системы является основой приспособления растений к разнообразным почвенным условиям, определяющим поступление воды и мине- ральных элементов в растение. Именно в этом и заключается значение определе- ния объема корневой системы. Один из методов определения этого показателя – при помощи специального объемомера.Использование этого прибора, предло- женного Д.А.Сабининым и И.И.Колосовым, позволяет повысить точность опре- деления объема корневой системы по сравнению с методом, основанном на вы- теснении воды из сосуда при погружении в него корней. Прибор состоит из стек- лянного цилиндра, нижняя часть которого вытянута в трубку, соединенную рези- новой трубкой с градуированной пипеткой, имеющей цену деления в 0,01 – 0,02 мл. Объем стеклянного цилиндра подбирают по размеру корневой системы. Ци- линдр укрепляют в штативе вертикально, а градуированную пипетку – под не- большим углом к горизонтальной плоскости. Чем меньше диаметр цилиндра, тем чувствительнее прибор. Кроме того, чувствительность прибора определяется уг- лом наклона пипетки: чем меньше угол, тем больше чувствительность.

При погружении в воду корней растений уровень жидкости в цилиндре по- вышается, вызвав сдвиг мениска в пипетке. Объем корневой системы определяют по количеству воды, способной вызвать аналогичный сдвиг мениска в пипетке.

В ходе работы для определения берут корни растений, выращенных в вод- ной культуре, или корни, извлеченные из почвы и тщательно отмытые от комоч- ков почвы. Если исследуются проростки злаков, то с них срезают остатки зерно- вок.

Собирают прибор, тщательно промывают внутренние поверхности свеже-приготовленной хромовой смесью с водой и заполняют его кипяченой водой. Уровень жидкости в цилиндре должен быть на 2-3 см ниже верхнего края. Пипет- ку устанавливают натакой высоте, чтобы мениск воды показался у края градуиро-ванной части пипетки.

Берут несколько растений (от 5 до 30 шт.) и собирают их в пучок так, чтобы корневые шейки находились на одном уровне. Укрепляют пучок с помощью ваты в отверстие разрезанной пополам пробки и перевязывают обе половинки пробки ниткой. Удаляют с корней капли воды влажной фильтровальной бумагой.

Отмечают исходное положение мениска в пипетке (положение 1), погружают вцилиндр корневую систему и отмечают второе положение мениска (положение 2). Вынимают корни из цилиндра и переносят их в стакан с водой. Доливают в цилиндр столько воды, чтобы мениск занят положение 1 (объем воды, израсходо- ванный для этой цели, не учитывается). Осторожно, по каплям, добавляют воду избюретки до тех пор, пока мениск в пипетке не дойдет до положения 2. Объем прилитой воды будет равен объему измеряемой корневой системы. Определение объема повторяют 2-3 раза и находят среднюю величину.

Результаты записывают в таблицу, делают выводы.

Определение объема корневой системы

Вариант	Количест-во расте-ний	Повтор - ность	Положение мениска		Количе-ство при-ли-той воды, мл	Объем корневой системы одного растения, мл
			1	2		

Поглощающая поверхность корней - одна из важнейших характеристик кор- невой системы. Вещества не только адсорбируются поверхностью корня, но и де-сорбируются. Размеры десорбции более значительны на тех участках корня, где отсутствует или замедлен процесс транспорта веществ внутрь него. В качестве поглощаемого вещества, которое легко определить колориметрически, использу- ют метиленовую синюю. При мономолекулярной адсорбции 1 мг метиленовой синей покрывает 1,05 $м^2$ поверхности адсорбента.

Метиленовая синяя проникает кклетки эпидермиса в течение 90 с. При дву- кратном погружении корней (каждый раз по полторы минуты) в раствор метиле- новой синей происходит адсорбция красителя на деятельной и недеятельной по- верхности корней. При третьем погружении корня в раствор метиленовая синяя поглощается только деятельной (рабочей) поверхностью корневой системы.

