

Приложение № 11

УТВЕРЖДЕНО  
приказом БИН РАН  
от 28 сентября 2018 г.  
№ 50а/ОК  
(по аспирантуре и докторантуре)

**ПРОГРАММА**  
**вступительного испытания для поступления на основную**  
**образовательную программу подготовки научно-педагогических кадров в**  
**аспирантуре БИН РАН**  
**по направлению 06.06.01 Биологические науки**  
**профиль 03.01.05 - «Физиология и биохимия растений»**

**ОБЩИЕ ВОПРОСЫ**

Уникальные особенности растительного организма - фото- и автотрофность. Особенности строения, структурная и функциональная организация растительной клетки. Симбиогенная гипотеза возникновения растительной клетки. Физиология и биохимия растений - теоретическая основа растениеводства и новых отраслей биотехнологии. Проблема защиты окружающей среды.

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСШИХ  
РАСТЕНИЙ**

Тканевый уровень организации тела растений. Системы тканей. Характеристика и классификация тканей. Строение и особенности в связи с выполняемой функцией.

Анатомическое строение вегетативных органов. Первичное и вторичное строение стебля у однодольных и двудольных растений. Особенности анатомического строения стебля древесных растений. Утолщение стеблей однодольных растений. Зональное строение корня. Первичное и вторичное строение корня однодольных и двудольных растений. Формирование боковых корней. Анатомия листа.

Морфологическое строение вегетативных органов растений.

Корень: выполняемые функции. Морфологические типы корней. Типы корневых систем. Экологические типы корней (по отношению к субстрату). Метаморфозы корней.

Симбиозы корней и их значение. Микориза, ее роль в эволюции высших растений. Азотфиксирующие клубеньковые симбиозы. Ризобийный симбиоз. Актиноризный симбиоз.

Побег как основной орган высших растений. Морфология побега. Типы ветвления побега и формирования побеговых систем.

Стебель, его функции. Лист, его основные части и функции. Морфология листа. Простые и сложные листья. Онтогенез листа: внутрипочечная, внепочечная фазы развития, старение листьев, отмирание. Листопад: механизм, значение. Макрофильная и микрофильная линии эволюции высших растений. Почка как зачаток побега. Строение почки, классификация.

Строение зародыша и развитие проростка покрытосеменных растений.

Воспроизведение и размножение высших растений. Размножение растений: половое, бесполое и вегетативное. Типы полового процесса. Жизненный цикл растений, происхождение, эволюция. Эволюция гаметофита и спорофита высших растений. Органы полового и спорового размножения высших растений, их эволюция. Морфология цветка, его биологическая роль в жизни растений. Происхождение цветка и основные направления его эволюции. Андроцей, гинецей. Биологическое значение завязи. Опыление: основные типы, значение перекрестного опыления. Соцветие и его типы. Микро- и мегаспорогенез, развитие мужского и женского гаметофитов. Апомиксис: партеногенез, апогамия, апоспория. Амфимиксис. Двойное оплодотворение и его биологическое значение. Семяпочка, семя, плод – строение и развитие. Классификация плодов. Околоплодник, его строение и биологическое значение. Приспособление плодов и семян к распространению

## **ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ.**

Клетка - основная структурная и функциональная единица растения. История изучения клетки. Основные структурные компоненты растительной клетки (клеточная оболочка, цитоплазма, ядро, пластиды, митохондрии и пр.) и их функции. Атомарный и молекулярный составы клетки. Функции органических веществ в клетке. Ферменты. Хранение и реализация наследственной информации на молекулярном уровне: наследственный код, биосинтез белка, обмен веществ.

Клеточная теория и ее роль в развитии естественных наук. Общий план и особенности строения клетки растений. Основные органоиды клетки растений (ядро, пластиды, митохондрии, вакуоли и др.). Современное представление о происхождении и эволюции клетки. Деление ядра и клетки,

митоз и мейоз. Биологический смысл митоза. Место мейоза в органогенезе растений и его биологическое значение.

