



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

ФАКУЛЬТЕТ ЕСТЕСТВЕННО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ  
КАФЕДРА ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ

**Влияние закалывания на устойчивость фотосинтетических пигментов  
к действию ультрафиолетового излучения**  
**Выпускная квалификационная работа**  
**по направлению 44.03.05 – Педагогическое образование**  
**Направленность программы бакалавриата**  
**«География. Биология»**  
**Форма обучения – заочная**

Проверка на объем заимствований:

74,45 % авторского текста  
Работа рекомендована к защите  
рекомендована/не рекомендована

«05» декабря 2019 г.

И.о. зав. кафедрой общей биологии  
физиологии

Ефимова Н.В. Ефимова Н.В.

Выполнила:

Студентка группы ЗФ-601-109-6-1  
Мордовина Юлия Дмитриевна

Научный руководитель:

доктор педагогических наук,  
профессор кафедры общей биологии  
и физиологии Похлебаев Сергей Михайлович

Похлебаев Сергей Михайлович

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	3
ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН .....	5
1.1. Морфо-анатомические и биохимические особенности строения семян .....	5
1.2. Защитные приспособления растений к неблагоприятным факторам среды .....	20
ГЛАВА 2. ОРГАНИЗАЦИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	43
2.1 Объекты исследования .....	43
2.2 Методы исследования .....	43
ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ЗАКАЛИВАНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ К УЛЬТРАФИОЛЕТО- ВОМУ ИЗЛУЧЕНИЮ IN VITRO .....	45
ГЛАВА 4. СОПРОВОЖДЕНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ШКОЛЬНИКА ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПРОЕКТА «ВЛИЯНИЕ ЗАКАЛИВАНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ РАСТЕНИЙ К ДЕЙСТВИЮ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ИЗЛУЧЕНИЯ»	50
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	60
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ .....	61
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	67

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время при ухудшении экологического состояния окружающей среды, в связи с продолжающимся разрушением озонового слоя под действием антропогенного фактора и, как следствие, увеличением дозы ультрафиолетовой радиации, актуальным становится вопрос изучения действия ультрафиолетового излучения на живые организмы, в том числе и растительные.

Живые системы обладают удивительным свойством сочетать устойчивость, т.е. относительную стабильность при изменяющихся условиях среды и подвижность, т.е. приспособление к этим условиям [11; 28; 31; 42]. В случае воздействия неблагоприятных факторов реакция растений может нести двухфазный характер. В первой фазе наблюдаются значительные отклонения в физиолого-биохимических процессах, во второй фазе (репарации) нарушенные процессы возвращаются к норме наступает их стабилизация на новом уровне или наступает угнетение жизнедеятельности и гибель [4].

При медленном развитии неблагоприятных условий организм легче приспосабливается к ним. Это даже может привести к повышению устойчивости к действию данного фактора. Следует так же отметить, что различные неблагоприятные воздействия могут вызывать сходные неспецифические физиологические изменения. В связи с этим в некоторых случаях растительные организм обладает устойчивостью сразу к нескольким неблагоприятным факторам, или быть устойчивым к одному воздействию и неустойчивым к другому [28; 41].

Таким образом, повышение одного вида устойчивости, влияя прямо или косвенно, улучшая или ухудшая состояние растения, может способствовать, или препятствовать их адаптации к другим факторам среды. Подобного рода взаимосвязи между различными видами устойчивости называют сопряженными [28; 41; 42].

В этой связи представлялось интересным определить степень и качество сопряжения между устойчивостью к низким температурам и ультрафиолетовым излучением.

Поэтому целью данного исследования было изучить влияние закаливания семян пшеницы на устойчивость фотосинтетических пигментов к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*.

Для реализации поставленной цели было необходимо решить следующие задачи:

1. Изучить действие закаливания семян на содержание основных и дополнительных фотосинтетических пигментов растения пшеницы.

2. Изучить влияние закаливания семян пшеницы на устойчивость основных и дополнительных фотосинтетических пигментов к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*.

Объектом исследования служили проростки яровой пшеницы сорта «Стрела», районированного для Челябинской области.

Предмет исследования: влияние низких положительных температур на устойчивость фотосинтетических пигментов растений пшеницы к действию ультрафиолетового излучения.

Гипотеза. Разные виды растений устойчивы (или неустойчивы) к различным стрессовым воздействиям. Приобретение устойчивости под воздействием одного из неблагоприятных факторов может вызывать повышение устойчивости растительного организма к другим стрессовым воздействиям. Павел Александрович Генкель сформулировал это в положении о сопряженной устойчивости.

Теоретическая и практическая значимость работы: полученные результаты могут быть использованы при подготовке к курсам лекций по физиологии и анатомии растений; школьном курсе; результаты данной работы могут быть использованы в проектной и научной деятельности обучающихся, а также в практической деятельности по выращиванию зерновых культур в условиях Челябинской области.

## **ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН**

Семя – очень сложная и во многом еще не познанная биологическая система. Жизнеспособность семян определяется внутренними факторами организма и внешними условиями их формирования.

### 1.1 Морфо-анатомические и биохимические особенности строения семян

В типичном случае семя цветкового растения состоит из зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Зародыш, как производное зиготы имеет в своих клетках диплоидный набор хромосом. Эндосперм возникает в результате двойного оплодотворения из центральной клетки зародышевого мешка и состоит из триплоидных клеток. Таким образом, морфологически и цитологически зародыш и эндосперм – два многоклеточных тела в семени – крайне различны.

Функция зародыша очевидна – это зачаток нового растения, состоящий полностью или в значительной степени из меристемы. Функция эндосперма – обеспечение питания зародыша, который с самого начала гетеротрофен (довольно часто зародыши на первых этапах развития имеют зеленую окраску и, вероятно, способны к самостоятельному фотосинтезу, хотя преобладает, безусловно, питание за счет материнского организма). Вначале эндосперм развивает активную метаболическую деятельность, перерабатывая и передавая зародышу вещества, которые поступают в зреющее семя от материнского организма, но скоро эта активность затухает, и в эндосперме начинается отложение запасных питательных веществ.

Химический состав зародыша, эндосперма и оболочек детально исследован. Зародыш пшеницы содержит по данным К.Е. Овчарова [27], 41,3 % азотистых веществ и около 12-15 % жира. В зародыше также содержится около (10 % жира) 5-6 % зольных веществ. В алейроновом слое – клетчатки 48,8 %, азотистых веществ – 25,1 %, жира – 9,1 % и зольных веществ – 5,3 %. В эндосперме – азотистых веществ около 10 %, жира 0,9 %, зольных веществ – 0,5 %, крахмала около 75 % и клетчатки – всего 0,2-0,3 %. Оболочки, наоборот содержат свыше 76 % клетчатки, 9,5 % азотистых веществ и приблизительно 2,8-3,0 % зольных веществ. В зерновке пшеницы содержится около 10 % гигроскопической воды. Помимо

крахмала, в зерновках имеется сахароза (до 1,0-1,5 %, преимущественно в зародыше) и декстрины. Жиры в зародыше пшеницы представлены сложными эфирами: азотистые вещества – главным образом белками. Из небелковых азотистых веществ в зерновках пшеницы в небольших количествах содержатся аспарагин, аргинин, глутатион, нуклеиновые кислоты.

Белки зерновки пшеницы относятся к трем функциональным группам:

- запасным (проломаны, глютелины);
- структурным (альбумины, глобулины), образующим с нуклеиновыми кислотами и липидами структуру цитоплазмы и ядра – микросом, митохондрий, мембран;
- каталитическим, обладающим ферментативной активностью [16].

В зерновках пшеницы обнаружены витамины: А, В, В<sub>2</sub>, В<sub>6</sub>, РР, К, С, Д, Е. (последние два лишь в зародышах зерновок). В 100 гр. зародышей содержатся около 0,6 гр. каротина. Витамин РР концентрируется в алейроновом слое оболочках зерновок [6].

Неотъемлемой частью зерновок пшеницы является сложный набор ферментов – амилазы ( $\alpha$ - и  $\beta$ -амилаза), мальтоза, сахараза, липаза, протеиназа, оксидаза, пероксидаза и каталаза. Последние два фермента относятся к группе железопротеидов, обнаруженных в тканях пшеницы. Действие обоих ферментов направлена на превращение перекиси водорода. Обычно каталаза рассматривается как агент, устраняющий токсическое действие перекиси на протоплазму растений. Каталазная активность тканей пшеницы исследована недостаточно. Менее морозостойкие сорта пшеницы характеризуются более высокой активностью каталазы и ферментов, связанных с углеводным обменом. Автор также показал, что среди злаковых растений пшеница отличается высокоактивной каталазой [7].

### *Проращение семян*

Проращение происходит после периода покоя. Проращение – это возобновление роста зародыша в результате поступления воды в семя и его набухания. Проращение тоже состоит из нескольких этапов: набухание, проклевывание семени, период гетеротрофного питания, переход к автотрофному питанию.

Для начала прорастания необходима, прежде всего, вода. Воздушно-сухие семена, содержащие 5-20 % воды, находятся в состоянии покоя. Вода поступает в семя, и оно набухает.

Набухание – обратимый процесс. Семена можно подсушить, и они не потеряют свою всхожесть, если не началось деление и растяжение клеток зародыша. Для прорастания необходим кислород, так как дыхание поставляет энергию. Одновременно для прорастания семян нужны оптимальные температуры, а для некоторых – еще и свет.

Вода поступает в семя сначала быстро, а потом медленно с помощью двух механизмов – набухания и осмоса. Сначала начинается набухание. Запасные питательные вещества семени содержат большое количество гидрофильных групп ( $-OH$ ;  $-COOH$ ;  $-NH_2$ ), которые притягивают молекулы воды. Уже во время набухания начинается интенсивный гидролиз запасных питательных веществ. В результате гидролиза в клетке увеличивается количество осмотически активных веществ: аминокислот, сахаров. Поэтому включается осмотический механизм поступления воды.

Запасные вещества (белки, жиры, полисахариды) – это сложные органические соединения, которые не растворяются в воде, поэтому плохо передвигаются. Во время прорастания они превращаются в растворимые, легко используемые для питания зародыша соединения. Для гидролиза запасных веществ необходимы соответствующие ферменты. Часть ферментов находится в семени в неактивном состоянии, они активируются при поступлении воды. Кроме того, синтезируются и новые белки-ферменты. Образование ферментов регулируют гормоны, в частности гиббереллины. У однодольных растений они находятся в эндосперме сухих семян в неактивном состоянии. При поступлении воды гиббереллины активизируются и индуцируют синтез гидролитических ферментов. Под действием ферментов крахмал превращается в сахар, белки расщепляются на аминокислоты, жиры – на глицерин и жирные кислоты. Аминокислоты превращаются в органические кислоты и аммиак, который используется для синтеза амидов. В результате аминирования и переаминирования возникают новые аминокислоты. Жирные кислоты в результате окисления пре-

вращаются в ацетил-СоА, который включается в глиоксисомах в глиоколатный цикл. Ацетил-СоА взаимодействует со ЩУК, и образуется лимонная кислота. Лимонная кислота превращается в изолимонную, которая под действием изоцитратлиазы распадается на янтарную и глиоксильную кислоты. Глиоксильная кислота соединяется со второй молекулой ацетил-СоА, и образуется малат, который окисляется до ЩУК. Таким образом, цикл завершается. Янтарная кислота выходит из глиоксисомы и поступает в митохондрию, где включается в цикл трикарбоновых кислот, затем превращается в ФЕП и с помощью обращенного гликолиза – в сахар. Образовавшиеся в результате распада запасных веществ сахара, аминокислоты, органические кислоты транспортируются в ось зародыша, где используются как строительный материал или как дыхательный субстрат. Из них синтезируются нуклеиновые кислоты, белки и липиды, входящие в состав мембран, компоненты клеточных стенок – целлюлоза, пектиновые вещества [17].

Поставщиком энергии для всех этих процессов является дыхание, интенсивность которого увеличивается во много раз сразу после поступления воды. Большое значение для начала прорастания семян имеет увеличение интенсивности пентозофосфатного окислительного пути, так как в нем в качестве промежуточных продуктов образуются пентозы (рибозофосфат, рибулозофосфат), необходимые для синтеза нуклеиновых кислот и для начала  $C_3$ -цикла, а также восстанавливается  $NADP^+$  [27].

Во время прорастания происходит синтез и активация гормонов. Согласно гипотезе, предложенной В. Овербеком [41], при прорастании фитогормоны образуются в следующем порядке. Гиббереллины при набухании активируются и вызывают синтез гидролаз. Образовавшиеся при этом нуклеазы катализируют распад нуклеиновых кислот. В результате появляются пуриновые основания, используемые для синтеза цитокининов. Одновременно при распаде белков образуются аминокислоты, в том числе и триптофан, являющийся предшественником ауксина. Ауксин и цитокинины индуцируют деление и растяжение клеток зародыша. Рост зародыша начинается с растяжения его клеток и сопровождается изменением структуры мембран, которые в сухом семени не выявляются, а в прорастающем хорошо различимы; появлением новых органоидов, например, глиоксисом. Через 10-12 ч от начала набухания митохондрии,



деградировавшие в период созревания семян, начинают усиленно расти и дифференцироваться. Через 24 ч. происходит деление митохондрий, их число быстро увеличивается. Затем начинаются деления и дифференцировка клеток. Для начала делений клеток необходим синтез ДНК. Известно, что в прорастающих семенах он начинается позже синтеза белков и РНК. Постепенно в процессе прорастания возникают сначала первичные, а потом вторичные ткани. Одними из первых в проростке начинают дифференцироваться проводящие ткани. Развитие проводящих тканей помогает транспорту питательных веществ и гормонов в ось зародыша.

Первым начинает расти зародышевый корешок. Когда влажность семени достигнет 40-60 %, семенная кожура разрывается и появляется кончик зародышевого корня (проклевывание). Рост корня вначале происходит благодаря растяжению его клеток, затем через 1,0-1,5 сутки от начала набухания семени начинаются деления клеток. Митозы в клетках зародыша начинаются не одновременно: раньше делятся клетки зародышевого корешка. Дальнейший рост зародыша происходит у разных растений по-разному и зависит от типа прорастания. Существуют два типа прорастания: надземный, или эпигеальный (греч. *epi* – на, *сверх*; *geo* – земля), когда семядоли выходят на поверхность почвы, и подземный, или гипогеальный (греч. *hupo* – под; *geo* – земля), когда семядоли остаются в почве. У двудольных растений с надземным типом прорастания, прежде всего, растет гипокотиль. Он растет неравномерно и образует петлю, которая раздвигает частицы почвы, почка зародыша расположена внизу (рисунок 1 в).

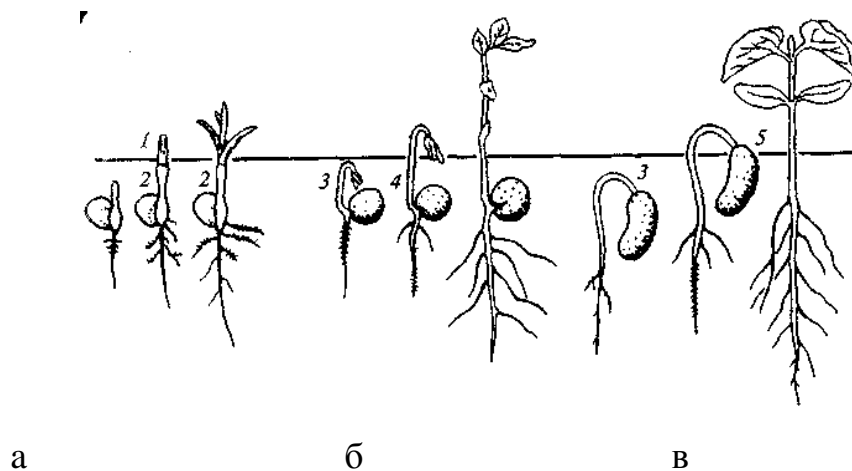


Рисунок 1 – Подземное и надземное прорастание семян кукурузы (а), гороха (б) и фасоли (в) [18]:

1 – coleoptile; 2 – mesocotyle; 3 – петля; 4 – epicotyle; 5 – hypocotyle

Неравномерный рост гипокотилия и образование петли связаны с растяжением клеток и индуцируются этиленом. Под влиянием света синтез этилена тормозится, гипокотиль распрямляется и выносит семядоли на поверхность. Семенная кожура опадает, а семядоли отделяются одна от другой и разворачиваются. После этого начинают расти листочки зародыша, а верхушечная меристема почечки образует новые листья, узлы и междоузлия. При подземном прорастании вытягивается эпикотиль и выносит почечку на поверхность почвы (рисунок 1 б).

