

«УТВЕРЖДАЮ»

Декан биологического факультета МГУ

Академик М.П. Кирпичников

«01» сентября 2018 г.



Рабочая программа дисциплины (модуля)

1. Код и наименование дисциплины (модуля): **«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ»**
2. Уровень высшего образования – подготовка научно-педагогических кадров в аспирантуре.
3. Направление подготовки – **06.06.01 Биологические науки**. Направленность программы – **Физиология и биохимия растений**.
4. Место дисциплины (модуля) в структуре ООП: вариативная часть ООП (второй год обучения, 3 и 4 семестры), обязательна для освоения аспирантами, обучающимися по направленности «Физиология и биохимия растений»
5. Планируемые результаты обучения по дисциплине (модулю), соотнесенные с планируемыми результатами освоения образовательной программы (компетенциями выпускников)

Формируемые компетенции (код компетенции)	Планируемые результаты обучения по дисциплине (модулю)
<i>УК-1</i> <i>Способность к критическому анализу и оценке современных научных достижений, генерированию новых идей при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях</i>	<b>Владеть:</b> навыками анализа методологических проблем, возникающих при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код <b>В1 (УК-1)</b> <b>Владеть:</b> навыками критического анализа и оценки современных научных достижений и результатов деятельности по решению исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код <b>В2 (УК-1)</b>
<i>УК-2</i> <i>Способность проектировать и осуществлять</i>	<b>Знать:</b> методы научно-исследовательской

<i>комплексные исследования, в том числе междисциплинарные, на основе целостного системного научного мировоззрения с использованием знаний в области истории и философии науки.</i>	деятельности Код <b>31 (УК-2)</b>
<b>УК-3:</b> <i>Готовность участвовать в работе российских и международных исследовательских коллективов по решению научных и научно-образовательных задач</i>	<b>Владеть:</b> технологиями оценки результатов коллективной деятельности по решению научных и научно-образовательных задач, в том числе ведущейся на иностранном языке Код <b>В2 (УК-3)</b>
<b>УК-4:</b> <i>Готовность использовать современные методы и технологии научной коммуникации на государственном и иностранном языке</i>	<b>Владеть:</b> навыками анализа научных текстов на государственном и иностранном языках Код <b>В1 (УК-4)</b> <b>Знать:</b> стилистические особенности представления результатов научной деятельности в устной и письменной форме на государственном и иностранном языках Код <b>32 (УК-4)</b>
<b>ОПК-1</b> <i>Способность самостоятельно осуществлять научно-исследовательскую деятельность в соответствующей профессиональной области с использованием современных методов исследования и информационно-коммуникационных технологий</i>	<b>Уметь:</b> собирать, отбирать и использовать необходимые данные и эффективно применять количественные методы их анализа

Оценочные средства для промежуточной аттестации по дисциплине (модулю) приведены в Приложении.

6. Объем дисциплины (модуля) составляет 5 зачетных единицы, всего 180 академических часа, из которых 104 часа составляет контактная работа аспиранта с преподавателем (64 часа занятий лекционного типа и 40 часов занятий семинарского типа) и 76 часов составляет самостоятельная работа аспиранта.

7. Входные требования для освоения дисциплины (модуля), предварительные условия:

**ЗНАТЬ:** биохимию, биофизику, молекулярную биологию, основы физиологии и биохимии растений (на уровне программ специалиста/магистра), высшие растения, клеточную биологию, генетику, микробиологию с основами биотехнологии микроорганизмов, молекулярную генетику развития растений, теоретические и методологические основы биологических научных исследований.

**УМЕТЬ:** вырабатывать на основе рационального анализа экспериментальных результатов свою точку зрения в вопросах физиологии и

биохимии растений и отстаивать ее во время дискуссии со специалистами и неспециалистами; читать и реферировать научную литературу в области физиологии и биохимии растений, в том числе на иностранных языках, при условии соблюдения научной этики и авторских прав.

ВЛАДЕТЬ: современными информационно-коммуникационными технологиями, иностранным языком.

8. Образовательные технологии: классические лекционные технологии.

9. Содержание дисциплины (модуля), структурированное по темам (разделам) с указанием отведенного на них количества академических или астрономических часов и виды учебных занятий

Наименование и краткое содержание разделов и тем дисциплины (модуля), форма промежуточной аттестации по дисциплине (модулю)	Всего (часы)	В том числе								
		Контактная работа (работа во взаимодействии с преподавателем), часы из них					Самостоятельная работа обучающегося, часы из них			
		заятия лекционного типа	заятия семинарского типа	упшповые консультации	дидивидуальные консультации	Учебные занятия, направленные на проведение текущего контроля успеваемости коллоквиумы, практические контрольные занятия и др)*	Всего	Выполнение домашних заданий	Подготовка рефератов и т.п..	Всего
Физиология растений и решение глобальных проблем	3	2					2	1		1
Структура и регуляция экспрессии хлоропластного генома	7	2	1				3	4		4
Молекулярные основы биогенеза хлоропластов	4	2					2	2		2

Трансгенные растения: новейшие технологии получения, перспективы применения и возможные биологические риски	7	2	1				3	4		4
Молекулярные механизмы устойчивости растений к солям тяжелых металлов и регуляции гомеостаза эссенциальных элементов	6	2					2	4		4
Фундаментальные основы фиторемедиации загрязненных территорий	4	2					2	2		2
микроРНК растений: биогенез, эволюция, функции	7	2	1				3	4		4
Симбиосомная мембрана: структура и функции	4	2					2	2		2
Дыхание и стресс	4	2					2	2		2
Сигналинг у растений	7	2	1				3	4		4
Молекулярные механизмы рецепции гормонов	6	2					2	4		4
Стволовые клетки растений	4	2					2	2		2
Растительная клетка	6	2	2				4	2		2
Биоэнергетика растений	5	2	2				4	1		1

Дыхание	<b>14</b>	6	4				10	4		4
Фотосинтез	<b>18</b>	6	6				12	6		6
Водный обмен растений	<b>10</b>	4	2				6	4		4
Минеральное питание. Роль макроэлементов. Микроэлементы	<b>18</b>	6	6				12	6		6
Дальний транспорт веществ. Круговорот веществ в растении	<b>8</b>	2	2				4	4		4
Рост и развитие растений	<b>18</b>	6	6				12	6		6
Устойчивость растений к неблагоприятным факторам	<b>12</b>	4	4				8	4		4
Взаимодействие процессов, их интеграция и согласованное функционирование органов	<b>8</b>	2	2				4	4		4
Промежуточная аттестация - экзамен кандидатского минимума										
<b>Итого</b>	<b>180</b>	<b>64</b>	<b>40</b>				<b>104</b>	<b>76</b>		<b>76</b>

10. Учебно-методические материалы для самостоятельной работы аспирантов.

Конспекты лекций, аудио- и видеозаписи лекций, файлы презентаций лекций, основная и дополнительная учебная литература (см. п.11)

11. Ресурсное обеспечение:

## Основная литература

1. Зитте П. и др. Ботаника. Т.1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология. М.: Академия, 2007. 368с.
2. Зитте П. и др. Ботаника. Т.2. Физиология растений. М.: Академия, 2008. 496с.
3. Кузнецов Вл.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Абрис, 2011. 784 с.
4. Медведев С.С. Физиология растений. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского университета. 2004. 336с.
5. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез: Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 448 с.
6. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений. Л.: ЛГУ. 1991
7. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: «Университет», 2007. 140 с.
8. Рубин А.Б. Биофизика. Т. 2. М.: «Университет», 2000. 468 с.
9. Скулачев В.П., Богачев А.В., Каспаринский Ф.О. Мембранная биоэнергетика. М.: Изд-во Московского университета, 2010. 367 с.
10. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. Казань: "Фэн", 2001. 448с.
11. Тарчевский И.А. Сигнальные системы растений. М., Наука, 2002. 294с.
12. Физиология растений /Н.Д. Алехина, Ю.М. Балнокин, В.Ф. Гавриленко и др.; Под ред. И.П. Ермакова. М.: «Академия», 2007. Издание 2-е. 640с.
13. Фотосинтез. Под ред. Говинджи. Т.1, 2. М.: Мир, 1987. 470 с.
14. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб: Изд-во СПб ун-та, 2002. 244 с.
15. Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез С-3 и С-4 растений: механизмы и регуляция. М.: Мир, 1986. 598 с.
16. Epstein E., Bloom A.J. Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. Sinauer Associates, Inc. Publishers.Sunderland, Massachusetts, 2005. 400 p.
17. Ottoline Leyser, Stephen Day. Mechanisms in Plant Development. Blackwell Science Ltd.; 1 edition. 2003. 241 pages.

