

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
ИМ. К.А. ТИМИРЯЗЕВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ОДОБРЕНО
Ученым советом ИФР РАН
Протокол № 2 от « 01 » марта 2022 г.

УТВЕРЖДАЮ
Директор ИФР РАН
д.б.н., чл.-корр. РАН
Лось Д.А.
« 01 » марта 2022 г.



ПРОГРАММА
КАНДИДАТСКОГО ЭКЗАМЕНА ПО СПЕЦИАЛЬНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ
«ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ»

по программе подготовки научных и научно-педагогических кадров в
аспирантуре
группа научных специальностей 1.5 Биологические науки
научная специальность 1.5.21 Физиология и биохимия растений

Москва – 2022

Введение

I. Основные компоненты растительного организма и их функции.

1. Углеводы.
2. Липиды.
3. Аминокислоты и белки.
4. Пуриновые и пиримидиновые основания. Нуклеиновые кислоты.
5. Вещества специализированного обмена растений (вторичные метаболиты).
6. Ферменты и механизмы их действия.

II. Растительная клетка.

III. Биоэнергетика растений.

IV. Биохимия метаболизма и физиологические процессы.

1. Фотосинтез.
2. Дыхание.
3. Водный обмен растений.
4. Минеральное питание.
5. Дальний транспорт веществ. Круговорот веществ в растениях.
6. Рост и развитие растений.

V. Системы регуляции физиологических процессов.

VI. Использование трансгенных растений для изучения регуляции роста и развития.

VII. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам.

VIII. Взаимодействие процессов, их интеграция и согласованное функционирование органов. Основная учебная литература.

Введение.

Объекты биохимии и физиологии растений – эукариотические фототрофные организмы. Уникальные особенности растительного организма: фото- и автотрофность. Автотрофность в отношении усвоения минеральных элементов. Специфика обмена зеленых растений по сравнению с другими организмами. Космическая роль зеленого растения. Значение фотоавтотрофов в создании и поддержании газового состава атмосферы, водного, почвенного и климатического режима на планете. Организация и координация функциональных систем зеленого растения. Физико-химический, экологический и эволюционный аспекты. Методологические основы исследований в биохимии и физиологии растений. Специфические методы биохимии и физиологии растений. Сочетание различных уровней исследования (субклеточный, клеточный, организменный, биоценотический) в биохимии и физиологии растений. Физиология и биохимия растений – теоретическая основа растениеводства и новых отраслей биотехнологии.

I. Основные компоненты растительного организма и их функции.

1. Углеводы.

Особенности состава и метаболизма углеводов растений. Моносахариды, их структура и взаимопревращения, основные представители. Моносахара как субстраты для синтеза других веществ. Фосфорные эфиры сахарозы и нуклеозиддифосфаты – активированные формы углеводов. Взаимопревращения моносахаридов, эпимеризация, альдо-кетозомеризация, фосфомутазные реакции. Транскетолазные и трансальдолазные реакции. Олигосахариды, их состав, структура, основные представители. Сахароза; локализация ее синтеза и функции. Роль сахарозы в биосинтезе целлюлозы. Сахара из семейства раффиноз. Полисахариды: состав, типы связей, ветвление. Полисахариды запасные и структурные. Структура и синтез крахмала: амилоза и амиллопектин. Образование крахмальных зерен в запасяющих органах. Пути деградации крахмала (гидролиз, фосфоролит). Полифруктаны. Целлюлоза. Гликаны клеточной стенки. Пектиновые вещества.

2. Липиды.

Общие свойства липидов, классификация, номенклатура. Насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты: классификация, синтез, катаболизм и функции. Особенности строения ненасыщенных жирных кислот растений. Роль десатураз в поддержании текучести растительных мембран. Редкие жирные кислоты. Триацилглицериды и их функции. Полярные липиды: фосфо-, сульфо- и гликолипиды (галактолипиды), их роль в обмене и функционировании мембран. Стероиды. Особенности растительных стероидов, фитостерин. Гликозиды, ацилгликозиды, эфиры стероидов. Специфика липидного состава различных мембран растительной клетки. Компартиментация биосинтеза липидов. Роль пластид в синтезе жирных кислот. Липиды как источник регуляторных соединений: фосфатидной кислоты, диацилглицерина, оксипинов, жасмонатов.

3. Аминокислоты и белки.

Структура и ионные свойства аминокислот. Протеиногенные аминокислоты. Аминосоединения, синтезируемые первично из минерального азота, и синтез аминокислот. Реакции переаминирования. Ключевая роль глутаминовой кислоты в метаболизме аминокислот. Семейства аминокислот, образующиеся из пирувата, оксалоацетата, 2-оксоглутарата, шикимата и продуктов цикла Кальвина. Функции свободных аминокислот и аминокислот в составе белковых молекул. Реакции дезаминирования и декарбоксилирования аминокислот. Аминокислоты как субстраты синтеза других азотсодержащих соединений. Небелковые аминокислоты растений.

Первичная структура молекулы полипептида (пептидная связь, С- и N- конец полипептида). Фибриллярные и глобулярные белки. Ионные свойства полипептидов: рКа ионогенных групп, изоэлектрическая точка. Элементы вторичной структуры белков – α -спираль и β -структура. Третичная и четвертичная структура белков. Дисульфидные и водородные связи, ионные и гидрофобные взаимодействия. Роль отдельных аминокислот в образовании и поддержании пространственной структуры белковой молекулы. Белковые комплексы. Понятие субъединицы. Функциональная классификация белков.

4. Пуриновые и пиримидиновые основания. Нуклеиновые кислоты.

Пуриновые и пиримидиновые основания. Нуклеозиды и нуклеотиды: структура, синтез, функции. Нуклеозидполифосфаты. Циклические нуклеотиды и их роль. Нуклеотидные коферменты и переносчики соединений, их основные типы и биологическое значение.

Нуклеиновые кислоты: первичная структура, нуклеотидный состав. Вторичная и третичная структура ДНК. Структура РНК. Типы РНК (информационная, транспортная, рибосомальная, малые ядерные РНК, малые интерферирующие РНК). Ферментативная роль РНК (рибозимы). Регуляция стабильности информационной РНК.

5. Вещества специализированного обмена растений (вторичные метаболиты).

Особенности соединений, которые относят к вторичным метаболитам. Основные классы вторичных метаболитов: строение, классификация и распространение.

Алкалоиды: протоалкалоиды, псевдоалкалоиды, истинные алкалоиды. Основные группы истинных алкалоидов.

Изопреноиды (терпеноиды). Основные группы изопреноидов (моно-, сескви-, ди- три- и тетра-терпеноиды, полимерные изопреноиды). Каротиноиды: химическая природа и строение.

Фенольные соединения. Основные группы фенольных соединений (фенолокислоты, фенилпропаноиды, стильбены, флавоноиды и изофлавоноиды, полимерные фенольные соединения).

Минорные классы вторичных метаболитов. Небелковые аминокислоты, цианогенные гликозиды, серусодержащие гликозиды (глюкозинолаты), растительные амины, необычные липиды (жирные кислоты, цианолипиды), беталины, полиацетиленовые производные, алкаамиды, тиофены. Основные представители вторичных соединений каждого класса и их распространение среди растений разных видов.

Пути биосинтеза основных классов вторичных метаболитов. Предшественники биосинтеза вторичных метаболитов. Точки "ответвления" вторичного метаболизма от первичного. Модификации вторичных метаболитов (гликозилирование, гидроксילирование, метоксилирование, метилирование). Энзимология синтеза вторичных метаболитов. Основные ферменты биосинтеза алкалоидов, изопреноидов, фенольных соединений, их характеристика. Глифосат – ингибитор фенольного метаболизма – наиболее распространенный гербицид. Дублирование путей синтеза вторичных метаболитов в растительной клетке. Немевалонатный путь синтеза изопреноидов, его локализация и значение.