У однодольных растений с подземным прорастанием зерновка остается в почве. После корня начинает расти coleoptile, защищающий верхушечную почку от повреждения частицами почвы (см. рисунок 1 а). Когда coleoptile достигнет поверхности почвы, его рост прекращается и начинает расти первый настоящий лист, который пробивается через щель coleoptilia, расположенную у его верхушки. У однодольных с надземным прорастанием, например, у лука, после появления корешка начинает быстро вытягиваться средняя часть, семядоли, которая образует петлю, выходящую на поверхность почвы. Затем эта петля разворачивается и выносит почку из почвы.

Такая последовательность роста органов зародыша выработалась в процессе эволюции. Она позволяет зародышу прикрепиться к почве и получать из нее воду [27].

Для роста необходимо непрерывное снабжение зародыша водой и питательными веществами. В процессе роста проросток переходит постепенно с гетеротрофного на мезотрофное питание, а потом – на автотрофное. Пока зародыш находится в почве, он питается запасными веществами, находящимися в эндосперме, перисперме или семядолях, т. е. гетеротрофно. Как только появляются первые зеленые листья, начинается фотосинтез, и проросток может сам синтезировать часть необходимых веществ. Однако крупные мясистые семядоли продолжают снабжать его питательными

веществами до тех пор, пока их запас не будет израсходован и семядоли не отомрут и не опадут. Это период мезотрофного питания. У некоторых растений семядоли, появляясь над поверхностью почвы, зеленеют и превращаются из запасяющих органов в фотосинтезирующие. Это связано с развитием в них хлоропластов и с превращением глиоксисом в пероксисомы, участвующие в гликолатном цикле фотосинтеза.

На свету в листьях проростка из пропластид развиваются хлоропласты и начинается образование ферментов, участвующих в фотосинтезе. Небольшое количество ключевого фермента  $C_3$ -цикла – рибулозо-дифосфат-карбоксилазы – присутствует в проростках еще до начала зеленения листьев, однако на свету начинается его новообразование. Для начала фотосинтеза необходим еще и акцептор  $CO_2$  – рибулозо-1,5-дифосфат. Он образуется как промежуточный продукт пентозофосфатного окислительного пути дыхания. Еще до прорастания в зародыше присутствует главный в этом типе дыхания фермент – глюкозофосфатдегидрогеназа. Когда начинается цикл Кальвина, активность этого фермента падает [11].

#### *Клеточные основы прорастания*

Известно, что семена могут содержать зародыши разной степени сформированности, поэтому необходимо рассмотреть общую характеристику прорастания. Сам рост зародыша, т.е. увеличение его размеров в длину начинается несколько раньше видимого процесса проклевывания. Проклевывание осуществляется начавшим расти, зародышем, в результате его проталкивания через размягченный эндосперм и перисперм, а затем набухшую кожуру у некоторых растений. У семян без эндосперма или с редуцированным эндоспермом, или с эндоспермом, расположенным сбоку от зародыша (злаки), проклевывания корешка происходит только через семенные покровы, которые представляют собой семенную оболочку, сросшуюся с остатками тканей, питающих зародыш.

У однодольных растений можно описать подземное прорастание на примере злаков. Оно начинается с роста коморизы и проклевывания главного корня, затем начинает расти колеоптиль и мезокотиль, потом растет первый лист внутри колеоптиля и выходит наружу. И лишь последними начинает расти апекс корня эпикотиль злаков в первые междоузлия стебля, которые укороченными и не яв-

ляются выносятся на поверхность [9]. Скорость роста определяется количеством делящихся и растягивающихся клеток и скоростями деления и растяжения.

Поскольку рост является результирующим этих двух процессов, клеточный подход оценивает вклад каждого из них. Прорастание начинается с «запуска» роста на корневом полюсе зародыша; рост корня начинается раньше роста стебля; формирование корня и ускорение его роста закладывают основу дальнейшего успешного формирования проростка. Рост корня начинается с растяжения клеток; деление клеток может начаться одновременно или позднее зародышевого корешка.

Последующий ход событий заключается, во-первых, в формировании полноценных зон роста (меристемы и растяжения), во-вторых, в интенсификации деления и растяжения до скоростей, присущих корню молодого проростка. Первыми начинают растягиваться базальные клетки меристемы зародышевого корня, осуществляя тем самым рост корня в длину. Проклюнувшийся за счет роста гипокотыля корень имеет в длину 1,5 мм и содержит 103-105 клеток в 1 ряду коры.

По мере ускорения роста корня происходят следующие изменения:

1. В процессе деления клеток: в результате перехода к растяжению большей части меристематических клеток зародыша меристема, расположенная в самом апексе корня, имеет небольшие размеры. Деление клеток в ней постоянно интенсифицируется. Однако вначале часть образовавшихся клеток остается в меристеме, в результате чего ее размер возрастает. К 4-5 суткам меристема полностью сформирована.

2. В процессе растяжения клеток: меристематические клетки зародышевого корешка переходят к растяжению, формируя зону растяжения, сначала состоящую из мало растянувшихся клеток. В последующие дни интенсивность растяжения возрастает и клетки увеличиваются во время пребывания в этой зоне до все больших размеров, соответственно возрастает длина зоны растяжения. На 4-5 сутки число клеток в зоне растяжения, ее размер и длина закончивших растяжение клеток стабилизируется, достигнув величин, присущих интенсивно растущим корням.

3. В завершении роста клетками: первые взрослые клетки появляются через сутки, их очень мало, и они короткие, т. е. удлиняясь по сравнению с меристематическими всего в 3 раза. Число взрослых клеток постепенно увеличивается, и их размер стабилизируется к 4-5 суткам. Формирование зональной структуры является обязательным и очень важным процессом для обеспечения последующего интенсивного роста органа. Ускорение деления и растяжения клеток само по себе не может обеспечить высокую скорость роста, необходимую для осевого органа, так как без зональной структуры не будет необходимой координации между образованием клеток и их растяжением вдоль оси органа. Зональная структура обеспечивает длительный направленный рост с высокой скоростью. В ходе прорастания в самой меристеме корня также возникает пространственная организация, а именно в самом апексе выявляется покоящийся центр. Он состоит из малодифференцированных редко делящихся клеток, представляет собой запас инициальных клеток и является потенциальным регулятором числа клеток в меристеме. В начальные периоды, пока скорость роста корня возрастает, покоящийся центр имеет большие размеры, а при переходе к быстрому росту с постоянной скоростью размеры покоящегося центра становятся меньше. Следовательно, ко времени, когда корень начинает расти с большой скоростью, в нем уже сложились зоны роста, их деятельность скоординирована; процессы деления, перехода к растяжению происходит очень интенсивно, завершено формирование покоящегося центра. Таковы основные черты становления типа роста взрослого корня. Они могут зависеть от степени сформированности зародышевого корня, достигаемой во время позднего эмбриогенеза и завершённый у многих растений в течение предпосевной обработки и стратификации [18].

#### *Обмен веществ прорастающих семян*

Прорастающие семена поглощают только воду и кислород, а все остальные элементы питания мобилизуются между его частями. В этом перераспределении наиболее заметную роль играет передвижение метаболитов из тканей, влияющих запасные отложения (специализированные запасные ткани и органы: семядоли,

эндосперм и периспории у двудольных; у злаков – эндосперм, алейроновый слой и щиток), в растущих (осевых) органах проростков.

Знания о процессах мобилизации резервов семян складываются из фактов, полученных при исследовании:

1. Баланса элементов питания и их различных форм в семени и его органах, взаимопревращений этих форм и перераспределения элементов питания между запасными тканями и осевыми органами проростков по мере их роста.

2. Химических процессов мобилизации и судьбы специализированных резервных веществ в органах запаса.

3. Ферментативных систем мобилизации резервов: их локализации и специфики, времени синтеза ферментов и связи их активности с динамикой процесса мобилизации соответствующих запасных соединений.

4. Гистологической картины мобилизации резервов на уровне световой микроскопии, позволяющей выявить топографию процесса и определить роль различных тканей в распаде запасных отложений и перемещении метаболитов в осевые органы.

5. Электронно-микроскопической картины развертывания мобилизации: новообразования мембран ЭПР и аппарата Гольджи, синтеза гидролаз и их переноса в виде секреторирующих пузырьков к «запасным органеллам» (белковым телам, аминопластам, сферосомам) и последующих этапах лизиса этих органелл, за которым следует их полное разрушение, либо превращение в автолитические органоиды (лизосомы) и слияние в центральную вакуоль, новообразование и дифференцировки органоидов, участвующих во вторичных превращениях продуктов мобилизации резервных веществ (глиоксисом).

6. Регуляции процесса мобилизации в семядолях и эндосперме гормонами, которые образуются в осевых органах проростка или присутствуют в самих запасных органах.

7. Регуляторных роли растущих осевых органов как стока для метаболитов, высвобождающихся при мобилизации запасных отложений в семядолях и эндосперме [9].

Для удобства рассмотрения обмен веществ прорастающих семян можно условно разделить на 3 большие группы процессов:

1. Синтез биополимеров (нуклеиновых кислот, белков, липидов, мембранных компонентов клеточной стенки) в растущих органах зародыша и в запасующих тканях и органах.

2. Энергодающие процессы и синтез низкомолекулярных предшественников биополимеров, т.е. процессы, тесно связанные с дыханием клеток и обеспечивающие выполнение таких важнейших физиологических функций, как рост (в том числе биополимеров), мобилизация запасов семени и транспорт воды и пластических веществ.

3. Специализированный обмен веществ, наиболее существенными частями которого при прорастании является мобилизация запасных отложений сначала в растущих органах зародыша, а затем и в специализированных вместилищах резервов – запасующих тканях и органах и первые превращения продуктов этой мобилизации непосредственно на месте или в прилегающих органах растущего проростка.

Однако анатомо-морфологические особенности семян, характер запасных отложений, приспособление семян к определенным условиям прорастания – все это влияет на сроки прохождения последовательных этапов прорастания, определяет одних метаболических процессов над другими, интенсивность и направленность обмена веществ на последовательных этапах прорастания и развития проростка – одним словом, маскирует наиболее общие черты метаболизма и создает кажущуюся специфику обмена веществ при прорастании различных семян [9].

Вот почему так трудно сопоставить наблюдения исследователей, работающих с разными объектами и проводящих свои эксперименты в неодинаковых условиях.

При прорастании семян происходит следующие основные физиологические процессы:

- 1) набухание,
- 2) дезаминирование аминокислот в осевых органах,

- 3) передвижение продуктов дезаминирования в фонд дыхания,
- 4) восстановление  $NADP^+$  в гликолитическом и гексозомонофосфатном пути превращения глюкозы,
- 5) окисление  $NADPH+H$  при участии нитратредуктазы с образованием АТР,
- 6) индуцированная ауксином ассимиляция промежуточных продуктов в процессе клеточного растяжения,
- 7) индуцированный гиббереллином гидролиз запасных полимеров,
- 8) передвижение продуктов гидролиза в осевые органы и вызванный этим переход к аэробному обмену веществ,
- 9) увеличение активности цикла трикарбоновых кислот,
- 10) усиление транскрипции ДНК в осевых органах,
- 11) новообразование белка в осевых органах,
- 12) репликация ДНК и деление клеток,
- 13) усиление дыхания и синтеза белка в растущих органах проростка [41].

Исходя из основных метаболических процессов, нужно рассмотреть потребление растворимых азотсодержащих веществ. Известно, что семена, находящиеся в состоянии покоя, при наличии влаги, набухают. Первой их реакцией на проникновение воды через оболочку является активация обмена веществ. Практически все органы и ткани семени содержат помимо белков, жиров и полисахаридов, соединения низкомолекулярной природы, такие как сахара и аминокислоты. Именно они и составляют I фонд, на основе которого происходит начальная фаза общего обмена веществ [14].

В одном грамме семян озимой пшеницы на 2,6 мг белкового азота приходится 1 мг небелкового азота, из которого азот свободных аминокислот составляет 0,1-0,2 мг, что свидетельствуют о легкой мобилизации I фонда аминокислот в семенах. Через 2 часа с момента набухания семян происходило выделение аминокислот в среду. Максимум выделения падал на первые 4 часа, затем начиналось снижение выделения и его прекращение наступало после 20 часов. Это свидетельствовало об исчерпании запасов аминокислот I фонда, представленного главным



образом аспарагином ГАМК и аланином. В период от 40 до 65 часов в растворе, где находились семена, появились лизин и гистидин, которых не было в I фонде, что указывает на начало интенсивного распада белков и на формирование в семени II фонда аминокислот [14].

Выделенные аминокислоты к 90 часам прорастания было значительно меньше, чем в первые часы. Это указывает на усиленное потребление аминокислот, освободившихся при распаде запасных белков в обмене веществ развивающихся зародышей. Впервые минуты набухания семян аминокислоты I фонда утилизируются главным образом в процессе дыхания для выработки АТФ, участвующей затем в разнообразных метаболических процессах. Такую направленность обменных процессов можно обнаружить не только в развивающихся зародышах, но и в запасных тканях семядолей, эндоспермов, щитков и т.д.

С.Ф. Измайлов [14] так же указывает на то, что в зависимости от типа основных запасов веществ у семян различных видов растений в различных органах интенсивность дыхания можно значительно колебаться. В разных частях одного семени наблюдается аналогичное явление.

Согласно данным того же автора после исчерпывания запасов I фонда аминокислот, сахаров и органических кислот (обычно спустя 10-20 часов) в интенсивности дыхания наступает лаг-период. Последующее усиления дыхания чаще всего совпадает с началом гидролиза белков, полисахаридов или жиров. Продукты их гидролиза обеспечивают процессы растяжения и деление клеток в осевых органах и чаще всего к 36-48 часам начинается усиленное передвижение веществ из запасных тканей в зародыш. Потребность зародыша в азоте проявляется гораздо раньше, чем потребность в других элементах. Благодаря этому в первые 36 часов прирост в норме зародышах злаков, как правило, опережает прирост в них общего сухого вещества за счет притока субстратов питания из эндоспермов прорастающих семян. Гидролиз белка осуществляется группой протеаз и пептидаз (эндо- карбокси- и аминопептидазы). Утилизация белков при прорастании семян проходит обычно в несколько этапов. Сначала происходит их мобилизация, которая сопровождается конформационной перестройкой для осуществления гидроли-

за полипептидных цепей. Вследствие этого меняются также свойства белков, как растворимость. Затем начинается непосредственный распад белков до первичных пептидов и составляющих их аминокислот. Последние передвигаются к местам синтеза вновь образующихся белков, которые происходят наиболее интенсивно в растущих осях развивающихся растений.

Распад белков в запасающих органах и в зародыше семени происходит на фоне глубоких внутриклеточных структурных изменений. Сначала довольно интенсивно формируется мембрана ЭПР, из которого образуется мелкие вакуоли. Именно они становятся главнымместищем белковых продуктов и ферментов, обеспечивающих их гидролиз. Затем из мелких цистерн и вакуолей формируется одна центральная вакуоль, которая, выполнив гидролитическую функцию, разрушается. С этого момента в клетке отчетливо можно наблюдать усиление процесса биогенеза митохондрий, пластид, что свидетельствует о переключении метаболизма с катаболических путей на анаболические. Запасные вещества распределены в органах и тканях семян неравномерно. В зерне пшеницы, например, больше всего белка содержится в зародыше. Содержание его гораздо ниже в алейроновом слое и эндосперме. А распределение белков в эндосперме, который составляет основную массу зерна, неравномерно. Его количество уменьшается от периферических слоев к внутренним. В зародыше, в свою очередь, отсутствует крахмал, но здесь много легкоусвояемой сахарозы, жиров, минеральных веществ, а также витаминов. Таким образом, зародыш имеет значительный запас питательных веществ, которые на первых этапах прорастания семени способны обеспечить их рост без связи с другими органами [18].

