

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**  
**Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования**  
**«Казанский (Приволжский) федеральный университет»**



**УТВЕРЖДАЮ**

Первый проректор  
Проректор по научной деятельности

«26»

Д.А. Токарский

2025 г.



**Программа кандидатского экзамена по научной специальности  
1.5.21 Физиология и биохимия растений**

2025

## **Цель и задачи кандидатского экзамена по специальности (1.5.21 Физиология и биохимия растений)**

**Цель:** освоение аспирантами теоретических и практических знаний, приобретение умений и навыков в области физиологии и биохимии растений, познания общих законов живой природы, ознакомление с достижениями молекулярной биологии.

### **Задачами является выявление:**

- углубленных профессиональных знаний об основных процессах жизнедеятельности, их регуляции и интеграции в целостном растительном организме и в фитоценозе;
- представлений о спектре современных методов, включая молекулярно-генетические, физиолого-биохимические и цитологические методы, применяемых для решения задач современной физиологии и биохимии растений;
- умений и навыков в области физиологических исследований.

### **Основные требования:**

#### **Порядок проведения кандидатского экзамена**

Кандидатский экзамен проводится в устной форме. Экзамен состоит из ответа на билет, который включает три вопроса из разделов программы по соответствующей направленности. Первый и второй вопросы посвящены фундаментальным основам физиологии и биохимии растений, третий – прикладным аспектам. Задания оцениваются от 0 до 5 баллов в зависимости от полноты и правильности ответов.

#### **Критерии оценивания**

Критерии оценки ответа на вопросы	Оценка
Соискатель дает развернутый ответ на все вопросы билета и дополнительные вопросы по программе дисциплины и теме диссертационного исследования; обнаружил полное всестороннее знание учебно-программного материала в объеме, необходимом для эффективной научной и педагогической деятельности научно-педагогических кадров высшей квалификации по специальности 1.5.21 физиология и биохимия растений.	Отлично (5 баллов)
Соискатель дает ответ на все вопросы билета и дополнительные вопросы по программе дисциплины и теме диссертационного исследования, но не в полном объеме и/или допускает некоторые ошибки; обнаружил знание основного учебно-программного материала в объеме, необходимом для научной и педагогической деятельности научно-педагогических кадров высшей квалификации по специальности 1.5.21 физиология и биохимия растений.	Хорошо (4 балла)
Соискатель допускает ошибки в ответах на вопросы билета и дополнительные вопросы по программе дисциплины и теме диссертационного исследования; обнаружил не полное фрагментарное знание основного учебно-программного материала необходимого для научной и педагогической деятельности научно-педагогических кадров высшей квалификации по специальности 1.5.21 физиология и биохимия растений.	Удовлетворительно (3 балла)
Соискатель не знает ответа на вопросы билета и дополнительные вопросы по программе дисциплины и теме диссертационного исследования; обнаружил значительные пробелы в знаниях основного учебно-программного материала, допустил принципиальные ошибки и не способен осуществлять научную и педагогическую деятельность научно-педагогических кадров высшей квалификации по специальности 1.5.21 физиология и биохимия растений.	Неудовлетворительно (2 балла)

## **Вопросы программы кандидатского экзамена по научной специальности (1.5.21 физиология и биохимия растений)**

### **1. ВВЕДЕНИЕ**

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

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.

### **2. РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА**

Особенности строения, структурная и функциональная организация растительной клетки. Симбиогенная гипотеза возникновения растительной клетки.

*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. Мобильные генетические элементы растений (транспозоны). Ретротранспозоны и ДНК-транспозоны. Ac и Ds- элементы.

*Пластидная система.* Типы пластид, особенности строения, онтогенез. Геном пластид. Прокариотические черты и копийность пластидного генома. Полицистронный тип репликации пластидных генов. Мозаичная структура пластидных генов. Созревание пластидной РНК, сплайсинг и редактирование транскриптов. Стабильность пластидной РНК. Белки, кодируемые пластидным геномом. Синтез белка в пластидах и его регуляция светом. РНК-полимеразы пластид, пластидные рибосомы. Двойное кодирование (ядерное и пластидное) большинства компонентов фотосинтетического аппарата: ФС1, ФСП,  $b_6f$ - комплекса, ССК, АТФ-синтазы, пластидной НАД-Н-дегидрогеназы, Rubisco. Транспорт ядерно-кодируемых белков в пластиды. Размножение и наследование пластид.

