



МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«ЮЖНО-УРАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ГУМАНИТАРНО-
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»
(ФГБОУ ВО «ЮУрГГПУ»)

ЕСТЕСТВЕННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
КАФЕДРА ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ

ВЛИЯНИЕ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ НА СОДЕРЖАНИЕ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ НЕКОТОРЫХ
БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

Выпускная квалификационная работа
по направлению 44.03.05 – «Педагогическое образование»
Уровень образования – бакалавриат
Профильная направленность «Биология. Физическая культура»

Проверка на объем заимствований:
96,7 % авторского текста

Работа допущена к защите
« 05 » апреля 2018 г.

И.о. зав. кафедрой общей биологии и
физиологии
[подпись] / Байгужин П.А.

Выполнил(а):

Студент(ка) группы ОФ – 501/065-5-1

[подпись] / Дудина Т.С.

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент

[подпись] / Третьякова И.А.

Челябинск

2018

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ БОБОВОГО РАСТЕНИЯ, КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ МЕЖДУ НИМИ	6
1.1 Анатомо-морфологическая характеристика семейства Бобовые	6
1.2 Морфолого-анатомическая характеристика клубеньков	8
1.3 Инфицирование бобового растения азотфиксирующими бактериям	11
1.4 Механизм азотфиксации	13
1.5 Взаимоотношения бобовых растений с клубеньковыми бактериями	15
1.6 Факторы, способствующие симбиотическим взаимоотношениям клубеньковых бактерий и видам семейства	19
1.7 Особенности пигментной системы бобовых растений	24
ГЛАВА 2. ПРАКТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ НА КОНЦЕНТРАЦИЮ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ НЕКОТОРЫХ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ	30
2.1 Организация исследования	30
2.2 Результаты и обсуждение	33
ГЛАВА 3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ИССЛЕДОВАНИЙ В ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ ПРАКТИКЕ	44
ВЫВОДЫ	52
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	53
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	55
ПРИЛОЖЕНИЯ	61

ВВЕДЕНИЕ

Бобовое растение представляет собой симбиоз с клубеньковыми бактериями порядка *Rhizobiales*. Это означает, что организмы-симбионты получают определенную выгоду от таких взаимоотношений. Азот содержится в любой части растения, поэтому при сильном недостатке азота растение может погибнуть. Растения нуждаются в снабжении азотом, но так как потребление азота из воздуха невозможно, а почва не всегда способна удовлетворить эту потребность в полной мере, то требуется дополнительный источник этого элемента. Бобовым растениям в этом помогают клубеньковые бактерии, так как они способны трансформировать не поглощаемый растительным организмом азот в более доступную форму. Такое сожительство способствует обогащению почвы азотом, что давно используется в сельскохозяйственных севооборотах.

Проблемами азотфиксации занимались многие отечественные и зарубежные исследователи. Среди отечественных ученых наиболее существенный вклад в изучение вопросов азотфиксации внесли Воронин М.С. (впервые описал клубеньковые бактерии в 1866г), Костычев С.П. и Виноградский С. Н. («аммиачная теория» фиксации азота; выделил первую культуру свободноживущих азотфиксирующих микроорганизмов – клостридий), Шилов В.Е. и Лихтенштейн Г.И. (механизм восстановления азота), Прянишников Д.Н., Кретович В.Л., Е.Н. Мишустин, М.М. Умаров, Н.Г. Кураков, В.Н. Любименко и другие. Среди иностранных исследователей стоит отметить М. Бейеринка (впервые выделил клетки ризобий в чистой культуре), Ф. Габер и К. Бош (технология получения аммиака из азота и водорода под давлением с участием катализатора), Г. Гельригель (научно обосновал и экспериментально доказал, что процесс усвоения азота бобовыми культурами связан с деятельностью микроорганизмов на корневой системе этих растений), Дж. Буссенго и многие другие.

На данный период времени проводились исследования, связанные с влиянием бобового растения на жизнедеятельность азотфиксирующих бактерий. В них упомянуты различные аспекты, связанные с упрощением деятельности бактерий при внедрении в растение. Но данных об обратных исследованиях в доступной нам литературе обнаружено не было. Поэтому возник интерес исследовать этот аспект взаимодействия.

В связи с этим **целью** исследования стало: выявить влияние азотфиксирующих бактерий на концентрацию основных фотосинтетических пигментов у некоторых культур семейства бобовые.

Задачи:

1. Проанализировать взаимоотношения бобовых растений и клубеньковых бактерий, а также факторы, влияющие на их развитие.
2. Определить концентрации фотосинтетических пигментов согласно схеме опыта.
3. Выявить особенности влияния азотфиксирующих бактерий на концентрации основных фотосинтетических пигментов согласно схеме опыта.
4. Разработать факультативное занятие по биологии на тему: «Типы взаимоотношений между организмами».

Объекты исследования:

- горох луцильный «Кельведонское чудо»,
- бобы «Русские черные»,
- фасоль кустовая «Звездочка».

Предмет исследования: влияние клубеньковых бактерий на фотосинтетические пигменты у некоторых видов семейства.

Методы:

1. Метод анализа литературных источников;
2. Спектрофотометрический метод по стандартной методике А.П. Гавриленко, А.Ю. Жигалова. Определение концентрации хлорофилла и каротиноидов на спектрофотометре СФ-26 [11];

3. Графический и математический анализ – t-критерий Стьюдента [33, 42]. (приложение 1).

Анализ литературных источников выявил некоторые противоречивые данные. С одной стороны, многие авторы [30], 46, 56], определяют взаимоотношения бобового растения и бактерий как симбиотические, то есть как взаимовыгодные. Но с другой стороны, имеются данные [12] о том, что клетки корневой системы растений семейства бобовые при проникновении бактерий в ткань вырабатывает бактерицидные вещества. Так как клубеньки на растении появляются в течение 7–10 дней после всходов, это свидетельствует о том, что растение на ранних стадиях находится в антагонистических отношениях с бактериями. Но исследований, посвященных изучению влияния азотфиксирующих микроорганизмов на поздних стадиях, обнаружено не было. Возможно, на более поздних стадиях онтогенеза бобовых растений наблюдаются похожие отношения.

Гипотеза исследования: на поздних стадиях онтогенеза некоторых бобовых растений клубеньковые бактерии подавляюще действуют на концентрации основных фотосинтетических пигментов.

В работе впервые изучено действие азотфиксирующих бактерий на концентрации хлорофиллов и каротиноидов на разных стадиях развития некоторых бобовых растений. Результаты исследований подвергают сомнениям общепризнанные положения о симбиотических взаимоотношениях клубеньковых бактерий и растений семейства бобовые. Полученные результаты могут быть использованы в курсах лекций по физиологии и анатомии растений, а также в школе при изучении тем «Бактерии. Значение в природе и жизни человека», «Растения. Значение в природе и жизни человека», «Типы взаимоотношений между организмами».

ГЛАВА 1. ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ БОБОВОГО РАСТЕНИЯ, КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ МЕЖДУ НИМИ.

1.1 Анатомо-морфологическая характеристика семейства Бобовые (*Fabaceae*)

Систематика растений включает довольно большое количество семейств растений – 405 (цит. The PlantList, 2015). Каждое семейство по своему уникально, так как имеет ряд анатомических и морфологических особенностей и ценностных качеств, свойственных только этому семейству.

Растения семейства Бобовые имеют необычную форму плода – боб, название которой и стало основой для обозначения семейства. Систематика семейства насчитывает не менее 17 тысяч видов, распространенных на всех континентах и практически во всех природных зонах, за исключением арктических и антарктических пустынь [22, 30]. В зависимости от региона произрастания варьируются и жизненные формы видов: от деревьев и кустарников до лиан. В основном семейство представлено вьющимися формами, как трав, так и деревьев.

Корневая система может быть как стержневой, так и мочковатой (у многолетников). Максимальная глубина проникновения корня в почву достигает 1 метра, но основная масса корневой системы располагается близко к поверхности. Характерной особенностью корневой системы бобовых растений является наличие клубеньков – наростов, в которых поселяются азотфиксирующие бактерии рода *Rhizobium* [49]. Они проникают из земли в клетки корневого волоска, вызывая интенсивное деление клеток, которое приводит к разрастанию тканей. Разные виды клубеньковых бактерий поселяются на определенной группе растений: *Rhizobium leguminosarum* у горошка, кормовых бобов, гороха; *Rhizobium meliloti* у люцерны и донника; *Rhizobium japonicum* поселяется только на сое, а *Rhizobium trifolii* только на клеве-

ре. Когда корни бобовых растений отмирают, а клубеньки разрушаются, бактерии переходят на сапрофитный тип питания. Также может наблюдаться ситуация когда близкородственные растения отличаются по наличию клубеньков. Так, например, у видов рода *Chaetocalyx* клубеньки есть, а у рода *Aeschynomene* – нет [1, 38, 51]. Также можно встретить цианобактерий – *Nostoc punctiforme* на корнях клевера александрийского [9].

Представители семейства имеют очередные, сложные листья, с хорошо развитыми прилистниками: зеленые листья (горох) и колючки (акация). Мimosовые и цезальпиниевые имеют парноперистые листья – горох, солодка; мотыльковые имеют тройчатосложные листья – клевер, фасоль, соя; непарноперистосложные листья – белая акация. Верхние листочки могут быть преобразованы в усики – горошек и горох.

Прочный прямостоячий стебель у сои, люпина, бобов, некоторых видов фасоли. Цепляющиеся (лазающие) стебли у гороха, чечевицы, горошка и чины. Деревянистый стебель у акации и караганы. Вьющийся – у горошка душистого, некоторых видов фасоли. Стебель жесткий, овальной (горошек мышинный), четырехгранной (горох, кормовые бобы) или трехгранной формы (чина), полый внутри. Стебель светло-зеленый или темно-сизо-зеленый и имеет самую разнообразную форму [9].

Цветок обоеполый, но однополый цветок известен у некоторых представителей семейства. В основном это деревья, произрастающие в субтропических странах. Цветки мотыльковые, зигоморфные. Цветок бобовых растений имеет двойной околоцветник: 5 сросшихся чашелистиков и 5 свободных или частично сросшихся лепестков. Лепестки бобовых растений имеют свое название: парус – самый крупный лепесток (отгиб – широкая часть, ноготок – узкая), весла – это 2 боковых свободных лепестка, лодочка – 2 нижних сросшихся лепестка. Андроец двубратственный (9 срослись, а 1 осталась свободной) или однобратственный (все тычинки срослись), образующий незамкнутую трубку. Гинецей состоит из 1 плодолистика, но известны растения,

у которых от 2 до 16 свободных плодолистиков. Часто монокарпный, с верхней завязью, расположенной на дне гипантия [8, 24].

Цветки бобовых образуют как верхушечные, так и пазушные соцветия, часто бокоцветные – кисть (горох, белая акация, люпин, десмодиум, астрагал, донник), метелка (раkitник, чингиль, софора), головка (клевер, люцерна, язвенник), простой зонтик (лядвенец), редко одиночные цветки. Количество цветков в соцветии может уменьшаться, но размеры при этом увеличиваются [57].

Тип опыления у многих бобовых – энтомофилия, встречается и перекрестное опыление, и самоопыление (горох, чечевица, люпин, астрагал, горошек). Цветок бобовых растений по своему приспособлен к опылению. У него особое строение венчика, которое приспособлено для опыления крупными насекомыми – шмелями: под тяжестью насекомого лодочка опускается, открывая доступ к пыльце и нектару. Немаловажное значение имеет длина хоботка опылителя: у клевера длина тычиночной трубки – 9–10 см., что удобно для многих шмелей и пчел, а у обыкновенной пчелы хоботок короче и она только собирает скопившуюся пыльцу. Часто такие насекомые просто похищают нектар, повреждая покровы цветка [24, 50].

Виды этого растения являются космополитами, и по степени распространения по земному шару уступают только семейству Злаковые. Флора многих стран состоит в основном из мотыльковых растений. Как отмечалось ранее, бобовые растения не участвуют в формировании флоры территорий с очень холодным климатом. Высокая способность адаптироваться к любым условиям – характерная черта семейства. Они беспрепятственно проникают во многие экосистемы и являются их эдификаторами. Многие растения приспособились к недостатку воды на тяжелых и глинистых почвах, песках [9].

1.2 Морфолого-анатомическая характеристика клубеньков

Стоит отметить, что формирование клубеньков и боковых корней растений происходит параллельно, что говорит об их образовании в одной зоне.

Существует ряд отличий в формировании боковых корней и клубеньков. Появление боковых корней начинается в перицикле против луча пер-

вичной древесины, которые связаны с цилиндром главного корня. Клубеньки образуются в любом месте. В начале формирования нет связи клубенька с центральным цилиндром корня. Сосуды клубенька образуются на периферии. Они связаны с сосудами корня и у них своя эндодерма. У клубеньков отсутствует корневой чехлик и эпидермис, но имеется слой коры поверх клубенька [17, 50].

Формирование клубеньков происходит на первичном корне и начинается с деления клеток коры. В процессе деления формируется ткань, имеющая радиальную структуру, в результате чего образуется меристема клубенька, состоящая из зернистых мелких клеток. Ядра разделившихся клеток расходятся и снова начинают делиться, без принятия определенной формы. Так формируется вторичная меристема [32,49].

Затем в процесс деления вовлекается весь меристематический комплекс, в результате чего формируется первичный клубенек. Но азотфиксирующих бактерий в нем пока не наблюдается, так как они сосредоточены в инфекционных нитях, которые многократно ветвятся и разносят бактерии. Инфекционные нити проникают в межклеточные промежутки тканей, а затем инвагинируют в примыкающие клетки. Выход бактерий из нитей – довольно длительный процесс, который связывают с внутренним давлением, которое возникает из-за интенсивного деления бактерий и выделения ими слизи. Выйдя из инфекционной нити, бактерии продолжают делиться. Большая часть бактерий делится в клетках, а не в нитях. Клетки с бактериями образуют бактериоидную ткань. Увеличение объема бактериоидной ткани происходит за счет энергично протекающего митотического деления меристематических клеток [49].

Клубенек увеличивается в размере сначала благодаря делению коровых клеток, а затем – увеличения их размера и одновременного деления. После полного заполнения клеток бактериями митоз завершается [50].

Клубенек связывается с корнем растения с помощью пучков волокон и сосудов. Проводящая система начинает ветвиться и сетью покрывает об-

ласть бактериоида. Одновременно происходит образование эндодермы клубенька из внешней оболочки первичного клубенька, который окружается корой клубенька [32].

На срезе клубенька хорошо видны 4 зоны: кора, меристематическая ткань, бактериоид и система сосудов. Кора клубенька представляет собой защитную оболочку, клетки которой более крупные по сравнению с другими клетками. Клетки коры деревянистых растений содержат смолы, танин и дубильные вещества.

Меристематическая ткань представляет собой область интенсивно делящихся клеток растения, в которых нет бактерий. Это плотно расположенные клетки, без межклетников, имеющие неправильную форму. Меристема участвует в образовании коровых клеток клубенька, области бактериоида и системы сосудов. Местоположение меристемы определяет форму клубенька: шарообразная (горох), цилиндрическая (клевер) или муфтоподобная (люпин) [49].

Область бактериоида занимает центральное положение и может занимать до 50% от сухой массы клубеньков. В нее входят инфицированные клетки и частично смежные с ними неинфицированные клетки, заполненные пигментами и дубильными веществами. Здесь располагается густая сеть инфекционных нитей, пучки волокон и сосудов, располагающиеся на периферии. Форма бактериоида может быть разной: двуветвистые (горох), шаровидная (клевер), округлая (нут), палочковидная (фасоль). Бактериоид занимает значительную часть клетки растения. Исследователи считают, что бактериоиды – это самые жизнеспособные формы клубеньковых бактерий, а также что фиксация азота происходит именно при их участии.

Система сосудов отвечает за взаимосвязь между бактериями и растениями. По сосудам осуществляется транспорт питательных веществ и продуктов обмена. Сосуды состоят из трахеид ксилемы, волокон флоэмы, ситовидных трубок и сопровождающих клеток [32].

Появление первых клубеньков приходится на время развития настоящих листьев – на 5–10 день после прорастания. Молодые клубеньки бело-

ватого цвета, при появлении нормальной активности становятся розоватыми. Розовый цвет обусловлен наличием пигмента – леггемоглобина, сходного с гемоглобином крови человека. Его можно обнаружить в клетках, содержащих бактериоид, а конкретно – между бактериоидом и его мембраной. Некоторые клубеньки имеют зеленоватую окраску – клубеньки, инфицированные неактивными бактериями. У однолетних растений наблюдается переход красного пигмента в зеленый при завершении азотфиксации [17, 49].

