

**ДЕРЖАВНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД
«ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»
МІНІСТЕРСТВА ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ**

О.М. Войтович

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Навчальний посібник

**для студентів III-IV курсу заочної форми навчання
спеціальності 6.070400 – Біологія**

**Запоріжжя
2008**

ДЕРЖАВНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД
«ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»
МІНІСТЕРСТВА ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

О.М. Войтович

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Навчальний посібник

для студентів III-IV курсу заочної форми навчання
спеціальності 6.070400 – Біологія

Затверджено
Вченою радою ЗНУ
Протокол № від

Запоріжжя
2008

УДК 581.1.(075.8)

Войтович О.М. Фізіологія рослин: Навчальний посібник для студентів III-IV курсу заочної форми навчання спеціальності 6.070400 – Біологія. – Запоріжжя: ЗНУ, 2008. – 115с.

Навчальний посібник містить теоретичні положення, основні поняття, актуальні проблеми, матеріали для самостійної роботи та виконання контрольної роботи з курсу „Фізіології рослин”

Призначений для студентів III та IV курсу заочного відділення біологічного факультету спеціальності «Біологія».

Рецензент

д.б.н., проф. В.Д. Бовт

Відповідальний за випуск

к.б.н. О.М. Войтович

ЗМІСТ

Вступ	4
Розділ 1. Курс лекцій з фізіології рослин	5
1.1. Фізіологія рослинної клітини	5
1.2. Фізіологія водообміну рослин	10
1.3. Фізіологія фотосинтезу	19
1.4. Фізіологія дихання рослин	33
1.5. Транспорт речовин. Мінеральне живлення рослин.	44
1.6. Ріст і розвиток рослин	58
1.7. Рухи рослин	74
1.8. Адаптація і стійкість рослин до несприятливих чинників	76
Розділ 2. Теми для самостійного вивчення	87
Розділ 3. Задачі з фізіології рослин. Контрольна робота з фізіології рослин	87
Розділ 4. Питання до іспиту	110
Список рекомендованої літератури	114

ВСТУП

Фізіологія рослин – це наука про організацію та функціонування рослинного організму, завдання якої – це пізнання закономірностей та механізмів усіх проявів життєдіяльності рослин. Фізіологія рослин – фундаментальна біологічна дисципліна, вивчення якої здійснюється впродовж 3-4 курсу заочного відділення спеціальності «Біологія». Базою сприйняття цієї дисципліни є знання, отримані студентами при вивченні впродовж 1-2 курсів дисциплін ботанічного напрямку (морфологія, анатомія, систематика рослин), а також загальної біохімії та цитології. В той же час розуміння основних механізмів здійснення основних фізіологічних процесів під час вивчення даного курсу є необхідною передумовою підготовки студентів для інших фундаментальних біологічних дисциплін (генетики, екології, еволюційного вчення та ін.).

Об'єкт фізіології рослин - це автотрофний організм, здатний на відміну від інших живих істот акумулювати та трансформувати сонячну енергію, що привносить певну специфіку у протікання інших процесів метаболізму. Навчальний посібник містить тексти лекцій за основними розділами дисципліни згідно навчальної програми, а саме «Фізіологія рослинної клітини», «Фізіологія водообміну», «Фізіологія фотосинтезу», «Фізіологія дихання рослин», «Фізіологія мінерального живлення», «Фізіологія стійкості» та «Ріст та розвиток рослин» та призначений допомогти студентам-заочникам в оволодінні навчальною дисципліною.

При вирішенні задач для самостійного розв'язання, які наведені в навчальному посібнику, перед студентами ставляться наступні завдання: набуття вміння та навичок застосовувати отримані теоретичні знання щодо певних фізіологічних явищ при вирішенні практичних розрахункових або логічних задач, аналізувати їх, роблячи обгрутовані та змістовні висновки. Наведені основні приклади розв'язання розрахункових задач є суттєвою допомогою студентам-заочникам при виконанні контрольної роботи та орієнтують на активну пізнавальну діяльність та самостійну творчу працю.

РОЗДІЛ 1 КУРС ЛЕКЦІЙ З ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

1.1 ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

Предметом фізіології рослин є функції живих рослинних організмів, їх органів, тканин, клітин і клітинних компонентів, а також причини, механізми та форми прояву різних сторін життєдіяльності.

Метою фізіології рослин є пізнання закономірностей життєвих функцій рослин, розкриття їх механізмів, формування уявлень про структурно-функціональну організацію рослинних систем різних рівнів і розробка шляхів управління рослинним організмом.

Хімічний і молекулярний склад рослинної клітини

Найбільш поширена в рослинах група органічних речовин – це **вуглеводи**. Біологічно важливі шестивуглецеві глюкоза і фруктоза, які є продуктом фотосинтезу, перетворюються в не менш важливі пентози або полімерні вуглеводи: крохмаль і інулін (основні запасні вуглеводи), целюлозу, геміцелюлозу, пектинові речовини (входять до складу клітинних стінок), калозу (виробляється у відповідь на поранення) або гліколіпіди (входять до складу мембран). Вміст вуглеводів може сягати 72-80% (зернівки кукурудзи і рису).

Ліпіди незамінні для організації мембран клітин і обміну речовин. Це - вільні жирні кислоти (у тому числі ненасичені олеїнова (18:1), лінолева (18:2), ліноленова (18:3), моно-, ді та тригліцериди, фосфоліпіди. Вміст жиру може сягати 40-50% (соняшник, арахіс). Такі унікальні нерозчинні ліпідні полімери як кутин і суберин (полімер, що є складною сумішшю жирних гідроксикислот) просочують клітинну оболонку багатьох рослин. Вони утворюють основу, в яку занурені воска. Побудовані з ізотерпенових блоків (C₅H₈) стероїди входять до складу глікозидів, а терпени – до складу ефірних олій (ментол, камфора і ін.).

Рослинні **білки** за конфігурацією молекули переважно відносяться до глобулярних білків, а за розчинністю діляться на **альбуміни** (водорозчинні білки цитоплазми), **глобуліни** (солерозчинні)- запасні білки бобових, **проламіни** (розчиняються в 70% спирті) і **глутеліни** (розчиняються в міцних розчинах лугів) - білки зернівки злакових. На відміну від тварин рослинний організм здатний забезпечити себе всіма, у тому числі незамінними для

тварин амінокислотами (арг, лей, мулі, гіс, ліз, мет, фен, тре, три, вал).