Первичными зонами распада запасных белков в прорастающих семенах чаще всего являются ткани самих зародышей или ткани запасающих органов, непосредственно примыкающим к зародышам. Процесс распада белков в различных частях семени протекает неодинаково. Например, в прорастающих семенах ячменя, запасные белки активно гидролизуются в трех зонах: алейроновом слое (около 30 % запасных белков), крахмалистом эндосперме (около 60 % белков); щитке.

Крахмалистый эндосперм благодаря активному гидролизу в нем белков, напоминает гигантскую вторичную лизосому. Кислотное значение pH внутреннего содержимого крахмалистого эндосперма (pH 4,9-5,1) поддержанное притоком сюда органических кислот, особенно яблочной, из клеток прилегающего алейронового слоя, способствует развитию высокой активности кислых протеиназ и карбоксипептидаз. Клетки алейронового слоя содержат полный набор гидролаз. Здесь гидролиз белков идет в две стадии, которые последовательно распределены между эндоспермом и щитком. Структурами семени, где также активно идет гидролиз белков являются сами белковые тела, которые служат основным местом запасания белков и некоторых минеральных веществ в клетке [14].

Разнообразные белки семян при их прорастании используются в обменных процессах не одновременно. У семян пшеницы, например, наибольшие изменения происходят во фракции проламинов и глютелинов в течение 12-60 часов.

## 1.2. Защитные приспособления растений к неблагоприятным факторам среды

Способность к защите от действия неблагоприятных абиотических и биотических факторов среды – обязательное свойство любого организма. Поскольку повреждающих и уничтожающих факторов множество, возникшие способы защиты от них, оказались разными от метаболических механизмов до морфологических приспособлений. Выживание и расселение по новым экологическим нишам определялись способностью организмов приспосабливаться к необычным условиям среды. Приспособление растительных организмов к конкретным условиям существования может достигаться за счет физиологических механизмов – физиологических адаптации [28].

Факторы, способные вызвать стресс у растительных организмов можно подразделить на три основные группы: 1) физические: недостаточная или избыточная влажность, высокие или низкие температуры, радиоактивное или ультрафиолетовое излучение и др.; 2) химические: соли, газы, ксенобиотики и др.; 3) биологические: аллелпатические взаимодействия в ценозе, влияние животных,

возбудителей болезней и др.

Действие одного и того же фактора с одним и тем же уровнем интенсивности может вызвать или не вызвать стресс у растения в зависимости от его сопротивляемости, которая может быть повышена путем предварительной обработки как семян, так и проростков.

Самые разнообразные неблагоприятные факторы могут действовать длительное время или оказывают сравнительно кратковременное, но сильное влияние. В первом случае, как правило, в большей степени проявляются специфические механизмы устойчивости, во втором – неспецифические [4].

#### *Пониженные температуры как стресс-фактор*

В полевых условиях менее всего поддаются регулированию физические факторы, ведущими из которых являются свет и температура. Причем, именно температура, как правило, северные и южные границы ареалов и зональную структуру растительного покрова.

По отношению к температурному фактору принято делить растения на холодоустойчивые и теплолюбивые. Наше внимание будет сосредоточено на первой группе растений. Холодостойкими называют растения, способные выдерживать низкие положительные температуры. Температурные диапазоны жизнедеятельности растений в пределах указанных групп сильно различаются, а значения крайних (летальных) температур могут заметно варьировать в ходе онтогенеза и под влиянием условий внешней среды. Помимо летальных температур, некоторые исследователи выделяют зону температурного оптимума, в которой биологические процессы протекают с наибольшей скоростью. Вообще различают 3 кардинальные температурные точки [41, 43]:

- минимальная температура, при которой рост только начинается,
- оптимальная температура – наиболее благоприятна для ростовых процессов,
- максимальная, при которой рост прекращается.

В последние годы было установлено, что весь интервал действующих в природе температур на активно вегетирующие растения делится на 5 зон: фоновую, две закаливающие и две повреждающие.

Знание границ температурных зон, которые специфичны для вида сорта необходимо для обеспечения более корректного анализа многих показателей при изучении эффектов температуры на те или иные биологические процессы.

Для того чтобы судить о влиянии температуры на растения, необходим показатель, позволяющий оценивать этот эффект, как с качественной, так и с количественной стороны. В частности, используют такие биологические показатели как прирост органической массы, изменения интенсивности газообменных процессов, терморезистентность, оценка последних из которых требует быстрых и надежных методов. Большинство используемых в настоящее время методов ее оценки основано на регистрации различных показателей после воздействия на растения или на их части экстремальных температур в естественных и искусственных условиях.

Наиболее точными и объективными критериями признаны [11] степень повреждения растений; выживаемость и способность их к отрастанию в последствии фактора; температура, вызывающая 50 %-ную гибель клеток или растений. Некоторые исследователи рекомендуют оценивать терморезистентность на прорастающих семенах, используя в качестве критерия устойчивости всхожесть и энергию прорастания при неблагоприятных температурах, а также выживаемость проростков после их охлаждения, промораживания или нагрева. Для получения результатов требуется от 10 до 14 дней.

Воздействие на растения и семена холодом является типичным стрессовым фактором. Поэтому необходимо рассмотреть зависимость холодостойкости от возраста и фазы развития растений.

Большинство исследователей отмечают более высокую холодостойкость молодых растений. Кроме того, обычно молодые верхние листья устойчивее нижних, более старых, а более молодые ткани устойчивее, чем более старые ткани того же листа.

Интересен факт, отмеченный И.И. Тумановым [38], что ряд культурных растений отличающихся значительной холодостойкостью, чувствительны к охлаждению в раннем возрасте. При этом непродолжительное охлаждение может быть даже благоприятным, а более длительное и глубокое – вызывает видимые повреждения и снижает урожай.

Многие авторы связывают повышение чувствительности к холоду с переходом растений к генеративному этапу. А.Н. Григорьева [41], например, показала, что снижение температуры почвы до 2-3 °С особенно неблагоприятно сказывается на развитии растений ячменя в период до начала дифференциации точки роста и образования зачатков колосков. Г.В. Новицкая и Т.И. Трунова [26] установили, что у кукурузы, выращенной на холодной почве (8-10 °С), в ранние фазы развития задерживалось накопление сухого вещества, углеводов, аскорбиновой кислоты, повышалось содержание хлорофилла и окислительная способность. А перед цветением на холодной почве растения отличались возрастанием содержания сухого вещества, углеводов и аскорбиновой кислоты, и резким понижением хлорофилла и окислительной активности. Устойчивость растений и их органов к холоду действительно зависит от фазы развития и возраста растения. После одинакового охлаждения более молодые растения теплолюбивого сорта смогут адаптироваться быстрее, меньше пострадать, чем растения несколько более холодостойкого сорта, но находившиеся в момент опыта в более поздней фазы, т.е. более старые. По-видимому, сравнительные определения холодостойкости следовало бы проводить в период наибольшей устойчивости, возможной в обычных условиях произрастания.

#### *Влияние пониженных температур на физиологические процессы*

Такие процессы, как фотосинтез и дыхание, являются наиболее важными в жизни растений. Поэтому необходимо рассмотреть влияние пониженных температур на эти процессы.

В конце прошлого века уже были установлены некоторые основные закономерности влияния на фотосинтез экологических факторов, в частности, температуры. А. Юарт, например, изучал влияние температуры и света на фотосинтез

водорослей, мхов, лишайников и высших растений. Пользуясь бактериальным методом Энгельмана или эволюционно-диа-метрическим методом газового анализа, он установил закономерные изменения фотосинтеза и общей жизнеспособности растений после охлаждения разной продолжительности [38].

У тропических растений фотосинтез прекращается при  $+5^{\circ}\text{C}$  и восстанавливается лишь через сутки пребывания растений в тепле ( $+20^{\circ}\text{C}$ ). Холодостойкие растения даже после более сильного охлаждения сохраняют способность к фотосинтезу. Так, например, листья кормовых бобов и подсолнечника, находившихся 3 дня при температуре от  $-1$  до  $+1^{\circ}\text{C}$ , а затем один день при температуре от  $-3$  до  $-5^{\circ}\text{C}$ , через 1-2 часа после переноса в тепло полностью восстановили фотосинтез.

А. Юарт считал, что изученные им факторы влияют главным образом на пластиды и протекающие в них процессы фотосинтеза, хотя он допускал возможность изменений и под действием факторов, направленных на переработку и передвижение ассимилянтов. Влияние температуры на фотосинтез очень сложно, оно зависит от продолжительности температурного воздействия, от освещения и концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе, состоянии растений и некоторых других факторов. Поэтому температурный оптимум одного и того же растения может смещаться в зависимости от сочетаний условий среды, возраста и фазы развития растений [38].

При обычных для вида сочетаниях факторов внешней среды растениям, обитающим в умеренном или холодном климате, свойственно фотосинтезировать при пониженных температурах. Температурный оптимум для этого процесса лежит в диапазоне пониженных температур.

Принято считать, что температурный оптимум фотосинтеза растений теплового климата лежит при  $15-20^{\circ}\text{C}$ , некоторые ее представители могут фотосинтезировать при температурном минимуме, близком к  $0^{\circ}\text{C}$ .

Результаты исследований П.А. Генкеля, и С.В. Кушниренко [7] по изучению сезонных изменений фотосинтеза позволили сделать два важных вывода о закономерностях влияния температуры на газообмен растений:

1. Перенесение листьев осенью из холода в тепло вызывало усиленную трату сухого вещества, т.е. вспышку дыхания, наблюдаемую также при резком весеннем потеплении после таяния снега.

2. Сезонный ход фотосинтеза в значительной мере оказался зависимым не от прямых колебаний температуры и инсоляции, а от длительного последствия этих факторов на фотосинтетический аппарат растений, т. е. от сложной реакции организма на длительное воздействие метеорологических факторов с их характерными сезонными колебаниями.

Установлено, что интенсивность фотосинтеза хвой деревьев, определяемая при 12 °С, в течение всех сезонов года относительно мало зависит от температуры и только наступление сильных и продолжительных морозов вызывает ослабление и полное подавление фотосинтеза.

Интенсивность дыхания хвой определили при различных температурах – от –5 до +30 °С. Сначала ее выдерживали в течение 1 часа при 15-18 °С летом или в течение 8 часов при 10-12 °С. Зимой, затем в течение 1 часа при той или иной температуре опыта. Результаты опытов показали, что хвоя сосны, растущей на альпийской границе лесов и летом, и зимой дышит интенсивнее, чем в долинах. Образцы хвой, взятые в феврале, обладали меньшей интенсивностью дыхания, чем в августе у деревьев, как из долины, так и с гор при всех испытанных температурах. Особенно резкие различия между зимним и летним дыханием были обнаружены при температурах от 0 °С до +5 °С, когда интенсивность зимнего дыхания горных образцов составляет около половины интенсивности летнего дыхания, а у образцов из долины – половину интенсивности дыхания хвой горных растений.

Анализ литературных данных о влиянии температуры на фотосинтез [23; 24; 25; 28], приводят к заключению о том, что в этой области выясняются пока только самые общие закономерности, которые сводятся к следующему:

1. Воздействие крайне низкой температурой приводит к более или менее длительному снижению фотосинтеза.



2. Снижение интенсивности фотосинтеза после воздействия неблагоприятной температурой может прогрессивно увеличиваться до полной потери растением способности к фотосинтезу и, в конце концов, растение погибает.

3. Снижение может быть обратимым; восстановление скорости фотосинтеза до обычных величин после прекращения неблагоприятного воздействия происходит постепенно.

4. При длительном выдерживании растений в условиях определенной пониженной температуры может произойти увеличение стойкости фотосинтеза по отношению к той же зоне температурной шкалы и перемещение точки температурного оптимума фотосинтеза. Но способность к такой «настройке» у разных растений выражена в различной степени.

Процессы жизнедеятельности растений тесно связаны с дыханием, т. к. экзотермические реакции дыхания служат источником энергии для эндотермических реакций обмена, для образования и поддержания клеточных структур. В процессе дыхания образуются соединения, обладающие высокой метаболической активностью. Накопление энергии в виде фосфорорганических соединений с макроэргическими связями – наиболее важное и характерное свойство дыхания. Изменения в ходе процессов, составляющих дыхание, глубоко отражаются на других процессах, происходящих в растениях [7]. Изучение конкретной взаимозависимости отдельных процессов жизнедеятельности и дыхания представляет большие трудности. Д.А. Сабинин [33] писал, что «при всей очевидности этой связи дыхания с жизнью растения оказывается весьма трудным установить механизм зависимости того или иного проявления жизнедеятельности от дыхания. Это удастся сделать лишь в результате углубленного физиологического анализа дыхательного процесса и связанных с ним превращений вещества и энергии».

Растения, обладающие более высоким уровнем обмена веществ, находящиеся в состоянии активного роста и развития, при прочих равных условиях дышат интенсивнее. Вместе с тем в ряде описанных выше случаев высокая интенсивность дыхания была физиологически мало эффективной, являлась результатом неблагоприятного влияния внешней среды на растения или отражением нарушен-

ного хода процессов, составляющих дыхание, а также указывала на необратимое повреждение организма.

Возникает вопрос: Можно ли установить закономерную взаимосвязь между устойчивостью растений к пониженным температурам и интенсивностью их дыхания? Результаты изучения интенсивности дыхания у разных по холодостойкости растений при различных пониженных температурах оказались очень многозначными. Дыхание теплолюбивых растений при повреждающем понижении температуры в одних случаях ослабевает, в других – усиливается.

Многими авторами [7] усиление дыхания в ответ на охлаждение объясняется как признак лучшей приспособляемости растительного организма к неблагоприятным условиям.

В заключении следует еще раз подчеркнуть, что взятая сама по себе величина интенсивности дыхания того или иного растительного объекта не всегда может выразить степень его приспособленности или приспособляемости к данным условиям существования (в частности, к пониженным температурам) и не во всех случаях характеризует физиологическое состояние растения или «уровень обмена веществ».

#### *Значение предпосевного закаливания*

Предпосевное термическое закаливание к холоду заключается в воздействии на набухшие или наклюнувшиеся семена пониженной температурой или в смене тепла и холода. Предварительно семена намачивают в воде при комнатной температуре, чтобы они набухали и начали развиваться. Важным обстоятельством, обуславливающим возможность закаливания теплолюбивых растений, является высокая холодостойкость набухающих и наклеывающихся семян. Использование близких к 0°C температур для повышения холодостойкости растений было впервые применено русским огородником Грачевым еще в 1875 году в Петербурге. Он выдерживал проросшие семена кукурузы в снегу в течение двух недель. Повышение холодостойкости теплолюбивого растения – кукурузы, достигнутое в результате такого предпосевного воздействия, автор характеризует в следующих выражениях: проросшие семена кукурузы «продолжали совершать свой прирост»

в снегу и «привыкли» к перенесению холодной погоды, поэтому при раннем посеве растения» хорошо переносят перемены погоды: мороз, снег и холодный дождь несколько от этого не страдая» [38].

Кроме того, закаленные растения кукурузы становились скороспелыми и давали спелое зерно в условиях короткого и холодного петербургского лета. Последующее сообщение об использовании охлаждения семян для повышения урожая или холодостойкости можно встретить в работе

О.С. Жумелова [41], который выдерживал набухшие семена хлопчатника сорта 1306 Шредер в снегу несколько дней (от 2 до 10). Растения из обработанных таким образом семян в условиях полевых опытов, доли прибавки урожая хлопка на 7-14 % по сравнению с контролем.