Структурная организация клетки - основа ее биохимической активности и функционирования как целостной живой системы. Эволюция клеточной организации на примере сравнения прокариотической и эукариотической клеток. Специфические особенности растительной и животной клеток. Основные структурные элементы эукариотической клетки.

Мембранные системы клетки и мембранный принцип ее организации. Структура и свойства биологических мембран, их роль в клетке (проницаемость, системы активного транспорта, биосинтезов). Модели структурно-функциональной организации мембран.

Плазмалемма. Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, микротела (пероксисомы, глиоксисомы, лизосомы и др.), вакуоли, их строение и основные функции.

Ядро, его организация и функционирование. Пластиды и митохондрии, строение и функции.

Генетический аппарат растительной клетки. Взаимодействие ядерного, митохондриального и хлоропластного геномов.

Рибосомы растительной клетки, строение и функции. Цитоскелет, особенности его строения в связи с биологическими функциями.

Строение клеточной стенки, ее химический состав и основные функции (защитная, опорная, функции в морфогенезе, транспорте и др.). Регуляторные системы клетки. Внутриклеточные факторы регуляции обмена: биохимические, генетические, мембранные. Регуляция с участием вторичных мессенджеров.

## **РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ**

Определение понятий «рост» и «развитие» растений. Общие закономерности роста, типы роста у растений: апикальный, интеркалярный, радиальный, базальный, равномерный. Организация меристем корня и стебля. Рост и деятельность меристем. Кинетика ростовых процессов и их свойства. Ритмика, биологические часы. Корреляции. Полярность. Регенерация. Суточная и сезонная периодичность роста. Физиология покоя (глубокий и вынужденный покой). Управление покоем.

Клеточные основы роста. Фазы роста клеток и их характеристики. Изменения морфологии и метаболизма при прохождении каждой фазы. Рост клеток в меристеме. Рост клеток растяжением.

Дифференцировка клеток и тканей: компетенция и детерминация. Дифференциальная экспрессия генома как фактор реализации генетических программ развития. Тотипотентность растительной клетки.

Системы регуляции функций целого растения: трофическая, гормональная, электрическая.

Фитогормоны (ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовая кислота, этилен, брассиностероиды), их строение, биосинтез, транспорт, физиологическое действие. Общие принципы гормональной регуляции. Гипотезы о механизме действия фитогормонов. Влияние на работу хромосомного аппарата, активность ферментов и функциональную активность мембран. Молекулярные основы действия гормонов и ингибиторов роста растений. Взаимодействие между различными гормонами. Синтетические регуляторы и ингибиторы роста (гербициды, ретарданты, морфактины), их практическое применение.

Ростовые и тургорные движения растений. Тропизмы (фото-, гео-, электро-, термотропизмы) и настии.

Влияние света на процессы роста и развития растений. Фитохромная и криптохромная системы регуляции.

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.

Внутренние и внешние факторы, определяющие переход растений от вегетативного развития к генеративному. Индукция цветения. Яровизация. Фотопериодизм. Роль фитохромной системы в фотопериодических реакциях. Типы фотопериодической реакции. Природа флорального стимула. Гипотезы о бикомпонентной природе флоригена, о многокомпонентном контроле цветения. Модель переключения генной активности. Старение.

## **ОСНОВНЫЕ БИОМОЛЕКУЛЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА**

Особенности состава и метаболизма углеводов растений. Моносахариды, их структура и взаимопревращения. Олигосахариды, их состав, структура, основные представители. Сахароза: локализация, синтез и функции. Полисахариды: состав, типы связей, ветвление. Структура крахмала и его дегградация.

Общие свойства липидов и их классификация. Насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты: классификация, метаболизм, функции.

Триглицериды и их функции. Мембранные липиды, их строение и функции. Стерины. Эфиры стеринов. Биологические мембраны, особенности липидного состава различных мембран растительной клетки.

Структура и ионные свойства аминокислот. Синтез аминокислот. Общие свойства белков. Химическое строение белков. Физико-химические свойства белков. Биосинтез белков. Функциональная классификация белков.