*Митохондрии растений.* Особенности строения митохондрий растений. Особенности структуры митохондриального генома растений. Прокариотические черты и размер митохондриального генома растений. Мозаичная структура митохондриальных генов, сплайсинг и редактирование транскриптов. Белки, кодируемые митохондриальным геномом. Особенности синтеза белка в митохондриях, рибосомы митохондрий, транспорт белков и некоторых т-РНК из ядра в митохондрию. Двойное кодирование (ядерное и пластидное) большинства белков дыхательной ЭТЦ: НАД-Н-дегидрогеназы, сукцинат-дегидрогеназы, bc-комплекса, цитохром-оксидазы, АТФ-синтазы.

Перенос генетического материала между органеллами. Совместная работа трех геномов.

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

*Цитоскелет растительной клетки.* Структура цитоскелета. Актин и тубулин, их полимеризация и деполимеризация, G-актин и F-актин. Белки, ассоциированные с цитоскелетом. 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, гемицеллюлозы, пектины. Каллоза. Структурные белки клеточной стенки: белки, обогащенные

гидроксипролином (HRGPs), пролином (PRPs), глицином (GRPs), арабиногалактановые белки (AGPs). Функциональные белки КС: экспансины, 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 микрофибрил целлюлозы и их самосборка. Роль аппарата Гольджи в биосинтезе элементов матрикса. Функции КС: каркасная, защитная, транспортная, регуляторная, сигнальная. Олигосахариды.

*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.

### **3. БИОЭНЕРГЕТИКА РАСТИТЕЛЬНОГО ОРГАНИЗМА**

*Принципы термодинамики. Преобразование энергии в клетке.* Две основные формы запасания энергии в клетке: электрохимический потенциал протонов на energизованных мембранах и макроэргические связи, взаимопревращение этих форм энергии. Уникальность энергетических процессов растений: фотосинтез и дыхание.

#### *Фотосинтез.*

Значение фотосинтеза в трансформации вещества и энергии в природе. Физико-химическая сущность процесса фотосинтеза и его значение в энергетическом и пластическом обмене растения. Лист как орган фотосинтеза. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата. Основные показатели мезоструктуры листа.

Элементы структуры молекулы хлорофилла, ответственные за функцию поглощения, запасания 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.

Хлорофилл-белковые комплексы (ХБК); механизмы образования, значение связи пигментов с белком. Ориентация пигментов в ХБК. Механизмы энергетического взаимодействия пигментов в комплексах (экситонное взаимодействие) и между комплексами (переходные состояния).

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

Первичные процессы фотосинтеза, их структурно-функциональная организация. Представление о фотосинтетической единице. Антиенный комплекс, реакционный центр. Механизмы миграции энергии в хлоропластах. 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). Циклический, нециклический и псевдоциклический электронный транспорт. Пространственная организация ЭТЦ в тилакоидной мембране: основные

функциональные комплексы ЭТЦ (ФС-1, ФС-2,), их структура и функции. Строение и функции ФС-2. Организация в тилакоидной мемbrane и функционирование реакционного центра ФС-2. Система фотолиза воды и образования кислорода при фотосинтезе. Строение и функции ФС-1. Образование трансмембранных протонного градиента в процессе электронного транспорта. Структура и функции цитохром  $b_6/f$  комплекса, Q-цикл. Регуляция потоков электронов при фотосинтезе. Фотосинтетический контроль. Локализация ЭТЦ комплексов в гранальных и стромальных мембранах тилакоидов. Системы регуляции циклического и нециклического электронного транспорта. Образование при фотосинтезе активных форм кислорода. 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 CF1.

Система регуляции циклического и нециклического электронного транспорта. Конечные продукты световой и темновой фазы фотосинтеза.