6. Ферменты и механизмы их действия.

Характеристика ферментов как высокоспециализированных белковых катализаторов. Алифатическая и простетическая части фермента. Кофакторы ферментативной реакции. Энергетическая основа катализа: активный центр фермента. Специфичность действия ферментов. Ферментная кинетика. Фермент-субстратный комплекс. Уравнение Михаэлиса-Ментен. Величины K_m и V_{max} , их биологический смысл. Ингибирование ферментов. Действие pH и температуры на скорость ферментной реакции. Конкурентное, неконкурентное и необратимое ингибирование. Механизмы регуляции ферментной активности. Регуляция по принципу обратной связи: активация и ингибирование. Аллостерическая регуляция. Индукция и репрессия синтеза. Изозимы и конформеры. Регулирование с участием протеинкиназ.

II. Растительная клетка

Особенности строения, структурная и функциональная организация растительной клетки. Теория симбиотического происхождения растительной клетки (симбиогенез).

Ядро. Особенности организации ядерного генома растений. Структура генома, полиморфизм растительной ДНК. Копийность разных генов и участков ДНК. Особенности метилирования растительной ДНК и его влияние на экспрессию ядерных генов. Гетерохроматин и эухроматин. Роль гистонов в регуляции активности генома. Мобильные генетические элементы растений (транспозоны). ДНК-транспозоны. Транспозаза. Нерепликативная транспозиция (на примере Ac- и Ds-элементов кукурузы). Варианты фенотипического проявления активности нерепликативных транспозонов. Ретротранспозоны. Роль обратной транскриптазы в репликативной транспозиции.

Пластидная система. Типы пластид, особенности строения, онтогенез. Геном пластид. Прокариотические черты и копияность пластидного генома. Полицистронный тип репликации пластидных генов. Мозаичная структура пластидных генов. Созревание пластидной РНК, сплайсинг и редактирование транскриптов. Стабильность пластидной РНК. Белки, кодируемые пластидным геномом. Синтез белка в пластидах и его регуляция светом. РНК-полимеразы пластид, пластидные рибосомы. Двойное кодирование (ядерное и пластидное)? Большинство компонентов фотосинтетического аппарата: ФСI, ФСII, цитохром-b6/f-

комплекса, АТФ-синтазы, пластидной НАД-Н-дегидрогеназы, RubisCO. Транспорт в пластиды белков, кодируемых ядерным геномом. Размножение и наследование пластид.

Митохондрии растений. Особенности строения митохондрий растений. Особенности структуры митохондриального генома растений. Рекомбинационная активность митохондриального генома. Прокариотические черты и размер митохондриального генома растений. Мозаичная структура митохондриальных генов, сплайсинг и редактирование транскриптов. Белки, кодируемые митохондриальным геномом. Особенности синтеза белка в митохондриях, рибосомы митохондрий, транспорт белков и некоторых т-РНК из ядра в митохондрию. Двойное кодирование (ядерное и пластидное) большинства белков дыхательной ЭТЦ: НАДН-дегидрогеназы, сукцинат-дегидрогеназы, цитохром-b/c-комплекса, цитохром-оксидазы, АТФ-синтазы. Взаимодействие ядерного и митохондриального генома при возникновении мужской стерильности у растений.

Перенос генетического материала между органеллами в процессе коэволюции. Совместная работа трех геномов (ядерного, пластидного, митохондриального).

Пероксисомы и глиоксисомы. Типы пероксисом. Образование активных форм кислорода в пероксисомах и глиоксисомах. Сопряжение метаболических процессов в клетке через пероксисомы и глиоксисомы. Транспорт белков в пероксисомы

Мембранные системы растительной клетки. Плазмалемма, тонопласт, ЭР, аппарат Гольджи.

Плазмалемма. Особенности строения плазмалеммы. Транспортные системы плазмалеммы, протонная энергетика транспортных систем, H^+ -АТФ-аза Р-типа. Тонопласт. Особенности строения тонопласта. Транспортные системы тонопласта. H^+ -АТФ-аза V-типа, пирофосфатаза.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР) растительной клетки. Функции ЭР Шероховатый и гладкий ЭР. Различные функциональные участки растительного ЭР. Сигнальные последовательности белков, транспортируемых в ЭР. KDEL-последовательность. Олеосомы. Формирование олеосом. Особенности наружного слоя олеосом: наличие монослоя полярных липидов и специфических белков. Биогенез олеосом и их деградация в процессе прорастания семян. Белковые тела. Формирование белковых тел и их функции. H^+ -АТФ-аза V-типа, пирофосфатаза.

Аппарат Гольджи (АГ) растительной клетки. Строение АГ и особенности структуры АГ растительной клетки. Диктиосомы, Гольджи-матрикс, транспортные везикулы. Механизм транспорта. Типы транспортных везикул в зависимости от направления транспорта. Основные направления транспорта и транспортируемые вещества. Функции растительного АГ.

Вакуоли. Литический и запасающий типы вакуолей. Белковые маркеры типов вакуолей. Сигнальные последовательности белков, транспортируемых в вакуоль. Возникновение вакуолей *de novo*. Транспорт веществ в запасающие и литические вакуоли (слияние везикул, автофагия везикул). Сигнальные последовательности транспорта белков в вакуоль. Накопление токсичных веществ и их производных в вакуоли. ABC-транспортёры. Функции вакуолярной системы клетки.

Цитоскелет растительной клетки. Структура цитоскелета. Актин и тубулин, их полимеризация и деполимеризация. G-актин и F-актин. Белки, ассоциированные с цитоскелетом. Функции цитоскелета растительной клетки. Участие актиновых филаментов во внутриклеточных движениях. Участие цитоскелета в движении и закреплении органелл. Роль цитоскелета в синтезе целлюлозы. Участие цитоскелета в процессе деления клетки.

Клеточная стенка (КС). Углеводные компоненты клеточной стенки. Целлюлоза, сшивочные гликаны, пектины. Каллоза. Структурные белки клеточной стенки: белки, обогащенные гидроксипролином (HRGPs), пролином (PRPs), глицином (GRPs), арабиногалактановые белки (AGPs). Функциональные белки КС: экспансины, пектинметилэстеразы, трансгликозилазы и другие ферменты.

Первичная и вторичная клеточная стенка. Лигнины, воска, кутин, суберин. Плазмодесмы (ПД), их строение. Количество плазмодесм на разных участках клеточной

стенки и в разных тканях. Транспорт веществ по плазмодесмам. Два типа строения клеточной стенки у покрытосеменных растений. Образование клеточной стенки. Биосинтез микрофибрилл целлюлозы и их самосборка. Роль аппарата Гольджи в биосинтезе элементов матрикса. Функции КС: каркасная, защитная, транспортная, регуляторная, сигнальная. Олигосахарины.

Онтогенез клетки растения. Стадии онтогенеза: деление клетки, рост клетки растяжением, дифференцировка, старение и смерть. Клеточный (митотический) цикл. Фазы цикла – G1, S, G2, M. Запуск и регулирование клеточного цикла. Циклины, циклин-зависимые протеинкиназы (CDKs). Апоптоз растительных клеток - программная гибель клетки. Сигналы и механизмы апоптоза.

Клетки растений *in vitro*. Дедифференциация растительной клетки *in vitro* и формирование популяции пролиферирующих клеток. Структурные и функциональные особенности клеток растений *in vitro*. Гетерогенность и асинхронность популяции клеток растений вне организма. Изолированные протопласты клеток растений. Использование клеток растений *in vitro* как модельной системы в физиологических исследованиях и в биотехнологии.

III. Биоэнергетика растений.

Принципы термодинамики. Законы химической термодинамики. Свободная энергия: изменение стандартной свободной энергии (ΔG^0). Эндергонические и экзергонические реакции. Химическое равновесие, химический потенциал. Выражение изменения свободной энергии редокс-реакции в единицах электрохимического стандартного окислительно-восстановительного потенциала.