Возможность закаливания холодом вегетирующих растений была показана в опытах Н.К. Иванова [28], наблюдавшего, что проростки огурцов, выращенные в тени, повреждались после трехдневного охлаждения. У огурцов, выращенных при более низких температурах, повреждение обнаруживалось значительно позднее. Томаты, выращенные в тепле, были затем выдержаны днем при +10 °С, а ночью – при +6 °С. В результате после 11-ти дневного охлаждения закаленные томаты совсем не были повреждены, а из числа выращенных в тепле погибло 63 %. Опыты показали, что для незакаленных теплолюбивых растений особенно опасна резкая смена тепла и холода. Закаленные растения гораздо менее чувствительны. Э. Шпрангер [38] также закаливал к холоду теплолюбивые оранжерейные растения. Повышение холодостойкости некоторых из них было достигнуто путем выдерживания их в течение 63 дней при температуре 12 °С. Для испытания холодостойкости растения помещались в холодную камеру (1-4 °С). Оказалось, что закаленные растения, пробыв 60-62 часа в холоде, оставались неповрежденными даже через 5 суток последующего пребывания в тени, а незакаленные – уже через 48 часов были повреждены.

В происходящих в процессе закаливания адаптационных изменениях в метаболизме растений важную роль играют биоэнергетические процессы – дыхание и

фотосинтез. Большой интерес представляет также выявление при этом изменений в состоянии воды в клетках растений.

К.Е. Овчаров [27] цель изучить изменения в энергетическом обмене и состоянии воды в прорастающих семенах после их предпосевого закаливания. Исследования проводились на огурцах и моркови (теплолюбивых и, соответственно, холодостойких растений) с целью установления особенной реакции растений на предпосевное закаливание семян. Семена огурцов в контроле перед посевом замачивали в воде в течение 12 часов, затем подсушивали до сыпучего состояния. В опыте семена после 12-часового замачивания в воде 3 суток выдерживали в холоде при  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ — $1\text{ }^{\circ}\text{C}$  и перед посевом подсушивали. Семена моркови в контроле замачивали в воде в течение 2-х суток, затем подсушивают. В опыте после 2-суточного намачивания в воде семена в течение 8 суток выдерживали при той же температуре. Интенсивность дыхания определяли в аппарате Варбурга при  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$  (по поглощению  $\text{O}_2$ ). Интенсивности дыхания прорастающих семян огурцов и моркови в опыте была выше, чем в контроле. Следовательно, в этих вариантах в процессе дыхания выделилось большое количество энергии.

Определение энергетического баланса при дыхании растений, т.е. соотношение между количеством энергии, освободившейся в процессе дыхания и суммарной убылью энергии путем теплоотдачи в окружающую среду ( $Q$ ) показало, что у опытных растений уменьшается доля от энергии дыхания. Значительное повышение величины энергии дыхания над  $Q$  свидетельствует об улучшении энергетического баланса растений, о возможном увеличении энергетической эффективности дыхания, и, следовательно, о более полном использовании энергии биологической системы на энергетические нужды клетки. Этим, по – видимому, и определяется увеличение устойчивости проростков и растений опыта к действию неблагоприятных факторов – пониженной, температуре, недостатку влаги.

Известно, что в прорастающих семенах происходят существенные изменения в состоянии внутриклеточной воды. В семенах огурцов при закаливании общее содержание воды не изменилось. В семенах моркови наблюдалось более резкое сокращение. Оно может быть обусловлено, как увеличением проницаемости

плазмалеммы и оболочек клеток, так и некоторое понижение оводненности клеток.

Повышение проницаемости клеточных мембран при закаливании семян может способствовать лучшему и более общему прорастанию семян. В лабораторных опытах, где растения проращивались при +18 °С —+20 °С предпосевное закаливание заметно повышало энергию прорастания и всхожесть семян огурцов и моркови.

В полевых опытах в среднем за 4 года исследований при закаливании семян полевая всхожесть огурцов была выше по сравнению с посевом сухих семян и замоченных в воде. В отличие от огурцов, в полевых опытах с холодостойкой культурой – морковью. Во все годы исследований предпосевное закаливание повышает полевую всхожесть семян.

Таким образом, предпосевное термическое закаливание семян способствует улучшению энергетического баланса прорастающих семян, более полному использованию энергии клетками семян в процессе прорастания, повышению водопроницаемости клеточных мембран, усилению процесса поглощения воды семенами и повышению их всхожести.

В.В. Таланова с сотрудниками [34] подвергали холодовой закалке (1-5 суток при 20 °С) проростки пшеницы, а затем на 1 сутки помещали в раствор хлорида натрия. После этого корни отмывали от соли и переносили на питательный раствор. Через 5 суток оценивали реакцию проростков на последовательное действие закали и хлоридного засоления.

С помощью холодовой предварительной обработки (2 °С) в течение 1-3 суток значительно снизило повреждающее действие засоления. А увеличение экспозиции проростков при 2 °С (до 4-5 суток) снижал ее защитный эффект.

Данные согласуются с представлениями и том, что ответ растительного организма на любое экстремальное воздействие включает в себя, как специфические, так и общие, неспецифические реакции [28; 31; 36].

Обнаруженная возможность повышения устойчивости растений к действию одного фактора с помощью другого (низкая закаливающая температура) подтвер-

ждается рядом исследователей. У некоторых видов растений холодовая закалка способствует повышению устойчивости к высокой температуре.

В.В. Полевой [28] указывает на то, что холодостойкость теплолюбивых сельскохозяйственных растений можно повысить предпосевным закаливанием семян. Для этого их в течение нескольких суток выдерживают в чередующихся (через 12 часов) условиях низких положительных температур (+1 °С – +5 °С) и более высоких температур (+10 °С – +20 °С). Так же он отмечает, что холодостойкость растений можно повысить путем замачивания семян в 0,25 %-ных растворах микроэлементов или нитрата аммония (20 часов).

Хорошие результаты получены при сочетании закаливания семян культурных растений с закаливанием выращенной из них рассады. Для получения холодостойкой рассады овощей перед высадкой ее из парников в открытый грунт постепенно изменяли температурный режим в парниках на все более и более холодный. Таким образом, рассаду «воспитывают», «приучают» к холоду добиваясь повышения холодостойкости.

Исследования показали, что закаленные растения при пониженных температурах имеют более низкую вязкость протоплазмы и – главное – вязкость протоплазмы медленнее повышается в условиях нарастания повреждающего действия понижающих температур. Это позволяет закаленным растениям дольше сохранять нормальный ход физиологических процессов. Нарушение физиологических функций и обмена веществ у них не происходит или они обратимы.

Закаливание холодом изучается сейчас довольно широко как в целях разработки этого метода для сельского хозяйства и для научного исследования.

#### *Влияние ультрафиолетовой радиации на растения*

Растения и другие фототрофные организмы являются первым и определяющим звеном в цепи биологической трансформации солнечной энергии, детерминирующим существование практически всех современных экосистем на Земле. Установлено, что около 90 % общей ультрафиолетовой радиации, падающей на поверхность листьев, проникает в мезофильные ткани растений и лишь 10 % расходуется на отражение, полное проникновение и рассеивание. Ультрафиолетовая

радиация представляет собой мощный фактор воздействия на живые организмы. В последнее время внимание исследователей сосредоточена на изучении УФР на растительных организмах, так как в отличие от других организмов, они значительную часть времени своего развития проводят, подвергаясь воздействию длинноволновой ( $\lambda > 300$  нм), а зачастую и средневолновой УФР (286-300 нм). Поэтому интерес к воздействию ультрафиолета на растения обоснован, если учесть, что в растениях находится большое число соединений, сильно поглощающих ультрафиолетовые лучи, а наименьшая зарегистрированная длина волны ультрафиолетовых лучей, достигающих поверхности Земли составляет 283 нм.

По физиологическому воздействию на живые организмы ультрафиолетовая часть спектра подразделяют на три области:

- область «А» (400-320 нм) обычно не вызывает повреждение растений;
- область «В» (320-280 нм) – угнетение роста, снижение продуктивности растений;
- область «С» (280-200 нм).

Коротковолновое ультрафиолетовое облучение в области «С» обладает сильным летальным эффектом и инициирует преимущественно ядерные мутации [30] основной причиной появления которых является образование циклобутилпиримидиновых димеров между соседними пиримидинами на той же самой нити ДНК. Эти повреждения могут препарироваться ферментами фотореактивации (фотоллазами) с молекулярной массой 40-53 кД. Максимальная активность фотореактивируемых ферментов появляется на свету в области 350-520 нм с максимумом  $\approx 400$  нм, там же, где расположены основные максимумы поглощения каротиноидов. Каротиноиды могут играть роль в фотоустойчивости клеток растений.

Несмотря на то, что в состоянии солнечной радиации, достигаемой поверхности Земли на равнинах, коротковолновая часть области «В» и области «С» практически отсутствует, тем не менее, их высокая доля в районах высокогорий, а также увеличение числа «озоновых дыр» и загрязнение атмосферы постоянно увеличивает долю УФ лучей, делают актуальными исследования их действия на организмы. Кроме того, механизм устойчивости клеток растений, как правило,

является универсальным, поэтому закономерности, установленных в конкретных исследованиях по действию одного из факторов, могут иметь большое биологическое значение [19].

Трудно охарактеризовать однозначно действие ультрафиолета на рост и развитие растений, насколько оно многообразно в зависимости от дозы и времени поглощения ультрафиолетового излучения, а также от состояния и вида растения. И если при УФ-С при облучении растений обычно действует как фактор летальный или ингибирующий по отношению к росту последних, то предпосевная обработка семян этим излучением может привести к противоположному эффекту, т. е. усилению ростовых функций. В 60 % случаев УФ-В подавляет развитие листовой пластинки.

Ультрафиолетовая радиация, воздействующая на растение, вызывает изменения в его гормонально-ингибиторном балансе; усиление активности окислительно-восстановительных ферментов.

*Влияние ультрафиолетовой радиации на содержание фотосинтетических пигментов*

Фотосинтез является основным жизненным процессом. В настоящее время известно, что процесс этот весьма лабилен. В результате адаптации ассимиляционной деятельности растений к условиям среды достигается интенсивность продукционных процессов и уровень биологической продуктивности, необходимой для стабильного существования экосистемы в целом. В литературе имеются данные о том, что при уменьшении содержания озона на 5 % и соответствующим увеличением доли УФ-В суммарная скорость фотосинтеза снизится на 15 %. Кроме того, в работах В.О. Юрина [42] показано, что 25 %-ное истощение озонового слоя приведет к снижению урожайности таких сельскохозяйственных культур как ячмень, соя и кормовая свекла на 10, 20 и 30 % соответственно. Изменяются при этом и структурно-функциональные параметры почвенного микробиоценоза, что может привести к снижению плодородия почв и как следствие снижению продуктивности растений и агроценоза в целом.



В этой связи не мало важным является рассмотрение вопроса об устойчивости фотосинтетических пигментов к возрастающему действию ультрафиолетовой радиации. Наиболее выразительной характеристикой адаптации фотосинтетического аппарата растений солнечным лучам является содержание пигментов в листьях. При больших дозах коротковолнового УФР происходит прямое разрушение пигментов [12; 13].

Выделяют 4 типа устойчивости хлорофилла к действию УФР:

- стабильный (3 % разрушения),
- чувствительный (12 %),
- сильно чувствительный (30 %),
- крайне чувствительный (больше 30 %).

Первые результаты исследований по выявлению действия ультрафиолетовой радиации на пигменты свидетельствует об очень сильной их устойчивости в пластидах.

Однако последние работы, в которых изучалась флуоресценция хлорофилла в пластидах, при ультрафиолетовом излучении выявлена высокая чувствительность молекулы хлорофилла к ультрафиолетовому действию.

Ультрафиолетовый спектр поглощения хлорофиллов *a* и *b* остается значительным вплоть до 200 нм.

В спектре поглощения хлорофилла *a* можно различать 325 и 375 нм. В более коротковолновой области (менее 260 нм) оба компонента хлорофилла имеют максимумы поглощения у 250 нм. Спектры поглощения каротиноидов характеризуется двумя полосами в фиолетово-синей и синей областях (400-500 нм). Таким образом, каротиноиды поглощают слабо УФ лучи с длиной волны менее 350 нм в разрушении хлорофилла, т.е. в ультрафиолетовой части спектра [15].

Причем, и для зеленых водорослей и для высших растений решающее значение имеют условия культивирования растений. Данные И.А. Терехова, А.П. Дуброва [12] свидетельствуют о том, что из фотосинтетических пигментов хлорофилл *b* и ксантофиллы разрушаются меньше, чем хлорофилл *a* и каротиноиды. При коротковолновом ультрафиолетовом облучении главной причиной разруше-

ния является повреждение, каких – то главных звеньев, пигментообразования, а также прямое повреждение нуклеиновых кислот, хлоропластов и ультраструктуры пластид.

Известно, что каротиноиды, в частности  $\beta$ -каротин, является наиболее распространенным метаболитом живых организмов, участвующих в защите клеток от воздействия неблагоприятных факторов окружающей среды. Свидетельством этого являются данные об увеличении количества этого пигмента при экстренных воздействиях – ультрафиолетовом и рентгеновском облучениях, гипоксии и др. [12; 13].

Каротиноиды растений локализуются преимущественно в мембранах хлоропластов, где выполняют две важнейшие функции: светособирающую и светозащитную. Поглощая свет в сине-зеленой области (300-500 нм), где хлорофиллы поглощают мало, они являются дополнительными сборщиками световой энергии [19].

Коротковолновое ультрафиолетовое облучение в области «С» обладает сильным летальным эффектом и инициирует преимущественно ядерные мутации [30], основной причиной появления которых является образование циклобутилпиримидиновых димеров между соседними пиримидинами на той же самой нити ДНК. Эти повреждения могут препарироваться ферментами фотореактивации (фотоглазами) с молекулярной массой 40-53 кД. Максимальная активность фотореактивируемых ферментов появляется на свету в области 350–520 нм с максимумом  $\approx 400$  нм, там же, где расположены основные максимумы поглощения каротиноидов. Каротиноиды могут играть роль в фотоустойчивости клеток растений.

Несмотря на то, что в состоянии солнечной радиации, достигаемой поверхности Земли на равнинах, коротковолновая часть области «В» и области «С» практически отсутствует, тем не менее, их высокая доля в районах высокогорий, а также увеличение числа «озоновых дыр» и загрязнение атмосферы постоянно увеличивает долю УФ лучей, делают актуальными исследования их действия на организмы. Кроме того, механизм устойчивости клеток растений, как правило, является

универсальным, поэтому закономерности, установленных в конкретных исследованиях по действию одного из факторов, могут иметь большое биологическое значение [19].

Однако следует учитывать, что широкие различия к разрушению связаны с особенностями физиологического состояния листьев растений.

Это подтверждается данными, согласно которым в хлоропластах находится стабильное вещество, фотохимическое изменение которого, окисление или разрушение, определяет тип реакции растения. Ни теория экрана (роль эпидермиса), ни защитная роль каротиноидов или концентрационная теория (роль концентрации хлорофилла) не является достаточными для объяснения имеющихся типов реакции, если не признать ведущей роли физиолого-биохимических особенностей исследованных растений.

Не отрицая роли морфологических структур листа в устойчивости пигментных систем, следовательно, имеется в виду, что эпидермис листов растений и оболочки семян в достаточной мере проницаемы для средне и длинноволнового ультрафиолетового излучения [12; 13].

УФ радиация действительно вызывает увеличение количества пигментов в растениях. Это в равной мере относится к образованию пигментов как в листьях, так и в плодах различной степени зрелости. В разных работах, прямыми или косвенно связанными с изучением действия УФР на растения, отмечается появление красной окраски. Непосредственные наблюдения на листьях и плодах подтверждают это. П.А. Колесников и С.В. Зоре показали, что образование антоцианов в проростках пшеницы при УФО в течение 10 мин. Происходит только в том случае, если после УФО проростки помещаются в темноту [12].

