

**Міністерство освіти і науки України  
Кам'янець-Подільський національний університет імені  
Івана Огієнка**

**І.Д. ГРИГОРЧУК**

**ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН  
(курс лекцій)**

**Кам'янець-Подільський  
2021**

УДК 581.7(075)  
ББК 28.573 я 73  
Г 83

*Рекомендовано до друку вченою радою Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка (протокол № 9 від 30 серпня 2021 року)*

**Рецензенти:**

**Оптасюк О.М.** – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та методики її викладання Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка

**Недільська У.І.** – кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри агрохімії, хімічних та загально-біологічних дисциплін Подільського державного аграрно-технічного університету

**Обчарук О.В.** – кандидат сільськогосподарських наук, асистент кафедри агрохімії, хімічних та загально-біологічних дисциплін Подільського державного аграрно-технічного університету

**Г83 Григорчук І.Д.**

Фізіологія рослин (курс лекцій) : навчальний посібник. – Кам'янець-Подільський : ТОВ «Друкарня «Рута», 2021. – 194 с.

Навчальний посібник «Фізіологія рослин (курс лекцій)» на сучасному рівні викладає основні теми навчальної дисципліни: фізіологію рослинної клітини, водний режим рослин, фотосинтез, дихання, мінеральне живлення, ріст та розвиток рослин, фізіологія стійкості до несприятливих чинників тощо.

Рекомендовано для студентів вищих навчальних закладів III-IV рівня акредитації, освітнього рівня «Бакалавр», спеціальностей 091 Біологія, 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини), 014 Середня освіта (Географія).

© Григорчук І.Д., 2021  
© ТОВ «Друкарня «Рута», 2021

## ЗМІСТ

|   |    |
|---|----|
| <b>ПЕРЕДМОВА</b> .....  | 7  |
| <b>ВСТУП</b> .....  | 8  |
| Предмет, завдання і методи фізіології рослин.....   | 8  |
| Фізіологія рослин у системі біологічних наук.....   | 10 |
| Напрями сучасної фітофізіології.....  | 11 |
| Основні етапи розвитку науки, історичний нарис розвитку фізіології рослин в Україні.....            | 14 |
| <br>  |    |
| <b>БУДОВА ТА ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ</b> .....   | 19 |
| Хімічний та молекулярний склад рослин.....  | 19 |
| Клітинна оболонка та її функції. ....   | 19 |
| Мембрани. Пасивні і активні механізми руху речовин через мембрани.....                              | 21 |
| Цитоплазма і ядро.....  | 25 |
| Рибосоми. Одномембранні органели (ЕПР, апарат Гольджі, вакуолі, мікротільця).....                   | 26 |
| Двомембранні органели: пластиди, мітохондрії.....   | 29 |
| <br>  |    |
| <b>ТЕОРЕТИЧНІ ОСНОВИ ВОДООБМІНУ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ</b> .....                                      | 33 |
| Розподіл води в організмі, її властивості і фізіологічна роль. Форми води в рослинних клітинах..... | 33 |
| Термодинамічні основи водообміну рослин.....  | 36 |
| Загальна характеристика водообміну рослинного організму.....  | 39 |
| Особливості кореневої системи як спеціалізованого органу поглинання води.....                       | 40 |
| Транспорт води в рослині. Нижній кінцевий двигун.....   | 42 |
| <br>  |    |
| <b>ВЕРХНЬЙ КІНЦЕВИЙ ДВИГУН ПОТОКУ ВОДИ РОСЛИНОЮ (ТРАНСПІРАЦІЯ)</b> .....                            | 45 |
| Види транспірації, її біологічне значення.....  | 45 |
| Фізіологія руху продихів.....   | 46 |
| Залежність транспірації від внутрішніх і зовнішніх умов. Добовий хід транспірації.....              | 48 |
| Показники транспірації і їх значення в рослинництві.....  | 49 |

Особливості водного режиму різних екологічних груп рослин..... 51

**ФОТОСИНТЕЗ** ..... 55

Суть і значення фотосинтезу. Основні етапи розвитку вчення про фотосинтез..... 55

Листок як орган фотосинтезу. Хлоропласти, їх будова, хімічний склад, структура, властивості і функції..... 56

Пігменти фотосинтезуючих систем, фізико-хімічні і оптичні властивості..... 58

**БІОФІЗИКА І БІОХІМІЯ ФОТОСИНТЕЗУ** ..... 62

Світлові реакції фотосинтезу. Організація і функціонування I та II пігментних систем. Структура і функції ЕТЛ..... 62

Фотосинтетичне фосфорилування, утворення АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>..... 65

Темнова фаза фотосинтезу (С<sub>3</sub>-, С<sub>4</sub> шлях фіксації вуглецю, фотодихання, фотосинтез за типом товстолистих)..... 68

Різноманітність продуктів фотосинтезу. Транспортування метаболітів..... 73

**ДИХАННЯ. ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ДИХАННЯ РОСЛИН**..... 76

Суть і значення дихання в житті рослин..... 76

Теорії механізмів біологічного окиснення..... 76

Взаємозв'язок між диханням і бродінням..... 79

Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт..... 80

Ферменти дихального циклу..... 81

**ОСНОВНІ ШЛЯХИ ОКИСНЕННЯ ДИХАЛЬНИХ СУБСТРАТІВ**..... 84

Основні етапи біологічного окиснення. Гліколіз, його значення..... 84

Цикл Кребса, енергетика, значення..... 86

Пентозофосфатний шлях окиснення глюкози, його енергетика, значення..... 89

Глюксилатний цикл і його значення для насіння олійних культур..... 92

|  |    |
|--|----|
| Дихальний електронтранспортний ланцюг (ДЕЛ)..... | 93 |
| Окиснювальне фосфорилування.....                 | 96 |
| Регуляція процесів дихання.....                  | 97 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН</b> .....  | 101 |
| Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.....  | 101 |
| Класифікація мінеральних елементів. Роль мінеральних елементів у житті рослин. ....                                  | 102 |
| Метаболізм азоту. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин. Механізм відновлення молекулярного азоту..... | 112 |
| Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм і адитивність .....   | 117 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>ПОГЛИНАННЯ І ТРАНСПОРТУВАННЯ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ</b> .....  | 119 |
| Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів.....                             | 119 |
| Поглинання мінеральних речовин.....   | 120 |
| Іонний транспорт рослиною, переміщення ксилемою і флоемою .....   | 121 |
| Поглинання мінеральних речовин листками. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині..... | 124 |

|   |     |
|---|-----|
| <b>ВЛАСТИВОСТІ ҐРУНТУ ЯК СЕРЕДОВИЩА КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ. МІНЕРАЛЬНІ ДОБРИВА</b> .....                 | 126 |
| Особливості ґрунту як субстрату живлення рослин.....  | 126 |
| Вплив мікроорганізмів ґрунту та корневих виділень на поглинання іонів .....                           | 127 |
| Регулювання рослиною швидкості поглинання іонів. Залежність від внутрішніх і зовнішніх факторів. .... | 129 |
| Діагностика мінерального живлення. Симптоми нестачі окремих елементів у рослинах. ....                | 130 |
| Фізіологічні основи використання мінодобрів .....   | 130 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>РІСТ РОСЛИН</b> .....                             | 133 |
| Зміст понять онтогенез, ріст та розвиток рослин..... | 133 |
| Клітинна основа росту. Типи росту.....               | 138 |
| Способи вимірювання росту.....                       | 142 |

|  |            |
|--|------------|
| Загальні закономірності росту органів.....   | 143        |
| Стан спокою рослин. Способи припинення і подовження спокою....   | 149        |
| Види, значення і фізіологічна природа ростових рухів.....  | 151        |
| <b>ТРЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ ТА МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН .....</b>  | <b>157</b> |
| Системи регуляції на внутрішньоклітинному та міжклітинному рівнях.....   | 157        |
| Регулятори росту: природні і синтетичні. Характеристика основних груп фітогормонів, механізми їх дії. ....                       | 158        |
| Характеристика синтетичних регуляторів росту. Застосування фітогормонів і синтетичних регуляторів у рослинництві.....            | 163        |
| <b>РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН В ЗАЛЕЖНОСТІ ВІД УМОВ СЕРЕДОВИЩА .....</b>   | <b>166</b> |
| Вплив зовнішніх умов на ріст і розвиток рослин. Фотоперіодизм. Значення фітохромної системи у фотоперіодичній реакції рослин. .. | 166        |
| Гормональна теорія розвитку рослин.....  | 170        |
| Термоперіодизм та розподіл рослин за їх термоперіодичною реакцією. ....  | 171        |
| <b>ФІЗІОЛОГІЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН. ....</b>   | <b>176</b> |
| Стійкість і адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний синдром. Критичні періоди впливу стресових умов на рослину.....           | 176        |
| Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення... ..  | 179        |
| Жаростійкість та посухостійкість рослин.... ..   | 182        |
| Солестійкість, газостійкість, радіостійкість рослин. Стійкість до важких металів та хвороб. ....                                 | 183        |
| <b>СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ.....</b>   | <b>192</b> |

## ПЕРЕДМОВА

Фізіологія рослин – наука, яка вивчає функції рослинного організму або процеси його життєдіяльності.

Навчальний посібник «Фізіологія рослин (курс лекцій)» на сучасному рівні викладає основні теми навчальної дисципліни: фізіологію рослинної клітини, водний режим, фотосинтез, дихання, мінеральне живлення, ріст та розвиток, фізіологію стійкості рослин.

Курс лекцій з фізіології рослин рекомендовано для студентів вищих навчальних закладів III-IV рівня акредитації, освітнього рівня «Бакалавр», спеціальностей 091 Біологія, 014 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини), 014 Середня освіта (Географія). Теоретичний матеріал курсу може бути використаний також вчителями та учнями загальноосвітніх шкіл в класах з поглибленим вивченням біологічних дисциплін. Лекційний курс розроблено відповідно до змісту навчальної програми з «Фізіології рослин», з урахуванням того, що студент засвоїв основи цитології, анатомії рослин, біохімії.

Запропонований курс лекцій у значній мірі сприятиме покращенню засвоєння студентами теоретичного матеріалу та забезпечить формування належного рівня їхньої професійної компетентності.

## ВСТУП

1. Предмет, завдання і методи фізіології рослин.
2. Фізіологія рослин у системі біологічних наук.
3. Напрями сучасної фітофізіології.
4. Основні етапи розвитку науки, історичний нарис розвитку фізіології рослин в Україні.

### 1. ПРЕДМЕТ, ЗАВДАННЯ І МЕТОДИ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

**Фізіологія рослин** ( від грец. physis – природа, logos – наука ) – це самостійна, міждисциплінарна наука про функції рослинного організму.

Відомий російський фізіолог рослин Климент Аркадійович Тімірязєв (1843-1920) писав: «Як лікар не може лікувати хворих, не знаючи фізіології людини, так і агроном не може працювати без фізіології рослин». Чому? Завдання агрономії – одержання високих врожаїв. Врожай – це листки, стебла, насіння, плоди, бульби, тобто органи рослини, що утворюються впродовж її життя, а **фізіологія рослин** – наука про життя рослинного організму.

Отже, **об'єктом** фізіології рослин є рослинні організми, їх органи, тканини чи клітини. Рослинні організми відрізняються від інших рядом особливостей. Зокрема, відмінною рисою рослин є здатність за допомогою сонячної енергії синтезувати органічні речовини з неорганічних ( $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ ), процес чого називається фотосинтезом (поряд з рослинами існують бактерії здатні до фотосинтезу). Ще однією рисою рослинного організму є велика поверхність тіла у відношенні до його маси. Це пояснюється тим, що чим більша кількість пагонів, листків, тим з більшого об'єму повітря вони зможуть поглинати  $\text{CO}_2$  необхідний для фотосинтезу, а добре розгалужені корені зможуть поглинати більшу кількість води і поживних речовин з ґрунту. Рослини на відміну від інших організмів прикріплені до певного місця, що впливає на функціонування їх органів.

Отже, що означає функції рослинного організму – це фотосинтез, кореневе живлення, транспорт речовин, ріст і розвиток, рух його органів, пристосування до оточуючого середовища.



Отже, **предметом фізіології рослин** є – вивчення всіх функцій рослинного організму; визначення значення кожної з них для організму в цілому; визначення їх взаємозв'язків між собою та їх залежності від внутрішніх та зовнішніх факторів; вивчення взаємодій органів рослини.

Жива матерія побудована за принципом ієрархії: організм – орган – тканина – клітина – органели. Організми одного виду утворюють популяцію; кілька рослинних популяцій разом із тваринними, що проживають на одній території – складну екологічну систему чи біогеоценоз, які своєю чергою утворюють біосферу – живу оболонку Землі. Виділяють також агрофітоценози – штучні рослинні угруповання, створені людиною (насадження овочевих, плодкових, технічних культур). Тобто існує кілька рівнів організації живої матерії, які можна розмістити наступним чином: молекулярний, клітинний, субклітинний, тканинний, органний, організмів, популяційний, біогеоценотичний і біосферний. Фізіологи рослин вивчають процеси, що відбуваються на всіх рівнях організації.

**Мету** фізіології рослин як науки визначив у 1878 році великий російський вчений Климент Аркадійович Тімірязєв: „Мета фізіології рослин полягає в тому, щоб вивчити і пояснити життєві явища рослинного організму, і не лише вивчити і пояснити, але шляхом цього вивчення і пояснення повністю підкорити їх розумній волі людини так, щоб вона могла за власної волі видозмінювати, припиняти або викликати ці явища”.

В сучасному розумінні **метою** фізіології рослин є пізнання закономірностей життєвих функцій рослин, розкриття їх механізмів та вироблення шляхів керування рослинним організмом.

Отже, основними завданнями фізіології рослин є:

- вивчення закономірностей життєдіяльності рослин;
- вивчення фізіологічних та біохімічних процесів рослинного організму в онтогенезі на всіх рівнях організації (молекулярному, субклітинному, клітинному, тканинному, органному, організмівому, видовому, популяційному, біоценотичному);
- розробка теоретичних основ підвищення продуктивності рослин шляхом оптимізації фізіологічних процесів;
- створення теоретичної бази раціонального використання і захисту рослинного світу.

Для вирішення проблем та завдань фізіології рослин необхідно застосовувати комплекс найсучасніших фізико-хімічних методів, різноманітних експериментальних і теоретичних підходів. За останні десятиріччя фізіологи рослин асимілювали методи біофізики, цитології, молекулярної біології. Для пізнання закономірностей життєвих функцій рослини слід проаналізувати окремі прояви її життєдіяльності, вивчити явища, що лежать в їх основі це можна здійснити за допомогою **аналітичного** методу. Щоб відновити картину життєдіяльності організму як єдиного цілого застосовується **синтетичний** метод (враховує перебіг життєвих процесів у різних конкретних видів і сортів рослин, їхню залежність від умов навколишнього середовища). Для експериментального або логічного синтезу фізіолог має знати історію розвитку організмів, тобто необхідно застосовувати **історичний** метод.

Оскільки фізіологія рослин є експериментальною наукою, **експеримент** – основний її метод. Залежно від місця проведення експерименти класифікують за такою схемою:

*а) лабораторний експеримент* (вивчення рослини або окремих її органів здійснюється в лабораторії);

*б) вегетаційний експеримент*, що проводиться в спеціальних вегетаційних будиночках, розроблених К.А. Тімірязевим, або у їх вдосконалених модифікаціях фітотронах, які дають можливість автоматично підтримувати заданий експериментом режим умов середовища;

*в) польовий експеримент*, проведений на дослідних полях, де рослини вирощуються на невеликих ділянках;

*г) виробничий дослід* (наприклад, в умовах с.-г. виробництва).

На основі спостережень і експериментів складаються описи біологічних процесів, формулюються біологічні закони, складаються прогнози продуктивності рослин, розробляюся технології оптимізації продукційного процесу в культурних рослин.

## **2. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН У СИСТЕМІ БІОЛОГІЧНИХ НАУК**

В основі фізіологічних функцій лежать перетворення речовин і енергії, які підкоряються фізичним і хімічним законам. Тобто, фізика і хімія, а саме біофізика і біохімія – фундамент фізіології рослин.

Фізіологія рослин є частиною біологічної науки і на початку свого розвитку не була самостійною.

Як відомо, у біології виділяють два основних напрямки: зоологію і ботаніку. В свою чергу, ботаніка поділялась на такі розділи:

1. Цитологія.
2. Ембріологія.
3. Анатомія.
4. Морфологія.
5. Генетика.
6. Мікробіологія.
7. Систематика (вид, рід, родина, клас, відділ, царство, імперія (про- і еукаріоти).
8. Фізіологія рослин.
9. Географія рослин.
10. Екологія.
11. Геоботаніка.
12. Палеоботаніка.

Оскільки в основі фізіологічних функцій лежать перетворення речовин і енергії, які підкоряються фізичним і хімічним законам, фізика і хімія, а саме біофізика і біохімія – фундамент фізіології рослин.

Фізіологія рослин має тісні взаємозв'язки з анатомією і морфологією рослин, так як будова органа і його функції взаємопов'язані. З іншого боку, фізіологія рослин – фундамент агрономічних наук (рослинництва, овочівництва, агрохімії, плідівництва).

В наші дні фізіологія рослин займає проміжне місце між молекулярною біологією і загальною біологією, а саме екологією.

Досягненнями фізіології рослин використовують генетики, біохіміки, селекціонери, мікробіологи.

Фізіологія рослин завдяки практичній направленості досліджень цілком обґрунтовано вважається теоретичною основою раціонального рослинництва та сучасних біотехнологій.

### **3. НАПРЯМИ СУЧАСНОЇ ФІТОФІЗІОЛОГІЇ**

Сучасна фізіологія рослин є інтегральною наукою і має такі основні напрями:

1. Біохімічний.
2. Біофізичний.
3. Онтогенетичний.
4. Еволюційний.
5. Екологічний.
6. Синтетичний
7. Біотехнологічний

Особлива увага звертається на такі питання:

- вивчення фізіології природних екосистем, властивостей дикорослих видів;
- усунення від'ємної кореляції між продуктивністю, якістю продукції та факторами зовнішнього середовища;
- дослідження шляхів підвищення ефективності використання сонячної енергії зеленими рослинами;
- розробка установок для здійснення фотосинтезу в штучних умовах;
- комплексне вивчення стресового синдрому у рослин із залученням знань із фізіології, біохімії, генетики, екології, тощо;
- взаємодія між рослинами (алелопатія), її чинники і фізіологічні механізми;
- дослідження нових джерел продуктів харчування, біологічних енергоносіїв та різноманітної сировини;
- екологізація рослинництва, використання фітогормонів, і т.д.

Серед фундаментальних проблем сучасної фізіології рослин, вирішення яких найтісніше поєднується з прикладними завданнями в фітобіотехнології, найголовнішими є:

- *теорія продукційного процесу, його енергетичний баланс, донорно-акцепторні співвідношення і їхня регуляція на рівні цілісного організму;*
- *розробка принципово нових методів індукції генетичного різноманіття культурних рослин (чужорідна інтрогресія, ДНК-технології) і методів відбору за фізіологічними та біохімічними ознаками вихідних форм для селекції;*
- *розробка інформаційних систем, обґрунтування і створення комп'ютерної бази даних господарсько-корисних фізіолого-*

- біохімічних модельних і маркерних ознак Національного генетичного банку рослин і прийомів, які забезпечать сумісність комбінованих параметрів (стійкість проти біотичних і абіотичних стресів, продуктивність, висока якість продукції) вихідних форм рослин;*
- *дослідження організації та функціонування геному в зв'язку з гетерозисом рослин, що дасть змогу розробити методи оцінки ліній з високою комбінаційною здатністю, повномасштабно оволодіти цим ефектом у більшості культур;*
  - *фізіолого-біохімічні дослідження механізмів дії молекулярних сигналів у системі клітинні сигнали - трансдукція, встановлення рецепторів сигналів, лігандів і антитіл, що блокують або модифікують сигнали рецепції або трансдукції;*
  - *підвищення стабільності програмованих врожаїв з високою якістю продукції, в умовах відхилення від оптимальних метеорологічних факторів (низькі та високі температури, заморозки, ґрунтова й атмосферна посухи, гіпоксія, аноксія тощо), через розширення діапазону норми фізіологічної реакції рослин, шляхом розкриття ендегенних механізмів регуляторних систем рослинного організму та використання з цією метою екзогенних екологічно безпечних природних фізіологічно активних речовин;*
  - *зниження енергетичної вартості одиниці врожаю, витрат енергії на виробництво одиниці продукції, тобто енергії, яка запасається в господарсько-корисній частині врожаю шляхом впровадження нових «економних» видів сільськогосподарських рослин, створення рослин «ідеального типу» та науково обґрунтованих ресурсозберігаючих технологій;*
  - *вивчення взаємозв'язків у системі агробактерія-рослина; бобова рослина-різобіум, симбіотична азотфіксація; трансгенні рослини з підвищеною азотфіксуючою здатністю, фізіологія та біохімія азотного метаболізму;*
  - *розкриття механізмів взаємодії рослини-господаря і фітопатогенів на молекулярному, клітинному, рослинному та популяційному рівнях, фізіологія хворої рослини;*

- *моніторинг і перманентна діагностика фізіологічного стану посівів в агрофітоценозах як основи для створення автоматизованих систем управління продукційним процесом у рослинництві, особливо у разі зрошення та в умовах закритого ґрунту.*

Майбутнє людства, чисельність якого і надалі істотно зростатиме, залежить від подальшого прогресу фізіології рослин, всебічного збагачення знань в кожному з розділів цієї дисципліни. Звичайно, малоімовірно, що перелічені проблеми фізіологи рослин можуть вирішити самостійно. Внутрішню природу процесів життєдіяльності рослинного організму можна з'ясувати лише об'єднавши ідейно-методичні можливості молекулярно-біологічних, генетичних, клітинно-біологічних досліджень, але роль фітофізіолога у цьому має стати вирішальною.

#### **4. ОСНОВНІ ЕТАПИ РОЗВИТКУ НАУКИ, ІСТОРИЧНИЙ НАРИС РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН В УКРАЇНІ**

Фізіологія рослин спочатку розвивалася як складова частина ботаніки. Експериментальна фізіологія починається від дослідів Яна ван Гельмонта з живлення рослин у першій половині XVII ст. Проте на основі своїх дослідів він зробив помилковий висновок, що єдиним поживним субстратом для рослин є вода.

Одними з перших італійський вчений М. Мальпігі (1675), англійці Р. Гук (1665) і Н. Грю (1689) поклали початок вивченню мікроскопічної будови рослин, тобто стали родоначальниками анатомії рослин.

У 1727 р. англійський ботанік і хімік С. Гейлс висловив припущення щодо можливості живлення рослин за участю листків із повітря. С. Гейлса, без сумніву, слід віднести до засновників фізіології рослин - науки, яка сформувалася майже на століття пізніше, коли в 1771-1782 рр. англієць Дж. Прістлі, австрієць Я. Ингенхауз і швейцарець Ж. Сенеб'є виявили компоненти, за рахунок яких відбувається повітряне живлення рослин (фотосинтез).

Швейцарець Н. Соссюр (1767-1845) довів, що рослини на світлі засвоюють вуглець із CO<sub>2</sub>.

Сам термін «фотосинтез» запропоновано лише в 1877 р. німецький ученим В. Пфєффером.

Як самостійна галузь науки фізіологія рослин остаточно сформувалась у 1800 р., коли Ж. Сенеб'є (1742-1803) ввів термін «*фізіологія рослин*». Він написав перший підручник з цієї дисципліни, де сформулював суть предмета, методи та завдання науки.

Народження фізіології рослин як науки датують кінцем XVIII ст., що співпадає із значними успіхами фізики і хімії (М.В. Ломоносов, А. Лавуазьє).

В подальшому процес фотосинтезу вивчали французький вчений Ж.-Б. Бусенго (30-ті рр. XIX століття) і німецький вчений Ю.Сакс. Особливо великий вклад у вивчення процесу фотосинтезу вніс К.А. Тімірязєв (80-ті рр. XIX ст.).

Першим російським ботаником-фізіологом слід вважати С.О. Рачинського (1833-1902) – професора фізіології рослин Московського університету. З 1872 року у цьому ж університеті почав працювати К.А. Тімірязєв (1834-1920).

40-ві рр. XIX століття (1839) – М. Шлейден і Т. Шванном сформульовано клітинну теорію.

Класичними дослідженнями Ю.Лібиха (1803-1873) та Ж.-Б. Бусенго (1802-1887) розроблено теорію мінерального живлення рослин.

1857 р. – Л. Пастер встановив суть бродиння.

1877 р. – В. Пфеффер вивчав осмотичний тиск у клітинах. Його класична робота „Осмотичні дослідження” стала початком вивчення водного режиму.

1887 р. – С.М. Виноградський відкрив процес хемосинтезу у бактерій.

В кінці XIX – на початку XX століття В.І. Палладіним (1859-1922) та О.М. Бахом (1857-1946) проведено дослідження механізмів дихання рослин.

1916 р. – класична теорія дихання В.І. Палладіна.

Значний вклад у розвиток фізіології рослин внесли російські вчені: А.С. Фамінцин (створив першу кафедру фізіології рослин при Петербурзькому університеті); К.А. Тімірязєв (1834-1920) - класичні праці з фотосинтезу та розвитку рослин; Д.М. Прянишников, Я.В. Пейве (живлення рослин); Є.П. Вотчал, В.І. Палладій, В.М. Любименко, А.О. Нечипорович, Т.М. Годнев (фотосинтез); М.О. Максимов, І.І.Туманов, Ф.Д. Сказкін, Б.С. Мошков (екологічна фізіологія), А.Л. Курсанов, Д.А. Сабінін, М.Х. Чайлахян, В.І Кефелі (фізіологія розвитку рослин).

Розвиток фізіології рослин в Україні відбувався спочатку в спільній діяльності з ученими Радянського Союзу, а з 1991 року ведеться самостійно.

Початок фізіологічним дослідженням в Україні поклав наприкінці XIX ст. професор Київського університету І.В. Баранецький (1843-1905) (учень А.С. Фамінцина). Його основні наукові праці присвячені вивченню проблем росту, водного режиму, анатомії рослин. Вагомий внесок у розвиток прикладної фізіології рослин в Україні вніс Є.П. Вотчал (1864-1937), який з 1890 року очолив кафедру фізіології рослин та мікробіології Київського політехнічного інституту, куди запросив відомих вчених С.Г. Навашина, В.В. Фінна, Г.А. Левитського.

Є.П. Вотчал створив відому школу фізіологів (В.Р. Заленський, В.В. Кол-кунов, І.М. Толмачов, А.С. Оканенко).

В.Р. Заленський (1875-1923) - один із основоположників екологічної фізіології рослин (закон Заленського).

Світове визнання українській фізіології рослин принесли роботи М.Г. Холодного (1882-1953) з фітогормонології рослин.

У становленні цієї науки велика заслуга належить В.І. Паладіну (1859-1922), який працював професором фізіології та анатомії рослин Харківського університету з 1889 р., був директором Нікітського ботанічного саду, читав лекції у Тавричному університеті (Сімферополь). Основні праці присвячені процесу дихання.

Становленню фізіології рослин в Україні сприяли роботи Н.Т. Гаморака (1892-1937), який працюючи у Кам'янець-Подільському державному українському університеті, провів оригінальні дослідження продигового апарату і транспірації, запропонував ряд нових приладів і методів для фізіологічних досліджень. Ще в 1920 році він видав два підручники з анатомії та морфології рослин, які були взагалі першими україномовними підручниками в цій галузі.

Та головною базою розвитку фізіології рослин в Україні став Інститут ботаніки, де успішно працювали корифеї нашої наук Є.П. Вотчал, В.М. Любименко, М.Г. Холодний. Саме на базі цього інституту створювалися нові наукові заклади.

У 30-ті роки розпочато дослідження фізіолого-біохімічної ролі мікродобрив (фізіологія живлення) – П.А. Власюк (1905-1980);



У 1946 р. на базі відділу фізіології живлення та агрохімії Інституту ботаніки було створено Інститут фізіології рослин та агрохімії АН України під керівництвом О.І. Душечкіна.

І.Ф. Бузанов (1903 -1984) – фізіологія цукрових буряків; А.С. Оканенко, С.І. Лебедев - фотосинтез; П.І. Гупало – фізіологія розвитку рослин; Ф.П. Мацков – позакореневе живлення; Д.М. Гродзинський – фізіологія стійкості до несприятливих умов, ін.

Під керівництвом Д.М. Гродзинського були організовані перші радіобіологічні дослідження (1962). Він є також основоположником сучасної алелопатії, напрямків використання рослин в ергономічних системах - фітодизайні, медицині, космічній біології; займався питаннями інтродукції та акліматизації рослин.

В середині ХХ ст. в Україні була створена перша лабораторія штучного культивування тканин рослин (Ф.Л. Калінін, В.М. Троян, В.В. Сарнацька, В.К. Яворська). А зараз продовжується пошук нових фітогормонів та біологічно активних речовин. Вивчається їх роль у функціонуванні рослинного організму (Л.І. Мусатенко).

У Києві в 1971р. були розпочаті перші дослідження у сфері генної інженерії рослин (Ю.Ю. Глеба, К.М. Ситник). Пізніше в 1990 р. створено Інститут клітинної біології та генної інженерії НАН України.

На сьогоднішній день проблемами фізіології і біохімії рослин займаються понад 50 науково-дослідних закладів та вузів України. Серед них: Інститут фізіології рослин і генетики, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, Національний ботанічний сад НАН України і ін. ботанічні сади, зокрема Кам'янець-Подільський, Інститут гідробіології, Інститут клітинної біології, відповідні кафедри університетів і інститутів, лабораторії науково-дослідних закладів УААН.

Основні досягнення у галузі фізіології рослин публікуються в вітчизняних журналах „Физиология и биохимия культурных растений”, „Український ботанічний журнал”, „Вісник аграрної науки”, періодичних виданнях ВНЗ і н.-д. Інститутів. А також у зарубіжних: російський журнал «Физиология растений», журнали американської, європейської, австралійської, японської асоціацій фізіологів рослин та багато ін. видань.

Отже, фізіологія рослин є інтегральною біологічною наукою, яка вивчає процеси життєдіяльності рослин та способи керування ними відповідно до умов довкілля.

Провідним методом фізіологи рослин є експеримент.

Фізіологія рослин має тісні взаємозв'язки з біохімією, біофізикою, імунологією, генетикою, математичним моделюванням, фізіологією тварин. Завдяки практичній направленості досліджень вважається теоретичною основою раціонального рослинництва та сучасних біотехнологій.

Основними напрямками сучасної фізіології рослин є біохімічний, біофізичний, онтогенетичний, еволюційний, екологічний, синтетичний, біотехнологічний.

Як самостійна наука почала формуватися з кінця 18 століття. На сьогоднішній день вітчизняна фізіологія рослин досягла значних успіхів. Наукові школи та досягнення українських фізіологів мають світове визнання.

***Контрольні запитання:***

1. Назвіть предмет і завдання фізіології рослин
2. Яке місце фізіології рослин в системі біологічних наук?
3. Назвіть методи фізіології рослин.
4. Які основні етапи розвитку фізіології рослин?
5. Як розвивалась фізіологія рослин в Україні?

## Тема: ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

1. Хімічний та молекулярний склад рослин.
2. Клітинна оболонка та її функції.
3. Мембрани. Пасивні і активні механізми руху речовин через мембрани.
4. Цитоплазма і ядро.
5. Рибосоми. Одномембранні органели (ЕПР, апарат Гольджі, вакуолі, мікротільця).
6. Двомембранні органели: пластиди, мітохондрії.

### 1. ХІМІЧНИЙ ТА МОЛЕКУЛЯРНИЙ СКЛАД РОСЛИН

Структурною і функціональною одиницею живого є клітина. Вперше термін клітина запропоновано у 1665р. Робертом Гуком (англ. вчений).

Рослинна клітина складається з:

**80-90% води і 10-20% сухої речовини.**

**Суша речовина** представлена органічними та мінеральними речовинами. На долю органічних припадає 95% (білки, вуглеводи, нуклеїнові кислоти, ліпіди, речовини вторинного походження), мінеральна частина представлена майже всіма елементами системи Менделєєва, серед яких основними є шість елементів: вуглець, водень, азот, кисень, сірка, фосфор і становить 5% від сухої речовини.

Рослинна клітина відрізняється від інших клітин деякими особливостями будови: наявністю міцної клітинної оболонки, системи пластид, центральної вакуолі, та відсутністю центріолей в процесі їх поділу. Як і всі еукаріоти, рослинна клітина має ядро з ядерцями, ендоплазматичний ретикулум, мікротільця, апарат Гольджі, рибосоми, мітохондрії, цитоскелет. Можна виділити три важливі компартменти у рослинній клітині: клітинну оболонку, протопласт, який оточений плазматичною мембраною (клітину без клітинної оболонки) і центральну вакуолю.

### 2. КЛІТИННА ОБОЛОНКА ТА ЇЇ ФУНКЦІЇ

У вищих рослин клітинна оболонка має три шари: серединна пластинка, первинна та вторинна оболонки. Дочірні клітини, що виникли в результаті поділу спочатку розділені лише **серединною пластинкою**. Вона скріплює їх оболонки і складається із клейких,

драглистих пектинових речовин. Пухирці Гольджі постачають для її формування низькомолекулярну полігалактуронову кислоту. До пектинових речовин входять пектати кальцію, які немовби цементують, склеюють дочірні клітини між собою. За нестачі кальцію пектинові речовини ослизнюються, клітини роз'єднуються (мацерація тканин). Наприклад, під час дозрівання плодів пектинові речовини серединних пластинок, що склеювали клітини, переходять в розчинну форму, завдяки чому плоди стають м'якими. **Первинна клітинна оболонка.** У молодих клітин наступний шар целюлозної оболонки, який відкладається протопластами сусідніх клітин з обох боків серединної пластинки, називають *первинною клітинною оболонкою*. Вона досягає товщини від 0,1 до 1 мкм та складається із целюлозних *мікро-* і *макрофібрил*, занурених в матрикс. Мікрофібрили об'єднуються в макрофібрили і разом формують каркас клітинної оболонки, занурений у матрикс. Матрикс складається з полісахаридів – пектинів, геміцелюлоз і білка, зокрема білка екстенсину, який відіграє важливу роль у розтягуванні оболонки. Клітини, які мають лише первинну клітинну стінку можуть змінювати свою форму, ділитися і диференціюватися в новий тип клітин. Тому це в основному ембріональні клітини і клітини, що ростуть розтягуванням.

Коли клітина припиняє ріст назовні від плазмалемі (на внутрішню поверхню) відкладаються додаткові шари целюлози й утворюється **вторинна клітинна оболонка**. Це більш жорстка і міцніша за своєю структурою, ніж первинна оболонка. В ній з'являються додаткові включення, такі як лігнін, суберин, кутин, віск. *Лігнін*, присутність якого типова для вторинних стінок клітин деревини скріплює целюлозні волокна й утримує їх у певному місці. Елементи ксилемі (трахеї, трахеїди), механічні клітини склеренхіми зазнають інтенсивної лігніфікації. *Суберин* у поєднанні з *воском* спричинює опробковіння клітинної оболонки, що знижує її проникність. *Кутин* формує кутикулярний шар назовні оболонки, завдяки чому вона стає майже непроникною.

### **Функції клітинної оболонки**

Клітинна оболонка забезпечує окремим клітинам і рослині в цілому механічну міцність і опору. Вона визначає розмір, форму та стабільність рослинної клітини, захищає протоплазматичну мембрану від руйнування в разі дії гідростатичного тиску, що формується

всередині клітини. Клітинна оболонка є протиінфекційним бар'єром, бере участь в поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин.

Клітинна оболонка пронизана порами, через які проходять так звані *плазмодесми*, або тяжі цитоплазми, що поєднують сусідні клітини. Плазмодесми були відкриті більше 100 років назад А. Троманом (1879) і І. Горожанським (1880). Вони зв'язують вміст окремих клітин, або протопластів в одну систему — *симпласт*. Через плазмодесми ендоплазматичний ретикулум і плазма лема однієї клітини з'єднується з ЕПР та плазма лемою іншої. Завдяки плазмодесмам деякі речовини можуть транспортуватись з однієї клітини в іншу.

Систему поєднаних одна з одною клітинних оболонок називають *апопласт*, який слугує головним шляхом для пересування води і розчинених речовин по рослині. Через пори в клітинних оболонках проходять цитоплазматичні тяжі,.

Є дані, що вуглеводні компоненти клітинної оболонки, взаємодіючи із фітогормонами, викликають фізіологічні зміни у клітині. Рух мінеральних речовин через мембрани цитоплазми і плазмодесми від клітини до клітини називається **симпластичним**.

Однак не всі речовини, що поглинаються клітиною, потрапляють в протопласт. Частина їх залишається у вільному просторі клітинних оболонок (периплазматичний простір). Сукупність вільних просторів клітинних оболонок, міжклітинників і мертвих просторів судин отримала назву *апопласту*. Шлях дифузії мінеральних елементів і води через вільний простір пор клітинних оболонок і міжклітинників називається **апопластичним**.

### **3. МЕМБРАНИ. ПАСИВНІ І АКТИВНІ МЕХАНІЗМИ РУХУ РЕЧОВИН ЧЕРЕЗ МЕМБРАНИ**

Зовні протопласт оточений плазматичною мембраною. Крім того, органи клітини оточені мембранами, вакуоля – тонопластом. Складається клітинна мембрана приблизно з однакової кількості білків та ліпідів (40%), а також вуглеводів, іонів кальцію та магнію. За сучасними даними, мембрана має рідинно-мозаїчну структуру, за якою шар білків, ніби у вигляді мозаїки розміщується у бішарі ліпідів. Цю модель плазматичної мембрани запропонували англ. вчені С. Сінгер і Г. Ніколсон у 1972 р.

Хімічний склад мембран і особливості їх молекул зумовлює властивості самих мембран. Головна властивість ліпідів – їх *текучість*, що має важливе значення для транспорту води та іонів, сприйняття зовнішніх сигналів. Білки мембрани також характеризуються *рухливістю*. Крім того, молекули мембрани безперервно обмінюються на відповідні молекули з оточуючого середовища. Тобто структура мембрани є *динамічна*. Не дивлячись на динамічність, мембрана характеризується *впорядкованістю*, тобто кожна молекула займає певне своє місце. Різні речовини проходять через мембрани з різною швидкістю, тобто характеризується *вибірковою проникністю*. Мембрани здатні до *самозбирання* (так відновлюються зруйновані мембрани, чи утворюються нові ділянки під час росту). Деякі мембрани *взаємоперетворюються*. Властивості мембран визначають їх функції.

#### ***Функції біологічних мембран:***

1. Виконують бар'єрну функцію.
2. Виконують захисну функцію.
3. Регулюють транспорт речовин між клітиною та навколишнім середовищем, між різними органелами.
4. Визначають вибірково проникність клітини (вільно пропускають воду і мінеральні речовини і не пропускають колоїди).
5. Контролюючи транспорт речовин, регулюють швидкість і напрямок хімічних реакцій.
6. Оскільки на мембранах концентруються ферменти – це ще один спосіб регуляції обміну речовин.
7. Своєю чергою, розміщення ферменту на мембрані визначає місце проходження певної хімічної реакції в клітині.
8. Визначають просторовий розподіл продуктів обміну і ділять клітину на відсіки – компертменти. (Кожна органела, отчена мембраною є компартментом)
9. На мембранах розміщуються рецептори, за допомогою яких здійснюється зв'язок клітини із зовнішнім середовищем.
10. Завдяки мембранам в клітині створюються градієнти хімічного складу, концентрації, електричних потенціалів, тобто мембрани забезпечують виникнення і збереження в кожному компартменті своїх, специфічних, фізико-хімічних умов. Градієнт – це міра збільшення чи зменшення будь-якої фізичної величини при переміщенні на одиницю довжини чи часу.

11. Характеризуючись вибірковою проникністю, мембрани підтримують сталість внутрішнього середовища - гомеостаз клітини чи окремих органел.

### **Транспорт речовин через мембрани.**

Проникнення речовин у клітину здійснюється через клітинну оболонку і мембрани цитоплазми. Клітинна оболонка має сітчасту структуру і пропускає все залежно від розмірів. Тоді як мембрани цитоплазми мають вибірково проникність.

Проникнення речовин в клітину може проходити 2-ма шляхами: *пасивним і активним.*

*Пасивний* шлях не вимагає затрат енергії. Базується на різниці градієнтів даної речовини на обох сторонах мембрани. Якщо молекула, що транспортується заряджена електрично, то на її рух впливає електричний заряд мембрани. Відомо, що внутрішня сторона мембрани заряджена негативно, тоді як зовнішня – позитивно. Тобто, іони, що заряджені позитивно будуть легко проходити в клітину – кажуть за градієнтом електричного потенціалу, тоді як негативно заряджені іони не проходять в клітину.

Коли ж речовина, що транспортується не заряджена, то напрямку її руху визначатиметься тільки різницею її концентрації на різних сторонах мембрани - градієнтом концентрації, або кажуть хімічним потенціалом. Речовина буде рухатись в напрямку її меншої концентрації, або хімічного потенціалу. Разом концентраційний і електричний градієнти складають електрохімічний градієнт. Отже, пасивний транспорт речовини через мембрану відбувається за градієнтом електрохімічного потенціалу – від більшого до меншого його значення. Так надходить дуже незначна частина мінеральних речовин.

### **Пасивний транспорт речовин відбувається шляхом:**

1) Дифузії (процес рівномірного розподілу молекул розчиненої речовини в розчиннику). Швидкість дифузії залежить від розмірів молекули і її розчинності в бішарі ліпідів. Чим менша молекула і чим більш розчинна вона в жирах, тим швидше вона дифундує через мембрану. Це виявили в 1899р. Е. Обертон та Р. Колландер.

2) Полегшеної дифузії – за допомогою спеціальних переносників. Роль переносників при цьому виконують **білки-**

**перенощики**, які зв'язуючись з транспортуючою речовиною, зворотно змінюють свою будову, при чому ділянки зв'язування відкриваються то з однієї, то з іншої сторони мембрани.

3) Іонними каналами, які утворюються **каналоутворюючими білками**. Практично всі канали служать для транспорту іонів, тому їх називають **іонними каналами**. Рослини мають  $H^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$  - канали. Транспорт за допомогою каналів відбувається в 1000 разів швидше, ніж за допомогою білків-перенощиків. Виділяють два види каналів: селективні (вибіркові) канали йонної провідності та функціональні (ферментні), останні з яких, ймовірно, беруть участь у роботі іонних насосів (активний транспорт). У випадку коли через іонний канал переноситься одна речовина це – **уніпорт**, коли ж транспорт одних речовин спряжений з транспортом інших – **котранспорт**. При цьому якщо дві речовини переносяться одночасно в одному напрямку – це *симпорт*, якщо ж в протилежних – *антипорт*.

4) За допомогою білків-поринів, що які утворюють пори в мембрані клітин. Наприклад, для транспорту води існують водні канали – *аквапоріни*.

**Активний транспорт** – пов'язаний із затратою енергії, оскільки транспорт речовин відбувається проти їх електрохімічного потенціалу. Переваги активного транспорту в тому, що крізь мембрану можуть проникати речовини, для яких вона є непроникною. Активний транспорт забезпечується:

1) іонними насосами, джерелом енергії для яких є АТФ (аденозинтрифосфорна кислота). Перенощиками можуть бути і сама АТФ-аза – фермент, що гідролізує АТФ, з вивільненням енергії. Особливо важливе значення у рослинних клітинах має протонна помпа –  $H^+$ -АТФ-аза, яка створює на мембрані електричний та хімічний градієнт іонів водню. Протони  $H^+$  викачуються назовні клітини, оскільки накопичення їх в клітині є шкідливим. Це стосується й іонів  $Na^+$ , які завжди є в необмеженій кількості в клітині. Постійну роботу цих двох насосів клітина використовує для транспорту інших речовин – контранспорту. Так, наприклад, разом з протонами шляхом симпорту можуть транспортуватись аніони, цукри, амінокислоти. Антипортом транспортуються, наприклад  $Na^+$  і  $H^+$ ,  $K^+$  і  $H^+$  тощо. Викачування натрію, супроводжується накачуванням в клітину калію –  $Na^+$ -  $K^+$ -АТФ-азою;



2) ендоцитозом – активним транспортом поглинання речовин клітиною, шляхом вп'ячування (інвангінації) плазматичної мембрани з утворенням транспортного пухирця (везикули). В залежності від розміру і поглинаючої речовини розрізняють піноцитоз і фагоцитоз. Піноцитозом називається процес поглинання рідини і розчинних речовин за допомогою маленьких везикул. Фагоцитоз – поглинання великих частинок великими пухирцями. Ендоцитоз забезпечує транспорт молекул великих розмірів – білків, полінуклеотидів, полісахаридів тощо.

#### 4. ЦИТОПЛАЗМА І ЯДРО

Протопласт – це гетерогенна система, яка складається з ядра і цитоплазми, яка, своєю чергою, складається з органел і цитозолу. Цитозоль (гіалоплазма) – це внутрішнє середовище клітини, в якій занурені органели. В цитозолі більший вміст становить вода, в якій містяться цукри, амінокислоти, жирні кислоти, нуклеотиди, вітаміни, солі, розчинені гази тощо. Цитоплазма усіх еукаріотичних клітин пронизана цитоскелетом, основу яких складають мікротрубочки, філаменти та мікрофіламенти. Цитоскелет забезпечує форму клітини, транспорт внутрішньоклітинних структур, їх орієнтування, локалізацію. В клітині всі речовини заходяться в динамічному стані, тобто беруть участь в різних хімічних реакціях в результаті чого одні речовини перетворюються в інші.

#### ЯДРО

Ядро – одна з найважливіших органел клітини — сферичне тіло діаметром 5... 10 мкм, що містить більшу частину генетичної. Ця органела присутня в усіх рослинних клітинах, за винятком члеників ситоподібних трубок флоєми.

Ядро оточене подвійною ядерною мембраною і має в своєму складі *хроматин*, *ядерця* та *нуклеоплазму* (ядерний сік). Ядерна мембрана містить велику кількість пор. На 1 мкм<sup>2</sup> ядерної оболонки може бути від 10 до 100 пор діаметром до 20 нм кожна. Пори ядра — динамічні структури, які періодично закриваються та відкриваються, регулюючи обмін речовин між ядром і цитоплазмою. Зовнішня мембрана утворює вирости, які проникають в цитозоль і переходять в канали ендоплазматичного ретикулулу. На зовнішній мембрані розміщені рибосоми.

Нуклеоплазма – внутрішнє середовище ядра – матрикс в якому занурені нитки хроматину. Хроматин складається із ДНК, гістонових і негістонових білків, незначної кількості РНК і ліпідів. До початку поділу (мітозу) хроматин утворює хромосоми.

В ДНК ядра міститься генетична інформація, тому однією з основних функцій ядра є збереження та передача генетичної інформації дочірнім клітинам у процесі поділу клітин, а також контроль за синтезом білків і життєдіяльністю клітини. Основна функція ядерця — синтез ядерних білків. Ймовірно, що в них синтезується і певна кількість специфічних рибосомальних білків. У ядерці можливе також самоскладання рибосом. У разі руйнування ядерця, наприклад ультрафіолетовим випромінюванням, ядро втрачає здатність до поділу.

### **3. РИБОСОМИ. ОДНОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ (ЕПР, АПАРАТ ГОЛЬДЖІ, ВАКУОЛІ, МІКРОТІЛЬЦЯ).**

#### **РИБОСОМИ**

Рибосоми — це дрібні сферичні частинки діаметром 0,2 мкм, які складаються в основному з високомолекулярної РНК (до 60 %) і білка.

Рибосоми можуть бути прикріплені до ЕР або вільно локалізовані в цитоплазмі. Є вони також і в ядрі, пластидах, мітохондріях. Тому розрізняють два типи рибосом: цитоплазматичні — з коефіцієнтом седиментації (осідання під час центрифугування) 80S (константу седиментації вимірюють в одиницях Сведберга, 1S= 10<sup>-13</sup> с) і рибосоми органел з коефіцієнтом 70S.

Рибосома складається з малої (40S) і великої (60S) субодиниць.

Рибосоми досить часто утворюють комплекси — *полірибосоми*.

Рибосоми відповідають за синтез білка в клітині.

#### **ЕНДОПЛАЗМАТИЧНИЙ РЕТИКУЛУМ**

Ендоплазматичний ретикулум (ЕПР) — це складна тривимірна мембранна система, яка складається з багатьох мембранних мішечків — цистерн та каналів. Розрізняють шорстий (гранулярний) і гладкий (агранулярний) ендоплазматичний ретикулум. На поверхні шорсткого знаходяться рибосоми, де відбувається синтез білка. Тобто їх основна функція пов'язана із транспортуванням білків, синтезованих рибосомами на його поверхні. На початку синтезу білків початкову частину синтезованого поліпептидного ланцюга становить так звана сигнальна послідовність, яка за своєю конфігурацією відповідає

специфічному рецептору на мембрані ЕР. Рецептор утворює канал, по якому білок переходить в цистерни ЕР для подальшого транспортування. В процесі перенесення білок зазнає істотних змін, наприклад, фосфорилується, ацетилюється, перетворюється на глікопротеїни тощо.