## Дополнительная литература

1. Албертс Б., Брэй Д., Льюис Дж. И др. Молекулярная биология клетки. В 3-х томах. 2-ое изд., переработанное и дополненное. М., «Мир», 1994.
2. Алехина Н.Д., Кренделева Т.Е., Полесская О.Г. Взаимосвязь процесса усвоения азота и фотосинтеза в клетке листа С<sub>3</sub>-растений // Физиология растений, 1996, Т. 43, № 1, с.136-148
3. Иванов В.Б. Использование корней как тест-объектов для оценки биологического действия химических соединений. Физиология растений, 2011, Т. 58, № 6, с. 944–952.
4. Кузнецов Вл.В. Физиологические механизмы устойчивости и создание стресс-толерантных трансгенных растений. В кн. «Проблемы экспериментальной ботаники». Минск: Технология, 2009.
5. Медведев С.С. Кальциевая сигнальная система растений // Физиология растений, 2005, Т. 52, №2, с. 282-305
6. Медведев С.С. Электрофизиология растений. С.-Петербург, Изд-во С.-Петербургского Ун-та, 1998. 182 с.
7. Новикова Г.В., Мошков И.Е. Суперсемейство мономерных ГТФ-связывающих белков растений // Физиология растений, 2007, Т.54, № 6, с. 932–944
8. Ризниченко Г.Ю., Рубин Б.А. Математические модели продукционных процессов. М., Изд-во МГУ, 1993. 301 с.

9. Романов Г.А. Как цитокинины действуют на клетку // Физиология растений, 2009, Т. 56, № 2, с. 295-319
10. Романов Г.А. Открытие рецепторов и биосинтеза цитокининов: как это было// Физиология растений, 2011, Т. 58, № 4, с. 631–635.
11. Шугаев А.Г. Некоторые особенности структурной организации и окислительной активности дыхательной цепи митохондрий растения. // Успехи современной биологии, 1991, Т.111, № 2, с.178-189
12. Arango M., Gevaudant F., Oufattole M., Boutry M. The plasma membrane proton pump ATPase: the significance of gene subfamilies //Planta, 2003, v. 216, pp. 335-365
13. Broadley M., White P., Hammond J., Zelko I., Lux A. Zinc in plants // New Phytologist, 2007, v. 173, pp. 677-702
14. Cherel I. Regulation of K<sup>+</sup> channel activities in plants: from physiological to molecular aspects // Journal of Experimental Botany, 2004, v. 55, № 396, pp. 337-351
15. Cobbett C., Goldsbrough P. Phytochelatins and Metallothioneins: Roles in Heavy Metal Detoxification and Homeostasis // Annu. Rev. Plant Biol., 2002, v. 53, pp. 159 - 182
16. Foyer C., Noctor G. Redox Homeostasis and Antioxidant Signaling: A Metabolic Interface between Stress Perception and Physiological Responses // The Plant Cell, 2005, v. 17, pp.1866-1875
17. Haydon M., Cobbett C. Transporters of ligands for essential metal ions in plants // New Phytologist, 2007, v. 174, pp. 499-506
18. Komatsu S., Konishi H., Hashimoto M. The proteomics of plant cell membranes //Journal of Experimental Botany, 2007, v. 58, № 1, pp. 103-112
19. Kopriva S. Regulation of Sulfate assimilation in Arabidopsis and Beyond // Annals of Botany, 2006, v. 97, pp. 479-495
20. Li L., Tutone A., Drummond R., Gardenal R., Luan S. A Novel Family of Magnesium Transport Genes in Arabidopsis // The Plant Cell, 2001, v. 13, pp. 2761-2775
21. Nuhse T., Stensballe A., Jensen O., Peck S. Phosphoproteomics of the Arabidopsis Plasma Membrane and a New Phosphorylation Site Database // The Plant Cell, 2004, v. 16, pp. 2394-2405
22. Rouhier N., Lemaire S., Jacquot J. The Role of Glutathione in Photosynthetic Organisms: Emerging Function for Glutaredoxins and Glutathionylation // Annu. Rev. Plant Biol., 2008, v. 59, pp. 143-166
23. Yan X., Wu P., Ling H., Xu G., Xu F., Zhang Q. Plant Nutriomics in China: An Overview // Annals of Botany, 2006, v. 98, pp. 473-482

### **Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети «Интернет»**

Научная Электронная Библиотека <http://www.e-library.ru>

Зарубежные журналы и библиографические базы данных, доступные через Интернет

- Plant Molecular Biology <https://link.springer.com/journal/11103>
- Photosynthesis Research <https://link.springer.com/journal/11120>
- Annals of Botany <https://academic.oup.com/aob>
- Plant, Cell & Environment <https://onlinelibrary.wiley.com/journal/13653040>
- [www.ncbi.nlm.nih.gov/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/)
- [scholar.google.com](http://scholar.google.com)
- Plant Physiology 6ed. by L.Taiz&E.Zeiger. <http://6e.plantphys.net/>
- Видеолекции: Физиология растений. Часть 1, 2. <https://teach-in.ru/course/plant-physiology>

Перечень используемых информационных технологий, используемых при осуществлении образовательного процесса, включая программное обеспечение, информационные справочные системы (при необходимости): базы данных, информационно-справочные и поисковые системы Rambler, Yandex, Google, Current Contents, e-journals, PubMed, ScienceDirect, Агрикола и ВИНТИ.

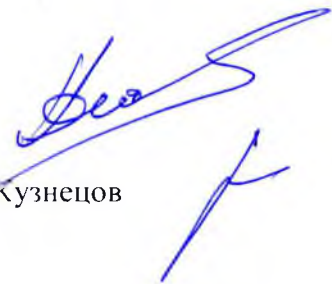
**Описание материально-технической базы.**

Кафедра физиологии растений биологического факультета МГУ располагает необходимым аудиторным фондом, компьютерами, проекторами и экранами, аудиоаппаратурой.

12. Язык преподавания: русский

13. Преподаватель (преподаватели): д.б.н. проф. А.М.Носов

д.б.н. проф., чл.-корр. РАН В. В. Кузнецов





**Оценочные средства для промежуточной аттестации по дисциплине (модулю) «СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ РАСТЕНИЙ» на основе карт компетенций выпускников**

РЕЗУЛЬТАТ ОБУЧЕНИЯ по дисциплине (модулю)	КРИТЕРИИ и ПОКАЗАТЕЛИ ОЦЕНИВАНИЯ РЕЗУЛЬТАТА ОБУЧЕНИЯ по дисциплине (модулю) баллы БРС					ОЦЕНОЧНЫЕ СРЕДСТВА
	1	2	3	4	5	
<b>Владеть:</b> навыками анализа методологических проблем, возникающих при решении исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код В1 (УК-1)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума
<b>Владеть:</b> навыками критического анализа и оценки современных научных достижений и результатов деятельности по решению исследовательских и практических задач, в том числе в междисциплинарных областях Код В2 (УК-1)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума
<b>Знать:</b> методы научно-исследовательской деятельности Код З1(УК-2)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума
<b>Владеть:</b> технологиями оценки результатов коллективной деятельности по решению научных и научно-образовательных задач, в том числе ведущейся на иностранном языке Код В2(УК-3)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума
<b>Знать:</b> стилистические особенности представления результатов научной деятельности в устной	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума

и письменной форме на государственном и иностранном языках Код 32(УК-4)						
<b>Владеть:</b> навыками анализа научных текстов на государственном и иностранном языках Код В1(УК-4)	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума
<b>Уметь:</b> собирать, отбирать и использовать необходимые данные и эффективно применять количественные методы их анализа	0	1-29	30-59	60-89	90-100	- индивидуальное собеседование, экзамен кандидатского минимума

### Фонды оценочных средств, необходимые для оценки результатов обучения

#### Примеры вопросов к промежуточному контролю (индивидуальное собеседование):

1. Роль физиологии растений в решении глобальных проблем.
2. Структура пластидного генома. Механизмы транскрипции пластидного генома.
3. Гормональная регуляция экспрессии хлоропластных генов. Молекулярные механизмы биогенеза хлоропластов.
4. Генная инженерия растений. Почему не созданы коммерческие сорта растений, устойчивые к абиотическим факторам.
5. Возможная стратегия создания трансгенных стресс-толерантных растений.
6. Трансгенные и транспластомные растения: получение и сравнительная характеристика. Технология редактирования геномов.
7. Фундаментальные основы возможного существования биологических, экологических и агротехнических рисков при коммерческом выращивании трансгенных растений и использовании полученных из них продуктов.
8. Сигнальные системы клетки. G-белки и рецепция этилена.
9. Внутриклеточные механизмы передачи (трансдукции) сигнала и вторичные мессенджеры. G-белки. Ионы кальция. Протеинкиназы. МАРК-каскад. Оксид азота (NO) как сигнальная молекула.
10. Рецепторы фитогормонов. Структура, общие принципы строения.
11. Рецепторы цитокининов: структура, функции, биологическая роль.
12. Структура симбиосомной мембраны и ее роль в биологической фиксации азота.
13. Современные представления и ядерно-цитоплазматических взаимоотношениях у растений.
14. Энергетика дыхания. Функционирование дыхательной цепи в стрессорных условиях. Альтернативная оксидаза и ее биологическая роль.
15. Альтернативная оксидаза и ее биологическая роль при стрессе у растений
16. Общие и специфические свойства ствольных клеток у растений и животных.
17. Сравнительный анализ механизмов устойчивости к солям тяжелых металлов растений гипераккумуляторов и исключателей.
18. Биологические технологии очистки загрязненных тяжелыми металлами территорий.