Універсальність принципів зберігання і передачі спадкової інформації у всьому органічному світі виявляється і в рослинних клітинах, що мають типовий для еукаріот геном і апарат його молекулярного функціонування. Яскравими відмінностями є: – в десятки і сотні раз переважаюча фракція множинних повторів ядерної ДНК (регуляторний апарат), а також наявність ще однієї автономної генетичної структури (хлоропластна ДНК).

Клітина не є гомогенною системою і різні типи молекул розподілені в ній певним чином, тобто клітині властива компартменталізація. Компартмент – це реакційний простір, оточений мембраною.

Мембрани згідно рідинно-мозаїчній гіпотезі є асиметричними як за складом (фосфоліпідний бішар з великою кількістю гліколіпідів і стеринів орієнтований в якісно різні гідрофільні середовища, а завдяки ненасиченим жирним кислотам компоненти мають дещо розрихлений стан і здатні до переміщення), так і за функціями. Спеціалізовані протеїнові комплекси розташовуються залежно від функцій, які виконують (ферменти, насоси, іонні канали, білки-регулятори і структурні білки). Тобто первинна функція мембран як відділення внутрішнього середовища від зовнішньої доповнена бар'єрною, транспортною (пасивний і активний транспорт), осмотичною (накопичення осмотично активних речовин по одну сторону від мембрани), електричною (створення градієнта зарядів), енергетичною (робота АТФ-синтезних комплексів), біосинтетичною, секреторною, рецепторно-регуляторною та іншими функціями.

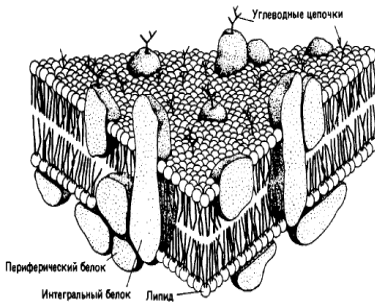


Рис.1 Рідинно-мозаїчна модель будови мембрани еукаріотичної клітини

Будова рослинної клітини.

Рослинна клітина містить:

1- **Ядро**, що містить основну кількість хроматину клітини (комплекс ДНК+ білки, що забезпечує зберігання спадкової інформації). Діаметр ядра близько 10 мкм. Пронизана порами подвійна мембрана забезпечує транспорт нуклеїнових кислот і білків. А ферментні комплекси, які розташовані в нуклеоплазмі, забезпечують реалізацію основних молекулярних процесів, пов'язаних з експресією генів (транскрипцію, реплікацію, регуляцію і т.п.), тобто активність генома. Із зовнішньою мембраною ядерної оболонки безпосередньо зв'язані елементи ендоплазматичного ретикулума (ЕР). **ЕР** є системою каналів, обмежених мембраною, і пронизує всю клітину. Виконує функції транспорту синтезованих на рибосомах гранулярного ЕР поліпептидних ланцюгів і на гладкому ЕР вуглеводів, ліпідів і інших метаболітів по всій клітині. При пересуванні по каналах ЕР речовини «дозрівають» і потрапляють в

2- **Апарат Гольджі**, де в плоских цистернах відбувається утворення, накопичення і упаковка в мембранні пухирці- діктіосоми вже функціонально зрілих молекул – гліколіпідів, глікопротеїнів, елементів клітинної стінки і т.д. За допомогою везикул Гольджі ці сполуки потрапляють до місця споживання (наприклад, вбудовуються в мембрану).

3- Помітною особливістю рослинних клітин є наявність пластидної системи. Обмежені подвійною мембраною достатньо крупні органели (5-10 мкм довжиною і 2-3 шириною) можуть бути присутні в клітині в кількості до 20 штук та містять набір фотосинтетичних пігментів (зелені **хлоропласти**). Внутрішня мембрана хлоропластів утворює систему тілакоїдів гран і тілакоїдів стромы. Тілакоїди гран – це тонкі плоскі мішечки, обмежені одношаровою мембраною і складені у вигляді стопки. Обмежений тілакоїдами простір – це основне місце функціонування фотосинтетичних пігментів, а стромальний простір - місце фіксації вуглецю в процесі синтезу вуглеводів. Деякі пластиди виконують накопичувальну функцію (безбарвний **лейкопласт**, який накопичує крохмаль, називається амілопласт, жири – елайопласт, білки - протеїнопласт). Забарвлення багатьох плодів визначається наявністю в їх складі червоно-жовтогарячих **хромопластів**, які містять у великій кількості каротиноїди. На користь відносної

автономності і симбіотичної теорії походження свідчить наявність власної кільцевої молекули ДНК.

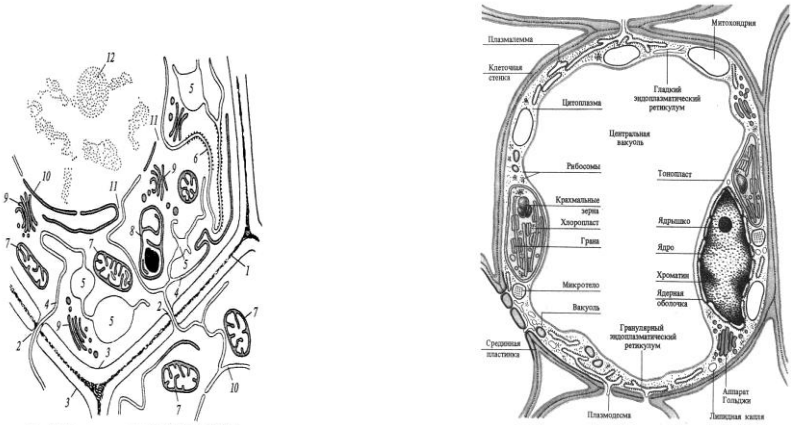


Рис. 2. Схема будови меристематичної та паренхімної клітини:

1 — клітинна стінка; 2 — плазмодесма; 3 — плазмалема; 4 — ендоплазматична сітка; 5- вакуоль; 6—рибосоми; 7— мітохондрія; 8— хлоропласт; 9—апарат Гольджи; 10 — ядерна оболонка; 11— пора в ядерній оболонці; 12 — ядерце

4- Подібну особливість мають і **мітохондрії** — двумембранні органели, будова і ферментативний склад яких забезпечує здійснення ними аеробного дихання і окислювального фосфорилування, забезпечуючи енергетичні потреби клітин.