Преобразование энергии в клетке. Внешние источники энергии для организмов. Две основные формы запасаения энергии в клетке: электрохимический потенциал протонов на энергизованных мембранах и макроэргические связи, взаимопревращение этих форм энергии. Энергетика процессов синтеза и гидролиза АТФ. Трансформация энергии на сопрягающих мембранах: Электрохимический потенциал – движущая сила фосфорилирования. Субстратное фосфорилирование.

Редокс-реакции в клетке. Основные кофакторы переноса электронов: FeS-центры, цитохромы, атомы меди, марганца, молибдена, хиноны (убихинон, пластохинон), флавины (ФМН, ФАД), пиридиннуклеотиды (НАДФ и НАД). Окислительно-восстановительные реакции в электрон-транспортных цепях фотосинтеза и дыхания. Сопряжение работы ЭТЦ с синтезом АТФ. Окислительно-восстановительные реакции в биосинтезе и энергетическом обмене. Роль НАД, НАДФ, аскорбата и глутатиона в поддержании редокс-статуса растительной клетки.

Уникальность энергетических процессов растений: кооперация фотосинтеза и дыхания.

IV. Биохимия метаболизма и физиологические процессы.

1. Фотосинтез.

Значение фотосинтеза в трансформации вещества и энергии в природе. Физико-химическая сущность процесса фотосинтеза, значение фотосинтеза в энергетическом и пластическом обмене растения.

Лист как орган фотосинтеза. Основные показатели мезоструктуры листа. Лист как оптическая система.

Хлоропласт. Химический состав, структура и гетерогенность мембран хлоропластов. Биогенез хлоропластов. Сборка мультипептидных функциональных комплексов внутренних мембран хлоропластов, взаимодействие ядерного и пластидного геномов, сигнальная роль хлоропластов.

Хлорофиллы. Элементы структуры молекулы хлорофилла, ответственные за функцию поглощения, запасаения и преобразования энергии в процессе фотосинтеза. Механизм поглощения и испускания света молекулой; спектры поглощения. Электронно-возбужденные

состояния хлорофиллов, пути их дезактивации. Преобразования электромагнитной энергии в редокс-энергию; обратимые окислительно-восстановительные превращения хлорофиллов. Этапы биосинтеза хлорофиллов и их регуляция.

Фикобилины. Структура, функции и синтез.

Каротиноиды. Роль каротиноидов в фотосинтезе. Антенная функция, возбужденные состояния каротиноидов, механизмы миграции энергии на хлорофилл. Механизм защитного действия каротиноидов. Функции каротиноидов в реакционном центре. Значение ксантофилловых циклов у высших растений и водорослей; фотопротекторная функция зеаксантина и диатоксантина.

Пигмент-белковые комплексы (ПБК). Механизмы образования, значение связи пигментов с белком. Ориентация пигментов в ПБК. Механизмы энергетического взаимодействия пигментов в комплексах (экситонное, обменно-резонансное взаимодействие) и между комплексами (переходные состояния).

Первичные процессы фотосинтеза. Их структурно-функциональная организация. Представление о фотосинтетической единице. Антенный комплекс, реакционный центр. Механизмы миграции энергии в хлоропластах. Организация антенных комплексов бактерий, ФС I и ФС II. Современные модели структурной организации реакционных центров бактерий и высших растений. Механизм преобразования электромагнитной энергии в энергию разделенных зарядов в фотохимических центрах.

Электрон-транспортная цепь фотосинтеза. Представления о совместном функционировании двух фотосистем. Компоненты ЭТЦ и последовательность переноса электрона по цепи (Z-схема). Нециклический, циклический, и псевдоциклический транспорт электронов. Пространственная организация ЭТЦ в тилакоидных мембранах. Локализация функциональных комплексов в гранальных и стромальных мембранах тилакоидов. Строение и функции ФС II. Организация в тилакоидной мембране и функционирование реакционного центра ФС II. Система фотоокисления воды и образования кислорода при фотосинтезе. Строение и функции ФС I. Структура и функции цитохром-b₆/f-комплекса, Q-цикл. Подвижные переносчики ЭТЦ хлоропластов.

Образование трансмембранного протонного градиента в процессе транспорта электронов. Энергетическая и регуляторная роль электрохимического градиента протонов в хлоропластах.

Регуляция потоков электронов при фотосинтезе. Фотосинтетический контроль. Системы регуляции активности альтернативных путей транспорта электронов в ЭТЦ хлоропластов. Образование при фотосинтезе активных форм кислорода, их роль. Антиоксидантные системы хлоропластов. Хлордыхание. Процессы фотоингибирования и фотодеструкции; механизмы защиты от фотоингибирования. Кратковременная и долговременная адаптация фотосинтетического аппарата к условиям освещения. Тиоредоксиновая система хлоропластов. Участие в регуляции световых и темновых реакций фотосинтеза.

Фотосинтетическое фосфорилирование. Основные типы, их физиологическое значение, механизмы регуляции. Механизмы энергетического сопряжения транспорта электронов и синтеза АТФ. Сопрягающие факторы фотофосфорилирования, их функции, структура, механизм действия. Механизм работы каталитических центров CFI. Регуляция работы АТФ-синтазного комплекса хлоропластов.

Ассимиляция углерода при фотосинтезе. Использование продуктов световой стадии для ассимиляции углекислоты. С₃-путь фотосинтеза. Рубиско: содержание фермента, структура, функции, регуляция. Цикл Кальвина, основные ферменты и механизмы регуляции цикла. Фотодыхание. С₄-путь фотосинтеза. ФЕП-карбоксилаза, ее характеристика, локализация, регуляция. Цикл Хэтча-Слэка-Карпилова, его функциональное значение, механизмы регуляции. Организация процесса ассимиляции в клетках мезофилла и обкладки: особенности строения хлоропластов и реакций фотосинтеза. Обмен соединениями между мезофильными клетками и клетками обкладки. Разнообразие типов декарбоксилирования при

C4-фотосинтезе. Связь типа декарбоксилирования с ультраструктурой хлоропластов, анатомическими и цитологическими особенностями листьев. Характеристика групп C4-растений. Фотосинтез у САМ-растений: особенности организации процесса запасания энергии и фиксации углекислоты во времени, регуляция, экологическое значение. Облигатные и факультативные САМ-растения.

Ассимиляция углекислоты в листе. Действие внешних факторов (интенсивность и качество света, фотопериод, концентрация CO₂, O₂, температура и др.) на фотосинтез. Различие в кривых зависимости скорости ассимиляции от концентрации CO₂ и O₂ в газовой среде у C3- и C4-растений. Квантовый выход фотосинтеза. Транспорт CO₂ к местам фиксации, роль карбоангидразы. Устьичная и клеточная проводимость для CO₂

Транспорт продуктов фотосинтеза из хлоропласта. Челночные системы выноса продуктов фотосинтеза и восстановительных эквивалентов. Механизмы, контролирующие обмен метаболитами между хлоропластами и цитозолем клетки. Превращения сахаров в цитозоле; запасные и транспортные формы сахаров. Включение углерода в аминокислоты. Донорно-акцепторные отношения как регуляторный фактор фотосинтеза в системе целого растения. в зависимости от внешних факторов и возраста листа.

2. Дыхание.

Ферментные системы дыхания. Характеристика отдельных групп дыхательных ферментов: пиридинзависимые дегидрогеназы, флавинзависимые дегидрогеназы, оксидазы. Переносчики электронов: хиноны, железосерные белки, Fe-содержащие порфирины (гемы) в составе цитохромов, их химическое строение и свойства. Основные группы цитохромов.