19. Современные технологии сохранения редких и исчезающих видов растений.
20. Роль микроРНК в регуляции гомеостаза ионов тяжелых металлов у растений.
21. Структура, эволюция и функции микроРНК в регуляции экспрессии генома у растений.
22. Генерация активных форм кислорода (АФК) в процессе дыхания.
23. Особенности строения растительной клетки.
24. Клеточная стенка. Общий принцип строения. Первичная и вторичная клеточная стенка.
25. Целлюлоза и сшивочные гликаны. Строение. Синтез. Функционирование. Различия у разных групп растений.
26. Пектины. Строение. Синтез. Функции.
27. Основные углеводы клеточной стенки. Химическое строение и физиологическое значение.
28. Белки клеточной стенки. Инкрустирующие и адкрустирующие клеточную стенку вещества. Их физиологическое значение.
29. Физиологические функции клеточной стенки.
30. Формирование клеточной стенки. Роль микротрубочек. Локализация и функционирование ферментов синтеза клеточной стенки.
31. Плазмалемма. Строение, Основные функции и особенности. Белковые и ферментные системы плазмалеммы
32. Роль различных ацилглицеридов для физических свойств и функционирования мембран растительной клетки. Десатуразы жирных кислот.
33. Тонoplast. Основные функции. Белковые и ферментные системы тонопласта.
34. Плазмодесмы. Строение и физиологические функции.
35. Вакуоли. Состав вакуолярного сока. Физиологические функции вакуолей. Литические и запасающие вакуоли. Происхождение вакуолей
36. Пластидная система растительной клетки. Типы пластид и их функции. Биогенез пластид.
37. Пластиды. Строение. Геном и белок-синтезирующая система пластид. Происхождения пластид.
38. Митохондрии. Строение. Геном и белок-синтезирующая система митохондрий. Отличия генома митохондрий растений.
39. Особенности ядерного генома растений. Взаимодействие ядерного, хлоропластного и митохондриального геномов у растений.
40. Хлорофиллы. Общие принципы организации молекулы. Основные этапы биосинтеза. Спектр поглощения хлорофиллов. Понятие о нативных формах. Энергетические переходы в молекуле хлорофилла. Белковые комплексы, содержащий хлорофилл. Миграция энергии. Окислительно-восстановительные реакции с участием хлорофилла. Продукция активных форм кислорода.
41. Каротиноиды. Общее представление о биосинтезе. Протекторная роль каротиноидов в фотосистемах. Виолаксантиновый цикл и его роль в регуляции распределения энергии. Защитная функция каротиноидов. Каротиноиды как предшественники АБК. Экологическая роль каротиноидов.
42. Продукция активных форм кислорода с участием возбужденного хлорофилла. Экологические факторы, способствующие образованию синглетного кислорода. Защитные механизмы. Роль виолаксантинового (ксантофиллового) цикла в регуляции распределения энергии квантов света.
43. Антенные комплексы. Подвижные и неподвижные комплексы. Фикобилисомы. Фикобилины как дополнительные ферменты фотосинтеза у водорослей и цианобактерий. Нативные формы хлорофиллов в антенных комплексах. Понятие о фотосинтетической единице. Факторы, влияющие на ассоциацию светособирающего комплекса с ФС II и ФС I.
44. Строение и функционирование ФС I. Ассоциация и диссоциация с подвижным светособирающим комплексом. Кооперация работы ФС I и ФС II. Локализация ФС I в мембране тилакоидов.

45. Строение и функционирование фотосистемы II. Водоокисляющий комплекс и реакции образования кислорода. Работа реакционного центра. Участие ФС II в нециклическом потоке  $e^-$ . Работа ФС II в циклическом режиме. Локализация ФС II и взаимодействие со светособирающим комплексом.
46. Нециклический, циклический и псевдоциклический транспорт электрона. Последовательность переносчиков. Цикл вокруг фотосистемы II. Реакция хлородыхания как регуляция редокс-статуса пула пластохинонов. Подвижные переносчики в составе компелксов. Одно- и двухэлектронные переносчики.
47. Взаимосвязь между фотосинтетической функцией и ультраструктурой хлоропластов. Локализация белковых комплексов на мембранах тилакоидов (ССК, ФСII, ФСI, цитохром-b/f-комплекс, АТФ-синтаза). Переключение с нециклического на циклический поток электронов по ЭТЦ фотосинтеза и связанное с ним изменение локализации комплексов.
48. Фиксация  $CO_2$  в растительной клетке. Сравнительная характеристика основных карбоксилаз клетке: RubisCO и ФЕП-карбоксилазы. Роль карбоангидразы в фиксации  $CO_2$ . Механизм концентрирования  $CO_2$  у C-4 – растений. Регуляторные функции углекислоты в реакции открывания/закрывания устьиц, активация темновых и световых реакций фотосинтеза.
49. Восстановительный пентозофосфатный путь (цикл Кальвина). Основные этапы и биохимические реакции, входящий в цикл. Характеристика RubisCO как ключевого фермента. Регуляция активности ферментов цикла Кальвина. Связь цикла со световыми реакциями фотосинтеза. Экспорт метаболитов цикла Кальвина из хлоропласта в цитозоль. Челночные механизмы.
50. Взаимозависимость световой и темновой фазы фотосинтеза. Регуляция цикла Кальвина. Участие тиоредоксиновой системы, концентрации  $Mg^{2+}$ , pH. Специфика активации и инактивации RubisCO. Участие ядерного и хлоропластного генома в биосинтезе RubisCO.
51. Фотодыхание. Ключевая реакция, запускающая процесс фотодыхания. Экологические условия, повышающие интенсивность фотодыхания. Биохимия превращений веществ при фотодыхании. Интеграция метаболизма хлоропластов, митохондрий и пероксисом. Связь фотодыхания с другими процессами: метаболизмом серы и азота. Понятие об углекислотном компенсационном пункте фотосинтеза. Сравнение углекислотного компенсационного пункта у C<sub>3</sub> и C<sub>4</sub> растений.
52. Экологическая роль C-4 фотосинтеза. Химизм первичных процессов ассимиляции углекислоты. Обмен метаболитами между клетками мезофилла и обкладки на примере НАДФ-зависимого МДГ-пути C-4 фотосинтеза.
53. C-4 фотосинтез. ФЕП-карбоксилаза как основной фермент. Анатомические особенности C-4 растений. Многообразие путей декарбоксилирования при C-4 фотосинтезе. Три варианта цикла. Адаптивное экологическое значение C-4 фотосинтеза.
54. Разнообразие типов декарбоксилирования при C-4 фотосинтезе: НАДФ-зависимый и НАДФ-зависимый МДГ и ФЕП-карбоксикиназный варианты C-4. Связь типа декарбоксилирования с ультраструктурой хлоропластов, анатомическими и цитологическими особенностями листьев.
55. САМ-метаболизм. Основные особенности САМ-растений. Суточная динамика процессов фиксации и восстановления  $CO_2$  у САМ-растений. Экологическое значение САМ-метаболизма.
56. Адаптивное экологическое значение САМ-метаболизма. Суточная динамика фотосинтетических процессов и их компартиментация. Три варианта декарбоксилирования при САМ-метаболизме. Облигатные и факультативные САМ-растения.
57. Гликолиз. Общий химизм реакций. Особенности гликолиза у растений. Регуляция. Роль фруктозо-2,6-бисфосфата как сигнальной молекулы, регулирующей отношение между гексозами и триозами. Молочнокислое и спиртовое брожение. Связь гликолиза с другими процессами: C-4, САМ, окислительным пентозофосфатным циклом, циклом Кребса, циклом Кальвина. Обращение реакций гликолиза (глюконеогенез) у растений.