Химизм процессов ассимиляции углерода в фотосинтезе. Использование продуктов световой стадии для ассимиляции углекислоты. Рубиско: содержание фермента, структура, функции, регуляция. Цикл Кальвина, основные ферменты и механизмы регуляции цикла. Фотодыхание. ФЭП-карбоксилаза, ее характеристика и локализация. Цикл Хэтча-Слэка-Карпилова, его функциональное значение. Организация процесса ассимиляции в клетках мезофилла и обкладки: особенности строения хлоропластов и реакций фотосинтеза. Обмен соединениями между мезофильными клетками и клетками обкладки. Характеристика групп С4 растений. Фотосинтез у CAM-растений: особенности организации процесса запасания энергии и фиксации углекислоты во времени.

Транспорт продуктов фотосинтеза из хлоропласта: членочные системы выноса.

Ассимиляция углекислоты в листе. Действие внешних факторов (интенсивность и качество света, фотопериод, концентрация CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, температура и др.) на фотосинтез. Различие в кривых зависимости скорости ассимиляции от концентрации CO<sub>2</sub> и O<sub>2</sub> в газовой среде у C-3 и C-4 растений. Квантовый выход фотосинтеза. Транспорт CO<sub>2</sub> к местам фиксации, роль карбоангидразы. Устьичная и клеточная проводимость для CO<sub>2</sub> в зависимости от внешних факторов и возраста листа.

#### 4. ДЫХАНИЕ

Ферментные системы дыхания. Характеристика отдельных групп дыхательных ферментов. Гликолиз. Основные ферменты синтеза и гидролиза сахарозы и крахмала. Ферментативные реакции и энергетический баланс гликолиза, компартментация процесса в клетках растений. Гликолиз и глюконеогенез. Особенности гликолиза у растений: АТФ- зависимая фосфофруктокиназа и пирофосфатзависимая фосфофруктокиназа – регуляторные ферменты гликолиза. Фруктозо-2,6 фосфат – регуляторная молекула углеводного обмена в растениях.

Окислительный пентозофосфатный цикл. Цикл трикарбоновых кислот. Глиоксилатный цикл. Глиоксисомы и глиоксилатный цикл.

Дыхательная электронтранспортная цепь: основные компоненты, способы регистрации редокс-состояний. Механизм образования трансмембранных 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 мембранны митохондрий.

Электротранспортные цепи плазмалеммы, эндоплазматического ретикулума, микротелец, 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.

## 5. ВОДООБМЕН

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. Аквапорины (белки водных каналов), их структура, принцип работы. Аквапорины плазмалеммы и тонопласта, их роль в поддержании водного баланса воды.

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

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 водообмена растений. Особенности водообмена у растений разных экологических групп (ксерофитов, мезофитов, гигрофитов, галофитов).

## 6. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Потребность растений в элементах минерального питания. Содержание и соотношение минеральных элементов в почве и растениях, концентрирование элементов в тканях растения. Функциональная классификация элементов минерального питания.

Корень как орган поглощения минеральных элементов, специфических синтезов с их участием и транспорта. Система взаимодействия "корень-почва". Роль микоризы.

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

Транспорт ионов через мембранны; движущие силы переноса ионов. Пассивный и активный транспорт ионов.

Вторичный активный транспорт ионов. Белки-переносчики ионов (портеры). Ионные каналы растений; общая характеристика их структуры, функционирования и регуляции.

Модели поступления ионов в корень, транспорт минеральных веществ в ксилему. Апопластный и симпластный путь. Роль плазмодесм и ЭР. Синтетическая функция корня. Связь

поступления и превращения ионов с процессами дыхания. Регуляция поступления ионов на уровне целого растения.

#### Роль макроэлементов.

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

Симбиотическая фиксация молекулярного азота: механизмы восстановления, источники энергии и восстановители. Характеристика и функционирование нитрогеназы.

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

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

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

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

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

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

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

#### Микроэлементы.

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

**Железо:** доступность в почве, валентность поглощаемой формы, роль микоризы. Особенности поступления железа у двудольных и однодольных растений.

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

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

**Молибден:** Потребность в элементе; его значение для процессов утилизации азота среды. Моптерин и функционирование нитрогеназы и нитратредуктазы.

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

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

Нарушения в метаболизме растений при недостатке микроэлементов.