Гликолиз и глюконеогенез. Основные ферменты синтеза и гидролиза сахарозы и крахмала. Ферментативные реакции и энергетический баланс гликолиза, компартментация процесса в клетках растений. Обратимость гликолиза и глюконеогенеза в различных компартментах растительной клетки. Особенности гликолиза у растений: АТФ-зависимая фосфофруктокиназа и пироглюкофосфатзависимая фосфофруктокиназа - регуляторные ферменты гликолиза. Фруктозо-2,6-фосфат - регуляторная молекула углеводного обмена в растениях. Отличия в регуляции гликолиза в цитозоле у растений и у животных. Роль гликолиза как поставщика трехуглеродных и шестиуглеродных соединений. Связь гликолиза, фотосинтеза и азотного обмена. Спиртовое и молочнокислое брожение в анаэробных условиях и его значение.

Окислительный пентозофосфатный цикл (ОПФЦ). Ферментативные реакции и регуляция цикла. Компартментация цикла в клетке и его роль в метаболизме растений. ОПФЦ как поставщик пятиуглеродных и четырехуглеродных соединений для других биосинтезов. Связь ОПФЦ с метаболизмом фенольных соединений, нуклеотидов, гликанов клеточной стенки, циклом Кальвина. ОПФЦ как источник восстановительных эквивалентов для биосинтеза различных соединений и восстановления азота и серы в пластидах.

Цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Пируватдегидрогеназный комплекс. Структура и регуляция. Ферментативные реакции и регуляция цикла Кребса. Роль маликэнзима в регуляции работы цикла. Энергетическая эффективность процесса. Цикл трикарбоновых кислот как поставщик кетокислот для метаболизма аминокислот. Особенности цикла трикарбоновых кислот в растениях. Анаплеротические реакции, пополняющие недостаток интермедиатов цикла Кребса.

Глиоксилатный цикл. Глиоксисомы и глиоксилатный цикл как вариант сопряжения метаболизма липидов и углеводов. Роль глиоксисом в мобилизации запасных липидов семян и в утилизации мембранных липидов стареющих пластид листьев. Токсичные интермедиаты глиоксилатного цикла.

Дыхательная электронтранспортная цепь. Основные компоненты, способы регистрации редокс-состояний. Структура и функции комплексов ЭТЦ дыхания: НАДН-дегидрогеназный комплекс. Сукцинатдегидрогеназный комплекс. Цитохром-b/c-комплекс.

Цитохромоксидазный комплекс. Механизм образования трансмембранного протонного градиента в процессе электронного транспорта.

Особенности ЭТЦ дыхания растений. Альтернативные НАДН-дегидрогеназы – локализация в мембранах и функции. Альтернативная оксидаза: структура, функции, принципы регуляции. Альтернативный путь переноса электронов в дыхательной цепи растений и его физиологическое значение. Ингибиторы электронного транспорта и ингибиторный анализ при изучении дыхательной активности растительных митохондрий.

Окислительное фосфорилирование. Энергизация мембран при функционировании ЭТЦ дыхания. АТФ-синтаза митохондрий. Структура, локализация, пространственная организация. Современные представления о механизме синтеза АТФ.

Регуляция электронного транспорта в дыхательной цепи. Дыхательный контроль. Понятие о разобщителях. Энергетическая эффективность дыхания. Челночные системы выноса АТФ и транспорт метаболитов через мембраны митохондрий.

Функции дыхания у растений. Интермедиаты окислительных реакций как субстраты для синтеза новых соединений. Превращение органических кислот в митохондриях. Роль дыхания в создании и поддержании электрохимического потенциала на клеточных мембранах (плазмалемма, тонопласт, мембрана ЭР). Электронтранспортные цепи плазмалеммы, эндоплазматического ретикулума, их структура и функции.

Цитоплазматические оксидазы (аскорбатоксидаза, полифенолоксидазы, ксантинооксидазы, пероксидазы, каталазы). Их локализация, функции, вклад в общее поглощение кислорода растительной тканью. Изменения в интенсивности и путях дыхания в онтогенезе и при действии факторов среды.

3. Водный обмен растений.

Количество потребляемой растением воды, содержание воды в клетках, тканях и органах. Молекулярная структура и физические свойства воды. Взаимодействие молекул воды и биополимеров, гидратация. Состояние воды в клетке. Вода, как структурный компонент растительной клетки, ее участие в биохимических реакциях.

Термодинамические показатели состояния воды: активность воды, химический и водный потенциал. Составляющие водного потенциала клетки: осмотический, матричный потенциал, потенциал давления. Градиент водного потенциала как движущая сила поступления и передвижения воды. Основные закономерности поглощения воды клеткой: взаимосвязь между изменениями водного потенциала клетки, водного потенциала раствора и водного потенциала давления.

Водный ток как динамическая характеристика перемещения воды. Сопротивление водному току, способы его регуляции. Аквапорины, их структура, принцип работы и регуляция активности. Аквапорины плазмалеммы и тонопласта, их роль в поддержании водного баланса.

Транспорт воды по растению. Корень как основной орган поглощения воды. Механизм радиального транспорта воды в корне. Роль ризодермы и эндодермы в этом процессе. Корневое давление и механизм его образования. Поступление воды в сосуды ксилемы. Ксилема – основная транспортная магистраль движения водного тока в системе «почва-растение-атмосфера». Характеристика «нижнего» и «верхнего» двигателей водного тока.

Выделение воды растением. Гуттация, «плач» растений. Транспирация и ее роль в жизни растений. Количественные показатели транспирации: интенсивность, продуктивность, транспирационный коэффициент. Устьичная и кутикулярная транспирация. Строение устьиц у двудольных и однодольных растений, механизм устьичных движений. Влияние внешних факторов (свет, температура, влажность воздуха, почвы) на интенсивность транспирации. Суточные колебания транспирации. Регуляторная роль устьиц в водо- и газообмене.

Экология водного обмена растений. Особенности водного обмена у растений разных экологических групп (ксерофитов, мезофитов, гигрофитов, галофитов).

4. Минеральное питание.

Потребность растений в элементах минерального питания. Содержание и соотношение минеральных элементов в почве и растениях, концентрирование элементов в тканях растения. Растения-накопители и их экологические особенности. Функциональная классификация элементов минерального питания.

Корень как орган: поглощения минеральных элементов, специфических синтезов с их участием и транспорта. Рост корня как основа поступления элементов минерального питания. Значение зон роста корня в этом процессе. Система взаимодействия «корень – почва». Роль микоризы.

Поглощение ионов и их передвижение в корне. Клеточная стенка как фаза для движения ионов. Понятие свободного пространства (СП): водное и доннановское СП, оценка их размеров. Механизмы поступления ионов в СП и значение этого этапа поглощения.

Транспорт ионов через мембраны; движущие силы переноса ионов. Пассивный и активный транспорт ионов. Уравнение Нернста.

Основные способы трансмембранного переноса: диффузия через липидный бислой, белки-переносчики (унипортеры, симпортеры и антипортеры), каналы, поровые комплексы. Обратная корреляция между скоростью и специфичностью работы трансмембранных транспортных систем. Неоднородное распределение транспортных комплексов по мембранам клетки.

Градиент электрохимического потенциала ионов водорода – энергетическая основа активного переноса ионов через плазмалемму. Различия энергетики активного транспорта ионов растительной и животной клеток. H^+ -АТФ-за плазмалеммы, ее структура, функционирование и регулирование. 14-3-3 белки. Другие ионные насосы, действующие на плазмалемме. Вторичный активный транспорт ионов. Белки-переносчики ионов (портеры). Кинетический подход и теория переносчиков. Уравнения Михаэлиса-Ментен; использование V_{max} и K_m для характеристики транспортных систем. Ионные каналы растений; общая характеристика их структуры, функционирования и регуляции.