УФ радиация (особенно УФ лучи  $\lambda=365$  нм) способствует переходу протохлорофилла в хлорофилл [8]. В тоже время даже при кратковременном воздействии и малой интенсивности УФР ( $\lambda=313, 365$  нм) стимулируется образованием протохлорофилла. Интересно отметить, что стимулирующее действие УФ лучей выявлялось в том случае, когда растения (освещенные до этого белым светом для устранения начального количества протохлорофилла) находились затем в темноте

не более 15 часов, в то время как при 45-часовом нахождении в темноте стимуляция пигментообразования не наблюдалась. В.Н. Карнаухов [15] сообщил о проведенных им опытах по влиянию дополнительного ультрафиолетового облучения на содержание каротиноидов, хлорофилла *a* и *b* в шпинате, салате, редисе, луке. Дополнительно ультрафиолетовое облучение давало положительный эффект, сказывающийся в увеличении содержания каротиноидов, хлорофилла *a* и *b*. Повышение интенсивности облучения сверхпороговых приводило к уменьшению суммарного содержания хлорофилла *a+b*, в то время как содержание каротиноидов после некоторого уменьшения остается на одном уровне, не зависимо от дальнейшего повышения радиации. Автор отмечает, что действие УФ лучей при оптимальных дозировках сказывается не сразу на накоплении пигментов в листьях: в первые дни не наблюдалось каких-либо изменений в накоплении хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов, но затем наступает уменьшение количества пигментов с последующим возрастанием, продолжающимся до конца вегетационного периода.

Основываясь на сопоставлении данных различных исследований можно прийти к выводу, что облучение растений УФР вызывает направленные изменения, способствующих сохранению пигментной системы и самих клеток, и на возникновении ряда параллельных процессов, связанных с усилением общего обмена.

*Действие защитных веществ и устойчивость растений к ультрафиолетовой радиации*

Холодостойкость растений зависит от сбалансированности ключевых звеньев метаболизма при низких температурах, особенно от характера углеводного обмена. Одной из адаптивных реакций на низкие температуры является накопление в клетке водорастворимых углеводов – сахарозы, глюкозы, фруктозы, раффинозы, фруктозанов, олигосахаридов. Повышение устойчивости к низкой температуре не связано с какой-либо одной, специфической формой водорастворимых углеводов.

Известно, что накопление в клетке водорастворимых углеводов способно повысить устойчивость растений к низким температурам за счет:

- криопротекторного действия на мембранную систему клетки;
- метаболического действия как источника энергии и предшественников при синтезе других веществ с защитным эффектом;
- осмотического действия, уменьшающего интенсивность внеклеточного льдообразования;
- резервного действия, обеспечивающего весеннее отрастание листьев.

Сахара так же оказывают непосредственное модифицирующее влияние на плазмолемму, способствуя ее вязкостной адаптации.

В ходе адаптации растений к низким температурам происходит увеличение содержания ряда стрессовых белков. В последние годы была показана важная роль этих белков в холодоустойчивости растений. Белки холодового шока (БХШ) участвуют в защите макромолекул от повреждения при обезвоживании (дегидрины), в предотвращении повреждении клеток кристаллами льда при замерзании внеклеточной воды и др. защитных механизмов. Изменение в структуре белков могут быть весьма важной частью реакции растения на гипотермию.

Низкотемпературный стресс вызывает изменение в содержании ряда белков у ржи и пшеницы. Наиболее значительные изменения среди нативных белков были отмечены А.В. Колесниченко для белков с молекулярной массой 310 кД (БХШ 310) из озимой ржи. Этот белок был выделен из проростков озимой ржи. Была определена его масса и субъединичный состав. На этот стрессовый белок была получена специфическая сыворотка. При помощи различных методов было выявлено присутствие его в митохондриях и установлено, что при низкотемпературном стрессе данный белок выполняет в растении функцию «разобщающего» белка.

В частности, Войников В.К. с сотрудниками изучали влияние белков холодового шока с молекулярной массой 310 кД на энергетическую активность растительных митохондрий. Было показано, что в системе *in vitro* БХШ 310, увеличивал недофосфорилированное дыхание митохондрий приводит к разобщению процессов окисления и фосфорелирования, при этом разобщающий эффект возрастает с увеличением его концентрации. Разобщение устраняется антителами к БХШ 310 и, по-видимому, не связан с участием свободных жирных кислот. При охлаж-

дении в их клетках действуют определенные механизмы, направленные на адаптацию к низкотемпературному фактору. Первые этапы такой адаптации в клетках озимых злаков связаны с разобщением окислительного фосфорелирования, которое может быть вызвано двумя причинами:

1) связанными с действием свободных жирных кислот, количество которых в митохондриях при гипотермии увеличиваться в результате активации фосфолипазы;

2) связанными с действием стрессовых белков.

Выделено несколько групп белков низкотемпературного стресса со специфическими функциями

1) шоперон и дигедрины защищающие макромолекулы и мембраны растительных клеток от обезвоживания при гипотермии.

2) антифризные белки, которые выделяются растительными клетками в апопласти межклеточного пространства. Они позволяют растению предотвращать образование крупных кристаллов льда при замерзании внеклеточной воды и предохраняют клетки от повреждения.

3) белки, разобщающие окислительное фосфорилирование.

Несмотря на значительное число работ, посвященных изучению стрессовых белков растений, практически все они посвящены изучению полипептидному составу вновь синтезированных при стрессе белков.

Было определено, что выдерживание теплолюбивых растений при пониженных температурах усиливает перекисное окисление липидов, индуцирующее повреждение клеточных мембран и нарушение физиологических функции. Интенсификация перекисного окисления липидов зависит от длительности и интенсивности холодового стресса и коррелирует со степенью холодового повреждения. Предполагается, что окислительный стресс является стартовым этапом развития холодового повреждения в клетках чувствительных растений. В исследованиях было выявлено, что охлаждение растений приводит к резкому увеличению продукции активированных форм кислорода (АФК), что можно рассматривать как основу для запуска цепи реакции перекисного окисления липидов.

Однако в клетке функционирует большое количество низкомолекулярных и ферментативных антиоксидантов и перехватчиков свободных радикалов, препятствующих избыточному накоплению опасных АФК.

Аскорбат-пероксидаза, локализованная в хлоропластах, митохондриях, микротельцах и цитозоле является основным ферментом утилизирующим  $H_2O_2$  у растений. При охлаждении растений кукурузы активность ферментов в их листьях резко снижается, что лимитирует ее холодоустойчивость на ранних стадиях развития.

Каталаза – антиоксидантный фермент, который способствует быстрой утилизации перекиси. При охлаждении ряда видов обнаружено резкое снижение активности каталазы. Степень холодоустойчивости ряда растений прямо коррелирует с активностью каталазы. В период последствия охлаждения у холодоустойчивых линий риса и кукурузы отмечено восстановление активности фермента, а у теплолюбивых – снижение. Это указывает на участие каталазы в защите растений от действия пониженных температур.

Изучена динамика активности пероксидазы и содержание антиоксидантов в семенах пшеницы в течении 24 часов набухания при 5 °С (I группа) и 23 °С (II группа). Процесс набухания семян сопровождался возрастанием активности фермента, которая проявлялась в своеобразной динамике и зависела от природы исследуемых частей пшеницы (зерно, надземная часть или корни).

Проявление ответной реакции на действии стрессирующих факторов в живых организмах является резкое активирование свободнорадикальных реакций в клетках в начальный период стресса. Предполагается, что ведущими в механизме термоадаптации является системы внутриклеточной регуляции, прежде всего генетическая и энзиматическая, функциональная лабильность которых обусловлена их полиморфизмами. Реакция организма на воздействие низкой температуры зависит от силы и продолжительности стрессирующего фактора. Величины адаптивных температур могут индуцировать температурнозависимую перестройку генома, приводящую к закаливанию растений, что обеспечивает реализацию максимальной возможности потенциальной устойчивости растительного организма. При по-

вреждающих температурах генетически контролируемые перестройки метаболизма затруднены, метаболические превращения выходят из под контроля генома, обратимые изменения переходят в необратимые, при этом происходят структурные и фундаментальные нарушения.

Согласно С.Н. Дроздову [11] мишенью стрессовых воздействий является клеточные мембраны, которые выступают в клетки как системы, поддерживающие градиенты между клеткой и средой и между отдельными компартментами клетки, а так же как системы, преобразующие энергию необходимую для поддержания стационарного неравновесия. Именно в следствии этого абсолютное большинство известных косвенных методов оценки устойчивости растений к абиотическим факторам, основанным на оценке либо состоянии мембранных систем клеточных органелл плазмолеммы, хлоропластов, митохондрий под влиянием как субоптимальных, так и стрессовых воздействий внешней среды либо на оценки метаболических последствий изменения состояния мембранных систем.



## ГЛАВА 2. ОРГАНИЗАЦИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Объект исследования

Объектом исследования служили семена яровой пшеницы сорта «Стрела», районированного для Челябинской области.

Сорт «Стрела» выведен на Красноуфимской селекционной станции Уральского НИИ сельского хозяйства индивидуальным отбором из сорта «Диамант», переопыленного смесью сортов мягкой яровой пшеницы. Авторы А.В. Воробьев и М.Д. Бояков. Колос безостый, красный, призматический, средней длины или крупный. Колосковые чешуи яйцевидно-овальные интенсивно красные с фиолетовым оттенком. Зерно красное, овальное с узкой неглубокой бороздкой, крепкое. Средняя масса 1000 зерен – 33-43 грамма. Соломина средней высоты. Созревает за 90-109 дней. Хлебопекарные качества выше средних и хорошие [37].

### 2.2 Методы исследования

Наклюнувшиеся семена пшеницы (через двое суток после намачивания) подвергались действию низких положительных температур (+5°C), в соответствии с выбранной схемой опыта:

- 1 вариант – контроль;
- 2 вариант – закаливание семян в течение 8 часов;
- 3 вариант – закаливание семян в течение 12 часов;
- 4 вариант – закаливание семян в течение 16 часов;
- 5 вариант – закаливание семян в течение 20 часов.

В дальнейшем семена проращивали на водной культуре до полного развертывания листовой пластинки. Из полученного растительного материала экстрагировали фотосинтетические пигменты, которые подвергались действию ультрафиолетового излучения в течение 0,5; 1,0; 2,0; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 9,0 и 10,0 минутному облучению.

В качестве источника ультрафиолетового излучения использовали бактерицидную лампу ДБ-30 с максимумом излучения 253,7 нм, длиной лампы 0,91 м,

помещенную в установку с отражателем.

Концентрацию фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрическим методом, описанным В.Ф. Гавриленко и М.С. Ладыгиной [5], с использованием спектрофотометра СФ–26.

Концентрацию фотосинтетических пигментов рассчитывали по формулам для 96 %- го раствора спирта по Холму- Ваттштейну [5, с. 134].

В качестве статистической обработки использовали дисперсионный анализ с повторениями.

Статистическая обработка полученных в ходе эксперимента данных проводилась с помощью методов первичной и вторичной статистической обработки. К первичным методам, использованным нами, относятся определение среднего арифметического значения и определение выборочной дисперсии. Вторичными методами статистической обработки являются методы сравнения выборочных средних величин, принадлежащих к двум совокупностям данных, с использованием дисперсионного анализа.

Дисперсионный анализ имеет ряд преимуществ перед методом парных сравнений по критерию Стьюдента:

1) вместо индивидуальных, средних по каждому варианту, в дисперсионном анализе используется обобщенная ошибка средних, которая опирается на большее число наблюдений и, следовательно, является более надежной базой для оценок;

2) методом дисперсионного анализа можно обрабатывать данные простых и сложных, однофакторных и многофакторных опытов;

3) дисперсионный анализ позволяет избежать громоздких вычислений при большом числе вариантов в опыте и позволяет компактно в виде существенных разностей представить итоги статистической обработки [10, с. 212].

Дисперсионный анализ невозможен в опытах без повторностей, что учитывалось при планировании эксперимента. Каждый вариант двухфакторного опыта был проведен в четырехкратной повторности.

### ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ЗАКАЛИВАНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ К УЛЬТРА- ФИОЛЕТОВОМУ ИЗЛУЧЕНИЮ IN VITRO

Анализ экспериментальных данных показывает, что обработка семян пшеницы низкой положительной температурой (+5°C) повысила концентрацию основных и дополнительных фотосинтетических пигментов во всех опытных вариантах (рисунок 2)

Наибольший эффект при анализе концентрации хлорофиллов  $a+b$  отмечается в варианте с восьмью часовой обработкой семян, что составило 129 % по отношению к контролю и в варианте и 20-ти часовой обработкой – 118,9 % к контролю. При этом следует отметить, что повышение концентрации в данных вариантах опыта вызвано разными составляющими: в первом варианте – Хл  $a$  +1,75 мг/л, Хл  $b$  +3,98 мг/л; в пятом варианте – Хл  $a$  +2,81 мг/л, Хл  $b$  +0,92 мг/л. Относительно изменений концентрации каротиноидов

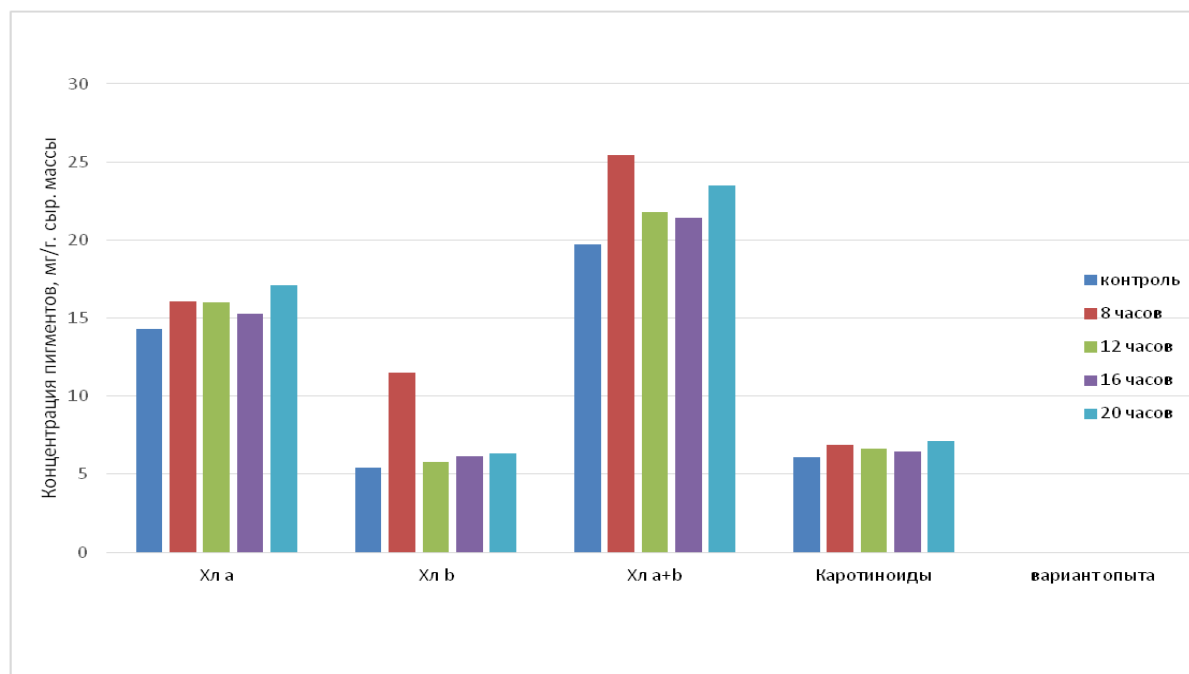


Рисунок 2 – Влияние закаливания семян пшеницы на концентрацию фотосинтетических пигментов

следует констатировать, что наибольшее повышение отмечается в тех же вариантах опыта и составило 0,78 мг/л и 1,01 мг/л соответственно.