Агранулярний ЕР бере участь в синтезі ліпідів. Крім того, в ЕР відбувається біосинтез стероїдів, синтез усіх ненасичених кислот: саме тут синтезуються властиві лише рослинам жирні кислоти — *лінолева, ліноленова, арахідонова*. Ретикулум безпосередньо пов'язаний з ядерною оболонкою. Через мембранну систему апарату Гольджі він бере участь в синтезі компонентів плазмалеми.

### **АПАРАТ ГОЛЬДЖІ**

Серед структур цитоплазми мембранної природи велике значення має апарат Гольджі — багатоярусна система плоских порожнистих дископодібних цистерн (диктіосом), які до периферії потовщуються і утворюють трубчасті відростки. Крім диктіосом до складу АГ входять численні везикули різних розмірів, які відділяються від периферичної частини диктіосом.



**Рис. 1. Модель просторового зображення апарату Гольджі:**  
*1 — плоскі мембранні структури; 2 — сітчаста структура мембранних порожнин; 3 — пухирчасті відростки*

Диктіосоми як мембранні комплекси мають полярну структуру: на одному полюсі (регенераційному) утворюються нові диктіосоми, на іншому — секреторному від цистерн відшнуровуються пухирці, а самі цистерни при цьому поступово зникають.

Під час формування клітинної оболонки, після завершення поділу ядра, пухирці Гольджі збираються на межі дочірніх клітин і, зливаючись, утворюють зачаткову клітинну оболонку — серединну пластинку.

У диктіосоми транспортуються і протеїни, які синтезуються на рибосомах ендоплазматичного ретикулуму. Вміст пухирців (геміцелюлози, глікопротеїни, гліколіпіди) слугує матеріалом для формування серединної пластинки, а мембрана пухирців разом із ділянками ендоплазматичного ретикулуму перетворюється на плазмалему дочірніх клітин.

Функцією диктіосом є також утворення і виділення різноманітних секретів (слизі, ефірні олії, клейка рідина комахоїдних рослин тощо). Ймовірно, при формуванні нових цистерн на регенеративному боці відбувається синтез секрету, а внаслідок відшнуровування пухирців на секреторному боці він виділяється.

В евкаріотичній клітині комплекс апарату Гольджі виконує транспортну функцію — перенесення різних речовин, а також їхню хімічну модифікацію. Він збирає, модифікує, упаковує і постачає молекули (синтезовані в одних компартментах клітини) туди, де вони використовуються.

### **ВАКУОЛІ**

Вакуолі характерні лише для рослинних клітин. Меристематичні клітини мають багато дрібних вакуолей, які в процесі росту зливаються між собою, утворюючи одну велику центральну вакуоль, що займає близько 90 % об'єму клітини. Вакуоля оточена мембраною — тонопластом.

Порожнина вакуолі заповнена вакуолярним соком, до складу якого входять неорганічні солі (натрій, калій, кальцій, магній, хлор, залишки  $SO_4^{4-}$ ), вуглеводи, органічні кислоти, фенольні сполуки (флавоноїди в пелюстках квітів), пігменти (антоціани, які надають червоне та голубе забарвлення багатьом овочам, фруктам, квітам), азотисті сполуки, білки, в тому числі деякі ферменти, таніни, алкалоїди.

Вакуолі виконують *опорну функцію*, створюючи тургор, *функцію запасання* або *накопичення відходів роботи цитоплазми*. Осмотичні властивості клітини залежать від концентрації вакуолярного соку, вакуолі — це місце накопичення різних метаболітів, таких як запасні білки в насінні, яблучна кислота, алкалоїди тощо. У вакуолях є також ферменти (протеїнази, фосфатази, нуклеази, глікозидази), завдяки чому їм властива ще й *лізосомна* функція. Доведено, що ці ферменти розщеплюють матеріал, який

надходить у вакуолі з пухирцями апарату Гольджі, тому вакуолі здатні діяти подібно до лізосом у клітинах тварин

### **МІКРОТІЛЬЦЯ**

У багатьох клітинах трапляються дрібні (близько 2 мкм), сферичні, оточені власною мембраною мікротільця, де є різноманітні ферменти.

*Мікротільця* — це особливі одномембранні внутрішньоклітинні органели овальної форми діаметром 0,2-1,5 мкм, з характерними для них ферментами, які мають важливе значення в окиснювальних процесах у клітині.

Їхній матрикс має тонкогранульовану структуру, де локалізовані відповідні ферменти або групи ферментів. Найтипівіші з мікротілець — *пероксисоми* та *гліоксисоми*.

*Пероксисоми* містяться в фотосинтезуючих клітинах листків вищих рослин. Вони містять низку окиснювальних ферментів (пероксидаза, каталаза, гліколатоксидаза) і вважаються компартментами для детоксикації  $H_2O_2$  в клітинах. У пероксисомах відбуваються також окремі етапи фотодихання.

*Гліоксисоми* локалізовані у клітинах ендосперму та сім'ядолей насіння олійних культур, де відкладаються жири. Основна функція гліоксисом — перетворення запасних жирів на вуглеводи під час дихання в разі проростання насіння

## **6. ДВОМЕМБРАННІ ОРГАНЕЛИ: ПЛАСТИДИ, МІТОХОНДРІЇ**

### **ПЛАСТИДИ**

Поряд із целюлозною клітинною оболонкою та вакуолями наявність пластид є найбільш унікальною властивістю рослинних клітин.

До пластид відносять пропластиди, хлоропласти, хромопласти, лейкопласти, амілопласти. Це двомембранні органели.

**Пропластиди** – це дрібні (до 1 мкм), різноманітні за формою, обмежені двома мембранами, недиференційовані пластиди, що містяться в меристемі клітин кореня, пагона і є попередниками більш диференційованих хлоропластів, хромопластів і лейкопластів.

**Хлоропласт** рослинної клітини має форму лінзи, діаметр якого 5-8 мкм, а товщина – 1 мкм.

У клітині може бути від одного до сотень хлоропластів. Хлоропласти трапляються переважно в клітинах паренхіми листка, тоді як у меристемі вони відсутні.

Кожен хлоропласт оточений подвійною мембраною з вибірковою проникною здатністю. Основна структурна одиниця внутрішньої мембрани хлоропластів — *тилакоїд*, тонкий плоский диск, оточений одношаровою мембраною. У його мембрані містяться хлорофіл *a* і *b*, каротиноїди та білки, що беруть участь у фотосинтетичних реакціях. Існують два типи тилакоїдів — великий тилакоїд строми, який за довжиною наближається до розмірів самого хлоропласту, і менший тилакоїд, або тилакоїд грани. Грани утворюються з тилакоїдів, які розташовуються один над одним ніби стопка монет. Хлоропласт може мати 40-60 гран і, як правило, — від 5 до 20 тилакоїдів у грані. В гранах виявлено перфорації, крізь які мембрани гран поєднуються, а отже і їхній внутрішньотилакоїдний простір сполучається за допомогою вузьких трубочок — *фрет*.

Розрізняють три важливі компартменти хлоропластів:

- міжмембранний простір між зовнішньою та внутрішньою мембранами, які оточують хлоропласт;
- стромальний;
- внутрішньотилакоїдний.

Зовнішня мембрана проникна для метаболітів. Цю проникність забезпечують специфічні мембранні білки — *поріни*, які формують пори в мембрані, крізь які вільно проходять речовини з молекулярною масою до 10 кДа. Встановлено, що розміри відкритих пор, сформованих порінами у хлоропластів, досягають 3 нм.

Хлоропласти мають власну білоксинтезуючу систему з ДНК, РНК і 70S рибосомами.

Хлоропласт — основна клітинна органела, яка забезпечує перетворення сонячної енергії та синтезує в процесі фототрофного живлення органічні речовини. Перетворення енергії, починаючи з поглинання квантів сонячних променів, відбувається в тилакоїдних мембранах, тоді як біохімічні реакції синтезу речовин, зокрема вуглеводів, — у міжтилакоїдному просторі.

**Хромопласт.** Хромопластами називають нефотосинтезуючі забарвлені пластиди, які містять, в основному, червоні, помаранчеві й жовті пігменти. Вони, як правило, розвиваються з хлоропластів, мають приблизно такі самі розміри та форму, досить схожі й за струк-

турою. Однак замість системи фотосинтетичних мембран в них є структури, багаті на каротиноїди.

Фізіологічна функція хромопластів детально не вивчена. Яскраве забарвлення, можливо, приналежить комах для запилення та поширення насіння.

**Лейкопласти.** Це найдрібніші безбарвні пластиди неоднакової форми та з різними функціями. Лейкопласти найчастіше трапляються в клітинах меристем конуса наростання кореня, клітинах бульб, кореневища, епідермі листків. Внутрішня мембрана формує поодинокі тилакоїди. Лейкопласти мають власну ДНК, рибосоми, а також різноманітні ферменти. Лейкопласти, в яких синтезується і відкладається крохмаль у незелених частинах рослин, називають *амілопластами*, рослинні олії — *олеопластами*, білки — *протеїнопластами*.

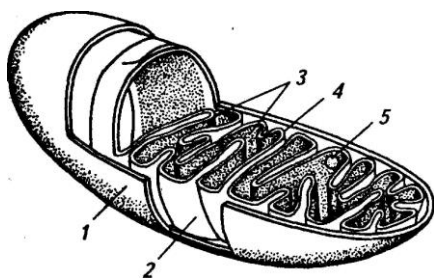
Лейкопласти на світлі швидко перетворюються на хлоропласти.

**Амілопласти.** Це зрілі пластиди, вміст яких майже повністю складається з крохмальних зерен. Амілопласти є в запасних тканинах та органах, а саме: сім'ядолі, ендоспермі, бульбі, а також в кореновому чохлаку. Крохмальні зерна локалізовані в стромі, яка має також ДНК і кілька рибосом. Амілопласти здійснюють синтез крохмалю із сахарози, що надходить до них із фотосинтезуючих органів. Крохмаль відкладається про запас з наступним використанням його в разі потреби, наприклад при проростанні насіння. В кореновому чохлаку функція амілопластів зовсім інша. Вона пов'язана зі сприйняттям гравітації.

## **МІТОХОНДРІЇ**

Мітохондрії – це органели, в яких відбувається більша частина реакцій дихання. Їх розміри становлять від одного до кількох мікрометрів в довжину та до 0,5 мкм в ширину. Більшість рослинних клітин налічує сотні і навіть тисячі мітохондрій. Кількість їх у клітині визначається потребами в енергії, адже мітохондрії — енергетичне депо клітини. Кожна мітохондрія має власну подвійну мембрану. Простір між мембранами називається перимітохондріальним простором. Внутрішня мембрана утворює численні вирости — *кристи*. На внутрішній мембрані локалізовані дихальний ланцюг і молекули АТФ-ази, які здійснюють синтез АТФ із АДФ та фосфату.

Зовнішня та внутрішня мембрани мітохондрій відрізняються як за хімічним складом, так і за проникністю.



**Рис. 2. Будова мітохондрії:** 1 — зовнішня мембрана; 2 — внутрішня мембрана; 3 — кристи; 4 — міжмембранний простір; 5 — матрикс

Мітохондрії — центри внутрішньоклітинного окиснення субстратів дихання, вони містять ферменти циклу трикарбонових кислот, дихального ланцюга, перенесення електронів, окиснювального фосфорилювання тощо.

Подібно до пластид мітохондрії є напівавтономними органелами, оскільки в них відбувається незалежний від ядра білковий синтез. У матриксі мітохондрій локалізована власна білоксинтезуюча система з кільцевих молекул ДНК, РНК і 70S рибосомами.

Мітохондрії постійно рухаються й збираються там, де потрібна енергія, інколи вони зливаються і розділяються.

*Контрольні запитання:*

1. Історія розвитку вчення про клітину. Загальна морфологія рослинної клітини.
2. Будова і фізіологічні функції компонентів рослинної клітини — протопласта і його складових частин: ядра і цитоплазми.
3. Особливості будови органел цитоплазми у зв'язку з їх біологічними функціями (пластиди, мітохондрії, рибосоми, лізосоми, пероксисоми, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, цитоскелет).
4. Хімічний склад, будова і функції клітинної оболонки.
5. Подібність і відмінність рослинних і тваринних клітин.
6. Хімічний склад клітини.
7. Будова протоплазматичних мембран, їх властивості, функції.
8. Фізико-хімічні властивості цитоплазми і їх значення.
9. Поглинання речовин і транспортування їх через клітинні мембрани. Пасивний і активний шляхи надходження речовин.
10. Поняття про симпласт і апопласт рослинної клітини.



## **Тема: ТЕОРЕТИЧНІ ОСНОВИ ВОДООБМІНУ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ**

1. Розподіл води в організмі, її властивості і фізіологічна роль. Форми води в рослинних клітинах.
2. Термодинамічні основи водообміну рослин.
3. Загальна характеристика водообміну рослинного організму, двигуни водного потоку.
4. Особливості кореневої системи як спеціалізованого органу поглинання води.
5. Транспорт води в рослині. Нижній кінцевий двигун.

### **1. РОЗПОДІЛ ВОДИ В ОРГАНІЗМІ, ЇЇ ВЛАСТИВОСТІ І ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ. ФОРМИ ВОДИ В РОСЛИННИХ КЛІТИНАХ**

Якщо згадати історію розвитку фізіології рослин, то як експериментальна наука вона почалась від дослідів Яна Батіста ван Гельмонта (1579-1644) з живлення рослин у першій половині XVII ст. Він вважав, що єдиним поживним субстратом для рослин є вода. Він посадив гілку верби в кадку з землею, суха вага якої дорівнювала 200 фунтів (1 фунт = 16 унцій, 1 унція = 28,35 г). Вербу поливали дощовою водою і дерево прекрасно росло. Через 5 років рослина збільшилась у своїй вазі на 164 фунти 3 унції. Земля за 5 років втратила в своїй вазі лише 2 унції. Звідси і був зроблений висновок про основне джерело живлення рослин. Він глибоко помилявся та, не дивлячись на це, його водна теорія живлення рослин протрималась майже до кінця XIX ст. Тільки в 1889 р. через 245 років після смерті Гельмонта, йому поставили пам'ятник з надписом: «За корисні для науки помилки».

Звісно вода має важливе значення у житті всього живого. В тканинах рослин вода складає 70-95% від сирої маси. У рослин суходолау цитоплазма містить 85-90 % води, корені – 75-95 %, плоди – 84-95 %, насіння 5-15% води.

Усі відомі на Землі форми життя не можуть існувати без води. При зниженні вмісту води в клітинах і тканинах до критичного рівня (наприклад, у спор, у насіння при їх повному дозріванні) живі структури переходять у стан анабіозу.

Вода виконує такі **функції**:

1. Є середовищем в якому відбувається життєдіяльність рослинних організмів.
2. Вода – безпосередній учасник багатьох хімічних процесів (ферментативних, процесів гідролізу, фотосинтез, дихання).
3. Виконує транспортну функцію: зв'язує між собою різні клітини, тканини, органи, рослину з ґрунтом і атмосферою, що забезпечує гомеостаз і функціонування організму як єдиного цілого.
4. Вода разом з білками складає основу структури цитоплазми.
5. Це фактор, що забезпечує тургор, а отже форму тканин, органів, цілих рослин.
6. Стабілізує температуру рослинного організму.

Значення води визначається її **властивостями**.

В природі вода може знаходитись в 3-х агрегатних станах: твердому, рідкому, газоподібному.

У молекулі води зі сторони атомів водню зосереджено надлишковий позитивний заряд, тоді як зі сторони кисню – від'ємний. Завдяки тому, що в молекулі води різноміснні заряди просторово розділені, вона в цілому є диполем.

Притягання протилежних зарядів призводить до виникнення *водневих зв'язків* між молекулами води.

Кожна молекула води може бути зв'язана чотирма водневими зв'язками відповідно з чотирма сусідніми молекулами, в результаті чого виникає пентагональна структура.

Згідно з сучасними уявленнями, в основі будови води лежить впорядкована структура, що становить кристалічну решітку.

*Квазікристалічна* (від лат. quasi — ніби, немовби) структура води є головною ознакою, за якою її відрізняють від інших рідин.

Універсальність води як розчинника зумовлена полярністю її молекул і здатністю утворювати водневі зв'язки. Кристали неорганічних солей розчиняються завдяки гідратації йонів цих солей. Добре розчиняються у воді також органічні речовини з карбоксильними, гідроксильними та іншими групами яких вода утворює водневі зв'язки.

Фізіологічна функція води визначається насамперед її фізичними властивостями. Вода — найбільш аномальна речовина, хоча і прийнята за еталон міри густини (щільності) та об'єму для інших рідин. Всі речовини збільшують об'єм під час нагрівання, зменшуючи при цьому свою густину (щільність). Однак у разі тиску в 1 атм (0,1013 МПа) у води в проміжку від 0 до 4 °С за підвищення температури об'єм зменшується і максимальна густина її спостерігається при 4 °С. Ця властивість води має вирішальне значення для життя організмів у різних водоймах, оскільки в іншому разі вода в них охолола б до 0 °С і перетворилася на лід. Завдяки такій аномалії при охолодженні водою густина води на поверхні підвищується, оскільки першими охолоджуються її поверхневі шари. Охолоджені шари води, як більш важкі, спускаються вниз доти, доки температура води на всій глибині не досягне межі густини, тобто 4 °С. У разі подальшого охолодження вода стає легшою і тому не опускається на дно, тобто не перемішується з глибинними шарами, захищаючи їх від охолодження до більш низької температури. За 0 °С водойма вкривається льодом.

Під час замерзання об'єм води різко зростає, а під час танення льоду — різко зменшується. Об'ємні зміни води у разі замерзання — найважливіший фактор впливу на материнські породи в процесі формування ґрунту. За таких умов розвивається тиск до 2400 атм, який руйнує гірську породу.

Результатом наявності водневих зв'язків є такі аномалії води порівняно з іншими рідинами, як досить висока температура кипіння (100 °С) і найбільша порівняно навіть із твердими тілами *питома теплоємність*. Величина теплоємності води (тобто кількість тепла, необхідного для підвищення температури на 1 °С) в 5... 10 разів вище, ніж у інших речовин. Температура кипіння води зростає з підвищенням тиску, а температура замерзання 0 °С при цьому знижується.

Висока теплоємність води захищає рослини від різкого коливання її власної температури у разі підвищення температури повітря, а *висока теплота пароутворення* (2,3 кДж на 1 г) забезпечує терморегуляцію організмів.

Воді властивий виключно *високий поверхневий натяг* за рахунок потужних сил зчеплення (*когезії*) між її молекулами (вищий поверхневий натяг є лише у ртуті). Для води характерна також

властивість прилипання (*адгезії*), яка проявляється у разі підняття її проти гравітаційних сил, наприклад в тканинах дерев. Різко виражена здатність до адгезії має важливе значення під час взаємодії води з іншими компонентами клітини.

Вода має також високу *теплопровідність*, що дає змогу їй випаровуватись навіть за 0 °С.

Ще однією важливою властивістю води є її *здатність розчиняти гази*.

### **Форми води в рослинних клітинах**

В клітині міститься багато заряджених іонів а також біополімерів, які мають в своєму складі заряджені групи. Оскільки молекула води є диполем: один полюс заряджений негативно, інший – позитивно, це впливає на стан її в клітині. Взаємодія води з іонами, або *гідратація*, являє собою орієнтацію молекул води в електростатичному колі іона. При гідратації катіона молекули води орієнтуються всередину комплексу негативно зарядженими полюсами, аніону – позитивно зарядженими.

Розрізняють таку внутрішньоклітинну воду:

1. Осмотично-зв'язану – вода, зв'язана іонами та низькомолекулярними сполуками.

2. Капілярно-зв'язану – вода, яка знаходиться в клітинних стінках та судинах.

3. Імобілізовану (структурно-зв'язану) – вода, молекули якої є механічно захоплені іншими молекулами (така вода в насінні).

4. Колоїдно-зв'язану – вода, зв'язана як з внутрішніми, так і з розташованими на поверхні групами біополімерів (ця вода забезпечує стійкість в стресових ситуаціях).

5. Вільну – чиста, без будь-який домішок вода з високою рухливістю

Активним учасником фізіологічних процесів є осмотично-зв'язана та так звана вільна вода.

## **2. ТЕРМОДИНАМІЧНІ ОСНОВИ ВОДООБМІНУ РОСЛИН**

Переміщення води по рослинних клітинах і тканинах підкоряється законам термодинаміки, в основі яких лежать процеси дифузії і осмосу.

*Дифузія* – спонтанний процес, що зумовлює переміщення будь-якої речовини з однієї області в сусідню, де концентрація даної речовини менша.

На шляху в клітину вода чи інші розчинники проникають крізь мембрану, а у вакуоль – через тонопласт. Вони як відомо, характеризуються вибірковою проникністю або напівпроникністю. Рух води через напівпроникну мембрану називають *осмосом*. Причиною осмосу є різниця концентрацій розчинів по обидва боки мембрани. Водний розчин з високою концентрацією розчиненої речовини називається *гіпертонічним*, низьким – *гіпотонічним*. Вода в результаті осмосу переходить крізь мембрану з гіпотонічного розчину в гіпертонічний, тобто в бік розчину з більшою концентрацією розчиненої речовини. Цей процес йтиме до тих пір поки концентрація обох розчинів не вирівняється. Концентрація розчинів за умов рівноваги називається *ізотонічною*. Для досягнення рівноваги необхідно прикласти до розчину розділеного мембраною, певний тиск – це так званий *осмотичний тиск*. Осмотичний тиск розчинів визначається концентрацією частинок (молекул, іонів) розчиненої речовини. Чим концентрованіший розчин, тим вищий осмотичний тиск. Речовини, які впливають на осмотичний тиск розчину називають осмотично активними – це органічні кислоти, амінокислоти, цукри, солі.

Надходження води в клітину залежить не лише від різниці осмотичного тиску внутрішнього та зовнішнього розчинів. Надходячи в клітину та вакуоль вода цим самим збільшує об'єм останньої, яка тисне на цитоплазму, змушуючи протопласт притискатись до клітинної оболонки. Клітинна оболонка розтягується, клітина при цьому переходить в напружений стан – *тургор*. Тиск протопласту на клітинну оболонку отримав назву *тургорного*. Водночас виникає однакова за величиною протидія клітинної оболонки на протопласт – це потенціал тиску. Потенціал тиску по абсолютній величині дорівнює тургорному тиску, але протилежна йому за знаком. Тиск клітинної оболонки на протопласт протидіє подальшому надходженню води в клітину.

Таким чином, різниця між осмотичним тиском клітинного соку і протидією клітинної оболонки (тургорним тиском) визначає надходження води в клітину в кожний даний момент. Це всисна сила:  $S=P-T$ .

Осмо́с води з однієї системи в іншу залежить від різниці їх у вільній енергії.

*Вільною енергією* називають частину внутрішньої системи енергії, яка може бути використана для виконання роботи. Вільна енергія 1 моля речовини має назву **хімічний потенціал**.

Хімічний потенціал чистої води називають **водним потенціалом** ( $\psi_{\text{H}_2\text{O}}$  – “псі”). Він характеризує здатність води дифундувати, випаровуватися або поглинатися і виражається в Паскалях. Найвища величина водного потенціалу – у хімічно чистій воді і дорівнює нулю. Тому водний потенціал будь-якого розчину – від’ємна величина. Збільшення концентрації розчинених речовин у воді, (а отже, зменшення концентрації води) зменшує її водний потенціал, тому чим концентрованіший розчин, тим більш від’ємний її водний потенціал. Молекули води переміщуються завжди в напрямку від більш високого водного потенціалу до більш низького (від менш від’ємного до більш від’ємного). Та компонента водного потенціалу, яка визначається концентрацією розчиненої речовини *називається осмотичним потенціалом*. Осмотичний потенціал – це величина, що дорівнює осмотичному тиску, але має від’ємне значення.

$$\Psi = RTci \times 10^{-3}, \text{ де}$$

$R$  – газова стала (8,311441 Дж · моль<sup>-1</sup> · К<sup>-1</sup>);

$T$  – абсолютна температура за Кельвіном ( 273° С + t° кімн.);

$c$  – ізотонічна концентрація в молях (знаходять з таблиці 2 – Гусев, 1960);

$i$  – ізотонічний коефіцієнт Вант-Гоффа

Водний потенціал ( $\Psi_w$ ) клітини складається з чотирьох компонентів:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_g + \Psi_m,$$

де  $\Psi_s$  – осмотичний потенціал, який характеризує вплив на активність води осмотично активних речовин (від’ємна величина);

$\Psi_p$  – потенціал тиску, що показує вплив на активність води тургорного тиску (тургорна протидія клітинної оболонки) (позитивна величина);

$\Psi_g$  – гравітаційний потенціал, який виражає вплив на активність води сили тяжіння (від’ємна величина), має значення лише у дерев;

$\Psi_m$  – матричний потенціал, який відображає вплив на активність води макромолекул полімерів (від’ємна величина).

Часто в літературі, силу з якою вода надходить в клітину називають *сисною силою*. Вона визначається як різниця осмотичного тиску і тургорного. За абсолютною величиною всисна сила дорівнює водному потенціалу клітини, але протилежна за знаком. Тому її можна виразити формулою:  $-\Psi_w = -\Psi_s - \Psi_p$ .

Коли осмотичний тиск клітини буде вищим тургорного, клітина буде поглинати воду до тих пір, поки не відбудеться вирівнювання.

Коли клітина повністю насичена водою (**стан тургору**), її тургорний тиск дорівнює осмотичному і тому сисна сила дорівнює нулю.

В стані в’янення, клітина втрачає тургор – тургорний тиск дорівнює нулю, а водний потенціал (сисна сила) дорівнює осмотичному потенціалу.

Знання водного потенціалу має велике значення для екологічних досліджень. Його величина дозволяє судити про здатність рослин поглинати воду з ґрунту та утримувати її незалежно від впливу умов навколишнього середовища. Осмотичний потенціал коливається в межах від  $-0,1$  до  $-20$  МПа. Спостерігається така закономірність: чим у засушливіших умовах зростає рослина, тим менший у них осмотичний потенціал (тим більший осмотичний тиск, тим більш концентрованіший клітинний сік). Також величина осмотичного потенціалу змінюється і в межах однієї рослини: у коренях він становить  $(-0,5) - (-1,0)$ , у листках – до  $(-4,0)$  МПа.

### **3. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДООБМІНУ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ**

Процеси надходження, транспорту і випаровування води складають *водний обмін рослини*.

Співвідношення між кількістю води, що рослина отримує і кількістю води, яку вона випаровує за той самий проміжок часу, називається **водним балансом**.

Більша частина води надходить в рослину через кореневу систему. Лише незначна її кількість може надходити через надземні органи рослини. Доступність води рослинам залежить і від розподілу її в ґрунті. Розрізняють такі форми ґрунтової води:

1. Гравітаційна вода – заповнює крупні проміжки між частинками ґрунту і доступна для рослин;
2. Капілярна вода – заповнює капілярні пори ґрунту й утримується в них силами поверхневого натягу і також доступна для рослин;
3. Плівкова вода – оточує колоїдні частинки ґрунту. Така вода із периферичних шарів гідратаційних оболонок може поглинатися рослиною. Це менш доступна вода для рослин;
4. Гігроскопічна вода – адсорбується сухим ґрунтом, що перебуває в атмосфері з 95%-ю відносною вологістю повітря. Це недоступна для рослин вода.

#### **4. ОСОБЛИВОСТІ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ ЯК СПЕЦІАЛІЗОВАНОГО ОРГАНУ ПОГЛИНАННЯ ВОДИ**

Особливості анатомії та морфології кореня тісно пов'язані з його основною функцією – поглинання води та розчинених в ній мінеральних речовин з ґрунту, а також з їх транспортом в надземну частину рослини.

Одна рослина яблуні за вегетацію поглинає 26 т води, 1 рослина кукурудзи – 200 л.

У однієї рослини озимого жита за сприятливих умов може утворитися 143 корені 1-го порядку, 35 тисяч – 2-го, 2 млн. 300 тис. – 3-го, 11,5 млн. – 4-го порядку, разом – 14 млн. коренів. Загальна довжина їх складає 600 км, загальна поверхня 225 м<sup>2</sup>. На них розміщені 15 млрд. кореневих волосків, загальна довжина яких біля 10 тис. км, а площа 400 м<sup>2</sup>. Разом з тим, надземна частина цієї ж рослини має загальну площу приблизно 4,5 м<sup>2</sup>.

По довжині в корені розрізняють 4 зони:

1. Зону поділу клітин, яка прикрита кореневим чохлаком
2. Зону розтягування клітин
3. Зону диференціації клітин (зона корневих волосків)

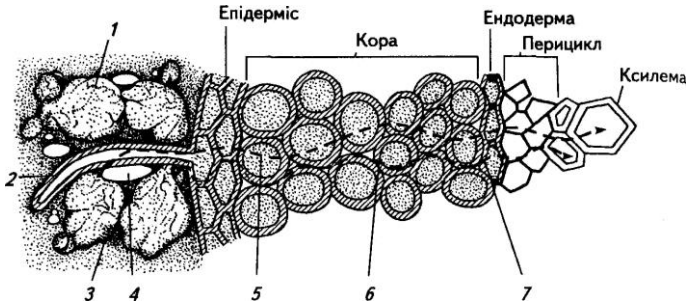


#### 4. Провідну зону

Головну роль у поглинанні води відіграє зона корневих волосків. Кількість їх величезна: на 1 мм<sup>2</sup> знаходиться до 500 корневих волосків.

Корневий волосок – одноклітинне утворення діаметром 0,01 мм і довжиною в декілька мм.

Зовні корінь вкритий епідермою. Під нею знаходиться первинна кора, далі ендодерма, перицикл і судини осевого циліндра кореня.



**Рис. 3. Надходження води з ґрунту в клітини кореня: 1 — ґрунтові частинки; 2 — корневий волосок; 3 — ґрунтова вода; 4 — повітряний простір; 5 — симпласт; 6 — апопласт; 7 — пояс Каспарі**

Транспорт води через корневий волосок до судин кореня може відбуватись як симпластичним, так і апопластичним шляхом. Однак, показано, що рух води через клітинні оболонки зустрічає менший опір, ніж через протопласти. Тому вода з ґрунту в центральну частину кореня надходить апопластом. Крім того, рух води апопластом швидший, ніж симпластом. Однак на рівні ендодерми таке пересування води стає неможливим через непроникні для води пояски Каспарі (шар лігніну і суберину) в її клітинних оболонках. Тому тут відбувається зміна апопластного транспорту води на симпластний. Пояски Каспарі, однак, ще не повністю сформовані в ендодермі ростучих ділянок кореня, тому типи транспортування води не змінюються. В перициклі транспорт води знову змінюється на апопластичний.

## 5. ТРАНСПОРТ ВОДИ В РОСЛИНІ. НИЖНІЙ КІНЦЕВИЙ ДВИГУН

Розрізняють **ближній** і **дальній** транспорт води і розчинених в ній речовин. Ближній відбувається через неспеціалізовані тканини (симпласт, апопласт), а дальній – через провідні тканини (ксилему і флоему). Дальній транспорт включає транспіраційний потік (судинами і трахеїдами ксилеми) і пересування фотоасимілятів (ситоподібними трубками флоеми). Рух води ксилемою з кореня в листки називають висхідним потоком, а з листків до кореня – низхідним.

Рушійними силами висхідного потоку води в рослині є *кореневий тиск* (нижній кінцевий двигун) і *транспірація* (верхній кінцевий двигун).

В судини ксилеми вода надходить завдяки градієнту водного потенціалу. Осмотично активні речовини в судинах ксилеми створюють осмотичний потенціал, що сприяє транспорту води в них. В результаті цього розвивається гідростатичний *кореневий тиск* – сила, що забезпечує односторонній потік води з розчиненими речовинами в надземну частину рослини.

Кореневий тиск складається із двох складових частин: *осмотичної* та *метаболічної*, причому остання потребує затрат АТФ. Значна функція належить актиноподібним білкам, енергозалежне скорочення та розслаблення яких і спричинює зміни гідростатичного тиску в клітинах. Внаслідок цього на шляху водного потоку в напрямі судин ксилеми виникають локальні градієнти водного потенціалу, які й сприяють надходженню води в судини.

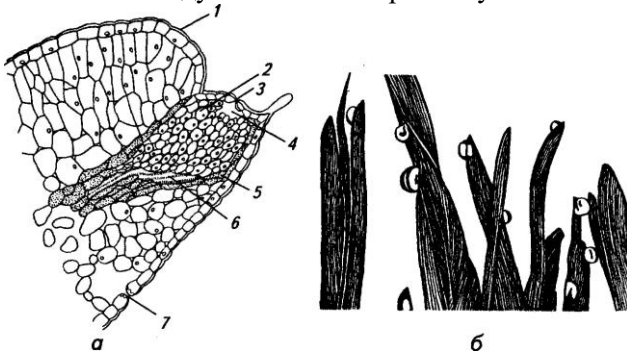
Є дані щодо наявності так званих водяних pomp у коренях рослин (Г. Кундт, В. Робник, 1998). Такими помпами можуть бути скоротливі клітини, які мають клапани в плазмодесмах, ендодермі, інколи — в екзодермі.

Доказом існування кореневого тиску є явище *плачу* рослин і *гутації*. Так, якщо перерізати стебло рослини на незначній відстані від ґрунту, із зони надрізу почне виділятися *пасока* (*ксилемний ексудат*). Це явище *плачу рослин*. Найбільше пасоки виділяється навесні у деревних рослин, коли запасні речовини пересуваються до бруньок. На цьому явищі базується збір березового соку.

*Гутація* – це процес виділення краплин рідини по краях листків. Відбувається гутація в основному вночі і вранці, коли кореневий тиск

підвищується. Також спостерігається при високій вологості повітря та помірно теплій погоді, а також коли транспірація незначна.

Під час гутації ніякого пошкодження рослин не відбувається, але завдяки кореневому тиску рослина виділяє краплини води. При цьому рослини захищені від можливих втрат мінеральних речовин. Річ у тім, що гідатоди виділяють воду в повітряну порожнину, устелену дрібними паренхімними клітинами, так звану *епітемою*, фільтруючись крізь яку вода залишає в ній більшість мінеральних речовин. Отже, плач рослин, як і гутація, свідчить про те, що коренева система поглинає воду і нагнітає її в рослину.



**Рис. 4.** Поздовжній розріз крізь гідатоду листка (а) і гутація (б): 1 — кутикула; 2 — епітема; 3 — водяний продих (пора); 4 — субепідермальна порожнина; 5 — обкладинка; 6 — трахеїда; 7 — продихова щілина

Отже, вода, що надійшла в клітини кореня, під впливом різниці водних потенціалів, а можливо і за участю водяних pomp, рухається до елементів ксилеми, щоб розпочати її висхідний рух до надземних органів. Приблизний розподіл водних потенціалів, які забезпечують пересування води, такий: водний потенціал *грунту* ( $-0,05$  МПа), *кореня* ( $-0,2$  МПа), *стебла* ( $-1,5$  МПа), *листіків* ( $-1,5$  МПа), *повітря за відносної вологості 50 %* ( $-100,0$  МПа).

Підняття води по судинах високих дерев крім верхнього і нижнього кінцевих двигунів забезпечується когезією та адгезією води. *Когезія* — зчеплення молекул води між собою, *адгезія* — зчеплення (прилипання) молекул води зі стінками капілярів.

*Саме спільність транспіраційного потоку, капілярних, осмотичних сил, а також когезії й адгезії і зумовлює підняття води в стовбурах дерев.*

Отже, вода відіграє надзвичайно важливу фізіологічну роль і основним структурним компонентом рослинного організму.

Надходження її у клітину визначається величиною сисної сили (водного потенціалу), яка залежить від осмотичного тиску соку вакуолі і тургорного тиску вмісту клітини.

Водообмін рослин складається із 5-ти процесів: поглинання води, рух води по рослині, випаровування (транспірація), засвоєння води, утворення метаболічної води в процесі дихання.

У поглинанні і переміщенні води приймають участь три двигуни водного току: нижній кінцевий двигун – коренева система, верхній кінцевий двигун (транспірація), проміжний двигун (ксилема). Рушійною силою висхідної течії води по ксилемі є градієнт водного потенціалу через рослину від ґрунту до атмосфери.

Кореневий тиск – це сила, з якою коренева система подає воду в надземні органи. В природі кореневий тиск проявляється у вигляді плачу рослин і гутації.

На роботу кореневої системи впливають внутрішні і зовнішні фактори.

#### ***Контрольні запитання:***

1. Осмотичні явища в клітині і їх значення в житті рослин.
2. Осмотичний тиск клітинного соку, методи його вивчення.
3. Плазмоліз, причини його виникнення. Деплазмоліз.
4. Тургор, втрата його при плазмолізі і в'яненні. Біологічне значення тургору.
5. Зміни сисної сили в різних тканинах і органах рослин. Залежність її від різних факторів середовища.
6. Вміст і розподіл води в організмі і значення її в житті рослини.
7. Стан води в тканинах і її фізіологічна роль.
8. Шляхи надходження води в рослину.
9. Коренева система як орган поглинання води, її будова і роль у забезпеченні рослин водою.
10. Форми ґрунтової вологи та її доступність для рослин.
11. Активне поглинання води коренями, кореневий тиск і механізм його дії.
12. Прояви кореневого тиску в природі.
13. Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на кореневий тиск.

## Тема: ВЕРХНІЙ КІНЦЕВИЙ ДВИГУН ПОТОКУ ВОДИ РОСЛИНОЮ (ТРАНСПІРАЦІЯ)

1. Види транспірації, її біологічне значення
2. Фізіологія руху прорихів.
3. Залежність транспірації від внутрішніх і зовнішніх умов. Добовий хід транспірації.
4. Показники транспірації і їх значення в рослинництві.
5. Особливості водного режиму різних екологічних груп рослин.

### 1.ВИДИ ТРАНСПІРАЦІЇ, ЇЇ БІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ

*Транспірація* – це процес випаровування води з поверхні рослин. Це верхній кінцевий двигун руху води рослиною.

Основним органом транспірації є листок.

Розрізняють *прорихову* (через прорихи), *кутикулярну* (через кутикулу) і *лентикулярну* (через сочевички) транспірації.

Прорихова транспірація зазвичай є основною. Прорихи являють собою отвори в епідермісі листка, утворені двома спеціалізованими клітинами, які називають *замикаючими*. Змінюючи свою форму, замикаючі клітини, викликають відкриття чи закриття прорихової щілини, регулюючи цим самим транспірацію. Це зумовлено неоднаковим потовщенням їх клітинних оболонок: та ділянка, що оточує прориховий отвір потовщена, а та, що межує з епідермальними клітинами – тоненька і більш еластична.

*Прорихова транспірація.* Кількість прорихів на листку варіює в залежності від його віку і складає від 50 до 600 мм<sup>2</sup>. Прорихи на листках можуть розміщуватись на нижній стороні, верхній чи обох. Розрізняють два типи прорихів: 1) замикаючі клітини гантелоподібної форми – характерні для трав'янистих злаків; 2) замикаючі клітини бобоподібної форми – у всіх дводольних, більшості однодольних, голонасінних, мохів, папоротників.

На відміну від інших клітин епідермісу замикаючі клітини прорихів містять хлоропласти і в них проходить фотосинтез. Також у замикаючих клітин відсутні плазмодесми, тобто вони є відносно ізольованими від інших клітин епідермісу.

Не дивлячись на те, що площа прорихових отворів у відношенні до поверхності листка складає лише 1%, випаровування води через них

йде дуже інтенсивно. Це пояснює закон *Стефана*, згідно якого, швидкість дифузії газів через малі отвори пропорційна не площі, а діаметру отвору.

*Кутикулярна транспірація* здійснюється крізь поверхню кутикули, що вкриває епідерміс листка. Кутикули складається з кутину і восків. Як правило, кутикулярна транспірація менша, ніж продихова. Однак при закритих продихах, кутикулярна транспірація відіграє важливу роль у водообміні рослин. Інтенсивність кутикулярної транспірації залежить від товщини кутикули: у молодих листків з тонкою кутикулою вона складає 50-70% від всієї транспірації, у зрілих листків - 10%.

*Лентикулярна транспірація* відбувається за участю сочевичок – сукупності нещільно розташованих клітин перидерми багаторічних стебел і коренів, що випинаються на поверхню у вигляді горбочків, рисочок, через які і здійснюється газообмін у багаторічних стебел і коренів.

### **Роль і значення транспірації**

1. Транспірація – основний двигун водного току (верхній кінцевий двигун). Створює безперервний рух води від кореневої системи до листків. Розвиває силу 20-30 атм.

2. Транспірація – важливий терморегулюючий фактор. Сприяє охолодженню рослин, захищає від перегріву.

3. З транспіраційним потоком проходить рух мінеральних і органічних речовин по рослині. Чим інтенсивніша транспірація, тим інтенсивніше надходять речовини у рослину.

4. Відіграє важливу роль у фотосинтезі. З припиненням транспірації припиняється фотосинтез, оскільки вуглекислий газ надходить лише через відкриті продихи.

## **2. ФІЗІОЛОГІЯ РУХУ ПРОДИХІВ**

Продихова транспірації поділяється на 4 етапи:

1. Переміщення води із судин у клітинні оболонки клітин мезофілу.

2. Випаровування води із поверхні клітин мезофілу.

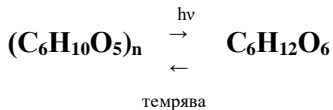
3. Дифузія водяної пари в порожнині листка.

4. Вихід водяної пари в атмосферу через продихи.

Рух прорихів залежить від зміни внутрішніх умов, стану клітин, органів, організму. Основним фактором, що регулює прорихові рухи є **вода**. **В основі механізму відкриття прорихів лежить насичення замикаючих клітин водою.**

Концентрація *вуглекислого газу* – інший фактор, що регулює відкриття прорихів: при зниженні її в міжклітинниках прорихи відкриваються.

*Світло* впливає на рухи прорихів опосередковано через фотосинтез. На світлі відбувається фотосинтез, а отже, накопичується АТФ, яка використовується для роботи  $K^+$ -насосів, які закачують іони  $K^+$  в клітини.  $K^+$  як відомо, є осмотично активним, тобто веде до підвищення осмотичного тиску, що викликає насичення водою. Крім того, на світлі відбувається розщеплення утвореного під час фотосинтезу крохмалю до цукрів. Це пов'язано зі зменшенням на світлі вуглекислого газу, що збільшує рН клітини і активність ферменту, який розщеплює крохмаль. У темряві, навпаки, цукор перетворюється у крохмаль: зменшується осмотичний тиск, клітини віддають воду, прорихи закриваються.



*Температура* впливає на швидкість відкриття прорихів. При температурі нижче  $5^\circ C$  прорихи відкриваються дуже повільно, при негативних і вище оптимальних температурах вони залишаються закритими. Вплив температури на рухи прорихів опосередкований через її вплив на швидкість фотосинтезу і на швидкість дихання.

В регуляції прорихових рухів беруть участь *фітогормони*: абсцизова кислота і цитокініни. АБК сприяє закриттю прорихів, цитокініни ж навпаки. АБК спричинює зміни в структурі плазмалеми, що веде до зменшення активності  $H^+$ -помпи – протони не викачуються назовні, відбувається підвищення рН цитоплазми, збільшення іонів  $Ca^{2+}$ , вихід іонів  $K^+$  з клітини, як наслідок зменшується тургор замикаючих клітин – прорихи закриваються.

### ***Механізми регуляції стану продихів:***

1. *Гідропасивний* механізм закриття продихів (під час дощу клітини епідермісу збільшуються в об'ємі, які ніби тиснуть на продихові клітини).

2. *Гідроактивний* механізм закриття і відкриття (пов'язана з фотосинтезом у замикаючих клітинах, збільшенням осмотичного тиску і концентрації  $K^+$  на світлі та зменшенням – у темряві).

3. *Фотоактивний* - закриття у темряві і відкриття на світлі.

4. *Термоактивний* механізм пов'язаний із впливом температури на стан продихів. Підвищення температури в інтервалі від +5 до +35 °C сприяє відкриттю продихів, а в інтервалі +35...40 °C – до закриття.

5. *Вуглекислотний механізм.* Зниження концентрації вуглекислого газу до 0,05 % веде до закриття продихів, а підвищення до 0,1% чи більше – до їх відкриття.

6. *Біохімічний* механізм пов'язаний з накопиченням речовин, що впливають на стан продихів. Помічено, що при нестачі води в рослині виробляється більше абсцизової кислоти, яка викликає закриття продихів.

### **3. ЗАЛЕЖНІСТЬ ТРАНСPIPAЦІЇ ВІД ВНУТРІШНІХ ТА ЗОВНІШНІХ УМОВ**

Інтенсивність транспірації залежить від ряду факторів:

#### *Внутрішні фактори:*

1. Будова і фізіологічний стан листка.
2. Стан продихового апарату і кількість продихів в листку.
3. Міцність кутикулярного покриву.
4. Величина внутрішньої випаровуючої поверхні.
5. Стан води в рослинах.
6. Розвиток провідної системи.
7. Осмотичний потенціал клітин листка.
8. Видова специфіка рослин.
9. Вік рослин.

#### *Зовнішні фактори:*

1. Температури (з підвищенням температури інтенсивність транспірації зростає).
2. Інтенсивності освітлення (із збільшенням – зростає).
3. Якості освітлення (синьо-фіолетові промені підвищують інтенсивність транспірації).



4. Сили вітру. Вітер посилює останні фази транспірації – випаровування з поверхні листка.

5. Вологості повітря. Чим менша вологість – тим вища транспірація.

6. Вологості ґрунту. Зі зменшенням вологості ґрунту, транспірація зростає.

#### **Добовий хід транспірації.**

Рослини в залежності від добового ходу транспірації поділяють на три групи:

- 1) рослини, у яких вночі продиhi завжди закриті. Вранці вони відкриваються, а потім їх поведінка продовж дня залежить від умов середовища;
- 2) рослини, у яких продиhi вранці відкриваються, а потім в залежності від умов. Вночі їх поведінка залежить від денної. Якщо вдень продиhi були закритими, вночі – відкриваються, якщо ж вдень відкриті, вночі – закриваються. Це рослини гороху, люпину, конюшини;
- 3) рослини у яких вночі продиhi завжди відкриті (сукуленти), а вдень, як і у інших груп, відкриті чи закриті в залежності від умов.

Хід транспірації впродовж доби характеризується одновершинною кривою: слабка в ранішні години транспірація зростає у міру підняття сонця, збільшення температури і зменшення вологості повітря, досягає максимуму після опівдня, а потім швидко падає до заходу сонця. Вночі інтенсивність транспірації в 10 разів менша.

Однак, такий хід транспірації в природі не завжди буває. Наприклад, виникають двовершинні криві з максимумом транспірації у ранішні та вечірні години.

#### **4. ПОКАЗНИКИ ТРАНСПІРАЦІЇ І ЇХ ЗНАЧЕННЯ В РОСЛИННИЦТВІ, АНТИТРАНСПІРАНТИ**

Транспірація спричиняє проходження крізь тіло рослини величезної кількості води і має пристосувальне значення, яке тісно пов'язане не лише з водообміном, а і з іншими метаболічними процесами, зокрема, фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням. Тому при дослідженні водного режиму різних рослин надзвичайно важливе значення має вивчення величин транспірації,

таких як інтенсивність транспірації, транспіраційний коефіцієнт, продуктивність транспірації, відносна транспірація, коефіцієнт водоспоживання.

**Інтенсивність транспірації (IT)** – це кількість води, яку випаровує рослина (в г) за одиницю часу (год) одиницею поверхні листка (в  $\text{дм}^2$ ). Ця величина коливається в межах 0,15-1,47 г на  $\text{дм}^2$  за 1 годину.

**Транспіраційний коефіцієнт (TK)** – кількість води (в г або мл), яку випаровує рослина для накопичення 1г сухої речовини. Для різних видів рослин його величина становить від 125 до 1000, а найчастіше близько 300. Взагалі цей показник значно коливається залежно від умов середовища і може виступати показником вимог рослин до вологи.

Наприклад, для рослин пшениці він може бути в межах від 220 до 750 одиниць (в середньому 450-600);

проса – 200-300;

гороху – 400;

кукурудзи – 230;

гречки – 530.

**Продуктивність транспірації (PT)** – величина обернена транспіраційному коефіцієнту і визначає кількість сухої речовини (в г), накопиченої рослиною за період, коли вона випаровує 1 кг (л) води.

За даними М.О. Максимова вона становить від 1 до 8, а в середньому в умовах помірного клімату дорівнює 3. Отже, на синтез 1 г сухої речовини використовується в середньому близько 300 г води, або лише 0,2% всієї води, що проходить крізь тіло рослини, решту, 99,8%, вона випаровує.

**Відносна транспірація (BT)** – відношення інтенсивності транспірації з одиниці площі листка до інтенсивності випаровування з одиниці вільної водної поверхні. Може знаходитись в межах 0,01-1, в середньому - 0,1-0,8.