У многих бобовых растений разрушение клубеньков начинается в период цветения растения. Первый признак некроза – формирование слоя клеток с мощными стенками у основания клубенька, который задерживает обмен веществ между клубеньком и растением. Снижение активности фотосинтеза растения, сухость или влажность окружающей местности [18].

1.3 Инфицирование бобового растения азотфиксирующими бактериями

Общеизвестна способность бобовых растений к симбиозу с азотфиксирующими бактериями. Не все бобовые растения способны к таким взаимоотношениям: из 13 тыс. видов бобовых растений менее 1,5 тыс. способно к образованию клубеньков. В основном такие растения используются в сельском хозяйстве для биологической рекультивации земель. К ним относятся: клевер, люцерна и др. К растениям, не способным к образованию клубеньков на корнях относят растения подсемейств Мимозовые и Цезальпиниевые. В первую очередь это связано с тем, что представители этих групп филогенетически более примитивны, что приводит к выводу, что процесс азотфиксации появился гораздо позже первых представителей этой группы и стал своего рода прогрессом в развитии химических процессов.

Чтобы успешно инфицировать растение бактериями необходимо определенное количество жизнеспособных бактерий, расположенных близко к корню. Исследователи не сходятся во мнениях, какое именно количество требуется для инфицирования. Американец О.Аллен [49] считал, что потре-

буется примерно 500–1000 единиц бактерий для мелкосеменных растений и больше 70000 единиц для крупносеменных, а австралиец Дж. Винцент [18] предполагал, что необходимо несколько сотен активных бактерий. Но также имеются сведения о внедрении единичных клеток в ткань корня (люпин).

Внедрение клубеньковых бактерий в корень одинаково у всех видов бобовых и состоит из двух фаз.

1. Инфицирование корневых волосков бактериями.

Снаружи корень покрывает слой слизи – матрица, которая обеспечивает размножение скопившихся в ней бактерий. Субстратом для азотфиксирующих бактерий являются вещества, образовавшиеся в ходе разрушения корневого чехлика. В настоящее время существует ряд гипотез, способных дать представление о механизме внедрения в корень [49]:

- внедрение через повреждения эпидермальной и коровой ткани (особенно в местах ответвления боковых корней);
- проникновение через клетки корневых волосков;
- инфицирование в виде кокковидных клеток через щели в первичной оболочке корневых волосков;
- проникновение в корень через эпидермис молодых верхушек корня;
- ауксинная гипотеза. Согласно данной гипотезе, активизация синтеза гетероауксина из триптофана (выделения корней всегда его содержат) способствует внедрению бактерий в корень. При этом происходит искривление корневых волосков;
- в ходе жизнедеятельности бактерий выделяются ферменты, которые размягчают стенки клеток корневых волосков, вызывая при этом синтез полигалактуроназы – фермент, расщепляющий целлюлозу, содержащейся в стенке клетки корня;
- использование дополнительных источников пектинолитических источников (бактерии-спутники) для внедрения в корневые волоски;
- внедрение наподобие пиноцитоза – проникновение в корень при формировании впячивания на поверхности корневого волоска.

2. Массовое образование клубеньков. Ничто не влияет на скорость проникновения клубеньковых бактерий. Проникая в корень (наиболее легкий путь – через межклеточные пространства), бактерии перемещаются в ткани корня растения. Но чаще всего клетка образует инфекционные нити и в таком виде перемещается по тканям корня. Инфекционная нить – это большое скопление бактерий. Начинается нить в месте проникновения отдельной клетки или группы клеток. Предполагается, что формирование колонии бактерий и инфекционных нитей протекает до начала внедрения в корень [32, 34, 45, 49].

1.4 Механизм азотфиксации

Азотфиксация биологическая (от азот и лат. *fixatio* – закрепление) – связывание азота атмосферы и перевод его в азотсодержащие соединения микроорганизмами (свободноживущими или находящимися в симбиозе с растениями) или цианобактериями [26].

Данный процесс протекает в окруженной мембраной зоне бактериоида и локализуется в кортикальных клетках корня растения. Функция азотофиксатора принадлежит ферменту нитрогеназе. Этот фермент состоит из 2 частей: высокомолекулярной и низкомолекулярной, и только их комплекс способен к фиксации азота. Высокомолекулярная часть – Fe/Mo – состоит из двух атомов молибдена, 28–34 атомов железа и 18–24 серы на одну молекулу фермента. Низкомолекулярная часть состоит из гораздо меньшего количества атомов: по 4 атома железа и серы на молекулу нитрогеназы.

Субстрат связывается и восстанавливается на высокомолекулярном белке, а низкомолекулярный белок является источником электронов для Mo/Fe-белка, которые он берет с ферредоксина. Комплекс нитрогеназы существует только во время сопряженного с гидролизом АТФ переноса электронов от Fe-белка к Mo, Fe-белку. Функционирующий в бактериоиде цикл Кребса выступает как источник субстратов для окисления в электронтранспортной цепи, которая отвечает за синтез АТФ; обеспечивает нитрогеназу

электронами через ферредоксин; поставляет кетокислоты (α -кетоглутарат и др.), которые, реагируя с NH_4^+ , образуют аминокислоты, транспортируемые затем в клетки растения-хозяина. Для функционирования нитрогеназы необходимы АТФ и ионы Mg^{2+} [30].

Шиловым В.Е. и Лихтенштейном Г.И. [56] был предложен механизм активирования азота азотфиксирующим ферментом нитрогеназой. Они считали, что молекулярный азот поступает в фермент и активируется в нем через промежуток соответствующий длине молекулы азота. Активации способствуют железо- и молибденсодержащие центры: через атомы центров происходит передача электронов от восстановителя, которые запускают активацию азота. Близкое расположение группировок серы способствует протеканию данной реакции [24].

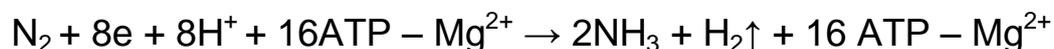
В молекуле азота атомы соединены тремя ковалентными связями. В ходе активации и хемосорбции азота освобождается энергия, достаточная для разрыва двух связей в молекуле азота. Третья ковалентная связь нарушается в ходе проникновения водорода (переведенного в активное состояние ферментами дегидрогеназной и гидрогеназной систем) в молекулу азота [14].

В биологических системах, сосуществующих совместно с клубеньковыми бактериями, фиксирование атмосферного азота осуществляется в ходе сложных взаимоотношений микроорганизма и высшего растения. Азотфиксация как процесс между двумя абсолютно разными по свойствам организмами имеет ряд особенностей, обусловленных наличием леггемоглобина в клетках клубенька (который выступает электронтранспортной системой между растением и бактериями) и бактериоидов [14, 58].

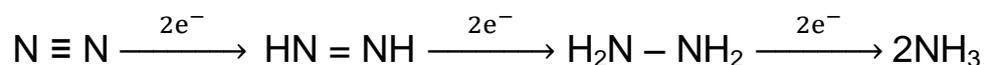
Растение, как одна из биологических форм жизни, содержит в себе соединения углерода, взаимопревращения которых обеспечивает получение энергии для активации процесса восстановления азота. Активированный азот – конечный акцептор электронов. Продукты неполного окисления углеродсодержащих соединений служат акцепторами NH_3 и в клубеньках образуют аминокислоты, которые становятся доступными высшему растению. Расте-

ниям принадлежит роль накопителя продуктов фотосинтеза и поставщика энергии. Бактерии на стадии бактериоида способны переносить активированный водород к азоту с помощью фермента нитрогеназы. Путь от N_2 до NH_3^+ рассматривается как восстановительный процесс [18, 22, 30].

При фиксации азота всегда выделяется молекулярный водород:



Для восстановления молекулы азота необходим перенос шести электронов, но за один цикл не может быть перенесено более двух электронов, поэтому процесс протекает не менее чем в трех последовательных стадиях [30]:



Помимо вышеизложенной гипотезы о механизме восстановления азота, имеется еще ряд не менее интересных предположений на этот счет. Так, например, есть гипотеза Виртанена [49], которая утверждает, что протекание азотфиксации сопровождается так называемым гидролизом азота, в ходе которого образуется гидроксилламин, азот которого в дальнейшем входит в состав аминокислот. Были выдвинуты две схожие гипотезы о том, что в ходе азотфиксации происходит восстановление азота и в ходе данной реакции по Виноградскому образуется аммиак, а по М.В. Федорову и Бахману – гидразин, так как предполагается, что протоплазма бактерий содержит фермент с карбоксильными группами, с помощью которых и происходит присоединение азота. Многие ученые в этой области согласны с гипотезой Виноградского [12].

1.5 Взаимоотношения бобовых растений с клубеньковыми бактериями

Отношения бобового растения и азотфиксирующих бактерий образуют целостную физиологическую систему, целостность которой проявляется во взаимонастройке физиологических процессов обоих организмов. Но имеются данные, что оба симбионта способны жить отдельно, при наличии комплекса необходимых условий.

Уже давно известно, что деятельность клубеньковых бактерий в бобовом растении не ограничивается увеличением содержания азота: они способны к синтезу физиологически активных веществ и витаминов [12].

Деление бактерий внутри рода *Rhizobium* происходит по видам растений, во взаимоотношениях с которыми они состоят. Доросинский Л.М. [49] в основу классификации положил перекрестную заражаемость и некоторые морфологокультурные свойства бактерий. В его классификации выделяются: *Rhizobium leguminosarum* – бактерии гороха, вики, кормовых бобов, чины, чечевицы; *Rhizobium phaseoli* – бактерии фасоли; *Rhizobium japonicum* – бактерии сои; *Rhizobium vigna* – бактерии вигны, маша, арахиса и др.[1, 12]. Еще одним различием бактерий между собой помимо видовой специфики является активность процесса фиксации азота. Этот критерий лежит в основе выделения рас и штаммов микроорганизмов.

Азотфиксирующие микроорганизмы способны к фиксации атмосферного азота только при сожительстве с растениями семейства бобовые, в чистой культуре эта способность отсутствует. Поэтому количество фиксируемого азота зависит от обоих партнеров процесса и максимальные значения достигаются при удачном подборе, как сорта растения, так и расы бактерии. Но не только удачное сочетание сорта и расы определяет количество азота: немаловажную роль играют и само растение, его мощность роста и развития.

Пребывание азотфиксирующих микроорганизмов внутри клубенька сопровождается изменением формы бактерий: от палочковидных до ветвистых форм. Ветвистые формы бактерий – бактериоиды, появление которых связано с образованием леггемоглобина – обладают самой высокой азотфиксирующей способностью. Наибольшее количество бактерий обнаружено у корневой шейки растения и на боковых корнях на глубине не более 15 см. С приходом осени растение завершает свое развитие, образовавшиеся на корнях клубеньки разрушаются и бактерии переходят в почву [49].

Количество клубеньков на одно растение зависит от сорта и от величины самих клубеньков. Так, например, у клевера в обычных условиях форми-

руются довольно мелкие клубеньки, и их количество не превышает 300 на одно растение. Растения люпина и сои образуют достаточно крупные клубеньки, но их количество колеблется в пределах от 25 до 30.

Количество клубеньков, образующееся на определенном виде бобового растения, не является характеристикой урожайности растений. Зависимость урожайности от количества клубеньков наблюдается только при соотношении бактерий с одинаковой активностью (способность к фиксации азота) и вирулентностью (способность проникать в корень растения). Исследования Д. Ласло [18] показали, что вирулентность связана с количеством клубеньков, а активность с объёмом клубеньков.

Среди азотфиксирующих микроорганизмов существуют эффективные и малоэффективные расы бактерий. Эффективность расы связана с концентрацией леггемоглобина в клубеньке: чем активнее раса бактерий, тем более яркую окраску он имеет.

Деятельность бактерий по фиксации атмосферного азота фиксируется с начала образования клубеньков на корнях растения и завершается с окончанием развития растения. Усиление фотосинтетической деятельности растения способствует росту активности азотфиксации, так как продукты фотосинтеза служат энергетическим материалом для клубеньковых бактерий. В период цветения растения отмечаются максимальные показатели азотфиксации, что свидетельствует о максимальном поступлении азота в растение [13].

Количественное распределение азота между клубеньковыми бактериями и растением соответствует примерно таким величинам: 75% азота, фиксированного из воздуха бактериями, переходит в растение, а 25% остается в клубеньках [12]. По некоторым данным [49] в отдельных случаях возможна отдача азота растению до 90%.

Азотфиксация протекает в клубеньках, что обуславливает большую концентрацию азота в них по сравнению с корнями и стеблями: 1,5–2% в корнях и стеблях и 5–8% в клубеньках. Максимальное содержание азота в клубеньках отмечено на ранних стадиях развития растений.

Проводились исследования [26], направленные на изучение влияния генеративных и вегетативных органов растений на образование бактерий, которые показали существенное влияние генеративных органов на ток азотистых соединений из клубеньков в побег. Развитие репродуктивных органов растений усиливает отток азота и его производных соединений из клубеньков, что свидетельствует о резком сокращении содержания азота в клубеньках. Также в более поздних исследованиях была обнаружена зависимость длительности развития растений до перехода к репродуктивному состоянию, жизнедеятельности бактерий и длительности периода азотфиксации: чем больше время развития растения до генеративного периода, тем активнее азотфиксирующие бактерии и тем протяженнее период фиксации атмосферного азота.

Отмечается, что бобовые растения не безразличны к проникновению клубеньковых бактерий в ткани корня. Клетки корневой системы бобового растения образуют помимо других продуктов обмена веществ антибиотические и бактерицидные вещества, сдерживающие рост вторгающихся бактерий. Наряду с вышеизложенными данными, имеются исследования, говорящие о привлечении бобовыми растениями своими выделениями (галактовой и галактуроновой кислотами, образующимися под воздействием протопектиновых бактерий, которые внедряются в корни бобового растения раньше клубеньковых бактерий) азотфиксирующих бактерий [12, 22]

Инокуляция растений азотфиксирующими микроорганизмами способствует увеличению содержания общего и белкового азота, увеличивает количество свободных аминокислот. При этом количество аминокислот растет за счет большего содержания треонина, аланина, часто лизина, валина, гистидина, метионина, аспарагиновой и глутаминовой кислот. При этом клубеньки содержат гораздо большее количество свободных аминокислот, чем корни бактеризованного растения. Автор обнаружил зависимость между способностью бактерий синтезировать ряд витаминов и содержанием свободных аминокислот в тканях зараженного растения: выявлены штаммы, интенсивно влияющие на изменение

состава аминокислот растения за счет большей активности в отношении образования витамина В₆.

Взаимоотношения клубеньковых микроорганизмов и бобового растения носят довольно сложный характер. Помимо всего прочего, между ними осуществляется взаимодействие и на уровне генов и продуктов их экспрессии. Процесс формирования азотфиксирующей системы сопровождается последовательным обменом взаимных сигналов, которые регулируют симбиотические гены у обоих симбионтов. Но гены бобового растения отличаются по времени включения, характеру действия и общему количеству образующихся продуктов. Известно, что клубеньковые бактерии имеют несколько групп генов, ответственных за фиксацию азота. Таких групп всего 4: *nod*-гены, отвечающие за формирование клубеньков на корнях бобового растения; *nif*-гены, определяющие процесс азотфиксации; *fix*-гены, ответственные за симбиотическую азотфиксацию и проникновение бактерий в клубеньки растения; *enf*-гены, помогающие облегчить процесс образования клубеньков [16, 45].

1.6 Факторы, способствующие симбиотическим взаимоотношениям клубеньковых бактерий и видам семейства

Для эффективного симбиоза требуется ряд условий внешней среды. Неблагоприятные условия плохо сказываются на эффективности симбиоза даже при высокой вирулентности, активности бактерий и их конкурентоспособности. Для нормального развития клубеньков необходимы несколько факторов:

1. Влажность. Должна составлять 60–70% от влагоемкости почвы, но и при 16% еще может продолжаться развитие бактерий. Ниже этого уровня, бактерии не делятся, но они долгое время сохраняются в неактивной форме и не погибают, а при нехватке влаги сформировавшиеся клубеньки отмирают. Поэтому многие бобовые растения в условиях дефицита влаги растут без образования клубеньков. Избыток влаги также плохо сказывается на симбиозе – снижение степени аэрации в корнях приводит к ухудшению

снабжения корней кислородом, а, как известно, бактерии хорошо размножаются при достаточном количестве кислорода. Но в то же время высокая степень аэрации вызывает связывание восстановителями молекулярного азота, что понижает интенсивность фиксации азота.