5- До ще одних наявних особливостей рослинних клітин відносяться одномембранні округлі органели **-пероксисоми і гліоксисоми-** мікротельця. Функціонування пероксисом в клітинах листа тісно пов'язано з хлоропластами, вони забезпечують процес фотодихання і нейтралізації перекісних сполук. Гліоксисоми виявляються при проростанні насіння, яке запасає жири, і містять ферменти, необхідні для перетворення жирних кислот в цукри: системи β -окислення жирних кислот і гліоксилатний цикл.

6- В клітинах насіння олійних культур також зустрічаються округлі **сферосоми**, які накопичують ліпіди і містять ферменти, що їх утилізують.

7- Типовим мембранним органіодом рослинної клітини є **вакуоль**, обмежена власною мембраною — тонопластом. Вона виконує функції осморегуляції, тургору, сприяє розтягуванню. Крім того, працює як вторинна лізосома та місце зберігання і накопичення

органічних речовин, мінеральних солей і вторинних метаболітів (фенолів, танінів, алкалоїдів та ін.).

8- До основних немембранних структур рослинної клітини відносяться **рибосоми**, які мають типову для всіх еукаріот будову (дві субодиниці, що складаються з рРНК і білка) і здійснюють трансляцію (синтез білка) частіше у складі полірибосомних комплексів на гранулярному ЕР. Розрізняють цитоплазматичні рибосоми (коефіцієнт седиментації 80 S) і рибосоми органел (ядра, пластид, мітохондрій) – коефіцієнт седиментації 70S.

9- **Цитоскелет** будь-якої рослинної клітини представлений розташованими переважно в кортикальному шарі цитоплазми мікротрубочками з глобулярного білка тубуліна. В клітинах, що не діляться, мікротрубочки асоційовані паралельно одна до одної, а при поділі клітини складають основу структури веретена поділу, оскільки мають здатність до самозбірки.

В цитоплазмі знайдені також мікрофіламенти, що складаються з нем'язового актину (до 10% загального вмісту білка в клітині), які беруть участь в просторовій організації метаболічних процесів, що протікають в розчинній частині цитоплазми і служать основою її рухової активності. Такі властивості гіалоплазми як в'язкість, рух, перехід із стану гелю в стан золю залежать від рівня збірки мікрофіламентів в ланцюжки або в мікротрабекулярну решітку.

11 – Особливістю рослинних клітин є також наявність щільної полісахаридної оболонки – **клітинної стінки**, яка розташована ззовні плазмалемі. Формується вона під час мітотичного поділу клітини (первинна), а після припинення росту замінюється на вторинну (шляхом нашаровування нових шарів зсередини). Целюлоза і пектинові речовини адсорбують воду, забезпечуючи оводненість клітинної стінки, а катіонообмінна здатність пектинових речовин (містять багато карбоксильних груп, які зв'язують двовалентні катіони) є незамінною для вибіркового поглинання мінеральних солей. Наявність в клітинній стінці білка екстенсину, що містить 90% всього оксипроліну клітини, відіграє важливу роль при розтягуванні клітинної стінки (аналог тваринного колагену). Основними інкрустуючими речовинами клітинної стінки є лігнін, суберін, кутин і віск.

Завдяки контакту сусідніх клітин одна з одною виникає єдина система клітинних стінок – *апопласт*, по якому, уникнувши мембранних бар'єрів, можуть переміщатися речовини.

Клітинні стінки рослин пронизані отворами – порами діаметром до 1 мкм. Крізь них проходять плазмодесми (тяжі цитоплазми), завдяки яким здійснюються міжклітинні контакти, а єдина система цитоплазми клітин тканин і органів називається *симпластом*.

1.2 ФІЗІОЛОГІЯ ВОДООБМІНУ РОСЛИН

Роль води в життєдіяльності рослин

Гомеостатичний поріг оводненості (нижче за який організм гине) для всіх рослин достатньо високий і складає для гігрофітів 65-70%, для мезофітів -45-60%, ксерофітів – 25-27%. В нормі вода складає 70-99% сирової маси рослинних тканин (в мезенхімі листя до 85, в корені до 99%), виконуючи першорядні функції у всіх процесах життєдіяльності:

- об'єднує всі частини організму, починаючи від молекул в клітинах і до розділу рідина-газ в листі, де вода випаровується назовні;
- є найважливішим розчинником і середовищем для протікання біохімічних реакцій;
- бере участь у впорядкуванні структур в клітинах. Вона входить до складу молекул білків, зумовлюючи конформацію їх гідрофобних ділянок;
- є метаболітом і безпосереднім компонентом біохімічних процесів, таких як фотосинтез (є донором електронів), дихання (бере участь в окислювальних процесах циклу Кребса), гідролізу і синтезу;
- висока електронна і протонна провідність визначають важливу роль в мембранних процесах;
- основний компонент транспортної системи рослин: як міжклітинної – симпласт і апопласт, так і між органами – судини ксилеми і ситовидні трубки флоєми;
- є терморегулюючим чинником, захищаючи тканини від різких коливань температури завдяки високій теплоємності і великій питомій теплоті пароутворення;
- забезпечує гідроскелет клітин і органів завдяки явищам осмосу і тургору, від яких залежить характерна форма рослинних тканин і органів.

Структура і властивості води

Як фізична речовина, вода за багатьма показниками є аномальною.

По-перше, *густина*. Всі речовини збільшують об'єм при нагріванні, зменшуючи при цьому густину. Проте при тиску 1 атм у води в інтервалі від 0 до 4°C при збільшенні температури об'єм зменшується і максимальна густина спостерігається при 4°C. При замерзанні об'єм води різко зростає на 11%, а при таненні льоду при 0°C так само різко зменшується. Із збільшенням тиску температура замерзання води знижується через кожні 130 атм на 1°C. Тому на великих глибинах при мінусових температурах вода в океані не замерзає.

По-друге, *точки кипіння і замерзання*. При тиску 1 атм ці характеристики для води складають відповідно 0 і 100°C, що різко відрізняє воду від сполук її групи.