**Коефіцієнт водоспоживання (KB)** – витрата продуктивної вологи в  $\text{м}^3$  на 1 ц продукції.  $\text{KB}=15\text{-}650 \text{ м}^3/\text{ц}$ .

На підставі знання показників транспірації створюється можливість простежити вимоги рослин до умов водопостачання в онтогенезі й обґрунтувати агротехнічні заходи, спрямовані на забезпечення рослин водою і створення для них сприятливих умов росту, розвитку і високої продуктивності.

## 5. ОСОБЛИВОСТІ ВОДНОГО РЕЖИМУ РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП РОСЛИН

Прийомування рослин до різних умов водопостачання позначилося на їхніх морфологічних, анатомо-фізіологічних і біохімічних особливостях. Залежно від екологічної ніші, яку вони займають, слід виділити насамперед *водні рослини* та *наземні*. В свою чергу, їх поділяють на *пойкілогідрові* (бактерії, ціанобактерії та деякі інші водорості, лишайники), що пристосувалися витримувати дефіцит вологи без значних втрат життєдіяльності, та *гомойогідрові* (наземні папоротеподібні, голонасінні, квіткові), тобто більшість рослин суші. Для них характерна наявність тонких механізмів регуляції продишової та кутикулярної транспірації.

Рослини різних зон поділяють на відповідні екологічні типи, серед яких розрізняють: *гідатофіти*, *гігрофіти*, *мезофіти*, *гідрофіти* та *ксерофіти*.

1. Гідатофіти — це водяні рослини, які цілком або частково занурені у воду (кушир, елодея, водяна лілія тощо). У них мало розвинена механічна тканина, провідні елементи, оскільки поживні речовини поглинаються всією поверхнею рослин.
2. Гігрофіти — це рослини, що ростуть в умовах значного зволоження, мають гігроморфну структуру (відносно великі розміри клітини, тонкі клітинні оболонки, більші за розміром продиши). У гігрофітів стебло видовжене, коренева система розвинена слабо.
3. Мезофіти — це рослини середньозволожених місць, переважно представники культурної флори. Ці рослини різноманітні, дуже поширені на Земній кулі і мають величезне значення в житті людини. Вони широко використовуються в сільському господарстві. Це хлібні злакові рослини, кормові трави, овочеві, технічні, олійні, кормові, плодові, волокнисті та інші культури.
4. Гідрофіти — це рослини, які розвиваються в умовах достатнього водопостачання, на низинних місцях з неглибоким заляганням ґрунтових вод, болотах, озерах, на берегах рік, морів тощо. Мають досить розвинені механічні та провідні тканини, міжклітинники і повітряні порожнини,

крізь які повітря доходить до занурених у воду частин рослин.

5. Ксерофіти — це рослини, засушливих місцезростань, які в процесі онтогенезу добре пристосовувалися до посухи завдяки специфічним ознакам і властивостям, що виникли під впливом умов існування в процесі еволюції. До цієї групи належать рослини пустель, напівпустель, сухих степів, де умови водопостачання ускладнені у зв'язку з нестачею води. Загальна ознака всіх представників ксерофітів – максимальне скорочення випаровуючої поверхні, що призвело, своєю чергою, до незначного розвитку надземної частини. Цим і пояснюється, що більшість ксерофітів — це трави, низькорослі кущі, в яких підземні частини розвинені краще, ніж надземні, як наприклад, полин, люцерна степова, верблюжа колючка. До ксерофітів належать рослини різних систематичних груп, але однакові водопостачання сприяли розвитку в них аналогічних пристосувань до умов життя.

За морфологічними ознаками ксерофіти надзвичайно різноманітні: це *кактуси, сукуленти, тонколисті ксерофіти, жорстколисті ксерофіти, ефемери*.

- До *кактусів* належать рослини пустель, розвиток яких відбувався по лінії максимального скорочення поверхні рослин, що здатна випаровувати воду. Внаслідок цього листки втратили свої функції асимілюючого та випаровуючого органу. Коренева система кактусів розташована в поверхневих шарах ґрунту, що має пристосувальне значення. Таке розташування її забезпечує швидке вбирання води, що накопичується на поверхні ґрунту й швидко надходить у рослину. Особливістю кактусів є те, що їхні тіла за великого об'єму мають невеликі поверхні.

- До *сукулентів*, крім кактусів, належать такі рослини, як алое, заяча капуста, очиток їдкий тощо. Всі вони мають значні запаси води, які накопичуються в основному в листках, внаслідок чого листки сукулентів мають м'ясистий вигляд і характеризуються великим містом клітинного соку. У листках сукулентів добре розвинена водоносна паренхіма, а клітинний сік її характеризується невисоким осмотичним тиском. Коренева система цього типу рослин розміщується в поверхневих шарах ґрунту. Сукуленти розвиваються

на скелях, кам'яній огорожі, пісках тощо і характеризуються високою жаростійкістю.

- До *тонколистих ксерофітів* належать полин, степова люцерна, верблюжа колючка тощо. Ця група рослин має надзвичайно розвинену кореневу систему, яка проникає в глибокі шари ґрунту й поглинає звідти потрібну для життя воду. Тіло їх вкрите білими волосками, які утворюють напівпрозорий екран, що захищає хлоропласти від шкідливого впливу яскравого світла. Характерними ознаками цих рослин є шипи, колючки. Клітинний сік цих рослин має високу концентрацію (осмотичний тиск), тому йому властива величезна всисна сила, що забезпечує вбирання води із ґрунту. Поверхня листків тонколистих ксерофітів дуже розсічена. Якщо в ґрунті нестача води, то у таких рослин спостерігається анабіоз. Втрата великої кількості води внаслідок транспірації компенсується вбиранням її кореневою системою, яка проникає в глибокі шари ґрунту. Крім люцерни та верблюжої колючки, до тонколистих ксерофітів належать дикий кавун, деякі види полину, листки яких швидко в'януть, якщо їх зірвати з рослини. Загальною властивістю цих рослин є невідповідність між кореневою системою і надземною частиною.

- До *жорстколистих* рослин належать деякі представники степових злаків: ковила, типчак, деякі зонтичні, зокрема перекотиполе. Найважливішою ознакою їх є здатність добре витримувати тривале в'янення. У цей час листки їх скручуються в трубочки, забезпечуючи тим самим економне витрачання води, оскільки продихи потрапляють саме всередину трубки, де вони ізольовані від навколишнього середовища. На відміну від сукулентів жорстколисті ксерофіти мають високу концентрацію клітинного соку.

- *Ефемери* — це група так званих несправжніх ксерофітів, які характеризуються надзвичайно коротким вегетаційним періодом. Вони мають малорозвинену кореневу систему, що розвивається в поверхневих шарах ґрунту. Розвиток їх триває три-чотири тижні. протягом яких вони зацвітають і дають стиглі плоди. Це відбувається наповесні, коли в поверхневих шарах ґрунту є достатня кількість вологи, необхідної для розвитку зазначених рослин.

***Контрольні запитання:***

1. Транспірація і її значення в житті рослин.
2. Листок як орган транспірації.

3. Види транспірації. Продихова, кутикулярна, лентикулярна.
4. Методи вимірювання транспірації, інтенсивність транспірації.
5. Поняття про інтенсивність транспірації, її продуктивність і транспіраційний коефіцієнт. Значення цих показників.
6. Залежність транспірації від зовнішніх і внутрішніх умов.
7. Будова продихового апарату.
8. Механізми відкриття і закриття продихів.
9. Методи визначення стану продихів.
10. Рух води в системі ґрунт-рослина-атмосфера.
11. Особливості водного режиму рослин різних екологічних груп.
12. Фізіологічні і анатомо-морфологічні пристосування рослин до посухи.
13. Особливості водообміну у ксерофітів і мезофітів.

## Тема: ФОТОСИНТЕЗ

1. Суть і значення фотосинтезу. Основні етапи розвитку вчення про фотосинтез.

2. Листок як орган фотосинтезу. Хлоропласти, їх будова, хімічний склад, структура, властивості і функції.

3. Пігменти фотосинтезуючих систем, фізико-хімічні і оптичні властивості.

### 1. СУТЬ І ЗНАЧЕННЯ ФОТОСИНТЕЗУ. ОСНОВНІ ЕТАПИ РОЗВИТКУ ВЧЕННЯ ПРО ФОТОСИНТЕЗ

Всі форми життя для свого росту і розвитку потребують енергії. Життя може розвиватися лише за умови надходження енергії ззовні.

Єдиним невичерпним джерелом енергії є Сонце.

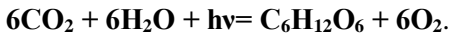
Залежно від типу живлення і джерела енергії всі живі організми поділяються на гетеротрофні і автотрофні.

*Гетеротрофи* – організми, які використовують готові органічні речовини, в яких накопичена потенційна хімічна енергія (тварини, люди, гриби, рослини-паразити, органи рослин – корені).

*Автотрофи* – організми, які здатні синтезувати органічні речовини, використовуючи при цьому сонячну або хімічну енергію, що дає можливість засвоювати вуглекислий газ (зелені рослини, бактерії фото- і хемосинтетики (сіркобактерії, залізобактерії)).

*Фотосинтез* – процес синтезу рослинами органічних речовин з неорганічних (вуглекислого газу і води) під дією електромагнітної сонячної енергії. Це процес трансформації сонячної енергії в енергію хімічних зв'язків органічних сполук.

Перше сумарне рівняння процесу фотосинтезу запропонував у 1840 р. французький учений **Ж.Б. Буссенго**:



У даний час більш уживане розгорнуте сумарне рівняння фотосинтезу:



Джерелом вуглецю при фотосинтезі є  $\text{CO}_2$ , джерелом водню і кисню – вода.

## **Значення фотосинтезу:**

### 1. Зміна складу атмосфери:

- виділення кисню і накопичення його в атмосфері (це привело до створення магнітного поля Землі, сформувало озоновий екран атмосфери, забезпечує дихання людей і тварин, горіння, окисні процеси). Весь кисень атмосфери (21 %) – біологічного походження;
- зв'язування вуглекислого газу та підтримка його балансу.

### 2. Синтез органічної речовини.

### 3. Накопичення потенційної хімічної енергії.

Датою відкриття фотосинтезу є 1771 рік. **Англійський учений Дж. Пристлі** звернув увагу на те, що рослини покращують повітря і роблять його придатним для дихання, оскільки поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень. За своє відкриття Пристлі був нагороджений Лондонським королівським товариством Великою золотою медаллю Коплі, а також обраний почесним членом Петербурзької Академії наук.

В подальших роботах учених (**Я. Ингенхауз, Ж. Сенеб'є, Н. Соссюр, Ж. Бусенго**) було встановлено, що рослини виділяють кисень зеленими частинами рослин на світлі, поглинаючи вуглекислий газ, з якого за участю води синтезуються органічні речовини. Саме цей процес в **1877 р.** німецький учений **В. Пфєффер** назвав «**фотосинтезом**».

Великий вклад у вивчення фотосинтезу вніс **Климент Аркадійович Тімірязєв**, цьому він присвятив 35 років. Він вперше довів належність закону збереження енергії до процесу фотосинтезу; правильно визначив спектри поглинання хлорофілу; довів, що хлорофіл в процесі фотосинтезу окислюється і відновлюється; не вся енергія, що потрапляє на листок, повністю поглинається, частина її відбивається, а частина проходить через листок.

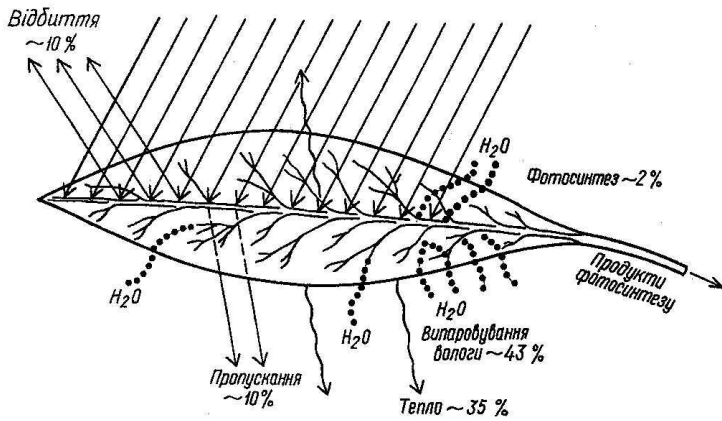
## **2. ЛИСТОК ЯК ОРГАН ФОТОСИНТЕЗУ. ХЛОРОПЛАСТИ, ЇХ БУДОВА, ХІМІЧНИЙ СКЛАД, СТРУКТУРА, ВЛАСТИВОСТІ І ФУНКЦІЇ**

Основним фотосинтезуючим органом рослин є листок.

Особливості морфології, анатомії та фізіології листка повною мірою забезпечують здійснення його основної функції – фотосинтезу.



Енергія Сонця являє собою електромагнітні коливання з різними довжинами хвиль. Близько 40-45% цієї енергії припадає на область від 400 до 700 нм. Ця частина спектру сприймається як видиме світло (кольори веселки). Цей спектр, який поглинається пігментами хлорофілу називається **фотосинтетично активною радіацією (ФАР)**. Як і всі фізичні тіла листок відбиває, поглинає і пропускає падаючі на нього промені. Для фотосинтезу рослини використовують 1-2 % ФАР (рис. 5).



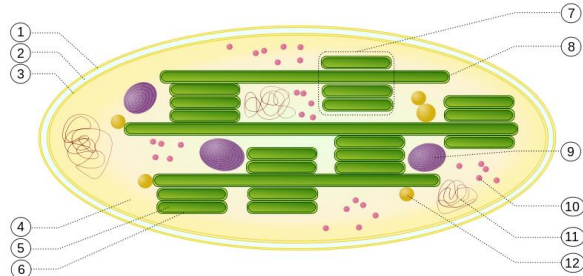
**Рис. 5. Енергетичний баланс листка**

Основною фотосинтезуючою тканиною листка є хлоренхіма або мезофіл, який складається зі стовчастої (палісадної) і губчастої паренхіми. Клітини палісадної паренхіми, на відміну від губчастої, щільно прилягають одна до одної. Мезофіл знаходиться між верхньою і нижньою епідермою. Клітини епідермісу, за винятком замикаючих клітин продихів позбавлені хлоропластів. Епідерма захищає тканини листка від зовнішніх впливів, а також регулює газообмін і транспірацію через продихи.

Основними фотосинтезуючими елементами клітин рослин є хлоропласти. Кількість їх у клітині може бути від одного до 100. Вони мають форму двояковипуклої лінзи. Довжина їх коливається в межах 3-10 мкм, діаметр – 2-3 мкм. Це напівавтономна органела клітини,

оскільки для розвитку і функціонування використовує генетичну інформацію як свого власного, так і ядерного геному.

Хлоропласт оточений подвійною мембраною. Крім того, вони мають внутрішню мембранну систему, яка формує **тилакоїди**. Це плоский диск, оточений одношаровою мембраною, який містить хлорофіл, каротиноїди, білки, що беруть участь у фотосинтетичних реакціях. Тилакоїди, розміщуючись одні над одними, наче стопка монет, утворюють **грані**. Грані занурені в безбарвний матрикс, який називається **строма**. Сусідні грані з'єднані між собою одиночними тилакоїдами, які називаються **ламелами строми**. Тобто розрізняють ламели гран і ламели строми. В стромі протікають реакції темної фази фотосинтезу, в тилакоїдах – світлової.



**Рис. 6. Схематична будова хлоропласта:** 1 – зовнішня мембрана, 2 – міжмембранний простір, 3 – внутрішня мембрана, 4 – строма, 5 – тилакоїди з просвітом всередині, 6 – мембрана тилакоїда, 7 – грана (стопка тилакоїдів), 8 – тилакоїди строми (ламела), 9 – зерно крохмалю, 10 – рибосома, 11 – пластидна ДНК, 12 – пластоглобула (крапля жиру).

### 3. ПІГМЕНТИ ФОТОСИНТЕЗУЮЧИХ СИСТЕМ, ФІЗИКО-ХІМІЧНІ І ОПТИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ

Усі фотосинтезуючі організми містять пігменти, які здатні поглинати видиме світло, запускаючи цим самим хімічні реакції фотосинтезу.

У пластидах вищих рослин і водоростей зустрічаються пігменти трьох основних класів – **хлорофіли**, **каротиноїди** і **фікобіліни**.

**ХЛОРОФІЛИ** – це основні пігменти фотосинтезу. Саме вони надають рослині зелений колір (забарвлення зумовлюється

променями, які відбиваються: **хлорофіл поглинає червоні і сині промені, а відбиває – зелені**). Розрізняють такі хлорофіли:

*Хлорофіл «а»*, що має синьо-зеленувате забарвлення і є основним пігментом хлоропластів.

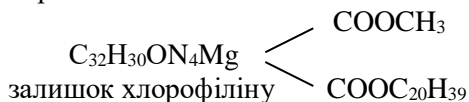
*Хлорофіл «b»* – жовто-зеленуватого забарвлення, який переносить поглинуту ним енергію на хлорофіл «а». Співвідношення хлорофілу «а» і «b» у хлоропластах 3:1.

*Хлорофіл «с»*, що входить до складу хлоропластів бурих, діатомових і золотистих водоростей.

*Хлорофіл «d»*, знайдений у червоних водоростях.

*Бактеріохлорофіли*, що є пігментами фотосинтезуючих бактерій. Їх відомо чотири види.

*Хлорофіл «а»* з хімічного погляду є складним ефіром дикарбонової кислоти хлорофіліну, в якій одна карбоксильна група заміщена на залишок метилового спирту (CH<sub>3</sub>OH), а інша – на залишок спирту фітолу (C<sub>20</sub>H<sub>39</sub>OH). Залишки спиртів називаються спиртовими хвостами.



Елементарний склад хлорофілу «а» (C<sub>55</sub>H<sub>72</sub>O<sub>5</sub>N<sub>4</sub>Mg) і хлорофілу «b» (C<sub>55</sub>H<sub>70</sub>O<sub>6</sub>N<sub>4</sub>Mg) було визначено в 1914р. німецьким вченим Ріхардом Вільштеттером.

Основу молекули становить порфіринове ядро, що складається з чотирьох пірольних кілець. У центрі порфіринового ядра знаходиться атом магнію, який з'єднаний з 4-ма атомами азоту пірольних кілець. Між собою порфіринові кільця з'єднані метиновими містками. Крім того, є додаткове п'яте циклопентанове кільце, яке містить кетогрупу.

Хлорофіл «b» відрізняється від хлорофілу «а» тим, що в ньому в другому пірольному кільці одна метильна група замінена альдегідною.

Молекула хлорофілу є полярною (порфіринове ядро є гідрофільним, а фітольний «хвіст» – гідрофобним), що зумовлює розміщення її в мембранах хлоропласту: фітольний «хвіст» розміщується в гідрофобній ділянці тилакоїда (відіграє роль якора), порфіринове ядро – в гідрофільній. Молекула хлорофілу є електрично нейтральною, оскільки подвійний заряд магнію

компенсується двома надлишковими електронами, які розподілені між чотирма атомами пірольних кілець.

Якщо з молекули хлорофілу видалити фітол, одержимо **хлорофілід**. У разі заміщення атома  $Mg^{2+}$  воднем утворюється **феофітин** бурого кольору.

Хлорофіл вибірково поглинає світло. Розрізняють два максимуми поглинання: в області коротких хвиль та відповідно в довгохвильовій. Хлорофіли поглинають максимально червоні (довгі хвилі) і синьо-фіолетові (короткі хвилі) промені. Спектри поглинання хлорофілу «а» – 420, 660 нм, а хлорофілу «b» – 455 і 644 нм.

**КАРОТИНОЇДИ** – це жиророзчинні жовті, червоні, оранжеві пігменти.

Каротиноїди в хімічному плані є похідними ізопрену, містять 40 атомів вуглецю і, будучи ненасиченими вуглеводнями, містять значну кількість подвійних зв'язків, чим зумовлена їх оптична активність.

Каротиноїди поділяються на 2 групи: каротини, які мають оранжеве чи червоне забарвлення ( $C_{40}H_{56}$  –  $\beta$ -каротин,  $\alpha$ -каротин) і ксантофіли, жовтого забарвлення, які містять кисень ( $C_{40}H_{56}O_2$  – лютеїн,  $C_{40}H_{56}O_4$  – віолксантин, ще у вищих рослин виділяють зеаксантин, антероксантин). Цікаво відмітити, що вітамін А є частиною молекули каротину.

**Каротиноїди поглинають промені синьої і зеленої частин спектра**, і в області спектра від 400 до 550 нм мають три основні смуги поглинання. Отже, каротиноїди відіграють роль додаткових світлозбираючих пігментів в тій частині спектру, де слабо поглинає хлорофіл. Від них енергія збудження передається на хлорофіл «а». Це особливо важливо для водних екосистем, куди проникають кванти синього і зеленого світла і відмічається дефіцит квантів червоного світла, необхідних для збудження молекули хлорофілу. Каротиноїди також відіграють роль фотопротекторів – захищають хлорофіл від фотоокислення на надто яскравому освітленні. Їх захисний ефект пояснюється здатністю каротиноїдів взаємодіяти зі збудженими молекулами кисню і хлорофілу. В цьому випадку енергія збудження хлорофілу передається на каротиноїди, а потім розсіюється у вигляді тепла. Каротиноїдам належить певна роль у статевому процесі рослин: вони надають забарвлення пелюсткам, плодам, коренеплодам, приваблюючи цим самим комах для перехресного запилення.

**ФІКОБІЛІНИ** – ще одна група пігментів, які містяться у синьо-зелених та червоних водоростях. Фікобіліни являють собою тетрапірольні структури з відкритим ланцюгом, які мають систему кон'югованих подвійних зв'язків. У хімічному відношенні фікобіліни є речовинами білкової природи.

Фікобіліни є хромофорною частиною фікобіліпротеїну – глобулінподібного білка.

Виділяють такі фікобіліпротеїни: *фікоеритрини* – пігменти червоного кольору з максимумом поглинання 498-598 нм, *фікоціаніни* – синьо-голубі пігменти з максимумом поглинання 585-630 нм і *алофікоціаніни* – сині, з максимумом поглинання 585-650 нм.

**Отже, фікобіліпротеїни поглинають промені зеленої і жовтої частин спектра в зоні 500-650 нм.**

Фікобіліпротеїни агрегують один з одним, утворюючи спеціальні гранули – *фікобілісоми*, які розміщуються або в стромі хлоропласта, або на поверхні мембран.

Фікобіліни, як і каротиноїди, є додатковими фотосинтетичними пігментами, оскільки поглинута ними енергія світла потім передається хлорофілу.

Фікобіліни зумовлюють явище *хроматичної адаптації* водоростей в їх вертикальній зональності. Як відомо, червоні промені, як правило, не проходять глибше 34м. На глибині 177м затримуються жовті промені, 322м – зелені, 500 – сині та фіолетові. Тому біля поверхні води зростають зелені водорості, глибше синьо-зелені, ще глибше – червоні водорості.

#### ***Контрольні запитання:***

1. Загальні поняття про фотосинтез, значення цього процесу, його космічна роль.
2. Головні етапи розвитку уявлень про природу фотосинтезу.
3. Листок як орган фотосинтезу. Засвоєння вуглекислого газу і сонячної енергії при фотосинтезі.
4. Хлоропласти, їх склад, будова, властивості і функції.
5. Пігменти фотосинтезуючих систем: хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни.
6. Хлорофіли, їх будова і хімічний склад. Стан хлорофілу в пластидах. Біосинтез хлорофілу.
7. Оптичні властивості зелених пігментів. Роль хлорофілу в процесі фотосинтезу.

## Тема: БІОФІЗИКА І БІОХІМІЯ ФОТОСИНТЕЗУ

1. Світлові реакції фотосинтезу. Організація і функціонування I та II пігментних систем. Структура і функції ЕТЛ.

2. Фотосинтетичне фосфорилування, утворення АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>.

3. Темнова фаза фотосинтезу (С<sub>3</sub>-, С<sub>4</sub> шлях фіксації вуглецю, фотодихання, фотосинтез за типом товстолистих).

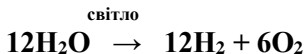
4. Різноманітність продуктів фотосинтезу. Транспортування метаболітів.

### 1. СВІТЛОВІ РЕАКЦІЇ ФОТОСИНТЕЗУ. ОРГАНІЗАЦІЯ І ФУНКЦІОНУВАННЯ І ТА II ФОТОСИСТЕМИ. СТРУКТУРА І ФУНКЦІЇ ЕТЛ

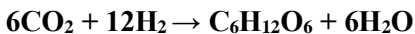
Процес фотосинтезу відбувається в кілька етапів. Ще в 1905 р. англійський учений Ф. Блекмен встановив, що фотосинтез відбувається в два етапи: одні з них відбуваються лише на світлі – світлова фаза, інші – в темряві – темнова фаза. Світлова фаза, своєю чергою, поділяється на два етапи: фотофізичну і фотохімічну.

Самостійний характер світлових реакцій був встановлений у 1937 р. Р. Хіллом, і тому їх часто називають **реакціями Хілла**.

**Світлові реакції** можуть бути виражені такою загальною схемою:



**Темнові реакції** – схемою:

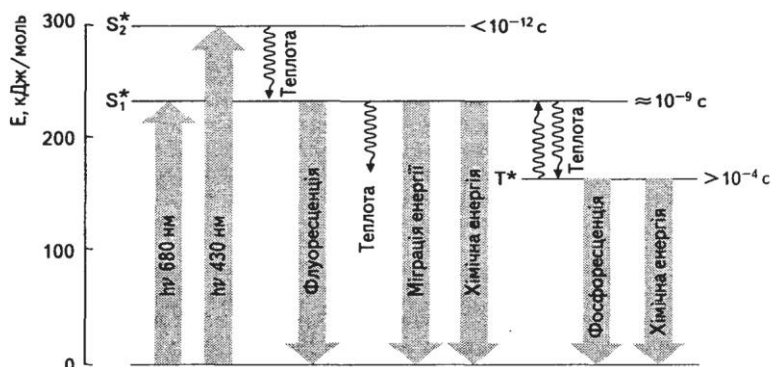


#### *Світлова фаза.*

##### *I. Фотофізичний етап.*

Первинні процеси фотосинтезу розпочинаються з поглинання енергії сонячних квантів, її стабілізації у вигляді електронного збудження та міграції. Фотоактивні речовини, в нашому випадку пігменти, здатні поглинати кванти світла. При поглинанні світла

молекула хлорофілу переходить у збуджений стан. При цьому електрон переходить на іншу більш віддалену від ядра орбіталь, тобто на більш високий енергетичний рівень. В молекулі хлорофілу два рівні збудження. Перший рівень пов'язаний з переходом на більш високий енергетичний рівень в системі спряжених подвійних зв'язків порфіринового ядра, а другий – зі збудженням неспарених електронів атомів азоту і кисню в порфіриновому ядрі. При поглинанні світла електрони переходять в коливальний рух. Найбільш рухомими є делокалізовані електрони, орбіталі яких ніби розмазані між двома ядрами. В порфіриновому ядрі знаходиться 18 делокалізованих електронів. Електрон характеризується також напрямком руху навколо своєї осі – *спіном*. Згідно принципу Паулі на одній орбіталі може знаходитись не більше двох електронів з антипаралельними спінами. Коли в молекулі всі електрони розміщені попарно їх сумарний спін дорівнює нулю. Такий стан молекули називається **основним синглетним  $S_0$** .



Коли при збудженні молекули хлорофілу електрон переходить на іншу орбіталь, не змінюючи при цьому спін, виникає перший  $S_1^*$  і другий  $S_2^*$  синглетні стани. Якщо ж один з електронів змінює спін виникає **триплетний стан  $T^*$** . Час існування збудженої молекули незначний: в  $S_1^*$  –  $10^{-8}$ - $10^{-9}$  с,  $S_2^*$  –  $10^{-12}$  с,  $T^*$  –  $10^{-4}$ - $10^{-2}$  с. Зі збудженого стану молекула хлорофілу може переходити в основний. При цьому енергія може втрачатись шляхом флуоресценції (теплота),

фосфоресценції (свічення), виділення тепла, переносу на інші молекули, зокрема молекули хлорофілу чи використовується у фотохімічній реакції.

**II. Фотохімічний етап** – включає реакції, в яких енергія світла перетворюється в енергію хімічних зв'язків і в першу чергу в енергію фосфорних зв'язків АТФ. Не кожна молекула хлорофілу бере участь у фотохімічних реакціях. Це забезпечується реакційним центром. Поглинання квантів світла і перенесення їх енергії на хлорофіл – так звану пастку енергії збудження, який входить до складу реакційного центру забезпечується фотосинтетичною одиницею (ФСО). До складу ФСО входить 200-250 молекул хлорофілу, які переносять енергію на реакційний центр. Передача енергії відбувається резонансним шляхом. Енергія завжди мігрує у напрямі від пігментів з максимумом поглинання в зоні коротких хвиль до молекул, максимум поглинання яких розміщений у довгохвильовій зоні (чим коротша довжина хвилі, тим більша енергія кванта).

Хлорофіл поглинає червоне і синє світло, причому ефективність червоного світла більша, ніж синього. Р. Емерсон показав, що швидкість фотосинтезу за спільної дії квантів червоного довгохвильового (700 нм) і короткохвильового (680 нм) світла є більшою, ніж сума швидкостей фотосинтезу в разі окремого освітлення цими квантами. Це явище отримало назву «*ефект підсилення Емерсона*». Такий ефект пояснюється функціонуванням двох фотохімічних систем – фотосистеми I і фотосистеми II, які послідовно виконують фотохімічні реакції. ФС I входить до складу тилакоїдів стріми, а ФС II – тилакоїдів гран. У реакційному центрі ФС I міститься хлорофіл з максимумом поглинання 700 нм –  $P_{700}$ , а ФС II – 680 нм –  $P_{680}$ .

Збуджена молекула хлорофілу  $P_{700}$  чи  $P_{680}$  віддає свої електрони молекулам інших речовин, так званим переносникам електронів і протонів. Сукупність переносників складають **електронно-транспортний ланцюг (ЕТЛ)**. Учені Р. Хілл і Ф. Бендалл запропонували схему ЕТЛ, яка одержала назву Z-схеми фотосинтезу. Для переносу електронів необхідно, щоб кожний переносник почергово відновлювався (приєднання електронів) та окиснювався (віддача електронів). В мембранах тилакоїдів переносники електронів ЕТЛ розміщуються відповідно до зменшення їх окисно-відновного



(редокс) потенціалу  $E_0$  (ОВП) (здатності приєднувати чи віддавати електрони). У фотосинтезі вищих рослин перенесення електронів від молекул води (ОВР 0,82 В) до НАДФ<sup>+</sup> (ОВР -0,32 В) здійснюється за рахунок енергії чотирьох квантів світла. Оскільки для синтезу 1 мол. кисню необхідно 2 мол. води, а механізм передачі електронів одноелектронний, для відновлення однієї молекули CO<sub>2</sub> до вуглеводів необхідно 8 квантів світла. Під час транспорту електронів і протонів по ланцюгу переносників частина енергії збудження перетворюється в хімічну (з АДФ і P<sub>n</sub> синтезується макроергічна сполука АТФ, утворюється НАДФН<sub>2</sub>).

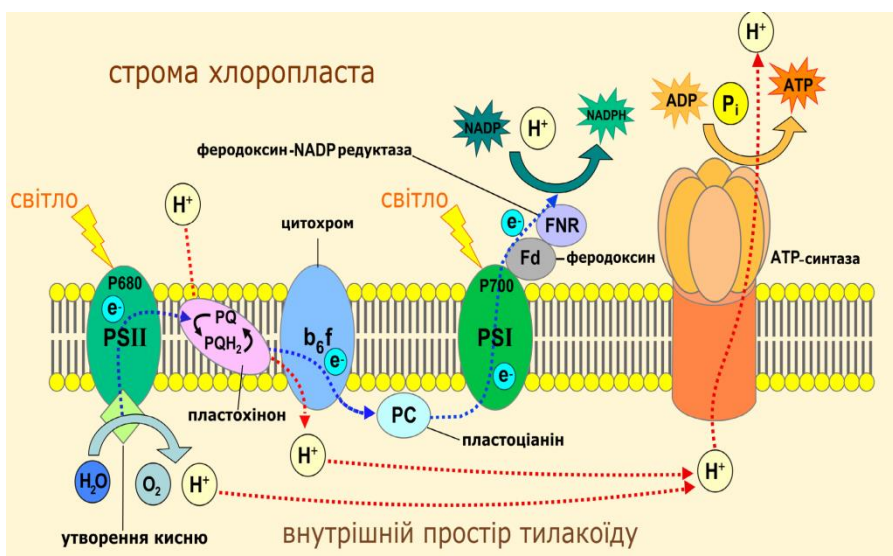
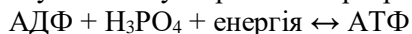


Рис. 7. Схематичне зображення світлової фази фотосинтезу

## 2. ФОСФОРИЛЮВАННЯ, УТВОРЕННЯ АТФ І НАДФ·Н<sub>2</sub>

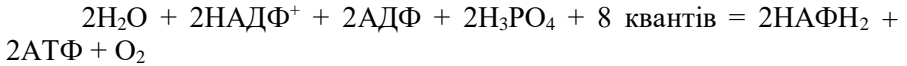
На шляху електронів по ЕТЛ існують ланки, на яких первинна енергія збудженого електрона виявляється вищою, ніж це необхідно для його подальшого транспорту. Цей «надлишок» енергії спрямовується на утворення макроергічної сполуки АТФ з АДФ:



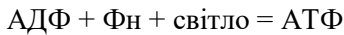
Процес синтезу АТФ при фотосинтезі називають **фотосинтетичним фосфорилуванням**.

Розрізняють циклічне та нециклічне фотофосфорилування, по аналогії з циклічним та нециклічним ЕТЛ.

**Продуктами нециклічного фотофосфорилування є 2 АТФ, 2НАДФ·Н<sub>2</sub> і О<sub>2</sub>:**



**Продуктами циклічного фотофосфорилування є АТФ:**



**Разом – 3 АТФ, 2НАДФ·Н<sub>2</sub> і О<sub>2</sub>**

Підрховано, що при циклічному фотосинтетичному фосфорилуванні утворюється 70-80%, а при нециклічному - 20% усієї кількості утвореної АТФ. Але це співвідношення не постійне.

Процеси фотосинтетичного фосфорилування мають велике біологічне значення, особливо в тих випадках, коли фотосинтез у цілому тимчасово припиняється через нестачу СО<sub>2</sub> (при закритих продихах, у полуденний час, у посуху і т.д.). Фотосинтетичне фосфорилування в таких ситуаціях дозволяє продовжувати накопичення сонячної енергії у вигляді АТФ.

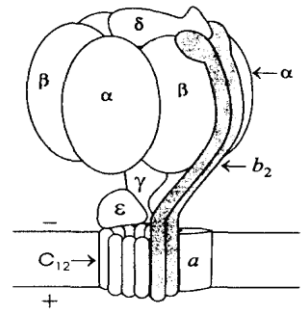
Механізм фосфорилування АТФ, спряжений з роботою ЕТЛ, пояснюється хеміосмотичною теорією, розробленою в 1961-1966 рр. англ. біохіміком Пітером Мітчеллом. Він ввів поняття спряженої мембрани, тобто мембрани на якій процес транспорту протонів спряжений з процесом синтезу АТФ. Суть теорії Мітчелла можна звести до двох положень: по-перше, ЕТЛ функціонує таким чином, що на мембрані виникає електрохімічний градієнт іонів Н<sup>+</sup>, а по-друге, зворотній потік іонів Н<sup>+</sup> через протонний канал супроводжується утворенням енергії АТФ. Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин: гідрофобної, розміщеної в тилакоїдній мембрані (CF<sub>0</sub>), і гідрофільної, яка знаходиться в стромі хлоропласта (CF<sub>1</sub>). Протони проходять через канал в CF<sub>0</sub>, потрапляють в комплекс CF<sub>1</sub>, де процес транспорту іонів Н<sup>+</sup> спряжується з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ. Комплекс CF<sub>1</sub> включає 5 різних субодиниць – три β-субодиниці, три α-субодиниці і по одній γ-, δ- (дельта) і ε-субодиниці.

Комплекс CF<sub>0</sub> у різних видів варіює. У *E. coli* входить 15 субодиниць – а, b<sub>2</sub> і c<sub>12</sub>:

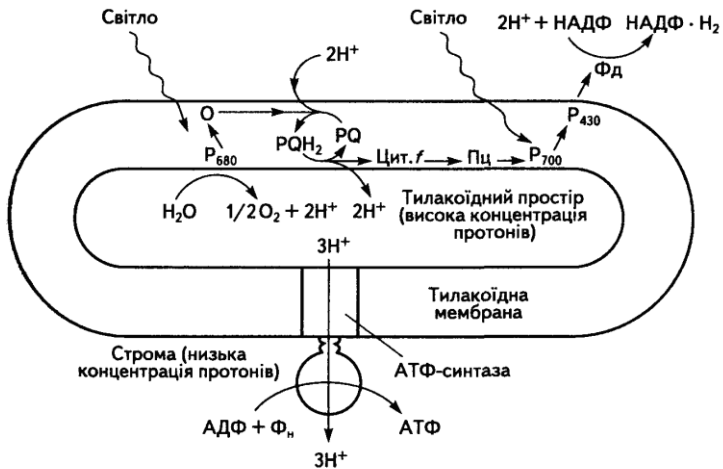
Для пояснення механізму функціонування АТФ-ази найкраще підходить гіпотеза запропонована Полем Бойером (1993). Процес синтезу АТФ умовно поділяють на три етапи:

1. Приєднання АДФ і Фн до активного центру фермента (відбувається без затрати енергії);
2. Іони H<sup>+</sup>, переміщуючись через протонний канал по градієнту електрохімічного потенціалу, викликають конформаційні зміни ферменту, в результаті чого з АДФ і Фн синтезується АТФ.

3. Звільнення АТФ (за рахунок енергії) та повернення ферменту у вихідний стан.



**Рис. 8. АТФ-синтазний комплекс *E. coli***



**Рис. 9. Схематичне зображення фотосинтетичного фосфорилування**

### 3. ТЕМНОВА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗУ (C<sub>3</sub>-, C<sub>4</sub> ШЛЯХ ФІКСАЦІЇ ВУГЛЕЦЮ, ФОТОДИХАННЯ, ФОТОСИНТЕЗ ЗА ТИПОМ ТОВСТОЛИСТИХ)

#### *C<sub>3</sub> шлях фотосинтезу*

На наступному етапі фотосинтезу – темновій фазі – відбувається фіксація CO<sub>2</sub>, в процесі чого відбувається використання енергії молекул АТФ і НАДФН, утворених в світловій фазі. Комплекс темнових реакцій зосереджений у стромі хлоропластів.

Експерименти зі з'ясування шляхів фіксації CO<sub>2</sub> при фотосинтезі вдалось провести групі американських вчених на чолі з Мелвіном Кальвіном, останній який за це в 1961 р. отримав Нобелівську премію. Тому часто темнові реакції називають **циклом Кальвіна**. Показано, що первинним акцептором CO<sub>2</sub> є пентоза (п'ятиуглецевий цукор) – рибулозобіфосфат (РуБФ). Тому цикл Кальвіна називають **відновлювальним пентозофосфатним циклом**. Первинним продуктом фіксації CO<sub>2</sub> є тривуглецева сполука – фосфогліцерінова кислота (ФГК). Звідси інша назва циклу – **C<sub>3</sub> шлях фотосинтезу**.

На сьогоднішній день фіксацію CO<sub>2</sub> і відновлення її до вуглеводів розглядають як процес, що складається з 4-х стадій:

1. **Фаза карбоксилювання**, у ході якої відбувається приєднання CO<sub>2</sub> за до рибулозобіфосфату (**РуБФ**), з утворенням двох молекул фосфогліцерінової кислоти. Ця реакція каталізується ферментом рибулозобіфосфаткарбоксилазою / оксигеназою (РУБІСКО).

2. **Фаза відновлення ФГК**. На цій стадії 3-ФГК відновлюється до 3-фосфогліцерінового альдегіду (3-ФГА).

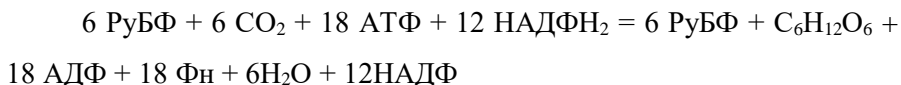
3. **Фаза регенерації РуБФ**. З кожних шести молекул ФГА п'ять витрачається на регенерацію первинного акцептора CO<sub>2</sub> – **РуБФ**, і тільки 1 молекула залишається як продукт фотосинтезу.

4. **Стадія синтезу вуглецевих продуктів фотосинтезу**. На цьому етапі з ФГА і фосфодіоксиацетону (ФДА) утворюється фруктозо-1,6-біфосфат (Ф-1,6-бФ), який потім перетворюється в крохмаль чи в сахарозу.

Для синтезу 1 молекули глюкози в циклі Кальвіна необхідно 12 молекул НАДФН і 18 молекул АТФ (При асиміляції молекули CO<sub>2</sub>

витрачаються 2 молекули НАДФ·Н<sub>2</sub> і 3 молекули АТФ, тобто використовується 6 молекул СО<sub>2</sub>).

Загальне сумарне рівняння темної фази:



### **Фотодихання**

Молекули СО<sub>2</sub> і О<sub>2</sub> конкурують одна з одною в каталітичному центрі РУБІСКО. Встановлено, що РУБІСКО має більшу спорідненість до О<sub>2</sub>. Тобто цей фермент може функціонувати як оксигеназа і каталізувати окиснювальне розщеплення рибулозобіфосфату до ФГК і фосфогліколевої кислоти. Цей процес називають *фотодиханням*, або *С<sub>2</sub>-шляхом фотосинтезу*.

*Фотодихання* – це світлове дихання, внаслідок чого поглинається кисень і виділяється вуглекислий газ.

Зазвичай фотосинтез відбувається водночас з фотосинтезом. На кожні 2-3 карбоксилювання відбувається 1 оксигенування.

Фотодихання відбувається в 3-х органелах рослинної клітини: хлоропластах, пероксисомах і мітохондріях.

Розщеплення РубФ до ФГК і фосфогліколевої кислоти відбувається в хлоропластах. Фосфогліколева кислота пізніше дефосфорилується і перетворюється на гліколеву кислоту (гліколат), яка транспортується в пероксисоми, де окиснюється гліколатоксидазою до гліоксилової кислоти (гліоксилат) з утворення пероксиду водню (Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub>). Пероксид водню одразу розщеплюється каталазою до води і кисню. Гліоксилат амінується і перетворюється в гліцин, який надходить до мітохондрії. Тут з 2-х молекул гліцину утворюється амінокислота серин і виділяється СО<sub>2</sub>. Серин далі транспортується в пероксисому і в процесі дезамінування перетворюється спочатку в гідроксипіровиноградну кислоту (гідроксипіруват), а потім в гліцеринову кислоту (гліцерат), яка в хлоропластах перетворюється на ФГК.

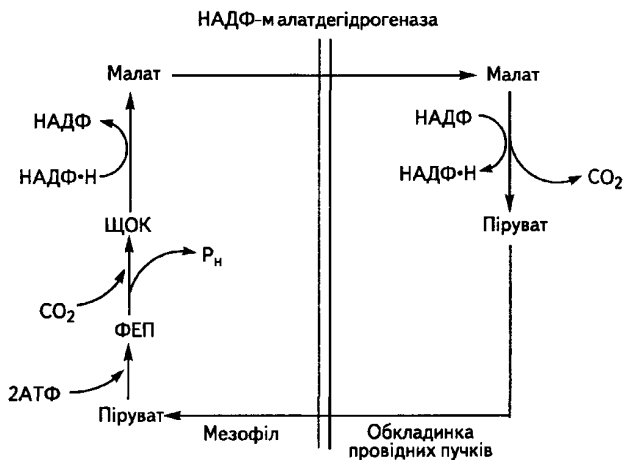
Роль фотодихання є дискусійним питанням. Можливо, фотодихання ліквідує накопичену надлишкову світлову енергію, в результаті чого захищає рослину від фотодеструкції за обмеженого доступу СО<sub>2</sub> (наприклад під час посухи, високої температури). В

процесі фотодихання синтезуються амінокислоти серин та гліцин, що має значення в їх метаболізмі..

### ***C<sub>4</sub>-шлях фотосинтезу (цикл Хетча і Слека)***

Існують інші групи рослин, які здатні фіксувати CO<sub>2</sub> не тільки в реакціях циклу Кальвіна, але й шляхом, в ході якого з'являються C<sub>4</sub>-сполуки (щавлевоцтова кислота, яблучна і аспарагінова). Такий шлях фіксації CO<sub>2</sub> називається ***C<sub>4</sub>- шлях***. Його здійснюють близько 500 видів квіткових рослин і, зокрема, деякі злаки (кукурудза, просо, цукрова тростина та ін.), лобода, молочай, осоки, шириця, багато гвоздикових. Як правило, це високопродуктивні рослини, що стійко здійснюють фотосинтез при значному підвищенні температури й у посушливих умовах. Продуктивність таких C<sub>4</sub>-рослин, як кукурудза і цукрова тростина, може бути в 2-3 рази вища, ніж продуктивність C<sub>3</sub>-рослин - пшениці, рису, вівса.

Як новий тип фіксації CO<sub>2</sub> ***C<sub>4</sub>- шлях*** вперше був описаний австралійськими вченими **М. Хетчем і К. Слеком**, тому цикл темнових реакцій фотосинтезу в C<sub>4</sub>-рослин одержав назву ***циклу Хетча-Слека***.



***Рис. 10. Схема C<sub>4</sub>-шляху фіксації CO<sub>2</sub>***

**C<sub>4</sub>-рослини** мають не тільки інший спосіб фіксації CO<sub>2</sub>, але й пов'язані з ним морфологічні особливості листків – так званий *kranz* (корончатий)-тип (кранц – корона) будови листа.

Для мезофілу листків цього типу характерна диференціація на:

а) радіально розташовані навколо провідних пучків клітини обкладки;

б) основний мезофіл.

У клітинах обкладки хлоропласти великі, часто без гран, характеризується більшою активністю РУБІСКО. У клітинах мезофілу, навпаки хлоропласти дрібні з гранами з більшою активністю фосфоенолпіруваткарбоксілаза (ФЕП-карбоксілаза). Отже, акцептором CO<sub>2</sub> у циклі Хетча-Слека виступає **фосфоенолпіровиноградна кислота (ФЕП)**. Важливою особливістю її є засвоєння вуглекислого газу у вигляді іонів HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>, тоді як РубФ засвоює безпосередньо газоподібний CO<sub>2</sub>.

Утворена ЦОК відновлюється до яблучної кислоти (малату):

Яблучна кислота (ЯК) легко переміщається в клітини обкладки пучків, що самі з повітрям не контактують, але мають весь комплекс ферментів і акцепторів циклу Кальвіна. ЯК в клітинах обкладки декарбоксілюється, звільняючи вуглекислий газ, і перетворюється на піровиноградну кислоту (ПВК).

Молекули цього вуглекислого газу залучаються в асиміляцію циклу Кальвіна. Оскільки клітини обкладки ізольовані від повітря, то воду майже не витрачають і одержують можливість вести фотосинтез за рахунок CO<sub>2</sub>, що звільняється з яблучної кислоти. Утворена тут же піровиноградна кислота відтікає назад у клітини основного мезофілу, де шляхом її фосфорилування регенерується акцептор CO<sub>2</sub> – фосфоенолпіровиноградна кислота:

У циклі Хетча-Слека в цілому на асиміляцію однієї молекули CO<sub>2</sub> C<sub>4</sub>-рослини витрачають 5 молекул АТФ (2 молекули на відновлення ФЕП, а 3 – у циклі Кальвіна) і 2 молекули НАДФ·Н<sub>2</sub>.

C<sub>4</sub>-тип фіксації CO<sub>2</sub> виступає як насос, що накачує вуглекислий газ для C<sub>3</sub>-шляху фотосинтезу. «Кооперативна робота» двох циклів дозволяє більш повно використовувати CO<sub>2</sub> і втрачати при фотосинтезі менше води.

Дуже важливою перевагою C<sub>4</sub>-рослин є майже повна відсутність у них фотодихання. Фотодихання в них інгібується високою концентрацією вуглекислого газу в клітинах.

Описані вище рослини C<sub>4</sub>-типу фотосинтезу запасують вуглекислий газ у формі яблучної кислоти (малату). Але окремі види замість яблучної кислоти запасують аспарагінову кислоту (аспартат). Тому C<sub>4</sub>-рослини поділяють на дві групи: з біохімією *малатного* типу і з біохімією *аспартатного* типу. Малатний тип фотосинтезу більш характерний для рослин Старого Світу, хоча він виявлений і в кукурудзи.