58. Цикл Кребса. Последовательность реакций. Пируватдегидрогеназный комплекс. Связь цикла Кребса с САМ, метаболизмом азота, гликолизом. Взаимодействие цикла Кребса и ЭТЦ митохондрий.
59. Мобилизация запасных нейтральных липидов при прорастании семян. Биохимическое взаимодействие олеосом, глиоксисом и митохондрий. Гидролиз триглицеридов,  $\beta$ -окисление жирных кислот, глиоксилатный цикл и глюконеогенез. Связь с процессами электронного транспорта на мембранах митохондрий и с циклом трикарбоновых кислот (цикл Кребса).
60. Электрон-транспортная цепь митохондрий. Особенности растительных митохондрий: альтернативные дегидрогеназы, альтернативная оксидаза. Комплексы I, II, III и IV. Синтез АТФ на мембране митохондрий. Эффективность переноса протонов через мембрану в зависимости от альтернативных путей передачи электрона.
61. Альтернативная оксидаза митохондрий. Экологическая роль для привлечения опылителей у ароидных. Механизмы регуляции активности, защитная функция альтернативной оксидазы.
62. Сравнение окислительного и восстановительного пентозофосфатного пути. Общие черты и особенности. Связь пентозофосфатных циклов с метаболическими процессами: синтезом фенольных соединений, полимеров клеточной стенки, нуклеиновых кислот. Роль окислительного и восстановительного пентозофосфатного пути как источника восстановительных эквивалентов.
63. Сравнение Q-цикла фотосинтеза и дыхания. Стехиометрия переноса протонов через мембрану. Особенности FeS-центра Риске. Локализация компонентов Q-цикла в мембране. Изображение Q цикла в Z-схеме и в схеме редокс-потенциалов при дыхании.
64. Преобразование энергии протонного градиента ( $\Delta\mu\text{H}^+$ ) в энергию химических связей (АТФ) на внутренней мембране хлоропластов и митохондрий. Строение АТФ-синтазного комплекса и механизм его работы. Особенности регуляции синтеза АТФ в хлоропластах.
65. Понятие о доступных формах азота. Поглощение нитрата: метаболический, транспортный и запасной пул. Нитрат-редуктаза: строение, принципы работы, регуляция активности. Нитрит-редуктаза. Локализация, источник восстановительных эквивалентов. Распределение активности нитрат- и нитрит-редуктазы по органам растений. Изоформы ферментов.
66. Понятие о пулах нитрата в растительной клетке. Особенности восстановления нитрата у разных растений. Нитрат как регуляторная молекула. Связь процесса ассимиляции нитрата со световой фазой фотосинтеза, циклом трикарбоновых кислот (цикл Кребса), C-4 метаболизмом.
67. Вовлечение иона аммония в метаболизм. Глутаминсинтетаза (ГС), глутамин:оксоглутаратаминотрансфераза (ГОГАТ), глутаматдегидрогеназа (ГДГ). Особенности метаболических путей аммония в хлоропласте, цитоплазме, митохондриях. Превращение кетокислот в аминокислоты. Связь метаболизма азота с основными метаболическими путями: гликолизом, циклом Кребса, циклом Карпилова-Хэтча-Слэка, фотодыханием.
68. Симбиотическая фиксация азота. Виды бактерий, способных вступать в симбиоз. Факторы нодуляции (на примере бобовых). Этапы колонизации корней бобовых симбиотическими бактериями. Нитрогеназа – основной фермент, фиксирующий атмосферный азот. Принцип строения, особенности работы. Роль лег-гемоглобина в функционировании клубенька.
69. Значение соединений серы для растений. Коферменты, содержащие серу. Регуляторная роль соединений серы. Тиоредоксиновая система. Глутатион и его производные. Защита от ионов тяжелых металлов. Вторичные метаболиты, содержащие серу, и их экологическая роль.
70. Поступление сульфата в клетку с использованием вторично-активного транспорта. Ассимиляция серы. Компартиментация основных процессов метаболизма серы. Реакции сульфатирования. Дальнейшее восстановление сульфата, сульфита и образование цистеина.
71. Многообразие органических соединений, содержащих серу. Поглощение сульфата и его вовлечение в метаболизм. Сульфатирование и восстановление до сульфида. Синтез цистеина, глутатиона, фитохелатина. Роль серы в поддержании редокс-

- статуса клетки и в защите от окислительного стресса. Регуляции активности ферментов за счёт окисления/восстановления остатков цистеина. Примеры ферментов, регулируемых тиоредоксиновой системой.
72. Основные принципы генерации, потенциала на плазмалемме и тонопласте.  $H^+$  АТФазы р- и V-типа,  $H^+$ -пирофосфатаза.  $Ca^{2+}$ -АТФаза. Понятие о первично- и вторично-активном переносе ионов. Примеры помп, антипортеров, симпортеров. Пассивный транспорт через каналы и переносчики. Регуляция мембранного потенциала.
  73. Поступление  $K^+$  в растительную клетку. Физико-химические закономерности поступления ионов. Понятие о кажущемся свободном пространстве апопласта. Доннановский и диффузионный потенциал. Многообразие каналов и переносчиков, переносящих калий.
  74. Особенности поглощения железа из почвы: две стратегии поглощения. Роль соединений железа как редокс-кофакторов электрон-транспортных цепей. Ферменты, содержащие железо. Участие железа в восстановлении соединений азота и серы. Лег-гемоглобин – уникальное соединение, участвующее в переносе молекулярного кислорода.
  75. Уникальность систем транспорта  $Ca^{2+}$  в растительных клетках. Системы пассивного, первично- и вторично-активного транспорта  $Ca^{2+}$ . Динамика изменения концентрации  $Ca^{2+}$  в цитозоле: всплески (spikes), осцилляции и волны. Примеры процессов, сопровождающихся изменением концентрации кальция. Понятие о «кальциевом росчерке» (signature) при передаче сигнала.
  76.  $Ca^{2+}$  как вторичный мессенджер. Многообразие систем трансмембранного активного и пассивного транспорта  $Ca^{2+}$ . Временные и пространственные особенности  $Ca^{2+}$ -сигнала. Кальмодулины и другие белки, содержащие EF-«руки» (EF-hand),  $Ca^{2+}$ -зависимые протеинкиназы, их роль в передаче сигналов. Основные депо кальция. Связь  $Ca^{2+}$  с различными системами вторичных мессенджеров. Клеточная стенка и цитоскелет как участники передачи  $Ca^{2+}$ -сигнала.
  77. Фосфор. Органические соединения, содержащие фосфор. Роль фосфора в энергетике клетки и редокс-реакциях. Сигнальная роль фосфатсодержащих вторичных мессенджеров. Каскады фосфорилирования. Протеинкиназы и протеинфосфатазы. Роль 14-3-3 белков в регуляции активности ферментов. Пирофосфат как источник энергии. Роль фосфора в транспортных и метаболических процессах, челночных механизмах транспорта. Поддержание рН в клетке.
  78. Микроэлементы и их физиологическая роль в растительной клетке.
  79. Активный и пассивный транспорт ионов. Ионные каналы и насосы. Общая характеристика.
  80. Ион-транспортные системы плазмалеммы и тонопласта. Роль электрохимического градиента протонов в транспорте различных ионов
  81. Поглощение ионов в корне. Радиальный транспорт ионов в корне. Роль эндодермы.
  82. Загрузка ксилемы. Транспорт ионов и органических веществ по ксилеме.
  83. Загрузка флоэмы. Транспорт ионов и органических веществ по флоэме.
  84. Физико-химические законы поглощения и транспорта воды. Активность воды, химический потенциал воды, водный потенциал.
  85. Водный потенциал клетки и его составляющие.
  86. Водный обмен клетки. Аквапорины, их структура, принцип работы и регуляция активности.
  87. Поглощение воды в корне. Радиальный транспорт воды.
  88. Корневое давление. Возможный механизм возникновения корневого давления.
  89. Транспирация и верхний концевой двигатель.
  90. Транспорт воды по ксилеме и его механизмы
  91. Транспорт воды по флоэме и его механизмы.
  92. Экология водного обмена растений
  93. Культуры клеток растений – уникальная биологическая система