По-третє, *теплоємність*. Величина теплоємності, тобто кількість теплоти, яка необхідна для підвищення температури на 1°C, в 5-30 разів вища за інші речовини. Крім того, лише у води питома теплоємність з підвищенням температури від 0 до 35°C падає, а потім починає зростати. Оскільки теплоємність піску в 5 разів менша за рідку воду, то при однаковому нагріві сонцем вода у водоймищі нагрівається в 5 разів слабше, ніж пісок на березі, але в стільки ж разів довше зберігає теплоту. Висока теплоємність води захищає рослини від різкого нагрівання при високій температурі повітря, а висока теплота пароутворення (2,3 кДж на 1г) відіграє свою роль в терморегуляції рослин.

Поверхнєве натягнення і прилипання. На поверхні води через сили когезії (сили зчеплення між молекулами води) створюється поверхнєве натягнення (0,72 мН/см), вище якого таке тільки у ртуті. Властивість же адгезії (прилипання) виявляється при піднятті води проти сил гравітації по судинах.

В рідкому стані кожна молекула води є диполем (кут між Н складає 105°) з тетраедричним розподілом електронів навкруги атома кисню і може взаємодіяти з чотирма іншими молекулами води за рахунок електростатичної взаємодії атомів Н і О сусідніх молекул, тобто за рахунок водневого зв'язку (енергія розриву такого зв'язку 18,84 кДж/моль на відміну від ковалентного зв'язку Н-О 460,4 кДж/моль).

Полярність молекули води обумовлює її властивості розчинника. Добре розчиняються у воді органічні речовини з карбоксильними, карбонільними і з іншими групами, з якими вода утворює водневі зв'язки.

Форми води в клітині

В клітинах і тканинах розрізняють дві форми води – вільну і зв'язану. Зв'язана вода підрозділяється на а) зв'язану осмотично; б) колоїдно зв'язану, яка включає інтраміцелярну воду, що знаходиться всередині колоїдної системи (у тому числі і імобілізаційну воду) та інтерміцелярну воду (знаходиться на поверхні колоїдів і між ними); в) капілярно зв'язану (знаходиться в клітинних стінках і судинах провідної системи).

Вода утримується в клітинах за рахунок осмосу і набухання біоколоїдів. Клітинні стінки мають значну гігроскопічність і утримують воду в основному через високу гідрофільність їх пектинових і целюлозних компонентів. Вони містять дві фракції води: рухому і малорухливу. Вода, що знаходиться в мікрокапілярних просторах і та, яка утримується водневими зв'язками на мікрофібрилах целюлози, вважається малорухливою, тоді як значні кількості води в крупних капілярних просторах між мікрофібрилами целюлози легко переміщуються. Вміст вологи в клітинних стінках тургресцентних клітин перевищує 50%, а всього на частку клітинних стінок може припадати до 1/4 всієї внутріклітинної води.

В порівнянні з клітинними стінками цитоплазма містить більше води: її вміст може сягати 95% від маси цитоплазми, але це складає лише 1/20 всієї клітинної води. Основний вид гідрофільних колоїдів в цитоплазмі – білки. В білках гідратація обумовлена взаємодією молекул води з гідрофільними (іонними і електронейтральними) і гідрофобними (неполярними) групами та її імобілізацією в замкнених просторах всередині макромолекул. Крім того, цитоплазма містить також цукри, солі, ліпіди і інші сполуки, які мають вплив на стан води. В розчинах електролітів, фкі містять іони, структура води істотно міняється. В електричному полі катіона всі найближчі молекули води орієнтуються негативними полюсами всередину, а навкруги аніона всередину направлені позитивні полюси молекул води. Цей внутрішній, міцно пов'язаний з іоном шар молекул води називають первинною гідратацією (сольватацією). Наступні шари води також утворюють відносно впорядковану

структуру, звану вторинною гідратацією. Воду, пов'язану з іонами, називають також *осмотично зв'язаною*.

Перше місце за кількістю води в клітині займає вакуоль (98%, що складає 3/4 всієї води). Вакуолярний сік містить цукри, органічні кислоти і їх солі, неорганічні катіони і аніони, ферменти, білки і інші азотні сполуки, слизи, таніни, пігменти.

Осмотичне поглинання води клітиною

Вода може поступати в клітини рослин завдяки набуханню біоколоїдів та збільшенню ступеня їх гідратації (наприклад, сухе насіння, поміщене у воду). Проте головним способом надходження води в живі клітини є її осмотичне поглинання.

Осмосом називається проходження розчинника в розчин, відокремлений від нього напівпроникною мембраною. Для розбавлених розчинів осмотичний тиск визначається концентрацією частинок (молекул, іонів) розчиненої речовини. Згідно рівняння Вант-Гоффа:

$$P = i \times C \times R \times T, \text{ де}$$

i - ізотонічний коефіцієнт, рівний $1 + \alpha(n-1)$

C – концентрація розчину, моль/л

R – універсальна газова постійна

T – температура, К.

При розгляді рослинної клітини як осмотичної системи звичайно використовують спрощену модель, в якій напівпроникною мембраною вважається система, що складається з плазмалеми і тонопласта одночасно. Оскільки мембрана вибірково проникна і вода проходить крізь неї значно швидше, ніж речовини, розчинені в клітинному соці і цитоплазмі, при зануренні клітини у воду остання по законах осмосу поступатиме всередину клітини. Розчини з однаковим осмотичним тиском називають *ізотонічними*. Розчин, яким має більший осмотичний тиск, називають *гіпертонічним*, менший – *гіпотонічним*.

Осмотичний тиск вакуолярного соку для клітин коренів складає 0,3 – 1,2 МПа, а для клітин надземних органів – 1,0 – 2,6 МПа. В клітинах галофітів сягає 15 МПа.

Силу, з якою вода входить в клітину, називають **всисною силою S**. Її величина визначається осмотичним тиском клітинного соку P і тургорним тиском (гідростатичним) T , який дорівнює

протівотиску клітинної стінки, який виникає при її еластичному розтягуванні:

$$S = P - T$$

Коли клітина повністю насичена водою (повністю тургесцентна) її всисна сила дорівнює нулю, а тургорний тиск дорівнює осмотичному: $S=0$; $P=T$. Стан повного тургору спостерігається в клітинах при достатній вологості ґрунту і повітря. Якщо подача води до клітини зменшується (при посиленні вітру, при недостатній кількості вологи в ґрунті), то спочатку виникає водний дефіцит в клітинних стінках і вода починає переміщатися з вакуолі в клітинні стінки. Відтік води з вакуолі знижує тургорний тиск в клітинах і, отже, збільшує всисну силу. При тривалій нестачі вологи більшість клітин втрачає тургор і рослина в'яне. В цих умовах $T=0$, $S=P$.