В ходе работы в три бюкса наливают 0,0003 н. раствор метиленовой синей, объем которого должен быть примерно в 10 раз больше объема корневой систе- мы. В четвертый бюкс наливают раствор $CaCl_2$. Корни растений обсушивают фильтровальной бумагой и последовательно погружают в три бюкса с раствором метиленовой синей на полторы минуты в каждый. После каждого погружения

дают возможность раствору красителя стечь в тот же бюкс, из которого вынуты корни. Уменьшение концентрации метиленовой синей определяют, сравнивая найденную для каждого бюкса концентрацию после погружения корней сисход- ной, то есть с 0,0003 н. раствором. Чтобы повысить точность определения, перед установлением концентрации метиленовой синей растворы в бюксах и исходный- раствор разбавляют в 10 раз (1 часть раствора + 9 частей дистиллированной во- ды).

По количеству поглощенной метиленовой синей в первых двух бюксах рас- читывают общую адсорбирующую поверхность корней, по ее количеству, погло- щенному в третьем бюксе, - рабочую адсорбирующую поверхность. Разница ме- жду общей и рабочей адсорбирующими поверхностями дает представление о не- деятельной поверхности корней. Путем деления общей и рабочей поверхности на объем корней находят удельную адсорбирующую поверхность корней.

Окрашенные корни, после извлечения из третьего бюкса, промывают водой и помещают в бюкс с $CaCl_2$. Метиленовая синяя, несущая положительный заряд, в результате обменной адсорбции ионов Ca^{2+} выделяется из корней и окрашивает раствор в синий цвет.

Концентрацию метиленовой синей определяют колориметрически на фото- электроколориметре. Калибровочный график для количественного определения метиленовой синей готовят заранее. Концентрация 0,0003 н. раствора соответст- вует 112 мг метиленовой синей на 1 литр. Результаты опыта записывают в табли- цу и делают выводы.

Определение адсорбирующей поверхности корней

Вариант	Номер бюкса	Объем раствора метиленовой синей в бюксе, мл	Масса метиленовой синей в бюксе, мг			Адсорбирующая поверхность, $м^2$		
			до погружения корней	после погружения корней	поглощенной	общая	рабочая	недеятельная
Контроль	1							
	2							
	3							
Опыт	1							
	2							
	3							

ЗАДАНИЯ:

1. Выяснить**,** как различаются различные части корневой системы по погло- тительной способности и как связана продуктивность растений с физиологиче- ской активностью корневой системы.

2. Изучить методы определения объема, общей и рабочей адсорбирующей поверхности корневой системы.
3. Определить объем, общую и рабочую адсорбирующую поверхность корневой системы у различных растительных объектов, предложенных преподавателем.

Семинарское занятие
определение зон роста и интенсивности ростовых процессов в органах растений (2 часа)1.План занятия

1.1. Верхушечная меристема и её свойства.
1.2. Интенсивность ростовых процессов в органах растений.

2.Методические рекомендации по подготовке

Рост корней и стебля в длину происходит за счет деятельности верхушечной меристемы. Клетки последовательно проходят три фазы: деления, растяжения, дифференцировки. Самое значительное увеличение размеров наблюдается во вто-рой фазе роста клеток.
Для изучения ростовых процессов широко используется метод нанесения ме-ток на поверхность органа через одинаковые расстояния. При росте органа рас- стояния между метками увеличиваются и могут быть использованы для характе- ристики интенсивности роста разных участков растущей зоны органа.
В ходе работы отбирают наиболее прямые и здоровые проростки гороха или кукурузы с корнями длиной 2-3 см. Кусочками фильтровальной бумаги осторож- но удаляют влагу с поверхности корешков и наносят с помощью заостренной па- лочки метки тушью: подкладывают под корешок полоску миллиметровой бумаги делают первую метку на расстоянии 1 мм от конца корня, а следующие - через каждые 2 мм (достаточно нанести 10 меток). Проростки тотчас же помещают в сосуд с влажными опилками, который ставят в термостат. Просматривают корни через сутки и отмечают расхождение меток. Если метки, растянувшись при росте, превратились в полоски, то измерения проводят с их середины. Вычисляют при- росты для каждого участка, вычитая из полученных величин исходное расстояние между метками. Результаты записывают в таблицу, считая участки корня снизу вверх (за первый участок принимают расстояние от кончика корня до первой метки). На основании полученных средних данных строят график, где по оси абс- цисс откладывают номера участков корня, а по оси ординат – приросты. Делают выводы. Зарисовывают корни с метками в начале опыта и в конце, обозначив на втором рисунке зоны деления, растяжения и дифференцировки.
Определение интенсивности ростовых процессов корня

Корешки	Прирост участков корня, мм

	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2								
3								
Среднее								

Для определения зоны роста стебля наносят на подсемядольное колено не- скольких проростков метки тушью на расстоянии 2 мм одна от другой, начиная от верхушки. Измерения и определение зон роста стебля проводят аналогично опре- делению зон роста корней. Результаты заносят в таблицу.