### Порівняння C<sub>3</sub>-рослин і C<sub>4</sub>-рослин

|                                    | C <sub>3</sub> -рослини                     | C <sub>4</sub> -рослини  |
|------------------------------------|---|--|
| Фіксація CO <sub>2</sub>           | Один раз                                    | Двічі: у клітинах мезофілу і клітинах обкладки   |
| Акцептор CO <sub>2</sub>           | РуБФ (C <sub>5</sub> -сполука)              | 1-й – ФЕП (C <sub>3</sub> -сполука)<br>2-й – РуБФ (C <sub>5</sub> -сполука)  |
| Фермент, що фіксує CO <sub>2</sub> | РуБФ-карбоксилаза – недостатньо активний    | У клітинах мезофілу: ФЕП-карбоксилаза – активний;<br>у клітинах обкладки: РуБФ-карбоксилаза – достатньо активний, оскільки багато CO <sub>2</sub>                                  |
| 1-й продукт фотосинтезу            | C <sub>3</sub> -сполука – ФГК               | C <sub>4</sub> -сполука – ЩОК, малат   |
| Анатомічні особливості листка      | Хлоропласти одного типу                     | Кранц-анатомія: клітини 2-х типів з різними хлоропластами.<br>У клітинах обкладки хлоропласти великі, без гран, з крохмальними зернами;<br>у клітинах мезофілу – дрібні, з гранами |
| Фотодихання                        | Присутнє                                    | Пригнічене через велику кількість CO <sub>2</sub>  |
| Продуктивність                     | Врожай нижчий, ніж у C <sub>4</sub> -рослин | Врожай вищий, ніж у C <sub>3</sub> -рослин   |



### **Фотосинтез за типом товстолистих. САМ-метаболізм**

Цикл Хетча-Слека у своєрідній формі був виявлений також у рослин-сукулентів із родини товстолистих. У рослин сукулентів з метаболізмом товстолистого типу також існує кооперація циклу Кальвіна з циклом Хетча-Слека. Але якщо в  $C_4$ -рослин така кооперація досягається шляхом просторового поділу двох циклів (основний мезофіл і клітини обкладки), то в сукулентів ці цикли розділені в часі. Уночі при відкритих продихах сукуленти фіксують  $CO_2$  за типом Хетча-Слека, а вдень при закритих продихах фотосинтез продовжується шляхом циклу Кальвіна. ФЕП в темноті утворюється під час гліколізу в результаті деградації крохмалю. Утворений в результаті карбоксилювання ФЕП надходить у вакуолі, де вдень декарбоксілюється з утворенням ПВК. Виділений вуглекислий газ включається в цикл Кальвіна.

Цей цикл називають САМ-метаболізм (від *Crassulaceae Acid Metabolism*), або метаболізм органічних кислот у товстолистих (МОКТ).

## **4. РІЗНОМАНІТНІСТЬ ПРОДУКТІВ ФОТОСИНТЕЗУ. ТРАНСПОРТУВАННЯ МЕТАБОЛІТІВ**

Кінцевими хімічними стабільними продуктами фотосинтезу, які накопичуються в листках у великих кількостях є крохмаль і сахароза. Крохмаль, що накопичується в хлоропластах, не транспортується, а є запасною формою фіксованого в процесі фотосинтезу вуглецю. Сахароза, яка синтезується з фруктози і глюкози в цитоплазмі є основною транспортною формою вуглецю у більшості рослин. Розподіл тріозофосфатів між процесами синтезу крохмалю в хлоропластах і сахарози в цитоплазмі залежить від забезпеченості цих клітинних компартментів неорганічним фосфором ( $\Phi_n$ ). Коли концентрація  $\Phi_n$  в цитоплазмі велика, тріозофосфати (ФДА) з хлоропластів надходять в цитоплазму в обмін на  $\Phi_n$  і синтезується сахароза. Якщо ж вміст  $\Phi_n$  в цитоплазмі зменшується, тріозофосфати залишаються в хлоропласті і синтезується крохмаль.

Для синтезу крохмалю використовується *фруктозо-6-фосфат*, який виводиться з циклу Кальвіна і перетворюється спочатку на *глюкозо-6-фосфат*, потім *глюкозо-1-фосфат*, і нарешті *АДФ-глюкозу*. На завершальному етапі *АДФ-глюкоза* перетворюється на амілозу,

частина якої перетворюється на амілопектин. Амілопектин перетворюється на крохмаль.

Для синтезу сахарози в обмін на  $\Phi_n$  в цитоплазму з хлоропласту надходить ФДА, який перетворюється на *глюкозо-1-фосфат*, що своєю чергою, перетворюється на *УДФ-глюкозу*. Сахароза синтезується з *УДФ-глюкози* і *фруктозо-6-фосфату*, що утворюється з ФДА.

У разі сповільнення або припинення фотосинтезу крохмальні зерна під дією ферменту фосфорилази гідролізуються до *глюкозо-1-фосфату*, а під дією амілози – до *глюкози*. Потім *глюкозо-6-фосфат* і *глюкоза* перетворюються на ФДА, який транспортується в цитоплазму для синтезу сахарози, або використовується для біосинтезу ліпідів і білків у клітині.

Слід зауважити, що ФДА також може бути вихідною сполукою для синтезу ліпідів і амінокислот.

За коефіцієнтом асиміляції (*фотосинтетичний коефіцієнт*) – співвідношення виділеного в процесі фотосинтезу  $O_2$  до кількості поглинутого  $CO_2$  ( $\Phi K = O_2/CO_2$ ), можна встановити продукти фотосинтезу:

Якщо продуктами фотосинтезу є вуглеводи –  $\Phi K=1$ ;  
білки –  $\Phi K=1,25$ ;  
жири –  $\Phi K=1,5$ .

### ***Транспортування метаболітів***

Органічні речовини, які синтезувались в процесі фотосинтезу транспортуються судинами флоєми.

**Флоєма** являє собою сукупність живих клітин – *власне ситовидні трубки, клітини-супутники, флоємна паренхіма* та мертвих – *луб'яні волокна*.

*Ситовидні трубки* – вертикальні ряди витягнутих циліндричних клітин з тонкими клітинними оболонками, які формують неперервну систему. В місцях стикання клітин одна з одною їх стінки пронизані численними ситовидними порами. У клітинах ситовидних трубок відсутні ядро, невелика кількість мітохондрій і пластид. До кожного членника ситовидної трубки примикає *клітина-супутник*, яка має велике ядро, багато рибосом, мітохондрій, а також ендоплазматичний ретикулум. Основна їх функція полягає в забезпеченні енергією та інформаційною РНК ситовидних трубок.

Фотоасиміляти синтезовані в клітинах мезофілу листка апопластом чи симпластом надходять до клітин-супутників, а потім в ситовидні трубки і транспортуються по всій рослині:

Пересування сахарози відбувається проти градієнта концентрації. Вважають, що проходить спільний транспорт сахарози і протону  $H^+$  через специфічну пермеазу в плазмалемі ситовидних трубок. Такий котранспорт обумовлений протонним градієнтом. Градієнт протонів утворюється активно, тобто із витратами енергії, з допомогою протонної АТФази, яка постійно відкачує іони водню із ситовидних трубок. Витрати енергії вимагають часткового використання сахарози в ситовидних трубках. В постачанні енергією важливу роль відіграють суміжні клітини-супутники.

В ситовидних трубках відсутній фермент, який розкладає сахарозу (*інвертаза*), що і зумовлює цілісність даної сполуки на всьому шляху її транспорту. Транспорт по флоемі може відбуватись навіть одночасно в двох напрямках. Напрямок руху визначається виключно взаємним розміщенням донора і акцептора.

Поряд з транспортом фотоасимілятів із листків до кореня (*низхідний потік*) асиміляти можуть пересуватися *вверх до точок росту, квітів, плодів*. Допускають, що зустрічний потік речовин локалізований в різних ситовидних елементах. Швидкість пересування досить висока і досягає 50-100 см/годину. По флоемі в низхідному напрямку можна спостерігати пересування інших поживних речовин як у вигляді мінеральних, так і органічних сполук, наприклад, відтік із старіючих органів у процесі реутилізації.

**Контрольні запитання:**

1. Світлова і темнова фази фотосинтезу.
2. Організація і функціонування I та II пігментних систем. Структура і функції ЕТЛ.
3. Характеристика основних типів фотосинтетичного фосфорилування.
4. Біохімія засвоєння  $CO_2$  рослинами ( $C_3$ -,  $C_4$ -, САМ- шлях вуглецю).
5. Продукти фотосинтезу.
6. Транспорт асимілятів у листку. Особливості будови флоєми, рух речовин ситоподібними трубками. Швидкість флоємного транспорту і його регуляція.
7. Залежність фотосинтезу від інтенсивності і спектрального складу світла.
8. Добовий і сезонний хід фотосинтезу. Компенсаційні точки.

**Тема: ДИХАННЯ.**  
**ЗАГАЛЬНІ УЯВЛЕННЯ ПРО ДИХАННЯ РОСЛИН**

1. Суть і значення дихання в житті рослин.
2. Теорії механізмів біологічного окиснення.
3. Взаємозв'язок між диханням і бродінням.
4. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт.
5. Ферменти дихального циклу.

**1. СУТЬ І ЗНАЧЕННЯ ДИХАННЯ В ЖИТТІ РОСЛИН**

Утворені в результаті фотосинтезу вуглеводи та інші органічні речовини використовуються клітинами рослинного організму як поживні речовини. Найважливішим етапом живлення органічними речовинами на клітинному рівні виступає процес дихання.

**Дихання** – це складний, багатоступінчастий процес біологічного окиснення органічних речовин з використанням  $O_2$  до простих неорганічних сполук  $CO_2$  і  $H_2O$  з вивільненням енергії, яка використовується на життєдіяльність організму.

**Значення дихання:**

1. В процесі дихання відбувається дисиміляція органічних речовин з вивільненням енергії, яка запасується у вигляді макроергічної сполуки АТФ.
2. В процесі дихання утворюються проміжні продукти, що використовуються для синтезу інших сполук (амінокислоти, білки, пігменти (хлорофіли, каротиноїди), нуклеїнові кислоти, алкалоїди тощо).
3. Вода, яка утворюється в процесі дихання використовується рослиною при дефіциті води.

**2. ТЕОРІЇ МЕХАНІЗМІВ БІОЛОГІЧНОГО ОКИСНЕННЯ**

Початком розвитку вчення про дихання вважається остання чверть 18 ст., коли завдяки працям Прістлі, Лавуазьє було встановлено газовий склад повітря. В подальших роботах учених (**Я. Інгенхауз**, **Ж. Сенеб'є**, **Н. Соссюр**, **Ж. Бусенго**) було встановлено, що рослини виділяють кисень і поглинають вуглекислий газ. Основоположником вчення про дихання вважають Н. Соссюра. Він стверджував, що дихання в зелених частинах рослин відбувається тільки в темряві, а в незелених – і в темряві, і на світлі.

Спільними зусиллями вчених XIX ст. було запропоновано загальне рівняння дихання:



Q – енергетичний вихід (його значення залежить від субстрату дихання: для вуглеводів 2875 кДж / моль)

Французький вчений А. Лавуазьє в 1783 р. дійшов до висновку, що процеси дихання і горіння однакові процеси, адже в обох випадках поглинається кисень і виділяється вуглекислий газ і тепло. Горіння, на його думку – це приєднання кисню до субстрату, а дихання – не що інше, як повільне згорання поживних речовин у живому організмі. Однак виникає запитання: «Як відбувається горіння у водному середовищі, адже до складу організму входить 80-90% води?».

Значний внесок у розкриття механізмів дихання зробили О.М. Бах, В.І. Палладін, С.П. Костичев, О. Варбург, Г. Віланд і ін.

### **1. Теорія Баха (пероксидна теорія біологічного окиснення) – 1897 р.:**

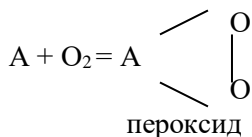
Основними учасниками дихання є кисень і субстрат. Молекулярний кисень за своїми хімічними властивостями є інертною сполукою і тому для окиснення субстрату він повинен активуватися. При цьому зв'язки, що утримують атоми в молекулі розриваються:

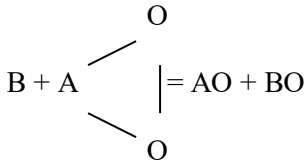


**Молекулярний кисень**

**Активований кисень**

Бах вважав, що в клітині міститься речовина А, яка може вступати у взаємодію з киснем і розривати його подвійний зв'язок – А-оксигеназа. В результаті цього утворюється пероксид, який і продовжує окиснення інших сполук.





Розроблена О. М. Бахом теорія окиснення ґрунтується на ідеї активації кисню. В даний час виявлено низку ферментів з оксигеназними функціями (наприклад, гідроксилази, ліпоксигенази), які беруть участь процесах дихання. Після відкриття в 1925 р. Д. Кейліном у клітинах цитохромоксидази та низки цитохромів (а, в, с, d) було встановлено, що саме вони і забезпечують перенесення електронів і протонів на кисень O<sub>2</sub> з утворенням води або пероксидів.

## **2. Теорія Палладіна (теорія хімізму) (1903-1912 рр.):**

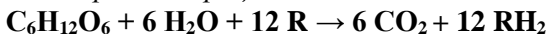
Теорія хімізму Палладіна можна окреслити такими основними положеннями:

- дихання – ферментативний процес;
- дихання базується на активації кисню і водню;
- дихання ділиться на 2 фази: анаеробну і аеробну.

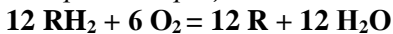
Палладін вважав, що в клітинах є дихальні пігменти R, які є акцепторами водню (забирають від води) і хромогени – RH<sub>2</sub>, які є акцепторами кисню. Хромогени при окисненні перетворюються на пігменти. Палладін зробив дослід. В пробірку налив метиленовий синій і помістив в неї проросле насіння. Відкачав з пробірки повітря і при цьому пігмент знебарвися. Коли ж знову в пробірку потрапило повітря, пігмент повернув забарвлення. Дослід можна пояснити так: в анаеробному середовищі дихальний пігмент R, акцептуючи водень ставав хромогеном RH<sub>2</sub>, який, своєю чергою, в аеробному середовищі акцептував кисень і ставав пігментом.

У вигляді рівняння це можна показати так:

1. Анаеробний процес:



2. Аеробний процес:



Випередивши тогочасний рівень знань, В. І. Палладін став автором наукової ідеї про те, що в живій клітині існують специфічні ферменти-переносники водневих атомів від субстрату та води. Саме тому в основі сучасних уявлень про механізм біологічного окиснення лежить теорія Баха-Палладіна, згідно з якою для дихання однаково необхідні як активатори водню, так і активатори кисню.

**Отже, основні положення теорії біологічного окиснення такі:**

- обов'язковим учасником дихання є вода;
- вода, поряд із субстратом, який окиснюється, виконує функцію донора водню;
- у процесі дихання беруть участь специфічні активатори водню, які вилучають водень від субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними і не вимагають присутності молекулярного кисню;
- молекулярний кисень необхідний на завершальному етапі дихання для регенерації акцепторів водню з утворенням води.

### **3. ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК МІЖ ДИХАННЯМ І БРОДІННЯМ**

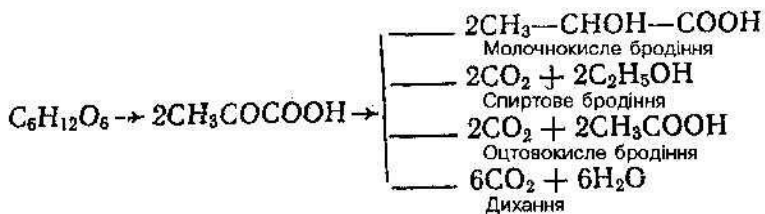
Розщеплення органічних речовин називають *дисиміляцією* або *катаболізмом*. Цей процес відбувається або анаеробно, тоді він називається **бродинням**, або аеробно – **диханням**.

Бродіння відкрив в 1860 р. Луї Пастер.

Бродіння є початковим етапом дихання. Стоїть питання, що є проміжним продуктом між цими процесами?

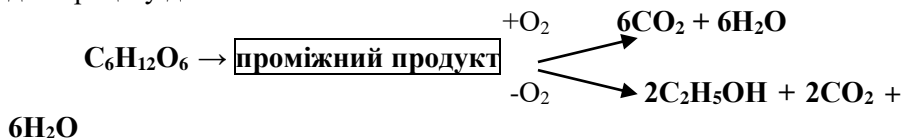
Вчений Пфлюгер показав, що у жаби відбувається анаеробне інтрамолекулярне дихання (за рахунок кисню, зв'язаного в органічних сполуках). Пфедфер переніс цю ідею на рослинний організм і вважав, що дихання розпочинається зі спиртового бродіння, тобто проміжним продуктом між бродінням і диханням є спирт. Однак, С.П. Костичев не погодився з такою думкою, оскільки спирт є отруйним і важко окиснюється.

Він дослідив, що проміжним продуктом усіх бродінь і дихання є *півовиноградна кислота*:



Залежно від напрямку перетворень ПВК відбувається певне бродіння або при наявності кисню повне окислення до  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ .

Таким чином, саме С.П. Костичев в 1910 р. обґрунтував теорію про генетичний зв'язок дихання і бродіння, згідно з якою анаеробний розклад цукрів – початкова фаза, яка є спільною як для бродіння, так і для процесу дихання:



Процес бродіння більш давній тип дисиміляції, ніж дихання. В енергетичному відношенні він менш вигідний, тому що для одержання тієї самої кількості енергії при бродінні витрачається значно більше субстрату, ніж при диханні. Адже при диханні органічна речовина повністю перетворюється на  $\text{H}_2\text{O}$  та  $\text{CO}_2$  і при цьому виділяється значна кількість енергії. В той же час при бродінні органічна речовина не розкладається до кінця, тому накопичуються різні багаті на енергію продукти (спирти, молочна кислота та ін.). Доступ кисню забезпечує рослині значно менші витрати енергетичного матеріалу. Таке неоднакове відношення до використання енергетичного матеріалу виникло в процесі еволюції і є одним з найважливіших пристосувань до умов життя.

#### 4. СУБСТРАТИ ДИХАННЯ, ДИХАЛЬНИЙ КОЕФІЦІЄНТ

Слід розрізняти:

- Зовнішнє дихання – обмін газів між організмом і середовищем
- Внутрішнє дихання – внутрішньоклітинні біохімічні процеси, які супроводжуються виділенням енергії.



Основним дихальним субстратом є вуглеводи. Також як субстрати використовуються білки, жири, органічні речовини. Жири, білки як субстрати дихання використовуються, наприклад, під час проростання насіння. Розщепленню субстратів у процесі дихання передують гідроліз: вуглеводів – до моносахаридів, жирів – до гліцерину, білків – до амінокислот.

Для характеристики якості і типу дихального субстрату використовується *дихальний коефіцієнт*.

**Дихальний коефіцієнт** – це співвідношення об'єму виділеного вуглекислого газу до об'єму поглинутого кисню в процесі дихання:

$$ДК = VCO_2 / VO_2$$

Якщо на дихання використовуються:

*вуглеводи* – то ДК=1;

*білки і жири* – ДК<1 (субстрати багаті на водень, тому кисень окиснює не лише вуглець, а водень);

*органічні кислоти* – ДК>1 (субстрат багатий на кисень).

Збільшення ДК спостерігається тоді, коли дихання пов'язане з бродінням.

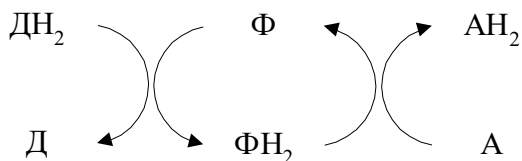
## 5. ФЕРМЕНТИ ДИХАЛЬНОГО ЦИКЛУ

Окиснення субстратів у ході дихання здійснюється ферментами (Ф).

Існує 4 способи окиснення:

1. Віднімання  $e^-$ ;
2. Віднімання водню;
3. Приєднання  $O_2$ ;
4. Утворення проміжної гідратованої сполуки з подальшим відніманням двох електронів і протонів.

Оскільки окиснення однієї речовини – Д (донора  $e^-$  чи  $H^+$ ) пов'язано з відновленням іншої сполуки – А (їх акцептора), то ферменти (Ф), які каталізують ці реакції, називають **оксидоредуктазами** (каталізують реакції окиснення-відновлення).



Їх ділять на 4 підкласи:

**1. Дегідрогенази** – вони активують і переносять водень субстрату (активатори водню):

*а) анаеробні (піридинові)* – переносять водень не на кисень, а на якийсь інший акцептор, яким часто виступає інша дегідрогеназа. Анаеробні дегідрогенази – це протеїди, двохкомпонентні ферменти, коферментами яких є НАД<sup>+</sup> (алкоголь-, лактат-, малатдегідрогенази) або НАДФ<sup>+</sup> (ізоцитрат-, глюкозофосфатдегідрогенази).

*б) аеробні (флавінові)* – переносять водень та  $e^-$  з окисненої речовини безпосередньо на кисень повітря або оксидази цитохромної системи. Це також двокомпонентні ферменти – флавопротеїни. Крім білку до їх складу входить міцно зв'язана простетична група – рибофлавін (вітамін В<sub>2</sub>).

Розрізняють два коферменти цієї групи: флавінмононуклеотид (ФМН) і флавінаденіндинуклеотид (ФАД).

**2. Оксидази** – ферменти, які активують кисень (можна сказати, що це аеробні дегідрогенази), тобто здатні транспортувати електрони від окиснювального субстрату лише на кисень. При цьому утворюються вода, якщо на О<sub>2</sub> переноситься 4  $e^-$ , пероксид водню, якщо переноситься 2  $e^-$ , супероксидний аніон кисню (О<sub>2</sub><sup>-</sup>), якщо на О<sub>2</sub> переноситься 1  $e^-$ .

Н<sub>2</sub>О<sub>2</sub> і О<sub>2</sub><sup>-</sup> – токсичні і в клітинах швидко трансформуються на воду й кисень.

*а) залізовмісні* – простетична група представлена залізом (каталаза, пероксидаза, цитохромоксидаза). Серед залізовмісних оксидаз важливу роль відіграють ферменти **цитохромної системи**. До неї входять цитохроми (в, с<sub>1</sub>, с) і цитохромоксидаза (цит. а+а<sub>3</sub>). Уся система передає  $e^-$  від флавопротеїнів на молекулу кисню. В ланцюгу дихання напрям передачі  $e^-$  визначається величиною окисно-відновного потенціалу цитохромів:



*б) мідьвмісні (поліфенолоксидаза, аскорбатоксидаза).*

До ферментів, які активують кисень відносять **оксигенази**. В результаті кисень приєднується до молекули субстрату:

- диоксигенази – приєднують 2 атоми кисню;
- гідроксилази – приєднують 1 атом кисню (монооксигенази).

В якості донора  $e^-$  оксигенази використовують НАД(Ф)Н, ФАДН<sub>2</sub> та ін. Беруть участь у гідроксилюванні багатьох ендогенних сполук (амінокислот, фенолів, стеринів), а також у детоксикації чужорідних токсичних речовин.

#### **4. Допоміжні ферменти:**

- а) фосфорилази* (каталізують утворення фосфорних ефірів);
- б) ізомерази* (перетворення сполук);
- в) карбоксилази* (відщеплюють від сполук CO<sub>2</sub>);
- г) трансферази* (перенесення різних груп).

#### **Контрольні запитання:**

1. Суть процесу дихання і значення його в житті рослин.
2. Теорії механізмів біологічного окиснення.
3. Суть теорії біологічного окиснення Баха і Палладіна. Основні положення сучасної теорії біологічного окиснення.
4. Генетичний зв'язок між диханням і бродінням.
5. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт.
6. Ферменти дихального циклу.
7. Особливості дихання різних органів, тканин і видів рослин.
8. Дихання рослин в різні фази і стадії їх росту і розвитку.

## Тема: ОСНОВНІ ШЛЯХИ ОКИСНЕННЯ ДИХАЛЬНИХ СУБСТРАТІВ

1. Основні етапи біологічного окиснення. Гліколіз, його значення.
2. Цикл Кребса, енергетика, значення.
3. Пентозофосфатний шлях окиснення глюкози, його енергетика, значення.
4. Гліюксилатний цикл і його значення для насіння олійних культур.
5. Ланцюг переносу електронів (дихальний ланцюг).
6. Окиснювальне фосфорилування.
7. Регуляція процесів дихання.

### 1. ОСНОВНІ ЕТАПИ БІОЛОГІЧНОГО ОКИСНЕННЯ. ГЛІКОЛІЗ, ЙОГО ЗНАЧЕННЯ

#### Розрізняють три етапи дихання:

1. Дєполімеризація – гідроліз складних полімерних сполук на більш прості. Цей процес відбувається в цитоплазмі.
2. Анаеробне (неповне) окиснення. Цей процес також відбувається в цитоплазмі. Це розщеплення глюкози до ПВК (гліколіз), жирних кислот до ацетил КоА, амінокислот до кетокислот тощо.
3. Аеробне окиснення (повне), своєю чергою, включає з стадії:
  - Активування ПВК (відбувається в матриксі мітохондрій);
  - Перетворення ПВК в циклі Кребса (матрикс мітохондрій);
  - Перенесення електронів по ЕТЛ до  $O_2$  (внутрішня мембрана мітохондрій). Саме на цьому етапі потрібен кисень.

Є 2 шляхи розщеплення глюкози:

1. Гліколіз і цикл Кребса.
2. Пентозофосфатний шлях (апотомічний).

Вибір того чи іншого шляху залежить від віку рослини, виду, умов зростання.

#### ГЛІКОЛІЗ, ЙОГО ЗНАЧЕННЯ

Гліколіз – це процес розщеплення глюкози до 2-х молекул ПВК з утворенням АТФ. Цей процес відкрито Ембденом, Мейєргофом і Парнасом. Тому його називали ЕМП.

Гліколіз є спільним початковим етапом аеробного дихання та всіх типів бродіння.

*«Гліколіз» – в перекладі з грецької – «цукру розщеплення».*

Хоча гліколіз – процес анаеробний, однак часто він може відбуватися і за наявності кисню. Оскільки у вищих рослин стан анаеробіозу буває досить рідко, в клітинах вищих рослин гліколіз відбувається, як правило, в присутності кисню.

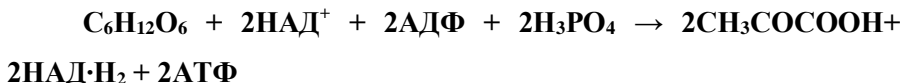
Гліколіз – найважливіший метаболічний шлях процесу дихання, оскільки він генерує енергію у формі АТФ у клітинах, де не відбувається фотосинтез. Особливо важливе його значення в нефотосинтезуючих органах і в тканинах насіння, що проростає.

**Гліколіз складається із 3-х стадій:**

1. Підготовчий етап – фосфорилування гексози (глюкози) і її розщеплення на дві фосфотріози. Глюкоза фосфорилується АТФ. Завершується цей етап утворенням фруктозо-1,6-дифосфату. В результаті затрачаються 2 молекули АТФ.
2. Перше субстратне фосфорилування, яке починається з 3-ФГА (фосфогліцериновий альдегід) і закінчується 3-фосфогліцериною кислотою (3-ФГК). В результаті 2 етапу гліколізу утворюються на кожну тріоду (їх дві) 1 мол АТФ і відновлений НАДН<sub>2</sub>.
3. Друге субстратне фосфорилування. 3ФГК через 2ФГК перетворюється у фосфоенолпіруват – сполуку, яка містить високоенергетичний фосфатний зв'язок. Цей фосфат при участі **піруваткінази** передається на АДФ з утворенням АТФ (на кожну тріоду 1 мол. АТФ), а енолпіруват переходить у більш стабільну форму – піруват.

***Отже, продуктами гліколізу є 2АТФ, 2НАД·Н<sub>2</sub> і 2 ПВК.***

Сумарна реакція гліколізу:



***Енергетичний вихід гліколізу:***

На 2 і 3 етапах гліколізу утворюється 4 мол. АТФ і 2 мол. НАДН<sub>2</sub>, а на першому витрачається 2 мол. АТФ. 1 мол. НАДН<sub>2</sub>

енергетично рівноцінна 3-м молекулам АТФ. Таким чином, у процесі гліколізу утворюється **8 мол. АТФ**.

Вільна Е гідролізу 1 мол АТФ = 41,87 кДж/моль (10 ккал), 8 мол. АТФ дають 335 кДж/моль (80 ккал).

В результаті гліколізу звільняється 4 атоми водню, які транспортуються до електронно-транспортного ланцюга в мітохондрії.

#### **Функції гліколізу в клітині:**

- здійснює зв'язок між субстратами дихання й циклом Кребса;
- постачає на потреби клітини АТФ і НАДН (в умовах аноксії - основне джерело АТФ);
- продукує інтермедіати, необхідні для синтетичних процесів у клітині;
- у хлоропластах – дає АТФ; метаболізує крохмаль у тріози, які експортуються з хлоропластів.

Кінцева участь пірвиноградної кислоти, яка утворилась в процесі гліколізу залежить від наявності в клітині кисню.

**В анаеробних умовах** піруват зброджує й перетворюється на етанол або молочну кислоту.

**В аеробних** – піруват переноситься до мітохондрій, де окиснюється повністю до  $\text{CO}_2$  з виділенням значної кількості енергії.

## **2. ЦИКЛ КРЕБСА, ЕНЕРГЕТИКА, ЗНАЧЕННЯ**

Схема окиснення ди- і трикарбонних кислот була запропонована англійським біохіміком **Гансом Кребсом в 1937 р.** (вивчав взаємоперетворення різних органічних кислот і їх вплив на дихання літального м'яза голуба), за що він був удостоєний Нобелівської премії.

Функціонування такого циклу в рослинних клітинах першим дослідив англійський дослідник **А.Чібнел (1939)**.

#### **Окиснення пірувату відбувається у дві стадії:**

1) окиснювальне декарбосилування пірувату до ацетил-КоА (утворюється ацетил-КоА, 1 мол. НАД·Н<sub>2</sub>, 1 мол.  $\text{CO}_2$ );

2) окиснення залишку ацетил-КоА в циклі Кребса (рис.2) (вивільняється по 6 мол.  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ ).

В циклі Кребса при наявності кисню піруват повністю окислюється до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ . Усі ділянки цього процесу локалізовані в матриксі або на внутрішній поверхні мітохондрій. Виділяють 8 етапів.

1) Безпосередньо в циклі окислюється не сам піруват, а його похідне – ацетил-КоА. Тому перший етап – це утворення активного ацетилу в ході окисного декарбоксілювання. Цей процес здійснюється при участі **піруватдегідрогеназного мультиферментного комплексу** (входять 3 ферменти і 5 коферментів – тіамінпірофосфат, ліпоєва кислота, КоА-SH, НАД<sup>+</sup>, ФАД<sup>+</sup>). В ході складних перетворень через проміжні сполуки з коферментами з ПВК утворюються ацетил-КоА (із високоенергетичним тіоефірним зв'язком), CO<sub>2</sub> і НАДН<sub>2</sub>.

2) Цикл Кребса починається із взаємодії ацетил-КоА з енольною формою щавлево-оцтової кислоти, які при дії **цитратсинтази** перетворюються в лимонну к-ту (цитрат). При цьому витрачається енергія тіоефірного зв'язку.

3) Наступний етап циклу включає дві реакції (перша – дегідратація цитрату, з утворенням цисаконітової кислоти, друга – гідратація цисаконітату з утворенням ізоцитрату). Перша реакція каталізується цитразою, друга – цисаконітазою.

4) Перша окисно-відновна реакція (ОВР). Ізолимонна к-та під дією НАД-залежної **ізоцитратдегідрогенази** окиснюється в нестійку сполуку – щавлевоянтарну к-ту, яка декарбоксілюється з утворенням  $\alpha$ -кетоглутарової кислоти (виділяється вуглекислий газ).

5) Друга окисно-відновна реакція.  $\alpha$ -кетоглутарат піддається реакції окиснювального декарбоксілювання  $\rightarrow$   **$\alpha$ -кетоглутаратдегідрогеназний мультиферментний комплекс** — в результаті чого виділяється CO<sub>2</sub>, утворюється НАДН<sub>2</sub> і сукциніл-КоА – високоенергетичний тіоефір.

5') При участі **сукцинатсинтази** із сукцинілу-КоА, АДФ і Н<sub>3</sub>РО<sub>4</sub> утворюється сукцинат (янтарна к-та), АТФ (субстратне фосфорилування – єдина реакція безпосереднього утворення макроергічного фосфатного зв'язку в циклі Кребса), регенерує молекула КоА (спочатку з ГДФ і Н<sub>3</sub>РО<sub>4</sub> утворюється ГТФ, яка при взаємодії з АДФ утворює АТФ).

6) Третя ОВР. Далі янтарна к-та (сукцинат) окиснюється до фумарової. Акцептором протону в реакції є ФАД. Утворюється ФАДН<sub>2</sub>.

7) Фумарова к-та, приєднуючи Н<sub>2</sub>О (гідратація), перетворюється в яблучну (малат).





В результаті одного обороту циклу при окисненні пірувату використовуються 3 молекули  $H_2O$ , виділяється 3 молекули  $CO_2$ , 4  $НАДН_2$ , 1  $ФАДН_2$ , 1 АТФ. Отже, виділяється 5 пар атомів водню.

Оскільки 1 мол.  $НАДН_2 = 3$ -м молекулам АТФ, 1 мол.  $ФАД = 2$  мол. АТФ, то енергетичний вихід циклу Кребса становить:  $4 НАДН_2 \times 3 = 12$  АТФ,  $1 ФАДН_2 \times 2 = 2$  АТФ:  $12+2+1 = 15$  мол. АТФ. Оскільки в циклі Кребса беруть участь 2 мол. пірувату, то вихід – **30 мол. АТФ**. Отже, при окисненні глюкози в процесі дихання при функціонуванні гліколізу й циклу Кребса утворюється 38 молекул АТФ (30 – з циклу Кребса, 8 – з гліколізу), що складає 380 ккал/моль.

Безпосередньо в циклі Кребса утворюється з однієї молекули ПВК 1 АТФ, а 14 – в ЕТЛ.

#### **Значення циклу Кребса:**

- Кінцевий етап окиснення вуглеводів, білків, жирів;
- Джерела енергії для клітини;
- Джерело проміжних продуктів окиснення

#### **4. ПЕНТОЗОФОСФАТНИЙ ШЛЯХ ОКИСЛЕННЯ ГЛЮКОЗИ, ЙОГО ЕНЕРГЕТИКА, ЗНАЧЕННЯ.**

У рослин є також альтернативні шляхи ферментативного розщеплення вуглеводів – це **пентозофосфатний шунт (ПФШ)** або апопомічне окиснення (рис. 12).

ПФШ відкритий в 1935-38 рр. у результаті досліджень О. Варбурга, Ф. Диккенса, Ліпмана та ін.

Усі реакції проходять у цитозолі, пропластидах, хлоропластах.

У процесі ПФШ АТФ не утворюється, а енергія генерується у вигляді  $НАДФ \cdot H_2$ .

Цей шлях особливо активний у тих клітинах, де інтенсивно проходять синтетичні процеси. Це основне джерело надходження в клітину пентоз – цукрів, що є складовою частиною АТФ, НАД, ФАД і нуклеїнових кислот. Пентозофосфатний цикл може функціонувати поряд із гліколізом і забезпечувати генерацію від 10 до 99 % енергії, яка надходить в клітину у разі розпадання вуглеводів у процесі дихання. Характерний в більшості для старих рослин. ПФШ подібний до циклу Кальвіна.

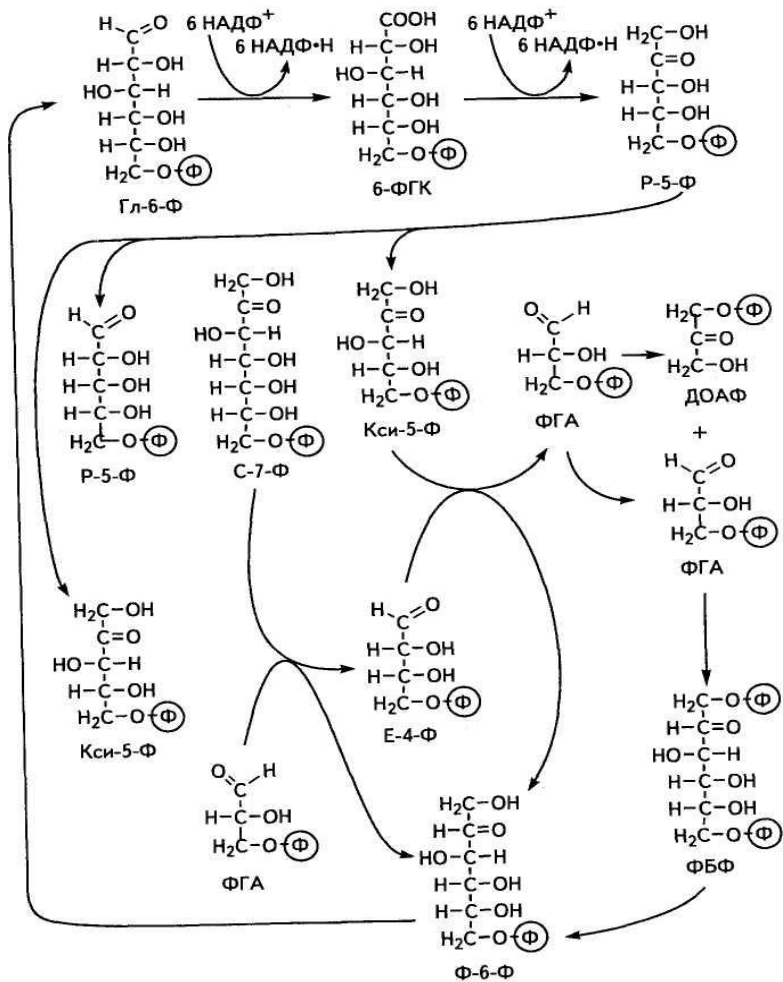


Рис. 12. Пентозофосфатный цикл

### Етапи ПФШ:

Пентозофосфатний цикл розпочинається на рівні глюкозо-6-фосфату гліколізу.

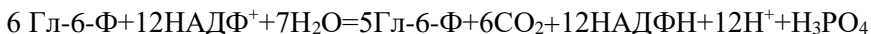
**I.** Відбувається окиснення (дегідрування) глюкозо-6-фосфату з утворенням рибульозо-5-фосфату і двох НАДФН.

**II.** Рекомбінація цукрів для регенерації вихідного субстрату.

З рибульозо-5-фосфату під дією **епімерази** утворюється ксилульозо-5-фосфат, а під дією **ізомерази** - рибозо-5-фосфат.

Рекомбінація цукрів з участю **транскетолази і трансальдолази** призводить до появи 3-ФГА і седогептульозо-7-фосфату, потім еритрозо-4-фосфату й фруктозо-6-фосфату. З них утворюються фруктозо-6-фосфати, які ізомеризуються (**гексозофосфатізомераза**) у глюкозо-6-фосфат.

В кінці з 6 молекул глюкозо-6-фосфату регенерує 5 молекул глюкозо-6-фосфату. Сумарне рівняння ПФШ має такий вигляд:



### Енергетичний вихід ПФШ і його значення

При апотомічному окисненні Гл-6-Ф утворюється НАДФН, який окиснюється повільніше, ніж НАДН. Звичайно атоми водню передаються з НАДФН на НАД<sup>+</sup>, а лише потім на електронтранспортний ланцюг.

Енергетичний вихід ПФШ = 12 НАДФН = 12 · 3 АТФ = 36 АТФ.

Однак головне значення ПФШ не в енергетичному, а в пластичному обміні. Тут можна виділити декілька аспектів:

1) ПФШ служить головним немітохондріальним джерелом НАДФН, який використовується переважно в синтетичних реакціях (синтез жирів, ізопреноїдів, відновлення SH-сполук).

2) В ході ПФШ циклу синтезуються пентози, які входять до складу нуклеотидів, АТФ, коферментів НАД<sup>+</sup>, ФАД, коферменту А та ін. сполук.

3) ПФШ є джерелом вуглеводів із різним числом вуглецевих атомів – від С<sub>3</sub> до С<sub>7</sub>, які є попередниками ароматичних амінокислот, вітамінів, дубильних, ростових та ін. речовин.

4) Компоненти ПФШ приймають участь у темновій фіксації СО<sub>2</sub>. ПФШ є, по-суті, зворотнім циклом Кальвіна

5) У хлоропластах ПФШ в темноті постачає НАДФН і, т.ч., АТФ, з ФГК, підтримуючи їх кількість на певному рівні.

#### **4. ГЛЮКСИЛАТНИЙ ЦИКЛ І ЙОГО ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ НАСІННЯ ОЛІЙНИХ КУЛЬТУР**

Глюксилатний цикл вперше описаний в 1957 р. Г. Корнбергом, Г. Кребсом. Відсутній у тварин. Його можна розглядати як модифікацію циклу Кребса. Функціонує в проростаючому насінні олійних культур і в тих об'єктах, де запасні жири перетворюються в цукри (глюконеогенез).

Глюксилатний цикл локалізований у спеціальних органелах – глюксисомах.

Глюксилатний цикл одержав назву від глюксилової кислоти, що входить до його складу. Сутність глюксилатного циклу полягає в окисному перетворенні двох молекул оцтової кислоти на бурштинову кислоту з виділенням води.

Повна схема глюксилатного циклу наведена на рис. 13, з якого видно, що його проміжними продуктами є яблучна, щавлевооцтова, лимонна (цитратна), ізолимонна (ізоцитратна) кислоти.

Глюксилова кислота є вихідним матеріалом для синтезу хлорофілу (вона необхідна для утворення амінокислоти глікоколя, а він є вихідним матеріалом для синтезу хлорофілу).

Особливістю глюксилатного циклу є наявність двох входів, обидва пов'язані з поглинанням оцтової кислоти. Акцепторами оцтової кислоти, що попередньо активується ацетил-коферментом, у першому випадку є глюксилієва, а в другому - яблучна кислота.

Глюксилатний цикл зв'язує дихання рослин з обміном жирів і вуглеводів і має особливе значення при перетворенні жирів у вуглеводи. При проростанні олійних насінин внаслідок роботи глюксилатного циклу з оцтової кислоти виробляються напівфабрикати молекул вуглеводів. Остаточний продукт глюксилатного циклу – бурштинова (янтарна) кислота – зв'язує цей цикл із циклом Кребса.

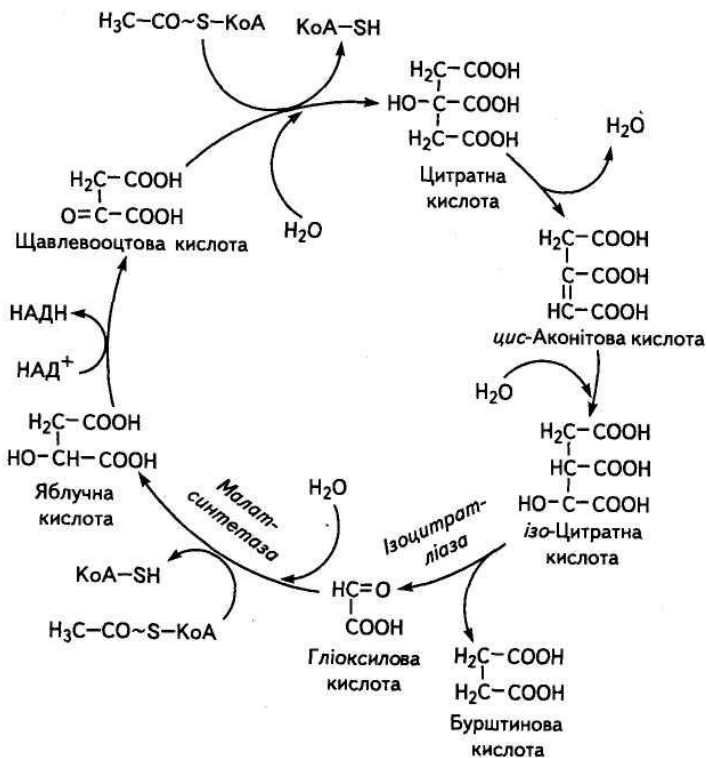


Рис. 13. Гліюксилатний цикл

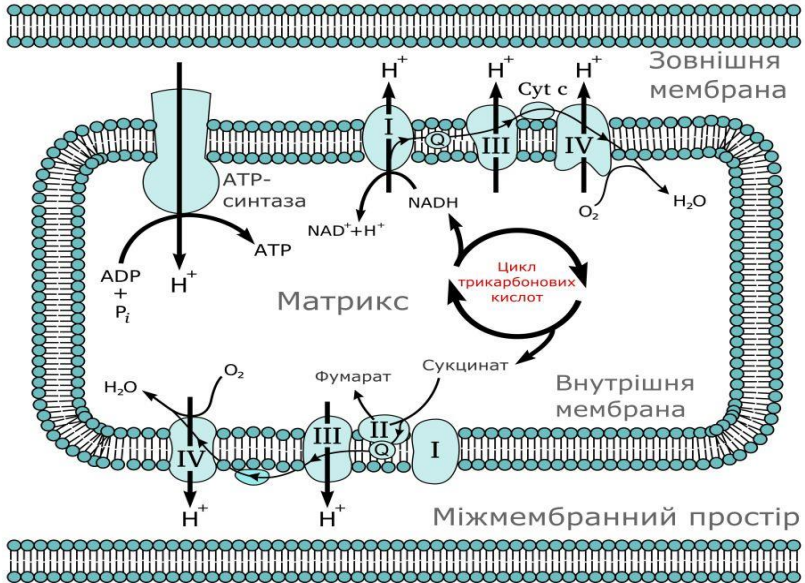
## 5. ДИХАЛЬНИЙ ЕЛЕКТРОНТРАНСПОРТНИЙ ЛАНЦЮГ (ДЕЛ)

Цикл Кребса, гліюксилатний і ПФ шляхи функціонують лише в умовах достатньої кількості кисню. В той же час  $O_2$  безпосередньо не бере участі в реакціях цих циклів. Кисень необхідний для кінцевого етапу дихання, зв'язаного з окисненням відновлених коферментів  $НАДН$  і  $ФАДН_2$  у дихальному ланцюгу (ДЕЛ) мітохондрій. З переносом  $e^-$  по ДЕЛ спряжений і синтез АТФ.

ДЕЛ локалізований на внутрішній мембрані мітохондрій, служить для передачі  $e^-$  від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується трансмембранним переносом іонів  $H^+$ . Таким чином, ЕЛМ (як і тилакоїдів) виконує функцію окисно-відновної помпи.

Компоненти ЕЛМ розміщуються у напрямку зменшення від'ємного та збільшення позитивного ОВП (чим вище значення  $E'_0$ , тим яскравіше виражені окисні властивості речовини, чим воно нижче, тим більше виражені відновні властивості). Найвищий потенціал має кисень, а найнижчий – водень.

## Електронно-транспортний ланцюг мітохондрій



*Рис. 14. Схематичне зображення електронно-транспортного ланцюга мітохондрій*

Пара  $e^-$  від НАДН або сукцинату (янтарна кислота) передається по електронно-транспортному ланцюзі до кисню, який, відновлюючись, утворює воду.

Згідно сучасних даних ЕЛМ включає в себе чотири мультиензимні комплекси і два невеликі за молекулярною масою компоненти – убихінон і цитохром с.

**Комплекс I** здійснює перенос  $e^-$  від НАДН до убихінону Q. До складу комплексу входить флавінова (ФМН-залежна) НАДН: убихінон-оксидоредуктаза, яка містить 3 залізосірчані центри.

**Комплекс II** каталізує окиснення сукцинату убихіноном. Цю функцію здійснює флавінова (ФАД-залежна) сукцинат: убихінон-оксидоредуктаза, до складу якої також входять три залізосірчані центри.

**Комплекс III** переносить  $e^-$  від відновленого убихінону до цитохрому  $c$ , тобто функціонує як убихінол: цитохром  $c$  - оксидоредуктаза. У своєму складі він містить цитохроми  $b_{556}$  і  $b_{560}$ , цитохром  $c_1$  і залізосірчаний білок Ріске. У присутності убихінону комплекс III здійснює активний трансмембранний переніс  $H^+$ .

В термінальному **комплексі IV**  $e^-$  переносяться від цитохрому  $c$  до кисню, тобто цей комплекс є цитохром  $c$ : кисень-оксидоредуктазою (цитохромоксидазою). До його складу входять чотири редокскомпоненти: цитохроми  $a_1$ ,  $a_3$  і два атоми міді. Цитохром  $a_3$  і  $Cu_B$  здатні до взаємодії з киснем, на який передаються  $e^-$  з цитохрому  $a-Cu_A$ . Транспорт  $e^-$  через четвертий комплекс спряжений з активним транспортом іонів  $H^+$ .

Показано, що комплекси **I, III і IV** перешнуровують мембрану. На внутрішній стороні мембрани з матриксу  $2 e^-$  і  $2H^+$  із НАДН поступають на ФМН комплексу **I**. Електрони передаються на FeS-центри, звідти – на убихінон, який приймає і  $2H^+$ , і дифундує до комплексу **III**, приймаючи по дорозі ще 2 електрони і протони. Тут віддає  $2 e^-$  цит  $b_{556}$  і  $2 e^-$  FeS-цит.  $c_1$ . В результаті  $4H^+$  звільнюються в міжмембранний простір мітохондрії.