Явище втрати тургору клітинами можна спостерігати експериментально, розміщуючи шматочки тканин в гіпертонічному розчині. В цьому випадку відтік води з клітин призводить до зменшення об'єму протопластів та їх відділенню від клітинних стінок (відбувається *плазмоліз*). Простір між стінкою і протопластом, який скоротився, заповнює зовнішній розчин. В умовах водного дефіциту в молодих тканинах різке посилення втрати води, наприклад при суховії, може призвести до того, що тургорний тиск в клітинах стає негативною величиною і протопласти, що скорочуються в об'ємі, не відділяються від клітинних стінок, а тягнуть їх вслід за собою. Клітини і тканини стискаються. Це явище називається *циторіз*.

Пересування води по рослині

Наземний спосіб життя рослин зумовив необхідність створення усередині свого тіла безперервного висхідного току води. Цей потік починається поглинанням води коренями, потім – пересування її по судинах і, нарешті, випаровування води листям в результаті транспірації.

Вміст доступної води в ґрунті визначається таким показником як вологість стійкого в'янення, а максимальний вміст – польовою вологоємністю. В середньому доступна для рослин волога утримується в ґрунті силою до 0,5 МПа, середньодоступна – до 1,0 - 1,2 МПа, а важкодоступна – до 2,5 – 3,0 МПа.

Зона найінтенсивнішого поглинання води кореневою системою – це зона корневих волосків, тобто зона всмоктування (площа якої в 22 рази більша за випарювальну поверхню листя). Вода поступає в

цитоплазму клітин ризодерми за законами осмосу. Оскільки опір клітинних стінок для води значно нижче, ніж у цитоплазми, більш швидкий радіальний транспорт води здійснюється через корінь по апопласту. Проте на рівні ендодерми цей тип транспорту стає неможливим із-за непроникних для води поясок Каспарі. Тому відбувається перемикання з швидкого апопластного шляху на повільний симпластний. Це своєрідний регулярний механізм подачі води, оскільки діаметр центрального циліндру, куди повинна подаватися вода крізь ендодерму в 5-6 разів менше за діаметр поверхні кореня.

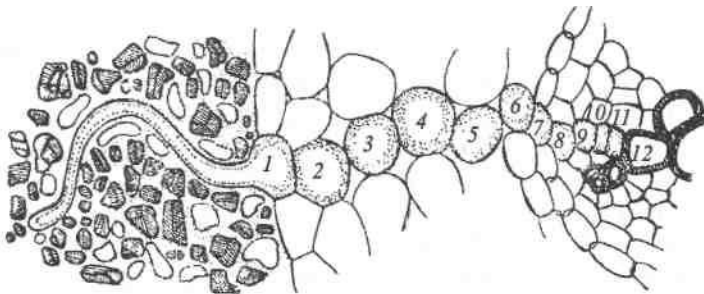


Рис.3 Шлях води від кореневого волоска 1 до судин кореня 12 крізь клітини паренхіми кори 2—6, ендодерму 7, перицикл 8 і паренхіму центрального циліндру 9—11 та шляхи ближнього транспорту води: а — апопластний б — симпластний; в — трансвакулярний (подобно симпластному, але з транспортом молекул води крізь вакуоль)

В судини ксилеми вода поступає, як і на перших етапах поглинання, завдяки осмотичному механізму. Осмотично активними речовинами в судинах і їх клітинних стінках є мінеральні речовини і метаболіти, які виділяються активними іонними насосами, що функціонують в плазмалемі паренхімних клітин, які оточують судини. Висока всисна сила судин також визначається відсутністю противотиску з боку лігніфікованих клітинних стінок.

Таким чином, в результаті активної роботи іонних насосів в корені і осмотичному (пасивному) надходженню води в судини ксилеми в судинах розвивається гідростатичний тиск, що отримав назву **кореневого тиску**. А механізм підняття води по рослині внаслідок кореневого тиску, називають **нижнім кінцевим двигуном**.

Прикладом роботи нижнього кінцевого двигуна служить «плач» рослин – виділення ксилемного соку або пасоки із стебла весною у дерев, на яких ще не розпустилися бруньки, або явище *гуттації* – виділення на кінцях і зубчиках листя краплинної води при високій вологості повітря.

Рушійною силою висхідного току води в провідникових елементах ксилеми є градієнт всисної сили клітин листя і кореня. У відповідь на присмоктуючу дію транспірації вода підіймається вгору проти сил гравітації завдяки силам когезії і адгезії із швидкістю $20 \text{ см}^3 \cdot \text{год}^{-1}$ на 1 см^2 .

Транспірація – це фізіологічний процес випаровування води рослиною. Основним органом транспірації є лист. Випаровування води з поверхні листя або крізь спеціальні утворення – продихи, призводить до збільшення всисної сили клітин листка. Що у свою чергу призводить до посилення поглинання клітинами листка води з ксилеми жилок і пересуванню води по ксилемі з коренів в листя. Так працює **верхній кінцевий двигун**. При чому він може працювати і при повному відключенні нижнього кінцевого двигуна, оскільки для його роботи використовується не метаболічна енергія, а енергія зовнішнього середовища – температура і рух повітря.

Транспірація складається з двох процесів: а) пересування води з листових жилок в поверхневі шари стінок клітин мезофілу; б) випаровування води з клітинних стінок в міжклітинні простори і підпродихові порожнини з подальшою дифузєю в оточуючу атмосферу крізь продихи (продихова транспірація) або випаровування з клітинних стінок епідермісу шляхом кутикулярної

транспірації (її частка складає від 1/10 до 1/2 залежно від віку рослини).

Кількість продихів коливається від 50 до 500 на 1 мм² і хоча їх площа складає всього 0,5 – 2,0% від загальної поверхні листка, випаровування відбувається майже із швидкістю евапорації (випаровування з вільної поверхні).