Пуриновые и пиримидиновые основания. Нуклеозиды и нуклеотиды: структура, синтез, функции. Нуклеозидполифосфаты. Нуклеиновые кислоты: первичная структура, нуклеотидный состав. Вторичная и третичная структура ДНК. Структура РНК. Типы РНК (информационная, транспортная, рибосомальная).

Растительные вещества вторичного происхождения и их обмен. Фенольные соединения (фенолоскислоты, фенилпропаноиды, флавоноиды и изофлавоноиды, полимерные фенольные соединения). Изопrenoиды (терпеноиды). Основные группы изопrenoидов (моно-, сескви-, ди-, три- и тетратерпеноиды, полимерные изопrenoиды). Биосинтез изопrenoидов в растениях. Гликозиды. Алкалоиды.

Ферменты. Классификация ферментов. Реакции, катализируемые основными классами ферментов.

## **ФОТОСИНТЕЗ**

История открытия фотосинтеза (Пристли, Шееле, Ингенгуз, Сенебье, Соссюр, Буссенго, Сакс, Энгельман).

Общее уравнение фотосинтеза. Происхождение кислорода, выделяемого при фотосинтезе. Световая и темновая фаза фотосинтеза.

Структурная организация фотосинтетического аппарата. Строение листа как органа фотосинтеза, изменения в онтогенезе. Хлоропласты. Основные элементы структуры хлоропластов (двойная мембрана, строма, тилакоиды, граны). Онтогенез хлоропластов. Структура фотосинтетического аппарата у цианобактерий. Гипотеза об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов (Фаминцын и др.). Эволюция структуры фотосинтетического аппарата.

Пигменты зеленых растений, их классификация. Значение работ М.С. Цвета. Строение хлорофилла, химическая структура, спектральные свойства. Биосинтез хлорофиллов. Отдельные представители группы хлорофиллов. Распространение хлорофиллов среди различных групп организмов. Функции хлорофиллов. Хлорофилл-белковые комплексы.

Фикобилины, строение и физико-химические свойства. Явление хроматической комплементарной адаптации у водорослей.

Каротиноиды, их классификация и структура, физико-химические, свойства. Биосинтез каротиноидов. Роль каротиноидов в процессе фотосинтеза.

Функциональная активность хлоропластов. Реакция Хилла. Представление о двух пигментных системах (эффект усиления Эмерсона). Представление об аккумуляции, миграции и трансформации энергии света в реакционных центрах. Состав и функционирование I и II фотосистем. Нециклическое фосфорилирование. Циклическое фосфорилирование. Химическая гипотеза образования АТФ. Хемиосмотическая гипотеза фотофосфорилирования (Митчелл). Квантовый выход фотосинтеза.

Первичные процессы фотосинтеза. Электронно-возбужденные состояния пигментов (синглетное, триплетное). Типы дезактивации возбужденных состояний. Флуоресценция. Механизмы миграции энергии в системе фотосинтетических пигментов. Преобразование энергии в реакционном центре. Окислительно-восстановительные превращения хлорофилла реакционного центра.

Электрон-транспортная цепь фотосинтеза, природа ее основных компонентов. Представление о совместном функционировании двух фотосистем. Эффекты Эмерсона. Основные функциональные комплексы электротранспортной цепи - ФС1, ФС2, цитохром b<sub>6</sub>/f комплекс; их структура и функции. Образование соединений с высоким восстановительным потенциалом. Системы фотоокисления воды и выделения кислорода при фотосинтезе. Участие хинонов, цитохромов, Cu- и Fe-протеидов в реакциях транспорта электронов. Циклические и нециклические потоки электронов, системы регуляции.

Фотофосфорилирование. Характеристика основных типов фотофосфорилирования - циклического, нециклического, псевдоциклического. Механизм сопряжения электронного транспорта и образования АТФ.