2. Температура. Температуры, при которых оптимально развиваются бобовые культуры, образуются клубеньки на их корнях и идет процесс азотфиксации, не одинаковы. В природе клубеньки могут образоваться и при температуре чуть больше нуля градусов, но азотфиксация в таких условиях – редкое явление (арктические бобовые растения). Процесс фиксации азота происходит при температуре от 10°C и выше, максимальная интенсивность при 20–25°C, а температура выше 30°C отрицательно влияет на этот процесс [12, 49].
3. Реакция почвы. Для разных видов и штаммов бактерий показатели pH почвы различны. Бактерии клевера устойчивы к низкому pH, а бактерии люцерны – нет. Так проявляется адаптация к среде обитания. Реакция почвы имеет влияние на активность и вирулентность бактерий: в кислой среде чаще всего обитают слабовирулентные штаммы, а в нейтральной почве чаще встречаются активные формы. Кислая среда нарушает синтетические процессы метаболизма и оптимальное развитие волосков корня – у таких растений сокращается время функционирования ткани бактериоида, что вызывает снижение интенсивности фиксации азота.

Параметры фиксации азота обусловлены условиями растения-хозяина. Бактерии как эндосимбионты зависят от растения при получении минеральных и углеродсодержащих веществ. Ткань растения для бактерий – это среда, которая способна удовлетворить любой штамм, так как в ней есть все виды питательных веществ. Развитие бактерий после проникновения определяется не только внутренними, но и внешними факторами. Концентрация какого-либо вещества в окружающей среде может стать решающим фактором при проявлении фиксации азота в симбиозе.

4. Азотное питание. Особое влияние на деятельность симбиоза растения и микроорганизмов оказывают условия азотного питания. Недостаток со-

единений азота бобовое растение обычно не испытывает, но избыток последних в значительной степени снижает азотфиксирующую деятельность бактерий (чем больше соединений азота во внешней среде, тем труднее бактериям внедриться в корень). Отрицательное действие проявляется в количестве сформированных клубеньков. Но органические формы связанного азота практически не оказывают угнетающего действия, поэтому останавливающее действие минерального азота на формирование клубеньков и деятельность азотфиксирующей системы принято связывать с количеством минерального азота в почве.

Выяснено, что концентрация растворимых соединений азота в клетках корня – основной фактор, определяющий формирование клубеньков при повышенном содержании минерального азота в почве. Только физиологическое состояние растения регулирует образование клубеньков при избытке соединений азота в почве.

Механизм тормозящего влияния не до конца изучен, но известно, что при этом снижается активность нитратредуктазы, что допускает протекание окислительного пути азотфиксации до этапа образования аммиака. Мишустин Е.Н. [32] указывал, что это, скорее всего, связано с угнетением синтеза индолилуксусной кислоты в тканях корня бобового растения.

Однако стоит сказать и о стимулирующем действии малых доз минерального азота на образование клубеньков. Федоров М.В. считал, что оно связано с наличием периода времени (когда растение переходит с использования собственных запасных веществ к активной фиксации азота), в который растение может испытывать недостаток азота, который сказывается не только на росте растения, но и на развитии клубеньков. Есть другое мнение: Пейве Я.В. [26] полагал, что это связано с активизацией образования нитрат- и нитритредуктаз самих микроорганизмов, которые непосредственное и участвуют в азотфиксации.

5. Фосфорное питание. Семена этого семейства отличаются высоким содержанием фосфора. Запас фосфора расходуется не так как у других культур –

равномерно для всех органов, а большая часть уходит на формирование корневой системы. Поэтому на ранних этапах развития бобовые растения удовлетворяют свои потребности не за счет почвы, а за счет запаса фосфора в семядоле. При симбиотическом питании потребность в фосфоре больше, чем при автотрофном, поэтому при дефиците фосфора у зараженных растений нарушается нормальное снабжение азотом. Фосфор ускоряет образование корневых волосков и стимулирует деятельность азотфиксирующих бактерий. Низкое содержание приводит к отсутствию клубеньков, а нормальное – к росту числа и размеров клубеньков. Высокие концентрации фосфора задерживают переход «палочек» бактерий в бактериоидную форму, что отрицательно сказывается на эффективности азотфиксации и урожайности бобовых растений. Также фосфор компенсирует действие повышенных доз азота на формирование клубеньков и участвует в синтезе нуклеопротеидов в клубеньках. За счет способности растворять соединения фосфора, клубеньковые бактерии обогащают растение азотом и фосфором.

б. Микро- и макроэлементы:

- Известно также и о влиянии солей кальция на растение: увеличение числа клубеньков приводит к повышению интенсивности азотфиксации, что ведет к увеличению урожая растений.
- Молибден. опыты доказали повышенную потребность растений в молибдене при наличии в среде нитратов, что говорит о необходимости молибдена для процессов связывания атмосферного азота, нитратов и нитритов. Проведено множество исследований влияния молибдена на урожайность растений и симбиотическую деятельность, но механизм пока остается невыясненным, но установлена связь активности фермента нитратредуктазы и азотфиксацией. Пейве Я. В. [26] отмечает, что молибден, как микроэлемент переменной валентности, связан с коферментом FAD. При этом в цепи переноса водорода и электрона дегидрогеназы, содержащие кофермент NAD и NADP, отнимают водород и электроны непосредственно от окисленного вещества и переносят их на FAD. Дальше по

цепи электроны передаются на молибден и другие микроэлементы, а через них на восстанавливаемые вещества (нитраты, нитриты, гидроксилламин, молекулярный азот и др.) [12]. Эксперименты показали, что молибден с медью, содержащиеся в клубеньках растений, увеличивают активность дегидрогеназ, которые связаны с лимонной, янтарной, пировиноградной и другими кислотами цикла Кребса. Это доказывает и влияние молибдена и меди на азотфиксацию. Имеются данные о том, что молибден и витамины группы *B* являются взаимозаменяемыми при влиянии на процесс фиксации атмосферного азота [5, 15].

- Бор. Путем экспериментальных исследований было установлено, что при отсутствии бора отсутствуют или плохо развиваются и волокнистые пучки, связывающие ткани корня и клубенька, а так как бактерии в последнем получают мало сахаров для синтеза азотистых соединений в должном объеме, то растения не получают или получают мало восстановленного азота. Поэтому при отсутствии хотя бы следов бора клубеньки на корнях растений не формируются, а сформировавшиеся – вырождаются. Помимо вышеуказанного, присутствие бора усиливает способность бактерий к азотфиксации, так как он имеет влияние на углеводы растения и формирует благоприятные условия для симбиотической деятельности бактерий.
- Кобальт. Существуют данные, свидетельствующие о влиянии кобальта, входящего в состав витамина B_{12} , на азотфиксацию [44]. Действие этого витамина в животном организме имеет схожее влияние и на растительный: стимулирование образование леггемоглобина, имеющего невыясненное влияние на процессы фиксации свободного азота.
- Калий. Оказывает положительное влияние на формирование клубеньков и степень активности фиксации азота, что связано с физиологической функцией калия в углеводном обмене.
- Магний, сера и железо. При дефиците магния нарушается деление бактерий, снижается уровень их активности и тормозится процесс азотфиксации.

Сера и железо играют немаловажную роль в синтезе леггемоглобина, тем самым оказывая положительное влияние на формирование клубеньков.

7. Углеводный обмен. Определяется некоторыми факторами: фотосинтез, особенности физиологии растений и содержание углекислого газа. Улучшение углеводного питания оказывает положительное действие на процессы внедрения бактерий и накопления азота. Как источник углеводов обычно используется солома и солоmistый навоз, но в первый год после удобрения соломой в почве образуются токсические вещества.
8. Ризосферная микрофлора. Может как положительно, так и отрицательно влиять на клубеньки. Все зависит от видового состава микроорганизмов. Выяснено, что многие фаги могут лизировать разные виды бактерий, а некоторые – лишь конкретные виды или штаммы азотфиксирующих бактерий. Фаги подавляют внедрение бактерий в корни и часто вызывают лизис клеток клубенька. Среди насекомых к вредителям для клубеньковых бактерий можно отнести: полосатый клубеньковый долгоносик (личинки которого изнутри разрушают клубеньки и корневые волоски), большой люцерновый долгоносик, различные виды нематод [5, 15, 17, 34, 44].

1.7 Особенности фотосинтетических пигментов бобовых растений

Пигменты – это окрашенные вещества[58]. Они делятся на две основные группы: тетрапиррольные и полиизопреноидные соединения.

Тетрапиррольные соединения – это вещества, молекулы которых состоят из четырех пятичленных азотистых колец, соединенных вместе в циклическую или линейную структуру. Поэтому тетрапирролы делятся еще на две группы в зависимости от структуры: пигменты с замкнутой структурой относятся к циклическим тетрапирролам, а соединения, имеющие незамкнутую структуру – к линейным. К циклическим тетрапирролам относятся хлорофиллы – пигменты высших растений и водорослей. К линейным тетрапирролам относятся фикобилины – пигменты красных и синезеленых водорослей, такие как фикобилиэритрин и фикобилицианин.

Полиизопреноидные соединения – это вещества, являющиеся производными полиизопрена. К ним относятся каротиноиды, которые являются дополнительными фотосинтетическими пигментами. Присутствуют и в высших растениях и в водорослях. Примером могут являться такие соединения, как β -каротин, лютеин и ксантофилл. В данной работе мы проводим исследование фотосинтетических пигментов высшего растения. Поэтому остановимся на структуре и роли хлорофилла а и b и каротиноидов в растениях.

Характеристика зеленых пигментов

Хлорофилл (греч. *chloros* – зеленый, *phyllon* – лист) – это сложный эфир дикарбоновой органической кислоты – хлорофиллина и двух остатков спиртов – метилового и фитола. Хлорофилл относится к тетрапиррольным соединениям, так как содержит в своем составе четыре пиррольных кольца (I, II, III, IV), соединенных метиловыми мостиками (α , β , γ , δ).

У высших растений в хлоропластах присутствует только два хлорофилла: хлорофилл а и хлорофилл b. Выше было рассмотрено общее строение хлорофилла. Хлорофилл а отличается от хлорофилла b тем, что у хлорофилла а у седьмого углерода II пиррольного кольца имеется метильный радикал, а у хлорофилла b – формильный, который содержит кислород. Формильный радикал имеет большую молекулярную массу, чем метильный, за счет присутствия кислорода, а значит и молекула хлорофилла имеет большую молекулярную массу: масса хлорофилла а = 893, хлорофилла b = 907. Это объясняет некоторые различия в окраске (хлорофилл а сине-зеленый, а хлорофилл b – желто-зеленый) и свойствах. Хлорофилл а жизненно необходим для превращения энергии света в энергию химических связей, и выполняет важнейшую роль в процессе фотосинтеза. Хлорофилл b является вспомогательным пигментом и участвует в светособирающих комплексах второй фотосистемы. Биологическая роль хлорофиллов заключается в поглощении энергии солнечного света и превращении ее в энергию химических соединений, которые образуются в ходе фотосинтеза [17, 18, 22, 37].

Характеристика каротиноидов

Каротиноиды относятся к полиизопреноидным соединениям. Каротиноиды – это жирорастворимые желтые, оранжевые и красные пигменты алифатического или циклического строения, производные изопрена. Обнаруживаются в хлоропластах всех растений и в хромопластах незеленых частей растений, например, в корнеплодах моркови, от латинского названия которой эти пигменты так и называются. В зеленых частях растения они не видны, но с приходом осени зеленые пигменты разрушаются, и именно каротиноиды придают желтую и оранжевую окраску листьям растений.

Каротиноиды выполняют защитную функцию (защищают молекулы хлорофилла от разрушения во время фотоокисления) и роль в половом процессе у растений (концентрация каротиноидов увеличивается в пыльниках и лепестках цветков, пыльца имеет оранжевую окраску, мужские гаметы желтого цвета) [23, 40, 44].

Содержание пигментов в листьях зернобобовых растений и его изменчивость

Хлоропласты и пигменты бобового растения играют главную роль в процессе фотосинтеза. Ниже рассмотрим особенности содержания, образования и изменчивости пигментной и пластидной систем растений семейства бобовые. Следует отметить, что у бобовых растений зеленые пигменты содержатся не только в листьях, но и в стеблях, плодах, семенах и даже в корнях, что подтверждают исследования Рубина Б. А., Гавриленко В. Ф., а также то, что наибольшие концентрации хлорофилла отмечаются в листьях средних ярусов растений [12].

Структура зеленых пластид у бобовых растений малоизученна. Проводились исследования по изучению хлоропластов в условиях нехватки железа в почве, которые показали, что наибольшие изменения происходят в хлоропластах: разрушение связей между гранами, сокращение числа дисков и гран. Но при избытке железа в среде разрушениям подвержены фотоактивные структуры: образуется значительное количество осмиофильных гранул и сокращается отношение гранулярно-сетчатого комплекса к строме.

Условия освещения имеют влияние на размеры пластид: короткий фотопериод способствует формированию более крупных пластид у сои, нежели длинный [12], а синий свет оказывает более благоприятное действие, чем красный.

Обнаружено наличие различий по содержанию фотосинтезирующих пигментов между представителями родов, видов и сортов бобовых растений. Данные Мироненко А.В. [44] показали различия по содержанию хлорофилла и каротиноидов у разных видов люпина, а данные Шевчук В.Е. [12] указывают на то, что у позднеспелых сортов люпина накопление хлорофилла наблюдалось вплоть до цветения, а у раннеспелых прекратилось еще до периода бутонизации. Максимальные показатели содержания хлорофилла наблюдается в период закладки генеративных органов, а показатели каротиноидов – перед самым началом цветения.

Было обнаружено, что бобы характеризуются высоким содержанием хлорофилла по сравнению с настурцией и подсолнечником, которое сначала резко увеличивается, а затем сокращается. Некоторые исследования [54] показали, что содержание хлорофилла, каротина и фитоксантина уменьшается к конечным этапам развития листа и растения в целом.

Исследования суточной динамики пигментов бобовых растений (Коломиец, 1966) показало, что содержание хлорофилла у молодых растений максимально дважды в сутки, а у старых растений после достижения первого пика продолжает падать. Схожая ситуация наблюдается с показателями каротиноидов, но у старых растений к вечеру наблюдается увеличение концентрации каротиноидов.

К факторам, влияющим на уровень фотосинтезирующей системы, а вместе с тем и на интенсивность фотосинтеза, относится свет — его интенсивность, продолжительность фотопериода, спектральный состав. Эксперименты [12] показали, что увеличение содержания хлорофилла на единицу веса, увеличение хлоропластов и недоразвитие палисадной паренхимы листьев является критериями адаптации растений к низкой интенсивности света. Но

также было установлено, что именно при низкой интенсивности освещения происходит наибольшее накопление хлорофиллов и каротиноидов.

Имеются данные, показывающие более сложную связь содержания хлорофилла и интенсивностью освещения, которая зависит от яруса заложения побега и развития самого растения в целом: в нижних листьях зеленого пигмента меньше, в верхних – больше, но с развитием растения количество хлорофилла увеличивается только в верхних ярусах. Это связано с разными стадиями онтогенеза растений по вариантам опыта: контрольные растения находились в фазе полного цветения, а растения, росшие на 75% освещении, проходили этап дифференциации органов цветка.

Не менее важным фактором, влияющим на содержание хлорофилла, является продолжительность фотопериода. Эксперименты Е.И. Ржановой и Ахундовой А.А. подтвердили зависимость количества хлорофилла от длины фотопериода. Отмечается максимальное содержание хлорофилла на длинном фотопериоде у сои и бобов. Аэров И.Л. [23] считал, что содержание хлорофилла и каротиноидов связано с возрастом листа растения: молодые и старые листья содержали больше пигментов на коротком дне, а средние – на длинном.

Помимо вышеуказанных факторов важную роль в содержании хлорофилла в листьях бобовых растений играет спектральный состав света. В связи с тем, что различия по содержанию хлорофилла при освещении красным и синим цветом малы, то можно отметить определенную тенденцию бобовых растений к увеличению содержания хлорофилла при синем освещении в большей степени, чем при красном. Опыты Воскресенской Н.П. и Гришиной Г.С. [44] показали, что даже в условиях азотного голодания накопление хлорофилла происходит интенсивнее при синем освещении.

Кроме уже перечисленных факторов, на содержание зеленых пигментов оказывают влияние еще ряд таких факторов как минеральные удобрения, микроэлементы, физиологически активные вещества и т. д. Журавлев Б. А. [15] обнаружил положительное влияние удобрений азота, фосфора и молибдена на увеличение концентрации хлорофилла в листьях желтого кормового

люпина. Среди микроэлементов наибольший интерес представляет медь, которая повышает содержание как хлорофилла [15], так и каротиноидов, так как она вызывает окисление каротина до каротиноидов.