Окиснені молекули убихінону знову дифундують до комплексу **I** і готові приймати від нього (чи від комп. **II**)  $e^-$  і  $H^+$ .

Водорозчинний цит.  $c$  на зовнішній стороні мембрани, отримавши  $2 e^-$  від FeS-цит  $c_1$ , передає їх на цит.  $a-Cu_A$  комп. **IV**. Цит  $a_3-Cu_B$ , зв'язуючи кисень, переносить на нього ці  $2 e^-$ , в результаті чого з участю двох  $H^+$  утворюється вода.

Таким чином, із матриксу мітохондрій при транспорті кожної пари  $e^-$  від НАДН до  $1/2 O_2$  в трьох ділянках ЕТЛ через мембрану переносяться щонайменше  $6H^+$  і при цьому синтезується 3 молекули АТФ.

Передача  $2 e^-$  від сукцинату на убихінон у комплексі **II** не супроводжується трансмембранним переносом протонів.

Відмінністю рослинних мітохондрій від тваринних є здатність окиснювати екзогенний НАДН. Вони містять спеціальні НАДН-дегідрогенази, локалізовані на зовнішніх частинах обох мембран.

Друга відмінність полягає у тому, що на внутрішній мембрані крім основного (цитохромного) шляху переносу  $e^-$  є альтернативний, стійкий до дії ціаніду.

## **6. ОКИСНЮВАЛЬНЕ ФОСФОРИЛЮВАННЯ**

Перенос  $e^-$  від НАДН до молекулярного кисню через ЕТЛ мітохондрій супроводжується втратою вільної енергії. При цьому утворюється АТФ. Це було встановлено працями В. Енгельгарда, В. Беліцера, Г. Калькара. Процес фосфорилування АДФ з утворенням АТФ, спряжений з переносом  $e^-$  по ЕТЛ мітохондрій, отримав назву **окиснювального фосфорилування**.

Потік  $e^-$  через систему молекул-переносників супроводжується транспортом іонів  $H^+$  через внутрішні мембрани мітохондрій. В результаті на мембрані створюється електрохімічний потенціал іонів  $H^+$ , який включає хімічний і електричний градієнти (електрохімічний потенціал). Електрохімічний трансмембранний потенціал іонів  $H^+$  і виступає джерелом енергії для синтезу АТФ за рахунок зворотного транспорту іонів  $H^+$  через протонний канал мембранної  $H^+$ -АТФази.

Переносники перешнуровують мембрану, чергуючись таким чином, що в одну сторону можливий перенос  $e^-$  і  $H^+$ , а у зворотну – лише  $e^-$ . В результаті іони  $H^+$  накопичуються на одній стороні мембрани. Створений таким чином запас енергії використовується для синтезу АТФ, як результат розрядки мембрани при зворотному (по градієнту концентрації) транспорті протонів через АТФ-азу, яка працює в даному випадку як АТФ-синтетаза.

Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин: гідрофобної, розміщеної в мембрані ( $CF_0$ ), і гідрофільної, яка знаходиться в матриксі мітохондрій ( $CF_1$ ). Протони проходять через канал в  $CF_0$ , потрапляють в комплекс  $CF_1$ , де процес транспорту іонів  $H^+$  спряжується з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ.

Вважається, що синтез АТФ відбувається згідно теорії Мітчела (1961-1966 рр.) або обмінно-зв'язуючим механізмом Бойера.

### **Хеміосмотична теорія Мітчела.**

Згідно теорії, синтез АТФ відбувається таким чином. Спочатку АДФ і  $F_n$  зв'язуються з комплексом  $CF_1$  ферменту АТФ-ази. Потім протони, переміщуючись по протонному каналі, взаємодіють з одним з атомів кисню фосфорної кислоти, який виділяється у вигляді води.



Після цього АДФ через атом кисню з'єднується з фосфатом, утворюючи АТФ.

### **Обмінно-зв'язуючий механізм Бойера.**

Цей механізм передбачає, що на першому етапі відбувається приєднання АДФ і  $F_n$  до активного центру ферменту і синтез АТФ без надходження енергії. На другому етапі іони  $H$ , переміщуючись по каналу АТФ-ази  $CF_0$  викликають конформаційні зміни в каталітичному центрі  $F_1$ , в результаті чого відбувається звільнення АТФ.

Дослідження, пов'язані з аналізом кінетики процесу синтезу АТФ, призвели до висновку, що синтез АТФ відбувається згідно обмінно-зв'язуючого механізму Бойера.

## **7. РЕГУЛЯЦІЯ ПРОЦЕСІВ ДИХАННЯ**

*Ендогенні механізми регуляції дихання у рослин.*

Регуляція процесів дихання здійснюється на різних рівнях. Це **субстратний контроль дихання** (доступність, кількість і склад дихальних субстратів); **регуляція активності ферментів** (оксидоредуктаз); **взаємозв'язок різних ланок дихання** (дихальних циклів, ЕТЛ мітохондрій, оксидоредуктаз мітохондрій, цитоплазми й інших органодів); **зміна фізико-хімічних умов у клітині, дія гормонів, геномний контроль** і т.д.

### **Дихальний контроль.**

В рослинному організмі існує механізм дихального контролю (акцепторний механізм дихання). **Дихальним контролем** називають залежність швидкості споживання кисню мітохондріями від концентрації АДФ.

При зростанні функціональної активності клітин АТФ витрачається, а АДФ збільшується, а це у свою чергу приводить до зростання швидкості дихання, переносу  $e^-$  і збільшення інтенсивності окисного фосфорилування.

### **Регуляція гліколізу.**

Інтенсивність гліколізу контролюється на декількох ділянках.

Захоплення глюкози в процес регулюється на рівні ферменту **гексокінази** по типу зворотного зв'язку: надлишок продукту реакції (глюкозо-6-фосфату) аллостерично пригнічує діяльність ферменту.

Інші ділянки регуляції швидкості гліколізу знаходяться на рівні **фосфофруктокінази, піруваткінази та піруватдегідрогеназного комплексу.**

### **Регуляція циклу Кребса.**

Використання клітинного ацетил-КоА залежить від енергетичного стану клітини. При малій енергетичній потребі цикл Кребса гальмується й ацетил-КоА більше використовується на синтетичні процеси. Особливістю регуляції циклу є залежність всіх чотирьох **дегідрогеназ** від співвідношення  $[НАДН]/ [НАД^+]$ . Крім того вони гальмуються чи активуються багатьма метаболітами циклу.

### **Залежність інтенсивності дихання від внутрішніх і зовнішніх факторів.**

**Вплив внутрішніх факторів** на інтенсивність дихання визначається:

- видовою специфікою рослин (відмінностями тканин, органів);
- віком рослин;
- доступом кисню до тканин.

Молоді органи й тканини рослин, які знаходяться в стані активного росту, мають найвищу інтенсивність дихання.

Із органів найінтенсивніше дихають листки, із тканин – флоема. Поки молодий листок росте й розвивається, інтенсивність дихання зростає. Потім дихання знижується до рівня половини максимального і лише перед пожовтінням спостерігається короткочасний підйом. Цвітіння й плодоношення супроводжується посиленням дихання квітів та плодів. Перед повним дозріванням соковитих плодів спостерігається тимчасове посилення дихання – клімактеричний підйом дихання.

Видова специфіка рослин: злаки в 3-4 рази дихають інтенсивніше, ніж бобові.

### **Вплив факторів зовнішнього середовища.**

*Концентрація кисню.* Процес дихання пов'язаний із споживанням кисню. Однак зниження парціального тиску кисню з 21% до 9% змінювала інтенсивність дихання незначно. Очевидно, у процесі еволюції дихальні системи рослин формувалися в низькій концентрації кисню. Крім того, це дає можливість рослинам характеризуватися широкою адаптацією до низьких конц.  $O_2$  (елемент надійності). Це важливо, бо газовий склад всередині тканин сильно

відрізняється від атмосферного. Вміст  $O_2$  в паренхімі на протязі доби може коливатися від 7 до 17%.

Рівень  $O_2$  в тканинах впливає на інтенсивність дихання і на величину витрати дихальних субстратів на синтетичні процеси.

Гальмування розкладу цукрів і більш ефективно їх використання в присутності кисню називають **ефектом Пастера**.

*Диоксид вуглецю.* Підвищення конц.  $CO_2$ , як кінцевого продукту дихання, приводить до зниження інтенсивності дихання. Гальмуються реакції декарбоксілювання й активність сукцинатдегідрогенази, зменшується ДК. При цьому спостерігається закислення тканин – ацидоз, що приводить до шкідливих наслідків. Збільшення конц.  $CO_2$  викликає закривання продохів, гальмування проростання насіння.

*Температура.* Дихання, як ферментативний процес, залежить від температури. В інтервалі температур від  $0^{\circ}C$  до  $20^{\circ}C$   $Q_{10}$  дихання  $\approx$  2-3. При вищих темп.  $Q_{10}$  понижується. Одна з причин – зниження розчинності  $O_2$  в рідині при зростанні температури.

Дихання у зимуючих рослин спостерігається при дуже низьких температурах ( $-20^{\circ}C$  –  $-25^{\circ}C$ ). Температурний оптимум для видів помірних широт лежить у межах  $35-40^{\circ}C$ . Максимальні температури ( $45$  –  $55^{\circ}C$ ) визначаються здатністю білків до денатурації.

*Водний режим.* Зміна оводненості тканин рослин відбивається на інтенсивності дихання. Швидка тимчасова втрата води посилює дихання - реакція на подразнення. Тривалий водний дефіцит викликає поступове зниження дихання, причому це відбувається повільніше, ніж падіння інтенсивності фотосинтезу.

Дихання повітряно-сухого насіння (10-11%  $H_2O$ ) дуже незначне. При зростанні вологості насіння до 15% дихання зростає у 4-5 раз, а при дальшому зростанні оводненості до 35% дихання збільшується в 1000 раз і більше.

Різке зростання дихання при набряканні насіння супроводжується виділенням тепла, що може привести до перегріву ("самозгорання") при зберіганні.

Зміна інтенсивності дихання при втраті води залежить також від віку та фізіологічного стану рослини.

*Мінеральні речовини.* Розчин солей звичайно посилює дихання коренів проростків - ефект "сольового дихання". Вважається, що дія солей на дихання побічна. Деякі катіони металів (магній, калій)

підвищують активність окисних ферментів, а їх недостача зменшує дихання. Катіони важких металів пригнічують дихання.

*Світло.* Дію світла на дихання зелених органів рослин вивчено недостатньо. Освітленість, при якій інтенсивність фотосинтезу = інтенсивності дихання називають **компенсаційним пунктом**. Дихання не припиняється на світлі, в нормі його інтенсивність і розпад органічних речовин повинні бути значно меншими за інтенсивність фотосинтезу.

Дихання (поглинання кисню і виділення вуглекислого газу) незелених тканин активізується світлом короткохвильової частини спектру – ультрафіолетом (380 нм), синіми й зеленими променями (400-500 нм).

*Пошкодження.* Механічні впливи викликають короткочасне посилення поглинання кисню. При цьому натискання і згинання впливають мало, а зрізання й порізи – дуже сильно. В останньому випадку різні субстрати з'єднуються з оксидазами, а також активізуються процеси відновлення.

#### ***Контрольні запитання:***

1. Хімізм анаеробної фази дихання (гліколізу).
2. Хімізм аеробної фази дихання: цикл Кребса, його енергетика, значення.
3. Пентозофосфатний цикл окиснення вуглеводів, його значення.
4. Гліюксилатний цикл і його значення для насіння олійних культур.
5. Ланцюг переносу електронів (дихальний ланцюг).
6. Механізм окиснювального фосфорилування.
7. Регуляція процесів дихання.
8. Проміжні і кінцеві продукти анаеробного дихання.
9. Енергетична і фізіологічна ефективність дихання.
10. Залежність дихання від умов зовнішнього середовища.
11. Зв'язок дихання з усіма проявами життєдіяльності рослин.

## Тема: МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.
2. Класифікація мінеральних елементів. Роль мінеральних елементів у житті рослин.
3. Метаболізм азоту. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин. Механізм відновлення молекулярного азоту.
4. Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм і адитивність.

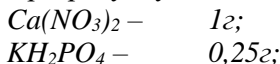
### 1. РОЗВИТОК ВЧЕННЯ ПРО МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

**Мінеральне живлення** рослинних організмів представляє собою процес поглинання і засвоєння з оточуючого середовища хімічних елементів, необхідних для їх життєдіяльності. Мінеральне живлення включає процеси поглинання мінеральних іонів із зовнішнього середовища, їх зв'язування (перетворення, асиміляція), транспорт по клітинах і тканинах до місця можливого використання.

Сучасні уявлення про мінеральне живлення започатковане з давніх-давен Аристотелем (384 р. до н.е.), згідно якого рослини живляться соками Землі. Пізніше це була водна гіпотеза живлення запропонована в 1629 р. голландським вченим Я. Ван-Гельмонтом. Гумусна гіпотеза Теєра (кін. 18 – поч. 19 ст), згідно якої рослини живляться лише органічними речовинами панувала до 40-х років 19 ст. В 1840р. німецький вчений Юстус Лібіх, який вважається засновником вчення про мінеральне живлення, висунув гіпотезу, згідно якої: «В основі родючості ґрунту – мінеральні солі». Він першим запропонував вносити мінеральні речовини як добрива. Лібіх створив закон мінімуму, за яким родючість ґрунту визначається тим елементом, який знаходиться в мінімумі.

Гумусна гіпотеза була спростована також І. Кнопом та Ю. Саксом.

Кноп розробив методику вирощування рослин у водних культурах. Розчин до складу якого, на думку Кнопа, входять всі необхідні для росту і розвитку організму поживні елементи має такий склад з розрахунку на 1 л води:



$MgSO_4 \cdot 7H_2O$  – 0,25г;

$KNO_3$  – 0,25г;

$Fe_2SO_4$  – сліди.

*Цей розчин називають розчином Кнопа.*

Поживний розчин для піщаних культур створив Д.М. Прянишников:

$NH_4NO_3$  – 0,24г;

$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$  – 0,172г;

$CaSO_4 \cdot 2H_2O$  – 0,344г;

$KCl$  – 0,16г;

$MgSO_4$  – 0,06г;

$Fe_2Cl_6 \cdot 6H_2O$  – 0,025г.

Вирощування рослин на поживних розчинах певного складу дозволяє встановити потребу рослин в мінеральних речовинах.

## **2. КЛАСИФІКАЦІЯ МІНЕРАЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ. РОЛЬ МІНЕРАЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ У ЖИТТІ РОСЛИН**

Залежно від вмісту мінеральних елементів у тканинах рослин їх поділяють на:

**1. Макроелементи** (їх вміст від десятих до сотих часток відсотка): Крім органогенів (С, О, Н, N), в цю групу входять Si, K, Na, Mg, P, S, Al. Залізо знаходиться на межі між макро- і мікроелементами.

**2. Мікроелементи** (від тисячних до стотисячних часток відсотка): Fe, Mn, B, Zn, Mo, Co, Cu, Ba.

**3. Ультрамикроелементи** (від мільйонних часток відсотка): Au, Ag, Hg, Cz, Cd, Ra, ін.

### **Фізіологічна роль елементів живлення**

1. Визначають колоїдно-хімічні властивості цитоплазми (в'язкість, ступінь дисперсності, гідрофільність), а від них залежить проникність цитоплазми.

2. Входять до складу важливих органічних речовин, наприклад, N, P, S – до складу білків, макроергічних сполук, нуклеїнових кислот; Mg – до складу хлорофілу.

3. Входять до складу багатьох ферментів і є біологічними активаторами їх дії (до складу двохкомпонентних ферментів входять метали).

4. Посилюють вуглеводний і білковий обміни: *K* – найважливіший каталізатор вуглеводного обміну, *N* і його форми – активатори білкового обміну.

5. Беруть участь у регулюванні осмотичного тиску, а, отже, і надходженні води в клітину.

6. Підтримують певний рівень рН у рослинних клітинах, чим обумовлюють заряд білків і їх стійкість до коагуляції.

7. Відіграють виключну роль в адаптації с.-г. культур. Присутність *P*, *K*, *Mo*, *B*, *Zn*, *Mn* збільшує кількість зв'язаної форми води і підвищує морозо- і посухостійкість рослин.

### **Макроелементи**

Дані елементи виконують в організмі дві основні функції – **структурну й регуляторну**. Першу несуть, головним чином, органогенні елементи (C, O, H, N, S), які беруть участь в утворенні нуклеїнових кислот, білків, ліпідів та інших складових частин клітини, а також Ca, Mg, які входять до складу клітинної стінки, мембран, хлоропластів.

Другу функцію здійснюють одновалентні катіони й аніони ( $H^+$ ,  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Na^+$ ), які впливають на величину мембранного потенціалу та разом з іонами  $Ca^{2+}$  і  $Mg^{2+}$  беруть участь у регуляції фізико-хімічного стану колоїдів цитоплазми. При цьому кожний макроелемент виконує властиві тільки йому одному специфічні функції.

**Азот** засвоюється рослиною у вигляді аніонів ( $NO_3^-$ ,  $NO_2^-$ ), катіона ( $NH_4^+$ ) і органічних сполук. Переоцінити значення азоту в житті рослини неможливо. При його недостатчі в ґрунті порушуються всі найважливіші функції, ріст і розвиток рослин. Це важливий органогенний елемент, що є складовою частиною білків, нуклеїнових кислот, амінокислот, хлорофілу (без якого неможливий фотосинтез), гормонів, багатьох вітамінів, алкалоїдів, глюкозидів.

Разом із тим це дуже дефіцитний елемент. Він не виводиться з організму, а використовується багатократно (реутилізується) – тобто при старінні листків звільняється в процесі розпаду цитоплазматичних білків та інших азотовмісних сполук і відтікає в молоді частини рослини. Зовні це проявляється в зміні забарвлення старіючих листків – від зеленого до жовтого, починаючи з верхньої, більш старої її частини. Подібні явища спостерігаються і при недостатчі азоту в

грунті. Листки дістають жовтий відтінок із червонуватими жилками. Крім того, у рослині затримується ріст, значно зменшуються розміри листків, плодів.

**Фосфор** – засвоюється рослинами, головним чином, у формі аніона ортофосфорної кислоти ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), а також у вигляді фосфорних ефірів цукрів і спиртів. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати фосфор із фосфоритної муки й інших важкорозчинних фосфорних сполук –  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{AlPO}_4$ ,  $\text{FePO}_4$ . До таких рослин відносять люпин, боби, гречку та інші.

Позитивний вплив фосфорного добрива краще проявляється в присутності достатньої кількості N і K. Фосфор, як і N, володіючи високою рухливістю, багатократно **реутилізується** в рослині. Входячи до складу нуклеїнових кислот і ліпідів, він виконує структурну функцію. Крім того, він являється необхідним компонентом нуклеопротейдів (ФАД, НАД, НАДФ), макроергічних сполук (АТФ), фосфорних ефірів тріоз, пентоз, гексоз. Завдяки цьому фосфор приймає активну участь у синтезі й перетворенні органічних речовин, зокрема, вуглеводів.

При недостатці фосфору порушуються процеси фотосинтезу та дихання, посилюється розпад складних органічних сполук. Зовні це проявляється зміною зеленого забарвлення листків на голубувато- і фіолетово-зелену з наступним засиханням. Листки жовтіють, чорніють по краях і опадають. Разом із тим затримуються ростові процеси надземної та підземної частини рослини.

Перетворення фосфору в рослині активно відбувається під час росту органів та збільшення живої цитоплазми, при проростанні насіння, що особливо важливо, та при досяганні його, де P запасається у вигляді фітину – кальцій-магнієвої солі інозитгексафосфорної кислоти –  $\text{C}_6\text{H}_6(\text{OH}_2\text{PO}_3)_6$ .

**Калій** – засвоюється рослинами з розчинних солей – хлоридів, сульфатів, нітратів. Він також легко **реутилізується**, відтікаючи в молоді органи і тканини.

В рослинах калій знаходиться, головним чином, у вільній, іонній формі. Лише незначна частина його неміцно зв'язується з білками цитоплазми.

Калій підвищує гідратацію колоїдів цитоплазми, її водоутримуючу здатність і проникливість. Тим самим він створює умови для активного синтезу білків і інших органічних сполук. Крім



того, калій активує близько 60 ферментів, в тому числі і синтетазу крохмалю та фосфокіназу, чим впливає на метаболізм АТФ. Калій – елемент, який не входить до жодної органічної речовини. Разом із тим калій регулює відкриття й закриття продихів і активує рух асимілятів по рослині. Очевидно, без К неможливі такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, синтез складних органічних речовин (вуглеводів), транспорт органічних речовин.

При нестачі К ріст молодих рослин припиняється, листки жовтіють, потім буріють, засихають із країв або закручуються й зморщуються.

**Кальцій** – поглинається в формі катіона з його розчинних солей. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати кальцій з таких мінералів, як крейда й вапняк.

Са малорухливий і **не реутилізується** в рослинах, а накопичується у формі малорозчинних солей (гіпс, оксалат кальцію) в старих листках. Він змінює кислотність ґрунтового розчину і тим самим впливає на надходження в рослини інших елементів. Са приймає участь у підтриманні структури клітинних мембран і хромосом та входить до складу клітинних стінок у вигляді пектату кальцію. Він впливає на клітинний метаболізм, активуючи деякі ферменти дихання (сукцинатдегідрогеназу), фотосинтезу, а також фосфатази. На відміну від калію, кальцій збільшує в'язкість цитоплазми і зменшує її оводненість, пригнічуючи тим самим клітинний метаболізм.

При надлишку в рослинах органічних та мінеральних кислот Са утворює з ними нерозчинні солі, які виводяться при листопаді. Так нейтралізується їх шкідлива дія на рослини.

Катіони кальцію послаблюють негативний вплив на рослину надмірної кількості інших катіонів, як це особливо помітно на засолених ґрунтах.

Недостача Са особливо сильно впливає на корені – вони не ростуть у довжину, а лише потовщуються й ослизнюються, а згодом відмирають верхівки стебел і ріст припиняється.

**Магній** – поглинається з магнієвих солей ґрунту, а також із доломітового вапняку. Він проявляє достатню рухливість у рослині і тому легко **реутилізується**.

В тканинах магній знаходиться у зв'язаній та іонній формі. Він входить до складу хлорофілу і пектатів магнію, що містяться в

клітинних стінках. Магній зв'язує велику і малу субодиниці рибосоми і тим самим підтримує її функціональну активність. В іонній формі він активує фосфокінази та ферменти циклу Кальвіна. При недостатчі магнію в рослині порушується синтез білків, хлорофілу і вуглеводів, знижується інтенсивність гліколізу.

Зовнішньою ознакою недостатчі магнію являється хлороз молодих листків. Зелені листки по краях і між жилками зафарбовуються в жовтий, червоний чи фіолетовий колір (мармуровоподібний хлороз). Спочатку це явище спостерігається на листках нижніх ярусів, а потім – і на верхніх.

**Сірка** засвоюється у вигляді сульфат-іонів із солей  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ , а також із деяких органічних сполук (сірковмісні амінокислоти). Має високу рухливість, добре реутилізується.

Сірка входить до складу ферментів, де зв'язує коферменти (НАД, ФАД) і простетичні групи (наприклад Fe) із білковою частиною. Значна частина S рослин знаходиться в сірковмісних амінокислотах у формі сульфгідрильних (R-SH) груп, які беруть участь у формуванні третинної й четвертинної структури білків, перетворюючись у сульфідні групи (дисульфідні мости, R-S-S-R R<sub>1</sub>-S-S-R<sub>2</sub>). Сульфгідрильну групу має цистеїн, дисульфідну – цистин та глутатіон – сильний відновник, що відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах.

Група SH – складова частина коензиму А, який є початковою ланкою біосинтезу жирних кислот, лимоннокислого (циклу Кребса або циклу ди- і три-карбонових кислот) і гліоксилатного циклів.

Сірка в організмі рослин входить до складу гірчичних та часникових олій (хрестоцвіті, лілійні). Ці олії відлякують багатьох листкогризучих комах і, таким чином, відіграють захисну роль.

При недостатчі сірки виникає хлороз – спочатку жовтіють жилки листків, згодом пластинки вкриваються червонуватими плямами, і листки відмирають.

**Хлор** завжди є в рослинах. Але він не є тим елементом, без якого рослини не будуть розвиватися чи виникатимуть значні порушення. Хлор необхідний рослинам, які еволюційно пристосувались до хлоридного засолення (цукровий буряк, шпинат, гречка) та галофітам. Іони Cl беруть участь у фотоокисненні води.

**Кремній** необхідний рослинам родин злакових, осокових, хвощових для інкрустації стінок клітин покривних тканин, а також діатомовим водоростям для утворення панцера (зовнішнього скелету). Багато кремнію у старій деревині. Великого фізіологічного значення не має, роль у біохімічних процесах не встановлена.

**Натрій.** Не дивлячись на те, що Na входить до складу золи рослин у значних кількостях, а також, що його хімічні властивості дуже подібні до хімічних властивостей K, відіграє він значно меншу фізіологічну роль. Вважають, що Na необхідний, головним чином, для підтримання осмотичного потенціалу клітин рослин, що ростуть на засолених ґрунтах.

Отже, кожний макроелемент виконує в організмі рослини специфічні функції. Тому ні один із них неможливо замінити іншим. Тобто, для нормального росту і розвитку організму вимагається повний набір необхідних макроелементів. Співвідношення їх умісту визначається видом рослин, фазою розвитку, умовами вирощування і т.д.

Головні елементи живлення – N, P і K – мають помітний вплив на зовнішній вигляд, темпи росту і розвитку рослин, тобто, формоутворюючу роль. При надлишку N посилюється утворення і приріст вегетативних органів, але затримується цвітіння, а також дозрівання плодів та насіння.

Калій, як і N, посилює вегетативний ріст, а фосфор, навпаки, прискорює розвиток рослин, цвітіння, плодоносіння. У зв'язку з цим потреба в даних елементах у процесі росту і розвитку рослин міняється. На ранніх етапах онтогенезу для інтенсивного формування асимілюючих органів рослині необхідно більше N і K, а до початку закладки репродуктивних органів – більше P, оскільки до періоду цвітіння посилюється енергетичний обмін.

Таким чином із допомогою N, K і P можна або прискорювати строки цвітіння й плодоносіння, або віддаляти їх і активізувати утворення вегетативної маси (у посівах кормових трав, на окультурених луках, пасовищах). Змінюючи співвідношення N і K в ґрунті, можна регулювати утворення жіночих і чоловічих квіток у одно- та дводомних рослин.

## **Мікроелементи**

Дані елементи входять до складу кофакторів і простетичних груп ферментів і контролюють такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, перетворення речовин, ріст і розвиток рослин, виконуючи тим самим метаболічну функцію. Крім того, в іонному стані мікроелементи активізують роботу різних ферментних систем клітин і виконують регуляторну функцію. В той же час кожен мікроелемент відрізняється певною специфікою дії.

**Залізо** – потрібне рослині в більших кількостях, ніж інших мікроелементів, тому його деколи відносять до макроелементів. Джерелом заліза для рослин являються його розчинні солі.

Однак у лужному середовищі вони випадають в осад і стають недоступними для рослин. Гемінова форма заліза входить до складу цитохромів, каталази, пероксидази; негемінова – у склад ферредоксину, нітратредуктази, білка-FeS, тобто тих сполук, без яких неможливий фотосинтез, дихання, відновлення нітратів. Очевидно, у зв'язку з високою потребою заліза і його особливим значенням для рослин воно запасастся в тканинах у вигляді феритину.

При недостатці заліза у рослин розвивається хлороз молодих листків, так як біосинтез хлорофілу відбувається при участі залізовмісного ферменту цитохромоксидази.

**Мідь** поглинається рослиною у вигляді катіонів із її розчинних солей, які утворюються неорганічними (сульфати, хлориди, нітрати) і органічними кислотами. Вона легко засвоюється і при обприскуванні листків розчинами цих солей (0,02-0,05 %-й розчин  $\text{CuSO}_4$ ).

Мідь входить до складу фенооксидази, аскорбінатоксидази, і, як вважають, цитохромоксидази, а також пластоціаніну (переносник  $e^-$  в ЕТЛ фотосинтезу). Таким чином, вона бере участь в окисно-відновних процесах, при фотосинтезі, диханні. Крім того, мідь стабілізує зв'язок хлорофілу з білками хлоропластів і цим попереджує його розпад при несприятливих умовах (засуха, пониження температури).

Нестача міді особливо відчутна для рослин, які ростуть на висушених торф'яних ґрунтах. Її характерною особливістю у злаків являється раптове побіління й засихання кінчиків листків („біла чума”) та ненаповненість колоса (пустоколосся). В овочевих та плодкових культур мідне голодування викликає закручування, деформацію й зменшення розмірів листків, а також поступову зміну

забарвлення від темного до світло-зеленого (жилки ж не змінюють свого кольору). У дерев листки стають хлоротичними, верхівкові бруньки відмирають, а на корі пагонів pojawiaються пухирці. Такі пагони згодом засихають. Якщо в ґрунт вносять солі міді, то хворі дерева нормально відростають.

**Цинк** засвоюється рослинами тільки в рухливій, розчинній формі – в основному це сульфат цинку, кількість якого зростає при низьких значеннях рН ґрунту і падає при дефіциті вологи. Тому на кислих дерново-підзолистих, сірих лісових і торф'яних ґрунтах рослини не відчують нестачі цинку. Але в посушливі роки доступність його для рослин зменшується. Цинк засвоюється і листками при позакореновому підживленні (0,03 – 0,05 % розчин  $ZnSO_4$ ).

Фізіологічна роль цинку різноманітна. Він входить до складу більш як 30 ферментів, дегідрогеназ ФГА, ЩОК, фосфатаз, карбоксилаз, а також карбоангідрози – ферменту, що здійснює зворотне розщеплення вугільної кислоти на воду й оксид вуглецю, який необхідний для темної фази фотосинтезу. Цинковмісні ферменти активують відновні процеси і тим самим створюють умови для інтенсивного біосинтезу білків і нуклеїнових кислот. Тому рослини, оброблені розчинами солей цинку, більш стійкі до посухи, високих температур і інших несприятливих факторів.

Важливою фізіологічною функцією цинку являється його участь у синтезі гормону росту – ауксину. Тому не випадково він накопичується в молодих тканинах та зародку. При нестачі цинку пригнічується процес росту, у плодівих дерев укорочується міжвузля, формуються розетки листків і дрібнопліддя; а у овочевих культур pojawiaється хлороз та плямистість листків.

**Марганець** засвоюється рослинами з його розчинних солей у формі двовалентного окису. В випадку підвищеного вмісту кальцію в ґрунті, а також при тривалій сухій та жаркій погоді доступність його для рослин знижується. При позакореновому підживленні (0,06-0,1 %-й розчин  $KMnO_4$ ) марганець засвоюється листками.

В рослинах марганець знаходиться у формі іонів різного ступеня окисленості ( $Mn^{2+}$ ,  $Mn^{3+}$ ,  $Mn^{4+}$ ). Співвідношення їх у залежності від характеру окисно-відновних процесів у клітині змінюється.  $Mn$  позитивно впливає на біосинтез хлорофілу, стабілізує його зв'язок із білками і тим самим підвищує стійкість до руйнування при

несприятливих умовах. Крім того, марганець бере участь у фотоокисленні води при фотосинтезі й у відновних реакціях циклу Кальвіна. Він активує декарбоксилази циклу Кребса і відновлення нітратів. При надлишку в рослині марганець стає антагоністом заліза і вбудовується замість нього у функціональні групи залізовмісних ферментів. Ознаки марганцевої недостатчі мало типові і проявляються різними видами хлорозів. У плодкових, крім хлорозів, відмирають і засихають верхівки гілок.

**Молібден** засвоюється в формі аніону з легко рухливих солей – молібдатів натрію й амонію. Останній може використовуватися і для позакореневого підживлення (0,06-0,1 %-й розчин). Для рослин кислих ґрунтів молібден недоступний. Такі ґрунти треба вапнувати.

В рослині молібден знаходиться в органічно зв'язаній формі. Він входить до складу нітратредуктази, яка відновлює нітратну форму азоту в амонійну. Остання безпосередньо витрачається на синтез амінокислот. Крім того, молібден пригнічує активність кислої фосфатази, що гідролізує фосфорні сполуки, і тим самим підвищує вміст у рослині нуклеїнових кислот і органічних фосфатів (АТФ, фосфорних ефірів цукрів і т. д.). Молібден необхідний для білкового синтезу.

Особливо високу потребу в Мо мають вільноживучі й симбіотичні мікроорганізми – азотфіксатори, у яких він входить до складу ферментного комплексу, що здійснює відновлення молекулярного азоту атмосфери в аміак.

Нестача Мо в рослині порушує розвиток листкового апарату. При цьому черешки і листки подовжуються й звужуються, втрачають тургор, в'януть, починаючи з країв. У окремих видів на поверхні листків, між жилками, pojawiaються жовто-зелені і блідо-оранжеві плями.

**Бор** поглинається із ґрунту у формі аніонів борної кислоти ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ ), бури ( $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ ) і борату магнію ( $\text{MgB}_2\text{O}_4 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$ ). Для позакореневого підживлення використовують 0, 03-0,05 %-й розчин борної кислоти.

Бор, на відміну від інших елементів, не входить до складу ферментів і не впливає на їх активність. Вважають, що в основі фізіологічної дії В лежить здатність утворювати з іншими органічними сполуками клітини (вуглеводи, органічні кислоти, коензими, феноли і т.д.) комплекси, що мають підвищену реакційну

здатність. Цим і визначається позитивний вплив бору на обмін білків, нуклеїнових кислот, вуглеводів і ауксину. Крім того, цукри в комплексі з В легше переходять через мембранні бар'єри, що суттєво прискорює їх рух по судинній системі. Разом із тим В підвищує водоутримуючу здатність колоїдів цитоплазми і, таким чином, обумовлює стійкість рослин до посухи.

Коли бору мало в першу чергу потерпають меристематичні тканини і репродуктивні органи. В зв'язку з цим при борному дефіциті знижується кількість квітів і зав'язей, спостерігається недостатній розвиток і його різні порушення у плодів, насіння. Школьник та Власюк (1974-1976 рр.) пояснюють це формуванням неповноцінного пилку, в результаті чого порушуються процеси запліднення й утворення зав'язей. У коренеплодових культур борна недостатність викликає побуріння і суху гниль серцевини коренеплодів, а у столового буряка – чорну плямистість.

Від нестачі бору найбільш потерпають дводольні рослини. При цьому метаболізм вуглеводів у них зсувається в сторону утворення фенольних сполук, зокрема, інгібіторів росту, які пригнічують синтез білка, поділ клітин і ріст органів.

**Кобальт** рослина поглинає з його розчинних солей, а також із піритних недопалків (відходи металургійної промисловості, які вносяться в ґрунт). Добрий ефект дає внесення кобальту у вапновані дерново-підзолисті й торф'яні ґрунти.

В рослині кобальт входить до складу органічних сполук, наприклад, вітаміну В<sub>12</sub>, а також міститься в іонній формі. У зв'язаній формі він позитивно впливає на синтез хлорофілу й міцність пігмент-білкового комплексу, а в іонній – активізує роботу багатьох ферментів і тим самим прискорює ріст і розвиток рослин, підвищує в них уміст сухої речовини.

Високу потребу в кобальті мають бобові рослини, які живуть в симбіозі з азотфіксуючими бактеріями. Со подвійно впливає на процес симбіотичної азотфіксації. З однієї сторони він, у складі вітаміну В<sub>12</sub>, приймає участь в утворенні рожевого пігменту – леоглобіну, необхідного для зв'язування атмосферного азоту, а з другої – активує ферменти, які відновлюють молекулярний азот до аміаку. Тому при недостатці Со (особливо, коли в ґрунті відсутні доступні форми азоту) у бобових рослин припиняється ріст і накопичення біомаси. У більшості ж інших рослин потреба в Со на декілька порядків менша,

ніж потреба в інших мікроелементах, і звичайно якихось ознак нестачі Со у них не спостерігається.

В цілому практично ні один фізіологічний процес в організмі рослин не може протікати без участі тих чи інших мікроелементів. Нестача їх у ґрунті, у воді, і, отже, у живих організмах зумовлює так звані хвороби недостатності, які супроводжуються порушенням життєвих функцій, різними потворностями та аномаліями розвитку, а деколи призводять і до відмирання рослин.

### **3. МЕТАБОЛІЗМ АЗОТУ. ОСОБЛИВОСТІ НІТРАТНОГО І АМОНІЙНОГО ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН. МЕХАНІЗМ ВІДНОВЛЕННЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТУ**

Азот був відкритий у 1772 році Д. Резерфордом, який назвав його мертвим (нежиттєвим) газом (не підтримує дихання і горіння). Основне джерело азоту – повітря, де його міститься близько 78 %. Над кожним квадратним метром земної поверхні скупчено майже 8 т азоту.

#### **Фізіологічна роль азоту в рослині:**

##### Входить до складу:

- амінокислот і білків (основа життя);
- хлорофілу;
- макроергічних сполук: АТФ, АДФ;
- ферментів, деяких вітамінів, алкалоїдів;
- нуклеїнових кислот (ДНК, РНК).

#### **Джерелом азоту для рослин є:**

- молекулярний азот повітря;
- азот ґрунту, який своєю чергою, представлений:
  - 1) *органічним азотом* (тваринні і рослинні рештки, гумус, амінокислоти, аміди, білки), на долю якого припадає 97-99% ґрунтового азоту.
  - 2) *мінеральним азотом*, представленим солями амонію  $\text{NH}_4^+$  та солями азотної і азотистої кислот ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ). Разом вони становлять близько 1 % ґрунтового азоту.

#### **Біологічна фіксація молекулярного азоту**

Азот повітря знаходиться у *молекулярній* формі, недоступній для рослин.



Молекулярний азот засвоюється лише певними видами мікроорганізмів. Цей процес називається **біологічною фіксацією азоту**. (Існує також фізична фіксація азоту, яка відбувається при електричних розрядах у атмосфері: розриваються зв'язки і утворюються оксиди азоту, які із опадами потрапляють у ґрунт).

Фіксувати молекулярний азот здатні нижчі організми, які відновлюють його в доступну для інших організмів аміачну форму. Тому їх називають **азотфіксаторами**. Розрізняють вільноживучі й симбіотичні азотфіксатори.

**Вільноживучі азотфіксатори** заселяють водойми та ґрунти і являють собою велику групу мікроорганізмів різних видів. До них відносяться бактерії родів *Clostridium* і *Azotobacter*, фотосинтезуючі бактерії й мікобактерії, актиноміцети, синьо-зелені водорості та лишайники.

Усі вони при певних екологічних умовах збагачують ґрунт зв'язаними формами азоту. Так, основним постачальником його на рисових полях і у водах Світового океану являються синьо-зелені водорості. Первинний ґрунт збагачується азотом у результаті діяльності лишайників. На підзолистих і торф'яних ґрунтах головним азотонакопичувачем служать мікобактерії, оскільки діяльність інших азотфіксаторів тут пригнічується високою кислотністю.

Фіксація молекулярного азоту здійснюється за допомогою ферментного комплексу **нітрогенази**. Він включає дві білкові фракції. Одна з них складається з азофередоксину, що містить негемінне залізо (2FeS), друга – із молібденофередоксину, в яку, крім негемінного заліза (4 FeS), входять два атоми Мо. Фіксація азоту потребує затрат енергії АТФ.

Джерелом необхідного для даного процесу відновника молекулярного азоту служить відновлений фередоксин (постачає  $e^-$ ), а джерелом енергії - АТФ, яка утворюється при бродінні (у анаеробних азотфіксаторів), або диханні (в аеробних). Активатором даної реакції являються іони  $Mg^{2+}$ .

В загальних рисах процес зв'язування молекулярного азоту відбувається наступним чином. Спочатку азофередоксин з участю АТФ і електронів міняє конфігурацію і відновлюється, а потім передає електрони на молібденофередоксин, який уже безпосередньо взаємодіє з молекулярним азотом і відновлює його до аміаку.

Продуктивність зв'язування молекулярного азоту вільноживучими азотфіксаторами складає декілька десятків кілограмів азоту на гектар.

**Симбіотичні азотфіксатори** являють собою численну групу так званих бульбочкових бактерій (рід *Rhizobium*), що розвиваються на коренях бобових, а також багатьох деревних та кущових (чагарникових) порід. У вільному стані вони не здатні фіксувати азот, а лише у симбіозі з вищими рослинами. В даний час відомо близько 190 видів дерев та кущів різних родин, з якими бульбочкові бактерії вступають у симбіотичні відносини. Вони проникають у тканини кореня через кореневі волоски з допомогою особливого слизистого тяжу, який полегшує проникнення в глибокі шари клітин.

Очевидно, ці бактерії виділяють якісь речовини (типу гормонів), які стимулюють поділ клітин кореня й утворення потовщень (бульбочок). У клітинах бульбочок бактерії змінюються фізіологічно й морфологічно, отримують додаткову мембрану і перетворюються в так звані *бактероїди*.

В 1967 році Бергерсен із допомогою ізотопу азоту  $^{15}\text{N}$  встановив, що азотфіксацію здійснюють власне клітини бактероїдів. Важливу роль у процесі зв'язування азоту відіграють клітини корневих волосків. Вони містять рожевий пігмент *легоглобін* (*фітоглобін*), який, подібно гемоглобіну, зв'язує кисень і постачає ним бактероїди, що залягають у глибині бульбочок.

Механізм біологічної фіксації молекулярного азоту бактеріями-симбіотиками принципово не відрізняється від механізму зв'язування азоту вільноживучими азотфіксаторами. Очевидно, цей процес здійснюється ферментним комплексом, який аналогічний такому ж комплексові у вільноживучих азотфіксаторів і вимагає затрати великої кількості енергії.

Бульбочкові бактерії мають багато рас, кожна з яких живе на коренях тільки одного чи декількох видів рослин. Від характеру раси залежить продуктивність азотфіксації. Найбільш активними азотонакопичувачами являються симбіонти люцерни (дають близько 500-600 кг зв'язаного азоту на 1 га), конюшини (300 кг/га), люпину (159 кг/га). Менш ефективні симбіонти гороху, квасолі, бобів (50-60 кг/га). Бульбочкові бактерії деревних порід зв'язують близько 100 кг азоту на 1 га. У цілому продуктивність азотфіксації бульбочкових бактерій майже на порядок вища, чим у вільноживучих азотфіксаторів. Це пояснюють тим, що в результаті симбіозу з

вищими рослинами бульбочкові бактерії краще забезпечуються субстратами дихання й іншими необхідними метаболітами.

Продуктивність азотфіксації бактерій залежить від характеру взаємовідносин між партнерами по симбіозу і від активності штаму. Ефективні штами на перших стадіях проникнення й утворення бульбочок проявляють по відношенню до вищої рослини явний паразитизм. Вони використовують її метаболіти, але азот не фіксують. У рослин проявляються ознаки пригнічення життєдіяльності. Однак із розростанням бульбочок і формуванням бактероїдів з'являється й збільшується азотфіксуюча здатність бактерій і взаємовідносини партнерів приймають взаємовигідний характер. До моменту цвітіння однолітніх бобових постачання бульбочок поживними речовинами знижується, бактероїди та клітини бульбочок лізують і фіксація атмосферного азоту припиняється.

Бульбочки багаторічних трав фіксують азот на протязі декількох років, але до кінця кожного періоду вегетації частина їх клітин із бактероїдами деградує, в зв'язку з чим інтенсивність азотфіксації також знижується.

При інфікуванні рослин неефективним штамом в бульбочках утворюється дуже мало левоглобіну і продуктивність азотфіксації практично дорівнює нулю. В таких випадках бактерії лише пригнічують ріст і розвиток вищої рослини. Тому в сільськогосподарській практиці насіння бобових культур спеціально інфікують бактеріальним препаратом нітрагіном, який містить високоефективний штам бульбочкових бактерій.

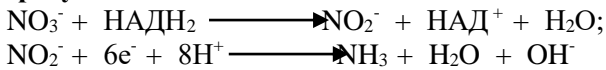
### **Процес мінералізації органічної речовини**

**Органічна форма азоту** в основному недоступна для рослин тому піддається *амоніфікації* (білки розпадаються до амінокислот, амінокислоти шляхом дезамінування розпадаються на органічні кислоти, кетокислоти і аміак), що здійснюється за участю ґрунтових організмів – *амоніфікаторів*. Утворений в результаті амоніфікації аміак розчиняється у ґрунтовій воді, приєднує протони і перетворюється на амоній ( $\text{NH}_4^+$ ).

Наступний етап – *нітрифікація*, в процесі якої *нітрифікатори* (бактерії) перетворюють амоній на нітриту і нітрати. Нітрати – найоптимальніша форма азоту для живлення рослин.

Більш доступною формою азоту для рослин є **мінеральна**, представлена амонійними і нітратними солями.

Амонійний азот надходить в корені рослини у відновленій формі і тому одразу включається до складу амінокислот та білків. У нітратах азот знаходиться в окисненому стані. Тому, перш ніж включитися в обмін речовин, він повинен відновитися до амонію (*тому з енергетичної точки зору рослинам більш вигідне поглинання амонійного азоту, ніж нітратного*). Перетворення нітратів до амонію відбувається у клітинах кореня та мезофілу листка у результаті двох послідовних реакцій. Для процесу відновлення необхідне надходження електронів та протонів, донорами яких виступають НАДН і відновлений ферредоксин. На першому етапі нітрати відновлюються до нітритів за участю ферменту **нітратредуктази**, на другому – нітрити відновлюються до амонію за участю **нітритредуктази**:



Амонійний азот, який надійшов з ґрунту або утворився в результаті відновлення нітратів чи при розщепленні органічних речовин клітин є основною сполукою, що безпосередньо бере участь у процесах азотного обміну.

Амоній в організмі переноситься на вуглецеві сполуки з утворенням амінокислот чи інших азотовмісних сполук. Цей процес носить назву **амінування**.

Є 3 шляхи амінування (синтезу амінокислот):

### **1. Пряме амінування.**

Безпосередньо аміачна форма азоту приєднується до кетокислот циклу Кребса. Із 20-ти амінокислот лише 3 синтезуються шляхом прямого амінування:

- аланін;
- глутамінова кислота;
- аспарагінова кислота.

Амоній зв'язується з аспарагіноюю чи глутаміноюю кислотою з утворенням відповідних амідів – аспарагіну й глутаміну. Аміді, згідно висловлювань Прянишникова (1965), являють собою своєрідне депо азоту, де дефіцитний для рослини аміак резервується і знешкоджується.

## 2. Переамінування.

Аміногрупи первинних амінокислот і їх амідів з допомогою **аміотрансфераз** зв'язуються з різними кетокислотами. В результаті утворюються вторинні амінокислоти. Ферментативний перенос аміногруп з амінокислот і амідів на кетокислоти без проміжного утворення аміаку отримав назву **переамінування**.

## 3. Трансформація вуглеводневих ланцюгів.

Амінокислоти змінюють свої якості шляхом подовження або вкорочення вуглеводневих ланцюгів.

Отже, азот – єдиний елемент, який може поглинатися як у вигляді катіона, так і у вигляді аніона. Але при цьому треба враховувати рН ґрунтового розчину і видову специфіку рослин.

На кислих ґрунтах краще вносити нітратну форму азоту  $\text{KNO}_3$ , на лужних і нейтральних – амонійну ( $\text{NH}_4\text{Cl}$ ).

В кислому середовищі білки несуть заряд «+», тому краще буде адсорбуватись  $\text{NO}_3^-$ ; в лужному – заряд «мінус», тому краще буде адсорбуватись  $\text{NH}_4^+$ .

Солі, з яких інтенсивніше поглинаються катіони називаються фізіологічно кислими ( $\text{NH}_4^+\text{Cl}$ ).

Солі, з яких інтенсивніше поглинаються аніони називаються фізіологічно лужними ( $\text{KNO}_3$ ).

Під рослини, багаті білками, не можна вносити аміачну форму азоту, краще вносити нітратну.

Під рослини, багаті вуглеводами можна вносити обидві форми.

## 4. АНТАГОНІЗМ ІОНІВ І ВРІВНОВАЖЕНІ РОЗЧИНИ. СИНЕРГІЗМ І АДИТИВНІСТЬ

Явище антагонізму відкрито вперше на тваринах. В 1807 році – на рослинах.

*Антагонізм іонів* – протилежна дія солей і їх іонів на фізико-хімічні властивості цитоплазми і на ростові процеси.

*Наприклад:*  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  - зріджують цитоплазму;

$\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  - згушують;

$\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$  - ще більше ущільнюють.

*Врівноважені розчини* – розчини, в яких концентрація одних іонів знешкоджує токсичну дію інших іонів (кров людини, морська вода, ґрунт).

$\text{Ca}^{2+}$  є універсальним антагоністом.