Особенности транспортных систем мембран вакуоли и ЭР. H^+ -АТФ-за V-типа, пирофосфатаза. – было в клетке

Модели поступления ионов в корень, транспорт минеральных веществ в ксилему. Апопластный и симпластный путь. Роль плазмодесм и ЭР. Взаимодействие и регуляция систем транспорта ионов из среды в корень и загрузки ксилемы. Специфика радиального транспорта минеральных элементов. Синтетическая функция корня. Связь поступления и превращения ионов с процессами дыхания. Регуляция поступления ионов на уровне целого растения. H^+ -АТФ-за V-типа, пирофосфатаза. – было в клетке

Роль макроэлементов.

Азот. Особенности азотного обмена растений. Источники азота для растений. Минеральные формы азота, используемые растениями. Физиологические особенности поступления и включения в обмен аммиачного и нитратного азота. Характеристика систем трансмембранного транспорта нитрата и аммония. Видовая специфика усвоения разных форм азота.

Симбиотическая фиксация молекулярного азота. Установление симбиоза между растением-хозяином и симбионтом (на примере бобово-ризобияльного симбиоза). Этапы инфицирование растения и образование клубеньков. Симбиосомы. Механизмы восстановления, источники энергии и восстановители. Характеристика и функционирование нитрогеназы. Роль леглобина в симбиотической азотфиксации. Другие примеры симбиозов растений с азотфиксирующими прокариотами. Экологическая роль симбиотической азотфиксации. Пути усвоения восстановленного азота у бобовых. Уреиды.

Восстановление нитратов растениями. Нитрат- и нитритредуктаза: структура ферментов, локализация, регуляция активности и синтеза. Этапы восстановления окисленного азота и их регуляция в клетке *in vivo*.

Альтернативные пути усвоения аммонийного азота; локализация реакций в клетке и характеристика ферментов (глутаматдегидрогеназы, глутаминсинтетазы, глутаматсинтазы). Ассимиляция азота в хлоропласте, связь с фотосинтезом. Ферменты ассимиляции азота как мишень для некоторых гербицидов.

Запасные и транспортные формы минерального и органического азота в зависимости от источника азотного питания. Накопление нитрата в тканях и его пулы. Круговорот азота по растению, реутилизация азота.

Сера. Поступление серы в растение, реакции восстановления и ассимиляции; аденинфосфосульфат (АФС) фосфоаденинфосфосульфат (ФАФС). Основные соединения серы в клетке, участие в окислительно-восстановительных реакциях. Глутатион, тиоредоксин, фитохелатины, их функции у растений. Органические соединения окисленной серы.

Фосфор. Формы минерального фосфора в тканях, их содержание и функции. Особенности поступления фосфора и транспорта его соединений в растении. Формы минерального фосфора в тканях, их функции. Основные фосфорсодержащие компоненты клетки, их роль. Запасные формы фосфора. Компартиментация соединений фосфора. Роль фосфора в регулировании активности ферментов.

Калий. Содержание и распределение калия в клетке, тканях и органах растения; его циркуляция и реутилизация, характеристика систем транспорта K^+ , их функции в растении. Роль K^+ в поддержании потенциала на мембранах. Калий и гомеостаз внутриклеточной и тканевой среды (ионный баланс, рН, осморегуляция гидратация и конформация макромолекул). Роль калия в регуляции ферментных систем.

Кальций. Накопление, формы соединений, особенности поступления и перемещения Ca^{2+} по растению. Концентрация и распределение Ca^{2+} в структурах клетки. Сигнальная роль Ca^{2+} . Характеристика мембранных систем транспорта Ca^{2+} , особенности их регуляции и роль в формировании Ca^{2+} -сигнала. Структурная роль кальция в клеточной стенке.

Магний. Содержание и соединения магния в тканях растений. Запасные формы Mg^{2+} , его реутилизация и перераспределение в растении. Значение связи Mg^{2+} с аденозинфосфатами и фосфорилированными сахарами. Функции магния в фотосинтезе. Магний как активатор ферментных систем; роль в синтезе аминоксил-тРНК и в функционировании рибосом.

Микроэлементы. Свойства тяжелых металлов, определяющие их роль в ЭТЦ фотосинтеза и дыхания и других редокс-реакциях.

Железо: доступность в почве, валентность поглощаемой формы, роль микоризы. Особенности поступления железа у двудольных и однодольных растений. Соединения железа; распределение по компартментам клетки и в растении. Комплексы железа в белках редокс-цепей и других ферментах. Фитоферритин как запасная форма железа.

Медь: Содержание и распределение в клетке и тканях. Участие в окислительно-восстановительных процессах дыхания и фотосинтеза. Функции цитозольных оксидаз (аскорбат-, фенол- и диаминооксидаз).

Марганец: Активируемые им ферментные системы, его специфичность, как кофактора. Роль Mn^{2+} в функционировании ФС-2.

Молибден: Потребность в элементе; его значение для процессов утилизации азота среды. Молибдоптерин и функционирование нитратредуктазы, ксантинооксидазы. Молибден в составе нитрогеназы.

Цинк: Структурная роль в поддержании ферментной активности и при синтезе белка. Zn-содержащие ферменты: карбоангидраза, супероксиддисмутаза (СОД). Транскрипционные факторы, содержащие атомы цинка.

Бор: компартиментация в клетке; формы соединений. Механизмы участия в регуляции физиологических процессов и метаболизма. Структурная роль в клеточной стенке.

Нарушения в метаболизме растений при недостатке микроэлементов.

Функции «полезных» элементов: натрий, хлор, кремний, кобальт.

5. Дальний транспорт веществ. Круговорот веществ в растении.

Транспорт веществ из листьев в другие органы: флоэмные ситовидные элементы. Состав транспортируемых веществ (сахара, аминокислоты, гормоны, неорганические ионы и др.). Передвижение фотоассимилятов из мезофилла к сосудам флоэмы по апопласту и симпласту. Симпластическая и апопластическая загрузка флоэмы. Роль клеток-спутниц и клеток обкладки в загрузке флоэмы. Специфика строения, биохимической специализации и ультраструктуры клеток-спутниц флоэмы при разных способах загрузки фотоассимилятов. Тип загрузки флоэмы в зависимости от жизненной формы и климатических условий. Корреляция между типом загрузки флоэмы и способом разгрузки ксилемы. Зависимость химического состава флоэмного экссудата от типа загрузки флоэмы.

Механизм передвижения веществ по флоэме. Модель потока воды под давлением. Поры ситовидной пластинки как открытые каналы. Скорость передвижения веществ по флоэме; их разгрузка из ситовидных элементов. Апопластическая и симпластическая разгрузка флоэмы.

Восходящий транспорт веществ по ксилеме. Загрузка ксилемы в корне. Роль клеток эндодермы и перицикла. Состав ксилемного экссудата. Взаимосвязь транспорта воды и растворенных веществ по ксилеме. Скорости транспорта воды и отдельных веществ. Взаимодействие флоэмных и ксилемных потоков азотистых веществ и ионов. Круговорот и реутилизация минеральных веществ в растении. Функциональная роль этих физиологических процессов.

6. Рост и развитие растений.

Общие закономерности роста. Определение понятий "рост" и "развитие" растений. Проблема роста и развития на организменном, органном, клеточном и молекулярном уровнях. Существование организма как развертывание во времени генетической программы; воздействие внешних факторов.

Показатели роста, S-образный характер кривой роста, его фазы. Компоненты «классического» анализа роста и математический анализ процесса. Типы роста у растений. Анатомическая организация меристем корня и стебля. Рост и деятельность меристем. Клеточные основы роста. Рост растений и среда. Влияние температуры, света, воды, газового состава атмосферы, элементов минерального питания на ростовые процессы.

Жизненный цикл высших растений. Основные этапы онтогенеза (эмбриональный, ювенильный, репродуктивный, зрелости, старения), их морфологические, физиологические и метаболические особенности. Состояние покоя у растений. Типы покоя и их значение для жизнедеятельности растений.