Темновая стадия фотосинтеза. Связь фотосинтетической ассимиляции CO<sub>2</sub> с фотохимическими реакциями. Природа первичного акцептора углекислоты. Химизм реакций цикла Кальвина, его ключевые ферменты. Первичные продукты фотосинтеза, их превращения. Регенерация акцепторов CO<sub>2</sub>. Первичный синтез углеводов. Фотодыхание. Цикл Хэтча-Слэка-Карпилова. Особенности C<sub>3</sub>- и C<sub>4</sub>- растений и САМ-тип метаболизма.

Взаимосвязь фотосинтеза и процессов усвоения азота. Функциональная роль хлоропласта. Потоки метаболитов в хлоропласт и из него. Бактериальный фотосинтез или фоторедукция (Ван-Ниль). Хемосинтез (Виноградский). Гетеротрофная фиксация углекислоты. Эволюция типов обмена веществ.

Значение зеленых растений для биосферы. Зависимость продуктивности фотосинтеза от различных факторов внешней среды (интенсивности и спектрального состава света, концентрации углекислоты, температуры, содержания воды, минерального питания). Суточный ход фотосинтеза. Фотосинтез и рост растений. Методы определения фотосинтеза.

## ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

История развития учения о дыхании (Лавуазье, Шееле, Ингенгуз, Соссюр, Шенбайн). Перекисная теория биологического окисления А.Н. Баха. Развитие учения об активации кислорода в работах Хайяши и Мэзона. Представление об активации водорода в работах Баха. Теория дыхания Палладина. Происхождение кислорода в углекислоте, выделяемой при дыхании. Взаимосвязь дыхания и брожения, представления Пфлюгера и Пфэффера, теория Костычева о генетической связи дыхания и брожения. Типы брожения. Современные представления об анаэробной и аэробной фазах дыхания.

Гликолиз (значение фосфорилирования гексозы, I и II субстратное фосфорилирование, обращенный гликолиз, энергетический выход гликолиза). Органические кислоты и их обмен. Цикл ди- и трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Глиоксилатный цикл. Пентозофосфатный путь окисления глюкозы. Другие пути прямого окисления сахаров с образованием кислот. Взаимосвязи путей окисления глюкозы. Энергетический выход цикла Кребса и пентозофосфатного пути, использование промежуточных продуктов.

Дыхательная электрон-транспортная цепь. Структура и функции митохондрий. Химическая гипотеза окислительного фосфорилирования. Природа фосфатной макроэргической связи АТФ. Механическая гипотеза образования АТФ. Хемиосмотическая гипотеза окислительного фосфорилирования Митчелла. Разобщение электрон-транспортной цепи и фосфорилирования. Разнообразие путей переноса электронов и протонов у растений как приспособление к условиям существования.

Субстраты дыхания и дыхательный коэффициент. Эффект Пастера. Зависимость дыхания от внешних и внутренних факторов. Влияние на дыхание температуры, концентрации углекислого газа, света, содержания

воды, минерального питания. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе растений. Методы изучения дыхания.

## **ВОДНЫЙ РЕЖИМ**

Структура и физические свойства воды в жидком и твердом состоянии. Влияние электролитов и неполярных групп на структуру воды. Взаимодействие воды с компонентами протоплазмы. Формы воды в растительных клетках. Законы осмоса, тургор и сосущая сила, их значение для растений.

Формы воды в почве. Доступная и недоступная вода. Определение коэффициента завядания. Поглощение воды растительными клетками в процессе гидратации биокolloидов. Общее представление о нижнем и верхнем концевых двигателях поглощения воды растениями. Корневое давление (плач растений, гуттация, предполагаемый осмотический механизм). Передвижение воды по тканям и сосудам. Состояние воды в сосудах. Представления о полярности клеток эндодермы. Транспирация. Структура листа в связи с явлением транспирации, устьичная и кутикулярная транспирация. Законы Дальтона и Стефана о диффузии паров воды. Физиология движения устьиц. Значение восходящего тока воды для растения. Понятие о продуктивности транспирации.