У аніонів також спостерігається антагонізм (дія протилежна).

**Синергізм** – явище, при якому дія одного іона при наявності іншого посилюється або послаблюється.

*Наприклад:* фосфор посилює поглинання азоту;  
натрій посилює надходження калію;  
хлор посилює поглинання магнію.

**Адитивність** – дія суміші сольових розчинів, яка дорівнює сумі дій окремих компонентів (явище осмосу).

**Контрольні запитання:**

1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.
2. Класифікація мінеральних елементів. Фізіологічна і біохімічна роль макро- і мікроелементів у житті рослин.
3. Яка фізіологічна роль азоту в рослині? Назвіть основні джерела азоту.
4. Розкрийте механізм відновлення молекулярного азоту.
5. Які особливості нітратного і амонійного живлення рослин? Відновлення нітратів у коренях і листках.
6. Антагонізм, синергізм і адитивність іонів. Врівноважені розчини.

## **Тема: ПОГЛИНАННЯ І ТРАНСПОРТУВАННЯ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ**

1. Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів.
2. Поглинання мінеральних речовин.
3. Іонний транспорт рослиною, переміщення ксилемою і флоемою.
4. Поглинання мінеральних речовин листками. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині.

### **1. КОРЕНЕВА СИСТЕМА ЯК ОРГАН ПОГЛИНАННЯ І ЗАСВОЄННЯ МІНЕРАЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ**

Спеціалізованим органом засвоєння води і мінеральних елементів є коренева система.

#### Функції кореневої системи.

1. Механічна – закріплює рослину у ґрунті.
2. Поглинає воду і мінеральні речовини.
3. Синтетична (синтезуються амінокислоти, вітаміни, ферменти, речовини вторинного походження: алкалоїди (кумарин), ін.
4. Видільна функція (5% усіх синтезованих органічних речовин в рослині витрачається на кореневі виділення – це живлення для мікроорганізмів).
5. Додаткова функція (у деяких видів коренева система є вмістилищем запасних речовин – коренеплоди).
6. Розподільча функція (диспетчерська) – коренева система регулює подачу елементів мінерального живлення в надземні органи.

#### **Коренева система складається із 4-х зон:**

1. Зона поділу (меристематична зона), прикрита корневим чохлаком.
2. Зона розтягування.
3. Зона корневих волосків.
4. Провідна зона.

1 і 2 зони приймають участь у поглинанні води і мінеральних елементів. Але вони використовуються тільки на власні потреби цих зон.

Головну роль у поглинанні води і мінеральних елементів відіграє зона корневих волосків. Кількість їх величезна: на 1 мм<sup>2</sup> знаходиться до 500 корневих волосків.

Кореневий волосок – одноклітинне утворення діаметром 0,01 мм і довжиною в декілька мм.

Кореневе живлення складається із таких процесів:

1. Поглинання мінеральних елементів.
2. Рух по рослині.
3. Синтез із них органічних речовин.

## 2. ПОГЛИНАННЯ МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН

Іони мінеральних солей можуть надходити в клітини кореневої системи рослин як з ґрунтового розчину, так і в результаті контактного обміну з ґрунтовими часточками. Поглинаються елементи мінерального живлення найчастіше в іонній формі.

Процес поглинання поділяють на 2 етапи:

- Надходження іонів з ґрунту чи ґрунтового розчину у вільний простір кореневої системи;
- Рух їх з вільного простору через плазмалему в протопласт.

**На першому** етапі головними механізмами поглинання є *дифузія* та *адсорбція*, які вважаються пасивним транспортом, **на другому** – беруть участь мембранні транспортні системи (білки, канали) і ендоцитоз (активний транспорт).

Вільний простір кореневої системи складає 5-10% від всього об'єму кореневої системи. Це апопласт. Тут знаходиться значно менша кількість мінеральних елементів, ніж в ґрунті, що є вирішальним для початку процесів їх *дифузії*, яка і є основним механізмом надходження речовин у вільний простір кореня. Рухійною силою дифузії є *градієнт концентрації розчиненої речовини*. Ще одним механізмом надходження іонів через клітинну оболонку є *масовий потік* (рух розчиненої речовини разом з розчинником). Рухійною силою масового потоку є *градієнт гідростатичного тиску*. Масовий потік відбувається завдяки інтенсивній транспірації (*пори клітинної стінки виявляють масовому потоку значну протидію, тому що вони в молодих коренях заповнені гелем, внаслідок чого вклад його в загальний фонд поглинених солей відіграє певну роль лише при інтенсивній транспірації*).



На поглинання солей шляхом дифузії, впливає також і електричний заряд клітинних оболонок. Так, зовнішня поверхня клітинної оболонки має негативний заряд, що полегшує поглинання катіонів і затримує поглинання аніонів.

Оскільки більша частина ґрунтових катіонів ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ) знаходиться не у вільному ґрунтовому розчині, а адсорбована на поверхні ґрунтових частинок (так званий ґрунтовий поглинальний комплекс), то щоб поглинути такі іони, корінь повинен спочатку відірвати (десорбувати) їх з поверхні ґрунтових часток та зв'язати (сорбувати) на своїй власній поверхні. Це відбувається шляхом **обмінної адсорбції**, тобто іони адсорбовані на клітинах кореня обмінюються на іони адсорбовані на поверхні ґрунтових частинок.

На другому етапі поглинання речовина з вільного простору повинна проникнути в протопласт клітини кореня. Це відбувається як пасивним, так і активним шляхом.

**Пасивний транспорт** речовин відбувається шляхом:

- 1) Дифузії;
- 2) Полегшеної дифузії;
- 3) Іонними каналами.

**Активний транспорт** – пов'язаний із затратою енергії, оскільки транспорт речовин відбувається проти їх електрохімічного потенціалу. Переваги активного транспорту в тому, що крізь мембрану можуть проникати речовини, для яких вона є непроникною. Активний транспорт забезпечується іонними насосами та ендоцитозом.

### **3. ІОННИЙ ТРАНСПОРТ РОСЛИНОЮ, ПЕРЕМІЩЕННЯ КСИЛЕМОЮ І ФЛОЕМОЮ**

Рух розчинених речовин по рослині здійснюється:

- а) по ксилемі (висхідний потік);
- б) по флоемі (низхідний потік від листків до зон споживання, і різної направленості при мобілізації запасних речовин).

#### **КСИЛЕМНИЙ ТРАНСПОРТ**

**Завантажування ксилеми** найінтенсивніше відбувається в зоні кореневих волосків. Тут працює декілька насосів на діяльність яких витрачається метаболічна енергія. Головний насос – у плазмалемі клітин ризодерми і корової паренхіми. Він зумовлений роботою  $\text{H}^+$ -

помп, в якості яких виступають  $H^+$ -АТФази і, можливо, протонно-транспортні редокс-ланцюги. В цих місцях катіони й аніони із клітинних стінок поступають у цитоплазму. Через клітини ендодерми з поясками Каспарі вода і мінеральні солі рухаються лише по симпласту. В паренхімних клітинах пучків (перехідних клітинах) може діяти інша помпа, котра перекачує мінеральні речовини через пори трахеїд до їх порожнин. В судинах збільшується осмотичний потенціал і всисна сила. Вода, згідно законів осмосу, поступає в трахеїди й судини, де зростає гідростатичний тиск і здійснюється подача води в наземні частини рослини (нижній кінцевий двигун - НКД). Усі ці процеси відбуваються з витратою енергії АТФ. Висхідний тік води, який обумовлений транспірацією (верхній кінцевий двигун - ВКД), здійснюється пасивно по фізико-хімічних законах і не пов'язаний з витратою метаболічної енергії.

*Вода і розчинені в ній речовини рухаються по судинах ксилеми з великою швидкістю  $\approx 1-20$  м/год.*

**Розвантажування ксилеми.** Вміст органічних та неорганічних речовин у ксилемі залежить від виду рослини та умов мінерального живлення. По мірі переміщення по ксилемі склад висхідного потоку змінюється якісно й кількісно. Найбільша кількість іонів поглинається клітинами листків. Розвантажування ксилеми, тобто надходження води та іонів із судин, обумовлене гідростатичним тиском у судинах, силами транспірації й атрагуючою дією оточуючих клітин. Воно також залежить від вибіркової проникності мембран та потреб клітин у тих чи інших елементах живлення. Ксилемний сік через клітинні стінки і плазмалему, де працює  $H^+$ -помпа, попадає в цитоплазму. Для росту листків необхідні різні неорганічні речовини. Тому молоді листки являються потужними акцепторними зонами для ксилемного соку. Більша частина води випаровується. При цьому можливе перенасичення хлоренхіми солями. У клітинах існує щонайменше 3 способи ліквідації надлишку іонів:

- утворення важкорозчинних солей (у клітинних стінках, вакуолях);
- відтік солей через флоему;
- виділення солей сольовими залозами й волосками.

### **ФЛОЕМНИЙ ТРАНСПОРТ**

Асиміляти із листків надходять у флоему, яка складається із спеціалізованих клітин. Транспортну функцію здійснюють ситовидні

клітини (нижчі і голонасінні рослини) та ситовидні трубки (покритонасінні). Паренхімні клітини пучка є запасуючими або пропускними, а клітини-супутники виконують енергетичну функцію.

Основною складовою флоемного потоку є основна транспортна форма цукрів – сахароза. Транспортуються й інші олігоцукри (рафіноза, стахіоза), спирти (сорбіт). Уміст азотистих речовин (білків, амінокислот та ін.) не перевищує 0,5 %. Наявні фітогормони, органічні кислоти, вітаміни. Неорганічні солі становлять 1-3%.

*Рух асимілятів по ситовидних трубках відбувається зі швидкістю 50-100 см/год і включає в себе три взаємопов'язані процеси: завантажування флоєми, транспорт асимілятів і розвантажування флоєми.*

*Завантажування флоємних закінчень.* Особливості транспорту асимілятів від мезофілу до флоєми вивчені недостатньо. Очевидно, у різних видів рослин він відбувається по-різному. У вільному просторі клітинних стінок може знаходитись біля 20 % цукрів листка. Якщо в стінках обкладки є пояски Каспарі, то цукри в цих ділянках повинні проходити через симпласт. Цьому сприяють і багаточисленні плазмодесми.

У клітинах мезофілу осмотичний тиск значно нижчий, ніж у тонких провідних шляхах. По мірі руху від тонких провідних пучків до середньої жилки і далі вміст цукрів у пучках зростає, але не так різко, як при переході від мезофілу до тонких розгалужень. Т.ч., завантажування асимілятами провідної системи відбувається проти градієнта концентрації і супроводжується затратою енергії. АТФ постачають клітини-супутники, в яких дуже висока інтенсивність дихання. Завантажування флоєми пов'язане з діяльністю іонних помп.

Флоємний ексудат містить різноманітні іони. З ксилемного соку у флоємний легко циркулюють К, Na, Mg, P, N. Мікроелементи Fe, Mn, Zn, Mo здатні рухатися по флоємі в молоді листки від зрілих. В ситовидні трубки іони попадають як із клітин мезофілу, так і не виходячи за межі жилки через перехідні клітини з "лабіринтом", у стінках яких є численні вирости цитоплазми.

*Транспорт речовин по ситовидних трубках.*

Існує декілька пояснень транспорту речовин по ситовидних трубках.

*I-ша гіпотеза потоку під тиском (Е.Мюнх, 1926).* Між фотосинтезуючими клітинами листка, де в симпласті накопичується

сахароза, і тканинами, які використовують асиміляти (напр. - кореня) створюється осмотичний градієнт. В ситовидних трубках він перетворюється в градієнт гідростатичного тиску. В результаті у флоемі виникає потік рідини під тиском від листків до коренів. Плазмалема ситовидних трубок при цьому є важливою умовою підтримання потоку під тиском.

*II-га* гіпотеза. Рушійною силою переміщення флоемної рідини з однієї ситовидної трубки в іншу через пори може бути транспорт іонів  $K^+$  в ході електроосмотичного процесу.

*III-тя* гіпотеза. Також передбачається, що фібрили актиноподібного Ф-білку в порах ситовидних пластинок у взаємодії з міозином можуть мати контрактильні (скоротливі) властивості, що сприяє рухові рідини по флоемі.

Можливо, співпрацюють різні механізми.

*Розвантажування флоєми.*

Для розвантажування флоєми суттєве значення має підвищений гідростатичний тиск у ситовидних трубках. Крім того, органи, які інтенсивно ростуть, та запасуючі органи володіють значною атрагуючою силою, тобто здатністю поглинати асиміляти із флоєми.

У плазмалемі клітин акцепторної зони функціонує  $H^+$ -помпа. Вона, з однієї сторони, закидає апопласт і змушує транспортні системи віддавати  $K^+$  і сахарозу в фазу клітинних стінок; а з іншої сторони – створює умови для надходження цукрів і  $K^+$  в симпласт акцепторних тканин. Сахароза поглинається з участю мембранних переносників у симпорті з протонами, а іони  $K^+$  - по електричному градієнту. В клітинах запасуючих органів сахароза часто накопичується у вакуолях (цукровий буряк).

#### **4. ПОГЛИНАННЯ МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН ЛИСТЯМ. ПЕРЕРОЗПОДІЛ І РЕУТИЛІЗАЦІЯ МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН У РОСЛИНИ**

Рослини здатні поглинати мінеральні елементи не лише через кореневу систему, але й через листки.

Позакореневе живлення не відіграє важливої ролі в мінеральному живленні, але має позитивне значення:

1. Активізує синтетичні процеси в листку і посилює відтік асимілятів (метаболітів) у місця використання або відкладання про запас. Наприклад, обприскування цукрових буряків  $KCl$  посилює

відтік органічних речовин у коренеплід (калій зріджує цитоплазму). Обприскуванням злаків розчином сечовини можна підвищити вміст білка у зерні.

2. Посилює фізіологічні процеси (дихання, фотосинтез, ін.).

3. Відіграє роль «швидкої допомоги», особливо при забезпеченні мікроелементами.

Механізм позакореневого живлення аналогічний кореневому.

***Контрольні запитання:***

1. Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів.
2. Пасивне та активне поглинання мінеральних речовин.
3. Іонний транспорт у цілій рослині, переміщення ксилемою і флоемою.
4. Поглинання мінеральних речовин листками. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині.

## Тема: ВЛАСТИВОСТІ ҐРУНТУ ЯК СЕРЕДОВИЩА КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ. МІНЕРАЛЬНІ ДОБРИВА

1. Особливості ґрунту як субстрату живлення рослин.
2. Вплив мікроорганізмів ґрунту та корневих виділень на поглинання іонів.
3. Регулювання рослиною швидкості поглинання іонів. Залежність від внутрішніх і зовнішніх факторів.
4. Діагностика мінерального живлення. Симптоми нестачі окремих елементів у рослинах.
5. Фізіологічні основи використання міндобрив. Особливості живлення рослин у гідропоніці, субстратній культурі, аеропоніці.

### 1. ОСОБЛИВОСТІ ҐРУНТУ ЯК СУБСТРАТУ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

Ґрунт є основним субстратом, з якого рослина поглинає воду і мінеральні елементи.

Поглинання речовин із ґрунту здійснюється 3-ма шляхами:

1. З ґрунтового розчину.
2. З важкорозчинних сполук.
3. Шляхом контактного поглинання з колоїдів ґрунту.

Найдоступніша форма поживних речовин ґрунту міститься у ґрунтовому розчині, але він не може повністю забезпечити рослини мінеральними речовинами. Основна маса елементів живлення знаходиться у зв'язаному стані.

*Здатність ґрунту адсорбувати і міцно утримувати розчинні речовини називається **поглинальною здатністю ґрунту**, а частина ґрунту, яка обумовлює цю здатність, називається **ґрунтовим вбирним комплексом**.*

Англійський вчений Гедройц виділив 5 видів поглинальної здатності:

1. Механічна (здатність ґрунту затримувати дрібні частинки в порах ґрунту чисто механічно).
2. Фізична (здійснюється за рахунок сил поверхневого натягу частинками ґрунту).
3. Фізико-хімічна (обмінна).
4. Хімічна (утворюються нерозчинні сполуки, важкодоступні для рослин).

5. Біологічна (обумовлена дією мікроорганізмів – важкодоступна для рослин).

Рослини здатні активно розчиняти нерозчинні у воді хімічні елементи завдяки виділенню різних кислот (вугільної, фосфорної, лимонної, яблучної, щавлевооцтової, винної, тобто кореневих виділень.

## **2. ВПЛИВ МІКРООРГАНІЗМІВ ҐРУНТУ ТА КОРЕНЕВИХ ВИДІЛЕНЬ НА ПОГЛИНАННЯ ІОНІВ**

На долю кореневих виділень припадає близько 5% всіх органічних речовин, що синтезуються у рослинному організмі (це нормальна фізіологічна функція рослин).

### Функції кореневих виділень:

1. Забезпечують розчинну дію і обмінну адсорбцію.
2. Стимулюють роботу корисних мікроорганізмів і пригнічують діяльність патогенів.

Різноманітні прижиттєві виділення рослин виявляються біологічно активними як для них самих, так і для сусідніх рослин. Такі їх впливи можуть мати або інгібуючу, або стимулюючу дію. У 1937 р. Г. Молиш назвав усі форми біохімічних взаємодій між рослинами **алелопатією**. У даний час алелопатія оформилася в самостійну науку про взаємодії рослин шляхом прижиттєвих (і посмертних) виділень.

Алелопатично активні речовини, як правило, є продуктами вторинного метаболізму рослин. Асортимент речовин, що виділяються рослиною дуже широкий. Переважають речовини вторинного походження, які або виділяються рослинами відразу, або як секрети накопичуються в тих чи інших вмістилищах. Нерідко ними виявляються також продукти розпаду білків, що звичайно відрізняються підвищеною токсичністю. Деякі алелопатично активні речовини утворюються при гідролізі клітковини і лігніну. Серед летких виділень рослин переважають ефірні олії, вуглеводи, синильна кислота, спирти, кетони, органічні кислоти та ін. Головною фізичною особливістю всіх їх є леткість. Добре відомі легкі виділення полину, часнику, евкаліпту, бур'янистих хрестоцвітих. Не менший асортимент і рідких кореневих виділень. У цілому помічено, що біологічна алелопатична активність летких виділень вища, ніж кореневих.

**Механізми дії прижиттєвих виділень рослин на інші рослини, що зростають разом з ними, дуже різноманітні. Проте можна визначити такі основні форми:**

1. *Вплив на клітинні поділи.* Такий ефект мають кумарини, парасорбинова кислота, терпени та ін. Саме таким способом кореневі виділення жовтого осоту, осоту польового і лободи білої придушують мітози в коренях пшениці й жита і тим затримують у них ріст корневих систем.

2. *Інактивація фітогормонів.* Відомо, що ауксин інактивується під впливом кумарину, ферулової кислоти і поліфенолів, які є складовими ряду летких і корневих виділень. Таніни інактивують гіберелін, цю ж властивість мають деякі складові летких виділень яблуні.

3. *Пригнічення процесу поглинання мінеральних речовин коренями.* Уперше це було встановлено в гороху і квасолі, аутоксичність корневих виділень яких пов'язана з тим, що їх власні кореневі виділення різко сповільнюють поглинання фосфору. Кореневі виділення цукрового буряку токсичні для кукурудзи і квасолі через те, що вони майже цілком блокують поглинання ними цинку. Кореневі виділення щиріці істотно знижують рівень поглинання майже всіх мінеральних речовин у багатьох видів рослин.

4. *Зниження рівня фотосинтезу.* Деякі леткі виділення рослин інгібують фотосинтетичний процес. Установлено, що виділюваний щиріцею скополетин пов'язує вуглекислий газ повітря в посівах соняшника і при масовому засміченні посіву щиріцею може знижувати рівень фотосинтезу в нього на 51%.

5. *Пригнічення рівня дихання.* Цілий ряд виділень рослин (бензойна кислота, кумарини, скополетин і деякі інші) є інгібіторами дихального процесу і можуть знижувати його на 90%. Саме на цьому механізмі заснована ґрунтовтома в персикових садах. Придушують такі речовини процес дихання й у багатьох видів проростаючого насіння.

6. *Порушення водного балансу рослин.* Вірогідно показано, що за допомогою виділення скополетину щиріця викликає закриття продихів у соняшнику. Це призводить до зниження транспірації, а в жаркі дні - до сильного перегріву листків соняшника, що спричинює спад рівня фотосинтетичного процесу. Кореневі виділення пирію



також впливають на льон, створюючи в його продохів сильний стимул до закриття.

У цілому виділення речовин рослинами в навколишнє середовище впливає на різні сторони життєдіяльності рослин, змінює їх метаболізм і в кінцевому рахунку або активує ріст і розвиток, або (що спостерігається значно частіше) придушує їх.

Кореневі виділення відіграють найважливішу роль у формуванні ризосфери і визначають її склад.

Крім того, алелопатичні речовини є механізмом пригнічення конкуруючих видів. Відомо, що в посадках білої акації практично не ростуть чагарники і трави, у посівах гороху і квасолі у випадку їх засмічення полином урожай різко падає. Під пологом апельсинових дерев не можна вирощувати пшеницю, буркун сильно придушує ріст кукурудзи.

Дослідження закономірностей взаємодії рослин через їх прижиттєві виділення є перспективним напрямком у конструюванні агрофітоценозів і агросфери в цілому.

### **3. РЕГУЛЮВАННЯ РОСЛИНОЮ ШВИДКОСТІ ПОГЛИНАННЯ ІОНІВ. ЗАЛЕЖНІСТЬ ВІД ВНУТРІШНІХ І ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ**

#### Внутрішні фактори.

1. Розвиток кореневої системи.
2. Вік рослини (з віком зменшується швидкість поглинання речовин).
3. Інтенсивність дихання.
4. Мембранна структура цитоплазми, її в'язкість і проникність.

#### Зовнішні фактори.

1. рН середовища ґрунтового розчину.
2. Температура (з підвищенням до 40<sup>0</sup>С швидкість поглинання іонів підвищується).
3. Світло (має непряму дію через фотосинтез).
4. Синергізм (присутність фосфору у ґрунтовому розчині посилює надходження азоту у формі NO<sub>3</sub><sup>-</sup>).
5. Аерація ґрунту.
6. Вміст води в ґрунті.
7. Наявність у ризосфері мікроорганізмів.
8. Кореневі виділення.

9. Концентрація і співвідношення мінеральних солей у ґрунтовому розчині.

#### **4. ДІАГНОСТИКА МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ. СИМПТОМИ НЕСТАЧІ ОКРЕМИХ ЕЛЕМЕНТІВ У РОСЛИНАХ**

##### Види діагностики:

1. Ґрунтова (визначення хімічного складу ґрунту, не показує доступність елементів для рослин).

2. Рослинна:

а) візуальна (по зовнішньому вигляду);

б) хімічна (листова і тканинна);

в) морфо-біометрична (врахування приросту сухої речовини, кількості і розмірів окремих органів).

##### Візуальна діагностика:

Дефіцит калію – листки по краях жовтіють;

Магнію – жовтіє тканина між жилками;

Азот – листок набуває блідо-зеленого кольору;

Сірка – спочатку жовтіють жилки;

Бор – відмирають верхівки (точки росту);

Мідь – біліють кінчики листків;

Фосфор – листки синьо-зеленого забарвлення, по краях листки буро-червоного кольору.

#### **5. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ВИКОРИСТАННЯ МІНДОБРІВ**

6. Використання мінеральних добрив вигідне і технологічно, і економічно. Мінеральні добрива при правильних дозах і термінах внесення допомагають:

а) зберігати рівень родючості ґрунту;

б) підвищувати розмір урожаю;

в) поліпшувати якість рослинницької продукції.

**Фізіологічний критерій у використанні мінеральних добрив базується на таких принципах:**

1. Дози мінеральних добрив мають бути не більші і не менші, ніж винос відповідних мінеральних елементів із урожаю.

2. Система мінеральних добрив має враховувати закон загасаючої дії при збільшенні доз мінеральних добрив, відповідно до якого чим вища доза, тим менше збільшення врожаю може бути

отримане від неї. Тому правильна доза добрив - це та найменша доза, що дозволяє одержати необхідний економічний ефект.

3. Дози мінеральних добрив мають бути погоджені з реальними площами живлення рослин у посіву, що залежить від норми висіву. При збільшенні площі живлення для окремої рослини її продуктивність зростає.

**М.М. Мусієнко (2001) формулює у зв'язку з цим три правила використання мінеральних добрив.**

*Перше правило* полягає у використанні листової діагностики хімічного складу рослин протягом їх росту і розвитку, оскільки тільки листовка діагностика дає інформацію про рівень реального забезпечення рослини елементами мінерального живлення.

*Друге правило:* діагностика має обов'язково містити принаймні облік кількості трьох найголовніших елементів мінерального живлення - нітрогену, фосфору і калію.

*Третє правило:* необхідно поєднати результати листової діагностики рівня мінерального живлення рослин з умовами погоди і застосовуваною агротехнікою.

До цього можна додати і *четверте правило* - доповнювати дані листової діагностики живлення даними про хімічний склад орного ґрунту.

Дотримання цих і інших правил забезпечується при використанні технології програмування врожаїв сільськогосподарських культур, у розробку якої істотний внесок зробили вітчизняні вчені (О.В. Харченко та ін.). Важливу роль у програмуванні врожаїв відіграє коефіцієнт використання поживних речовин добрив рослинами, що залежить від виду і сорту рослини, від типу добрива, терміну його внесення і багатьох інших факторів.

При використанні мінеральних добрив варто враховувати необхідність підтримки врівноваженості ґрунтового розчину. У першу чергу для цього і необхідний хімічний аналіз ґрунтів.

Дуже важливо враховувати, що потреба рослин у тому чи іншому мінеральному елементі залежить від забезпеченості іншими елементами. У першу чергу це стосується мікроелементів: **чим вищі дози азотно-фосфорно-калійних добрив, тим гостріше необхідність застосування удобрення мікроелементами.**

Провідну роль у розробці систем удобрення відіграють дози і терміни внесення мінеральних добрив. Дозою мінерального добрива

називають розрахункову або фактичну кількість внесеного мінерального елемента на 1 га ріллі. Її обчислюють у кількості азоту й оксидів інших речовин ( $P_2O_5$ ,  $K_2O$  і т.д.). Терміни внесення визначаються фізіологічними потребами рослин. Так, кукурудза у фазі до 5-6 листків має підвищену потребу в калії, а на більш пізніх фазах - в азоті.

***Контрольні запитання:***

1. Особливості ґрунту як субстрату живлення рослин.
2. Регулювання рослиною швидкості поглинання іонів. Залежність від внутрішніх і зовнішніх факторів.
3. Діагностика мінерального живлення. Симптоми нестачі окремих елементів у рослинах.
4. Фізіологічні основи використання мінодобрих.

## Тема: РІСТ РОСЛИН

1. Зміст понять онтогенез, ріст та розвиток рослин.
2. Клітинна основа росту. Типи росту.
3. Способи вимірювання росту.
4. Загальні закономірності росту органів.
5. Стан спокою рослин. Способи припинення і подовження спокою.
6. Види, значення і фізіологічна природа ростових рухів.

### 1. ЗМІСТ ПОНЯТЬ ОНТОГЕНЕЗ, РІСТ ТА РОЗВИТОК РОСЛИН

Ріст і розвиток – це загальнобіологічні поняття, тобто всі живі організми мають здатність до росту.

**Ріст і розвиток** – терміни, якими користуються для характеристики життєвого циклу рослин. Життєвий цикл (онтогенез) – весь процес індивідуального розвитку від моменту запліднення і до смерті.

Ріст – це складний, інтегральний процес. Дати універсальне визначення росту рослин, яке б задовольнило всіх досить важко. Найбільш вдалим визначенням росту є таке:

**Ріст** – це незворотне збільшення розмірів рослини (або її органів), зумовлене новоутворенням елементів структури (органи і клітини, окремі клітинні органели, макромолекули) організму внаслідок різноманітних біосинтетичних процесів (новоутворені органи якісно відрізняються один від одного, наприклад різні за віком листки).

Отже, ріст супроводжується синтетичними процесами, однак поряд із синтетичними відбуваються деструкційні процеси. У зв'язку з цим ріст може бути **позитивним**, коли асиміляція переважає над дисиміляцією і **негативним**, коли, навпаки, катаболізм переважає над анаболізмом. Наприклад, у процесі проростання насіння у проростка збільшується кількість клітин, їхні розміри, ускладнюється структура, однак суха маса зменшується. Тому етап проростання насіння є негативним ростом. Позитивний ріст – галуження пагона та поява нових листків.

Що ж таке розвиток рослин? Як відомо, життєвий цикл рослини складається з двох періодів: **вегетативного** та **репродуктивного**

**(генеративного).** Протягом першого періоду інтенсивно нагромаджується вегетативна маса рослини, посилено росте коренева система, відбуваються процеси кущіння і галуження, закладання органів квітки. У період цвітіння – репродуктивний період – характер фізіологічних і біохімічних процесів різко змінюється, зменшується вміст води у вегетативних органах, зменшується вміст азоту в листках, відтікають асиміляти до запасливих органів, припиняється ріст стебла у висоту. Тобто поява квітки свідчить про якісно новий стан рослинного організму, тому цвітіння є показником розвитку.

Отже, **розвиток** – це сукупність якісних морфологічних, фізіологічних та біохімічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу – онтогенезу.

У природі фактично весь цикл розвитку рослинного організму – це безперервний ріст, оскільки поява генеративних органів не припиняє росту вегетативних. Тому ріст і розвиток – це два взаємопов'язаних, але нетотожних процеси.

Чи є якісь характерні особливості росту у рослин, що відрізняють їх від інших організмів.

Перш за все рослинні організми, відрізняються, наприклад, від тваринних способом живлення (автотрофістю) та нездатністю до руху оскільки ведуть прикріпленій до субстрату спосіб життя. У зв'язку з цим рослини відрізняються від тварин характером росту. Так, форма рослин максимально пристосована до фототрофного живлення завдяки специфічній пластинчастій формі листка, системі продохів та міжклітинників, які забезпечують контакт повітря з вуглекислим газом. Листки розміщені на стеблі в певному порядку, щоб не затінити один одного, і орієнтовані перпендикулярно до світла, що дає змогу ефективніше його використовувати. Коренева система рослин також дуже розгалужена, що забезпечує її максимальний контакт з ґрунтовими частинками, вологою. Ґрунтове живлення рослин здебільшого відбувається за умов низьких концентрацій мінеральних солей та дефіциту води. Такі умови ґрунтового та повітряного живлення зумовлюють безперервне видовження коренів і пагонів, зміну орієнтації листків, в основі чого лежить ріст тощо. Власне це і призводить до постійного росту рослин упродовж усього онтогенезу, чим вони відрізняються від тварин, які ростуть лише в періоди ембріогенезу і молодості й мають компакту форму, тоді як рослини займають великі площі як у повітрі, так і в ґрунті.

Такі особливості росту рослин тісно пов'язані з верхівкою пагона і кінчиком кореня. Саме тут функціонують твірні тканини – апікальні меристеми, які протягом усього життя продукують нові клітини. Ці меристематичні клітини, поступово видовжуються завдяки характерному тільки для рослин росту розтягуванням, що призводить до видовження осьових органів.

**Отже, найхарактернішими ознаками рослин є активна діяльність меристем, особливості росту рослин і, зокрема, ріст клітин розтягуванням.**

Ріст відбувається на всіх етапах онтогенезу рослини.

У різних рослин онтогенез відрізняється за різними особливостями. Наприклад, за тривалістю онтогенезу розрізняють 4 групи рослин:

1. *Ефемери (однорічні) і ефемероїди (багаторічні)* (життєвий цикл триває 1,0-1,5 місяці, коли сприятливі умови для розвитку). Ефемери – вероніка весняна, веснянка весняна, мишачий хвіст малий, ефемероїди – тюльпан Шренка, зірочки, гадюча цибулька.

2. *Однорічники* (життєвий цикл – близько року) – в основному злакові.

3. *Дворічники* (буряки, капуста, морква, цибуля ін.).

4. *Багаторічники* – життєвий цикл більше 3-х років (дерева).

**За періодичністю плодоношення рослини поділяють на дві групи:**

1. *Монокарпічні* – здатні до розмноження і плодоношення один раз в житті і відразу після цього гинуть (1-річні, 2-річні, бамбук, деякі пальми, мексиканська агава).

2. *Полікарпічні* – рослини, що цвітуть багаторазово інколи кілька разів впродовж року (злакові, дерева, кущі – груша, яблуня, дуб, клен тощо).

Незалежно від тривалості онтогенез поділяють на кілька етапів. Є численні системи поділу (за Чайлахяном, Куперман). Сьогодні найвизначнішим є поділ онтогенезу на такі чотири етапи:

- *Ембріональний*
- *Ювенільний*
- *Репродуктивний*
- *Старість*

1. **Ембріональний** етап онтогенезу охоплює період від запліднення яйцеклітини до дозрівання насіння включно і до початку

його проростання. У рослин, які розмножуються вегетативно, – це період формування бруньок в органах вегетативного розмноження від їхнього виникнення до початку проростання. На цьому етапі ростові процеси перебувають в прихованій фазі, або фазі підготовки. Слід зазначити, що ембріогенез рослин відрізняється від ембріогенезу тварин тим, що в ході ембріонального розвитку не формуються органи, а лише закладається загальний план майбутньої рослини у так званій ембріональній осі.

**2. Ювенільний етап** (молодості) – розпочинається з проростання насінини або органів вегетативного розмноження, супроводжується швидким нагромадженням вегетативної маси і триває до появи здатності утворювати репродуктивні органи. На цьому етапі домінують ростові процеси, утворюються нові окремі елементи рослини (клітини, тканини, органи), рослини суттєво збільшуються в розмірах. Енергійний вегетативний ріст протягом етапу молодості сприяє майбутній репродукції, даючи змогу утворити більшу кількість життєздатних нащадків.

Нездатність до розмноження ювенільних рослин зумовлена відсутністю компетенції до чинників, що зумовлюють закладання органів статевого або вегетативного розмноження, що пов'язано з відсутністю в органах-мішенях відповідних гормонів, білків-рецепторів, які беруть участь в індукції генеративного розвитку. Водночас відсутність цвітіння само по собі ще не може слугувати показником ювенільності, оскільки деякі рослини, перебуваючи в зрілому стані, довго не зацвітають без потрібних для цього умов. Тому надійнішими критеріями ювенільності є певні морфологічні особливості, зокрема, форма литсків (наприклад, у огірка, бавовника), які є менш розсіченими. У ювенільних рослин слабкіша верхівкова меристема, в деяких випадках відмінним є характер росту. Наприклад, площ у ювенільному стані стелиться по землі, в разі переходу до етапу зрілості утворює вертикальний кущ. Для ювенільних рослин характерна більша здатність до коренеутворення, що здавна використовують у садівництві.

**3. Репродуктивний** (зрілості і розмноження) – період від закладання та формування органів розмноження до утворення насіння, плодів та органів вегетативного розмноження. Цей період супроводжується не тільки здатністю до репродукції, а й зміною характеру метаболізму.



**4. Старіння і відмирання** (сенільний) – час від повного припинення плодоношення до природного відмирання організму. Тривалість життя рослин різних таксономічних груп варіює у дуже широких межах: секвоя – 5000 років, каштан – 2000, дуб – 1500, липа – 1200, сосна – 500, яблуня – 200, виноград – 80-100, люцерна – 2-5 років, ефемери – 2-4 тижні.

Старіння – це природний процес, який розвивається поступово на рівні клітин, органів і організму й супроводжується взаємопов'язаними змінами на молекулярному, клітинному рівнях, рівні органа та організму та призводять до згасання росту, цвітіння, плодоношення. У дорослих особин у кожний момент часу існують зовсім молоді і такі, що вже відмирають структури. Тому кожна окрема клітина, орган характеризується власним віком, а їх функціонування залежить від загального віку рослини. Так, окремі частини рослини (гілки, пагони) з'являються на рослині в різні періоди життя і проходять власних цикл вікових змін. Водночас ці частини інтегровані в єдиному рослинному організмі, загальні вікові зміни якого накладають значний відбиток на віковий стан окремих органів. Тому в рослин слід розрізняти календарний, загальний, власний та фізіологічний вік. Вікові зміни у рослин охоплюють як процес старіння, пов'язаний з поступовим зниженням життєдіяльності, так і процес омолодження, пов'язаний з інтенсифікацією синтезу білка і нуклеїнових кислот, активізацією росту і клітинних поділів, виникненням ембріональних тканин і загальним підвищенням життєдіяльності. Омолодження пов'язане з тим, що на рослині до кінця її життя з'являються нові органи – молоді листки, пагони, корені, які уповільнюють старіння, і, омолоджуючи, впливають на весь рослинний організм. Процеси омолодження і старіння необхідно відрізняти від етапів молодості і старіння, оскільки вони характерні для всіх етапів розвитку, але на етапі молодості переважають процеси омолодження, а на етапі старості – процеси старіння.

**В 1940 році П.М. Кренке** розробив теорію циклічного старіння та омолодження рослин.

Основні положення теорії Кренке:

1. Кожен рослинний організм, починаючи від виникнення із зиготи, безперервно старіє і відмирає.

2. На відміну від тварин процес старіння є циклічним, переривається процесами омолодження – новоутвореннями структур (листіків, стебел).

3. Циклічність онтогенетичного розвитку полягає в тому, що дочірні клітини при своєму новоутворенні є тимчасово омолодженими порівняно із материнськими.

4. Для кожного органа характерний власний (календарний) вік і загальний (фізіологічний) – материнський. Наприклад, одночасно на двох деревах, які відрізняються віком, вирости листки. Ці листки будуть мати однаковий власний вік, однак різний – фізіологічний (материнський). Відомо, що з віком материнської рослини життєздатність новоутворених органів поступово зростає. Це є цінним для практики рослинництва. Наприклад, під час вегетативного розмноження досить важливо встановити фізіологічний вік живців, оскільки від цього залежить їх життєздатність.

5. Швидкість процесу старіння обумовлена генетичними особливостями виду і залежить від зовнішніх факторів.

Наприклад, азот – затримує старіння, фосфор і калій – прискорюють.

**Отже, процес росту є частиною індивідуального розвитку (онтогенезу) рослин. Він супроводжується збільшенням розмірів і маси тіла завдяки утворенню нових клітин, тканин і органів, а координацію ростового процесу забезпечують внутрішні фізіолого-біохімічні реакції.**

## **2. КЛІТИННА ОСНОВА РОСТУ. ТИПИ РОСТУ**

Усі вищі рослини багатоклітинні, тому їх ріст полягає в утворенні й рості нових клітин.

У вегетативних органах рослин нові клітини утворюються шляхом **мітозу**, тобто діленням материнської клітини на дві дочірні. При цьому в утворенні нової клітини виділяють **чотири фази**:

- *поділу (ембріональну)*
- *розтягування (вакуолізації)*
- *диференціювання*
- *старіння і відмирання.*

1. *Фаза поділу (ембріональна)*. Поділ клітин відбувається у меристематичних тканинах. Меристеми – це популяція клітин, які зберігають здатність до мітотичного поділу з утворенням нових спеціалізованих клітин. Характерними особливостями клітини на фазі поділу є відсутність вакуолі, високий вміст нуклеїнових кислот, ферментів, рибосом. Органели представлені попередниками. Активно синтезуються білки. Інтенсивно проходить як аеробне, так і анаеробне дихання. Клітини інтенсивно діляться, після чого вступають в наступну фазу.

2. *Фаза розтягування*. Після фази поділу настає фаза розтягування. Клітини збільшуються в об'ємі ( $\approx$  в 50 разів), з'являються вакуолі. В основі первинного процесу розтягування лежить активація осмосу, внаслідок чого посилено надходить вода і клітина розтягується. Окрім цього відбувається активація всього метаболізму клітини: посилено синтезується білок, нуклеїнові кислоти, цукри, збільшується кількість органел тощо. Розтягування клітинної оболонки відбувається внаслідок інтенсивного утворення нових мікрофібрил целюлози. У фазу розтягування клітинам характерна висока активність аеробного дихання. В той же час показано, що клітини у цій фазі характеризуються мінімальною стійкістю до несприятливих чинників середовища.

3. *Фаза диференціації (спеціалізації)* – полягає у появі в клітини таких особливостей, які необхідні для її функціонування. Під час диференціації клітини набувають типових для певної тканини або органа властивостей. *У рослинах є такі спеціалізовані клітини: паренхімні (мають великі розміри, тонкі оболонки), провідні (витягнуті, лігніфіковані – це переважно трахеїди, судини, волокна), покривні (містяться на поверхні й укриті водонепроникними речовинами – кутином, суберином, восками), репродуктивні (мегаспори, мікроспори).*

Кожна клітина у своєму геномі містить інформацію про будову і функціонування всього організму (ця властивість, як відомо, називається тотипотентністю), але на фазі диференціації відбувається виборна експресія генів клітини. Одні блокуються і себе не виявляють, інші працюють і забезпечують клітині потрібну структурно-функціональну спеціалізацію. Експресія генів, що визначають напрямок спеціалізації клітини, залежить від багатьох факторів. Велику роль відіграють фітогормони і клітинні метаболіти.

Але не менш важливе і просторове положення клітини серед тканин рослини. Положення клітини в тілі рослини означає і її положення відносно градієнтів різних речовин, що переміщуються рослиною: метаболітів, фітогормонів, потоків іонів і т.д. За Д.М. Гродзинським, це несе клітині так звану *позиційну інформацію*, сприймаючи яку клітина спеціалізується на виконанні певних функцій.

Відіграє певну роль на етапі диференціації клітин і явище *адгезії* - прилипання дочірніх клітин одна до одної з утворенням однорідної тканини. Адгезію обумовлюють особливі білки глікопротеїни. Можуть позначитися на спеціалізації клітини і зовнішні стресові фактори - температурні стрибки, радіація та ін.

Завершується життя клітини тим, що вона поступово старіє і відмирає. Незважаючи на те, що мітоз дає дві клітини і обидві начебто дочірні, вихідна клітина не безсмертна. За підрахунками фахівців виявляється, що навіть конкретні речовини в процесі метаболізму не вічні. Окремі молекули органічних речовин існують до 1-2 годин, молекули ферментів - до 500 годин, органели - до 3-4 місяців. Тому відмирання клітин є неминучим і природним процесом. Звичайно вихідна клітина може зробити тільки 30-50 поділів. Уперше це явище відкрив Л. Хайфлік у 1960 році, тому його називають *ефектом Хайфліка*. Механізм цього явища пов'язаний з тим, що при кожному мітозі на кінці молекули ДНК коротшає спеціальний кінцевий блок, відбувається маргінотомія. Коли цей блок цілком витратиться, реплікація ДНК зупиняється і поділи клітин припиняються.

Можна бачити принаймні дві основні причини старіння і відмирання клітин. Перша причина - гіпотетична - полягає в одержанні від генетичної програми сигналу на старіння і відмирання. Цей механізм детально поки що не вивчений, але він можливий. Друга причина - це накопичення в клітині відходів обміну речовин, деякі з них можуть бути токсичними. Можливою причиною старіння і відмирання клітин є ушкодження мембран і навіть ДНК і РНК. Існує також гіпотеза старіння і відмирання клітин, яка пояснює ці процеси поступовим накопиченням вільних радикалів органічних речовин, що не включилися з тих чи інших причин у відповідний метаболічний процес.

Навіть повністю спеціалізовані життєздатні клітини зберігають властивість тотіпотентності. За сприятливих умов будь-яка клітина може дати початок і сформувати нову повноцінну рослину. Уперше це

було показано ще в середині ХХ століття американським ученим Ф. Стьюардом, що зумів виростити з однієї флоемної клітини моркви цілу нову рослину. На цій основі розвинулися біотехнології, які дозволяють одержувати нові організми, використовуючи одиничні клітини материнської особини. Насадків, тобто дочірні рослини, вирощені таким чином, стали називати клонами, а сам метод – *клонуванням*. Клонування в даний час активно розвивається як один із центральних методів біотехнології, дозволяючи одержувати ідентичні одна одній особини.

4. *Старіння і відмирання* – це власне кінцеві етапи онтогенезу диференційованих клітин. З розвитком старіння у клітині відбуваються гідролітичні процеси, знижується активність протонної помпи, посилюється окиснення ліпідів мембран, руйнуються хлорофіл, хлоропласти, апарат Гольджі, ядро. Старіння стає незворотним з моменту руйнування тонопласту та виходу вмісту в цитоплазму. Є дві гіпотези, які пояснюють старіння на клітинному та молекулярному рівнях. Перша – це наслідок реалізації генетичної програми старіння. Друга – це накопичення пошкоджень у генетичному апараті, мембранах та продуктів життєдіяльності, деякі з яких є токсичними.

Ріст окремих клітин складає основу росту тканин, органів та цілої рослини. Безперервність росту рослин впродовж життя, визначається наявністю в них твірних тканин – меристем.

Залежно від розміщення меристем розрізняють такі **типи росту**:

1. *Апікальний* (верхівковий) – характерний для верхівок стебла і коренів ( $\approx 10$  мм).

2. *Інтеркалярний* (вставний) – ріст стебла від вузла до вузла – характерно для злаків. Інтеркалярний ріст забезпечується завдяки розміщеній в основі міжвузля вставній меристемі, яка є активною протягом тривалого часу.

3. *Латеральний* – ріст стебла в товщину за рахунок камбію.

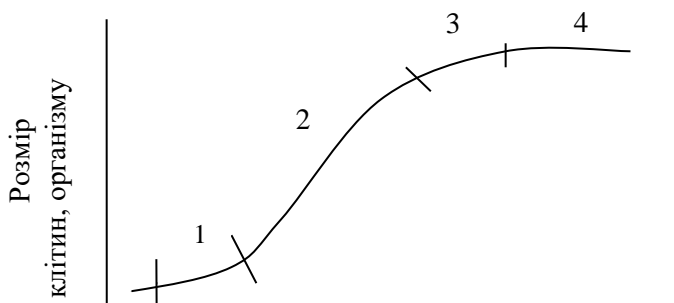
4. *Базальний* – зона наростання знаходиться при основі органа, а тканини, які завершили ріст, знаходяться вище зони росту. Цей тип росту зустрічається у листків злаків, трав та інших однодольних рослин.

5. *Маргінальний* (крайовий), або *рівномірний ріст* – характерний для листків дводольних – відбувається за рахунок рівномірно розміщених на листку маргінальних меристем.

Більшість рослин росте зі швидкістю 0,005 мм/хв., що становить 0,7 см за добу. Проте є деякі цікаві приклади великої швидкості росту рослин. Зокрема, **квітконос гіацинта** росте зі швидкістю 3 см за добу. Дуже швидко росте **бамбук**: за 1 год його пагони збільшуються на 3-4 см, а за добу – на 80-86 см. Такий швидкий ріст відбувається завдяки діяльності інтеркалярної меристеми. Швидко росте й евкаліпт.

### 3. СПОСОБИ ВИМІРЮВАННЯ РОСТУ

Ріст рослин можна вимірювати на різних рівнях – клітини, органа, організму. Найпростіший – морфометричний – це вимірювання різних параметрів: довжини, площі поверхні, об'єму, маси. Масу краще оцінювати як вміст сухої речовини, а не сирови, оскільки вміст води може змінюватись. Є дуже простий метод вимірювання росту окремих органів – це нанесення міток через кожний міліметр уздовж 1 см. Розходження у певних місцях свідчить, що ріст відбувається саме тут. Цей метод дав змогу виразити ріст як функцію часу у вигляді графіка – S-подібної кривої, або кривої росту Сакса, на честь її першовідкривача – німецького вченого Юліуса Сакса.



У кривій росту виділяють чотири фази:

1. *Ляг-фаза (проходять скриті процеси росту)* – полягає у незначному, уповільненому рості.
2. *Логарифмічна фаза (молодість)* – супроводжується швидким, інтенсивним ростом.
3. *Фаза сповільненого росту.*

4. *Стаціонарна фаза (плато)* – видимих ознак росту не спостерігається.

Крива росту має універсальний характер. Їй підкоряється ріст окремих клітин, органів, цілих рослин. Універсальність кривої росту зумовлена тим, що в її основі лежить єдиний біохімічний механізм. Відомо, що для росту необхідні органічні речовини, зокрема білки, нуклеопротейди, вуглеводи. Так, на перших етапах онтогенезу відбувається тільки синтез і нагромадження необхідних для росту органічних речовин і фітогормонів, що визначає повільний ріст у лаг-фазі. Коли кількість цих речовин досягає граничних значень, ріст різко пришвидшується. Проте в процесі росту під час побудови нових клітин запас органічних речовин виснажується, тоді ріст сповільнюється, що відповідає стаціонарній фазі. При цьому змінюється стратегія рослин – усі ресурси рослин спрямовані на розмноження.

#### **4. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ РОСТУ ОРГАНІВ**

**Корінь.** Корінь має верхівкову меристему, яка знаходиться на кінчику кожного окремого кореня і захищена кореневим чохлаком. Ріст кореня в товщину забезпечує латеральна меристема, яка залягає по довжині кореня.