Механизмы морфогенеза растений. Полярность. Индукция генетических программ, морфогенетические градиенты и ориентация клеток в пространстве. Целостность и коррелятивное взаимодействие органов. Регенерация.

Гормональная регуляция роста и развития растений.

Ауксины. Биосинтез, образование конъюгатов, деградация ауксинов. Пространственное распределение процесса синтеза ауксинов в растениях. М.б лучше – альтернативные пути синтеза ауксина в растениях. Активный транспорт ауксинов. Механизмы поступления ауксинов в клетки и выхода их из клетки. Множественность трансмембранных переносчиков ауксинов (белки AUX 1 и PIN-семейства). Специфика распределения потоков ауксина в апексе побега и апексе корня. Рецепторы ауксинов. Молекулярные механизмы регуляции экспрессии генов и мембранных процессов ауксинами. Роль убиквитинирования и протеасом в передаче ауксинового сигнала. Физиологические ответы на ауксины: аттрагирующий эффект, растяжение клеток и тропизмы, дифференцировка клеток под действием ауксинов, апикальное доминирование, активизация делений клеток камбия, ризогенез.

Цитокинины. Биосинтез, образование конъюгатов, деградация цитокининов. Пространственное распределение процесса синтеза цитокининов в растениях. Гистидикиназы как рецепторы цитокининов. Физиологическое действие: аттрагирующий эффект, стимуляция

клеточных делений, дифференцировка под действием цитокининов, снятие апикального доминирования с боковых почек.

Взаимодействие ауксинов и цитокининов. Понятие об антагонизме и синергизме.

Гормональный баланс в растении. Культура *in vitro* как модель для изучения гормонального баланса. Поддержание гормонального баланса за счет регенерации точек синтеза ауксинов и цитокининов. Бактерии, использующие нарушение гормонального баланса между ауксинами и цитокининами (*Agrobacterium tumefaciens*, *A. rhizogenes*).

Гиббереллины. Пути биосинтеза и многообразие гиббереллинов. Компартиментация биосинтеза в клетке. Образование конъюгатов и деградация. Рецепторы гиббереллинов и роль убиквитинирования в этом процессе. Системы трансдукции «гибберелинового» сигнала. Физиологическое действие гиббереллинов: растяжение клеток и активизация интеркалярных меристем, образование цветоносов, прерывание покоя и стимуляция ростовых процессов. Эндогенный уровень гиббереллинов и длина дня. Карликовость, вызванная нарушениями синтеза гиббереллинов. Взаимодействие с другими гормонами.

Абсцизовая кислота. Пути биосинтеза АБК в растениях и в грибах, ее метаболизм. Мембранные и внутриядерные рецепторы АБК. Механизмы трансдукции АБК-сигнала. Физиологическое действие: остановка роста, подготовка к состоянию покоя. Активизация синтеза запасных веществ. АБК как гормон абиотического стресса. Стратегия ответа на засуху, понижение температуры, засоление. Роль АБК в индукции защитных процессов: синтез осмопротекторов, полиаминов и белков, участвующих в фолдинге (БТШ); закрывание устьиц; листопад, вызванный дефицитом воды; созревание сухих плодов и семян. Взаимодействие АБК и гиббереллинов в процессах регуляции покоя.

Этилен. Биосинтез этилена. Специфика этилена как газообразного гормона. Гистидинкиназы как рецепторы этилена и пути трансдукции «этиленового» сигнала. Физиологическое действие: тройной ответ проростков на этилен. Этилен как гормон механического и биотического стресса. Ситуации биомеханического воздействия: повреждение насекомыми и крупными травоядными, фитопатогенными грибами. Стратегия ответа на биотический стресс. Созревание сочных плодов и листопад в умеренных широтах как подготовка к механическому стрессу. Роль этилена как «гормона тревоги» в биоценозах. Взаимодействие этилена с ауксинами и другими гормонами. Мутации, повреждающие биосинтез этилена или его рецепцию.

Браassinостероиды: биосинтез, многообразие. Рецепторы браassinостероидов и пути трансдукции сигнала. Физиологические эффекты браassinостероидов: растяжение клеток, роль в дифференцировке мезофилла.

Жасмоновая кислота и другие оксипитины. Биосинтез и физиологические эффекты. Окисление липидов мембраны как механизм синтеза регуляторных соединений растений. Рецепторы жасмонатов и пути трансдукции сигнала. Роль убиквитинирования в этом процессе. Физиологическое действие жасмонатов. Место жасмонатов в регуляции системной устойчивости к патогенам.

Другие регуляторы роста растений. Салицилат и другие фенольные соединения. Возможная роль в регуляции термогенеза, ответа на вирусную инфекцию, цветении. Взаимодействие с другими гормонами. Олигосахариды, их элиситорная роль. Фитосульфонины. Способы образования олигосахаридов. Короткие пептиды. Системин как регулятор системного ответа при патогенезе. Короткий пептид CLAVATA 3 и его роль в поддержании пролиферативной активности меристем. Система CLAVATA-WUSHEL.

Фоторегуляция у растений. Основные принципы фоторецепции. Отличие фоторецепторных комплексов от энергопреобразующих. Физиологически важные области спектра: красная, зеленая, синяя и ультрафиолетовая. Фоторецепторные системы: фитохромы, криптохромы и фототропины. Ответы на сверхнизкую (VLFR), низкую (LFR) и высокую (HIR) интенсивность светового потока.

Фитохромная система. Спектральные свойства фитохромомов, структура и механизм работы хромофора. Фотоконверсия Phr – Phfr : изменения в структуре хромофора и

апопротеина. Гены, кодирующие биосинтез хромомфора и апопротеинов. Фитохром А и В: сходства и отличия. Минорные фитохромы. Фотостабильность и фотоллабильность фитохромов. Роль фосфорилирования белков в работе фитохромной системы. Перераспределение фитохромов в клетке после получения светового сигнала. Взаимодействие с факторами транскрипции. Физиологические реакции, опосредованные фитохромной системой: светозависимое прорастание, деэтиоляция, синдром избегания тени. К/ДК – обратимость LFR-ответов. Фитохромы как «входные ворота» для фотопериодического сигнала.

Криптохромная система. Криптохромы 1 и 2. Флавины и птерины как хромофорные группы и основные домены апопротеина. Криптохромы как потенциальные рецепторы в зеленой части спектра. Изменение локализации криптохромов в клетке при действии синего света. Пути трансдукции криптохромного сигнала. Ответы на синий свет, опосредованные криптохромной системой: деэтиоляция, разгибание апикальной петельки проростков, замедление роста. Участие криптохромов в регуляции внутренних часов растения.

Фототропины. Фототропин 1 и фототропин 2. Флавины как хромофорные группы и основные домены апопротеина. Локализация фототропинов в клетке и в системе целого растения. Ответы на синий свет, опосредованные фототропинами: фототропизм, распределение хлоропластов в зависимости от интенсивности светового потока, устьичные движения. Роль фосфорилирования белков в реализации фототропинового ответа.

V. Системы регуляции физиологических процессов.

Система передачи сигнала в клетке. Восприятие воздействий и сигнальных молекул. Типы рецепторов. Роль плазмалеммы в восприятии сигналов. Двухкомпонентные рецепторные киназы. Особенности строения каналов, позволяющие запускать сигнальные каскады в зависимости от потенциала на мембране. Передача сигнала. Непосредственное взаимодействие рецепторов с мессенджерами, передающими сигнал: гетеротримерные G-белки, аденилат-циклаза, гуанилат-циклаза, фосфолипазы А, С и D, НАДФН-оксидаза, NO-синтаза, MAP-киназный каскад. Низкомолекулярные вторичные мессенджеры передачи сигнала (цАМФ, цГМФ, цАДФ-рибоза, инозитол-1,4,5-трифосфат, NO, активные формы кислорода, фосфатидная кислота, диацилглицерин, свободные жирные кислоты, оксипирины и др.). Участие кальция в передаче сигнала. Кальциевые спайки, осцилляции и волны. Понятие о «кальциевом росчерке» (signature) сигнала. Роль кальмодулина и Ca²⁺-САР комплекса в формировании ответной реакции. Другие белки, содержащие кальций-связывающие домены (EF-«руки» или EF-hand). Протеинкиназы, значение реакции фосфорилирования/дефосфорилирования в регуляции активности ферментов. Кальций- и кальмодулинзависимые протеинкиназы. Специфика передачи и формирования ответа на определенный стимул.