Особенности водного обмена у различных экологических групп растений (гигрофиты, мезофиты, ксерофиты). Природа засухоустойчивости. Физиологические основы орошаемого земледелия.

## **МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ**

Развитие учения о корневом питании растений (Ван-Гальмонт, Тэйер, Либих, Буссенго, Гельригель, Сабинин). Учение Гедройца о почвенном поглощающем комплексе. Работы Виноградского о роли почвенных микроорганизмов.

Элементарный химический состав растений. Макро-, микро- и ультрамикрорэлементы. Накопление отдельных элементов растениями.

Азот. Содержание различных форм азота в атмосфере и почве. Содержание азота в органах растений.

Постоянный обмен азотистых соединений в растительных тканях. Группы азотфиксирующих организмов. Клубеньковые бактерии (Байеринк) и другие симбионты. Свободноживущие почвенные бактерии (Виноградский, Байеринк). Бактерии, цианобактерии и грибы в почвах и водоемах. Два представления о путях биологического связывания молекулярного азота.



Доказательство наличия восстановительного пути фиксации атмосферного азота. Роль пировиноградной кислоты и ферредоксина в процессе азотфиксации. Гипотетическая схема фиксации молекулярного азота. Природа активного центра нитрогеназы. Симбиотическая азотфиксация в корневых клубеньках бобовых. Включение аммиачного азота в обмен веществ (Костычев и современные представления). Пути редукции нитратов у растений. Значение работ Прянишникова и его учеников об усвоении растениями нитратных и аммиачных удобрений и о роли амидов. Представление о физиологически кислых и щелочных солях. Переаминирование, превращение азотистых веществ при прорастании семян. Роль глутамина в обезвреживании аммиака.

Сера и ее значение для растений. Формы серы, доступные для растений. Механизмы редукции сульфатов у растений.

Роль фосфора в питании растений. Доступные формы фосфорных соединений. Участие фосфора в обмене веществ. Микоризные корневые симбиозы.

Общее представление о роли катионов (калия, кальция) в питании и жизнедеятельности растений. Влияние катионов на коллоидные свойства цитоплазмы и структуру ферментов. Представление об антагонизме ионов. Участие катионов в генерации биопотенциалов. Нейтрализация избыточной кислотности. Физиологическая роль калия, натрия, кальция, магния. Участие железа в обмене веществ. Роль микроэлементов в жизни растений (молибден, марганец, медь, цинк, бор).

Поступление веществ в клетку растения. Пассивное поступление веществ в растительные ткани. Активное поглощение веществ. Электрохимические гипотезы поступления ионов в клетку. Ионные массы. Современные представления об активном мембранном транспорте (теория переносчиков). Пиноцитоз. Передвижение веществ в растении. Воздействие растений на почву. Влияние корневых выделений и дыхания корней на доступность элементов питания в почве. Представление о контактном обмене между почвенными коллоидами и клетками корня. Методы изучения минерального питания растений. Гидропоника.

## **ТРАНСПОРТ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ**

Понятие о восходящем и нисходящем токах веществ в растении. Передвижение органических веществ. Симпластический и апопластический пути. Плазмодесмы, их строение, особенности образования и функции. Ближний и дальний (флоэмный) транспорт ассимилятов. Транспортные

формы веществ. Возможный механизм и регуляция флоэмного транспорта. Зависимость транспорта веществ от температуры, водного режима, минерального питания. Ксилемный транспорт веществ. Донорно-акцепторные взаимодействия и роль транспортных систем в интеграции физиологических функций целого растения.

## **УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ**

Стресс и адаптация - общая характеристика явлений. Ответные реакции растений на действие стрессоров. Специфические и неспецифические реакции.

Пути адаптации растений к водному дефициту. Классификация растений по их устойчивости к засухе. Регуляция осмотического потенциала с помощью осмолитов. Пролин и полиолы как важнейшие протекторы белков. Полиамины - протекторы нуклеиновых кислот. Бетаины и их защитные функции.  $C_4$  и САМ -типы метаболизма как системы экономии влаги у засухоустойчивых растений.