Определение интенсивности ростовых процессов стебля

Стебли	Прирост участков стебля, мм							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1								
2								
3								
Среднее								

Сопоставляют размеры растущей зоны корня и стебля, делают выводы.

ЗАДАНИЯ:

1. Выявить, какие зоны роста выделяют на корнях и стеблях.
2. Определить интенсивность ростовых процессов в зонах роста корней и стеблей.

Семинарское занятие

влияние гетероауксина на рост корней (2 часа)1.План занятия

1.1. Верхушечная меристема и её свойства.
1.2. Интенсивность ростовых процессов в органах растений.

2.Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует знать, что ауксины – это фитогормоны преиму- щественно индольной природы – индолилуксусная кислота (ИУК) и ее производ- ные, которые продуцируются растущими верхушками (апексами) стеблей и кор- ней и перемещаются в зону растяжения клеток, усиливая рост стеблей, листьев и корней. Чувствительность корней к ауксину выше чем стеблей.

В последнее время все большее практическое применение получают синте- тические препараты – аналоги фитогормонов. К таким препаратам относится ге- тероауксин ($C_{10}H_9O_2N$– β-индолилуксусная кислота).

В ходе работы берут 5 чашек Петри, нумеруют их, на дно помещают фильтровальную бумагу по размеру чашки. В четыре чашки наливают по 10 мл раство- ра гетероауксина разной концентрации: 0,01; 0,001; 0,0001; 0,00001 %. В пятую, которая служит контролем, наливают 10 мл дистиллированной воды. Помещают в каждую чашку по 10 семян (по возможности одинаковых), чашки закрывают крышками и ставят в темное место. Через 5-7 дней измеряют длину корешковвсех проростков. Результаты измерений заносят в таблицу, делают вывод о влия- нии концентрации гетероауксина на рост корней.

Влияние концентрации гетероауксина на рост корней

№ чашки	Концентрация раствора гете- ро- ауксина, %	Общая длина корней 10 проростков, см	Длина корешков 1 проростка, см	Длина корешков, % к контролю
1	0,01			
2	0,001			
3	0,0001			
4	0,00001			
5	0			

ЗАДАНИЯ:

1. Выявить влияние гетероауксина на рост корней растения.
2. Выявить, какие соединения относят к синтетическим аналогам фитогормонов и для чего они используются.

Семинарское занятие

изучение защитного действия сахаров на протоплазму (2 часа).

1. План занятия

1.1. Действие отрицательных температур на клетки растений.
1.2. Защитное действие сахаров на протоплазму

2.Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует уяснить, что при действии отрицательных тем- ператур в межклетниках образуется лед, который, оттягивая на себя воду, обезво- живает протоплазму, что может привести к коагуляции ее белков. Кристаллы льда, образующиеся непосредственно в клетках, оказывают механическое воз- действие, в результате которого нарушается внутренняя структура протопласта и может наступить его гибель. Скорость отмирания протопласта клеток зависит как от температуры и времени экспозиции, так и от водоудерживающей способности самой клетки. Увеличение количества сахаров в зимующих органах растений по- вышает водоудерживающую способность тканей.

В ходе работы из поперечного среза красной столовой свеклы толщиной 0,5 см при помощи пробочного сверла делают высечки. Тщательно ополаскивают их

водой и помещают в три пробирки по 3-4 высечки в каждую. В первую пробирку наливают 5 мл дистиллированной воды, во вторую – 5 мл 0,5 М раствора сахаро- зы, в третью - 5 мл 1,0 М раствора сахарозы. Пробирки на 20 минут помещают в охладительную смесь, состоящую из трех частей льда или снега и одной части NaCl. Затем пробирки вынимают из охладительной смеси и размораживают в ста- кане воды комнатной температуры.