Внутриядерные рецепторы. Рецепторы, работающие в составе убиквитин-лигазного комплекса. Роль убиквитинирования в протеасомной деградации белков-репрессоров. Активация транскрипционных комплексов при действии гормональных стимулов на внутриядерные рецепторы.

Понятие о факторах транскрипции (транс-факторах) и цис-регуляторных элементах в промоторных участках генов. Энхансеры и сайленсеры. Основные семейства факторов транскрипции: спираль-поворот-спираль (Helix-loop-helix, bHLH), лейциновая молния (Leucine zipper, bZIP), гомеодомен-содержащие и MADS-домен-содержащие транскрипционные факторы. Сборка транскрипционных комплексов и регуляция активности генов.

Фотопериодизм. Феноменология фотопериодизма: цветение и группы фотопериодических растений, регуляция листопада, образования почек, перехода к состоянию покоя. Восприятие длины дня: эффект прерывания ночи, фитохромы, внутренние часы. Гормональная теория цветения Чайлахяна. Изменения гормонального баланса, приводящие к физиологическому ответу на фотопериод. Регуляция развития климатическими факторами.

Современные представления о флоригене. Стабилизация м-РНК и синтез белкового продукта гена *CONSTANCE* при индукции цветения. Экспрессия гена *FLOWERING LOCUS T* (FT) и синтез флоригена в листе. Транспорт высокомолекулярного сигнала (FT-белка) из листа в меристему побега.

Внутренние ритмы развития растений. Периодические явления в ритмах органогенеза и роста растений. Циркадные ритмы, механизм их образования. Настройка циркадных ритмов фотопериодом. Понятие о «внутренних часах». Пластохрон. Корректировка внутренних ритмов развития внешними климатическими факторами: засухой, понижениями температуры. Глубокий (физиологический) покой и вынужденный покой. Температура и развитие растений. Явления стратификации и яровизации как экологическая адаптация. Гормональная теория вернализации растений. Прерывание глубокого покоя пониженными температурами: прорастание семян, выход почек из состояния покоя, цветение.

Эмбриональное развитие. Развитие зародыша у двудольных растений в норме. Стадии эмбриогенеза. Использование мутантов для изучения механизмов развития зародыша. Мутации, нарушающие развитие корневого и стеблевого апекса, суспензора, некоторых слоев тканей в зародышах. Соматический эмбриогенез, факторы, влияющие на индукцию, образование и формирование зародышей *in vitro*.

Прорастание семян. Гормональный баланс при прорастании семян. Отношение АБК/гиббереллины. Мутации синтеза АБК и ответа. Связь гормонального статуса семени с биосинтезом других веществ.

Регуляция вегетативного роста растений. Рост корня. Роль фитогормонов. Дифференцировка корневых волосков. Серия мутантов с нарушениями инициации и элонгации корневых волосков, формы волосков. Мутации, нарушающие гравитропизм.

Рост побеговой системы. Установление филлотаксиса при прорастании семени. Роль фитогормонов. Мутации *Arabidopsis* с измененным развитием вегетативного апекса. Закладка и развитие листа, роль фитогормонов в этих процессах. Связь развития листа и меристемы побега.

Регуляция генеративного развития растений. Индукция и эвокация цветения. Механизмы (и поподробнее – сюда про FT - белок и генетику.) Развитие соцветий. Раннее генеративное развитие, позднее генеративное развитие, развитие цветков. Нормальное развитие цветка. ABC/ABCDE-модель генетической регуляции развития цветка. Генетические функции A, B и C. Семейства генов, содержащих MADS-домен.

Проявления пола у растений. Самонесовместимость. Гетероморфная и гомоморфная самонесовместимость. Спорофитный и гаметофитный контроль самонесовместимости. Регуляция пола. Жизненные циклы растений. Условия минерального питания, возраст, гормональный статус как факторы, влияющие на пол растений. Половые хромосомы. Мужские и женские цветки у однодомных растений.

VI. Использование трансгенных растений для изучения регуляции роста и развития.

Способы получения трансгенных растений: агробактериальная трансформация, биобаллистика, электропорация. Состав векторных конструкций: гены устойчивости, маркерные гены (*GUS*, *GFP*) и гены интереса. Гиперэкспрессия генов под сильными промоторами (*CaMV-35S*, *NOS*). Эктопическая экспрессия генов в использовании тканеспецифических и органспецифических промоторов. Промоторы генов первичного ответа на различные стимулы для анализа процессов регуляции. Конструкции, экспрессирующие в растениях бессмысловую РНК. Снижение экспрессии генов методом РНК-интерференции. Индуцибельные промоторы генов БТШ, промоторы на основе глюкокортикоидного рецептора млекопитающих как инструменты усиления экспрессии генов в определенное время и в определенных группах клеток растения. Направленный мутагенез генов. Управление процессами морфогенеза в эксперименте путем трансгеноза.

VII. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам.

Стресс, адаптация, акклимация – общая характеристика явлений. Стрессы биотической и абиотической природы. Ответные реакции растений на действие стрессоров. Специфические и неспецифические реакции. Природа неспецифических реакций. Стрессовые белки и их функции. Низкомолекулярные антистрессовые вещества,

Водный дефицит. Классификация растений по их устойчивости к засухе. Ксерофиты. Способность растений поддерживать водный ток в системе: почва-растение -атмосфера в условиях засухи. Факторы, обеспечивающие движение воды из почвы в растение и в атмосферу у ксерофитов. Осмотический и гидростатический потенциалы у разных по засухоустойчивости растений. Регуляция осмотического потенциала давления с помощью осмолитов. Химическая природа и биосинтез осмолитов. Протекторная функция осмолитов. Защита белков в условиях дегидратации цитоплазмы. Пролин и полиолы как важнейшие протекторы белков. Полиамины - протекторы нуклеиновых кислот. Бетаины и их защитные функции. Белки, синтезирующиеся в условиях дегидратации. Их защитная роль. C4 и CAM-типы метаболизма как системы экономии влаги у засухоустойчивых растений.

Высокие концентрации солей. Типы почвенного засоления. Галофиты и гликофиты. Повреждающее действие солей. Адаптация растений к осмотическому и токсическому действию солей. Способы поддержания осмотического потенциала. Осморегуляторная и протекторная функции осмолитов. Протекторные белки (ПБ), синтезирующиеся в растениях при солевом стрессе. Индукция биосинтеза ПБ высокими концентрациями солей. Функции протекторных белков. Системы ионного гомеостатирования клеток. Компартиментация ионов, роль вакуоли. Роль плазмалеммы и тонопласта в поддержании низких концентраций Na^+ в цитоплазме при засолении. Na^+ -транспортирующие системы и их свойства. Дальний транспорт Na^+ (уровень целого растения). Стратегия избегания накопления ионов в активно метаболизирующих тканях и генеративных органах в условиях засоления.

Экстремальные температуры. Растения как экзотермные организмы. Температурные адаптации, связанные с изменением содержания ферментов в клетках и их изоферментного состава. Адаптации, обеспечивающие постоянство КМ при температурных сдвигах. Структурные перестройки клеточных мембран при температурных адаптациях. Роль изменения химического состава жирных кислот и соотношения насыщенных и ненасыщенных жирных кислот в обеспечении необходимой подвижности липидного бислоя мембраны при температурных адаптациях. Изменение вязкости липидов и регуляция активности локализованных в мембранах ферментов. Роль и функция десатураз в изменении индекса ненасыщенности жирных кислот при температурных адаптациях.