94. Вторичный метаболизм высших растений
95. Общие закономерности роста растений
96. Жизненный цикл высших растений
97. Механизмы морфогенеза растений
98. Передача сигнала от рецепторов к мишеням. Основные типы рецепторов. Примеры систем вторичных мессенджеров. Двухкомпонентные киназы и каскады фосфорилирования, MAP-киназы. Гетеротримерные G-белки. Мембранные липиды как источник вторичных мессенджеров. Факторы транскрипции, регуляторные элементы в промоторах генов.
99. Ауксин. История открытия. Биосинтез, депонирование и необратимое окисление. Транспорт ауксина через клетку. Основные физиологические эффекты. Роль ауксина в регуляции. Гербицидные свойства аналогов ауксина.
100. Явление фототропизма. Высоко- и низкоэнергетический ответ. Фототропины: строение фоторецептора, роль в запуске реакции фототропического изгиба. Ауксин как молекула-медиатор ответа.
101. Геотропизм. Методы исследования. Первичная реакция растения на ускорение масс. Распределение гравичувствительных зон по растению. Участие внутриклеточных структур в развитии геотропического изгиба. Роль ауксинов в явлении геотропизма.
102. Цитокинины. История открытия. Биосинтез. Активные и неактивные формы цитокининов. Основные физиологические эффекты. Взаимодействие ауксинов и цитокининов в различных физиологических реакциях.
103. Фитопатогенные организмы как продуценты растительных гормонов. *Agrobacterium* – специализированные паразиты растений. Молекулярный механизм взаимодействия растений и агробактерий. Трансформация. Трансгенные растения. Основные проекты, связанные с трансгенными растениями.
104. Гиббереллины, история открытия. Биосинтез. Многообразие гиббереллинов, активные и неактивные формы. Регуляция уровня гиббереллинов в растении. Основные физиологические эффекты гиббереллинов. Мобилизация запаса питательных веществ в зерновках злаков. Роль GA в регуляции цветения. Брассиностероиды как синергисты GA и ауксинов.
105. Абсцизовая кислота. Особенности биосинтеза. Использование мутантов для исследования путей биосинтеза АБК. Основные физиологические эффекты. Регуляция работы устьиц абсцизовой кислотой. АБК как регулятор состояния покоя. Адаптации к стрессу, опосредованные АБК.
106. Этилен. Особенности биосинтеза и рецепции. Тройной ответ проростков на этилен. Роль этилена в созревании плодов и в листопаде. Физиологические ответы растения, связанные с поранением и нападением патогенов и травоядных. Этилен как регулятор цветения. Практическое использование эффектов этилена.
107. Жасмонаты, салицилат, оксипирины, олигосахарины и короткие пептиды, их роль в ответе растений при патогенезе. PR – белки. Понятие об элиситоре, концепция «ген – на – ген» в вертикальной устойчивости. Горизонтальная устойчивость. Роль активных форм кислорода, фитоалексинов и программированной гибели клеток в иммунитете растения.
108. Фоторецепторы растений: фототропины, криптохромы и фитохромы. Хромофорные группировки и основные принципы передачи сигнала. Фитохромы А и В, различие в спектрах поглощения и физиологических реакциях. Реакции на сверхнизкую, низкую и высокую освещённость. К – ДК переходы при поглощении света фитохромами.
109. Значение фотопериодических физиологических реакций в адаптации растений к климатическим условиям. Деление растений на группы в зависимости от реакции на фотопериод. Восприятие фотопериодического сигнала. Опыты Чайлахяна. Понятие о биологических часах. Эффект прерывания ночи. Гормональная теория цветения: понятие о флоригене. Молекулярные основы перехода к цветению.

110. Фотоморфогенез. Деэтиоляция. Использование мутантов для изучения молекулярных основ деэтиоляции. Синдром избегания тени. Светозависимое прорастание семян. Фототропизм. Рецепторы, играющие главную роль в реакциях фотоморфогенеза.
111. Термопериодизм. Явления яровизации. Восприятие температурного сигнала. Опыты Чайлахяна. Стресс-периодизм.
112. Циркадные процессы в растениях. Понятие о внутренних биологических часах. «Подстройка» внутренних часов по внешним ритмам. Молекулярные механизмы восприятия фотопериода, и физиологические реакции, находящиеся под их контролем.
113. Эмбриональное развитие растений.
114. Прорастание семян. Регуляция вегетативного роста растений. Рост побеговой системы.
115. Регуляция генеративного развития растений.
116. Проявления пола у растений.
117. Использование трансгенных растений для изучения регуляции роста и развития.
118. Стресс, адаптация, акклимация - общая характеристика явлений Ответные реакции растений на действие стрессоров. Специфические и неспецифические реакции.
119. Водный дефицит. Адаптация растений к водному дефициту и проблемы засухоустойчивости. Особенности протекания физиологических процессов растений в условиях засухи.
120. Молекулярные механизмы адаптации растений к условиям водного дефицита. Сигналинг в условиях засухи – сигналы межорганного уровня действия гидравлической и гормональной природы. Пути создания трансгенных засухоустойчивых растений.
121. Солеустойчивость растений. Галофиты и механизмы их эволюционных адаптаций к засолению. Влияние избыточного засоления на протекание физиологических процессов у гликофитов.
122. Клеточные и молекулярные механизмы солеустойчивости растений.
123. Устойчивость растений к высоким температурам: физиологические и эволюционные адаптации. Белки теплового шока и выживание растений. Специфичность синтеза белков теплового шока в ответ на действие повреждающих факторов различной природы.
124. Белки теплового шока как молекулярные шапероны. Биологические функции молекулярных шаперонов. Гены белков теплового шока и создание термотолерантных трансгенных растений.
125. Общие представления о холодо- и морозоустойчивости растений. Механизмы регуляции водно-осмотического статуса растений при низких положительных и отрицательных температурах.
126. Белки холодового стресса и их биологическая роль. Регуляция адаптационного процесса в условиях холода. Пути создания трансгенных холодоустойчивых растений.
127. Активные формы кислорода. Механизмы их образования. Вклад фотосинтетической и дыхательной ЭТЦ в генерацию супероксидного радикала.
128. Механизмы защиты растений от избытка АФК.
129. Аноксия и гипоксия.
130. Токсичность тяжелых металлов для растений их накопление в тканях. Механизмы защиты.
131. Фитоиммунитет. Механизмы защиты растений от патогенных микроорганизмов и грибов. Конститутивная, полуиндуцибельная и индуцибельная защита. Понятие об элиситоре. Роль ферментов, фитогормонов, вторичных метаболитов и активных форм кислорода в реакциях иммунитета.



132. Донорно-акцепторные взаимодействия как основа эндогенной регуляции фотосинтеза в системе растительного организма. Механизм эндогенной регуляции в системе растения: потоки углерода, используемые на синтез различных соединений и их распределение по тканям и органам.
133. Теория фотосинтетической продуктивности. Пути повышения эффективности использования солнечной энергии при фотосинтезе.
134. Донорно-акцепторные отношения, реутилизация и круговорот минеральных элементов в растении.
135. Распределение веществ по органам и компартментация процессов и соединений в клетке и тканях как система пространственной и временной организации биохимических и физиологических процессов и способ регуляции их согласованного взаимодействия и интеграций.
136. Системы регуляции и их иерархия в растении.
137. Трофическая, гормональная и электрофизиологическая регуляция. Понятие «запрос» и предполагаемые механизмы передачи сигнала. Донорно-акцепторные отношения.
138. Регуляция процессов на клеточном уровне. Метаболитная регуляция и механизм контроля протекания процесса по принципу отрицательной (положительной) связи конечными продуктами.
139. Механизмы передачи сигналов в клетке. Восприятие воздействий и сигнальных молекул. Типы рецепторов. Роль плазмалеммы в восприятии сигналов.
140. Передача сигнала. Непосредственное взаимодействие рецепторов с мессенджерами, передающими сигнал: гетеротримерные G-белки, аденилат-циклаза, гуанилат-циклаза, фосфолипазы А, С и D, НАДФН-оксидаза, NO-синтаза, MAP-киназный каскад.
141. Низкомолекулярные вторичные мессенджеры передачи сигнала.
142. Участие кальция в передаче сигнала. Кальциевые спайки, осцилляции и волны. Понятие о «кальциевом росчерке» (signature) сигнала. Роль кальмодулина и  $Ca^{2+}$ -САРМ комплекса в формировании ответной реакции. Другие белки, содержащие кальций-связывающие домены (EF-«руки» или EF-hand).
143. Протеинкиназы, значение реакции фосфорилирования/дефосфорилирования в регуляции активности ферментов. Кальций- и кальмодулинзависимые протеинкиназы. Специфика передачи и формирования ответа на определенный стимул.
144. Внутрядерные рецепторы. Рецепторы, работающие в составе убиквитин-лигазного комплекса. Роль убиквитинирования в протеосомной деградации белков-репрессоров. Активация транскрипционных комплексов при действии гормональных стимулов на внутрядерные рецепторы.
145. Понятие о факторах транскрипции (*транс*-факторах) и *цис*-регуляторных элементах в промоторных участках генов. Энхансеры и сайленсеры. Основные семейства факторов транскрипции.

## ПРОГРАММА

кандидатского минимума по специальности «**ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ**» 03.01.05

### **Введение. Общая характеристика физиологии растений**

Объекты биохимии и физиологии растений – эукариотические фототрофные организмы. Уникальные особенности растительного организма: фото- и автотрофность. Автотрофность в отношении усвоения минеральных элементов. Специфика обмена зеленых растений по сравнению с другими организмами. Космическая роль зеленого растения. Значение фотоавтотрофов в создании и поддержании газового состава атмосферы, водного, почвенного и климатического режима на планете.