Отмечают различия в интенсивности окрашивания жидкостей в пробирках. Из анализируемых вытяжек готовят тонкие срезы и рассматривают их под микро- скопом при малом увеличении в капле того же раствора, в котором они находи- лись. Подсчитывают общее число клеток в одном поле зрения и число обесцве- ченных клеток, из которых вышел антоциан. Результаты опыта заносят в таблицу, делают выводы.

Определение защитного действия сахаров на протоплазму

Условия	Число клеток в поле зрения микроскопа		Отношение числа окра- шенных кле- ток к общему их числу	Вывод
	всего	окрашенных		
Вода				
Сахароза, 0,5 М				
Сахароза, 1,0 М				

ЗАДАНИЯ:

1. Выяснить, что происходит в клетках при воздействии отрицательных тем- ператур.
2. Изучить защитное действие сахаров на протоплазму.

Семинарское занятие

определение температурного порога коагуляции цитоплазмы (2 часа)1.План

занятия

1.1. Действие высокой температуры на растительные клетки.
1.2. Температурный порог коагуляции цитоплазмы.

2.Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует понимать, что для характеристики жаростойко- сти растений можно использовать температурный порог коагуляции белков цито- плазмы. Температура, при которой в течение 10 минут происходит их полная коа- гуляция, считается условной границей жаростойкости растений. Гибель клеток устанавливается по потере ими способности плазмолизироваться. Чем выше тем-

пература, при которой происходит гибель всех клеток тем жароустойчивее расте-ние
*В ходе работы г*отовят 12 срезов эпидермиса листа исследуемого растения и помещают по два среза в пробирки с небольшим количеством воды. Нагревают в большой колбе воду. Смешивая горячую воду с холодной, в шести химических стаканах готовят водяные бани с температурой 48, 50, 52, 56 и 58 ^{0}С. Одновре- менно погружают в водяные бани пробирки со срезами, поддерживая установ- ленную температуру путем осторожного подливания в стаканы горячей воды. Че- рез 10 минут срезы извлекают из пробирок и переносят на предметные стекла с соответствующими надписями. Если клетки не содержат пигментов, их окраши- вают, выдержав в растворе нейтрального красного в течение 5-10 минут, затем удаляют раствор краски с помощью фильтровальной бумаги, наносят на срезы по капле 1М раствора сахарозы и через 15 – 20 минут рассматривают в микроскоп.
Результаты заносят в таблицу, делают выводы.

Наличие плазмолиза в клетках эпидермиса листа

Вариант	Температура , ^{0}С					
	48	50	52	54	56	58

ЗАДАНИЯ:

1. Дать понятие температурного порога коагуляции цитоплазмы.
2. Определить температурный порог коагуляции цитоплазмы у различных сельскохозяйственных растений.

Семинарское занятие
оценка засухоустойчивости растений по соотношению различных форм во- ды в листьях (2 часа).

1. План занятия:

1.1. Действие высокой температуры на растительные клетки.
1.2.Связь засухоустойчивости с содержанием различных форм воды в рас- тениях.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении данной темы следует уяснить, что способность тканей расте- ния удерживать воду характеризуют и по состоянию воды, условно разделяя ее на свободную и связанную. Чем больше связанной воды, тем выше водоудержи-

вающая способность, тем устойчивее к засухе сорт. Содержание связанной воды обычно определяют с помощью рефрактометра по изменению концентрации гипертонического раствора сахарозы после пребывания в нем листьев.

*В ходе работы в*звешивают стеклянные бюксы (число их определяется чис- лом повторностей) и помещают в них 1,5 мл 25 %-ного раствора сахарозы. Затемих снова взвешивают и в раствор сахарозы погружают на 2 часа высечки из сред- ней части листьев (для пшеницы 40-50 шт диаметром 5-7 мм, для кукурузы 20 штдиаметром 9-12 мм). После этого взвешивают бюкс вместе с сахарозой и высеч- ками, содержимое перемешивают, высечки вынимают и определяют на рефракто- метре концентрацию раствора. Параллельно, высушиванием при 105°С, устанав- ливают общее количество воды в растительном материале.