Толерантность растений к замораживанию. Предотвращение образования льда в клетках: 1) путем их обезвоживания в ходе формирования кристаллов льда в межклетниках; 2) путем биосинтеза биологических антифризов. Химическая природа биологических антифризов. Молекулярные механизмы их действия. Низкомолекулярные криопротекторы. Закалка растений. Изменения, происходящие в растительном организме в ходе закалки. Механизмы повышения морозоустойчивости при закалке.

Активированный кислород. Активные формы кислорода (АФК): супероксид-анион-радикал, гидроксил-радикал, синглетный кислород. Механизмы их образования. Вклад фотосинтетической и дыхательной ЭТЦ в генерацию супероксидного радикала. Роль высокой интенсивности света в перевосстановленности ЭТЦ хлоропластов и образовании супероксидных радикалов. Генерация АФК при стрессах. Токсическое действие АФК; стимуляция перекисного окисления липидов.

Механизмы защиты растений от избытка АФК. Пути предотвращения образования АФК в клетках растений. Антиоксидантные системы клетки: аскорбат-глутатионовый цикл, α -токоферол. Антиоксидантные ферментативные системы. Семейство супероксиддисмутаз. Аскорбат-пероксидаза, ксантофильный цикл и др.

Аноксия и гипоксия. Растения, устойчивые к недостатку кислорода. Роль гликолиза в адаптации растений к недостатку кислорода. Анатомические особенности растений, устойчивых к аноксии и гипоксии- стратегия избегания анаэробноза. Роль гормонов в

адаптации к анаэробнозису. Ответная реакция растений на резкое снижение содержания кислорода в среде. Белки, образующиеся в растениях в ходе адаптации к недостатку кислорода. Их функциональная роль. Попытки получения устойчивых к недостатку кислорода форм растений.

Токсичность тяжелых металлов для растений их накопление в тканях. Механизмы защиты: компартментация и накопление тяжелых металлов в вакуолях и КС. Роль фитохелатинов. Видоспецифичность в чувствительности и устойчивости растений к избытку и недостатку тяжелых металлов в среде. Фиторемедиация.

Фитоиммунитет. Фитоиммунология как составная часть общей иммунологии. Функции иммунитета. Иммунитет. Хозяйская и нехозяйская устойчивость. Двухфазность ответа растений на внедрение патогена: распознавание патогена и защитная реакция. Элиситоры. Роль лектинов в распознавании. Рецептор - лигандный тип взаимодействия растения-хозяина и патогена. Роль олигосахаридов в ответной реакции растения на внедрение патогена. Некротрофы и биотрофы - низко- и высокоспециализированные патогены. Детерминанты устойчивости растений к патогенам: антибиотические вещества (фитоалексины), механические барьеры, ауксотрофия, реакция сверхчувствительности и др. Детерминанты патогенности микроорганизмов: факторы, способствующие контакту микроорганизма и растения, супрессоры защитной реакции и токсины, факторы, обеспечивающие проникновение патогена и его питание внутри растения факторы, обеспечивающие преодоление защитной реакции растения.

Тип и степень совместимости в системе: большое растение. Генетическая природа устойчивости растений к патогенам Вертикальная и горизонтальная устойчивости. Теория Флора «ген-на-ген». Сопряженная эволюция растения хозяина и патогена. Приобретение видовой и сортовой специализации патогеном (индукторно-супрессорная модель Хесса).

Роль вторичных метаболитов в вертикальной и горизонтальной устойчивости. Локализация синтеза и накопления вторичных метаболитов на уровне клетки, ткани, органа, целого растения. Состав и характеристика смол, слизей, камеди, латекса. Внешняя секреция вторичных метаболитов.

Специализированные органы секреции. Состав и характеристика эфирных масел. Характеристика локализации синтеза и накопления основных групп вторичных метаболитов. Защитные функции вторичных соединений. Фитоалексины. Доказательства экологических функций вторичных соединений.

VIII. Взаимодействие процессов, их интеграция и согласованное функционирование органов.

Донорно-акцепторные взаимодействия как основа эндогенной регуляции фотосинтеза в системе растительного организма. Механизм эндогенной регуляции в системе растения: потоки углерода, используемые на синтез различных соединений и их распределение по тканям и органам. Теория фотосинтетической продуктивности. Пути повышения эффективности использования солнечной энергии при фотосинтезе. Донорно-акцепторные отношения, реутилизация и круговорот минеральных элементов в растении. Распределение веществ по органам и компартментация процессов и соединений в клетке и тканях как система пространственной и временной организации биохимических и физиологических процессов и способ регуляции их согласованного взаимодействия и интеграций.

Системы регуляции и их иерархия в растении.

Регуляция распределения роста и веществ, а также взаимодействия органов в целом растении.

Системы регуляции: трофическая, гормональная и электрофизиологическая. Понятие «запрос» и предполагаемые механизмы передачи сигнала. Донорно-акцепторные отношения.

Регуляция процессов на клеточном уровне. Метаболитная регуляция и механизм контроля протекания процесса по принципу отрицательной (положительной) связи конечными продуктами. Аденилатный контроль.

Компартментация процессов и веществ как способ организации регуляции процессов в пространстве и времени.

Взаимодействие дыхания и фотосинтеза: обмен продуктами и субстратами.
Особенности дыхательного процесса в фотосинтезирующей клетке.

ОСНОВНАЯ УЧЕБНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М. Абрис. 2011. Издание 3-е. 783 с.
Алехина Н.Д. и др. Физиология растений. Под ред. И.П.Ермакова. М. Академия. 2007.
Издание 2-е. 640 с.
Медведев С.С. Физиология растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 2004.
336с.

Список дополнительной литературы :

Тимирязевские чтения:

О.Н. Кулаева. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка. М.: Наука, 1982. 84 с.

В.Б. Иванов. Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.

Ю.В. Балнокин. Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений. М.: Наука, 2012. 99 с.

В.В. Кузнецов. Гормональная регуляция биогенеза хлоропластов. М.: Наука, 2018. 112 с.

Монографии:

А.М. Соболев. Запасание белка в семенах растений. М.: Наука, 1985. 112 с.

М.Г. Николаева, И.В. Лянгузова, Л.М. Поздова. Биология семян. Санкт-Петербург: НИИ химии СПбГУ, 1999. 232 с.

Д.А. Лось. Сенсорные системы цианобактерий. М.: Научный мир, 2010. 218 с.

Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений. / под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. 487 с.

Обзоры:

Романов Г.А. (2009) Как цитокинины действуют на клетку. Физиология растений, 56(2), 295-319.

Романов Г.А., Медведев С.С. (2006) Ауксины и цитокинины в развитии растений. Последние достижения в исследовании фитогормонов. Физиология растений, 53, 309-319.

Аксенова Н.П., Миляева Э.Л., Романов Г.А. (2006) Флориген обретает молекулярный облик. К 70-летию теории гормональной регуляции цветения. Физиология растений, 53(3), 449-454.

Dubrovsky J.G., Ivanov, V.V. (2021) The quiescent centre of the root apical meristem: conceptual developments from Clowes to modern times. *Journal of Experimental Botany*. 72(19), 6687-6707.

Фоменков А.А., Носов А.В., Ракитин В.Ю., Суханова Е.С., Мамаева А.С., Соболюкова Г.И., Носов А.М., Новикова Г.В. (2015) Этилен сопровождает пролиферацию культивируемых клеток растений или участвует в ее регуляции? Физиология растений, 62(6), 839–846. (DOI: 10.7868/S0015330315060056)