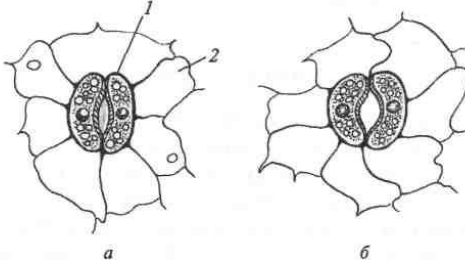


Рис.4. Продиховий апарат:

1— замикаюча клітина ; 2— клітина епідермісу (а, б— різний ступінь відкриття продихів)

Відкриття продихів регулюється декількома механізмами. Рушійною силою, що викликає відкриття продихів, є зміна тургору замикаючих клітин. По мірі того, як замикаюча клітина осмотично поглинає воду, більш тонка і еластична частина її клітинної стінки, віддалена від щілини, розтягується. Оскільки більш товща і менш еластична ділянка стінки навколо щілини, розтягується слабше, замикаючі клітини приймають напівкруглу форму, внаслідок чого продихи розкриваються. Якщо рухи залежать від змін в самих замикаючих клітинах, то вони називаються **гідроактивними** (фотоактивне відкриття - на накопичення сахарів в результаті фотосинтезу або гідроактивне відкриття в результаті підвищення концентрації K⁺ в замикаючих клітинах; гідроактивне закриття у відповідь на зниження тургору в результаті перевищення транспірування над поглинанням, тобто з розвитком водного дефіциту і підвищенням концентрації АБК). Якщо ж рух визначається змінами в клітинах, які оточують продихи, то вони називаються **гідропасивними** (гідропасивне здавлення).

Інтенсивність транспірації – кількість випарованої води за 1 год на одиницю площі або на 1 г сухої речовини (звичайно 15-250 г х м² х ч⁻¹ вдень та 1-20 вночі).

Продуктивність транспірації - кількість грамів сухої речовини, яка утворилась при випаровуванні 1000 г води (в помірному кліматі 1-8 г).

Коефіцієнт транспірації – число грамів води, витраченої при накопиченні 1 г сухих речовин (від 125 до 1000). Отже на синтез речовин свого тіла рослина використовує лише 0,2% води, яку поглинає, інші 99,8% витрачаються на випаровування.

Таким чином, постійний потік води від кореневої системи до надземних частин: 1) транспортує мінеральні речовини; 2) забезпечує нормальне водопостачання і підтримку тургору; 3) є способом захисту від перегріву.

Екологічні групи рослин за відношенням до води

Гідрофіти – це рослини, що живуть у водоймах так, що все тіло або частина його занурені у воду. Вони поглинають воду не стільки за допомогою коренів, а переважно поверхнею тих частин рослини, що занурені у воду, або плавають на її поверхні. Надходження води в цих рослин не лімітоване, і вони майже не мають пристосувань для її ощадливої витрати.

Гігрофіти – своєрідні «земноводні» рослини, що зростають на узбережжях водойм. Унаслідок високої вологості ґрунту затруднення з поглинанням води вони не зазнають. Листи не мають товстої кутикули, мезофіл оснащений добре розвинутою системою міжклітників, продири майже постійно відкриті.

Мезофіти – це рослини місцеіснувань з помірним водопостачанням. До них належать більшість рослин наших лугов і лісів і основна маса культивованих людиною сільськогосподарських рослин. У мезофітів добре розвинена коренева система. У листках чітко виражена стовпчаста і губчаста паренхіма. Процес транспірації регулюється шляхом відкриття і закриття продихів.

Ксерофіти – це рослини сухих місцеіснувань, добре пристосовані до перенесення посух. Ксерофітам у процесі їх життєдіяльності доводиться долати як недостатнє водопостачання, пов'язане з низькою вологістю ґрунту і нечастими опадами, так і підвищену температуру, обумовлену кліматом. Пристосування до дефіциту води спрямовані або на поліпшення водопостачання або на зниження втрат води при транспірації. Перший тип пристосувань виражається в розвитку потужної кореневої системи, на формування якої іноді витрачається 9/10 усієї біомаси тіла і вона здатна проникати на глибину 5-15 м. Другий тип пристосувань пов'язан з

формуванням захисних структур, що знижують транспірацію. У групі ксерофітів виділяють:

- **сукуленти**, які мають м'ясисті стебла або листя, що запасають вологу. Більшість води цитоплазми знаходиться у зв'язаному стані, що разом з високою в'язкістю цитоплазми сповільнює загальні темпи обміну речовин, внаслідок чого сукуленти відрізняються повільністю росту;

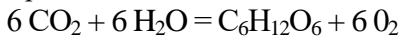
- **евксерофіти** - більшість рослин сухих степів і пустель. Характеризуються зменшенням розмірів листових пластинок, потужним розвитком епідермісу та кутикули та підвищенням в'язкості цитоплазми. Коренева система добре розгалужена, але проникає в ґрунт не глибоко;

- **геміксерофіти** – відрізняються високою транспірацією, низькою здатністю переносити зневоднювання і перегріву, але мають глибоку і потужну кореневу систему, що сягає ґрунтових вод.

1.3 ФІЗІОЛОГІЯ ФОТОСИНТЕЗУ

Пігментний апарат рослин.

Фотосинтез – це процес трансформації енергії квантів світла в енергію хімічних зв'язків органічних речовин. Тобто це процес синтезу органічних сполук (глюкоза) з неорганічних (CO_2 і H_2O) за рахунок поглиненої енергії світла.

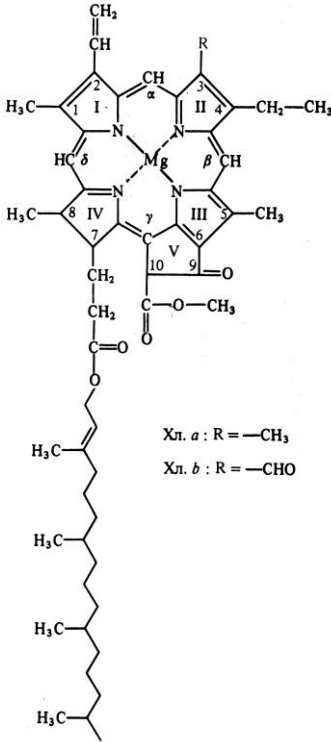


Фотосинтез здійснюють вищі рослини, водорості і деякі бактерії. Він є основним процесом надходження енергії в екосистемі біосфери.

До фотосинтезу здатні лише зелені частини рослини. Найголовніша з них – лист, плоска форма якого добре пристосована до вловлювання сонячного світла. Основну функцію зі здійснення фотосинтезу виконують хлоропласти стовпчастого і губчатого мезофілу (це 1-5 млн клітин на 1 cm^2 поверхні листка), а надходження CO_2 у внутрішні порожнини листка здійснюється крізь продихи.