Любименко В.Н. и Р. Вильштеттер [17] определили, что интенсивность фотосинтеза определяется двумя факторами: содержанием хлорофилла и «энзиматическим» фактором. Интенсивность зависит как от содержания пигмента, так и от различий и специфической устойчивости стромы зеленых пластид и их светофизиологического химизма [4, 12, 17].

ГЛАВА 2. ПРАКТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВЛИЯНИЯ КЛУБЕНЬКОВЫХ БАКТЕРИЙ НА КОНЦЕНТРАЦИЮ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ НЕКОТОРЫХ БОБОВЫХ РАСТЕНИЙ

2.1 Организация исследования

В качестве объектов исследования были выбраны следующие сорта семейства бобовых:

- горох луцильный «Кельведонское чудо»;
- бобы «Русские черные»;
- фасоль кустовая «Звездочка».

Горох луцильный «Кельведонское чудо»

Сорта гороха можно объединить в две большие группы: сахарные и луцильные. Сорта гороха, относящиеся к группе луцильных, имеют плотный пергаментный слой на внутренней поверхности створок плодов растений. Также отличительной особенностью сортов этой группы является несъедобность створок боба, что объясняется наличием жесткого слоя внутри. В то время как плоды сортов гороха, относящихся к группе сахарных сортов, употребляются совместно со створками боба в ранней спелости. Выбранный для исследования сорт относится к группе луцильных.

Исследуемый сорт гороха относится к среднеранним – время, за которое полные всходы пройдут все стадии развития до сбора урожая, приблизительно равняется 55–65 дням. Короткий период вегетации – еще одна значимая особенность культуры. Нормальное развитие растений требует обеспечения продолжительного светового дня, а также поддержания температуры на оптимальном уровне +18°C. Сорт отличается устойчивостью к неблагоприятным условиям: прорастание семян может осуществляться при температуре от 2°C, а всходы способны неплохо переносить непродолжительные заморозки до 5–6°C.

Растения этого сорта отличаются низкорослостью, и средняя высота не превышает отметку в 50–60 см. Формируются плоды темно-зеленой окраски,

прямые, продолговатые и ровные. Бобы располагаются по два на плетении и содержат 4–8 горошин. Зерна внутри боба имеют темно-зеленый цвет, отличаются морщинистой поверхностью, которая формируется в процессе созревания либо сушки.

Сорт имеет высокие продуктивные показатели: средняя урожайность – 35 кг/100 м². Высеивать горох целесообразно в конце апреля или до окончания весны. Глубина посадки – 2–3 см. Количество семян на 1 м² – 100. Растения требуют тщательного ухода: необходимо установить опоры для вертикального роста, взрыхление почвы и своевременное внесение удобрений [59].

Бобы «Русские черные»

Взятый для исследования сорт бобов «Русские черные» в последнее время не является широкораспространенным. С появлением новых сортов, обладающих лучшими признаками, известные ранее сорта вытесняются новыми. Этим объясняется его выращивание в основном среди сельского населения.

Бобы также как и горох подразделяются на две группы. Но в данном случае выбранные бобы относятся к группе сахарных сортов. Характеризуются среднеранним сроком созревания, то есть от полных всходов до технической спелости необходимо 45–50 дней, а для полного созревания потребуется, в крайнем случае, 128 дней. В зависимости от условий выращивания, высота бобов может достигать метра, а иногда и более. Одной из особенностей этого вида семейства является то, что на одном стебле такого растения может образоваться более десяти стручков. Длина отдельно взятого стручка составляет 7–8 см., в каждом не менее трех бобов плоской формы. Стручки морщинистые и могут быть слегка изогнутыми. Створки плода имеют светло-зеленую окраску, нежные и мясистые на ощупь.

Прорастание семян возможно даже при температуре близкой к 0°C, а всходы способны выдерживать заморозки до – 6°C, в то время как оптимальная для роста и развития температура составляет 18–20°C. Низкая температура оказывает менее губительное влияние нежели повышенная, которая угнетает рост и образование плодов. Как температура, так и влажность ока-

зывает немаловажное влияние на прорастание семян, когда особенно высока потребность во влаге. Еще одним необходимым условием для нормального развития является продолжительный световой день. Его уменьшения вызывает сокращение урожайности, задержку цветения и формирования плодов.

Предпочтительна тяжелая глинистая болотистая почва либо торфяники, но за неимением таковой возможна посадка и в более легкую, но обязательно влажную почву. Кислые и песчаные почвы не подходят для выращивания русских черных бобов, так как они плохо всходят.

Перед тем как сажать бобы следует подготовить почву, то есть внести органические или минеральные удобрения. Посадку можно начинать уже с апреля, так как бобы относятся к одним из самых ранних культур. Сажать следует хорошие бобы, не подпорченные и не поврежденные. Затем положить во влажную тряпку, а для большей всхожести держать над отопительной батареей. По мере необходимости требуется подливать воду на тряпку и следить за прорастанием семян. После проведенной подготовки семена высаживают в открытый грунт (либо на рассаду) на расстоянии 10–15 см. друг от друга и на глубину до 7 см [60].

Фасоль кустовая «Звездочка» – относится к среднеспелым сортам фасоли. Техническая спелость наступает на 52–55 день от полных всходов. Растение исследуемого сорта имеет кустовую форму, максимальная высота достигает 35–45 см. У сорта плоды прямой или слабоизогнутой формы, в поперечном сечении – овальные. Боб имеет светло-зеленую окраску, в нем отсутствует плотный пергаментный слой. Стручок в длину может достигать 15 см., а в ширину около 1 см. Семена сорта «Звездочка» красновато-фиолетовые со слабым жилкованием, имеют форму удлиненного эллипса.

Данный вид семейства бобовые является теплолюбивой культурой, поэтому посадка в открытый грунт возможна только в конце мая – начале июня. Имеет место и способ высадки рассадой: посев семян – начало мая, высадка в открытый грунт производится также в начале июня. Отличительной особенностью является устойчивость к болезням [61].

Схема опыта:

- Контрольная группа – растения, выращенные в стерильной почве, то есть не содержащей микроорганизмы.
- Опытная группа – растения, выращенные в нормальной почве, богатой различными микроорганизмами.

Эксперимент проводился в 3-х повторностях, каждая повторность содержала 15 растений. Общее количество растений в группе (n) = 45.

Почва для исследований бралась в окрестностях города Верхний Уфалей Челябинской области. Анализ механического состава и кислотности почвы показал, что эти показатели совпадают с благоприятными для выращивания бобовых растений: дерново-подзолистая почва с нейтральной кислотностью (рН = 7). Почва прокаливалась на костре (t= 800–1000°С) в железной посуде. На дно посуды укладывался слой почвы в 5 см, посуда помещалась над костром на высоте 30–40 см. и прокаливалась в течение 20 минут при постоянном помешивании. Такая обработка позволяет избавиться почву от любых микроорганизмов.

Выращивание растений и дальнейшие исследования концентраций основных фотосинтетических пигментов проводились на базе лаборатории 401 учебного корпуса № 6 естественно-технологического факультета Южно-уральского государственного гуманитарно-педагогического университета.

2.1. Результаты и обсуждение

Продуктивность растительного организма определяется напряженностью физиолого-биохимических процессов, которые в свою очередь регулируются как внешними, так и внутренними факторами. Ведущая роль среди внутренних факторов принадлежит процессу фотосинтеза, непрерывно связанному с многочисленными реакциями энергетического и пластического обмена. А процесс фотосинтеза напрямую связан с содержанием фотосинтетических пигментов в листьях всех растений.

Исследования проводились на иматурной и генеративной стадиях развития растений. Полученные в результате исследований данные представлены в таблице 1 по иматурной стадии и в таблице 2 – по генеративной.

Таблица 1

Влияние азотфиксирующих бактерий на концентрацию основных фотосинтетических пигментов в иматурную стадию развития

Культура	Вариант опыта	Концентрация, мг/л			
		Хл. _а	Хл. _б	Хл. _{а+б}	Кар.
Горох (М±σ)*	контроль	8,32±1,4	1,28±0,2	9,60±1,7	3,76±0,6
	опыт	7,11±1,3	0,98±0,2	8,09±1,5	3,26±0,5
Бобы (М±σ)	контроль	6,85±1,3	1,52±0,3	9,60±1,7	2,99±0,5
	опыт	5,39±1,0	0,82±0,2	6,21±1,1	2,35±0,4
Фасоль (М±σ)	контроль	9,42±1,6	1,49±0,2	10,91±2,0	3,64±0,6
	опыт	8,00±1,4	1,14±0,2	8,14±1,4	3,07±0,5

*где М – среднее арифметическое значение, σ – стандартное отклонение.

Таблица 2

Влияние азотфиксирующих бактерий на концентрацию основных фотосинтетических пигментов в генеративную стадию развития

Культура	Вариант опыта	Концентрация, мг/л			
		Хл. _а	Хл. _б	Хл. _{а+б}	Кар.
Горох (М±σ)*	контроль	12,05±2,0	1,57±0,3	13,62±2,4	5,83±1,0
	опыт	11,03±2,0	1,43±0,2	12,31±2,4	4,98±1,0
Бобы (М±σ)	контроль	12,07±2,0	1,6±0,3	13,66±2,4	6,12±1,1
	опыт	6,62±1,0	0,46±0,07	7,08±1,3	3,06±0,5
Фасоль (М±σ)	контроль	16,39±2,7	2,77±0,4	19,17±3,4	8,25±1,4
	опыт	11,4±1,9	1,96±0,3	13,37±2,9	5,59±0,9

*где М – среднее арифметическое значение, σ – стандартное отклонение.

Одним из объектов исследования являлся горох сорта «Кельведонское чудо». Ниже представлены данные анализа показателей гороха.

Анализ результатов влияния клубеньковых бактерий на концентрацию основных фотосинтетических пигментов растений гороха сорта «Кельведонское чудо» показал пониженный уровень концентраций всех исследуемых пигментов как в имматурную, так и в генеративную стадию развития (рис.1)

Итак, в имматурную стадию (рис.1 А) концентрация хлорофилла *b* опытной группы растений в среднем достигла – 8,09 мг/л, а в контрольной – 9,6 мг/л. Изменения значений в этой группе пигментов составили 1,51 мг/л (16%). Рассмотрим концентрацию каждого пигмента по отдельности. Концентрация хлорофилла *a* в опытной группе растений в среднем достигла 7,11 мг/л, в то время как в контрольной группе 8,32 мг/л. Значения контрольной группы превышают значения опытной на 1,21 мг/л (15%). Концентрация хлорофилла *b* в опытной группе – 0,98 мг/л, а в контрольной – 1,28 мг/л. Разница между значениями составляет 0,3 мг/л (24%). Из полученных значений видно, что ситуация с обоими пигментами одинакова: показатели опытной группы в равной степени отличаются от показателей контрольной группы, что говорит о равном вкладе показателей суммарных хлорофиллов обеих групп в разницу между ними. Анализ показателей концентраций каротиноидов показал, что в опытной группе концентрация каротиноидов составила 3,26 мг/л, а в контрольной – 3,76 мг/л. Контрольная группа растений содержит на 14% больше пигментов, чем растения опытной группы.

Анализ данных исследований в генеративную стадию (рис.1 Б) говорит о следующем. Концентрация хлорофилла у контрольной группы превышает ее у растений опытной группы на 1,31 мг/л (10%). Следует обратить внимание на концентрации каждого пигмента по отдельности. Концентрация такого пигмента как хлорофилл *a* у растений контрольной группы также выше, чем у растений опытной группы: 12,05 мг/л против 11,03 мг/л. Разница в значениях соответствует 1,02 мг/л (8,5%). Показатели концентраций хлорофилла *b* у контрольной группы 1,57 мг/л, у опытной 1,47 мг/л; из чего следует, что разница между значениями составляет 1 мг/л (6%). Это свидетельствует о том, что различия в концентрации хлорофилла обусловлены различиями в

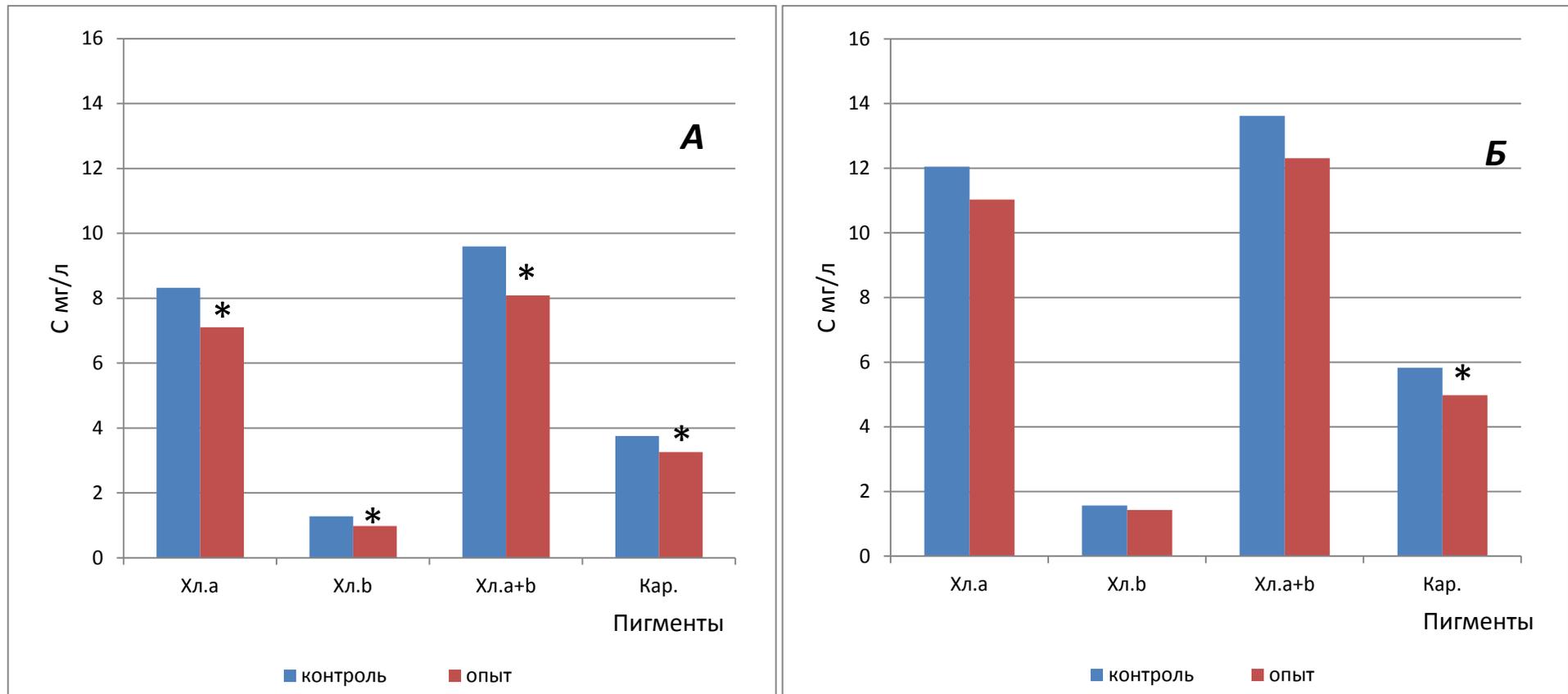


Рис. 1 Влияние клубеньковых бактерий на содержание основных фотосинтетических пигментов гороха

А) в имматурную стадию развития;

Б) в генеративную стадию развития.

* – достоверность данных подтверждается t-критерием Стьюдента

концентрациях отдельных пигментов. Ситуация с каротиноидами обстоит так же: концентрация у контрольных растений (5,83 мг/л) превосходит ее у опытных (4,98 мг/л) на 15%.

Сопоставление полученных результатов показало, что к генеративной стадии развития растения разница между показателями концентраций немного сократилась: концентрации хлорофилла *a* с разницы в 15% до разницы в 8,5%; концентрации хлорофилла *b* с 24% до 6%; концентрации хлорофилла – с 16% до 10%. Но разница между концентрациями каротиноидов увеличилась на 1% по сравнению с имматурной стадией. Сопоставив цифры и теоретические знания, можно сделать вывод, что растения контрольной группы более устойчивы на ранних стадиях развития. На поздних стадиях развития растения опытной группы адаптируются к действию бактерий и разница в значениях с контрольной группой сокращается.

Следующим объектом являются бобы русские, черные. Сопоставление полученных данных по стадиям у растений этого вида привело к следующим выводам. Проанализировав показатели концентраций растений бобов, пришли к выводу, что разница между цифрами контрольной и опытной групп увеличивается от ранней стадии к более поздней.