Расчет общего количества воды (Н), % от сырой массы:

Вариант	Повторность	Масса бюкса, г			Общее количество воды, %
		пустого	с сырой навеской	с сухой навеской	

Расчет общего количества воды проводят по формуле:

$$H = \frac{б - в}{б - а} \cdot 100\ \%,$$

где: а- масса пустого бюкса, г; б- масса бюкса с сырой навеской, г; в- масса бюкса с сухой навеской, г; (б – а) - масса сырой навески, г; (б – в) - масса воды в навеске, г.

Расчет количества свободной воды.

Вариант	Повторность	Содержание сахарозы, %		Масса бюкса, г		
		до опыта	после опыта	пустого	с раствором	с раствором и высечками

Если А - содержание сахарозы в исходном растворе (до опыта), %; Б - содер- жание сахарозы в опытном растворе (после опыта), %; В - масса пустого бюкса, г;Г- масса бюкса с раствором, г; Д- масса бюкса с раствором и высечками, г, то то- гда: (Г-В) - масса исходного раствора, г; (Д- Г) - масса высечек, г.

Массу сахара в исходном растворе (Х) находят по формуле:

$$X = \frac{А\ (Г - В)}{100},\ г$$

Массу опытного раствора (У) находят по процентному содержанию и массе сахара в нем. Процентное содержание сахара определяют с помощью рефракто- метра, масса сахара остается прежней (той же что и в исходном растворе).

$$У = \frac{А\ (Г - В)}{Б},\ г$$

Количество отнятой из высечек воды (свободной):

$$\frac{А(Г - В)}{Б} - (Г - В) = \frac{А(Г - В) - Б(Г - В)}{Б} = \frac{(А - Б)\ (Г - В)}{Б}$$

Количество свободной воды (X_1), % от сырой массы :

$$X_1 = \frac{(А - Б)\ (Г - В)}{100Б\ (Д - Г)}$$

Расчет количества связанной воды (V):

$$V = \frac{100\ (б - в)}{б - а} \cdot \frac{100\ (А - Б)\ (Г - В)}{Б\ (Д - Г)},\ \%\ от\ сухой\ массы.$$

Данные заносят в таблицу, делают выводы.

Соотношение различных форм воды в листьях растений

Вариант	Повторность	Содержание воды в листьях, %		
		общей	свободной	связанной

ЗАДАНИЯ:

1. Изучить метод оценки засухоустойчивости растений по соотношению различных форм воды в листьях.

2.Изучить сравнительную засухоустойчивость разных растений по соотношению различных форм воды в листьях.

Семинарское занятие определение жаростойкости растений (2 часа).

1. План занятия:

1.1. Жаростойкость растений.

1.2. Оценка различных видов растений по жароустойчивости.

2. Методические рекомендации по подготовке

При изучении темы следует учитывать, что повышение температуры выше оптимальной в растениях нарушает обмен веществ. При высоких температурах

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Факультет среднего профессионального образования

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ ПО ДИСЦИПЛИНЕ

ОП.01 БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Специальность 35.02.12 Садово-парковое и ландшафтное строительство

Форма обучения очная

Оренбург 2023 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение..... 3
1. Организация самостоятельной работы..... 3
1.1. Организационно-методические данные дисциплины..... 3
1.2. Рекомендуемая литература 4
2. Методические указания по подготовке реферата.....4