Пігменти - найважливіший компонент апарату фотосинтезу. Вперше розділені пігменти зеленого листка були в 1903 році М.С.Цветом за допомогою адсорбційної хроматографії.

Пігменти пластид відносяться до трьох класів речовин: хлорофіли, фікобіліни і каротиноїди.



Хлорофіл. Основу молекули хлорофілу, як і гемоглобіну, складає порфіринове кільце. Елементарний склад молекули *хл а* – C₅₅H₇₂O₅N₄Mg і *хл б* – C₅₅H₇₀O₆N₄Mg. Структура була розшифрована німецьким біохіміком Г.Фішером.

Хлорофіл – це складний ефір дікарбонової кислоти хлорофіліна, у якої одна карбоксильна група етерифікована залишком метилового спирту, а інша – залишком одноатомного ненасиченого спирту фітолу.

Порфіринове ядро утворено 4 пірольними кільцями, атоми азоту яких сполучені координаційними зв'язками з атомом магнію, а в цілому структура представляє собою систему чергуючихся кон'югованих подвійних та простих зв'язків с 18 делокалізованими π-електронами.

У вищих рослин та водоростей виявлені *хл а, б, с, д*. При цьому *хл а* є у всіх фотосинтетиків, *хл б* – у вищих рослин, зелених водоростей та евгленових, *хл с* – у бурих та діатомових водоростей, *хл д* – у червоних водоростей, у бактерій – бактеріохлорофіли.

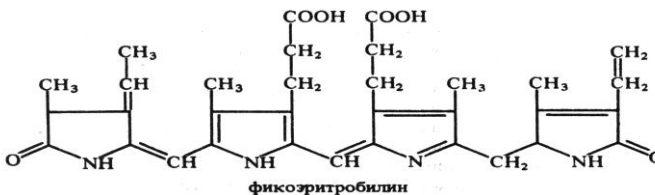
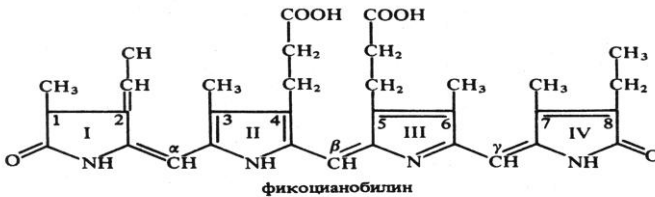
Синтезується хлорофіл в рослинах в хлоропластах з C₅-дікарбонових кислот (наприклад, глутамінової). Хлорофіли добре розчинні в етиловому спирті, бензолі, ацетоні, етиловому ефірі, погано розчинні в петролейному ефірі і нерозчинні у воді.

Розчин хлорофілу *а* має синьо-зелене забарвлення, хлорофілу *б* – жовто-зелене. Максимуми поглинання хлорофілів лежать в червоній і синій частині спектру: 660-663 і 428-430; і 642-644 і 452-455 нм відповідно. Хлорофіли слабо поглинають жовті промені і зовсім не поглинають зелені і інфрачервоні. Поглинання в синьо-фіолетовій частині спектру обумовлено системою кон'югованих одинарних і подвійних зв'язків порфіринового кільця молекули хлорофілу, а в червоній області – присутністю магнію.

У розчинах хлорофілів в полярних розчинниках спостерігається яскраво рубіново-червона *флуоресценція* (люмінісценція) і *фосфоресценція* (тривале випромінювання в інфрачервоній частині спектра). Механізм цих явищ полягає в тому, що електрони пігментів за рахунок енергії світла з основного синглетного енергетичного стану (S_0) на $10^{-13} - 10^{-9}$ с переходять в збуджений синглетний стан (S^*) або на 10^{-4} с - в триплетний (T^*), якщо спостерігається обертання спину. Повернення молекули в основний стан супроводжується випромінюванням кванта світла з більшою довжиною хвилі (правило Стокса), тобто червоного в першому випадку і інфрачервоного в другому.

Якщо ж хлорофіл знаходиться у складі світлопоглинаючого комплексу і закріплений за допомогою фітола в мембрані тілакоїда хлоропласту, то енергія збудженого стану використовується на фотохімічні реакції фотосинтезу.

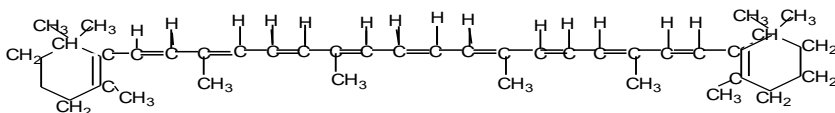
Фікобіліни водоростей за структурою відносяться до групи жовчних пігментів. Це тетрапіроли з відкритим ланцюгом, мають систему кон'югованих подвійних і одинарних зв'язків, зазвичай пов'язані з глобуліновими білками. Розрізняють: 1) фікоеретрини-червоні з максимумами поглинання 498-568 нм; 2) фікоціаніни – блакитно-сині, 585-630 нм і 3) алофікоціаніни - сині, 585-650 нм.



Значення фікобілінів – виконують роль додаткових пігментів, оскільки максимумами їх поглинання лежать в жовтогарячій, жовтій і зеленій частинах спектру. Значення цього проміння зростає з глибиною, тому що вода має здатність поглинати в першу чергу довгохвильове (червоне) проміння.

Каротиноїди – жиророзчинні пігменти жовтого, жовтогарячого, червоного забарвлення – присутні в хлоропластах всіх рослин. До них відносять 1) жовтогарячі і червоні каротини ($C_{40}H_{56}$); 2) жовті ксантофіли ($C_{40}H_{56}O_2$ і $C_{40}H_{56}O_4$). Каротини і ксантофіли добре розчинні в хлороформі, бензолі, ацетоні. Каротини легко розчинні в петролейному і діетиловому ефірі, але майже не розчинні в метанолі і етанолі. Ксантофіли добре розчинні в спиртах і значно гірше в петролейному ефірі.

Всі каротиноїди – полієнові сполуки, що складаються з восьми залишків ізопрена (C_5H_8), які утворюють ланцюг кон'югованих подвійних зв'язків за звичай з циклами на кінцях.



До цієї групи пігментів відносять лютеїн, зеаксантин кукурудзи, віолаксантин і фукоксантин бурих водоростей. Синтезуються каротиноїди з ацетил-СоА через мевалонову кислоту.