Проведен анализ полученных значений концентраций исследуемых хлорофиллов в имматурную стадию (рис. 2 А) развития растения. Соотношение полученных результатов суммарных концентраций хлорофиллов *a* и *b* демонстрирует разницу в 3,4 мг/л, что составляет 35%. Если обратить внимание на концентрации пигментов по отдельности, то сразу видно, что оба пигмента различаются в опытной и контрольной группе, что говорит об общем понижении концентрации пигментов, а не какого-либо одного. Полученные в результате исследований концентрации хлорофилла *a* в контрольной группе 6,85 мг/л отличаются от таких же у опытных растений 5,39 мг/л на 33%. Сравнение следующей группы хлорофиллов – хлорофилла *b* – дает следующие цифры: 1,52 мг/л у контрольной группы и 0,82 мг/л у опытной группы – разница составляет

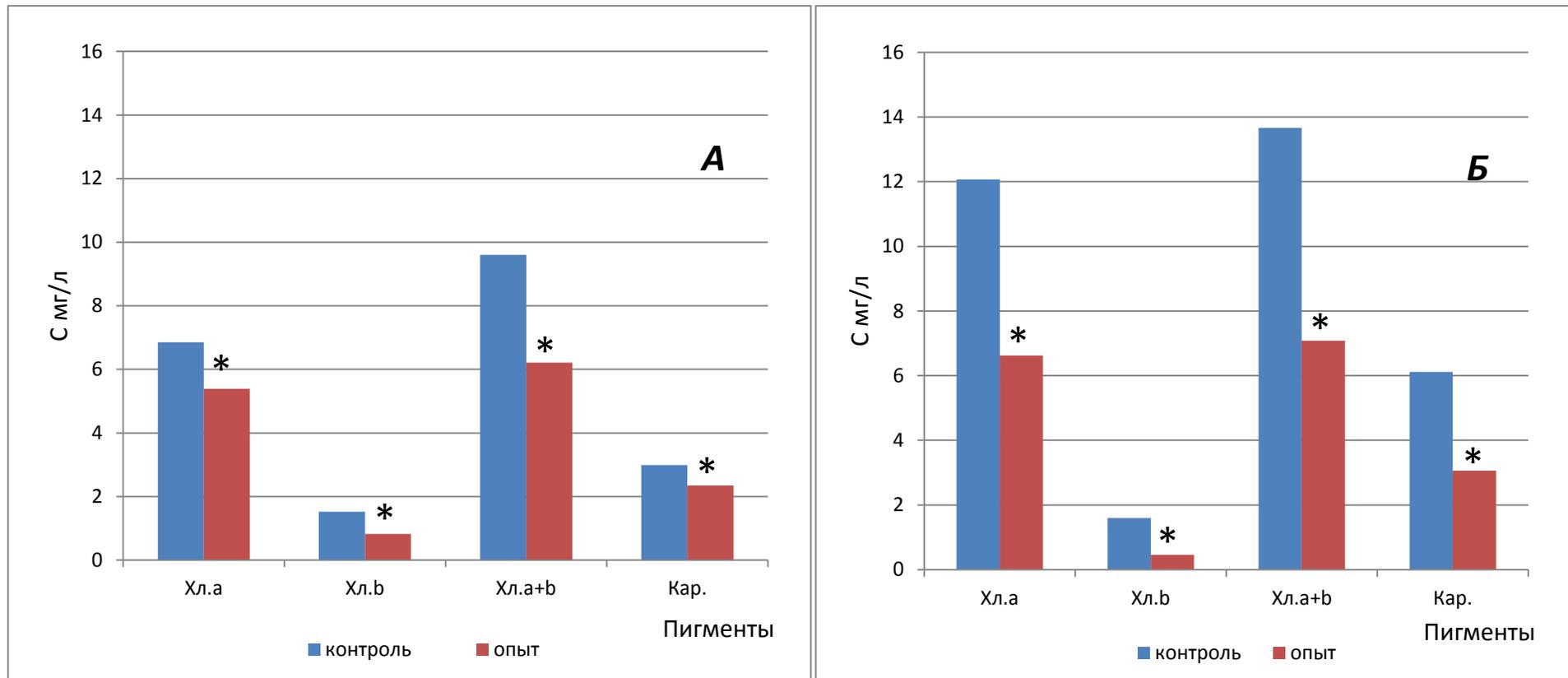


Рис. 2 Влияние клубеньковых бактерий на содержание основных фотосинтетических пигментов бобов

А) в имматурную стадию развития;

Б) в генеративную стадию развития.

* – достоверность данных подтверждается t-критерием Стьюдента

0,7 мг/л (46%). Что касается каротиноидов, то тут ситуация такая же: концентрация в контрольной группе превышает концентрацию в опытной группе: 2,99 мг/л против 2,35 мг/л, что составляет разницу в 0,64 мг/л (21%).

Далее – анализ данных исследований по генеративной стадии (рис. 2 Б). Проведено сравнение значений концентраций суммарных хлорофиллов *a* и *b*: контрольная группа добралась до отметки в 13,66 мг/л, а значение опытной группы остановилось на 7,08 мг/л, что говорит о разнице между ними в 6,58 мг/л (48%). Обратимся к отдельным концентрациям пигментов: концентрации каждого из пигментов сыграли роль в общем снижении суммарной концентрации хлорофиллов. Фиксируется довольно большая разница между средними показателями концентраций хлорофилла *a* в контрольной и опытной группах: 12,07 мг/л у контрольных растений и 6,62 мг/л у опытных растений, что дает разницу в 5,45 мг/л (45%). Также заметен разрыв в средних значениях концентраций хлорофилла *b*: контрольная группа – 1,6 мг/л, опытная – 0,46 мг/л и разница между ними составляет 1,14 мг/л (71%). Каротиноиды показывают схожие с хлорофиллами данные: также наблюдается заметная разница между показателями концентраций – 6,12 мг/л у контрольных растений и 3,06 мг/л у опытных. Соответственно разница между данными значениями составляет 3,06 мг/л (50%).

Сопоставление разниц значений в имматурную и генеративную стадии развития дает следующую информацию: разница в концентрациях хлорофилла *a* в имматурную и генеративную стадии увеличилась с 33% до 45%, хлорофиллов *b* с 46% до 71%, суммарных хлорофиллов *a* и *b* – с 35% до 48% и каротиноидов с 21% до 50%. Последние данные позволяют сделать вывод о том, что растения бобов сорта «Русские, черные» проявили относительную устойчивость к действию клубеньковых бактерий на ранних стадиях развития, нежели на поздних, так как результаты сравнения свидетельствуют об увеличении разницы между концентрациями пигментов контрольной и опытной групп. То есть растения бобов не смогли адаптироваться к действию азотфиксирующих микроорганизмов.

И последним исследуемым объектом была фасоль. Проведенный анализ данных, полученных с растений фасоли, говорит о том, что общая картина результатов исследований влияния клубеньковых бактерий на концентрацию основных фотосинтетических пигментов фасоли сорта «Звездочка» демонстрирует увеличение разницы между концентрациями исследуемых пигментов с течением времени (рис. 3).

При сравнении полученных цифр в имматурную стадию (рис. 3 А) развития бобового растения были сделаны следующие выводы. При рассмотрении средних значений концентраций хлорофилла заметна разница в 2,77 мг/л, которая составила 25,4%. При обращении к данным концентраций пигментов по отдельности, следует отметить, что оба хлорофилла внесли свой вклад в снижение общей концентрации пигментов у опытной группы растений. Среднее значение концентраций хлорофилла *a* в контрольной группе равно 9,42 мг/л, но в опытной – только 8 мг/л, соответственно разница составила 1,42 мг/л (15%). Средние показатели концентраций хлорофилла *b* в контрольной группе – 1,49 мг/л, в опытной – 1,14 мг/л. Разница между двумя значениями составила 0,35 мг/л (34%). Сопоставление полученных данных по концентрациям каротиноидов показало разницу в 0,57 мг/л, что составило 15,7%.

Анализируя данные, полученные в генеративную стадию развития (рис. 3 Б) можно констатировать следующее. Концентрации хлорофилла у контрольных и опытных групп растений соответственно равны 19,17 мг/л и 13,37 мг/л. Разница составляет 5,8 мг/л – 30%. Концентрации пигментов по отдельности подтверждают тот факт, что общее снижение концентраций обусловлено снижением концентраций каждого пигмента по отдельности. Средние значения концентраций хлорофилла *a* в контрольной группе находятся в пределах 16,39 мг/л, а у опытной группы варьируются в районе 11,4 мг/л, что указывает на значительную разницу в 4,99 мг/л – 30 %. Вторая исследуемая группа пигментов – хлорофилл *b*, концентрации которого у растений контрольной группы колеблется в пределах 2,77 мг/л, а у опытных

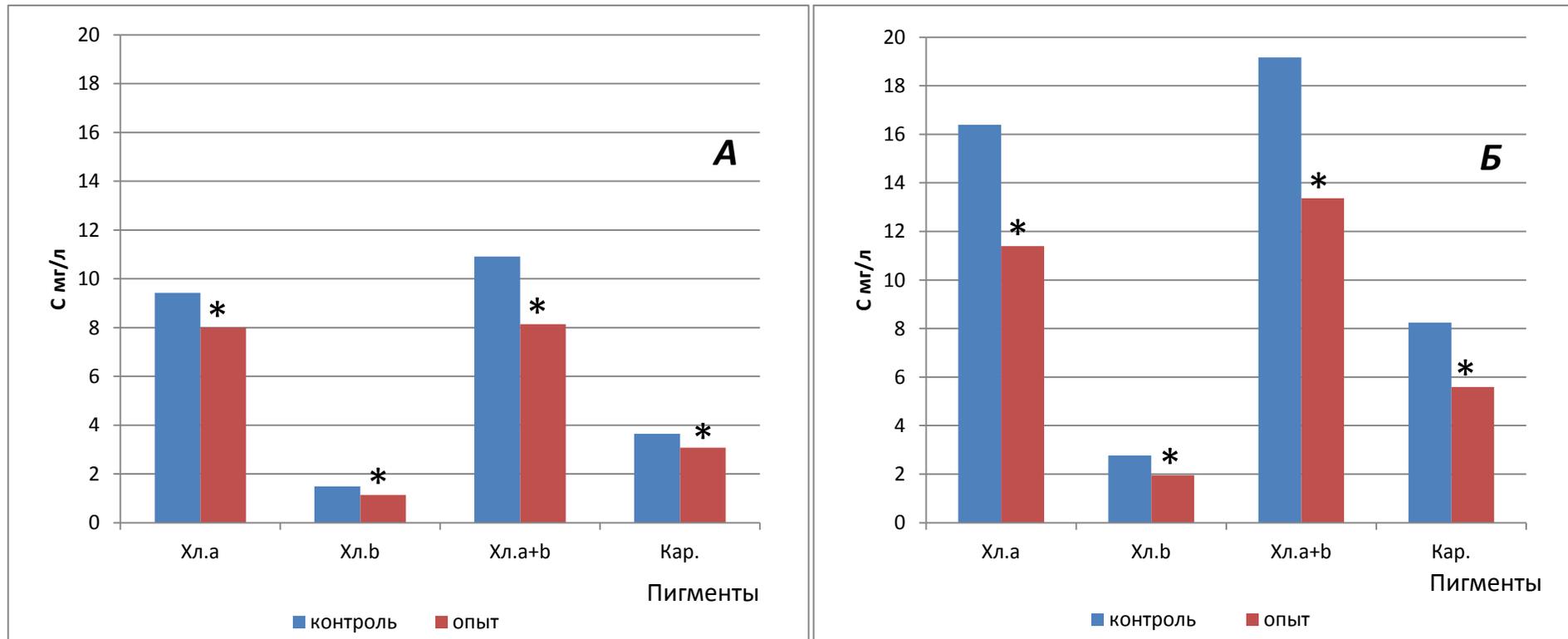


Рис.3 Влияние клубеньковых бактерий на содержание основных фотосинтетических пигментов фасоли

А) в имматурную стадию развития;

Б) в генеративную стадию развития.

* – достоверность данных подтверждается t-критерием Стьюдента

растений около 1,96 мг/л, отличается на 0,81 мг/л – 29%. Концентрации хлорофилла у контрольных и опытных групп растений соответственно равны 19,17 мг/л и 13,37 мг/л. Разница составляет 5,8 мг/л – 30%. Каротиноиды в контрольной группе достигли отметки в 8,25 мг/л, а в опытной группе – 5,59 мг/л, то есть разница составляет 32%.

Ниже приведены выводы на основе проведенного анализа. Разница между концентрациями хлорофилла а в имматурную и в генеративную стадии выросла с 15% до 30%, между концентрациями хлорофилла b сократилась с 34% до 29%, между суммарными концентрациями хлорофиллов а и b выросла с 25,4% до 30%, и между концентрациями каротиноидов увеличилась с 15,7% до 32%. Полученные при сопоставлении данных итоги позволяют сделать вывод, что растения фасоли также как и растения гороха имеют устойчивость к действию клубеньковых бактерий только на ранних стадиях. Растения фасоли сорта «Звездочка» с ходом времени не смогли приспособиться к влиянию азотфиксирующих бактерий.

Сравнение значений концентраций пигментов в имматурную стадию развития бобовых растений демонстрирует пониженные концентрации исследуемых пигментов у опытной группы растений. Разница значений опытной и контрольной групп колеблется в пределах 2 мг/л. Оценка тех же показателей в генеративную стадию свидетельствует об увеличении разницы между цифрами опытной и контрольной групп в некоторых случаях практически в 2 раза, что говорит об относительной устойчивости опытной группы растений на ранних стадиях онтогенеза бобовых растений и контрольной группы на поздних.

Исходя из результатов экспериментально полученных данных, можно сказать, что на ранних стадия развития бобовых растений проявляется относительная устойчивость последних по отношению к действию клубеньковых бактерий. Это противоречит данным анализа литературных источников, которые утверждают положительное действие бактерий на бобовые растения в целом [4, 8, 17]. Это объясняется тем, что соединения азота, образующегося в

процессе деятельности клубеньковых микроорганизмов, поглощаются бактериями и затем включаются в метаболизм клеток клубенька, что ведет к замедлению роста ризобий и уменьшению связи с бобовым растением [13].

Причину полученных данных можно объяснить с точки зрения пользы для биогееценоза. Бобовые растения способствуют обогащению близлежащей почвы соединениями азота, которые жизненно необходимы для роста и развития не только бобовых растений, но и растений других семейств, так как азот входит в состав важнейших соединений. Близлежащие растения смогут использовать данное преимущество в собственных целях, что будет положительно сказываться на качественном и количественном видовом составе биогееценозов. Выживание биогееценоза в современных условиях – более приоритетная задача, нежели комфортные условия произрастания отдельных видов или групп растений.

При оценке достоверности полученных данных использовался метод t -критерий Стьюдента, который позволяет судить о достоверности полученных значений.

ГЛАВА 3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕРИАЛОВ ИССЛЕДОВАНИЯ В ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ ПРАКТИКЕ

Школьное обучение предполагает реализацию многих задач современного образования в России: получение доступного и качественного образования, подготовка учеников к выбору дальнейшей профессии, ориентирование во множестве потоков информации современного мира, а также закладка навыков постоянного обновления необходимых знаний и умений на протяжении всей жизни [47]. Реализацию непрерывности изучения учебных предметов обеспечивают типовые учебные планы, согласно которым такие формы организации обучения как урок, консультация, экскурсия, семинар и факультатив имеют равные права [52].

Во время прохождения производственной практики в МАОУ «СОШ №153 г. Челябинска» было разработано занятие с использованием теоретических материалов и результатов исследования. Тема выпускной квалификационной работы может рассматриваться с разных позиций, поэтому результаты исследования могут использоваться при проведении уроков биологии на разную тематику. Так, например, полученные данные могут быть использованы при проведении занятий на тему «Бактерии. Значение в природе и в жизни человека», «Роль растений в природе и в жизни человека», «Типы взаимоотношений между организмами» и др. Полученные в ходе исследований данные можно использовать не только при проведении занятий урочного типа, но и организовать научно-исследовательскую и проектную деятельность на смежную тематику. Также возможно проведение лабораторных работ по теме, связанной с темой ВКР.

Проведение урочной формы занятия не представлялось возможным, что связано с несовпадением сроков прохождения практики и календарно-тематического планирования образовательного учреждения. В связи с этим было решено изменить форму урочного занятия на форму факультатива.