Таким образом, предварительное закаливание семян пшеницы привело к повышению концентрации хлорофилла в первом листе, что несомненно окажет положительный эффект при переходе проростка к автотрофному питанию.

Для решения второй задачи по изучению влияния предварительного закаливания семян пшеницы на устойчивость основных и дополнительных фотосинтетических пигментов к действию УФИ *in vitro* также была проведена серия опытов. Анализируя изменение концентрации суммы хлорофиллов *a* и *b* (рисунок 3), следует отметить, что во всех опытных вариантах устойчивость данных пигментов на возрастающее действие ультрафиолетового излучения оказалась выше, чем в контрольной группе на протяжении всего эксперимента – от 0,5 до 10 минут.

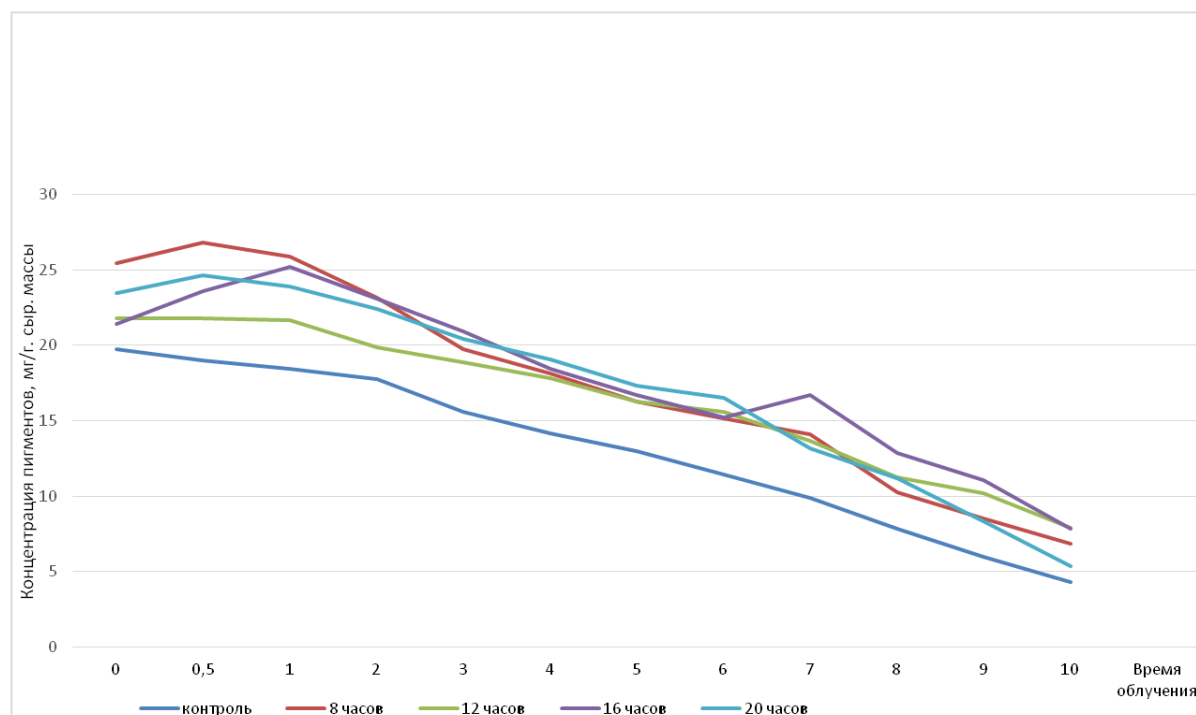


Рисунок 3 – Влияние предварительного закаливания семян пшеницы на устойчивость хлорофиллов *a+b* к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*

При рассмотрении устойчивости отдельных групп хлорофиллов, можно констатировать следующее, что вариант опыта с 20-часовым закаливанием не только изначально повысило концентрацию хлорофилла *a*, но и положительно

сказалась на его устойчивости к градуально нарастающему действию ультрафиолетового излучения (рисунок 4).

Кроме того, низкие концентрации вызвали повышение концентрации хлорофилла *a* при 0,5-минутном на 7,3 %, а в сравнении с контролем на 34,9 %. В остальных вариантах опыта начиная со второй минуты облучения изменения концентрации хлорофилла *a* происходят также как в контроле. Несколько иная картина наблюдается при рассмотрении устойчивости хлорофилла *b* к действию ультрафиолетового излучения (рисунок 5).

При 8-часовой обработке семян наблюдается повышение концентрации хлорофилла *b* на 22,3 % при 0,5 минутном воздействии ультрафиолетового излучения и 12,3 % при облучении в течение одной минуты. Дальнейшие

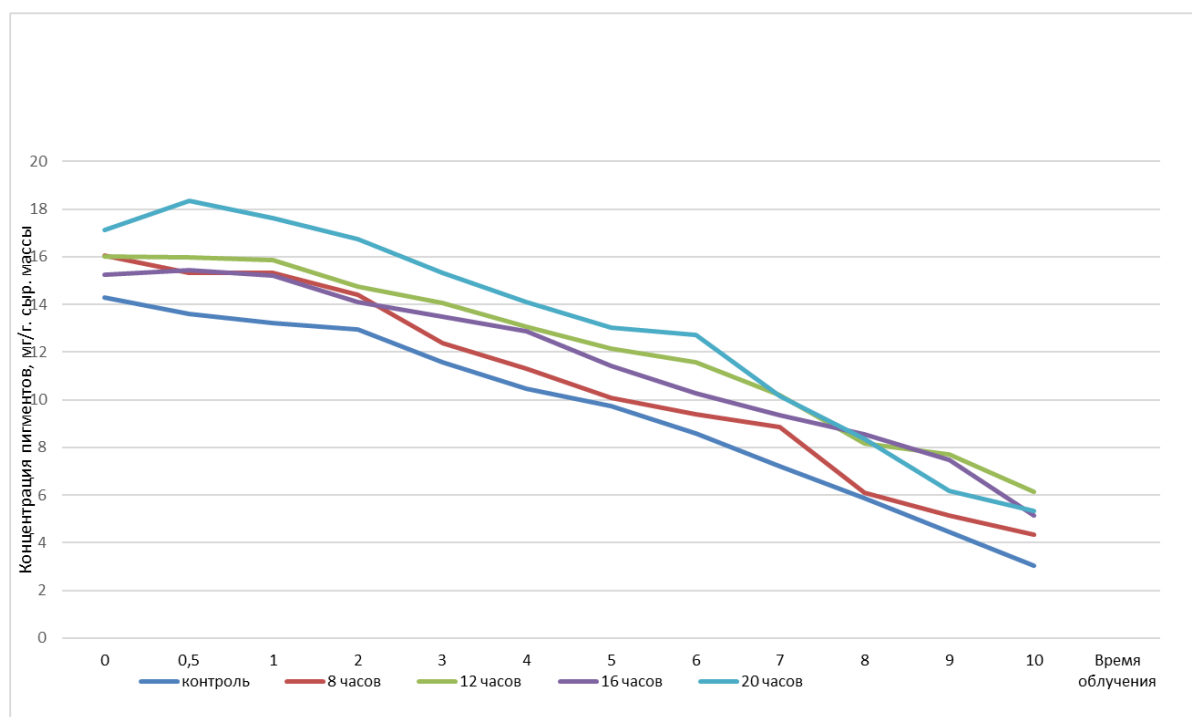


Рисунок 4 – Влияние предварительного закаливания семян пшеницы на устойчивость хлорофилла *a* к действию ультрафиолетового излучения in vitro

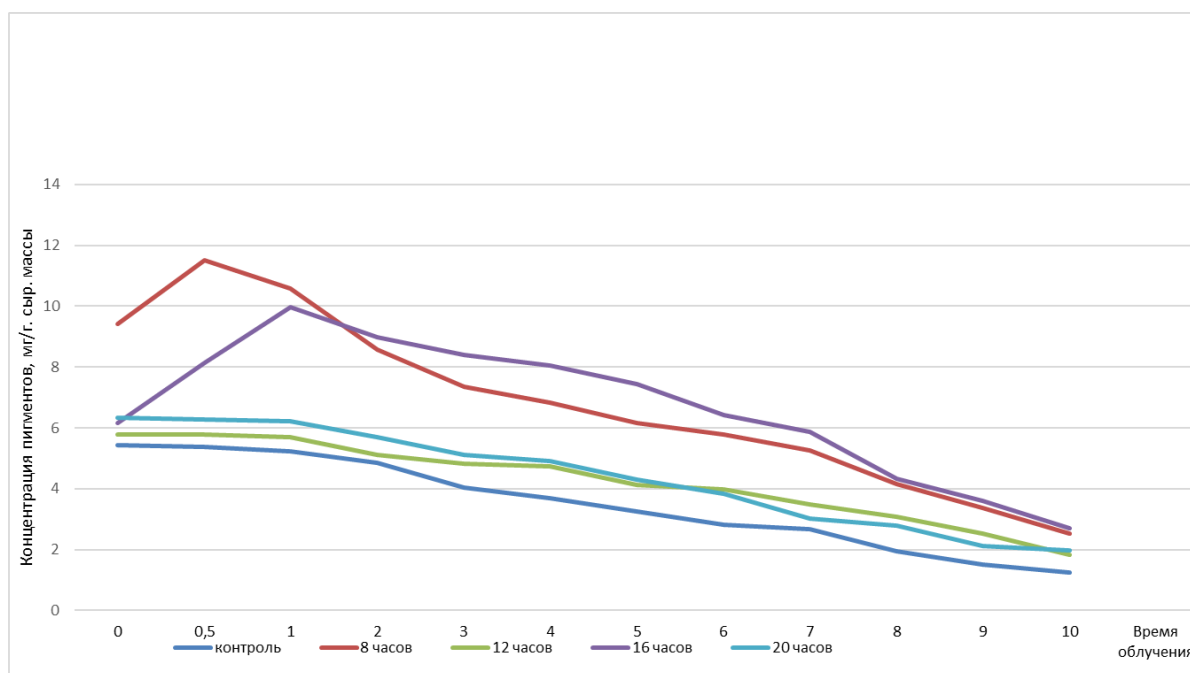


Рисунок 5 – Влияние предварительного закаливания семян пшеницы на устойчивость хлорофилла *b* к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*

значения в данном варианте были ниже исходной точки, т.е. наблюдается угнетающее действие ультрафиолетового излучения. Наибольшая устойчивость хлорофилла *b* (до пятиминутной экспозиции) отмечена в варианте с 16-часовым периодом закаливания. При облучении в течение одной минуты концентрация данного пигмента составила 166,6 % по отношению к исходной, и только после 6 минут ультрафиолетового воздействия она приблизилась к контрольной точке.

Анализируя действие ультрафиолетового излучения на содержание каротиноидов можно отметить лишь тот факт, что данное воздействие радиацией вызвало аналогичные изменения во всех вариантах опыта, включая контроль (рисунок б).

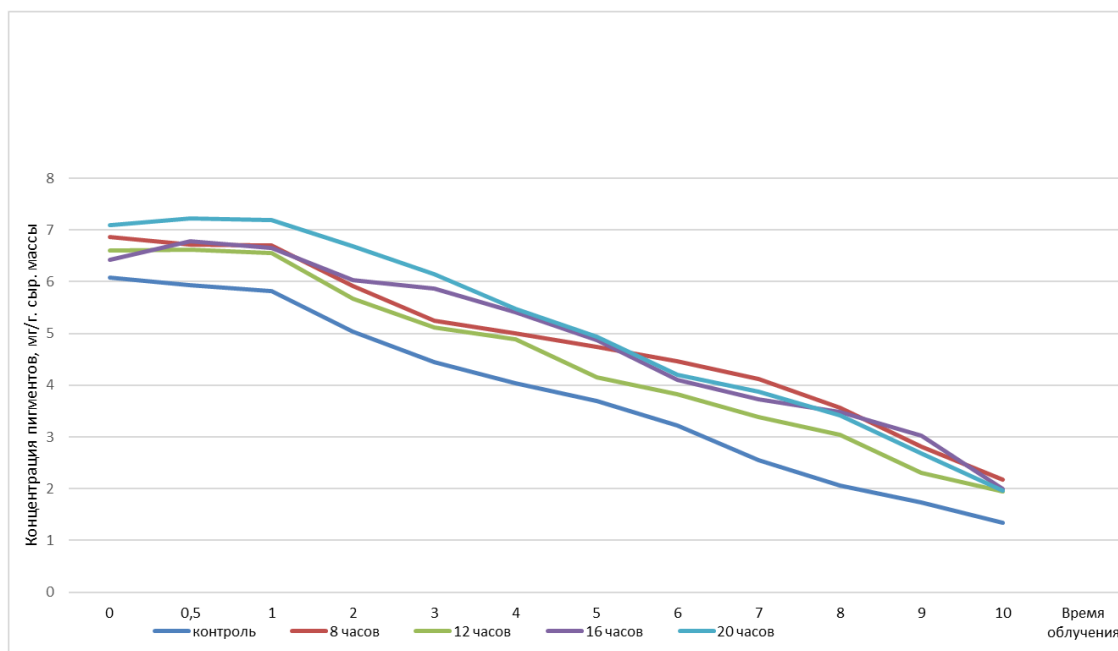


Рисунок 6 – Влияние предварительного закаливания семян пшеницы на устойчивость каротиноидов к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*

Таким образом, предварительное закаливание семян оказало положительное влияние не только на концентрацию хлорофилла, но и повысило его устойчивость к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*. Обработка данных методом дисперсионного анализа подтвердила достоверность полученных результатов (Приложение 1) Полученные результаты еще раз убедительно подтверждают, что повышение устойчивости растений к какому-либо экологическому фактору (в данном случае закаливание) приводит к повышению устойчивости и к другим факторам в том числе и действию ультрафиолетового излучения.

## **ГЛАВА 4. СОПРОВОЖДЕНИЕ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ШКОЛЬНИКА ПРИ ВЫПОЛНЕНИИ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПРОЕКТА «ВЛИЯНИЕ ЗАКАЛИВАНИЯ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ПИГМЕНТОВ РАСТЕНИЙ К ДЕЙСТВИЮ УЛЬТРАФИОЛЕТОВОГО ИЗЛУЧЕНИЯ»**

Темпы развития современной экономики, в которой основными факторами развития выступают человеческий потенциал, знания и технологии, в том числе, цифровые, определяют проблемы, на решение которых направлено современное образование. Приоритетными становятся вопросы повышения качества образования и, как следствие, качества труда и конкурентоспособности будущих специалистов. Формирующееся цифровое общество и экономика знаний усиливают ценностное значение таких качеств личности как способность к творчеству, созиданию культуры и новых знаний, развитый эмоциональный интеллект.

Возрастает роль образования в формировании универсальных гибких (soft) компетенции и навыков XXI века к числу которых следует отнести креативное и критическое мышление, способность к кооперации и коммуникации, функциональную грамотность и сформированные метакогнитивные навыки, способность учиться на протяжении всей жизни и быстро адаптироваться к непрерывным изменениям. Ресурсом формирования таких качеств и навыков в школе выступает проектно-исследовательская деятельность обучающихся.

Данный вид деятельности, в соответствии с требованиями ФГОС общего образования, способствует формированию у молодежи научного мировоззрения и целостной научной картины мира, развитию исследовательского мышления, формирования ценностного отношения к научному знанию и научному поиску как способу познания действительности, овладения умениями и навыками исследовательской и проектной работы. Следует отметить, что исследовательская деятельность обучающихся имеет значительные дидактические и воспитательные возможности в формировании социально-значимых качеств конкурентоспособной личности, таких как умение работать с информационными источниками, развитые способности дивергентного мышления, готовность к самосовершенствованию,



владение навыками самообразования, инициативность, предприимчивость, самоорганизация и самодисциплина, способность к принятию нестандартных решений, личная ответственность и др.

Во мировой образовательной практике осознается необходимость комплексных изменений систем образования, нацеленных на повышение активной роли обучающегося как субъектов образовательного процесса. При этом приоритет деятельности педагога заключается в организации познания, его мотивации, наставничестве и сопровождении.