Введение

Самостоятельные работы студентов проводятся с целью:
Способствования приобретению студентами глубоких и прочных знаний, развитию у них познавательных способностей, формированию умения самостоятельно приобретать, расширять и углублять знания, применять их на практике.
Удовлетворения основным принципам доступности и систематичности, связи теории с практикой, сознательной и творческой активности, принципу обучения на высоком научном уровне.
Обеспечение разнообразия работ по учебной цели и содержанию, чтобы обеспечить формирование у студентов разнообразных умений и навыков.
Углубления и расширения теоретических знаний
Формирование умений использовать нормативную справочную документацию и специальную литературу.
Развития познавательных способностей и активности студентов, их творческой инициативы, самостоятельности, ответственности и организованности.
Формирования самостоятельного мышления, способности к саморазвитию исамореализации
Развития исследовательских умений и способствует развитию творческого подхода к решению проблем теоретического и профессионального уровня.
Самостоятельная работа помогает формировать у студента способности к творческому применению полученных знаний, адаптации к профессиональной деятельности.
Цель методических рекомендаций – помочь студенту в изучении курсов основных профессиональных дисциплин.
Эффективность самостоятельной работы достигается, если она является одним из составных, органических элементов учебного процесса, и для неё предусматривается специальное время на каждом уроке, если она проводится планомерно и систематически,а не случайно и эпизодически.
Затраты времени при подготовке реферата зависят от сложности материала по теме, индивидуальных особенностей студента и определяются преподавателем. Ориентировочное время на подготовку одного реферата 1,5-2,5 часа.

1. Организация самостоятельной работы

1.1. Организационно-методические данные дисциплины

№ п.п.	Наименование тем	Количество часов по видам самостоятельной работы				
		подго-товка курсовой работы (проекта)	подго-товка рефера-тов (эссе)	индивид. домаш-ние задания	изучение отдель-ных вопросов	подго-товка к заня- тиям
1	2	3	4	5	6	7
1 семестр						
1	Изучение жизненного цикла и дифференцировка клеток растений		2			
2	Изучение основных представителей подцарства Сосудистые споровые растения		2			
3	Изучение первичного и вторичного строения корня, строение корнеплодов и других метаморфозов побега, стеблей, листьев и корня		2			

4	Гомеостаз, его значение для функционирования биологической системы		2			
5	Устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды		2			

1.2 Рекомендуемая литература

Основная литература:

1. Хромова, Т. М. Ботаника с основами физиологии растений : учебник для спо / Т. М. Хромова. — Санкт-Петербург : Лань, 2022. — 380 с. — ISBN 978-5-8114-8457-7. // Лань : электронно-библиотечная система. — URL: https://e.lanbook.com/book/193285.
2. Суделовская, А. В. Ботаника и физиология растений : учебное пособие для спо / А. В. Суделовская. — Санкт-Петербург : Лань, 2022. — 140 с. — ISBN 978-5-8114-8088-3. // Лань : электронно-библиотечная система. — URL: https://e.lanbook.com/book/187553.

Дополнительная литература:

1. Найда, Н. М. Электронный атлас по анатомии и морфологии растений / Н. М. Найда. — Санкт-Петербург :СПбГАУ, 2014. — 88 с. // Лань : электронно-библиотечная система. — URL: https://e.lanbook.com/book/162730
2. Ботаника. Систематика растений и грибов. Практикум : учебное пособие для спо / И. А. Савинов, Е. В. Соломонова, Е. Ю. Ембатурова, Т. Д. Ноздрина. — Санкт-Петербург :Лань, 2022. — 80 с. — ISBN 978-5-8114-9066-0. // Лань : электронно-библиотечная система. — URL: https://e.lanbook.com/book/208523
3. Имескенова, Э. Г. Ботаника с основами физиологии растений / Э. Г. Имескенова, М. В. Казаков, В. Ю. Татарникова. — 2-е изд., стер. — Санкт-Петербург : Лань, 2022. — 196 с. — ISBN 978-5-507-44965-1. // Лань : электронно-библиотечная система. — URL: https://e.lanbook.com/book/250820

2. Методические указания по подготовке рефератовТемы рефератов

Тема 1.1. Введение в ботанику. Растительная клетка:
Изучение основных постулатов клеточной теории и истории изучения клетки.Жизненный цикл и дифференцировка клеток.

Тема 5.1. Физиология растений как наука. Структурная организация, свойства растительной клетки
Гомеостаз, его значение для функционирования биологической системы

Рефератом следует считать краткое изложение в письменном виде содержания и результатов индивидуальной учебно-исследовательской деятельности. Реферат имеет регламентированную структуру, содержание и оформление.
Реферат должен обладать следующими признаками:

- семантическая адекватность первоисточнику;
- максимальная полнота и точность изложения содержания при небольшом объеме полученного текста;
- объективность в передаче содержания первоисточника;
- авторизованность в передаче информации. (Реферирующий раскрывает содержание первоисточника со своей точки зрения. Используемые цитаты вносятся в текст без искажения, заключаются в кавычки обязательно со ссылкой на источник);
- постоянная устойчивая структура.