Факультативное занятие является одной из форм организации учебных занятий во внеурочное время, направленной на расширение, углубление и коррекцию знаний учащихся по учебным предметам в соответствии с их потребностями, запросами, способностями и склонностями, а также на активизацию познавательной деятельности. В связи с разнообразием школьных дисциплин, существуют и различные направления таких занятий: художественное, гуманитарное, спортивное, экологическое, естественное и другие, в пределах которых решаются мотивирующая, профориентационная, предметно-повышающая и общеобразовательная. В связи с различием целей учреждений, кадровым составом и их квалификацией, направленность факультативных занятий, формы и содержание занятий могут меняться в зависимости от целей: подготовка к экзаменам, олимпиадам или тестированию, профориентационная направленность, приобщение к исследовательской деятельности или коррекция ранее полученных знаний [52, 54].

Прохождение практики на базе МАОУ «СОШ № 153 г. Челябинска» позволило реализовать намерение использовать теоретические материалы и результаты исследований выпускной квалификационной работы. Мною было разработано и внедрено в учебный процесс факультативное занятие на тему «Типы взаимоотношений между организмами».

Технологическая карта факультативного занятия

Класс: 9

Дата: 25.11.17

Тема занятия: «Типы взаимоотношений между организмами»;

Тип занятия: комбинированное;

Цель занятия: актуализировать знания учащихся об экологических факторах и способствовать овладению учащимися знаниями о типах взаимоотношений между организмами.

Задачи занятия:

1. Образовательные:

- Повторить ранее изученный материал об экологических факторах;
- Заложить новые понятия: симбиоз, нейтрализм, антибиоз и др.;

2. Развивающие:

- Создать условия для овладения основными способами мыслительной деятельности – сравнение, обобщение, сопоставление;
- Способствовать развитию рефлексивной деятельности;

3. Воспитательные:

- Воспитывать экологическое мышление;
- Способствовать формированию познавательного интереса к предмету и обучению в целом.

Оборудование: проектор, компьютер, экран, раздаточный материал.

Прогнозируемые результаты:

Личностные:

1. Формирование умения оценивать свои действия;
2. Обучение экологическому мышлению.

Предметные:

1. Закрепление знаний об экологических факторах;
2. Усвоение знаний о типах взаимоотношений между организмами.

Метапредметные:

1. Формирование умения выделять сходства и различия;
2. Развитие умения понимать взаимосвязи терминов и наук между собой.

Универсальные учебные действия:

Личностные:

1. Стимулирование мотивации учения, повышение познавательного интереса;
2. Установление учащимися связи между целью учебной деятельности и ее мотивом.

Регулятивные:

1. Осознание того, что уже освоено и того, что еще подлежит усвоению;
2. Развитие рефлексии;
3. Обучение поиску и формулированию учебной проблемы совместно с учителем;
4. Составление плана и последовательности действий.

Познавательные:

1. Умение выражать свои мысли, строить высказывание в соответствии с задачами коммуникации;
2. Умение устанавливать причинно-следственные связи;
3. Умение создавать и преобразовывать модели и схемы для решения задач.

Коммуникативные:

1. Осуществление продуктивного взаимодействия со взрослыми;
2. Умение вступать и поддерживать диалог;

План-конспект занятия см. приложение 2.

Этап занятия	Содержание педагогического взаимодействия		Формируемые УУД	Методы и средства обучения
	Деятельность учителя	Деятельность учеников		
Организа- ционный	Приветствие. Проверка присутствующих. - <i>Здравствуйте, ребята, меня зовут Татьяна Сергеевна, сегодня мы актуализируем ваши знания по экологическим факторам и изучим типы взаимоотношений между организмами. Давайте отметим присутствующих.</i>	Располагаются на местах	<i>Личностные:</i> установление учащимися связи между целью учебной деятельности и ее мотивом.	-
Основной	Задаёт вопросы классу, обзорно повторяет пройденный ранее материал по экологическим факторам. - <i>Хорошо, теперь вспомним что такое экологические факторы и их классификацию.</i> Спрашивает вопросы. ➤ <i>Что такое экологический фактор?</i> ➤ <i>Какие группы экологических факторов вы знаете?</i> ➤ <i>На какие подгруппы подразделяются абиотические факторы? Приведите примеры.</i> ➤ <i>Охарактеризуйте группу антропогенных факторов.</i> ➤ <i>Что вы знаете о биотических факторах? Что к ним относится?</i> Раздает заранее подготовленный раздаточный материал. Заполняет схему вместе с учениками.	Отвечают на вопросы с места Заполняют схему	<i>Познавательные:</i> умение устанавливать причинно-следственные связи; умение создавать и преобразовывать модели и схемы для решения задач; умение выражать свои мысли, строить высказывание в соответствии с задачами коммуникации; <i>Регулятивные:</i> осознание того, что уже освоено и того, что еще подлежит усвоению; <i>Коммуникативные:</i> осуществление продуктивного взаимодействия с учителем.	<i>Методы:</i> словесный, проблемный <i>Средства:</i> схема экологических факторов с пустыми полями (приложение 3).
	- <i>Мы рассмотрели различные экологические факторы, в том числе и биотические, к которым и относятся взаимоотношения между организмами.</i> Сообщает тему и цель урока, рассказывает новый материал, задавая наводящие вопросы. - <i>Записываем новую тему: «Типы взаимоотношений между организмами». – Какие взаимоотношения между</i>	Записывают тему в тетради, отвечают на вопросы учителя.	<i>Регулятивные:</i> обучение поиску и формулированию учебной проблемы совместно с учителем; <i>Коммуникативные:</i> осуществление продуктивного взаимодействия с учителем.	<i>Методы:</i> словесный, проблемный

<p><i>организмами вам известны?</i> Рассказывает о существовании трех типов взаимоотношений.</p>			
<p><i>- Давайте рассмотрим положительные взаимоотношения.</i> Рассказывает о симбиозе, протокооперации, мутуализме и комменсализме. Показывает слайды с описанием и примерами. Рассказывает о результатах исследования. <i>-А сейчас я раздам вам схему, отражающую все типы биотических связей. В течение занятия вы должны заполнить пустые поля схемы. Сейчас мы вместе заполним левую часть, а все остальное вы сделаете сами.</i> Раздает дополнительный материал. Заполняет вместе с учениками блок симбиотических взаимоотношений (готовый вариант см. в приложении 4)</p>	<p>Ведут конспект, участвуют в обсуждении, смотрят презентацию, заполняют схему.</p>	<p><i>Познавательные:</i> умение устанавливать причинно-следственные связи; умение создавать и преобразовывать текст в модели и схемы для решения задач; умение выражать свои мысли, строить высказывание в соответствие с задачами коммуникации; <i>Регулятивные:</i> составление плана и последовательности действий. <i>Коммуникативные:</i> осуществление продуктивного взаимодействия с учителем.</p>	<p><i>Методы:</i> словесный, наглядный <i>Средства:</i> схема взаимоотношений с пустыми полями (приложение 4).</p>
<p><i>- А теперь давайте перейдем к рассмотрению нейтральных взаимоотношений. Как вы думаете, какие отношения имеются в виду? Кто может назвать пример?</i> Выслушивает ответы учащихся, поправляет их. Рассказывает о нейтральности, сопровождая рассказ слайдами презентации.</p>	<p>Ведут конспект, участвуют в обсуждении, смотрят презентацию.</p>	<p><i>Коммуникативные:</i> умение вступать и поддерживать диалог; <i>Познавательные:</i> умение выражать свои мысли, строить высказывание в соответствие с задачами коммуникации;</p>	<p><i>Методы:</i> словесный, наглядный</p>
<p><i>- Ну и теперь мы переходим к изучению антибиотических взаимоотношений. Кто сможет привести примеры подобных отношений?</i> Выслушивает ответы учеников, при надобности корректирует их. Рассказывает про антибиотические взаимоотношения, одновременно демонстрируя слайды презента-</p>	<p>Ведут конспект, отвечают на вопросы, смотрят презентацию, заполняют схему.</p>	<p><i>Коммуникативные:</i> умение вступать и поддерживать диалог; <i>Познавательные:</i> умение выражать свои мысли, строить высказывание в соответствие с задачами коммуникации;</p>	<p><i>Методы:</i> словесный, наглядный <i>Средства:</i> схема</p>

	ции.			
Заключительный	<p>- Мы изучили все типы взаимоотношений между организмами, теперь давайте закрепим основные изученные понятия.</p> <p>Проводит фронтальную беседу по основным изученным вопросам:</p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ <i>Какие основные 3 типа взаимоотношений организмов существует?</i> ➤ <i>Охарактеризуйте симбиотические взаимоотношения, приведите примеры.</i> ➤ <i>Что такое нейтрализм? Приведите свои примеры.</i> ➤ <i>Что такое антибиотические взаимоотношения? Приведите примеры на каждый из них.</i> <p>- А теперь давайте проверим схему, которую вы должны были заполнить.</p> <p>Проверка схемы с учениками. При необходимости, исправляет ошибки.</p> <p>- Наше занятие подходит к концу. Для закрепления полученных знаний, проведем небольшой тест прямо в тетради. Ответьте «ДА» или «НЕТ».</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Является симбиоз положительным типом взаимоотношений? (да)</i> 2. <i>К нейтрализму относят взаимоотношения дятла и медведя симбиозом? (нет)</i> 3. <i>Нейтрализм это независимые друг от друга отношения? (да)</i> 4. <i>Аменсализм, паразитизм и квартирантство относятся к антибиотическим взаимоотношениям? (нет)</i> 	<p>Отвечают на вопросы, проверяют правильность заполнения схемы, решают тест, при необходимости задают вопросы.</p>	<p><i>Коммуникативные:</i> осуществление продуктивного взаимодействия с учителем; умение вступать и поддерживать диалог;</p> <p><i>Регулятивные:</i> развитие рефлексии; составление плана и последовательности действий.</p> <p><i>Личностные:</i> стимулирование мотивации учения, повышение познавательного интереса;</p>	<p><i>Методы:</i> словесный, устный и письменный контроль.</p> <p><i>Средства:</i> схема.</p>

	<p>5. <i>Взаимоотношения азотфиксирующих бактерий и бобовых растений относятся к группе нейтральных. (нет)</i></p> <p>6. <i>Антибиотические взаимоотношения проявляются во взаимодействии грызуна и змеи. (да)</i></p> <p>7. <i>Паразитизм и нахлебничество относятся к одной и той же категории взаимодействий организмов. (нет)</i></p> <p>8. <i>Существует 4 типа взаимоотношений: симбиоз, антибиоз, нейтрализм и паразитизм. (нет)</i></p> <p>9. <i>Термин «протокооперация» -- совместное сосуществование организмов, не обязательное для выживания. (да)</i></p> <p>10. <i>Зоохория и форезия – это распространение личинок, плодов, семян с помощью других организмов. (да)</i></p> <p>Учитель зачитывает вопросы. Проверяет ответы учеников.</p> <p>- <i>А теперь наше занятие подходит к концу. У кого есть вопросы?</i></p> <p>Отвечает на вопросы учеников.</p> <p>-<i>Всем спасибо за занятие, все свободны. До свидания!</i>[2,7,19, 25, 28, 29, 31, 35, 41]</p>			
--	--	--	--	--

ВЫВОДЫ

1. Азотфиксирующие бактерии снижают концентрацию основных и дополнительных фотосинтетических пигментов в листьях исследуемых растений.
2. Наибольшее угнетающее действие азотфиксирующие бактерии оказали на растения бобов сорта «Русские черные».
3. Повышенную устойчивость к наличию в почве азотфиксирующих бактерий показали растения гороха.
4. Угнетающее действие азотфиксирующих бактерий на растение фасоли в большей степени проявилось на поздних стадиях развития.
5. В результате внедрения и обсуждения анализа урока был получен акт внедрения (приложение 5).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная выпускная квалификационная работа имела целью исследования влияние клубеньковых бактерий на пигментный состав некоторых видов бобовых растений. Для достижения указанной цели перед работой был поставлен ряд задач. При решении первой задачи были обнаружены противоречивые данные: взаимоотношения клубеньковых бактерий и бобовых растений описывался как симбиоз, но было отмечено, что на начальных стадиях онтогенеза бобовые растения выделяют бактерицидные вещества против внедрения бактерий. Это свидетельствует о малом количестве исследований этого аспекта. Для решения второй задачи были определены концентрации пигментов спектрофотометрическим методом по методике А.П. Гавриленко и А.Ю. Жигаловой согласно схеме опыта. В ходе решения этой задачи был получен ряд статистически обработанных данных. При решении третьей задачи были сделаны выводы о подавляющем действии бактерий на концентрации пигментов в исследуемых растениях и отдельные выводы по каждому растению. Решение четвертой задачи представлено в форме факультативного занятия на тему «Типы взаимоотношений между организмами», где были освещены результаты данного исследования для внедрения результатов выпускной квалификационной работы в педагогическую практику, что подтверждается актом внедрения (приложение 5). Задачи были полностью решены, цели исследования удалось достичь.

Гипотезой исследования было поставлено возможное отрицательное действие бактерий на концентрации пигментов на поздних стадиях развития бобовых растений. В ходе исследования гипотеза была подтверждена: концентрации пигментов растений контрольной группы превышали концентрации пигментов в опытной группе практически в 2 раза.

В данной квалификационной работе были рассмотрены отдельные теоретические положения в пределах тематики исследования о взаимоотношениях клубеньковых бактерий и бобовых растений, а также проведен экспе-

римент, направленный на практическое изучение влияния бактерий на некоторые виды бобовых растений. В ходе исследования были получены данные, обработка которых привела к выводам, не согласующимся с теоретическими положениями: бактерии подавляюще действуют на концентрации пигментов некоторых бобовых растений.

Из этого вытекает теоретическая значимость исследования: полученные данные не согласуются с общепринятыми положениями, что демонстрирует малую изученность этого вопроса на практике. То есть экспериментально полученные данные могут быть использованы при дальнейших исследованиях различных аспектов влияния азотфиксирующих микроорганизмов на жизнедеятельность растений семейства бобовые.

СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баймиев, А.Х. Структура углеводсвязывающих участков лектинов бобовых растений как детерминанта специфичности взаимодействия с клубеньковыми бактериями [Текст]: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук :03.00.12 / Баймиев Алексей Ханифович. – Уфа, 2007. – 45 с.
2. Беляев, Д.К. Общая биология: учебник для 10–11 кл. Базовый уровень [Текст] / Д.К. Беляев, под ред. Г.М. Дымшиц. – 11-е издание, стереотипное. – М.: Просвещение, 2012. – С. 243–247.
3. Берцова, Ю. В. Дыхательная защита нитрогеназного комплекса у *Azotobacter vinelandii* [Текст] / Ю.В. Берцова, О.В. Демин, А.В. Богачев // Успехи биологической химии. – 2005. – Т. 45. – С. 205–234.
4. Биохимия метаболизма: учебное пособие [Текст] / Е.А. Бессолицына – М.: Издательские решения, 2016. – 286 с.
5. Битюцкий, Н.П. Минеральное питание растений [Текст] / Н.П. Битюцкий. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2014. – 540 с.
6. Васильева, Т.С. ФГОС нового поколения о требованиях к результатам обучения [Текст] // Теория и практика образования в современном мире: материалы IV Междунар. науч. конф. (г. Санкт-Петербург, январь 2014 г.). – СПб.: Заневская площадь, 2014. – С. 74–76.
7. Вахненко, Д.В. Биология с основами экологии: учебник для вузов [Текст] / Д.В. Вахненко, Т.С. Гарнизоненко. С.И. Колесников. – Ростов н/Д.: Феникс, 2003. – 512 с.
8. Ващенко, И.М. Биологические основы сельского хозяйства [Текст] / И.М. Ващенко [и др.]; под ред. И.М.Ващенко. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. – С. 308–319.
9. Ващенко, И.М. Основы сельского хозяйства [Текст] / И.М. Ващенко, В.Г. Лошаков, Б.А. Ягодин. – М.: Просвещение, 1987. – С. 279–294.