Организация и координация функциональных систем зеленого растения. Физико-химический, экологический и эволюционный аспекты.

Методологические основы исследований в биохимии и физиологии растений. Специфические методы биохимии и физиологии растений. Сочетание различных уровней исследования (субклеточный, клеточный, организменный, биоценотический) в биохимии и физиологии растений.

Физиология и биохимия растений – теоретическая основа растениеводства и новых отраслей биотехнологии.

## **I. Основные компоненты растительного организма и их функции**

### 1. Углеводы

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

### 2. Липиды

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

### 3. Аминокислоты и белки

Структура и ионные свойства аминокислот. Протеиногенные аминокислоты. Синтез аминокислот. Реакции переаминирования. Ключевая роль глутаминовой кислоты в метаболизме аминокислот. Семейства аминокислот, образующиеся из пирувата, оксалоацетата, 2-оксоглутарата, шикимата и продуктов цикла Кальвина. Функции свободных аминокислот и аминокислот в составе белковых молекул.

Реакции дезаминирования и декарбоксилирования аминокислот. Аминокислоты как субстраты синтеза других азотсодержащих соединений. Небелковые аминокислоты растений.

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

#### 4. Нуклеотиды и нуклеиновые кислоты

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

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

#### 5. Вещества специализированного обмена растений (вторичные метаболиты)

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

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

*Изопреноиды* (терпеноиды). Основные группы изопреноидов (моно-, сескви-, ди-, три- и тетратерпеноиды, полимерные изопреноиды).

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

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

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

#### 6. Ферменты и механизмы их действия

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

## II. Растительная клетка

Структурно-функциональная организация растительной клетки. Принципиальные отличия растительной клетки от животной. Теория симбиотического происхождения растительной клетки (симбиогенез).

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

**Пластидная система.** Типы пластид, особенности строения, онтогенез. Геном пластид. Прокариотические черты и копияность пластидного генома. Полицистронный тип репликации пластидных генов. Мозаичная структура пластидных генов. Созревание пластидной РНК, сплайсинг и редактирование транскриптов. Стабильность пластидной РНК. Синтез белка в пластидах и его регуляция светом. РНК-полимеразы пластид, пластидные рибосомы. Двойное кодирование большинства компонентов фотосинтетического аппарата: ФCI, ФCII, цитохром-b<sub>6</sub>/f-комплекса, АТФ-синтазы, пластидной НАД-Н-дегидрогеназы, Рубиско. Транспорт в пластиды белков, кодируемых ядерным геномом. Размножение и наследование пластид.

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

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

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

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

**Плазмалемма.** Особенности строения плазмалеммы. Транспортные системы плазмалеммы, протонная энергетика транспортных систем, H<sup>+</sup>-АТФ-аза Р-типа.

**Тонопласт.** Особенности строения тонопласта. Транспортные системы тонопласта. H<sup>+</sup>-АТФ-аза V-типа, пирофосфатаза.

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

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

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

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

**Клеточная стенка.** Углеводные компоненты клеточной стенки. Целлюлоза, сшивочные гликаны, пектины. Каллоза. Структурные белки клеточной стенки: белки, обогащенные гидроксипролином (HRGPs), пролином (PRPs), глицином (GRPs), арабиногалактановые белки (AGPs). Функциональные белки КС: экспансины, пектинметилэстеразы, трансгликозилазы и другие ферменты. Первичная и вторичная клеточная стенка. Лигнины, воска, кутин, суберин. Плазмодесмы (ПД), их строение. Количество плазмодесм на разных участках клеточной стенки и в разных тканях. Транспорт веществ по плазмодесмам. Два типа строения клеточной стенки у покрытосеменных растений. Образование клеточной стенки. Биосинтез микрофибрилл целлюлозы и их самосборка. Роль аппарата Гольджи в биосинтезе элементов матрикса. Функции КС: каркасная, защитная, транспортная, регуляторная, сигнальная. Олигосахарины.

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

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

### III. Биоэнергетика растений

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

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

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

Уникальность энергетических процессов растений: кооперация фотосинтеза и дыхания.

## 1. Фотосинтез

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

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

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

Хлорофиллы. Элементы структуры молекулы хлорофилла, ответственные за функцию поглощения, запасаения и преобразования энергии в процессе фотосинтеза. Механизм поглощения и испускания света молекулой; спектры поглощения. Электронно-возбужденные состояния хлорофиллов, пути их дезактивации. Преобразования электромагнитной энергии в редокс-энергию; обратимые окислительно-восстановительные превращения хлорофиллов. Этапы биосинтеза хлорофиллов и их регуляция.

Фикобилины. Структура, функции и синтез.

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

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

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

Электрон-транспортная цепь фотосинтеза. Представления о совместном функционировании двух фотосистем. Компоненты ЭТЦ и последовательность переноса электрона по цепи (Z-схема). Нециклический, циклический, и псевдоциклический транспорт электронов. Пространственная организация ЭТЦ в тилакоидных мембранах. Локализация функциональных комплексов в гранальных и стромальных мембранах тилакоидов. Строение и функции ФС II. Организация в тилакоидной мембране и функционирование реакционного центра ФС II. Система фотоокисления воды и образования кислорода при фотосинтезе. Строение и функции ФС I. Структура и функции цитохром-b<sub>6</sub>/f-комплекса, Q-цикл. Подвижные переносчики ЭТЦ хлоропластов. Образование трансмембранного протонного градиента в процессе транспорта электронов. Энергетическая и регуляторная роль электрохимического градиента протонов в хлоропластах.

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

Фотосинтетическое фосфорилирование. Основные типы, их физиологическое значение, механизмы регуляции. Механизмы энергетического сопряжения транспорта электронов и синтеза АТФ. Сопрягающие факторы фотофосфорилирования, их функции, структура, механизм действия. Механизм работы каталитических центров CF<sub>1</sub>. Регуляция работы АТФ-синтазного комплекса хлоропластов.

Ассимиляция углерода при фотосинтезе. Использование продуктов световой стадии для ассимиляции углекислоты. С3-путь фотосинтеза. Рубиско: содержание фермента, структура, функции, регуляция. Цикл Кальвина, основные ферменты и механизмы регуляции цикла. Фотодыхание. С4-путь фотосинтеза. ФЕП-карбоксилаза, ее характеристика, локализация, регуляция. Цикл Хэтча-Слэка-Карпилова, его функциональное значение, механизмы регуляции. Организация процесса ассимиляции в клетках мезофилла и обкладки: особенности строения хлоропластов и реакций фотосинтеза. Обмен соединениями между мезофильными клетками и клетками обкладки. Разнообразие типов декарбоксилирования при С4-фотосинтезе. Связь типа декарбоксилирования с ультраструктурой хлоропластов, анатомическими и цитологическими особенностями листьев. Характеристика групп С4-растений. Фотосинтез у САМ-растений: особенности организации процесса запасания энергии и фиксации углекислоты во времени, регуляция, экологическое значение. Возможности переключения углеродного метаболизма.

Ассимиляция углекислоты в листе. Действие внешних факторов (интенсивность и качество света, фотопериод, концентрация  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ , температура и др.) на фотосинтез. Различие в кривых зависимости скорости ассимиляции от концентрации  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  в газовой среде у С3- и С4-растений. Квантовый выход фотосинтеза. Транспорт  $\text{CO}_2$  к местам фиксации, роль карбоангидразы. Устьичная и клеточная проводимость для  $\text{CO}_2$  в зависимости от внешних факторов и возраста листа.

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

## 2. Дыхание

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

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

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

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

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

Дыхательная электронтранспортная цепь. Основные компоненты, способы регистрации редокс-состояний. Структура и функции комплексов ЭТЦ дыхания: НАДН-дегидрогеназный комплекс. Сукцинатдегидрогеназный комплекс. Цитохром-b/c-комплекс. Цитохромоксидазный комплекс. Механизм образования трансмембранного протонного градиента в процессе электронного транспорта. Особенности ЭТЦ дыхания растений. Альтернативные НАДН-дегидрогеназы - локализация в мембранах и функции. Альтернативная оксидаза: структура, функции, принципы регуляции. Альтернативный путь переноса электронов в дыхательной цепи растений и его физиологическое значение. Ингибиторы электронного транспорта и ингибиторный анализ при изучении дыхательной активности растительных митохондрий.

Окислительное фосфорилирование. Энергизация мембран при функционировании ЭТЦ дыхания. АТФ-синтаза митохондрий. Структура, локализация, пространственная организация. Современные представления о механизме синтеза АТФ. Регуляция электронного транспорта в дыхательной цепи. Дыхательный контроль. Понятие о разобщителях. Энергетическая эффективность дыхания. Челночные системы выноса АТФ и транспорт метаболитов через мембраны митохондрий.