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

## 7. ДАЛЬНИЙ ТРАНСПОРТ И КРУГОВОРОТ ВЕЩЕСТВ В РАСТЕНИИ

Транслокация веществ из листьев в другие органы: флоэмные ситовидные элементы. Состав транслоцируемых веществ (сахара, аминокислоты, гормоны, неорганические ионы и др.). Передвижение фотоассимилятов из мезофилла к сосудам флоэмы по апопласту и симпласту. Механизмы загрузки флоэмы из апопласта и симпласта. Роль сопровождающих клеток. Тип загрузки флоэмы у растений различных систематических групп и ее зависимость от климатических условий. Механизм передвижения веществ по флоэме. Модель потока воды под давлением. Поры ситовидной пластинки как открытые каналы. Скорость передвижения веществ по флоэме; их выгрузка из ситовидных элементов. Восходящий транспорт веществ по ксилеме. Состав ксилемного экскудата. 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.

## 8. РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

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.

Общие закономерности роста. Показатели роста, S-образный характер кривой роста, его фазы. Компоненты «классического» анализа роста и математический анализ процесса. Типы роста у растений. 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.

Гормональная регуляция роста и развития растений.

*Ауксины.* Биосинтез, образование конъюгатов, деградация ауксинов. Активный транспорт ауксинов в растениях. Физиологические ответы на ауксины: аттрагирующий эффект, растяжение клеток и тропизмы, дифференцировка клеток под действием ауксинов, апикальное доминирование, активизация делений клеток камбия, ризогенез. Ауксин как гормон стеблевого апекса.

*Цитокинины.* Биосинтез, образование конъюгатов, деградация цитокининов. Физиологическое действие. Цитокинин как гормон корневого апекса.

Взаимодействие ауксинов и цитокининов. Понятие об антагонизме и синергизме. Гормональный баланс в растении. Культура *in vitro* как модель для изучения гормонального баланса. *Гиббереллины.* Пути биосинтеза и многообразие гиббереллинов. Образование конъюгатов и деградация. Физиологическое действие гиббереллинов. Эндогенный уровень гиббереллинов и длина дня. Гиббереллины как гормоны листьев. Карликовость, вызванная нарушениями синтеза гиббереллинов. Взаимодействие с другими гормонами.

*Абсцизовая кислота.* Пути биосинтеза АБК в растениях и в грибах, ее метаболизм. Физиологическое действие. АБК как гормонabiотического стресса. Стратегия ответа на засуху, понижение температуры, засоление. Роль АБК в индукции защитных процессов. Взаимодействие АБК и гиббереллинов в процессах регуляции покоя.

**Этилен.** Биосинтез этилена. Специфика этилена как газообразного гормона. Физиологическое действие: тройной ответ проростков на этилен. Этилен как гормон механического и биотического стресса. 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.

**Регуляторы роста растений.** Брассиностероиды: биосинтез, многообразие. Физиологические эффекты: растяжение клеток, роль в дифференцировке мезофилла. Жасмоновая кислота. Биосинтез и физиологические эффекты. Место жасмонатов в регуляции ответа. Сходство ответов на жасмонат и на АБК. Салицилат и другие фенольные соединения. Возможная роль в регуляции термогенеза, ответа на вирусную инфекцию, цветении. Взаимодействие с другими гормонами. Олигосахарины.

**Фоторегуляция у растений.** Основные принципы фоторецепции. Отличие фоторецепторных комплексов от энергопреобразующих. Физиологически важные области спектра: красная и синяя. Фитохром и криптохром.

**Фитохромная система.** Структура криптохромов. Использование мутантов для исследования криптохрома. Ответы на синий свет: разгибание апикальной петельки проростков, фототропизмы, устьичные движения.

Системы регуляции физиологических процессов.

**Сеть путей передачи сигнала в клетке.** Восприятие воздействий и сигнальных молекул. Рецепторы стимулов и гормонов, их локализация. Роль плазмалеммы. Передача сигнала. Взаимодействие рецепторов с посредниками, передающими сигнал. Вторичные посредники передачи сигнала (фосфолипаза C<sup>2+</sup>, цАМФ, инозитол-3-фосфат и др.). Участие кальция в передаче сигнала. Роль кальмодулина и Ca<sup>2+</sup>-САМ комплекса в формировании ответной реакции. Протеинкиназы, значение реакции фосфорилирования/ дефосфорилирования в регуляции активности ферментов. Специфика передачи и формирования ответа на определенный стимул.