10. Вершинина, З.Р. Лектины бобовых растений как инструмент для создания новых симбиотических систем [Текст]: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.03 / Вершинина Зиля Рифовна. – Уфа, 2010. – 145 с.
11. Гавриленко, В.Ф. Большой практикум по фотосинтезу [Текст] / В.Ф. Гавриленко, И.П. Ермакова. – М.: Академия, 2003. – 250 с.
12. Генкель, П.А. Физиология сельскохозяйственных растений в 12 томах. Том 6. Зернобобовые растения. Многолетние травы. Хлебные злаки (рожь, ячмень, овес, просо) и гречиха [Текст] / П.А. Генкель [и др.]; отв. ред. Н.С. Туркова. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. – 654 с.
13. Глянько, А.К. Влияние азотсодержащих соединений на рост клубеньковых бактерий в культуре и их взаимодействие с корнями проростков гороха [Текст] / А.К. Глянько [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2009. – № 1. – С. 83–88.
14. Емцев, В.Т. Микробиология: учебник для бакалавров [Текст] / В.Т. Емцев, Е.Н. Мишустин. – М.: Дрофа, 2005. – С. 371–380.
15. Жизневская, Г.Я. Медь, молибден и железо в азотном обмене растений [Текст] // Г.Я. Жизневская. – М.: Наука, 1972. – 335с.
16. Жуков, В.А. Генетический контроль специфичности взаимодействия бобовых растений с клубеньковыми бактериями [Текст] / В.А.Жуков [и др.] // Экологическая генетика. – 2008. – Т. VI, № 4. – С. 10–12.
17. Зитте, П. Физиология растений в 2 т. Том 2 [Текст]. На основе учебника Э. Страсбургера [и др.] / П. Зитте [и др.]; под ред. В. В. Чуба. – М.: Академия, 2006. – 421 с.
18. Кефели, В.И. Физиология растений с основами микробиологии [Текст] / В.И. Кефели, О.Д. Сидоренко. – М.: Агропромиздат, 1991. – 334 с.
19. Колесников, С.И. Экология [Текст] / С.И. Колесников. – М.: Академцентр, 2008. – 315 с.
20. Коць, С.Я. Пектины бобовых растений как фактор эффективного симбиоза: обзор [Текст] / С.Я. Коць // Физиология и биохимия культурных растений. – 2007. – Т.39, № 6. – С. 463–475.

21. Кретович, В.А. Биохимия усвоения азота воздуха растениями [Текст] / В.А. Кретович. – М.: Наука, 1994. – 168 с.
22. Кузнецов, В. В. Физиология растений в 2 т. Том 2: учебник для академического бакалавриата [Текст] / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Издательство Юрайт, 2017. – С. 13–81.
23. Ладыгин, В.Г. Биосинтез каротиноидов в пластидах растений [Текст] / В.Г.Ладыгин. – Биохимия. – 2000. – Т. 65 – С. 1317–1333.
24. Лазаревич, С.В. Ботаника и физиология растений: учебное пособие [Текст] / С.В. Лазаревич, В.П. Моисеев, Н.А. Дутова. – Ростов н/Д.: Феникс, 2015. – С. 390–402.
25. Лысов, П.К. Биология с основами экологии [Текст] / П. К. Лысов. – М.: Высшая школа, 2007. – 655 с.
26. Львов, Н.П. Молекулярные механизмы усвоения азота растениями [Текст] / Н.П.Львов. – М.: Наука, 1983. – С. 127–150.
27. Макеева, Л.А. Накопление биологического азота и сравнительная продуктивность многолетних бобовых трав на пойменных землях [Текст]: автореф. дис. ... канд. с/х наук: 06.01.12 / Макеева Людмила Александровна. – Великие Луки, 2000. – 17 с.
28. Маринченко, А.В. Экология: учебное пособие для вузов [Текст] / А.В. Маринченко. – 3-е изд., испр. и доп. – М.: Дашков и К°, 2009. – 328 с.
29. Марфенин, Н.Н. Экология: учебник для студентов вузов, обучающихся по естественнонаучным и гуманитарным направлениям [Текст] / Н.Н. Марфенин. – М.: Академия, 2012. – 512 с.
30. Медведев, С.С. Физиология растений: учебник для ВУЗов [Текст] / С.С. Медведев. – СПб.: ВHV, 2015. – С. 254–265.
31. Мишакова, В.Н. Общая биология: учебник для 11 кл. Базовый уровень: методическое пособие к учебнику В.И. Сивоглазова, И.Б. Агафоновой, Е.Т. Захаровой [Текст] / В.Н. Мишакова, И.Б.Агафонова, В.И. Сивоглазов. – М.: Дрофа, 2016. – С. 134–153.

32. Мишустин, Е.Н. Клубеньковые бактерии и инокуляционный процесс [Текст] / Е.Н. Мишустин, В.К. Шильникова. – М. Наука, 1973. – 288 с.
33. Наследов, А.Д. Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. Учебное пособие [Текст] / А.Д. Наследов. – СПб.: Речь, 2004. – С. 165–170.
34. Новикова, Т.И. Структурно-функциональные особенности бобово-ризобиального симбиоза [Текст]: дис. ... д-ра. биол. наук: 03.00.05: защищена 04.03.2005 / Новикова Татьяна Ивановна. – Новосибирск, 2004. – 225 с.
35. Общая биология: учебник для 11 кл. Профильный уровень [Текст] / В.Б. Захаров [и др.]; – 5-е издание, стереотипное. – М.: Дрофа, 2010. – С. 180 – 236.
36. Плакунов, В.К. Основы энзимологии [Текст] / В.К. Плакунов. – М.: Логос, 2001. – С. 67–70.
37. Полевой, В.В. Физиология растений: учебник для биол. спец. ВУЗов [Текст] / В.В.Полевой. – М.: Высшая Школа, 1989. – 464 с.
38. Проворов, Н.А. Взаимосвязь между таксономией бобовых и специфичностью их взаимодействия с клубеньковыми бактериями [Текст] / Н.А. Проворов // Ботан. журнал. – 1992. – Т.77, №8. – С. 21–32.
39. Проворов, Н.А. Коэволюция бобовых растений и клубеньковых бактерий: таксономические и генетические аспекты [Текст] / Н.А. Проворов // Журнал общей биологии. –1996. – Т.57, №2. – С. 52–57.
40. Рубин, Б.А. Физиология и биохимия дыхания растений [Текст] / Б.А. Рубин, М.Е. Ладыгина. – М.: Изд. Московского университета, 1974. – С. 237–245.
41. Сивоглазов, В.И. Общая биология: учебник для 11 кл. Базовый уровень [Текст] / В.И. Сивоглазов, И.Б. Агафонова, Е.Т. Захарова. – М.: Дрофа, 2014. – С. 128–146.
42. Сидаренко, Е.В. Методы математической обработки в психологии [Текст] / Е.В.Сидаренко. – СПб.: Речь, 2003. – 349 с.

43. Тимошенко, С.М. Оптимизация процессов трансформации азота в агроэкосистемах и увеличение производства растительного белка при возделывании многолетних бобовых и бобово-злаковых трав различного видового состава в зернотравяных севооборотах на дерново-подзолистых почвах [Текст]: дис. ... канд. с/х наук: 06.01.09: защищена 29.05.2007 / Тимошенко Сергей Михайлович. – М., 2007. – 171 с.
44. Третьяков, Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений [Текст] / Н.Н. Третьяков [и др.]; под ред. Н.Н. Третьякова. – 2-е изд. – М.: Колос, 2005. – 665 с.
45. Умаров, М.М. Роль микроорганизмов в круговороте химических элементов в наземных экосистемах [Текст] / М.М. Умаров // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. – М.: ГЕОС, 1999. – 122с.
46. Умаров, М.М. Микробиологическая трансформация азота в почве [Текст] / М.М. Умаров, А.В. Кураков, А.Л. Степанов. – М.: ГЕОС, 2007. – 138 с.
47. Усманов, И. Ю. Экологическая физиология растений [Текст] / И.Ю. Усманов, З.Ф. Рахманкулова, А. Ю. Кулагин. – М.: Логос, 2001. – 223 с.
48. Федеральный закон «Об образовании в Российской Федерации» от 29.12.2012 № 273-ФЗ.
49. Федоров, А.А. Жизнь растений в 6-и томах. Том 1. Введение Бактерии и актиномицеты [Текст] / А.А. Федоров [и др.]; под редакцией члена-корреспондента АН СССР, профессора Н.А. Красильникова, профессора А.А. Уранова. – М.: Просвещение, 1974. – С. 355–377.
50. Фёдоров, А.А. Жизнь растений в шести томах. Том 5. Часть 2. Цветковые растения [Текст] / Под редакцией академика АН СССР А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – С. 189–201.
51. Фокеев, П.М. Основы сельского хозяйства: учебное пособие для студентов биологических специальностей педагогических институтов [Текст] / П.М. Фокеев, А.А. Новиков, К.П. Ланге. – М.: Просвещение, 1976. – С. 243–250.

52. Хаханина, Т.И. Химия окружающей среды: учебник для бакалавров [Текст] / Т.И. Хаханина, Н.Г.Никитина, Л.С.Суханова. – М.: Издательство Юрайт, 2013. – С. 125–126.
53. Цветкова, З.М. Особенности факультативных занятий для старшеклассников [Текст] / З.М.Цветкова. – М.: Высшая школа, 1991. – 315 с.
54. Шакиров, З.С. Влияние клубеньковых бактерий и бактерий рода *Azospirillum* на рост и развитие пустынных бобовых растений [Текст] / З.С. Шакиров // Сельскохозяйств. науки и агропром. комплекс на рубеже веков. – 2014. – № 5. – С. 33–37.
55. Шепелева, В.И. Принципы организации внеклассной работы [Текст] / В.И. Шепелева. – М.: Академия, 1998. – 368 с.
56. Шилов, А.Е. Биологическая фиксация молекулярного азота и ее химическое моделирование [Текст] / А.Е. Шилов, Г.И. Лихтенштейн // Известия Академии Наук СССР сер. биол. – 1971. – № 4. – С. 518–537.
57. Яковлев, Г.П. Бобовые земного шара [Текст] / Г.П.Яковлев. – Л.: Наука, 1991. – 144 с.
58. Якушкина, Н.И. Физиология растений: учебник для студентов вузов, обучающихся по специальности «Биология» [Текст] / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Гуманитар.изд.центр ВЛАДОС, 2005. – С.122–131.
59. Горох «Чудо Кельведона» [Электронный ресурс] // Все про горох [web - сайт]. <http://pro-goroh.ru/sorta-goroha/goroh-chudo-kelvedona>
60. Черные русские бобы: выращивание и уход [Электронный ресурс] // Мы садоводы [web - сайт]. <https://misadovody.ru/ovoshhi/vyrashhivanie-russkih-chernyh-bobov>
61. Фасоль «Звездочка» [Электронный ресурс] // Интернет-магазин семян МирАгро [web - сайт]. <http://shop.miragro.ru/products/fasol-zvezdochka->

ПРИЛОЖЕНИЯ

Методы исследования

1. Спектрофотометрический метод по стандартной методике А.П. Гавриленко, А.Ю.Жигалова [11].

Навеску листьев определенного яруса (0,2 г) помещают в фарфоровую ступку, добавляют немного диоксида кальция, растирают с 5 мл 90%-го раствора этилового спирта (C_2H_5OH). К растертой массе добавляют 5 мл спирта 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 и отсасывают насосом.

Перед перенесением вытяжки воронку вставляют при помощи каучуковой пробки в колбу Бунзена соединенную с насосом. Экстракцию небольшими порциями чистого растворителя повторяют до тех пор, пока пигменты не будут извлечены полностью. Затем фильтрат переливают через сухую стеклянную воронку в мерную колбочку на 25 мл. Колбу Бунзена дважды ополаскивают небольшой порцией спирта, каждый раз сливая жидкость в мерную колбочку. Далее содержимое колбочки доводят растворителем до метки, закрывают каучуковой пробкой, тщательно взбалтывают и используют для определения концентрации пигментов.

Выделение пигментов выполняют при комнатной температуре на рассеянном свете, так как при сильном освещении может произойти фотоокисление хлорофилла. Хранят вытяжку в темном холодном месте.

Определение концентрации хлорофилла и каротиноидов на спектрофотометре СФ-26.

Спектрофотометрический анализ – наиболее точный количественный метод определения содержания пигментов листа. Концентрация пигментов определяется по оптической плотности. Спектрофотометр позволяет выполнять анализ смесей веществ с близкими максимумами поглощения, что достигается за счет использования монохроматора, вследствие чего удается устано-

вить содержание хлорофиллов и каротиноидов в вытяжке без предварительного разделения. Плотность экстракта на спектрофотометре измеряют при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов *a* и *b* в красной области спектра и при длине волны абсорбционного максимума каротиноидов. При этом учитывают, что положение максимума поглощения несколько меняется в зависимости от используемого растворителя. Концентрацию пигментов рассчитывают по уравнениям:

$$C_a = 13,70 \times D_{665} - 5,76 \times D_{649}$$

$$C_b = 25,80 \times D_{649} - 7,60 \times D_{665}$$

$$C_{\text{кар}} = \frac{1000 \times D_{449,5} - 0,52 \times C_a - 7,25 \times C_b}{226}$$

Где C_a – концентрация хлорофилла *a* (мг/л); C_b – концентрация хлорофилла *b* (мг/л); $C_{\text{кар}}$ – концентрация каротиноидов (мг/л); $D_{449,5}$, D_{665} , D_{649} – результаты измерений оптической плотности экстракта при соответствующих длинах волн.

Определение содержания пигментов по формуле:

$$A = \frac{C \times V}{P \times 1000}$$

Где A – содержание пигментов, % массы сырых листьев; C – содержание пигментов в вытяжке, мг/л; V – объём вытяжки, мг; P – масса навески, мг [11].

Спектрофотометр СФ-26.

Концентрацию основных и дополнительных фотосинтетических пигментов определяли при помощи спектрофотометра СФ-26.

В приборе есть два источника сплошного спектра: дейтериевая лампа – для работы в интервале 186-350 нм (положение «Д») и лампа накаливания для работы в интервале 340-1100 нм (положение «Н»).

При определении оптической плотности хлорофиллов и каротиноидов в вытяжке переключатель ламп (фотоэлемент и источник излучения) устанавливают в рабочее положение. При определении оптической плотности хлорофиллов рукоятку переключателя фотоэлемента 4 переводят в положение

«К». После этого закрывают фотоэлемент, поставив рукоятку шторки 7 в положение «ЗАКР.», а рукояткой регулировки ширины щели 9 устанавливают ширину щели примерно 0,1 мм.

Затем тумблером 16 включают прибор в сеть.

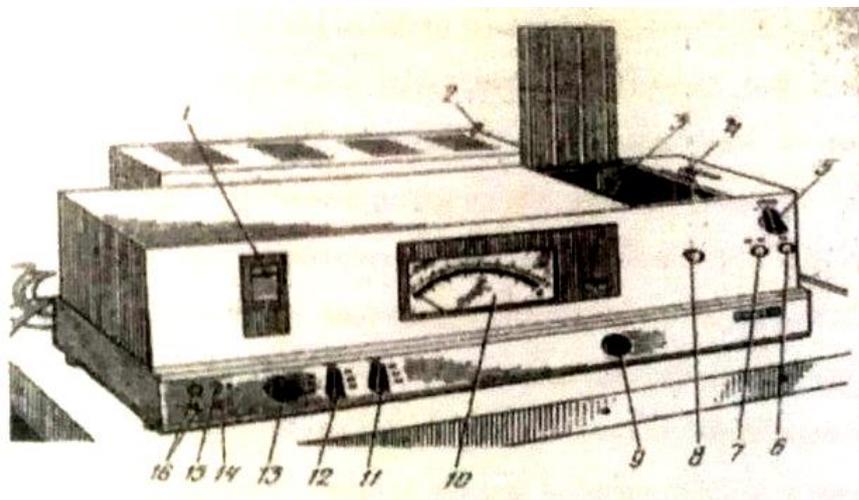


Рис.1. Спектрофотометр СФ-26.

1 – шкала монохроматора; 2 – рукоятка переключения источника излучения; 3 – кюветное отделение; 4 – рукоятка переключения фотоэлементов; 5 – рукоятка установки чувствительности; 6 – рукоятка установки стрелки измерительного прибора на нуль; 7 – рукоятка шторки; 8 – рукоятка перемещения каретки с кюветами; 9 – рукоятка регулирования ширины щели; 10 – шкала измерительного прибора; 11 – рукоятка отсчета для выбора шкалы измерений (имеет 4 положения); 12 – рукоятка компенсации; 13 – рукоятка установки длин волн; 14 – сигнальная лампа включения лампы накаливания «Н»; 15 – сигнальная лампа включения дейтериевой лампы «Д»; 16 – тумблер включения прибора в сеть и сигнальная лампа «СЕТЬ».

Если загорятся сигнальные лампы «СЕТ.» и «Н», можно выполнять следующие операции, но предварительно прибор должен прогреться 30-60 мин. После этого рукоятку компенсации ставят на «0», рукоятку отсчета 11 в положение «1» и рукоятку чувствительности 5 в положение «1». Медленно вращая рукоятку 13, устанавливают нужную длину волны (хлорофилл а – 665 нм., хлорофилл b – 649 нм.). Затем помещают кюветы с растворителем и ис-

следуемым раствором (10 мм.) в кюветодержатель и закрывают кюветное отделение 3.