Проблема организации и сопровождения исследовательской деятельности обучающихся получила широкое обсуждение в российской и зарубежной научной литературе. Так, значительный практический опыт образовательных учреждений различного уровня по организации исследовательской работы обучающихся и его теоретическое обобщение всесторонне представлены в трудах известных отечественных ученых С. И. Архангельского, Г. И. Жильцова, Е. П. Елютина, В. И. Крутова, Е. А. Непомнящего, Г. А. Николаева и др. Исследовательская деятельность как средство развития личности раскрыта в трудах В. И. Журавлева, В. И. Загвязинского, И. А. Зимней, Т. И. Ерофеева, И. И. Ильясова, В. В. Краевского, А. М. Новикова, В. А. Сластенина, М. Г. Ярошевского и др.

Различные стороны познавательной, учебно-познавательной и научно-исследовательской деятельности освещены в трудах В. И. Кузнецова, С. В. Новикова. В исследованиях ряда ученых Н. Г. Ищенко, А. А. Лазаревич, Л. М. Опыхтина, Н. А. Сорока, В. П. Квашко и др. серьезное внимание уделено различным формам популяризации исследовательской деятельности в среде обучающихся.

Вопросы совершенствования методов исследовательской деятельности обучающихся рассматриваются Б. П. Гнеденко, В. П. Елютиным, П. Л. Капицей, Г. А. Николаевым и др. В первую очередь исследователи отмечают взаимосвязь организации исследовательской деятельности с качеством современного образования. Г. И. Веденеева и И. О. Бакланов разрабатывают содержательные аспекты исследовательской компетенции как структурного элемента профессиональных

компетенций, формирование которой происходит в ходе образовательной деятельности. В исследованиях Е. А. Кротовой, А. Д. Вилковой, А. В. Кожевниковой анализируются традиционные и инновационные формы организации исследовательской работы обучающихся в вузе.

Анализируя современные российские школьные образовательные модели, многие исследователи отмечают, что вопросы сопровождения исследовательской деятельности, а также последующее использование этого опыта при решении профессиональных задач учителей являются очень актуальными.

В центре внимания отечественных и зарубежных исследователей и практиков находятся следующие вопросы организации исследовательской деятельности обучающихся:

- систематизация исследовательского процесса,
- внедрение сетевых форм исследований,
- проведение исследований полного цикла (от постановки проблем, генерирования идей до продвижения результатов разработок),
- разработка алгоритмичных рекомендаций исследовательской деятельности для педагогов и обучающихся,
- изменения статуса обучающегося-исследователя,
- использование исследовательской и проектной деятельности как организационных форм и методов обучения в рамках определенного учебного курса,
- возможности исследовательской деятельности при конструировании индивидуальной образовательной траектории в рамках освоения дисциплины и образовательной программы в целом.

В работах отмечено, что те обучающиеся, которые не освоили проектно-исследовательские компетенции испытывают проблемы при планировании своей деятельности, это часто приводит к нерациональному использованию времени и отсутствию существенного прогресса в образовательных результатах.

Таким образом, анализ современного российского и зарубежного опыта показывает, что исследовательская деятельность обучающихся в школе и вузе в настоящее время рассматривается как органическая часть образовательного процес-

са. Интеграция исследовательской и учебно-познавательной деятельности является важной научно-методической задачей, решение которой будет способствовать построению индивидуальной образовательной траектории обучающегося, формированию его субъектной позиции в образовательном процессе, повышению качества образования, достижению определенного уровня образовательных результатов, а также определяющим фактором личностной самореализации, профессиональной конкурентоспособности и востребованности в современном обществе.

Данные положения были основополагающими при организации сопровождения исследовательского проекта обучающегося.

Раскроем содержание понятий, важных в аспекте нашей работы.

*Исследование* – характерный для науки как специализированной формы познавательной деятельности способ производства нового знания. В отличие от непосредственного восприятия, осознания, размышления и т.п., исследование предполагает явную фиксацию цели и средств познания, ориентацию на методологические нормы воспроизводимости результатов, их доказательности и объективности.

*Научное исследование* – исследование, основанное на точно установленных фактах, которые можно однозначно истолковывать и использовать в других научных работах. Характеристиками научного исследования являются: систематичность и эмпиричность. Систематичность – это четкая последовательность проведения всех этапов исследования. Она определяет правильность направления исследования. Эмпиричность подразумевает, что предположения, касающиеся различных сторон исследования и его результатов, могут быть подвергнуты объективной критической проверке другими лицами, а не только самим исследователем.

Таблица 1 – Виды научно-исследовательских работ

Виды исследований	Результаты исследований
Фундаментальные	Расширение теоретических знаний. Получение новых научных данных о процессах, явлениях, закономерностях, существующих в исследуемой области; научные основы, методы и

	принципы исследований
Поисковые	Увеличение объема знаний для более глубокого понимания изучаемого предмета. Разработка прогнозов развития науки и техники; открытие путем применения новых явлений и закономерностей
Прикладные	Разрешение конкретных научных проблем для создания новых изделий. Получение рекомендаций, инструкций, расчетно-технических материалов, методик. Определение возможности проведения опытно-конструкторских разработок по тематике исследования

Исследование как тип деятельности в настоящее время теряет свою исключительную принадлежность к научной отрасли. По мнению А. В. Леонтович [21], можно говорить о том, что исследование как инструмент освоения действительности в ближайшее время способно занять в образовании центральную роль. Вместе с тем, и педагоги общеобразовательных организаций, и преподаватели высших учебных заведений отмечают крайне низкий уровень самостоятельности обучающихся в написании исследовательских работ, большие сложности в выборе темы, формулировании гипотезы, цели и задач исследования, в осуществлении его эмпирической части. В ряде работ показано, что в условиях доступности и открытости информации, утраты авторского первоисточника, наблюдается обесценивание традиционных способов индивидуализированного познания (работа с книгой, первоисточником, критический анализ и сравнение авторитетных мнений признанных специалистов в той или иной области и др.). Как следствие, обнаруживается низкий уровень овладения навыками творческой интеллектуально-поисковой деятельности с преобладанием компелитивных и репродуктивных приемов решения учебных и учебно-исследовательских задач. В связи с этим при организации исследовательской деятельности в процессе школьного обучения важно целенаправленно формировать *исследовательскую компетентность обучающихся*.

Таблица 2 – Виды деятельности обучающегося при выполнении исследовательской работы

Виды деятельности обучающихся	Описание деятельности и ее роль в развитии обучающегося
Познавательная	Деятельность, направленная на усвоение и приобретение совокупности общих и конкретных знаний об объектах и явлениях реальной действительности

	тельности. В ходе этой деятельности происходит развитие познавательных процессов – наглядного и логического мышления, внимания, памяти, воображения.
Учебно-исследовательская	Деятельность обучающегося, связанная с решением творческой, исследовательской задачи с заранее неизвестным результатом. При этом учебное исследование направлено не на получение объективно нового, значимого для науки результата, а на развитие личности учащегося, формирование исследовательских умений как универсального способа освоения действительности, мотивации к исследовательской работе, а также первичного исследовательского опыта.
Научно-исследовательская	Деятельность, направленная на получение новых знаний и их применение для решения научных и практических задач. Наличие в исследованиях и разработках значительного элемента новизны служит критерием, позволяющим отличить научные исследования и разработки от других видов деятельности.

*Исследовательская компетентность* обучающихся рассматривается как интегративное личностное образование, формирующееся в процессе обучения и исследовательской деятельности в рамках самостоятельного эвристического освоения образовательной программы и научной области знаний. Выражается данная компетентность в осознанной готовности и способности самостоятельно осваивать и получать новые знания и опыт деятельности.

При сопровождении исследовательской деятельности учителю важно учитывать структуру исследовательской компетентности, которая включает взаимосвязанные компоненты, представленные в таблице 3.

Таблица 3 – Структура исследовательской компетентности обучающихся

Компоненты исследовательской деятельности обучающихся	Содержание компонента
Мотивационно-личностный	Система мотивов исследовательской деятельности; исследовательская позиция, развитие умений самоорганизации, самостоятельности, самообучения, саморегуляции, самоопределения и саморазвития;
Когнитивный	Система знаний о методологии исследовательской деятельности, умения работать с информационными источниками и информацией
Технологический	Совокупность исследовательских умений, опыт их использования в учебной, учебно-профессиональной и профессиональной деятельности
Коммуникативный	Умения организовывать и осуществлять продуктивную коммуникацию с субъектами исследовательского процесса
Рефлексивно-оценочный	Способность обучающегося к проектированию и прогнозированию

	нию собственной исследовательской деятельности, осуществлению адекватной оценки и анализа ее результатов, своих возможностей как исследователя
--	--

Педагогам при сопровождении исследовательского проекта важно учитывать *характеристики* исследовательской компетентности, которыми выступают:

- системность, характеризующая целостное восприятие теории и практики, процессов функционирования и развития изучаемого явления;
- надситуативность, характеризующая способность выйти за границы формального, привычного, проверенного, традиционного;
- прогностичность, предполагающая прогнозирование будущего на основе научно обоснованного анализа;
- универсальность и надпредметность, позволяющие обучающемуся применять исследовательский метод в различных предметных областях деятельности.

Таким образом, в настоящее время исследовательскую компетентность рассматривают как универсальную интегративную и проникающую компетентность, универсальный способ освоения той или иной области знания.

При организации сопровождения мы опирались на положения, отмеченные в работах В. Бутенко, К. Полунина [31], которые выделяют сущностные характеристики и свойства компонентов исследовательской компетентности, необходимые в новом контексте профессиональной деятельности: умение критически мыслить, работать с огромными массивами данных, нацеленность на саморазвитие, организованность, способность к управлению ресурсами, навыки принятия решений и достижения результатов, решение нестандартных задач, инициативность и ответственность, умение быстро адаптироваться к изменениям и работать в условиях неопределенности, навыки коммуникации и командной работы, цифровые навыки и др. Мы учитывали также требования ФГОС ООО к проектной деятельности, опираясь на то, что выполнение исследовательских проектов способствует формированию новых образовательных результатов обучающихся и влияет на уровень сформированности метапредметных универсальных учебных действий (М УУД).

Нами было осуществлено сопровождение исследовательской деятельности обучающейся 9 класса А. Р. по теме: «Влияние закаливания на устойчивость пигментов растений к действию ультрафиолетового излучения» При организации сопровождения для нас ключевым являлось положение о том, что присвоение культуры исследовательской деятельности наиболее продуктивно протекает на основе выработанной индивидуальной образовательной траектории (ИОТ) обучающегося и направлено на овладение общими правилами познания при сопровождающей роли педагога.

Исследовательский проект включал 3 этапа работы: Вводный, технологический (собственно-исследовательский) и итоговый.

Целью вводного этапа являлось выявление индивидуального интереса, и планирование дальнейшей работы. На этом этапе нами осуществлены следующие виды деятельности: беседа с ученицей, посещение обучающейся дня открытых дверей НОУ и занятий исследовательского кружка в ЮУрГГПУ, оценка у школьницы уровня сформированности метапредметных УУД с использованием технологии Региональных исследований качества образования: исследовательский проект – РИКО ИП. Кроме того, для выбора темы исследования: было предложено обучающейся проработать литературные источники по вопросу выявления влияния защитных приспособлений растений к неблагоприятным факторам среды. В результате такой работы ученицей была выбрана тема работы.

На основе заинтересовавшей ученицу тематики было решено провести исследование, направленное на исследование действия различных веществ и устойчивость растений к УФР.

Одним из сложных этапов выполнения исследования для ученицы 9 класса являлась постановка цели и задач работы, а также формулировка гипотезы исследования. Для этого в ходе нескольких бесед обсуждались такие вопросы как: Что должна включать цель работы? Из каких этапов будет складываться работа? Какие трудности могут возникнуть на каждом этапе работы? Как выделить те факторы, которые будут влиять на устойчивость фотосинтетических пигментов к воздействию ультрафиолетового излучения? Что необходимо сделать и в какой по-

следовательности для того, чтобы достичь цели? Какими экспериментальными методами необходимо овладеть? Как четко спланировать выполнение исследования и рационально распределить время?

Технологический этап включал освоение методик проведения эксперимента и изучение воздействия закаливания на устойчивость фотосинтетических пигментов. С помощью литературных источников и ресурсов сети Интернет при нашем сопровождении ученицей были отобраны методики выделения и определения содержания пигментов, проводилось закаливание семян и их проращивание и определение содержания пигментов физико-химическими методами. В это же время началось написание отдельных разделов исследовательского проекта: введения и обзора литературных источников, а также оформления списка литературы. Выполнению экспериментальной части работы было посвящено несколько недель. На итоговом этапе обсуждались в форме дискуссии полученные результаты работы, проходило их оформление. написание проекта и его защита. Карта ИОТ при выполнении исследовательского проекта представлена в Приложении 3.

Презентация индивидуального исследовательского проекта (Приложение 3) была представлена ученицей 9 класса А.К. на школьной научно-практической конференции 7 декабря 2019 и получила положительную оценку экспертной комиссии.

Оценка сформированности метапредметных УУД проведена по технологии РИКО ИП при выполнении индивидуального исследовательского проекта. По технологии РИКО ИП выделены три уровня: сформированности метапредметных УУД: меньше 49 % – недостаточный, 50-80 % – базовый, 81 % и больше повышенный. Результаты сформированности метапредметных УУД достигнутые, ученицей 9 класса А.К. представлены в таблице 6.

Таблица 6 – Динамика показателей и уровней сформированности метапредметных УУД при выполнении исследовательского проекта ученицей 9 класса

№ п/п	Время оценки УУД	Значение показателя (в %) и уровень сформированности метапредметных УУД			
		регулятивные	познавательные	коммуникативные	итоговое значение М УУД



1	До выполнения ИП	59 базовый	72 базовый	67 базовый	66 базовый
2	После выполнения ИП	81 повышенный	83 повышенный	72 базовый	79 базовый

Проведенный педагогический эксперимент позволяет констатировать тенденцию повышения показателей сформированности всех видов метапредметных УУД и достижение продвинутого уровня сформированности регулятивных и познавательных УУД при сопровождении индивидуального исследовательского проекта ученицей 9 класса по выбранной теме.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Обработка семян пшеницы низкими положительными температурами увеличила концентрацию фотосинтетических пигментов.

2. Предварительное закаливание семян пшеницы оказало положительный эффект на устойчивость хлорофилла к действию ультрафиолетового излучения *in vitro*.

3. Действие низкими положительными температурами на семена пшеницы в течение 8 и 16 часов значительно повысило концентрацию хлорофилла *b* при воздействии ультрафиолетовым излучением *in vitro* при экспозиции 0,5 и 1,0 минуты.

4. Двадцатичасовое закаливание семян пшеницы не только изначально повысило концентрацию хлорофилла *a*, но и положительно сказалась на его устойчивости к градуально нарастающему действию ультрафиолетового излучения.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Асмолов, А. Г. Формирование универсальных учебных действий в основной школе : от действия к мысли. Система заданий [Текст] : пособие для учителя / А. Г. Асмолов, Г. В. Бурменская, И. А. Володарская и др.; под ред. А. Г. Асмолова. – 2-е изд. – Москва : Просвещение, 2011. – 159 с.
2. Брославская, Т. Л. Организация учебно-исследовательской и проектной деятельности обучающихся в условиях реализации ФГОС ООО [Электронный ресурс] / Т. Л. Брославская // Молодой ученый. – 2015. – № 2. 1. – С. 5–6. – URL <https://moluch.ru/archive/82/14992>
3. Брызгалова, С. И. Введение в научно-педагогическое исследование [Электронный ресурс] : учебное пособие / Брызгалова С.И. – Калининград: Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта, 2012. – 171 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/23768>.
4. Веселовский, В. А. Стресс растений. Биологический подход [Текст] / В. А. Веселовский, Т. В. Веселова, Д. С. Чернавский // Физиология растений. – 1993. – Т. 40. – С. 553–557.
5. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений [Текст] / В. Ф. Гавриленко, М. С. Ладыгиной, Л. М. Хандобина. – Москва : Высшая школа, 1975. – 392 с.
6. Генкель, К. П. Влияние предпосевной обработки семян витамином РР и фтористым натрием на изменение белка в семенах [Текст] / К. П. Генкель // Физиология растений. – 1970. – Т. 17, Вып. 3. – С. 605–609.
7. Генкель, П. А. Холодостойковть растений и термические способы ее повышения [Текст] / П. А. Генкель, С. В. Кушниренко. – Москва : Наука, 1966. – 223 с.
8. Годнев, О. С. Влияние УФР на первичные фотосинтетические реакции листьев пшеницы [Текст] / О. С. Годнев, Т. В. Веселова, В. А. Веселовский. // Биологические науки. – Вып. 1. – 1988. – С. 178–182.