**Фотопериодизм.** Феноменология фотопериодизма: цветение и группы фотопериодических растений, регуляция листопада, образования почек, перехода к состоянию покоя. Восприятие длины дня: эффект прерывания ночи, фитохром, внутренние часы. Гормональная теория цветения Чайлахяна. Внутренние ритмы развития растений. Периодические явления в ритмах органогенеза и роста растений. Циркадные ритмы, механизм их образования. Настройка циркадных ритмов фотопериодом. Пластрохрон. 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. 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. Рост побеговой системы. Установление филлотаксиса при прорастании семени. Роль фитогормонов. Рост листа. Роль фитогормонов в закладке и развитии листа. Связь развития листа и меристемы побега.

Регуляция генеративного развития растений. Индукция и эвокация цветения. Семейства генов, содержащих MADS-домен.

Проявления пола у растений.

## **Учебно-методическое обеспечение и информационное обеспечение программы кандидатского экзамена в аспирантуру по научной специальности (шифр и наименование научной специальности)**

### **Основная литература**

1. Веретенников, А.В. Физиология растений: учебник для вузов / А.В. Веретенников. – Москва: Академический Проект, 2020. – 480 с. ("Gaudemus") – ISBN 978-5-8291-3026-8. – Текст: электронный // ЭБС «Консультант студента»: [сайт]. – URL: <https://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785829130268.html> (дата обращения: 17.12.2025).
2. Скопичев, В.Г. Физиология растений и животных: учебное пособие / В.Г. Скопичев. – Санкт-Петербург: Проспект Науки, 2024. – 368 с. – ISBN 978-5-903090-89-1. – Текст: электронный // ЭБС «Консультант студента»: [сайт]. – URL: <https://www.studentlibrary.ru/book/PN0084.html> (дата обращения: 17.12.2025).

### **Дополнительная литература**

1. Кузнецов В.В. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений [Электронный ресурс]: учебное пособие / В.В. Кузнецов, В.В. Кузнецов, Г.А. Романов. – М.: Издательство «Лаборатория знаний», 2015. – 498 с. – Режим доступа: <https://e.lanbook.com/book/66252>.
2. Медведев С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – Санкт-Петербург: БХВ-Петербург, 2015. – 496 с.
3. Основы биохимии вторичного обмена растений: Учебно-методическое пособие / Г.Г. Борисова, А.А. Ермошин, М.Г. Малева. – М.: Флинта, 2018. – 128 с. – Режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=966461>
4. Физиология растений / [Н.Д. Алехина и др.]; под ред. проф. И.П. Ермакова. – М.: Академия, 2007. – 634 с.
5. Хелдт Г.-В. Биохимия растений [Электронный ресурс] / Г.-В. Хелдт; пер. с англ. – 2-е изд. (эл.). – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2014. – 471 с. – Режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=477773>
6. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – Москва: Высшая школа: Абрис, 2011. – 783 с. – 55 экз.
7. Якушкина Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: ВЛАДОС, 2005. – 463 с.
8. Ботаника. Т. 4 / П. Зитте и др.; на основе учеб. Э. Страсбургера, Ф. Нолля, Г. Шенка, А.Ф.В. Шимпера. – М.: Академия, 2007. – 248 с.

### **Информационное обеспечение**

Научная электронная библиотека	<a href="https://www.elibrary.ru/">https://www.elibrary.ru/</a>
Институт физиологии растений	<a href="http://www.ippras.ru">www.ippras.ru</a>
Российская государственная библиотека	<a href="https://www.rsl.ru/">https://www.rsl.ru/</a>
Физиология растений	<a href="http://www.fisrast.ru">http://www.fisrast.ru</a>
Лекции	<a href="http://library.krasu.ru/ft/ft/_umkd/165/u_lectures.pdf">library.krasu.ru/ft/ft/_umkd/165/u_lectures.pdf</a>
Лекции	<a href="http://www.twirpx.com/files/biology/plant_physiology">www.twirpx.com/files/biology/plant_physiology</a>
Физиология растений. Под ред. И.П. Ермакова	<a href="http://www.torrentino.com/torrents/58018">http://www.torrentino.com/torrents/58018</a>