При закрытом фотоэлементе при помощи рукоятки установки нуля 6 добиваются нулевого положения стрелки измерительного прибора (по верхней шкале), после чего рукояткой 4 открывают фотоэлемент (при этом на пути светового потока должна стоять кювета с растворителем) и, регулируя ширину щели рукояткой 9, ставят стрелку на «0» нижней красной шкалы. Затем кювету с исследуемым раствором переводят в рабочее положение (рукоятка 8) и измеряют оптическую плотность (экстинкцию) по шкале Д. Закрывают фотоэлемент и устанавливают длину волны для другого хлорофилла. Показатели записываются в схемы записи результатов и обрабатываются по таблице «Перевод диапазона показаний шкалы коэффициентов пропускания (Т, %) в величину оптической плотности «D».

2. Метод статистической обработки данных [33, 42].

При анализе полученных в ходе исследования данных был использован метод статистической обработки.

Статистическая обработка предусматривает получение следующих показателей:

x – значение отдельного признака;

M – средняя арифметическая;

n – общее число наблюдений;

σ – среднее квадратическое отклонение;

t – критерий достоверности различий Стьюдента;

Определение средней величины и квадратических отклонений. Средние величины (M) находятся по формуле:

$$X = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_{15}}{n} = \frac{\sum x}{n},$$

где Σ – символ суммы, x_1, x_2 – значения отдельных измерений, n – общее число вариантов.

При одной и той же величине наблюдаемые отклонения могут варьироваться в разной степени. Поэтому необходимо было ввести показатель колеблемости признака. Таким показателем является среднее квадратическое отклонение (σ), которое находится по формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum(x-\bar{x})^2}{n-1}},$$

где в числителе – сумма квадратов отклонений значений от средней арифметической; в знаменателе – число степеней свободы, равное числу наблюдений без одного.

Определение достоверности различий по t - критерию Стьюдента. Получив средние величины и квадратические отклонения, определяли достоверность различий между контрольным и опытным вариантом по t-критерию Стьюдента.

$$t = \frac{x_1 + x_2}{\sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}}},$$

где \bar{x} – средняя величина, n – количество наблюдений.

План-конспект факультативного занятия
«Типы взаимоотношений между организмами»

Цель: актуализировать знания учащихся об экологических факторах и способствовать овладению учащимися знаниями о типах взаимоотношений между организмами.

Класс: 9

Дата: 25.11.17

Тема занятия: «Типы взаимоотношений между организмами»;

Тип занятия: комбинированное;

Задачи занятия:

1. Образовательные:

- Повторить ранее изученный материал об экологических факторах;
- Заложить новые понятия: симбиоз, нейтрализм, антибиоз и др.;

2. Развивающие:

- Создать условия для овладения основными способами мыслительной деятельности – сравнение, обобщение, сопоставление;
- Способствовать развитию рефлексивной деятельности;

3. Воспитательные:

- Воспитывать экологическое мышление;
- Способствовать формированию познавательного интереса к предмету и обучению в целом.

Оборудование: проектор, компьютер, экран, раздаточный материал.

Прогнозируемые результаты:

Личностные:

3. Формирование умения оценивать свои действия;
4. Обучение экологическому мышлению.

Предметные:

3. Закрепление знаний об экологических факторах;
4. Усвоение знаний о типах взаимоотношений между организмами.

Метапредметные:

3. Формирование умения выделять сходства и различия;
4. Развитие умения понимать взаимосвязи терминов и наук между собой.

Универсальные учебные действия:

Личностные:

3. Стимулирование мотивации учения, повышение познавательного интереса;
4. Установление учащимися связи между целью учебной деятельности и ее мотивом.

Регулятивные:

5. Осознание того, что уже освоено и того, что еще подлежит усвоению;
6. Развитие рефлексии;
7. Обучение поиску и формулированию учебной проблемы совместно с учителем;
8. Составление плана и последовательности действий.

Познавательные:

4. Умение выражать свои мысли, строить высказывание в соответствии с задачами коммуникации;
5. Умение устанавливать причинно-следственные связи;
6. Умение создавать и преобразовывать модели и схемы для решения задач.

Коммуникативные:

3. Осуществление продуктивного взаимодействия со взрослыми;
4. Умение вступать и поддерживать диалог;

Методы: словесный, наглядный, объяснительно-иллюстративный.

Форма занятия: традиционная форма (лекция, беседа).

Формы организации учебной деятельности: групповая (класс), индивидуальная.

№	Этап урока	Деятельность учителя	Деятельность ученика	Время (мин)
1.	Организационный	Приветствие учащихся. Проверка отсутствующих.	Приветствие учителя	1
2.	Актуализация знаний	Опрос учащихся по теме «Экологические факторы». 1. Что такое экологический фактор? 2. Какие группы экологических факторов вы знаете? 3. На какие подгруппы подразделяются абиотические факторы? Приведите примеры. 4. Охарактеризуйте группу антропогенных факторов. 5. Что вы знаете о биотических факторах? Что к ним относится? Составление схемы факторов совместно с учащимися (приложение 3)	Ответы на вопросы Участие в составлении схемы экологических факторов	10
3.	Изучение нового материала	Живые организмы обитают в постоянно меняющейся среде обитания, так как на среде обитания ежедневно оказывают влияние большое количество различных факторов: температура окружающей среды, погодные условия, влияние человека и многие другие. Такие факторы окружающей среды называются экологическими факторами. Одной из групп экологических факторов являются биотические факторы. К ним относится влияние одних организмов на другие, а также на неживую среду. Разберем подробнее биотические факторы. Как говорилось ранее, к ним относятся внутривидовые и межвидовые взаимодействия организмов. Возможны следующие виды влияний одних организмов на другие: + Положительное — взаимовыгодные отношения двух организмов – симбиоз. – Отрицательное — организму причиняется вред из-за другого – антибиоз. 0 Нейтральное — другой никак не влияет на организм – нейтрализм. Симбиоз - сожительство (от греческого "син" - вместе, "биос" - жизнь) - форма взаи-	Запись в тетрадь	25

		<p>моотношений, при которых оба партнера или один из них извлекает пользу от другого.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Протокооперация (факультативный симбиоз) - совместное существование выгодно обоим видам, но не обязательно для них. Например, взаимоотношения краба и актинии: актиния защищает краба и использует его в качестве средства передвижения. Польза для обоих организмов очевидна, но связь их не обязательна: они могут существовать обособленно. Также примером таких отношений служит сожительство клубеньковых бактерий и бобовых растений. Эти бактерии, способные усваивать азот воздуха и превращать его в аммиак, а затем в аминокислоты, поселяются в корнях растений. Присутствие бактерий вызывает разрастание тканей корня и образование утолщений. Утолщения на корнях называются клубеньками. Растения в симбиозе с азотфиксирующими бактериями могут произрастать на почвах, бедных азотом, и обогащать им почву. Но есть данные, подвергающие их симбиоз сомнению. Так, было выяснено, что деятельность этих микроорганизмов негативно сказывается на концентрациях пигментов растений. 2. Мутуализм - крайняя форма симбиоза, при которой животные не могут существовать друг без друга. Пример - отношения термитов и жгутиковых простейших, обитающих у них в кишечнике. Термиты питаются древесиной, но перерабатывают ее жгутиконосцы. Без простейших - симбионтов - термиты погибают от голода. Сами же жгутиковые, получают пищу и условия для размножения. Другой пример – сады дьявола, образованные одним видом деревьев Дуройя, которые живут в симбиозе с лимонными муравьями. Рабочие муравьи вида убивают ростки всех видов растений, кроме Дуройя, впрыскивая в их листья муравьиную кислоту. Таким способом муравьи дают своим любимым деревьям свободно разрастаться без конкуренции. Муравьи используют полые стебли <i>Duroia hirsuta</i> для строительства гнезд. 3. Комменсализм - тип взаимоотношений, при котором один из двух обитающих 	<p>Запись в тетрадь</p> <p>Запись в тетрадь</p>	
--	--	--	---	--

		<p>совместно видов извлекает пользу из совместного существования, не причиняя вреда другому виду.</p> <ul style="list-style-type: none"> • Квартирантство (синойкия) — форма комменсализма, при которой один вид использует другой (его тело или его жилище) в качестве убежища или своего жилья. В гнездах птиц, норах грызунов, обитает огромное количество насекомых и клещей. Примером могут служить эпифиты ("эпи" - сверх, "фитон" - растение) - растения, поселяющиеся на деревьях. Эпифитами могут быть водоросли, лишайники, мхи, папоротниковые, цветковые. • Сотрапезничество - форма комменсализма, при которой несколько видов потребляют разные вещества или части одного и того же ресурса. Например, трупами животных в экосистемах питается множество разных организмов — жуки-могильщики, личинки мух, грибы, бактерии и др. • Нахлебничество (эпиойкия) — форма комменсализма, при которой один вид потребляет остатки пищи другого. Примером нахлебничества служат взаимоотношения рыбы-прилипалы, обитающей в тропических и субтропических морях, с акулами и китообразными. Передний спинной плавник прилипалы преобразовался в присоску, с помощью которой та прочно удерживается на поверхности тела крупной рыбы. Биологический смысл прикрепления прилипал заключается в облегчении их передвижения и расселения. <p>Учитель раздает схему «Типы взаимоотношений между организмами» (приложение 4). Блок симбиотических взаимоотношений заполняется вместе с учителем, а остальные поля ученики заполняют сами в ходе занятия.</p> <p>Нейтрализм – форма взаимоотношений, при которой совместно обитающие на одной территории организмы не влияют друг на друга.</p> <p>Антибиоз – форма взаимоотношений, при которой оба взаимодействующие вида или один из них испытывают отрицательное влияние.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Аменсализм - форма взаимоотношений, при которой один из совместно обитающих видов угнетает другой, не получая от этого ни вреда, ни пользы. При- 	<p>Заполнение схемы с учителем</p> <p>Запись в тетрадь</p> <p>Запись в тетрадь</p>	
--	--	---	--	--

		<p>мер: светолюбивые травы, растущие под елью, страдают от сильного затемнения, в то время как сами на дерево никак не влияют.</p> <p>2. Хищничество - тип взаимоотношений, при котором представители одного вида питаются представителями другого вида. Крупные лягушки нападают на птенцов и могут наносить серьезный ущерб разведению водоплавающей домашней птицы. Змеи охотятся на амфибий, птиц и мелких млекопитающих истребляет старых и больных особей. Таким образом, хищники являются природными санитарами. Негативное влияние нарушения - при занесении видов на новую территорию: козы и кролики, привезенные в Австралию, не имеют потенциальных хищников, что привело к уничтожению большинства австралийских видов растений и птиц.</p> <p>3. Конкуренция - тип взаимоотношений, при котором организмы или виды соперничают друг с другом в потреблении одних и тех же ограниченных ресурсов.</p> <ul style="list-style-type: none"> • Внутривидовая конкуренция — соперничество за одни и те же ресурсы, происходящее между особями одного вида. Птицы одного вида конкурируют за места гнездования. Самцы многих видов млекопитающих (олений) в период размножения вступают друг с другом в борьбу за возможность обзавестись семьей. • Межвидовая конкуренция — соперничество за одни и те же ресурсы, происходящее между особями разных видов. И волки, и лисы охотятся на зайцев, поэтому между этими хищниками возникает конкуренция за пищу. • Паразитизм - тип взаимоотношений, при котором представители одного вида используют питательные вещества или ткани особей другого вида, а также его самого в качестве временного или постоянного местообитания. Например, миноги нападают на треску, лососей, корюшку, осетров и других крупных рыб и даже на китов. Присосавшись к жертве, минога питается соками ее тела в течение нескольких дней, даже недель. <p>➤ облигатный (постоянный): паразит не может жить без хозяина (гельминты,</p>	Заполнение схемы	
--	--	---	------------------	--

		<p>вши, чесоточные зудни);</p> <p>➤ факультативный (временный): свободноживущий паразит временно использует организм хозяина (блохи, комары, пиявки, миноги и др.).</p>		
4.	Закрепление изученного материала	<p>Фронтальная беседа по основным изученным вопросам:</p> <ul style="list-style-type: none"> ➤ Какие основные 3 типа взаимоотношений организмов существует? ➤ Охарактеризуйте симбиотические взаимоотношения, приведите примеры. ➤ Что такое нейтрализм? Приведите свои примеры. ➤ Что такое антибиотические взаимоотношения? Приведите примеры на каждый из них. <p>Проверка схемы с учениками.</p> <p>Решение теста в тетради по изученному материалу:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Является симбиоз положительным типом взаимоотношений? (да) 2. К нейтрализму относят взаимоотношения дятла и медведя симбиозом? (нет) 3. Нейтрализм это независимые друг от друга отношения? (да) 4. Аменсализм, паразитизм и квартиранство относится к антибиотическим взаимоотношениям? (нет) 5. Взаимоотношения азотфиксирующих бактерий и бобовых растений относятся к группе нейтральных. (нет) 6. Антибиотические взаимоотношения проявляются во взаимодействии грызуна и змеи. (да) 7. Паразитизм и нахлебничество относятся к одной и той же категории взаимодействий организмов.(нет) 8. Существует 4 типа взаимоотношений: симбиоз, антибиоз, нейтрализм и паразитизм. (нет) 9. Термин «протокооперация» - совместное сосуществование организмов, не обязательное для выживания. (да) 10. Зоохория и форезия – это распространение личинок, плодов, семян с помощью других организмов. (да) <p>Проверка ответов учеников. Ответы на вопросы учащихся.</p>	<p>Участие в опросе и беседе.</p> <p>Работа со схемой Письменно отвечают на вопрос теста.</p> <p>Сверяют ответы. Задают учителю интересные вопросы.</p>	9

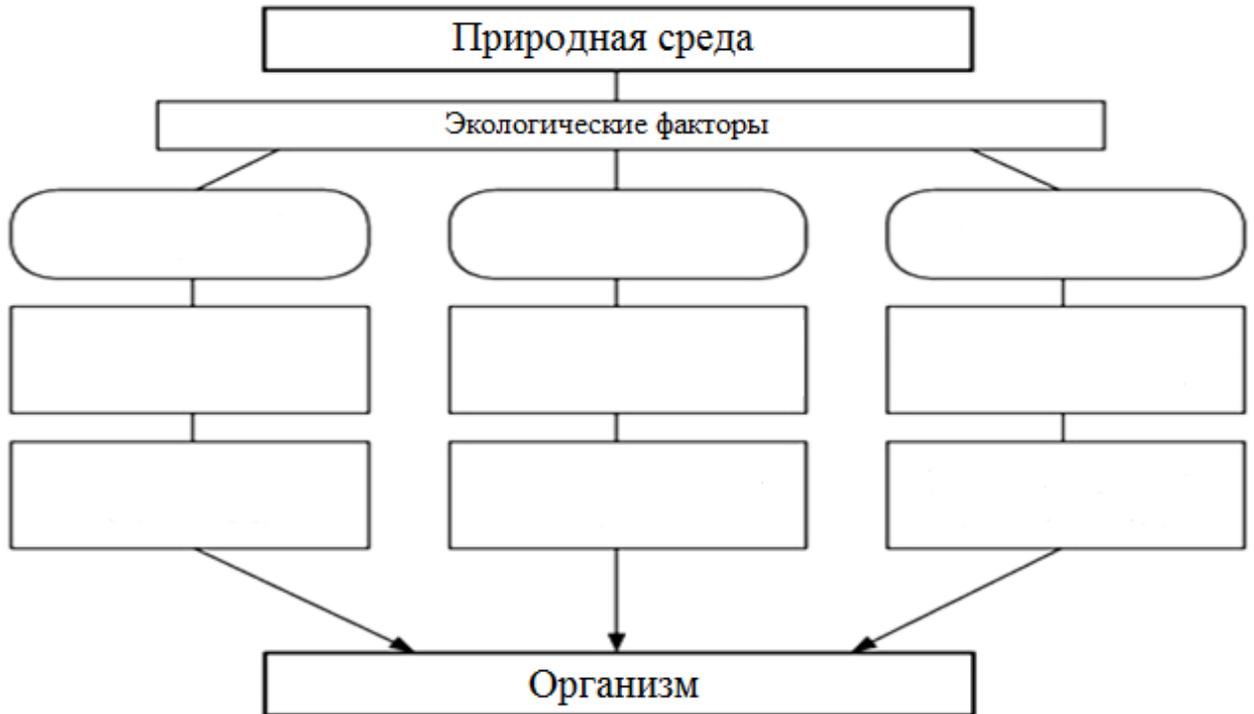
Схема «Экологические факторы»

Схема «Типы взаимоотношений между организмами»