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

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

#### **IV. Водный обмен растений**

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

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

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

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



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

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

## V. Минеральное питание

Минеральное питание, как направление в науке «Физиология растений». Новые подходы в изучении минерального питания растений: транспортные белки клеточных мембран (протеомика) и их регуляция (фосфопротеомика); системы, включенные в утилизацию растениями элементов минерального питания (нутриомика); использование новых методов одновременной оценки количественного состава минеральных элементов (МЭ) в тканях и органах растения (иономика). Автотрофность растения как первичного продуцента, поглощать из среды и усваивать все необходимые организмам элементы минерального питания. Содержание и соотношение МЭ в почве и растениях, концентрирование элементов в тканях растения, генотипическая вариабельность в потребностях и накоплении МЭ у растений. Функциональная классификация элементов минерального питания.

Корень как орган поглощения минеральных элементов, специфических синтезов с их участием и перемещение МЭ в надземные органы. Рост корня как основа поступления МЭ. Значение зон роста корня в этом процессе. Система взаимодействия «корень-почва». Доступность элементов среды и ионный сигналинг, запускающий программы фенотипических изменений в росте и архитектуре корневой системы. Роль микоризы.

Поглощение ионов и их передвижение в корнях. Клеточная стенка (КС) как фаза для движения ионов. Изменение свойств внеклеточного матрикса в онтогенезе и в зависимости от внешних условий. Кальций, бор и кремний, как составляющие структуры КС. Понятие свободного пространства (СП): водное и доннановское СП, оценка их размеров. Механизмы поступления ионов в СП и значение этого этапа поглощения. Транспорт ионов через мембраны; движущие силы переноса ионов. Пассивный и активный транспорт ионов. Уравнение Нернста, его использование для оценки энергезависимости транспорта ионов.

Градиент электрохимического потенциала ионов водорода – энергетическая основа активного переноса ионов через плазмалемму. Различия энергетики активного транспорта ионов растительной и животной клетки. Н-АТФаза плазмалеммы, ее структура, функционирование и регуляция активности. Значение генных субсемейств, Н-АТФаз; локализация экспрессии генов в разных органах, вторичный активный транспорт ионов. Белки – переносчики ионов (портеры). Кинетический подход и теория переносчиков. Уравнение Михаэлиса-Ментен; использование  $V_{max}$  и  $K_m$  для характеристики транспортных систем высокого и низкого сродства, действующих в зависимости от концентрации ионов в наружном растворе. Катионные и анионные каналы растений; общая характеристика их структуры, функционирование и регуляции, использование метода пэтч-кламп для оценки свойств каналов. Особенности транспортных систем мембран вакуоли и ЭР. Н-АТФаза V-типа, пирофосфатаза. Компартиментация ионов в клетке.

Модели поступления ионов в корень. Апопластный и симпластный путь транспорта МЭ в ксилему. Роль плазмодесм и ЭР. Взаимодействие и регуляция систем транспорта из среды в корень и загрузки ксилемы. Специфика радиального транспорта разных минеральных элементов. Синтетическая функция корня. Связь поступления и превращения ионов с процессами дыхания. Системная и локальная регуляция поглощения ионов корнями интактного растения; экспрессия генов и синтез белков – транспортеров высокого и низкого сродства.

## 1. Роль макроэлементов

Азот. Особенности азотного обмена растений. Минеральные формы азота, используемые растениями. Физиологические особенности поступления и включения в обмен аммонийного и нитратного азота. Характеристика систем транспорта нитрата и аммония. Видовая специфика усвоения разных форм азота. Токсичность аммония. Симбиотическая фиксация молекулярного азота, механизмы восстановления, источники энергии и восстановители. Характеристика и функционирование нитрогеназы.

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

Альтернативные пути усвоения аммонийного азота: локализация реакций в клетке и характеристика ферментов (глутаматдегидрогеназы, глутаминсинтетазы, глутаматсинтазы, аспартатаминотрансфераз). Ассимиляция азота в хлоропласте, связь с фотосинтезом. Пути усвоения восстановленного азота у бобовых. Глутамин и регуляция систем транспорта азота в корнях. Глутамат – центроболит азотного обмена растения и сигнальная молекула.

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

Сера. Поступление серы в растение. Восстановление и усвоение серы; регуляция процесса ассимиляции. Основные соединения серы в клетке. Роль сульфгидрильной и дисульфидной серы в структурной конформации белков и ферментной активности. Серусодержащие ферменты и их функции. Редокс-гомеостатирование и антиоксидантные системы клеток. Глутатион, тиоредоксин, фитохелатины, их функции у растений. Органические соединения окисленной серы.

Фосфор. Особенности поступления фосфора и транспорта его соединений в растения. Формы минерального фосфора в тканях, их содержание и функции. Основные органические фосфорсодержащие компоненты клетки, их роль. Трифосфоинозитол как вторичный мессенджер. Запасные формы фосфора. Протеин киназы / фосфатазы (ПКазы/ПФФазы) растений и контроль активности транспортеров и ферментов через обратимое фосфорилирование / дефосфорилирование. 14.3.3 белки. Участие ПКаз/ПФФаз в  $Ca^{2+}$  сигналинге.

Калий. Содержание и распределение калия в клетке, тканях и органах растения; его циркуляция и реутилизация. Системы транспорта  $K^+$ : семейство транспортеров КТ/КУР/НАК и семейства  $K^+$ -каналов входа и выхода. Молекулярные механизмы регуляции транспорта калия у высших растений. Функции транспортных систем калия. Роль  $K^+$  в поддержании потенциала на мембранах. Калий и гомеостаз внутриклеточной и тканевой среды (ионный баланс, рН, осморегуляция, гидратация и конформация макромолекул). Калий и регуляция ферментных систем. Значение транспорта калия в механизме устьичных движений.

Кальций. Накопление, формы соединений, особенности поступления и перемещения  $Ca^{2+}$  по растению. Концентрация и распределение кальция в структурах клетки. Роль кальция в клеточной стенке.  $Ca^{2+}$  сигналинг в клетках растений. Характеристика мембранных систем транспорта  $Ca^{2+}$  и  $Ca^{2+}$ -АТФаза; особенности их регуляции и роль в формировании  $Ca^{2+}$  сигнала. Значение системы  $Ca^{2+}$  сигнализации в регуляции физиологических процессов и ответных реакций растения на воздействия разного рода (стимула).

Магний. Содержание соединений магния в тканях растений. Запасные формы магния, его реутилизация и перераспределение в растении. Транспорт  $Mg^{2+}$ ; новые семейства генов и особенности транспортеров магния.  $Mg^{2+}/H^+$  - обменник, его роль в компартментации магния. Значение связи  $Mg^{2+}$  с аденозинфосфатами и фосфорилированными сахарами. Функции магния в фотосинтезе. Особенности образования координационных связей с полипептидами, активация ферментных систем. Роль магния в синтезе аминоксил-тРНК и в функционировании рибосом.

## 2. Микроэлементы

Свойства тяжелых металлов (Me), определяющие их роль в ЭТЦ фотосинтеза и дыхания и других редокс-реакциях. Транспортёры ионов Me ( $Fe^{2+}$ ,  $Zn^{2+}$  и др.) и участие лиганд тяжелых Me в транспорте из среды в растение и по растению. Локальный и дальний сигналинг, регуляция экспрессии генов Me транспортёров. Фитохелатины, никотинамин, другие лиганды: роль детоксикации тяжелых металлов в растении. Участие ферментов, включающих в качестве кофакторов тяжелые металлы, в антиоксидантной защите клетки (супероксиддисмутаза, аскорбатоксидаза).

Железо. Доступность в почве, валентность поглощаемой формы, роль микоризы, особенности поступления железа у двудольных и однодольных злаковых растений. Соединения железа: распределение по компартментам клетки и в растении. Роль ферритина. Комплексы железа в белках редокс-цепей и в других ферментах.

Медь. Поступление меди в растение и доставка  $Cu^{2+}$  к местам использования (специфика в связи с ее окислительными свойствами). Содержание и распределение меди в клетке и тканях. Участие в окислительно-восстановительных процессах дыхания и фотосинтеза, функции цитозольных оксидаз (аскорбат-, фенол- и диаминооксидаз).

Марганец. Активируемые ферментные системы, его специфичность как кофактора; роль  $Mn^{2+}$  в функционировании ФСЦ.

Молибден. Потребность в элементе и содержание в ткани. Биосинтез Mo-кофактора и его включение в Mo-содержащие ферменты. Роль Mo-содержащих ферментов в восстановлении азота, сульфата и синтезе абсцизовой кислоты.