Пути адаптации растений к высокой концентрации солей. Галофиты и гликофиты. Осморегуляторная и протекторная функции осмолитов. Протекторные белки, синтезирующиеся в условиях солевого стресса. Системы ионного гомеостатирования клеток. Компарментализация ионов, роль вакуоли. Роль плазмалеммы и тонопласта в поддержании низких концентраций ионов натрия в цитоплазме.

Пути адаптации растений к экстремальным температурам. Изменения содержания и изоферментного состава ферментов. Структурные перестройки клеточных мембран. Роль изменения химического состава жирных кислот в обеспечении необходимой подвижности липидного бислоя мембраны при температурных адаптациях. Изменение вязкости липидов и регуляция активности локализованных в мембранах ферментов.

Пути адаптации растений к недостатку кислорода. Анатомические особенности растений, устойчивых к аноксии и гипоксии. Роль гликолиза в адаптации растений к недостатку кислорода. Белки, образующиеся в растениях в ходе адаптации к недостатку кислорода.

Фитоиммунитет. Двухфазность ответа растений на внедрение патогена: распознавание патогена и защитная реакция. Элиситоры. Роль пектинов в распознавании. Факторы устойчивости к патогенам: антибиотические вещества (фитоалексины), механические барьеры, реакция сверхчувствительности.

## Литература

- Альбертс Б., Брэй Д., Льюис Дж. и др. Молекулярная биология клетки. В 3 томах. Издание 5-е (англ.; 2008), перевод. Изд.-во Научно-издательский центр «Регулярная и хаотическая динамика»: 2013 г.
- Вахрушева О.А., Недоспасов С.А. Система врожденного иммунитета у растений. Молекулярная биология, 2011, том 45, № 1, с. 20–29
- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. Л, 1990. 144 с.
- Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н. и др. Генетика развития растений. СПб.: «Издательство Н-Л», 2010 г., 432 с.
- Медведев С.С. Физиология растений. СПб.: БХВ-Петербург. 2012 г., 512 с.
- Нельсон Д., Кокс М. Основы биохимии Ленинджера. В 3-х томах. Лаборатория знаний: 2017 г.
- Пиневиц А.В., Аверина С.Г. Кислородная фототрофия. Руководство по эволюционной клеточной биологии // Издательство Санкт-Петербургского университета, 2002, 234 с.
- Хелдт Г.-В. Биохимия растений. Изд.-во Бином: 2011 г., 472 с.
- Чекунова Е.М. Генетика биосинтеза хлорофилла: темновой и светозависимый пути. Экологическая генетика. 2010. Т.8.№ 3. с.38-51.
- Buchanan W.B., Gruissem W., Jones P.L., ed, Biochemistry and Molecular Biology of Plants. 2nd Edition, Rockville, Maryland, American Society of Plant Physiologists, 2015, 1222 p.
- Evert, R. F. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development /Ray F. Evert.—3rd ed. 2006. 624 p.
- Gould N., Thorpe M.R., Koroleva O., Minchin P.E.H. Phloem hydrostatic pressure relates to solute loading rate: a direct test of the Münch hypothesis. 2005. Functional Plant Biology 32(11) 1019–1026.
- Halliwell B., Gutteridge J.M.C. Free radicals in biology and medicine. Fifth Edition. Oxford University Press, 2015. 905 p.
- Melnyk C.W., Molnar A., Baulcombe D.C. Intercellular and systemic movement of RNA silencing signals. The EMBO Journal (2011) 30, 3553– 3563.
- Taiz L., Zeiger E. Plant Physiology, 5th Edition, Sunderland-Massachusetts, Sinauer Associates Inc, 2010, 778 p.
- Voznesenskaya E.V., Franceschi V.R., Kiirats O., Freitag H. and Edwards G.E.. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C4 plant photosynthesis. Nature. 2001. Vol 414. № 29. P.543-546.
- <http://www.arabidopsisbook.org/> Продолжающаяся серия рецензируемых публикаций Американского общества биологов растений