При проростанні насінин меристема зародкового кореня активізується раніше інших меристем, тому на початку проростання розриває насінну шкірку і з'являється першим завжди первинний зародковий корінець. І далі корені звичайно ростуть швидше, ніж пагони, довша також тривалість активного росту коренів. Це обумовлено особливістю кореневої діяльності: поглинання води і мінеральних солей потребує контакту кореня все з новими і новими шарами ґрунту. При оцінці розвитку корневих систем рослин найважливішим індикатором виявляється довжина коренів, що припадає на одиницю площі ґрунту. У різних культурних рослин залежно від прийнятої технології вирощування цей параметр лежить в амплітуді від 10 до 1000 см/см<sup>2</sup>.

Ріст кореня і формування кореневої системи того чи іншого типу залежить не тільки від генетичних особливостей і життєвої форми рослини, вони також контролюються життєвим станом рослини і зовнішніх умов. Встановлено, що активність росту коренів визначається надходженням органічних речовин з надземної частини

рослини. Обмеження фотосинтезу негайно приводить до гальмування темпів росту коренів.

Потреба коренів у фітогормоні ауксині нижча, ніж у стебла. При підвищенні концентрації ауксину вище оптимуму, що здійснювалося експериментальним шляхом, ріст коренів різко зменшується.

Напрямок росту коренів забезпечується системою тропізмів. Особливо важливі геотропізм і гідротропізм.

Ростові явища в коренях полягають не тільки в подовженні і розгалуженні коренів. У багатьох видів багаторічних і зимуючих трав корені мають здатність коротшати. Це веде до втягування кореневої шийки і вузла кущіння в злаків усередину ґрунту, що забезпечує кращу перезимівлю.

**Пагін.** Пагін складається з подовженої частини – стебла, бруньок і листків. Ріст стебла в довжину відбувається за рахунок верхівкових меристем, що знаходяться в бруньках і прикриті звичайно бруньковими лусочками. У злаків додатковий ріст стебла (соломини) у довжину забезпечують інтеркалярні меристеми, що розташовуються поперек стебла вище кожного вузла. Ріст стебел у товщину здійснюється завдяки діяльності особливої вторинної меристеми – камбію.

Ріст пагонів регулює фітогормон ауксин, що синтезується особливо активно навесні в бруньках, молодих листочках і в камбії.

Мабуть, ще більшою мірою, ніж у коренів, ріст пагонів залежить від екологічних факторів. Загальновідома гальмівна дія на ріст пагонів низьких температур. Зона оптимальних температур залежить переважно від географічного походження видів культурних рослин. Для росту пагонів картоплі вона становить  $+17^0...+18^0\text{C}$ , для цукрового буряку  $+16 - +22$ , для кукурудзи  $+26^0\text{C}$ . Оптимальні для росту пагонів невеликі контрасти денної і нічної температури. Остання має бути на  $5-10^0$  нижче денної. Неприятливе для росту пагонів безперервне освітлення, особливо з високою часткою ультрафіолетових променів.

Для росту коренів і пагонів однаковою мірою важлива наявність градієнта температури в середовищі «повітря/ґрунт». Для більшості культурних рослин оптимальний градієнт від верхівки пагона до кінчиків коренів у  $22-24^0/10-12^0\text{C}$ . За відсутності такого градієнта корені і пагони ростуть гірше. А якщо градієнт зворотний і



температура повітря нижча, ніж температура ґрунту, то рослини швидко старіють і прирости їх мінімальні.

**Листок.** Ріст листків має дві особливості. По-перше, листки не мають верхівкової меристеми і ростуть за рахунок основи, і, по-друге, ріст листків обмежений за часом і припиняється по досягненні листком генетично визначеного розміру і форми. Формуються листки з листових горбків конусів наростання пагонів. У конусі наростання пагонів спочатку утворюється листовий виступ, потім формується вісь листка і наприкінці - листовка пластинка.

Ріст листового зачатка забезпечується поділом усіх його клітин у трьох напрямках: у висоту, ширину і товщину. Ріст прилистків, якщо вони є, випереджає ріст листової пластинки, що забезпечує їй певний захист. Після виходу з бруньки листок росте в основному за рахунок крайових меристем. Останнім диференціюється листовий черешок. Загальна тривалість росту листка складає 15-20 днів, у різних видів рослин неоднакова. У молодих і старих рослин листки дрібніші. Є розбіжності в розмірах листків і по довжині окремого пагона.

Ріст – відбувається як єдиний інтегральний процес, у якому ріст окремих органів ( коренів, пагонів, листків ) скоординований між собою.

Ріст органів пов'язаний із явищами **полярності, кореляції, апікального домінування, регенерації.**

**Полярність** – фізіологічна нерівноцінність протилежних полюсів (верхівка/основа) певної клітини, тканини, органа.

Полярність добре виражена у рослин, для яких характерна біполярна структура – наявність головної вісі, на одному кінці якої клітини меристеми утворюють пагін, а на протилежному – корінь.

Наприклад, клітина меристеми полярна завдяки своєму місцезнаходженню. У неї є верх і низ. Тому, якщо надалі поділ відбувається перпендикулярно до осі полярності, то дочірні клітини будуть різні за своїми фізіологічними та структурними особливостями, за факторами спадковості, розташованими в цитоплазмі, за наявністю фітогормонів, які регулюють активність геному, тощо.

Полярним є утворення окремих органів. Наприклад, у живців корені утворюються завжди на нижньому кінці. Полярність проявляється в певному спрямуванні росту стебла і кореня, в певному напрямку пересування речовин. Вона може визначатися

нерівномірним розподілом зарядів. Верхівка пагона має позитивний заряд по відношенню до основи, серцевина стебла – по відношенню до його поверхні.

Значно впливає на виникнення полярності взаємодія клітин. Виникнення полярності під впливом оточуючих клітин одержало назву «ефект поля». Клітини оточення можуть впливати на її формування завдяки нерівномірному хімічному, механічному або електричному впливу.

Полярність організму походить від полярності заплідненої яйцеклітини, з якої розвинувся організм. Під час клітинного поділу дочірні клітини сприймають полярність материнської клітини. Провідна роль в формуванні процесів полярності належить фітогормонам.

Полярність клітин є передумовою впорядкованої диференціації, клітини одного органа мають однаково направлену полярність.

Однак деякі частини рослинного організму, наприклад бульби, плоди, зовсім не мають полярності, або вона слабо виражена.

**Кореляції** – взаємний вплив частин, тканин і органів рослин на характер їх росту і розвитку.

Головним фактором цих корелятивних взаємозв'язків є фітогормональний статус пагона та кореня. Верхівка пагона забезпечує синтез та відтік фітогормонів ауксинів, які включають загальну генетичну програму коренеутворення, тоді як верхівка кореня продукує цитокініни, які після надходження в надземну частину рослини включають програму утворення, росту та активності листків.

Найважливішими кореляціями є ростові, які виявляють залежність росту одного органа від інших. Ростові кореляції можуть бути позитивними, коли ріст одного органа зумовлює ріст іншого, і негативними, коли орган, що росте, гальмує ріст інших. Позитивним корелятивним ростом є ріст листків і коренів, негативним – ріст головного і бічних коренів. Як один із найважливіших механізмів корелятивного росту є донорно-акцепторні відносини. Донорами асимілятів, тобто органічних поживних речовин є, наприклад, листки, а акцепторами – корені, бруньки, що розвиваються.

Знання особливостей корелятивного росту широко використовуються у сільському господарстві:

- *пасинкування* (видалення бічних пагонів) – сприяє інтенсивному розвитку головного пагона.
- *пікірування* (відривання кінчика кореня при пересаджуванні розсади) – сприяє посиленому галуженню коренів;
- *вершикування (чеканка)* – видалення верхівок (сущів, пагонів) – сприяє більшому галуженню;
- *обрізка дерев кущів у садівництві і декоративних паркових господарствах;*

**Апікальне домінування** – явище, коли верхівкова брунька затримує ріст бічних – пазушних бруньок. Воно обумовлене активним синтезом *ауксинів*.

**Регенерація** – (лат. *regeneratio* – відновлення) – процес відновлення організмом втрачених або ушкоджених органів і тканин, а також відновлення цілого організму з його частини.

Регенерація досить поширена серед багатьох видів покритонасінних.

Виходячи з механізмів регенерації, її поділяють на *фізіологічну* та *травматичну*, або *репаративну*. Прикладом фізіологічної репарації у вищих рослин є постійна зміна клітин кореневого чохла, зміна клітин ксилеми в провідних судинах або зміна покривних тканин.

У випадках поранень певних частин рослини, спостерігається травматична (або репаративна) регенерація. Регенерація відбувається за рахунок меристем, а при їх відсутності клітини спеціалізованих тканин в зоні механічного ушкодження дедиференціюються, тобто повертаються на попередні фази росту і набувають здатності до поділу. Примикаючи до рани клітини починають ділитися, відокремлюючи нові клітини в напрямку до рани. Потім на поверхні поранення формується *фелоген*, який формує захисну тканину – *перидерму*. Рани заживляються також затягуванням ушкоджень калусною тканиною. *Калус* – *клітини паренхіми, що не впорядковано діляться*.

Тканини і органи можуть регенерувати також з дедиференціюванням клітин, але без утворення калусу. В ушкодженному стеблі провідна тканина регенерується із паренхімних клітин включенням відповідних генетичних програм, причому індуктором виступає полярне транспортування *ауксинів*.

Здатність рослин до регенерації лежить в основі *вегетативного розмноження, технології мікроклонального розмноження рослин*.

Здатність соматичних клітин рослин до регенерації цілого організму – основа використання культури ізольованих клітин в прикладних аспектах для одержання великих популяцій рослин з однієї генетичної лінії гаплоїдів, виділення клонів клітин із зміненим метаболізмом, стійкістю до несприятливих умов, хвороб, шкідників, мікроклонального розмноження.

Розглянуті різноманітні типи регенерації забезпечують рослинному організму високий ступінь надійності при зміні умов вирощування.

Явище регенерації має як теоретичний, так і практичний інтерес. В теоретичному аспекті регенерація, тобто повторний розвиток тканин, органів або цілого організму виступає як чудова модель при вивченні механізмів гістогенезу і морфогенезу.

Для вирішення багатьох практичних завдань використовується культура клітин і тканин. З її допомогою вдається швидко розмножувати генетично цінні сорти культурних рослин, створюючи *клони* цілком ідентичних за своїми властивостями сортів.

При використанні меристем і тканин калусів лікарських рослин вдається отримувати великі маси калусів з метою одержання з них необхідної лікарської речовини. У такий спосіб у даний час виробляють значну частину фармацевтичного женьшеню.

Метод культивування тканин дістав широке застосування при оздоровленні від вірусних інфекцій ряду сільськогосподарських і декоративних рослин, у першу чергу картоплі, суніці, гвоздики та ін. У цьому випадку нові рослини вирощують з кінчиків конусів наростання вихідних рослин, які не містять вірусів, що дозволяє одержувати клони повноцінних рослин, цілком вільних від вірусної інфекції. У поєднанні з термотерапією цей метод забезпечує 100-відсоткове оздоровлення від вірусів картоплі.

На основі використання фітогормонів вдалося налагодити технологію гібридизації протопластів рослин, вирощуваних у живильному середовищі. Цей метод значно розширює можливості селекції рослин, дозволяючи здійснювати віддалену гібридизацію - не тільки міжвидову, але й міжродову.

Перспективним напрямком, що докорінно змінить селекцію рослин ХХІ століття, є можливість одержання методами біотехнології генетично модифікованих рослин (ще їх називають трансгенними). Одержання таких рослин ведеться методом розрізування ДНК

особливими ферментами рестриктазами з наступним вбудовуванням у таку ДНК того чи іншого гена від будь-якого іншого організму. Перенесення генів здійснюють особливі вектори. Таким чином, наприклад, виведені стійкі до важких металів сорти тютюну й гірчиці, у геном яких було вбудовано взятий від хом'ячків ген, що веде синтез білка тіонеїну, який зв'язує і виводить з активного метаболізму важкі метали. Аналогічним чином були створені сорти картоплі, листки яких отруйні для колорадського жука.

Біотехнологічні методи дозволили створювати банки геномів рослин шляхом консервування зародків і окремих меристем у стані охолодження до  $-196^{\circ}$ . За необхідності з цього матеріалу можна одержати цілісні життєздатні рослини в тих випадках, коли такий вид цілком зникне з дикої природи і культури.

Отже, ріст клітин, органів, цілої рослини відбувається як єдиний скоорденований, інтегральний процес.

## **5. СТАН СПОКОЮ РОСЛИН. СПОСОБИ ПРИПИНЕННЯ І ПОДОВЖЕННЯ СПОКОЮ**

Необхідним етапом в онтогенезі рослин є спокій.

*Спокій* – це період в онтогенезі рослин, що характеризується видимою відсутністю росту зі збереженням прихованих процесів синтезу органічних речовин і структуроутворення. Це нормальна фізіологічна функція рослинного організму, пристосування до перенесення несприятливих умов для росту, закріплене спадково.

*Спокій характерний для насіння і бруньок.*

Сигналом до переходу рослин у стан спокою є:

- співвідношення тривалості дня і ночі (фотоперіодизм);
- всі фактори зовнішнього середовища, які є негативними для росту.

Рецептором зміни тривалості дня і ночі є фотохромна система (пігменти). Під впливом скороченого дня в рослинах накопичуються інгібітори росту.

*Для стану спокою характерним є:*

1. Припинення видимого росту.
2. Сповільнення обміну речовин.
3. Зміни в біополімерах цитоплазми:
  - збільшення в'язкості цитоплазми;
  - посилений розпад полімерів до мономерів.

4. Накопичення інгібіторів (абсцизова кислота) і зменшення синтезу фітогормонів.

#### **Види спокою:**

1. *Глибокий (фізіологічний)*.
2. *Вимушений* (пов'язаний з відсутністю сприятливих умов для росту).

Фізіологічний спокій – рослина не виходить із нього, поки не пройдуть усі фізіологічні і біохімічні зміни, які готують її до проростання.

У фазі глибокого спокою рослини не ростуть навіть за наявності сприятливих умов.

За допомогою спеціальних прийомів можна прискорити проходження фази глибокого спокою. Розглянемо основні з них.

#### **Способи припинення спокою.**

1. *Теплові ванни*. Занурення спочиваючих рослин (насіння, пагонів зі спочиваючими бруньками) у теплу воду (+37°C...+39°C) на 9-12 годин забезпечує вимивання з рослини інгібіторів, що гальмують процес проростання.

2. *Скарифікація*. Полягає в нанесенні на щільну насінну шкірку або плодову оболонку глибоких подряпин, через які кисень і волога проникатимуть усередину насіння. Доступ кисню активізує окисні процеси і прискорює роботу багатьох ферментів. Проводять скарифікацію найчастіше перетиранням насіння з грубозернистим піском.

3. *Стратифікація*. Цей прийом базується на тому, що насінню багатьох рослин для виходу зі стану спокою необхідний холод. Проводять стратифікацію, поміщуючи спочиваючі пагони рослин або насіння в умови зниженої температури (+1°...+5°C) і підвищеної вологості. Це забезпечує синтез гібереліну, на 4-6-му тижні стратифікації різко зростає активність каталази, йде руйнування інгібіторів росту в бруньках, хоча повна біохімія стратифікації ще погано вивчена. Відомо, що прогрівання стратифікованого насіння температурою +15...+20°C знімає в ньому ефект стратифікації. Проводять стратифікацію, поміщаючи насіння на кілька тижнів у вологу тирсу або пісок і розміщуючи ємності в погребі.

4. *Ефіризація* – обробка рослин (насіння) парами ефіру (в теплицях, оранжереях).

5. *Обробка тютюновим димом, парами ацетону*.

### Способи подовження спокою.

1. Опромінення насіння  $\alpha$  і  $\gamma$ -променями – у сховищах.
2. Обробка гібереліном, гетероауксином, ГМК,  $\alpha$ -нафтилоцтовою кислотою, ін. інгібіторами.

Отже, спокій рослин – необхідний етап в онтогенезі – це пристосування до перенесення несприятливих умов для росту, закріплене спадково

## 6. ВИДИ, ЗНАЧЕННЯ І ФІЗІОЛОГІЧНА ПРИРОДА РОСТОВИХ РУХІВ

Рослини на відміну від тварин прикріплені до місця свого життя і не можуть переміщатися. Однак і для них характерний рух.

**Рух рослин** – це зміна положення органів рослин у просторі, обумовлена різними факторами зовнішнього середовища: світлом, температурою, вологою, силою ваги, хімічними елементами й ін.

В основі рухів лежить подразливість рослин. Рухи можуть мати й ендогенний характер.

Виділяють **ростові рухи** (зв'язані зі зміною швидкості росту різних сторін, частин і органів рослин) і **тургорні рухи** (зв'язані зі зміною тургору в окремих клітинах і тканинах).

До **ростових рухів** відносяться *тропізми, настії і мутації*.

**1. Тропізми** – це ростові рухи, викликані однобічним діючим подразником (світло, сила тяжіння, хімічні елементи й ін.). Згинання рослин у бік діючого фактора (подразника) називають **позитивним тропізмом**, а в протилежну від діючого фактора сторону – **негативним**.

У залежності від природи подразника, що викликає вигин, кожен конкретний тропізм одержав відповідну назву. Якщо вигин викликаний дією світла – *фототропізм*, силою ваги – *геотропізм*, нерівномірним поділом води в ґрунті – *гідротропізм*, хімічних сполук (добрив) – *хемотропізм*, кисню – *аerotропізм* і т. д.

**Геотропізмами (гравітропізмами)** називають спрямовані зміни росту рослин, викликані дією сили тяжіння. У пагонів геотропізм негативний, у коренів – позитивний.

Для пояснення механізму геотропізму варто звернутися до гормональної теорії Холодного – Вента, відповідно до якої при вертикальному положенні проростка потік гормонів поділяється рівномірно, результатом чого є рівномірний ріст. При

горизонтальному положенні проростка гормон концентрується на нижній стороні органа. При цьому в стеблі ріст клітин на нижній стороні прискорюється, і стебло вигинається догори, а в корені – гальмується, і він згинається донизу.

Сприйняття сили ваги може відбуватися тільки в результаті переміщення часток, що мають масу. Таку функцію у рослин можуть виконувати *статоліти*.

Чеський ботанік Б. Немец і німецький фізіолог Г. Габерландт незалежно один від одного в 1900 р. указали на лейкопласти і на крохмальні зерна, що утворюються в них, як на структури, що сприймають силу ваги. Такі крохмальні зерна зустрічаються в клітинах кореневого чохла й в ендодермі – клітинах первинної кори стебел рослин. У клітинах кореневого чохла особливо рідка цитоплазма, тому при зміні положення кореня крохмальні зерна заразом в силу своєї ваги пересуваються і займають завжди найнижчу частину клітини, виявляючи тиск на цитоплазму, що збуджується. Якщо з лейкопластів видалити крохмаль, то здатність до геотропних реакцій втрачається. Отже, крохмаль лейкопластів відіграє вирішальну роль при виконанні ними функції статолітів. Крім крохмальних зерен статолітами, очевидно, можуть служити в клітинах кореня кристали білка, хлоропласти, мітохондрії й інші структури.

Геотропічна чутливість може мінятися під впливом факторів зовнішнього середовища. Так, полегли рослини не можуть піднятися, якщо ґрунт дуже перезволожений і корені знаходяться в анаеробних умовах. При несприятливих умовах середовища (посуха, низька чи висока температура, дія деяких хімічних речовин) крохмальні зерна зникають і геотропічна чутливість не виявляється.

### ***Фототропізм***

Багаторічними дослідженнями з'ясовано, що до органів рослин, які відхиляються у бік джерела світла (позитивний фототропізм), відносяться молоді пагони і листки. Світло не виявляє впливу на напрямок росту коренів. Негативно фототропні зародкові корінці рослин, вусики, гіпокотиль і інші частини рослин.

При відносно слабкому освітленні відзначається позитивний, а при сильному – негативний фототропізм. Завдяки згинанням, обумовленим фототропізмом, органи рослин займають найбільш вигідне положення. У результаті згинання стебел виникає листова мозаїка, що сприяє оптимальному використанню світла при



фотосинтезі. Здатність рослин розташовувати пластинки листків перпендикулярно падаючим променям називають **діафототропізмом**, а розташування листків під гострим чи тупим кутом – **плазіотропізмом**. Листова мозаїка особливо чітко видна у тіньюлюбних рослин.

У 1928 р. фізіологи М. Г. Холодний і Ф. В. Вент незалежно один від одного сформулювали гормональну теорію фототропізму, що користується загальним визнанням. З'ясовано, що гормонами, які викликають ріст клітин при фототропічній реакції, є ауксини чи індолілоцтова кислота. При однобічній дії світла на рослину відбувається перерозподіл ауксинів у неосвітлену сторону. Тому клітини тут діляться і ростуть активніше, пагін згинається в сторону світла. Освітлена сторона росте повільніше, бо світло гальмує процес розтягування клітин.

Дослідження показали, що спектр дії фототропізму визначається і якістю світла. Фототропізм краще виявляється в ультрафіолетовій області й у синій частині спектру. У насінних рослин фототропічна реакція викликається короткохвильовими променями. Фототропічна реакція залежить і від інтенсивності освітлення: чим слабкіше світло, тим довше потрібно освітлювати рослини для одержання фототропічного ефекту. Добуток сили світла на тривалість його впливу – величина постійна. Ця залежність одержала назву **закону кількості подразнення**.

**Хемотропізм** – це вигини коренів при нерівномірному розподілі в ґрунті якої-небудь хімічної речовини. Хемотропізм, крім коренів, властивий пилковим трубкам, проросткам рослин-паразитів. І тут спостерігається позитивний і негативний хемотропізм, що може змінюватися в залежності від концентрації і характеру речовин.

У кореня хемотропний самий його кінчик, а вигин знаходиться в зоні розтягування. Механізм хемотропізму невідомий. Завдяки хемотропізму рослина здатна засвоювати добрива, уникати їх надлишкового нагромадження. Це зв'язано з рухом кореня (ростом) у напрямку наявних добрив чи при надлишку їх – від добрив.

**Гідротропізм** – різновид хемотропізму. При такому тропізмі спостерігається згинання ростучих частин рослин під впливом води. Гідрочутливість проявляється також на самому кінчику кореня.

**Аеротропізм** полягає в реакції на газоподібні речовини. Встановлено позитивний аеротропізм коренів рослин на кисень і пагонів рослин на вуглекислий газ.

**Термотропізм.** В амплітуді оптимальних температур ростучі пагони і корені мають позитивний термотропізм. Механізм термотропізму вивчений поки що слабо.

**Магнітропізм.** Внаслідок полярності, молекули більшості органічних речовин мають бути чутливі до впливу магнітних полів. Як було показано в роботах А.В. Крилова (1961) та інших дослідників, корені паростків у магнітних полях ростуть в основному в напрямку до південного магнітного полюса. Корінці, орієнтовані на південь, ростуть швидше, ніж ті, які орієнтовані на північ. Припускають, що певну роль у магнітропізмі рослин відіграє гіберелін.

**Електротропізм** проявляється у вигинах коренів і пагонів у полях постійного струму. Корені згинаються в напрямку до катода, а пагони - до анода.

**Тигмотропізм** виявляється в реакціях рослин на дотики. Він добре виражений у витких, повзучих, комахоїдних рослин.

Тигмотропізми активуються світлом, що явно вказує на потребу у витратах АТФ, яка утворюється при фотосинтетичному фосфорилуванні. АТФ споживається практично при всіх типах рухів рослин, оскільки вони потребують енергії як будь-які механічні переміщення.

Сучасні дослідження пов'язують *тигмотропізми* із взаємодією ауксину й етилену в тканинах вусиків витких рослин. Але оскільки ауксин по довжині вусика переміщається повільніше, ніж сигнал на закручування, то ймовірно, що в цьому процесі беруть участь іонні насоси і електропотенціали дії.

**Травмотропізми** – згини під дією механічних перешкод.

**2. Настії** – це рухи рослин, що викликаються локально діючим або дифузійним подразником і не орієнтовані щодо напрямку дії цього подразника.

Такими факторами можуть бути зміни температури, інтенсивності світла, вологості повітря і т. д., що діють на рослину з усіх боків.

Органи, здатні до здійснення настичних відповідних реакцій, завжди виявляють фізіологічну, а в більшості випадків і морфологічну двосторонню симетрію. Настичні зміни положення органів

відносяться до певних їхніх ділянок, що мають відповідну цьому анатомічну будову.

Назви настій, як і тропізмів, залежать від тих подразників, що їх викликають. Так, розрізняють фото-, термо-, хемо-, гідро-, тигмо-, сейсмо-, електро- і травмонастії.

*Якщо тропізми здійснюються переважно як ростові рухи, то настії виявляються в першу чергу завдяки змінам тургорного тиску.*

Найбільш поширені **ніктинастії** тобто ті рухи, що викликаються зміною дня і ночі. Дуже багато квіток відкриваються ранком, а закриваються на ніч. Подразником у даному випадку є зміна тільки температури чи тільки інтенсивності світла. Механізм настій до кінця не вивчений. Припускають, що вони обумовлені в деяких випадках (відкривання квіток) нерівномірним ростом різних сторін органа. Якщо при цьому швидший ріст спостерігається на морфологічно верхній частині органу, то говорять про **епінастії**, якщо на нижній – про **гіпнонастії**. Нерівномірний ріст, імовірно, обумовлений гормонами.

Особливу групу складають **рухи уловлювання і захоплювання**, властиві комахоїдним рослинам. Порівняльне вивчення показало, що механізми функціонування пастки у мухоловки і росянки мають подібність: володіють швидкими настичними і повільнішими тропічними рухами. Разом з тим ці рослини відрізняються одна від одної ділянкою, на яку поширюється потенціал дії. Повторювані потенціали дії викликають секреторну діяльність травних залоз. Ці рухи можна визначити як механічну реакцію, викликану потенціалом дії в моторних клітинах, для яких характерна реакція зчеплення: подразнення – тургор – спад.

**Термонастії** виникають внаслідок зміни температури середовища. Квітки багатьох видів рослин розкриваються в теплі і закриваються при зниженні температури (тюльпан).

**3. Нутації** – кругові рухи, пов'язані із нерівномірним ростом внутрішньої і зовнішньої частини стебла (ліани, горох, виноград, ін.).

Значення: у рослин із слабо розвинутою механічною тканиною забезпечують тверду опору і шлях до світла.

### **Тургорні рухи**

**Автонастіями** називають самостійні рухи органів рослин ритмічного типу. Найбільш яскравим прикладом автонастій є

«семафорні» рухи листків тропічного чагарнику *Desmodium girans*, що піднімаються й опускаються з інтервалом у 1,5-2,5 хвилини. Вважають, що в такий спосіб рослина в умовах тропічного клімату скидає надлишок теплової енергії.

**Сейсмонастії** являють собою рух листків рослин у відповідь на струс або дотик. Прикладом може служити мімоза (*Mimosa pudica*), що складає листочки при дотику до них. У природі це явище може мати значення для захисту рослини від поїдання листя тваринами-фітофагами, тим більше що при опусканні листків із клітин на поверхню виділяються таніни - особливі фенольні речовини, що здатні відлякувати комах. Ці рухи пов'язані з втратою тургору нижньої сторони листка. Можливе значення подібної рухової реакції полягає в запобіганні пошкоджень від зливових дощів і сильних вітрів.

**Настичні рухи продихового апарата** здійснюються завдяки настичним тургорним рухам замикаючих клітин. Для продихів характерні фото-, гігро-, термо- та хемонастії.

**Контрольні запитання:**

1. Поняття про ріст і розвиток рослин, їх взаємозв'язок.
2. Фази росту клітин, їх біологічна і фізіологічна характеристика.
3. Поняття про онтогенез. Природа і етапи індивідуального розвитку у рослин.
4. Типи онтогенезу.
5. Методи вимірювання швидкості росту.
6. Періодичність росту і етапи росту рослинних клітин.
7. Перехід рослин до стану спокою. Види спокою та їх значення в житті рослин.
8. Способи порушення і продовження спокою рослин.
9. Види ростових рухів у рослин і їх фізіологічне значення.
10. Фізіологічна природа руху рослин.
11. Полярність, ростові кореляції, апікальне домінування, регенерація у рослин.
12. Теорія циклічного старіння і омолодження.

## Тема: РЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ ТА МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН

1. Системи регуляції на внутрішньоклітинному та міжклітинному рівнях.

2. Регулятори росту: природні і синтетичні. Характеристика основних груп фітогормонів, механізми їх дії.

3. Характеристика синтетичних регуляторів росту. Застосування фітогормонів і синтетичних регуляторів у рослинництві.

### 1. СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ НА ВНУТРІШНЬОКЛІТИННОМУ ТА МІЖКЛІТИННОМУ РІВНЯХ

Складна будова рослинного організму вимагає досконалих систем його управління. Цілісність будь-якого організму забезпечується системами регуляції. Розрізняють системи внутрішньоклітинної регуляції і міжклітинної.

#### Внутрішньоклітинні системи регуляції

В ході еволюції спочатку виникли внутрішньоклітинні системи регуляції. До них відноситься регуляція на рівні **ферментів, генетична й мембранна**. Всі ці системи тісно пов'язані між собою.

**Генетична регуляція** базується на збереженні в молекулах ДНК генетичного коду даного виду рослини, що:

а) забезпечує збереження інформації про всі основні особливості даного виду рослини і її передачу від покоління до покоління;

б) регулює процес експресії генів і генних комбінацій;

в) контролює функціонування рибосом і полірибосом.

Генетична регуляція включає в себе регуляцію на рівні реплікації, транскрипції, процесингу (модифікація біополімерів) і трансляції.

Передача генетичної інформації здійснюється шляхом: транскрипції, трансляції, процесингу. У результаті утворюється активний білок, який виконує різноманітні функції: *каталітичні* (ферменти); *рухові* (скоротливі білки); *транспортні* (насоси, переносники); *рецепторні* (хемо-, фото, механорецептори); *регуляторні* (білки активатори, інгібітори, репресори); *захисні* (лектини) та ін.

Усі ці функції білків являються важливими механізмами керування біохімічними та фізіологічними процесами, які відбуваються в клітині та цілому організмі.

**Метаболічна (ферментативна) регуляція** здійснюється внаслідок активізації роботи ферментів шляхом переходу з неактивної форми в активну і зміни положення молекул ферментів у клітинах. Відомо, наприклад, що більшість ферментів у випадках, коли їх молекули вбудовані до складу мембран, працюють на синтез, а при вільному перебуванні в цитоплазмі - на розпад органічних речовин.

**Мембранна регуляція** досягається за допомогою різноманітних рецепторів - спеціальних сигнальних білків, що входять до складу мембран, а також шляхом змін у діяльності насосів основних речовин і в першу чергу  $H^+$ -наосу. Для клітин і тканин мембранна регуляція є найважливішою, оскільки вона пов'язана з бар'єрними, транспортними, енергетичними, осмотичними й електромагнітними функціями мембран.

До **міжклітинної регуляції** відносять системи трофічної, електрофізіологічної і фітогормональної систем регуляції.

**Трофічна регуляція** забезпечується шляхом передачі від клітини до клітини, від тканини до тканини і від органа до органа рослини поживних речовин. Вона найбільшою мірою впливає на кількісні параметри рослин.

**Електрофізіологічна регуляція.** У процесі життєдіяльності всі клітини генерують еклєктичний потенціал. У різних частинах рослини вони різні, і це дуже впливає на іонні потоки. Особливі потенціали дій властиві мембранам клітин. Передаючись по клітинах і тканинах у вигляді електричних імпульсів, вони служать сигналами для зміни стану і напрямку метаболізму в інших клітинах і тканинах.

**Фітогормональна регуляція** здійснюється за рахунок різноманітних фітогормонів, що продукуються самою рослиною.

## **2. РЕГУЛЯТОРИ РОСТУ: ПРИРОДНІ І СИНТЕТИЧНІ. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ ГРУП ФІТОГОРМОНІВ, МЕХАНІЗМИ ЇХ ДІЇ**

*Регулятори росту* – це органічні речовини, які викликають стимуляцію або пригнічення процесів росту і розвитку.

*Регулятори росту поділяються на два класи:*

1. Природні.
2. Синтетичні.

Природні регулятори росту (фітогормони) – це органічні, порівняно низькомолекулярні ендogenousні речовини, які синтезуються

спеціалізованими тканинами рослин, діють в надзвичайно малих дозах ( $10^{-8}$  –  $10^{-5}$  моль/л), з допомогою яких здійснюється взаємодія різних клітин, тканин, органів і які необхідні для запуску, регуляції і включення морфогенетичних і фізіологічних програм.

*Властивості фітогормонів:*

- Гормони синтезуються в одному з органів рослин і транспортуються в інші місця, де і проявляють свою дію.
- Гормони синтезуються і функціонують в рослинах в мікрокількостях.
- Фітогормони включають і регулюють цілі фізіологічні чи морфологічні програми (поділ і розтяг клітин, коренеутворення, дозріванні тощо).

Встановлено, що у вищих рослин міститься кілька важливих класів фітогормонів: *ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизова кислота, етилен, брасини (брасиностероїди), жасмонова кислота.*

Фітогормони умовно поділяють на *стимулятори і інгібітори.*

*Серед стимуляторів виділяють 3 основних групи фітогормонів:*

1. *Ауксини.*
2. *Гібереліни.*
3. *Цитокініни.*

Останнім часом до них відносять і *брасини.*

**Ауксини** – речовини індоліної природи. Основний представник ауксинів – індоліл-3-оцтова кислота (ІОК):

Її було ідентифіковано в 1934 р. в лабораторії Ф. Кегля у верхівках колеоптилів злаків.

Отриману синтетично  $\beta$ -індолілоцтову кислоту називають гетероауксином, або просто ауксином. Гербіцид 2,4-Д – синтетичний ауксин для боротьби із бур'янами.

*Фізіологічне значення ауксинів:*

- визначають тропічні згини;
- стимулюють розтягнення клітин, формування камбію, провідних пучків;
- регулюють утворення і ріст коренів, пагонів;
- сповільнюють процеси старіння, затримують опадання листків і плодів;
- викликають партенокарпію (безнасінність);
- стимулюють розвиток верхівкових бруньок і затримують ріст бічних (апикальне домінування).

Синтезуються ауксини у верхівкових конусах наростання пагонів і коренів, а в злаків – у верхівках колеоптилів. Вихідною речовиною для їх синтезу є амінокислота *триптофан*. Триптофан – із *шикімової кислоти* (єритрозофосфарт (пентозофосфатний цикл дихання) → шікімова кислота).

Для повного прояву активності ауксину часто необхідні два мікроелементи – *бор і цинк*. По пагонах ауксини переміщуються зверху вниз (морфологічно, тобто від вершини пагона до його основи, незалежно від його просторового положення), а кореневою системою – навпаки. Швидкість їх переміщення досить висока – близько 10 мм/год.

**Гібереліни.** Були виділені японськими ученими під керівництвом Є. Куросава у 1926 р. при вивченні хвороби рису «баканае», для якої характерне інтенсивне видовження стебла і листків. Ця хвороба спричинювалася грибом *Giberella fujikuroi*, з культуральної рідини якого в 1938р. було виділено речовину названу гібереліном.

*Гібереліни* – чисельна група сполук класу тетрациклічних дитерпеноїдів (вторинні метаболіти, близькі до ліпідів). Усі вони є похідними гіберелової кислоти  $C_{19}H_{22}O_6$ :

Похідних гіберелової кислоти з фітогормональною активністю відомо більше сотні.

*Значення гіберелінів:*

- стимулюють поділ і розтягування клітин меристем;
- стимулюють ріст пагонів, гальмують ріст коренів; гіберелін називають гормоном росту стебла;
- сповільнюють настання цвітіння;
- прискорюють проростання насіння в злаків;
- стимулюють цвітіння у рослин довгого дня в умовах короткого дня;
- здатні виводити насіння та бульби деяких рослин зі стану спокою;
- можуть викликати партенокарпію (застосовують у отриманні винограду без кісточок).

*Синтез* гіберелінів відбувається в цитоплазмі клітин, в основному в листках і тільки на світлі. Переміщатися по рослині гібереліни можуть у будь-якому напрямку.



Синтезуються із *меволонової* кислоти, що утворюється із проміжних продуктів фотосинтезу.

**Цитокиніни** (гормони поділу). Про їх існування було відомо ще на початку ХХ століття, але в чистому вигляді вони були отримані лише в 1955 році. Назва запропонована Ф.Скугом (Вісконський університет, США), який також показав, що цитокиніни впливають насамперед на клітинні поділи. Один з найбільш поширених цитокинінів – кінетин  $C_{10}H_{8}N_5O$ :

Усі цитокиніни – це похідні аденіну, за хімічною природою є основами. У рослинах найбільше поширений *зеатин*, що дістав свою назву у зв'язку з тим, що вперше був виділений із зерен кукурудзи.

Основне місце синтезу – апікальні меристеми коренів.

*Фізіологічна дія:*

- цитокиніни є стимуляторами клітинних поділів;
- активізують проростання насіння;
- здатні припиняти спокій;
- затримують старіння листків і плодів;
- активізують весь метаболізм рослини, прискорюють синтез білка;
- прискорюють післязбиральне дозрівання насіння;
- знімають явище апікального домінування.

Цитокиніни рухаються по рослині акропетально (і вверх, і вниз).

Співвідношення ауксинів, гіберелінів і цитокинінів визначає ріст рослин.

**Брасиностероїди.** Вперше виявлені в пилку рослин роду капуста (*Brassica*), звідки одержали свою назву. Загальна формула  $C_{28}H_{48}O_6$ . Один із найбільш поширених представників цієї групи – брасинолід:

*Фізіологічна дія:*

- забезпечують ріст пилкових трубок,
- стимулюють поділ клітин і ріст рослин;
- сприяють утворенню етилену;
- підвищують стійкість рослин до несприятливих факторів.

До фітогормонів інгібіторної дії відносять:

1. *Абсцизову кислоту.*
2. *Етилен.*
3. *Жасмонову кислоту.*

### **Абсцизова кислота (АБК).**

У чистому вигляді АБК ( $C_{15}H_{20}O_4$ ) була виділена в 1963 р. АБК присутня у всіх органах рослин. Синтезується вона в основному у листках, а також у плодах. Вихідною сполукою для синтезу є *меволонова кислота*.

АБК затримує ростові процеси у всіх їх проявах.

*Фізіологічна дія АБК:*

- відіграє важливу роль у механізмі геотропізмів;
- викликає закриття продихів;
- підтримує рослини у стані спокою;
- затримує фазу ділення і розтягнення клітин, проростання насіння, ріст бруньок;
- прискорює опадання листків і плодів;
- приймає участь в утворенні бульб.

**Етилен.** Вплив етилену на ріст рослин було виявлено ще в 1901 р. Д.Н. Нелюбовим. Пізніше було встановлено, що етилен також прискорює дозрівання багатьох плодів. Етилен – газоподібна речовина  $C_2H_4$ . Синтезується він у бруньках і молодих тканинах з амінокислоти *метіоніну* за участі АТФ.

*Фізіологічна дія:*

- затримує клітинне ділення, внаслідок чого сповільнюється ріст пагонів у довжину;
- стимулює коренеутворення, може спричинити коренеутворення на стеблі;
- в багатьох видів рослин прискорює проростання пилку, насіння, бульб;
- припиняє транспорт ауксину по рослині, в результаті чого посилює процеси старіння, опадання листків і плодів, усуває апікальне домінування;
- прискорює дозрівання плодів багатьох рослин;
- відіграє важливу роль в детермінації статі (збільшує кількість жіночих квіток).

У виробничих умовах використовують препарат етефон, який під час обробки ним рослин розкладається з виділенням етилену.

### **3. ХАРАКТЕРИСТИКА СИНТЕТИЧНИХ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ. ЗАСТОСУВАННЯ ФІТОГОРМОНІВ І СИНТЕТИЧНИХ РЕГУЛЯТОРІВ У РОСЛИННИЦТВІ**

Серед синтетичних регуляторів росту виділяють стимулятори та інгібітори.

#### ***Стимулятори росту:***

- гетероауксин;
- індолілоцтова кислота (ІОК);
- індолілмасляна кислота (ІМК);
- $\alpha$ -нафтилоцтова кислота;
- $\beta$ -нафтилоцтова кислота і її калієва сіль (КАНУ);
- 2,4-Д-дихлорфенолоцтова кислота;
- хлорхолінхлорид (ТУР, ССС);
- бурштинова кислота;
- тіосечовина.

#### **Використання:**

1. Для вкорінення живців (плодові, виноград).
2. Зменшення опадання зав'язей і плодів.
3. Утворення партенокарпічних плодів.
4. Прискорення проростання насіння.
5. Припинення періоду спокою.
6. Регулювання переходу рослин до цвітіння.

#### **Умови ефективного використання:**

1. Синтетичні речовини позитивно впливають тільки тоді, коли не вистачає фітогормонів (при цвітінні, вкоріненні живців).
2. Клітини певної рослини повинні сприймати ці гормони.
3. Достатнє забезпечення водою і мінеральними елементами.
4. Враховувати концентрацію.
5. У підвищених концентраціях можуть бути інгібіторами.

#### **Вимоги до синтетичних стимуляторів:**

1. Не повинні бути токсичні.
2. Не повинні бути канцерогенні.
3. Повинні діяти тривалий час.
4. Не повинні переходити в тіло тварин.

Добре зарекомендували себе регулятори росту нового покоління, що становлять собою складні суміші природних і

синтетичних фітогормонів у сполученні з деякими іншими речовинами. Найбільш цікавими з них є:

- бетастимулін – поліпшує ріст цукрового буряку;
- потейтин – поліпшує ріст картоплі;
- зеастимулін – поліпшує ріст кукурудзи;
- агростимулін – поліпшує ріст зернових, зернобобових, багаторічних бобових трав;
- полістимулін А6 – поліпшує ріст ряду рослин, у т.ч. томатів, цукрового буряку, яблуні, також поліпшує водний баланс рослин і підтримує в їх тканинах високий тургор;
- вербин – являє собою N-оксид-2,6-диметилпіридин, поліпшує ріст овочевих культур і тютюну;
- івін – овочеві (томати, перець, капуста);
- емістим С – поліпшує ріст зернових культур, включаючи в себе аналоги ауксину, цитокініну, гібереліну, а також амінокислоти і мікроелементи;
- люцис – поліпшує ріст багаторічних бобових культур.

***Синтетичні інгібітори росту мають такі властивості:***

1. Здатні різко послаблювати процес росту.
2. Пригнічують ріст тривалий час.
3. Пригнічують не тільки ріст, а й морфогенез.

***До синтетичних інгібіторів відносять:***

1. *Гербіциди* – для боротьби із бур'янами. Бувають суцільної і вибіркової дії.
2. *Арборициди* – для придушення небажаної деревинно-чагарникової рослинності.
3. *Дефоліанти* – фітогормональні препарати, які прискорюють настання листопаду у рослин (хлорат натрію, хлорат магнію, натрієві солі какодилової кислоти – використовують при збиранні бавовнику, ін.).
4. *Десиканти* – підсушують надземну частину рослин.
5. *Морфактини* - фітогормональні препарати, що мають виражено формотворну дію: стимулюють ріст одних та інгібують ріст інших частин рослин. Наприклад, ауксин і гіберелін можуть викликати утворення плодів без насіння; обробка ефірами жирних кислот запобігає утворенню

пасинків у томатів; препарат ТБК (2,3,5 тіобензойна кислота) посилює процес кушіння злаків.

6. *Ретарданти* – застосовують для затримки росту рослин. Окремі їх види використовують для запобігання передчасного проростання бульб і коренеплодів, регулювання кількості плодів. Один із основних препаратів – *гідрозид малеїнової кислоти (ГМК)*. Інші – ТУР, 2,4-Д, композан-М,  $\alpha$ -нафтилоцтова кислота, гіберелін.

***Контрольні запитання:***

1. Системи регуляції у рослин.
2. Природні і синтетичні регулятори росту, їх класифікація і коротка характеристика.
3. Фітогормони та інгібітори росту, синтез, перетворення і механізм їх дії.
4. Синтетичні фізіологічно активні речовини, їх дія на рослину.
5. Застосування регуляторів росту в рослинництві.

## **Тема: РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН В ЗАЛЕЖНОСТІ ВІД УМОВ СЕРЕДОВИЩА**

1. Вплив зовнішніх умов на ріст і розвиток рослин. Фотоперіодизм. Значення фітохромної системи у фотоперіодичній реакції рослин.
2. Гормональна теорія розвитку рослин.
3. Термоперіодизм та розподіл рослин за їх термоперіодичною реакцією.

### **1. ВПЛИВ ЗОВНІШНІХ УМОВ НА РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН. ФОТОПЕРІОДИЗМ. ЗНАЧЕННЯ ФІТОХРОМНОЇ СИСТЕМИ У ФОТОПЕРІОДИЧНІЙ РЕАКЦІЇ РОСЛИН**

Весь ритм життєвого циклу визначається спадковими властивостями, які розвиваються в єдності із зовнішнім середовищем.

Фактори зовнішнього середовища, які впливають на ріст і розвиток рослин можна поділити на 3 групи:

1. Кліматичні (світло, температура, вода, газовий склад повітря, ін.).
2. Едафічні (структура ґрунту, його фізико-хімічні властивості).
3. Біотичні (вплив мікроорганізмів, рослин і тварин).

Всі ці фактори діють в сукупності, їх дія взаємообумовлена.

Рослинні організми здатні використовувати світло не тільки як джерело енергії, але і як ефективний фактор, з допомогою якого здійснюється регуляція процесів росту і розвитку рослини.

Дія світла на рослину підрозділяється на **фотосинтетичну, регуляторно-фотоморфогенетичну і теплову**. Стосовно інтенсивності освітлення рослини поділяються на **світлолюбні і тіньовитривалі**.

Світло обумовлює багато фотобіологічних явищ: фотоперіодизм, фотоморфогенез, фототаксиси, фототропізми, фотонастії тощо. Найбільш активно регулюють ріст червоні і синьо-фіолетові промені.

*Фотоморфогенез* – це залежні від світла процеси росту і диференціювання рослин, що визначають його форму і структуру. У ході фотоморфогенезу рослина здобуває оптимальну форму для поглинання світла в конкретних умовах росту. Так, на інтенсивному світлі ріст стебла зменшується. У тіні листки виростають крупніші,

ніж на світлі, що доводить гальмуючий вплив світла на ріст. У рослинах виявлено дві пігментні системи фоторецепторів – *фітохром*, що поглинає червоне світло, і *криптохром*, що поглинає синє світло, за участю яких індуюються реакції фотоморфогенезу. Ці пігменти поглинають незначну частину падаючого сонячного випромінювання, що використовується для переключення метаболічних шляхів.

**Фітохром у рослині.** Фотоморфогенетичний вплив червоного світла на рослину здійснюється через фітохром. *Фітохром* – хромопротейд, що має синьо-зелене забарвлення.

Фітохром існує в рослинах у двох формах (Ф600 і Ф730), які можуть переходити одна в іншу, змінюючи свою фізіологічну активність. При опроміненні червоним світлом (ЧС – 660 нм) фітохром Ф660 (чи ФЧ) переходить у форму Ф730 (чи ФДК). Трансформація приводить до оборотних змін конфігурації хромофора і поверхні білка. Форма Ф730 фізіологічно активна, контролює багато реакцій і морфогенетичні процеси в ростучій рослині, темпи метаболізму, активність ферментів, ростові рухи, швидкість росту і диференціацію тощо.

Фітохром виявлений у клітин всіх органів, хоча його більше у меристематичних тканинах. У клітинах фітохром, мабуть, зв'язаний із плазмалемою і іншими мембранами. Фітохром бере участь у регуляції багатьох сторін життєдіяльності рослин: проростанні світлочутливого насіння, відкритті гачка і подовженні гіпокотилу проростків, розгортанні сім'ядоль, диференціації епідермісу й продихів, диференціації тканин і органів, орієнтації в клітині хлоропластів, синтезі антоціану і хлорофілу. Червоне світло гальмує поділ і сприяє подовженню клітин, рослини витягаються, стають тонкостебловими (густий ліс, загущений посів). Згадаємо, що на червоному світлі як первинні продукти фотосинтезу утворюються переважно вуглеводи, а на синьому – амінокислоти. Фітохром визначає фотоперіодичну реакцію рослин, регулює початок цвітіння, опадання листя, старіння і перехід у стан спокою. У теплицях червоне світло сприяє утворенню коренеплодів у редьки, потовщенню стеблеплодів кольрабі. Фітохром бере участь у регуляції метаболізму фітогормонів у різних органах рослини.

**Вплив синього світла на ріст рослин.** Синє світло також регулює багато фотоморфогенетичних і метаболічних реакцій рослин. Фоторецепторами синього світла вважаються флавіни і каротиноїди.

**Криптохром** – це жовтий пігмент рибофлавін, що рецептує синє – ближнє ультрафіолетове світло, присутній у всіх рослин. Рецептори зазнають редокс-перетворення, швидко передаючи електрони іншим акцепторам. Фототропізм рослин визначається рецепторним комплексом стеблового апекса, що включає, очевидно, криптохром і каротиноїди. Рецептори синього світла є у клітинах усіх тканин, локалізовані в плазмалемі й в інших мембранах.