Реферат представляет собой самостоятельный анализ опубликованной литературы по проблеме, то есть систематизированное изложение чужих обнародованных мыслей со ссылкой на первоисточник и, в обязательном порядке, с собственной оценкой изложенного материала.
Цель написания рефератов.
Подготовка и написание реферата имеет целью расширить, систематизировать и закрепить полученные обучающимися теоретические знания в области изучаемыхпредметов.
Задачи написания рефератов:

- систематизировать навыки критического анализа и оценки современных научных достижений;
- закрепить приобретаемые обучающимися умения поиска необходимой информации;
- систематизировать навыки быстрого ориентирования в современной классификации источников;
- выработать адекватное понимания прочитанного, выделение главного и его фиксации - составление конспекта;
- расширить навыки научного исследования, письменного изложения теоретических вопросов и обобщения реальных фактов;
- способствовать формированию у обучающихся научного мировоззрения, методического мышления и практического действия.

Оформление реферата.
Структура реферата включает в себя:
Титульный лист с указанием министерства принадлежности образовательной организации, название образовательной организации, кафедры, тема реферата, исполнителя (обучающегося), преподавателя, которому сдана работа на проверку, дата сдачи работы;
Оглавление с указанием плана работы, который должен содержать введение, название основных разделов (глав, параграфов) работы, заключение, список использованной литературы и нумерации страниц;
Введение, в котором определяется цель и задачи исследования, представленного в реферате, его актуальность, теоретическое и практическое значение, степень разработанности выбранной темы, используемая теоретико-методологическая,концептуальная и источниковедческая база;
Основная часть, в которой раскрывается основное содержание плана.
Текст должен содержать разделы (главы), количество и название, которыхопределяются автором и преподавателем. Обычно в реферате выделяют 2-4 параграфа.Подбор материала направлен на рассмотрение и раскрытие основных положенийвыбранной темы. Обязательным являются ссылки на авторов, чьи позиции, мнения,информация использованы в реферате. Цитирование и ссылки не должны подменятьпозиции автора реферата. Объемные отступления от темы, несоразмерная растянутостьотдельных параграфов рассматриваются в качестве недостатков основной части реферата. Таблицы и графические объекты, необходимые для раскрытия темы, могут помещаться непосредственно в текст основной части реферата, если их объем не являетсячрезмерным. Основная часть реферата, помимо почерпнутого из разных источниковсодержания, должна включать в себя собственное мнение обучающегося исформулированные выводы по завершению каждого параграфа, опирающиеся на приведенные факты. Указанные выводы рекомендуется начинать со слов «таким образом», «суммируя вышеизложенное», «итак» и т.п.;

Заключение, где формируются доказательные выводы на основании содержания исследуемого автором материала;
Список использованной литературы и других источников к реферату (не менее 7- 10 источников) оформляется в алфавитной последовательности в соответствии с ГОСТ 7.1-2003 «Библиографическая запись, библиографическое описание документа. Общие требования и правила составления» и ГОСТ 7.82-2001 «Библиографическая запись.
Библиографическое описание электронных ресурсов. Общие требования и правила составления». В него вносится весь перечень изученных в процессе написания реферата: статей, учебных пособий, Интернет-ресурсов, справочников и др. В нем указываются: фамилии автора, инициалы, название работы, место и время её публикации. Он не должен быть слишком обширным, однако его не обязательно ограничивать включением только тех источников, из которых приведены цитаты.
Приложения. В реферате могут быть использованы приложения (копии архивных документов, фотографии, схемы, образцы документов, таблицы, графики и т.д.), иллюстрирующие излагаемый материал. Приложение создается обучающимся в том случае, если оно дополняет содержание основных проблем темы.
Сдаваемые на проверку рефераты должны быть тщательно оформлены. Если в работе приводятся материалы, цитаты, данные, идеи, заимствованные из других источников, то необходимо делать ссылки (сноски) на первоисточник. Это может быть внутритекстовая, подстрочная или затекстованая ссылка. Как правило, используются подстрочные ссылки, помещаются внизу страницы, затекстовые, выносятся либо в конец каждого раздела, главы, либо в конец всей работы, но с разбивкой на главы.
Нумерация подстрочных ссылок может быть как сквозной, в порядке последовательности (1,2,3...20 и т.д.), так и по главам (разделам) отдельно.
Ссылки печатаются через 0,5 интервала.
Цитаты приводятся для подтверждения рассматриваемых в реферате положений. В тексте должны сохраняться все особенности документа, из которого они взяты (орфография, пунктуация). Необходимо стремиться к тому, чтобы цитаты были короткими, но без искажения смысла слов цитируемого автора.
Текст работы должен быть распечатан на принтере на одной стороне белого листа бумаги формата А4 через 1,5 интервала, шрифтом Times New Roman, размер 14.
Каждая страница текста и приложений должна иметь поля:

- левое - 25 мм,
- правое - 10 мм,
- верхнее и нижнее по 20 мм.

Заголовки отделяются от основного текста пробелами в 1,5 интервала снизу, шрифт Times New Roman, размер 12-14, полужирное начертание. Нумерация страницпроизводится последовательно с титульного листа и оглавления работы, при этом номера страниц проставляются с 3-ей страницы (с введения) внизу посередине страницы.
Абзацы в реферате должны быть правильно определены, каждый из них, как правило, указывает на начало новой мысли автора. Отступы всех абзацев должны быть по всей работе одинаковые и соответствовать 1,5 см.
Объем реферата составляет не менее 25 машинописных страниц без учета приложений: введение - 1-2 страницы, основная часть - 10-12 страниц, заключение - 1-2 страницы, список литературы - 1 страница.
Подготовленная работа сдается на кафедру или преподавателю. Она должна быть подписана обучающимся на последней странице. При невыполнении обучающимся требований к научному уровню, содержанию и оформлению реферата, преподаватель имеет право возвратить работу для доработки устранения недостатков.

резко повышается проницаемость цитоплазматических мембран, а затем наступа- ет коагуляция белков и отмирание клеток.

Если подвергнуть лист действию высокой температуры, а затем погрузить в слабый раствор соляной кислоты, то поврежденные и мертвые клетки побуреют вследствие свободного проникновения в них кислоты, при действии которой произойдет превращение хлорофилла в феофитин, тогда как неповрежденные клетки останутся зелеными. Чем сильнее будет поврежден лист, тем скорее и в большем количестве появляются бурые пятна от образовавшегося феофитина.

У растений, имеющих кислый клеточный сок, образование феофитина может произойти и без обработки соляной кислотой, так как при нарушении полупроницаемости тонопласта органические кислоты проникают из клеточного сока в цитоплазму и вытесняют магний из молекулы хлорофилла.

В ходе работы нагревают водяную баню до 40^0С, погружают в нее по 5 ли- стьев исследуемых растений и выдерживают листья в воде в течение 30 минут, поддерживая температуру на уровне 40^0С. Затем вынимают по одному листу каждого вида растений и помещают их в чашку Петри с холодной водой. Поднимают температуру в водяной бане до 45^0С и через 10 минут после этого извлекают еще по одному листу и переносят их в новую чашку с холодной водой. Таким же обра- зом берут пробы при 50, 55 и 60^0С.

После охлаждения образцов, воду в чашках Петри заменяют 0,2 н. солянойкислотой и через 20 минут учитывают степень повреждения листьев по количест-ву появившихся бурых пятен. Результаты заносят в таблицу, обозначив отсутст- вие побурения знаком «-», слабое побурение – «+», побурение более 50% площа-ди листа – «+ +», сплошное побурение – «+ + +».

Определение степени повреждения листьев

Вариант	Степень повреждения листьев при воздействии температурой				
	40^0С	45^0С	50^0С	55^0С	60^0С

Делают выводы о степени жаростойкости исследуемых растений.

ЗАДАНИЯ:

ний.

2.Изучить принципы, лежащие в основе определения жаростойкости расте-

2.Провести сравнительную оценку жаростойкости различных растений.