Цинк. Поступление  $Zn^{2+}$  с участием транспортёров и H-АТФаз Р-типа. Токсичность избытка цинка. Гипернакопление цинка. Устойчивые и чувствительные формы растений. Структурная роль в поддержании ферментной активности и в процессе синтеза белка. Цинксодержащие ферменты: карбоангидраза, супероксиддисмутаза, кислая фосфатаза.

Бор. Формы соединений. Компартментация в клетке. Структурная роль в клеточной стенке. Механизмы участия в регуляции физиологических процессов и метаболизма.

Нарушения в метаболизме растений при недостатке и избытке микроэлементов. Функции «полезных» элементов: натрий, хлор, кремний, кобальт. Роль транспорта хлора в осморегуляции и механизме устьичных движений.

### VI. Дальний транспорт веществ. Круговорот веществ в растении

Транспорт веществ из листьев в другие органы: флоэмные ситовидные элементы. Состав транспортируемых веществ (сахара, аминокислоты, гормоны, неорганические ионы и др.). Передвижение фотоассимилятов из мезофилла к сосудам флоэмы по апопласту и симпласту. Симпластическая и апопластическая загрузка флоэмы. Роль клеток-спутниц и клеток обкладки в загрузке флоэмы. Специфика строения, биохимической специализации и ультраструктуры клеток-спутниц флоэмы при разных способах загрузки фотоассимилятов. Тип загрузки флоэмы в зависимости от жизненной формы и климатических условий. Корреляция между типом загрузки флоэмы и способом разгрузки ксилемы. Зависимость химического состава флоэмного экссудата от типа загрузки флоэмы. Механизм передвижения веществ по флоэме. Модель потока воды под давлением. Поры ситовидной пластинки как открытые каналы. Скорость передвижения веществ по флоэме; их разгрузка из ситовидных элементов. Апопластическая и симпластическая разгрузка флоэмы.

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

## VII. Рост и развитие растений

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

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

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

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

Гормональная регуляция роста и развития растений.

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

Цитокинины. Биосинтез, образование конъюгатов, деградация цитокининов. Пространственное распределение процесса синтеза цитокининов в растениях. Гистидинкиназы как рецепторы цитокининов. Физиологическое действие: аттрагирующий эффект, стимуляция клеточных делений, дифференцировка под действием цитокининов, снятие апикального доминирования с боковых почек.

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

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

Абсцизовая кислота. Пути биосинтеза АБК в растениях и в грибах, ее метаболизм. Механизмы трансдукции АБК-сигнала. Физиологическое действие: остановка роста, подготовка к состоянию покоя. Активизация синтеза запасных веществ. АБК как гормон

абиотического стресса. Стратегия ответа на засуху, понижение температуры, засоление. Роль АБК в индукции защитных процессов: синтез осмопротекторов, полиаминов и белков, участвующих в фолдинге (БТШ); закрывание устьиц; листопад, вызванный дефицитом воды; созревание сухих плодов и семян. Взаимодействие АБК и гиббереллинов в процессах регуляции покоя.

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

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

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

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

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

Фитохромная система. Спектральные свойства фитохромов, структура и механизм работы хромофора. Фотоконверсия  $Ph_r - Ph_{fr}$ : изменения в структуре хромофора и апопротеина. Гены, кодирующие биосинтез апопротеинов. Фитохром А и В: сходства и отличия. Минорные фитохромы. Фотостабильность и фотолабильность фитохромов. Роль фосфорилирования белков в работе фитохромной системы. Перераспределение фитохромов в клетке после получения светового сигнала. Взаимодействие с факторами транскрипции. Физиологические реакции, опосредованные фитохромной системой: светозависимое прорастание, деэтиоляция, синдром избегания тени. К/ДК – обратимость LFR-ответов. Фитохромы как «входные ворота» для фотопериодического сигнала.

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

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

Фотопериодизм. Феноменология фотопериодизма: цветение и группы фотопериодических растений, регуляция листопада, образования почек, перехода к состоянию покоя. Восприятие длины дня: эффект прерывания ночи, фитохромы, внутренние часы. Гормональная

теория цветения Чайлахяна. Изменения гормонального баланса, приводящие к физиологическому ответу на фотопериод. Регуляция развития климатическими факторами.

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

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

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

Регуляция вегетативного роста растений. Рост корня. Роль фитогормонов. Дифференцировка корневых волосков. Серия мутантов с нарушениями инициации и элонгации корневых волосков, формы волосков. Мутации, нарушающие гравитропизм. Рост побеговой системы. Установление филлотаксиса при прорастании семени. Роль фитогормонов. Мутации *Arabidopsis* с измененным развитием вегетативного апекса. Закладка и развитие листа, роль фитогормонов в этих процессах. Связь развития листа и меристемы побега.

Регуляция генеративного развития растений. Индукция и эвокация цветения. Механизмы. Современные представления о флоригене. Стабилизация м-РНК и синтез белкового продукта гена *CONSTANCE* при индукции цветения. Экспрессия гена *FLOWERING LOCUS T (FT)* в листе. Транспорт высокомолекулярного сигнала (FT-белка) из листа в меристему побега. Развитие соцветий. Раннее генеративное развитие, позднее генеративное развитие, развитие цветков. Нормальное развитие цветка. ABC/ABCDE-модель генетической регуляции развития цветка. Генетические функции А, В и С. Семейства генов, содержащих MADS-домен.

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

Использование трансгенных растений для изучения регуляции роста и развития.

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

### **VIII. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам**

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

Водный дефицит. Классификация растений по их устойчивости к засухе. Ксерофиты. Способность растений поддерживать водный ток в системе: почва-растение -атмосфера в условиях засухи. Факторы, обеспечивающие движение воды из почвы в растение и в атмосферу у ксерофитов. Осмотический и гидростатический потенциалы у разных по засухоустойчивости растений. Регуляция осмотического потенциала давления с помощью осмолитов. Химическая природа и биосинтез осмолитов. Протекторная функция осмолитов. Защита белков в условиях дегидратации цитоплазмы. Пролин и полиолы как важнейшие протекторы белков. Полиамины - протекторы нуклеиновых кислот. Бетаины и их защитные функции. Белки, синтезирующиеся в условиях дегидратации. Их защитная роль. С<sub>4</sub>- и САМ-типы метаболизма как системы экономии влаги у засухоустойчивых растений.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Роль вторичных метаболитов в вертикальной и горизонтальной устойчивости. Локализация синтеза и накопления вторичных метаболитов на уровне клетки, ткани, органа, целого растения. Состав и характеристика смол, слизей, камеди, латекса. Внешняя секреция вторичных метаболитов. Специализированные органы секреции. Состав и характеристика эфирных масел. Характеристика локализации синтеза и накопления основных групп вторичных метаболитов. Защитные функции вторичных соединений. Фитоалексины. Доказательства экологических функций вторичных соединений.

## **IX. Взаимодействие процессов, их интеграция и согласованное функционирование органов**

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

Системы регуляции и их иерархия в растении. Трофическая, гормональная и электрофизиологическая регуляция. Понятие «запрос» и предполагаемые механизмы передачи сигнала. Донорно-акцепторные отношения.

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

Механизмы передачи сигналов в клетке. Восприятие воздействий и сигнальных молекул. Типы рецепторов. Роль плазмалеммы в восприятии сигналов. Двухкомпонентные рецепторные киназы. Особенности строения каналов, позволяющие запускать сигнальные каскады в зависимости от потенциала на мембране. Передача сигнала. Непосредственное взаимодействие рецепторов с мессенджерами, передающими сигнал: гетеротримерные G-белки, аденилат-циклаза, гуанилат-циклаза, фосфолипазы А, С и D, НАДФН-оксидаза, NO-



синтаза, MAP-киназный каскад. Низкомолекулярные вторичные мессенджеры передачи сигнала (цАМФ, цГМФ, цАДФ-рибоза, инозитол-1,4,5-трифосфат, NO, активные формы кислорода, фосфатидная кислота, диацилглицерин, свободные жирные кислоты, оксипирины и др.). Участие кальция в передаче сигнала. Кальциевые спайки, осцилляции и волны. Понятие о «кальциевом росчерке» (signature) сигнала. Роль кальмодулина и  $Ca^{2+}$ -САМ комплекса в формировании ответной реакции. Другие белки, содержащие кальций-связывающие домены (EF-«руки» или EF-hand). Протеинкиназы, значение реакции фосфорилирования/дефосфорилирования в регуляции активности ферментов. Кальций- и кальмодулинзависимые протеинкиназы. Специфика передачи и формирования ответа на определенный стимул. Внутрядерные рецепторы. Рецепторы, работающие в составе убиквитин-лигазного комплекса. Роль убиквитинирования в протеосомной деградации белков-репрессоров. Активация транскрипционных комплексов при действии гормональных стимулов на внутрядерные рецепторы.

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

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