Сині і фіолетові промені стимулюють поділ, але затримують розтягання клітин. З цієї причини рослини високогірних альпійських луків зазвичай низькорослі, часто розеткові. Синє світло викликає фототропічний вигин проростка й інших осьових органів рослин шляхом індукції латерального транспорту ауксину. Рослини при нестачі синього кольору витягаються, вилягають. Це явище має місце в загущених посівах і посадках, у теплицях, скло яких затримує сині і синьо-фіолетові промені. Додаткове освітлення синім світлом дозволяє в теплицях одержати високий урожай листя салату, коренеплодів редиски. Синє світло впливає також на багато інших процесів: пригнічує проростання насіння, відкривання продохів, рух цитоплазми і хлоропластів, розвиток листка й ін. Ультрафіолетові промені звичайно затримують ріст, однак у невеликих дозах можуть стимулювати його. Жорстке ультрафіолетове світло (коротше 300 нм) має мутагенну і часом навіть летальну дію, що актуально у зв'язку з потоншенням озонового шару Землі.

Від освітлення рослини залежать її перехід до цвітіння та плодоутворення. Однак головним є не інтенсивність освітлення, а тривалість періодів дня і ночі.

Реакція рослинних організмів на добовий ритм освітлення, тобто тривалості дня і ночі, що виражається зміною процесів росту і розвитку, називається *фотоперіодизмом*.

**Фотоперіодизм** – це здатність рослин переходити до цвітіння тільки при певному співвідношенні довжини темного і світлого періоду доби.

Він був відкритий В. Гарнером і Г. Алардом (1920). Величезний внесок у вивчення цього явища внесли вітчизняні вчені М.Х. Чайлахян, В.Н. Любименко, В.І. Разумов, Б.С. Мошков та ін.

Фотоперіодизм являє собою пристосувальну реакцію, що дозволяє рослинам зацвітати в певний сприятливий період. Як правило, догоденні рослини північні, а короткоденні – південні. Для



короткоденних рослин більш сприятливі підвищені нічні температури, тоді як для довгоденним – знижені.

**По відношенню до фотоперіодизму рослини поділяються на 3 групи:**

**Довгоденні рослини** (ДДР) – жито, ячмінь, пшениця й ін. – вимагають для свого розвитку довгого дня і короткої ночі, зацвітають при довжині дня більше певної (критичної) тривалості.

**Короткоденні рослини** (КДР) – просо, соя, рис і ін. – вимагають для свого розвитку довгої ночі і короткого дня, зацвітають при довжині дня менше певної (критичної) тривалості.

**Нейтральні рослини** – томат, деякі сорти бавовнику й ін. – зацвітають при будь-якій довжині дня.

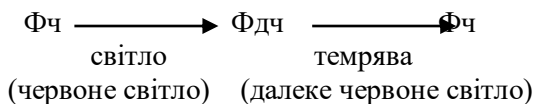
Існують і проміжні варіанти. Наприклад, для озимого жита і пшениці перехід до стану зрілості індукується спочатку коротким днем, що пізніше має бути змінений довгим днем. Їх називають *коротко-довгоденними рослинами*. А для топінамбура потрібний зворотний режим. *Це довго-коротко-денна рослина*.

Довгоденні і короткоденні рослини, що не одержали потрібного їм фотоперіоду, не можуть перейти у фазу цвітіння і плодоношення. Навіть нейтральні види, хоча й зберігають здатність до цвітіння і плодоношення незалежно від довжини дня, проте за формою особин і термінами зацвітання істотно відрізняються. Наприклад, нейтральний вид гречка на короткому дні формує невисокі особини, які швидко переходять до цвітіння, а на довгому – більші, які починають репродукцію пізніше.

Дослідження показали, що у фотоперіодизмі фізіологічно значимий саме *ритм чергування дня і ночі*, причому для рослин *важливіша саме тривалість ночі* – темного періоду доби. Вона сприймається молодими листками рослин і «транспортуються» у конуси наростання і майбутні генеративні бруньки.

Фотоперіодична реакція рослин найбільш успішно проходить у променях певних довжин хвиль (С. Хендрикс і Х. Бортсвік, 1952), що збігаються зі спектром дії фітохрому.

Фітохром синтезується у формі Фч, що є фізіологічно неактивною. Фч під дією червоного світла (вдень на світлі) перетворюється у Фдч, що є фізіологічно активним (гальмує цвітіння). У темряві фітохром Фдч перетворюється знову у форму Фч.

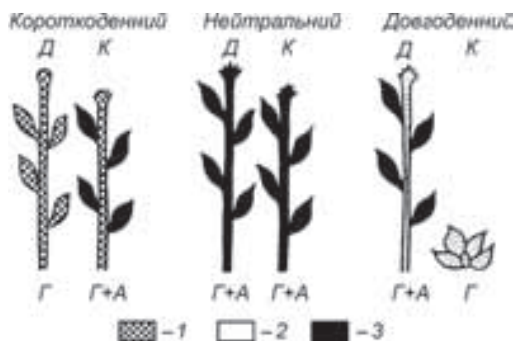


Це сприяє початку реакцій, що сприяють переходу короткоденних рослин до цвітіння. Отже, для переходу до цвітіння короткоденних рослин потрібно менший вміст активного фітохрому (Фдч) – для руйнування Фдч потрібна довша ніч, тоді як для переходу до цвітіння довгоденним необхідно його більш високий вміст – потрібна коротка ніч.

## 2. ГОРМОНАЛЬНА ТЕОРІЯ РОЗВИТКУ РОСЛИН

В 1937 р. М.Х. Чайлахян висунув **гормональну теорію розвитку рослин**. Чайлахян висунув гіпотезу, що цвітіння настає тільки тоді, коли у рослині в достатній кількості нагромадиться гормон **флориген**. Але експериментально це довести не вдалося до сьогоднішніх днів, буквально до 2007 року.

Відкриття Ланга (1956 р.) ролі гіберелінів у формуванні квітконосного пагону, дозволило Чайлахяну змінити флоригенну гіпотезу. Він висловив припущення, що флориген має бікомпонентну природу і складається з *гіберелінів* і *антезинів*. Гібереліни при цьому зумовлюють утворення і ріст квіткових пагонів, тоді як антезини індукують закладання квіток. Гібереліни синтезуються достатньо в умовах довгого дня. Тому довгоденні рослини не зацвітають в умовах короткого дня. Короткоденні рослини встигають накопичити гібереліни, і мають багато антезинів, тому зацвітають за короткого дня. Якщо ж помістити коротко денні рослини в умови довгого дня, то вони не зацвітуть, оскільки у них не вистачатиме антезинів, що утворюються лише в умовах короткого дня.



**Рис. 15. Механізми регуляції цвітіння:** 1 – гібереліни – гормони, необхідні для утворення стебел; 2 – антезини – гормони, необхідні для утворення квіток; 3 – флориген – гібереліни + антезини, необхідні для цвітіння.

### 3. ТЕРМОПЕРІОДИЗМ ТА РОЗПОДІЛ РОСЛИН ЗА ЇХ ТЕРМОПЕРІОДИЧНОЮ РЕАКЦІЄЮ

Ріст рослин можливий у порівняно широкому діапазоні температур і визначається географічним походженням даного виду. Вимоги рослини до температури міняються з віком і різні в окремих органах рослини (листя, корені, плодеоементи й ін.). Для росту більшості сільськогосподарських рослин нижня температурна границя відповідає температурі замерзання клітинного соку (біля  $-1... -3^{\circ}\text{C}$ ), а верхня – коагуляції білків протоплазми (близько  $60^{\circ}\text{C}$ ). Згадаємо, що температура впливає на біохімічні процеси дихання, фотосинтезу й інших метаболічних систем рослин, а графіки залежності росту рослин і активності ферментів від температури близькі за формою (дзвоноподібна крива).

**Термоперіодизм** – індукція цвітіння рослин температурним режимом.

Уперше цей ефект був відкритий у 1918 р. Г. Геснером.

**Відносно термоперіоду виділяють чотири групи рослин:**

1. Індукція цвітіння режимом підвищеної температури (соя, шпинат, айстра та ін.).
2. Індукція цвітіння режимом знижених температур (буряк, капуста та ін.).

3. Прискорення цвітіння при режимі знижених температур (озимі зернові, салат, редис та ін.).

4. Нейтральні види, що не сприймають температурного режиму як фактора переходу до репродукції.

Т.Д. Лисенко (1928 р.) випадки 2 і 3 назвав *яровизацією*.

**Яровизація** – залежність переходу рослин до репродукції від знижених температур.

Яровизація вперше виявлена на злакових культурах.

Яровизація властива багатьом видам трав, а в дерев (за винятком маслини) вона поки що не виявлена. Останнім часом прийнято говорити про термоперіодизм таких рослин. Якщо такі рослини не були яровизованими (не зазнали впливу знижених температур), то протягом повного вегетаційного періоду вони залишаються у вегетуючому стані. Злаки, наприклад, залишаються у фазі кущіння.

Яровизація (термоперіод) у чутливих до неї рослин відбувається при температурі в амплітуді від 0°C до +8°C і сприймається або насінням, що починає проростання (озимі зернові), або вегетуючими рослинами (капуста, селера).

У всіх цих випадках сприйнятливі до термоперіоду тільки верхівкові меристеми пагонів. Яровизована тканина передає свій стан усім новим тканинам.

Середня тривалість яровизації складає від 2 до 7 тижнів. У озимих злаків – 2-3 місяці.

Оптимальна температура для проходження стадії яровизації:

- у озимих злаків: 0-5°C, не вище 10 і не нижче мінус 2°C;
- ярих культур: ≈8-10°C;
- рослин південних широт: ≈20°C.

Екологічне значення яровизації досить зрозуміле: це пристосування до перезимівлі в умовах помірного клімату, що запобігає передчасному осінньому цвітінню рослин, яке спричинило б марну загибель генеративних бруньок і квіток.

Біохімія термоперіодизму досі вивчена недостатньо. Якогось спеціального фітогормону, відповідального за яровизацію, не виявлено, хоча є факти, що вказують на зв'язок процесів яровизації з фітогормонами. Висловлювалося припущення про існування особливого гормону яровизації – верналіну, який, швидше за все, є неактивною формою гібереліну. Так, у ряду дворічних рослин обробка гібереліном замінює яровизацію. Але в більшості інших видів рослин

такого ефекту немає. Більш того, гіберелін рухливий, а стан яровизації «не переміщується» по рослині і не передається з щепленнями. Зате з яровизованих конусів наростання завжди формується вже яровизована тканина. Але стан яровизації може бути і знято; в озимих зернових він знімається за одну добу після перебування проростаючого насіння при температурі +35 °С, а цибулини звичайної цибулі втрачають стан яровизованості після перебування протягом 5 тижнів при температурі +30 °С. Тому більшість фахівців вважають, що в основному яровизація полягає в зміні стану мембран клітин і, можливо, активації певних ферментних систем або навіть експресії раніше заблокованих ділянок генома.

Той чи інший термоперіодизм рослин не пов'язаний з їх теплолюбністю чи холодостійкістю. Це різні властивості.

При аналізі росту рослин виділяють три кардинальні температурні точки: мінімальну (ріст тільки починається), оптимальну (найбільш сприятлива для росту) і максимальну температуру (ріст припиняється).

Розрізняють рослини *теплолюбні* – з мінімальними температурами для росту більш 10 °С і оптимальними 30–35 °С (кукурудза, огірок, диня, гарбуз), *холодостійкі* – з мінімальними температурами для росту в межах 0–5 °С і оптимальними 25–31 °С. Максимальні температури для більшості рослин 37–44 °С, для південних 44–50 °С. При збільшенні температури на 10 °С в зоні оптимальних значень швидкість росту збільшується у 2–3 рази. Підвищення температури вище оптимальної сповільнює ріст і скорочує його період. Оптимальна температура для росту корневих систем нижча, ніж для надземних органів. Оптимум для росту вищий, ніж для фотосинтезу. Можна припустити, що при високій температурі має місце нестача АТФ і НАДФ·Н, необхідних для відновних процесів, що викликає гальмування росту. Температура, оптимальна для росту, може бути несприятливою для розвитку рослини. Оптимум для росту міняється протягом вегетаційного періоду і протягом доби, що пояснюється закріпленою в генотипі рослин потребою до зміни температур, що мала місце на історичній батьківщині рослин. Більшість рослин інтенсивніше ростуть у нічний період доби.

### **Вплив на ріст рослин вологості ґрунту**

При нестачі води гальмування росту настає раніше всіх інших фізіологічних процесів і функцій. Тому хороше водопостачання є

обов'язковою умовою інтенсивного росту і продуктивності сільськогосподарських рослин. При тривалій нестачі води розтягування клітин у рослин закінчується занадто рано, формується ксероморфна структура. Сприятливі для росту умови складаються при вологості ґрунту 60–80 %. При більшій вологості порушується аерація ґрунту, ріст рослин пригнічується. Вологе повітря стимулює ріст стебла, а сухе обмежує, навіть при гарному водопостачанні через корені. До насиченості водою дуже чутливі клітини апексів пагонів і коренів. Якщо апекси пагонів захищені стуленими листочками з розвинутою кутикулою, то точки росту кореня не мають такого захисту. Тому корені можуть рости тільки в досить вологому ґрунті, з осмотичним тиском ґрунтового розчину, що не перевищує 1,0–1,5 МПа.

### **Газовий склад атмосфери (вплив аерації)**

**Вміст кисню.** Ріст рослин різко гальмується при зниженні в повітрі вмісту кисню до 5 % (об'ємних), а в безкисневому середовищі припиняється. Причини цього – в порушенні енергетичного балансу і збільшенні в тканинах рослини вмісту продуктів анаеробного дихання (спирт, молочна кислота й ін.). Надлишкова концентрація кисню також гнітить ріст. Так, при вмісті кисню вище 30 % (об'ємних) проростання бульб картоплі припиняється, а при 80 % паростки гинуть через кілька днів. Росту коренів сприяє вміст кисню в ґрунтовому повітрі 10–12 %, а мінімальний вміст кисню для життєдіяльності коренів – 3–5 %. При підвищенні температури ґрунту потреба коренів у кисні зростає. При затопленні ґрунту якийсь час ріст коренів продовжується завдяки використанню кисню нітратів, утворенню повітроносних тканин і ін. Насіння деяких рослин проростає під шаром води.

**Вміст CO<sub>2</sub>.** Вміст CO<sub>2</sub> у повітрі (0,03 %) недостатній для оптимального фотосинтезу, а отже, і росту. Однак надлишок CO<sub>2</sub> у повітрі, знижуючи рН клітинних стінок, індукує короточасний ріст тканин, що поряд із затіненням може бути причиною витягування нижніх міжвузлів хлібних злаків у загущених посівах та їхнього полягання. При зберіганні плодів і овочів висока концентрація CO<sub>2</sub> у газовому середовищі поліпшує їх лежкість, тому що інгібує ріст і інші фізіологічні процеси рослин. Корені рослин у добре аерованому ґрунті довгі, світлозабарвлені, з численними кореневими волосками. При

нестачі кисню корені коротшають, товщають, темніють, кореневих волосків утворюється мало.

### **Мінеральне живлення**

Нормальний ріст можливий лише при достатньому збалансованому постачанні рослини необхідними елементами мінерального живлення. Однак високий рівень мінерального (особливо азотного) живлення призводить до росту вегетативних органів на шкоду генеративним, що корисно при вирощуванні багаторічних трав на корм і зелених овочевих рослин, однак знижує врожай насіння та його якість.

#### ***Контрольні запитання:***

1. Фотоперіодизм. Рослини короткого і довгого дня. Локалізація фотоперіодичної дії.
2. Фітохромна система і фотоперіодизм.
3. Термоперіодизм. Яровизація.
4. Гормональна теорія переходу рослин до репродукції.
5. Вплив зовнішніх факторів на ріст і розвиток рослин.

## Тема: ФІЗІОЛОГІЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

1. Стійкість і адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний синдром.
2. Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення.
3. Жаростійкість та посухостійкість рослин.
4. Солестійкість, газостійкість, радіостійкість рослин. Стійкість до важких металів та хвороб.

### 1. СТІЙКІСТЬ І АДАПТАЦІЯ. ФІЗІОЛОГІЯ СТРЕСУ, АДАПТАЦІЙНИЙ СИНДРОМ.

У зв'язку зі зміною клімату, збільшенням забрудненням навколишнього середовища, негативного антропогенного впливу вивчення адаптації та стійкості рослин до умов довкілля на сьогоднішній день є надзвичайно актуальним.

Всю різноманітність відносин рослинного організму чи фітоценозу з оточуючим середовищем відображає адаптація.

**Адаптація** – це процес пристосування організму до різноманітних зовнішніх впливів, що супроводжується структурними, функціональними, молекулярними змінами, які сприяють пристосуванню організму до впливу довкілля.

Залежно від тривалості адаптивного процесу виділяють такі типи адаптації до зовнішніх умов, а саме:

*Еволюційна (генетична) адаптація* – найбільш тривалий процес пристосування до умов навколишнього середовища. Базується на утворенні нової генетичної інформації, яка, в свою чергу, визначає нові адаптивні фенотипові ознаки. Такий тип адаптації реалізується протягом багатьох генерацій.

*Аклімація та акліматизація* – процеси пристосування, які відбуваються протягом життєвого циклу організму. Акліматизація – процес, коли організм пристосовується до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Аклімація – адаптаційні зміни, що спостерігаються в лабораторних умовах у відповідь на експериментальне зменшення або ж збільшення окремих параметрів оточуючого середовища.

*Миттєва ( швидка ) адаптація* – пристосувальні процеси у відповідь на зміни навколишнього середовища, які відбуваються практично одразу після дії подразника ( Косаківська, 2003).



В залежності від механізмів досягнення адаптації виділяють:

*Біохімічна адаптація* проявляється в зміні іонного і молекулярного складу клітинного розчину та мембранних структур.

*Фізіологічна адаптація* є наслідком біохімічної і проявляється, наприклад, в зміні інтенсивності фотосинтезу, дихання, росту і розвитку та, врешті, продуктивності рослин.

*Анатомо-морфологічна адаптація* проявляється в специфічних особливостях анатомічної і морфологічної будови клітин, тканин, окремих органів і організму в цілому, що виникли в процесі еволюції в різних екологічних умовах

Поняття «**стрес**» ввів Сельє (1936), як сукупність всіх неспецифічних змін організму, що виникають під впливом будь-якого фактору (стресор), і являються результатом роботи неспецифічного захисного механізму, що збільшує опір організму до стресових факторів. Сельє розділив весь адаптаційний процес на три стадії: реакція *тривоги*, стадія *адаптації*, стадія *виснаження*, або у випадку припинення дії стресора – *відновлення*.

Термін «**фітострес**» вперше застосував Генкель (1982), як визначення реакції рослинного організму на несприятливі умови існування. В цьому випадку теж виділяють три стадії адаптації.

На **першому етапі** адаптаційного синдрому знижуються синтетичні процеси, відбувається зміна структури білкових молекул, зниження фотосинтезу, підвищення проникності мембран і вихід з клітин різних речовин, зсув рН цитоплазми в кислу сторону, розвиток вільнорадикальних реакцій, синтез стресових білків, гальмування поділу і росту тощо.

**Друга фаза** адаптаційного синдрому рослин – фаза адаптації – характеризується зниженням гідролітичних і катаболічних процесів, відновленням вихідних фізіологічних параметрів і структур (мембран, органел). Все це дає можливість адаптуватись рослинам до стресорів.

Після припинення дії негативного фактору можливе відновлення функцій організму (**третя фаза** – фаза реституції, або відновлення). При посиленні стресового впливу до летальних меж настає фаза пошкодження і загибелі.

Для визначення стану живих організмів, який виникає під впливом несприятливих факторів, введено поняття **адаптаційного синдрому** – сукупність морфологічних та фізіолого-біохімічних змін у

відповідь на стрес. Адаптаційний синдром складається зі *специфічних* та *неспецифічних* реакцій організму.

До *неспецифічних реакцій* належать такі, які виникають в рослинному організмі у відповідь на різноманітні подразнення, але мають спільні ознаки. Спостереження виявили, що незалежно від характеру стресового навантаження, рослинні організми реагують на негативні умови гальмуванням ростових процесів, зниженням інтенсивності фотосинтезу, слабким поглинанням мінеральних елементів тощо.

*Специфічні реакції* притаманні лише даному подразнику зміни в організмі, які можуть проявлятися пізніше, ніж неспецифічні.

На клітинному рівні реакція рослин на дію зовнішніх впливів полягає у:

- Підвищенні проникності мембран.
- Зміни рН цитоплазми в кислу сторону.
- Посиленні поглинання кисню і втрати АТФ.
- Посиленні гідролітичних процесів.
- Зростанні синтезу етилену і АБК. Оскільки фітогормон етилен і АБК затримують ростові процеси, то їх продукування має пристосувальний характер: молоді клітини, що діляться, завжди більш сприйнятливі і сильніше ушкоджуються будь-яким стресором, і чим менше рослина має їх у період дії стресора, тим легше перенесе період впливу несприятливого фактора.
- Синтезі стресових білків.

Існує поняття *стійкості* – здатності рослин зберігати життєздатність і продуктивність за несприятливих впливів тих чи інших зовнішніх факторів.

*Стойкість* – це прояв адаптаційних можливостей рослини.

**Стойкість рослин до стресів залежить від фази онтогенезу.** Найвищою стійкістю характеризуються рослини, які знаходяться у стані спокою (у вигляді насіння, цибулин, бульб, ін.). Найбільш чутливі – рослини у молодому віці, в період появи сходів, тому що у умовах стресу перш за все пошкоджуються ті ланки метаболізму, які пов'язані із активним ростом. Потім по мірі росту і розвитку стійкість рослин поступово зростає аж до дозрівання насіння. Однак період формування гамет теж є критичним, оскільки рослини в цей час

високочутливі до стресу і реагують на дію стресорів зниженням продуктивності.

**Стійкість рослин класифікують так:**

**1. Стійкість до екстремальних температур:**

- стійкість до високих температур;
- стійкість до низьких температур:
  - Холодостійкість
  - Морозостійкість
  - Зимостійкість

**2. Стійкість до водного фактору:**

- стійкість до нестачі вологи;
- стійкість до перезволоження;

**3. Солестійкість.**

**4. Газостійкість.**

**5. Радіостійкість.**

**6. Стійкість до біологічних об'єктів (мікроорганізмів, грибів)**

## **2. ХОЛОДО-, МОРОЗО-, ЗИМОСТІЙКІСТЬ ТА МЕТОДИ ЇХ ПІДВИЩЕННЯ**

*Холодостійкість* – це здатність рослин без пошкоджень переносити низькі позитивні (вищі 0) температури.

Холодостійкими є всі злакові рослини.

Серед культурних с.-г. рослин є такі, які не переносять холоду: огірки, гарбузи, соя, помідори, баклажани, квасоля, ін.

Холодостійкість забезпечується зниженням проникливості цитоплазми, збільшенням її в'язкості, зміною ліпідного складу мембран, а саме збільшенням ненасичених жирних кислот, які не замерзають при низьких температурах.

Під дією низьких температур:

- різко знижується фотосинтез - порушується структура хлорофіл-білково-ліпідного комплексу;
- посилюється розпад білків;
- знижується синтез нуклеїнових кислот;
- знижується активність ферментів;
- знижується інтенсивність дихання, порушується процес окисного фосфорилування, синтез АТФ;
- сповільнюється поглинання мін. речовин коренями із ґрунту і їх транспорт у надземні органи.

**Підвищити холодостійкість** можна виведенням холодостійких сортів і загартовуванням. Наприклад, набубнявіле насіння огірків зберігають деякий час при темп. +15 °С, а потім в холодильнику при +5 °С впродовж 5 днів.

**Морозостійкість** – здатність переносити вплив температур, нижче нуля.

Морозостійкість залежить від видової специфіки і етапу онтогенезу. Так, береза взимку легко витримує морози до -65°С, а влітку гине при охолодженні до -7 °С. Сходи вівса витримують заморозки до -9...-10°С, а квітучий овес гине при мінус 2°С.

Причиною загибелі рослин при дії морозу (за Максимовим) є зневоднення клітин. На морозі утворюються кристалики льоду – спочатку у міжклітинниках, який потім починає ніби відтягувати воду з клітин. Результат – зневоднення тканин. При -20° С лід утворюється одразу в клітині – клітина гине. Лід утворюється одразу в клітині, коли відбувається різке зниження температури, якщо ж поступове – у міжклітинниках.

**В клітинах рослин проходить безліч процесів, які підвищують морозостійкість:**

1. Накопичуються кріопротектори (речовини, що підвищують морозостійкість – цукри). Чим більше цукрів, тим вища концентрація клітинного соку, тим нижча точка замерзання. Цукри захищають білки від коагуляції.
2. Збільшується водоутримуюча здатність колоїдів.
3. Білки при підготовці до зими переходять шляхом часткового гідролізу з більш складної, але менш стійкої, простішої форми, яка слабше піддається денатурації і коагуляції.
4. Проходить перерозподіл фракцій води: збільшується кількість зв'язаної форми і зменшується кількість вільної.
5. В клітинах накопичується значна кількість жирів і ліпідів, збільшується кількість ненасичених жирних кислот.
6. Рослина переходить до стану відносного спокою.
7. Різко збільшується кількість інгібіторів (АБК) і зменшується кількість ауксинів, гіберелінів.

Питання морозостійкості вивчали: І.І. Туманов, П.Л. Генкель. Вони розробили теорію загартовування рослин до низьких температур. Першим сигналом до загартовування є зменшення тривалості

світлового дня. Подальшим фактором є зниження температури. Згідно з теорією Туманова, рослини проходять три етапи підготовки до зими: перехід до стану спокою та два етапи загартовування. На етапі переходу до спокою спостерігається зменшення вмісту ауксину та гібереліну і збільшення абсцизової кислоти. **Перший** етап загартовування починається на світлі при понижених плюсових температурах впродовж 1 міс для деревних порід чи кількох днів для озимих злаків. На цьому етапі відбувається зміна метаболізму, ультраструктури цитоплазми, накопичення цукрів кріопротекторів, вільних АК. **Другий** етап загартовування відбувається при температурах нижче нуля –  $-5$  –  $-10^{\circ}\text{C}$  і нижче. Ця фаза не потребує світла. Клітина втрачає воду – вона відтікає до позаклітинного простору, завдяки чому клітини здатні витримувати морози. Цитоплазма переходить у стан гелю. Відбувається синтез стресових білків, модифікація мембранних ліпідів.

Підвищити морозостійкість можна завдяки:

- застосуванню добрив (P, K);
- підбору строків і способів сівби;
- глибини заробки насіння;
- мікроелементам (бор, цинк, молібден, купрум);
- використанню ретардантів (ТУР).

**Зимостійкість** – здатність рослин протидіяти комплексу несприятливих умов зимового періоду (ушкодження пізніми весняними і ранніми осінніми заморозками, випрівання, вимокання, випирання, льодова кірка, зимово-весняна засуха).

**Випрівання** – спостерігається при великих снігових покривах. Під снігом темп. близько нуля, сніг не пропускає світло і фотосинтез не відбувається. Дихання ж відбувається нормально – як наслідок відбувається витрачання вуглеводів та ін. поживних речовин. Рослини ослаблюються, їх імунітет знижується, вони заражаються мікроорганізмами і гинуть. Часто випривають молоді дерева.

**Утворення льодової кірки.** Під кіркою такий же рівень кисню, як і над нею. Рослина страждає від механічних ушкоджень. Для попередження цього використовують виведені селекцією міцні сорти, мінеральні добрива (K і P), розламування кірки.

**Випирання рослин.** Це характерно для рослин на глинистих і суглинистих ґрунтах. Лід відтягує воду з нижніх шарів ґрунту, і рослина страждає від цього. Важливим є міцна коренева система.

Заходи щодо цього: стійкі сорти, ранні посіви, снігозатримання, внесення добрив.

**Вимокання** – відбувається внаслідок сильного зволоження ґрунту. Якщо рослина затоплена, вона гине від нестачі кисню і світла.

### 3. ЖАРОСТІЙКІСТЬ ТА ПОСУХОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН

Високотемпературний та водний стресори зумовлюють численні функціональні та структурні зміни в життєдіяльності рослинного організму, знижують продуктивність, а тривала дія їх спричинює незворотні реакції та загибель рослин.

**Жаростійкість** – це здатність витримувати високі температури, стійкість до перегріву.

Високі температури гальмують рух цитоплазми, порушують поділ клітин, спричинюють зміни в структурі білків, денатурацію і розпад НК, зміни в процесах транскрипції і трансляції, порушення структури хлоропластів, узгоджень дії ферментів тощо.

**Посухостійкість** – це пристосувальна властивість рослин переносити глибоке в'янення з найменшою шкодою для себе і потомства.

Посуха – це такі погодні умови, що супроводжуються тривалою відсутністю опадів, високою температурою, низькою вологістю повітря. Посухостійкість за своїми механізмами подібна до жаростійкості.

Розрізняють атмосферну і ґрунтову посуху. Атмосферна може супроводжуватись ще суховіями і млою.

Небезпеку складає ґрунтова посуха. Виділено дві великі групи рослин, які відрізняються за витривалістю до посухи: *пойкілогідрові*, які не здатні регулювати свій водний баланс, і *гомеогідрові*, які можуть до певної міри підтримувати оводненість у разі порушення водопостачання.

В процесі еволюції утворились групи рослин, стійкі до високої температури і низької забезпеченості водою – ксерофіти. Вони характеризуються певними адаптивними особливостями. Так, **сукуленти (кактуси)** мають значні запаси води в листках, внаслідок чого вони мають м'ясистий вигляд. Коренева система їх знаходиться в поверхневих шарах ґрунту, що дозволяє швидко всмоктати воду, як тільки будуть опади. Це заяча капуста, очиток, алоє. У **ксерофітів** коренева система дуже глибока, що дозволяє поглинати воду, що

залягає в глибоких шарах. Пристосувальною ознакою також є мала площа листової поверхні, наявність опушення, колючок. **Ефемери і ефемероїди** пристосувались до нестачі води коротким вегетаційним періодом, який припадає на значні опади.

Мезофіти нестійкі до дії посухи. При цьому відбувається зниження синтетичних процесів, а збільшення гідролітичних; порушення процесів фосфорилювання, руйнування полірибосом, а отже порушення процесів синтезу білка, підвищення синтезу гормонів АБК, етилену та зниження ІОК, ЦТК, ГБ. Внаслідок цього пригнічуються ростові процеси, що дозволяє рослині пережити несприятливий період. Адаптація рослин направлена на зменшення втрат води. При цьому відбувається синтез осмотично активних речовин, збільшується водозатримуюча здатність клітин, на анатомічному рівні зменшується площа листків, продихи закриваються, з'являється опушеність, товста кутикула тощо.

**Заходи** щодо підвищення посухостійкості полягають у виведенні стійких сортів (з наведеними вище фізіолого-анатомічними ознаками), загартовування насіння і проростків, застосування препаратів фітогормональної дії тощо.

#### **4. СОЛЕСТІЙКІСТЬ, ГАЗОСТІЙКІСТЬ, РАДІОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН. СТІЙКІСТЬ ДО ВАЖКИХ МЕТАЛІВ ТА ХВОРОБ**

**Якщо кількість солей у ґрунті перевищує 0,2-0,25%, то вони вважаються засоленими.** На земній кулі засолені ґрунти займають близько  $9 \cdot 10^8$  га. В Україні з загальної площі сільськогосподарських угідь тією чи іншою мірою засолено 3 млн. 400 тис. гектарів ґрунтів, тобто 11,8% загального земельного фонду. Переважно це південна частина України.

Крім первинно засолених ґрунтів, існують і ґрунти з вторинним засоленням, яке формується в результаті тривалого і неправильного зрошення. У цих випадках солі, що надходять з поливною водою, поступово концентруються в орному шарі ґрунту і спричинюють його засолення. У середньому в рік із поливною водою на 1 га надходить до 20 т солей. Це явище особливо сильно виражене у випадках використання для поливу ґрунтових вод з підвищеним вмістом солей. Можливість вторинного засолення зрошуваних земель змусила виробити вимоги до поливної води: вміст солей у ній не має

перевищувати 1 г/л. Вода з вмістом солей більше 3 г/л зовсім не придатна для зрошення в будь-яких кліматичних умовах. В історії зрошувального землеробства відомі випадки, зокрема в державах Середньої Азії, коли застосування для зрошення поливної води із солоністю 10 г/л приводило до деградації ґрунтів і неможливості сільськогосподарського використання величезних територій прекрасних раніше орних земель і пасовищ.

Вторинне засолення ґрунтів може зумовлюватися і застосуванням добрив, особливо сільвініту, у якому дуже високий вміст NaCl. Це має наслідком поступове накопичення в ґрунті іонів хлору.

**Залежно від складу солей у ґрунті розрізняють кілька основних видів засолення:**

а) *хлоридне засолення* ґрунтів - зумовлюється головним чином надлишковим вмістом у ґрунті хлориду натрію і хлориду магнію; таке засолення особливо характерне для Прикаспійського регіону;

б) *сульфатне засолення* - обумовлене нагромадженням сульфату натрію і сульфату магнію; поширене в Східному Казахстані;

в) *содове (карбонатне) засолення* - пов'язане з наявністю в ґрунті підвищених кількостей гідрокарбонату натрію або інших натрієвих солей.

Незалежно від хімічного складу речовини, що засолює, самі по собі солі можуть концентруватися у певному ґрунтовому горизонті. За цією ознакою засолені ґрунти поділяють на *солончаки* - ґрунти, у яких сіль міститься приблизно в рівній кількості по всьому ґрунтовому профілю, і *солонці* - ґрунти із засоленням головним чином нижньої частини ґрунтового профілю - горизонту В<sub>2</sub>.

Усім засоленим ґрунтам притаманна істотна зміна фізико-хімічних властивостей. Найбільш важливо, що осмотичний потенціал ґрунтового розчину, який на звичайних ґрунтах не перевищує 1-5 бар, піднімається до 13-25 бар. Відомі засолені ґрунти з осмотичним потенціалом ґрунтового розчину в 200-300 бар. На таких ґрунтах рослинне життя взагалі неможливе. Ґрунти з високим осмотичним потенціалом ґрунтового розчину можуть іноді мати досить високу вологість (наприклад, прибережні марші), але через високий осмотичний потенціал рослини не можуть з таких ґрунтів поглинати воду. Тому такі ґрунти часто називають *фізіологічно сухими* - волога в них є, але рослини її не можуть використовувати.



Несприятлива для рослин на засолених ґрунтах також токсична дія іонів-засолителів:  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  та ін., токсичність яких не знімається у зв'язку з відсутністю в ґрунті потрібної кількості іонів-антагоністів. Особливо токсичне для всіх культурних рослин карбонатно-содове засолення з наявністю в ґрунті великих кількостей  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ .

Стосовно засолення ґрунту всі рослини прийнято поділяти на дві групи.

*Глікофіти* – рослини незасолених ґрунтів, які на засолених ґрунтах страждають від стресу і знижують життєздатність і врожай.

*Галофіти* – рослини, адаптовані до засолених ґрунтів завдяки тривалому еволюційному процесу. Багато які з них на незасолених ґрунтах уже не можуть зростати.

Рослини, що здатні рости на засолених ґрунтах, називаються *солестійкими*.

Виділяють галофіти: **соленакопичувачі (евгалофіти), солевивідні (кріногалофіти) і соленепроникливі (глікагалофіти).**

*Соленакопичувачі*, виростаючи на засоленому ґрунті, поглинають відповідні іони і накопичують солі у своєму тілі. Кількість солі в рослинних тканинах може досягати 50% загальної маси рослини. Внаслідок цього осмотичний потенціал клітинного соку в них досягає 100-200 бар, що дозволяє їм нормально поглинати воду із солончаків і солонців. До соленакопичувальних галофітів належать солянки і солесоси, *Salicornia*, *Suaeda*, *Anabasis* і відомий саксаул (*Haloxylon*). Особливістю цієї групи рослин є низька інтенсивність транспірації.

*Солевивідні галофіти* – це рослини, що поглинають із засоленого ґрунту багато іонів-засолителів, але не утримують їх у своїх тканинах, а через особливі залозки виводять на поверхню листів, так що внутрішньоклітинного засолення, на відміну від соленакопичувальних галофітів, у них не відбувається. Солі, виведені на поверхню листів у вигляді висококонцентрованого розчину, швидко висихають, і кристалічна сіль вітром здувається з листя. Унаслідок цього такі рослини часто немов припорошені сіллю. Будова солевивідних залозок досить складна. Вони містять особливу секреторну клітину, в основі якої лежить збірна клітина. У цілому весь такий комплекс нагадує гідатою, тільки він спеціалізується на виділенні висококонцентрованих сольових розчинів.

Транспірація в солевидільних галофітів дуже висока. До цієї групи належать тамариск (*Tamagix*), кермек (*Statice*).

**Соленепроникливі галофіти** відрізняються наявністю в протопласта особливої властивості – обмеження надходження іонів солей у клітину. Це дозволяє їм вирости на засолених ґрунтах, не зазнаючи токсичної дії іонів-засолителів. До соленепропускних галофітів належить багато видів полину *Artemisia*.

Культурні рослини у своїй більшості є глікофітами, але в деяких видів виражена достатня солевитривалість. Такими є бавовник, цукровий і столовий буряк, помідори, кавуни. Навпаки, деякі види культурних рослин украй чутливі до підвищення засолення ґрунтів і не можуть нормально рости навіть на ґрунтах слабкої засоленості. До них належать кукурудза, льон і гречка. Сорти м'якої пшениці більш солевитривалі, ніж сорти твердої пшениці. З деревних рослин високосолевитривалі біла акація, сосна, гледичія. Це соленепропускні галофіти.

Солевитривалі види рослин мають ряд спільних властивостей. Насамперед, солевитривалі рослини відрізняються характером насіння. Вони звичайно великі і містять підвищену кількість іонів хлору. Це допомагає їм проростати на засолених ґрунтах. Солевитривалим рослинам властива підвищена гідрофільність цитоплазми. Сприяє обводненню протопластів і підвищена кількість у галофітів пектину й інших слизуватих речовин. Галофіти в багатьох випадках внаслідок описаної особливості мають «м'ясисте» листя і пагони. Солевитривалі рослини відрізняються підвищеним вмістом хлорофілу. Фотосинтез у них іде більш активно, і це також корисно, оскільки дозволяє підтримувати необхідний для життя на засолених ґрунтах підвищений осмотичний потенціал клітинного соку не за рахунок використання солей, а завдяки продуктам фотосинтезу - цукрам. Вільної сахарози галофіти часто накопичують до 15% загальної сухої ваги рослини. А тривалу схоронність продуктів фотосинтезу в рослинах-галофітах підтримує низька інтенсивність дихання. У соленакопичувальних галофітів зареєстрована найнижча інтенсивність дихання у світі рослин.

Способи підвищення солестійкості рослин:

1. Спеціальні сівозміни.
2. Селекція.

3. Замочування насіння у розчині борної кислоти або за Генкелем - у відповідному сольовому розчині (3% NaCl, 0,2% Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 1% Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>).

### **ГАЗОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН**

Газостійкість – це здатність рослин зберігати життєдіяльність за негативного впливу шкідливих газів, пилу.

Вважається, що газостійкими рослинами є солестійкі. Для рослин шкідливими є сірчистий газ SO<sub>2</sub>, окис вуглецю CO, окис азоту, пари кислот (сірчаної, азотної, соляної). Шкідливим є тверді частинки пилу – осідаючи на поверхні листка, пригнічують газообмін, фотосинтез, водообмін.

Заходи підвищення газостійкості:

- селекція
- внесення добрив
- загартовування (замочування в слабкій соляній і сірчаній кислоті)
- застосування фізіологічно активних речовин

### **РАДІОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН**

Вивчення радіостійкості рослин, і не тільки їх є надзвичайно актуальним у зв'язку зі збільшенням кількості радіоактивних речовин в навколишньому середовищі, особливо після катастрофи на Чорнобильській АЕС.

Радіоактивність визначають у: поглинуту дозу у Грейях (Гр), екзоциційну – у Рентгенах (Кл/кг).

Основним актом взаємодії іонізуючої радіації з живим організмом є іонізація, в результаті якої електрони відриваються від атомів, виникає іонізований стан атомів і молекул, що й спричинює різні хімічні та біологічні реакції в тканинах і органах.

Променеве ураження багатоступеневий процес і включає **соматичні** і **генетичні** ефекти. До соматичних належать зміни в організмі, які відбуваються впродовж онтогенезу, генетичні – реалізуються внаступних поколіннях.

Найтиповішими фізіологічними порушеннями опромінених рослин є:

- індукція органогенезу – пробудження сплячих бруньок, додаткове галузнення;
- гігантизм клітин;
- морфологічні аномалії, поява пухлин;

- зміна тривалості вегетаційного періоду;
- зміна плоідності клітин, внаслідок появи геномної мутації;
- зміни кількості наборів хромосом.

Залежно від дози іонізуючої радіації спостерігаються різні ефекти. Малі дози радіації проявляють стимулюючу дію, високі – гальмуючу. Це використовують і в сільському господарстві. Так, передпосівне опромінення насіння дозою до 3-10 Гр може збільшувати врожай на 15-20 %. Таке збільшення врожаю зумовлено збільшенням під дією стимулюючих доз кількості фітогормонів стимулюючої ріст дії.

Розрізняють поняття **радіочутливості** і **радіостійкості**.

**Радіочутливість** – це здатність організму реагувати на мінімальні дози радіації та сприймати незначні рівні опромінення у вигляді нелетальних радіобіологічних ефектів.

**Радіостійкість** – здатність організму витримувати високі дози опромінення, виражені, наприклад, напівлетальними і летальними дозами.

Для визначення радіостійкості рослин використовують поняття:

- **напівлетальна доза ( $LD_{50}$ )** – доза, після одержання якої виживає половина (50%) з опромінених рослин;
- **критична доза ( $LD_{70}$ )** – доза, після поглинання якої виживає близько 30% опромінених рослин;
- **летальна доза ( $LD_{50}$ )** – гинуть усі рослини.

Радіостійкість залежить від фізіологічного стану рослин в момент опромінення. Також розрізняють опромінення насіння рослин чи всього організму. Радіостійкість насіння більша, ніж усєї рослини. Крім того, насіння в стані спокої більш стійке, ніж проростаюче. На рівні усєї рослини виділяють так звані критичні періоди щодо радіаційного впливу. Це процеси найбільшої активності меристем (цвітіння, формування насіння тощо). Серед тканин найбільш чутливими є меристеми.

Вченими було відмічено, що кисень посилює дію радіації на організм. Це так званий кисневий ефект. Це пояснюється тим, що під час опромінення за наявності кисню утворюються вільні радикали типу  $HO_2^\bullet$  і  $O_2^\bullet$ , які посилюють дію випромінення на життєво важливі молекули – ДНК, НК, білки, ліпіди тощо. Вільні радикали окиснюють перераховані сполуки.

Радіостійкість рослин забезпечується різними механізмами. На молекулярному рівні забезпечується системою репарації ДНК, яка сприяє видаленню зруйнованої частини ДНК. На клітинному рівні радіостійкість забезпечується *радіопротекторами* – речовинами, які зменшують ступінь радіобіологічних ефектів. До радіопротекторів відносять різномантні сполуки – аскорбінова кислота, етиловий спирт, іони заліза, кальцію, магнію, кобальту, цинку, сірки, деякі ферменти (каталаза, пероксидази, поліфенолоксидази), речовини, що містять сульфгідрильні групи – глутатіон, цистеїн, цистамін тощо. Кріопротектори перехоплюють вільні радикали і не дають змоги їм взаємодіяти з макромолекулами НК і білків. Радіостійкість забезпечується також речовинами антиоксидантами, підтримкою гіпоксії в клітинах тощо. На рівні організму радіостійкість проявляється у асинхронності процесів поділу у меристемі, неоднорідністю її клітин тощо.

### СТІЙКІСТЬ ДО ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Важкі метали – це метали зі щільністю, яка перевищує 5 г/см<sup>3</sup>, або з атомним номером більше 20. за ступенем токсичності важкі метали можна розмістити в ряд: Cu > Ni > Cd > Zn > Pb > Hg. Токсичність цих елементів у клітинах базується на їхній високій спорідненості до сульфогруп, внаслідок чого інактивуються ферменти, до складу яких входять SH-групи. У тварин і рослин є специфічні низькомолекулярні білки з високим вмістом цистеїну – **металотіонеїни** (MT). Вони зумовлюють зв'язування іонів важких металів. Крім того, синтезуються **фітохелатини**, дія яких подібна до металотіонеїнів.

При надходженні важких металів в клітину активуються одразу кілька неспецифічних і специфічних систем захисту і детоксикації: зв'язування металів в клітинних оболонках і вакуолі; індукції ферментів, що відповідають за нейтралізацію вільних радикалів і пероксидів, утворення яких підсилюється в результаті метал-індукованого окислювального стресу; синтез осмолітів; зміни хімічного складу клітинних оболонок (відкладення калози і суберину); зміни гормонального балансу (перш за все етилену і АБК); синтез металотіонеїнів і фітохелатинів. Всі ці зміни направлені на підтримку гомеостазу і визначають стійкість рослин до металів.

За здатністю поглинати важкі метали з ґрунтів рослини поділяють на:

- **аккумулятори**, що накопичують метали в надземній частині рослини;
- **індикатори**, що регулюють поглинання і транспортування металів у надземну частину таким чином, що їхня внутрішня концентрація відображає наявність важких металів у ґрунті;
- **елімінатори**, в яких вміст металів у надземній частині залишається сталим і низьким за широкого діапазону їх концентрацій в ґрунті.

Рослини-аккумулятори можна використовувати для детоксикації ґрунтів, рослини-індикатори – для встановлення забруднення довкілля, а рослини-елімінатори – для пошуку та розкриття механізмів стійкості рослин до надлишку важких металів.

### **СТІЙКІСТЬ ДО ХВОРОБ**

Стійкість рослин до хвороб – це здатність рослини стримати розвиток патогенів. *Патоген* – це живий організм, вірус, який здатний спричинювати захворювання у рослини-господаря.

Стійкість рослин до хвороб проявляється в реакціях: 1) конституційні; 2) індуковані.

До **конституційних** відносять:

- структурну стійкість (морфологічна) – проявляється у наявності товстої кутикули, коркової тканини, наявністю воску, волосків;
- захисні хімічні речовини (антибіотики, фітонциди – газоподібні речовини, які пригнічують життєдіяльність мікроорганізмів). Наприклад, багато фітонцидів у цибулі, часнику, виділеннях хлорофітуму, монстери, хвойних та ін.
- створення в клітині господаря нестачі поживних речовин для паразитів.

**Індуковані** механізми – ті, що запускаються в рослині при проникненні патогену:

- створення додаткових захисних механічних бар'єрів (інтенсивний синтез лігніну, утворення між інфікованими і живими клітинами перидерми що затримує паразитів);
- зміна обміну речовин – підсилення дихання, активація окиснювальних ферментів, накопичення речовин, що забезпечують видову стійкість;

- поява реакції надчутливості – клітина швидко вмирає – утворюється некротична ділянка з якої паразит не може переміщуватись у сусідні ділянки;
- синтез фітоалексинів – речовин антибіотичної природи, які синтезуються в клітинах рослини-господаря у відповідь на зараження паразитом.

***Контрольні запитання:***

1. Поняття стійкості і адаптації рослин.
2. Фізіологія стресу. Реакції рослин на дію стресових умов.
3. Стійкість рослин до понижених температур і шляхи її регуляції. Холодо-, морозо-, зимостійкість.
4. Фізіологія посухостійкості і жаростійкості рослин.
5. Солестійкість і шляхи її регуляції.
6. Газостійкість рослин, шляхи її регуляції.
7. Радіостійкість рослин.
8. Стійкість до дії важких металів.
9. Фізіологія імунітету рослин. Шляхи підвищення стійкості рослин до хвороб.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Медведев С.С. Физиология растений: учебник. — СПб.: БХВ-Петербург, 2012. — 512 с.
2. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. — К.: Либідь, 2005. — 808 с.
3. Фізіологія рослин: практикум / О.В. Войцехівська, А.В. Капустян, О.І. Косик та ін. За заг. ред. Т.В. Паршикової. — Луцьк: Терен, 2010. — 416 с.
4. Физиология растений: Учебник / Вл.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. Изд. 2-е, перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 2006. — 742 с.
5. Фізіологія рослин / М.М. Макрушин, Є.М. Макрушина, Н.В. Петерсон, В.С. Цибулько; за ред. М.М. Макрушина — Вінниця: Нова книга, 2006. — 416 с.
6. Физиология растений: учеб. Пособие / В.М. Юрин. — Минск : БГУ, 2010. — 455 с.





Навчальний посібник

**Григорчук Інна Дмитрівна**

**ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН (КУРС ЛЕКЦІЙ)**