9. Данович, К. Н. Физиология семян [Текст] / К. Н. Данович. – Москва : Наука, 1982. – 317с.
10. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования) [Текст] /Б. А. Доспехов. – Москва : Колос, 1985. – 351 с.
11. Дроздов, А. П. Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям [Текст] / А. П. Дроздов. – Ленинград : Наука, 1984. – 227с.
12. Дубров, А. П. Генетические и физиологические эффекты действия УФР на высшие растения [Текст] / А. П. Дубров. – Москва : Наука, 1968. – 250 с.
13. Дубров, А. П. Действие УФР на растения / А. П. Дубров. – Москва : Изд-во АН СССР, 1963. – 124 с.
14. Измайлов, С. Ф. Азотный обмен в растениях [Текст]. / С. Ф. Измайлов. – Москва: Наука, 1986. – 320 с.
15. Карнаухов, В. Н. Биологические функции каротиноидов [Текст] / В. Н. Карнаухов. – Москва : Наука, 1988. – 240 с.
16. Концепция профильного обучения на старшей ступени общего образования (Приложение к приказу Минобразования РФ от 18.07.2002 Москва N 2783) [Электронный ресурс] URL: <http://www.eidos.ru/journal/2002/0920.htm> (дата обращения : 17.10.2018)
17. Кретович, В. Л. Обмен азота в растениях [Текст] / В. Л. Кретович. – Москва : Наука, 1972. – 527 с.
18. Кумаков, В. А. Физиология яровой пшеницы [Текст] / В. А. Кумаков. – Москва : Колос, 1980. – 207 с.
19. Ладыгин, В. Д. Влияние состава каротинов на устойчивость клеток водорослей к действию ультрафиолетового излучения [Текст] / В Д. Ладыгин, Г. Н. Ширшикова // Физиология растений. – 1993. – Т. 40. – С. 664–649.
20. Лазаре, В. С. Проектная деятельность в школе: неиспользуемые возможности [Текст]. // Вопросы образования. – 2015. – № 3. – С.14–21.
21. Ласковец, С. В. Методология научного творчества [Электронный ресурс] : учебное пособие / Ласковец С. В. – Электрон. текстовые данные.–

Москва : Евразийский открытый институт, 2010. – 32 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/10782>. (дата обращения : 21.11.2019)

22. Леонтович, А. В. Исследовательская и проектная работа школьников. 5-11 классы [Текст] / А. В. Леонтович, А. С. Саввичев; под ред. А.В. Леонтовича. – 2-изд. – Москва : ВАКО, 2016. – 160 с.

23. Мокроносов, А. Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений [Текст] / А. Т. Мокроносов. – Москва : Наука, 1982. – С. 235–250.

24. Мокроносов, А. Т. Фотосинтез и продукционный процесс [Текст] / А. Т. Мокроносов. // Физиология растений на службе продовольственной программы. – Сер. Биология. – 1988. – С. 3–18.

25. Мокроносов, А. Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении [Текст] / А.Т. Мокроносов // Физиология растений. – 1978. – Т. 25, Вып. 5. – С. 938–950.

26. Новицкая, Г. В. Связь холодостойкости растений с содержанием липидов мембран хлоропластов [Текст] / Г. В. Новицкая, Т. И. Трунова // Доклады Академии наук. – Москва : Наука, 2000. – Т. 371 – № 2. – С. 258–260.

27. Овчаров К.Е. Физиология формирования и прорастания семян [Текст] / К. Е. Овчаров. – Москва : Колос. – 256 с.

28. Полевой, В. В. Физиология растений [Текст] : учеб. для биол. спец. вузов. / В. В. Полевой. – Москва : Высшая школа, 1989. – 464 с.

29. Полевой, В. В. Физиология роста и развития растений [Текст] / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова. – Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1991. – 240 с.

30. Рузавин, Г. И. Методология научного познания [Электронный ресурс] : учебное пособие / Рузавин Г. И. – Электрон. текстовые данные. – Москва : ЮНИТИ-ДАНА, 2012. – 287 с. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/15399>.

31. Сабинин, Д. А. Физиология развития растений [Текст] / Д. А. Сабинин. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 196 с.

32. Селевко, Г. К. Энциклопедия образовательных технологий [Текст] : в 2 т. – Т. 1 / Г. К. Селевко. – Москва : НИИ школьных технологий, 2006. – 816 с.

33. Суматохин, С. В. Требования ФГОС к учебно-исследовательской и

проектной деятельности [Текст] / С. В. Суматохин // Биология в школе. – 2013. – № 5. – С. 60 – 67.

34. Таланова, В. В. Раздельное и комбинированное действие засоления и закаливающей температуры на растение [Текст] / В. В. Таланова, А. Ф. Титов, С. В. Минаева // Физиология растений. – 1993. – Т. 40. – С. 584–588.

35. Терморезистентность активно вегетирующих растений [Текст] / С. Н. Дроздов, В. К. Курей, А. Ф. Титов; отв. ред. В. Д. Лопатин. – Ленинград : Наука, 1984. – 208 с.

36. Титов, А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам [Текст] / А. Ф. Титов. – М.: 1989. – 242 с.

37. Третьякова, И.А. Донорно-акцепторные отношения в системе целого растения яровой пшеницы [Текст] : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12 : защищена 21.06.2001 : утв. 02.11.2001 / Третьякова Ирина Анатольевна. – Москва, 2001. – 169 с.

38. Туманов, И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений [Текст] / И. И. Туманов. – Москва : Наука, 1979. – 352 с.

39. Указ Президента России Владимира Владимировича Путина «О национальных целях и стратегических задачах развития Российской Федерации на период до 2024 года» от 7 мая 2018 года [Электронный ресурс] : URL: <http://eduinspector.ru/2018/05/12/natsionalnyj-proekt-obrazovanie-v-novom-majskom-ukaze-prezidenta-rossii> (дата обращения:31.05.2018).

40. Федеральный закон «Об образовании в Российской Федерации» № 273-ФЗ от 29 декабря 2012 года с изменениями 2018 года [Электронный ресурс] : <http://zakon-ob-obrazovanii.ru/> (дата обращения:02.07.2019)

41. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений [Текст]. / Н. Н. Третьяков, Е. И. Кошкин, Н.М. Макрушин и др.; под ред. Н. Н. Третьякова. – Москва : КолосС, 2005. – 656 с.

42. Юрин, В. О. Действие ультрафиолетовой радиации на биологические объекты [Текст] / В. О. Юрин, Е. Н. Музафалов // Бюллетень Использование и охрана природных ресурсов в России. – 2004. – № 4. – С. 63–67.

43. Якушкина, Н. И. Физиология растений [Текст] : учеб. пособие для студентов биол. спец. высш. учеб. заведений / Н. И. Якушкина. – Москва : Просвещение, 1993. – 335 с.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 1

### Двухфакторный дисперсионный анализ с повторениями

	контроль	8 часов	12 часов	16 часов	20 часов	Итого
1	2	3	4	5	6	7
<i>0</i>						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	78,92	101,8	87,24	85,64	93,84	447,44
Среднее	19,73	25,45	21,81	21,41	23,46	22,372
Дисперсия	0,014867	0,006467	0,000667	0,0008	0,0002	3,978217
<i>0,5</i>						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	76,04	107,32	87,08	94,4	98,56	463,4
Среднее	19,01	26,83	21,77	23,6	24,64	23,17
Дисперсия	0,015267	0,001133	0,002267	0,000533	0,000467	7,373
<i>1</i>						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	73,79	103,6	86,56	100,8	95,48	460,23
Среднее	18,4475	25,9	21,64	25,2	23,87	23,0115
Дисперсия	0,006092	0,002467	0,000667	0,000333	0,000333	7,702845
<i>2</i>						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	71,12	71,64	79,44	92,44	89,79	404,43
Среднее	17,78	17,91	19,86	23,11	22,4475	20,2215
Дисперсия	0,023267	110,2524	0,002733	0,000333	0,000425	22,61948
<i>3</i>						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	62,44	78,92	75,61	83,72	81,76	382,45
Среднее	15,61	19,73	18,9025	20,93	20,44	19,1225
Дисперсия	0,004867	0,006467	0,000825	0,001	6,67E-05	3,740609
<i>4</i>						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	56,48	72,56	71,16	73,76	76,12	350,08
Среднее	14,12	18,14	17,79	18,44	19,03	17,504
Дисперсия	0,010867	0,004067	0,0006	0,000333	0,000867	3,190541



Продолжение ПРИЛОЖЕНИЯ 1

1	2	3	4	5	6	7
5						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	51,89	67,96	65,12	66,76	69,32	321,05
Среднее	12,9725	16,99	16,28	16,69	17,33	16,0525
Дисперсия	0,003425	2,3518	0,0006	0,000333	0,0006	2,994325
6						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	45,6	60,72	62,24	60,96	66,16	295,68
Среднее	11,4	15,18	15,56	15,24	16,54	14,784
Дисперсия	0,009867	0,000467	0,000533	0,0006	0,000667	3,265478
7						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	39,75	56,44	54,64	66,76	52,72	270,31
Среднее	9,9375	14,11	13,66	16,69	13,18	13,5155
Дисперсия	0,006758	0,001267	0,000333	0,000333	0,000267	4,920658
8						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	31,24	41,15	45	51,52	44,64	213,55
Среднее	7,81	10,2875	11,25	12,88	11,16	10,6775
Дисперсия	0,008867	0,001825	0,000467	0,000333	0,0006	2,904272
9						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	17,88	34,08	40,8	44,32	33,2	170,28
Среднее	4,47	8,52	10,2	11,08	8,3	8,514
Дисперсия	8,8054	0,0046	0,0002	0,000333	0,0002	6,828373
10						
Счет	4	4	4	4	4	20
Сумма	17,12	27,32	31,68	31,36	29,24	136,72
Среднее	4,28	6,83	7,92	7,84	7,31	6,836
Дисперсия	0,003867	0,001333	0,000533	0,001333	0,000333	1,883467
<i>Итого</i>						
Счет	48	48	48	48	48	
Сумма	622,27	823,51	786,57	852,44	830,83	
Среднее	12,96396	17,15646	16,38688	17,75917	17,30896	
Дисперсия	28,62534	48,77153	21,34766	27,01309	34,92687	

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

### Результаты дисперсионного анализа

Источник вариации	SS	df	MS	F	P-Значение	F критическое
Концентрация пигментов	6916,328	11	628,7571	310,3192	1E-110	1,842165
Время закаливания	720,7809	4	180,1952	88,93424	1,42E-41	2,421843
Взаимодействие	271,1338	44	6,162132	3,041282	1,05E-07	1,44395
Внутри	364,7093	180	2,026163			
Итого	8272,952	239				

### ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Карта сопровождения индивидуальной образовательной траектории ученицы  
9 класса А.К. по выполнению и защите исследовательского проекта «Влияние закаливания на устойчивость пигментов растений к действию ультрафиолетового излучения»

Сроки выполнения ИП	Развитие УУД	Специальные знания и умения	Формируемые элементы исследовательских компетенций	Формы сопровождения
1	2	3	4	5
1 неделя	Развитие познавательных УУД: приобретение знаний, отражающих понимание смысла исследовательской деятельности	Выбор темы проекта. на основе анализа литературы и образовательных экскурсий в вуз	Умение работать с базами данных. и осуществлять поиск интернет источников. Умения работать с письменными и устными текстами, с реальными объектами как источниками информации	Индивидуальное консультирование Организация образовательных экскурсий Оценка УУД
	Приобретение знаний о содержании и формах, научного исследования	Постановка цели и задач работы; Выдвижение и формулировка рабочих гипотез	Работа со справочными и поисковыми системами Умение находить и формулировать проблему исследования и предлагать пути ее решения	Индивидуальные беседы, проговаривание и осмысление методологического аппарата работы
2-4 неделя	Развитие регулятивных УУД: управление исследовательской деятельностью	Овладения способами проращивания семян, способами закаливания семян. Анализ возможностей физико-химических методов, для определения растительных пигментов. Овладение методами работы с посудой реактивами и оборудованием	Развитие умений по: планированию, организации, контролю, регулированию, анализу исследования; ИК: фотосъемка и форматирование фотографий	Групповые консультации по ведению дневников исследования и определению точек риска и возможностей снижения рисков

Продолжение ПРИЛОЖЕНИЯ 2

1	2	3	4	5
	Освоение учебного проектирования	Разработка плана проведения эксперимента по изучению закаливания на устойчивость пигментов растений к действию УФ	Умения: - устанавливать новое значение, роль, обязанность; осуществлять перенос знаний, умений в новую ситуацию для решения проблем; комбинировать известные средства для решения новой проблемы	Индивидуальное консультирование по учебному проектированию
5-16 неделя	Развитие познавательных, регулятивных и коммуникативных УУД при выполнении экспериментальной работы: инициативность ответственность, способность к решению нестандартных задач	<p>1. Проведение эксперимента по закаливанию семян и их проращиванию; выделению основных и дополнительных пигментов из проростков.</p> <p>2. Определение содержания пигментов</p> <p>3. Экспериментальное доказательство факторов, определяющих повышение устойчивости к УФ</p>	<p>Освоение и выполнение требований к т/безопасности при работе с растворителями и приборами. Овладение методами работы по закаливанию семян и по экстракции пигментов, облучению УФ.</p> <p>Освоение методики работы на спектрофотометре. Расчет содержания пигментов растений. Опыт творческой деятельности: умение принимать эффективные решения в стандартных и нестандартных проблемных ситуациях при осуществлении учебного исследования</p>	<p>Помощь при выполнении экспериментальной работы в лаборатории</p> <p>Помощь при выполнении экспериментальной работы в лаборатории</p>

Продолжение ПРИЛОЖЕНИЯ 2

1	2	3	4	5
	<p>Осмысление полученных экспериментальных данных</p>	<p>Овладение методами обработки экспериментальных данных: расчеты с использованием формул и определение достоверности данных. Анализ данных</p>	<p>Выбор способов статистической обработки информации ИК: работа с использованием мобильных приложений. Коммуникативные умения: слышать собеседника, отстаивать точку зрения, приводить аргументы</p>	<p>Обсуждение результатов  Организация дискуссии</p>
	<p>Развитие навыков презентовать результаты проведенного исследования и как итог: приобретение опыта эмоционально-ценностных отношений при осуществлении учебного исследования и осознание необходимости коммуникации при решении познавательных проблем</p>	<p>Умения объективно оценивать промежуточные и конечные результаты учебного исследования: синтез полученных данных, оформление результатов, подведение итогов работы. Осознание важности учебного исследования. Осмысление ценности творческого подхода к решению познавательных проблем</p>	<p>Учебно-логические умения: решение проблем: умение осуществлять анализ, синтез, сравнение, обобщение, доказательство Эмоциональность и грамотность выступления, умение отвечать на вопросы, отстаивать собственную позицию. ИК: умение оформлять работу в формате рукописи и презентации.</p>	<p>Индивидуальное и групповое консультирование по оформлению отчета, подготовке выступления и подготовке к защите проекта  Организация этапа рефлексии  Оценка уровня сформированных УУД.</p>