Спектри поглинання каротиноїдів характеризуються двома смугами у фіолетово-синій і синій області від 400 до 500 нм і визначаються системою кон'югованих подвійних зв'язків.

Каротиноїди – обов'язкові компоненти пігментних систем всіх фотосинтезуючих організмів. Основні функції: 1) участь у якості додаткових пігментів при поглинанні світла; 2) захист молекул хлорофілів від необоротного фотоокислення.

Фотосистеми

Вперше ідею про те, що в хлоропластах існує як мінімум дві пігментні системи виказав Р.Емерсон в 1957. Виявилось, що сумарний ефект (квантовий вихід) фотосинтезу був вищим при освітленні хлорели одночасно короткохвильовим (650 нм) і довгохвильовим (700 нм) світлом – *ефект посилення Емерсона*.

Пізніше вдалося виділити і вивчити комплекси **фотосистеми I** і **фотосистеми II** (ФС I, ФС II).

Кожна ФС складається з антенного або світолозбираючого комплексу (СЗК) з 200-400 молекул пігментів і реакційного центру.

До складу ФС I як реакційний центр входить димер хлорофілу *a* P₇₀₀, а антенний комплекс – це хромопротеїни, що містять 110 молекул хлорофілів *a* з максимумами поглинання 680-695 нм, 80-100 молекул хлорофілу *b* і β -каротин.

До складу ФС II як реакційний центр входить хлорофіл *a* P₆₈₀, а антенний комплекс – це хромопротеїни, що містять 40 молекул хлорофілів *a* з максимумами поглинання 670-683 нм, 30 молекул хлорофілу *b* і β -каротин.

Світлова стадія фотосинтезу. Фотофосфорилування

На світловій фазі фотосинтезу відбувається поглинання світла молекулами пігментів і трансформація цієї енергії в хімічну енергію АТФ і відновленої NADPH⁺. Всі ці процеси здійснюються у фотохімічно активних мембранах хлоропластів і є складною системою фотофізичних і фотохімічних реакцій.

Фотофізичний етап. Роль пігментних антенних комплексів полягає в тому, щоб збирати і передавати енергію квантів світла, яку кожна молекула пігменту поглинає не частіше одного разу за 0,1с, на молекули реакційних центрів, підтримуючи його таким чином весь час у збудженому стані, «без простою». Передача енергії відбувається за принципом індуктивного резонансу, коли електричне поле навколо збудженої молекули з певною частотою коливань індукує осциляцію диполя (електрон – ядро) сусідньої (відстань не більше 10 нм) молекули і перехід її електрону в збуджений стан.

Таким чином, в антенних комплексах перенесення енергії здійснюється в ряду: каротин (400-550 нм) - хлорофіл *a* (650нм) - хлорофіл *b* (660-675 нм) . P₆₈₀. Швидкість резонансного перенесення енергії від молекули до молекули $10^{-10} - 10^{-9}$ с.

Міграція енергії до реакційного центру завершує фотофізичний етап фотосинтезу, в результаті якого енергія квантів світла трансформується в енергію збудженого стану електронів молекул реакційних центрів.

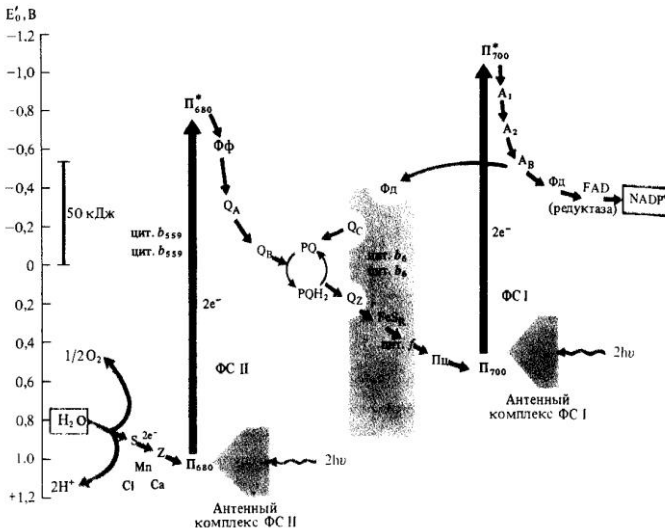
Фотохімічний етап. Молекули пігментів реакційних центрів здатні до первинного фотохімічного розділення зарядів і це пов'язано з транспортом електронів по електронтранспортному ланцюгу тілакоїдної мембрани.

В реакційному центрі ФСII первинним донором електронів служить P_{680} , а первинним акцептором – білок феофетин (Фф). В реакційному центрі ФСI – донор – P_{700} , акцептор – мономерна форма хлорофілу a_{695} (A_1). Вторинними акцепторами є: в ФС I – залізосіркові білки A_2 і A_B та ферредоксин (Фд); в ФС II – пластохінони (Q_A , Q_B і PQ).

Нециклічний і циклічний транспорт електронів (Z-схема).

Вперше принцип Z-схеми послідовних реакцій транспорту електронів був розроблений Р.Хілом і Ф.Бендалом в 1960 році і є загально визнаним.

У ФС II димер P_{680} , поглинувши енергію 2 квантів переходить в збуджений стан і віддає 2 електрони Фф. Від Фф електрони передаються на пластохінони Q_A , Q_B , потім на пул ліпідорозчинних молекул PQ , які переносять електрони і протони крізь ліпідну фазу мембрани на залізосірковий білок Ріске FeS_R і цитохром f (гемопротейн) цитохромного комплексу b_6-f , відновлюючи білок



пластоцианін, який містить Cu (Pc).

Вакантні місця («дірки») в P_{680} заповнюються двома електронами з переносника електронів Z , що містить марганець, який у свою чергу відновлюється за участю системи S . Окислений білковий комплекс S зв'язує воду (фотоліз) і відновлюється за рахунок електронів води. Для здійснення цих реакцій в білковому

комплексі S необхідні Mn і Cl. Крім електронів при фотолізі води утворюються протони H^+ , які накопичуються у тілакоїдному просторі і вивільняється молекулярний кисень, який виділяється в атмосферу, збагачуючи її на цей газ.

При збудженні P_{700} в реакційному центрі ФСІ 2 електрона захоплюються мономірною формою хлорофілу *a* (A_1) і передаються послідовно на A_2 , A_v і Фд, з якого електрони за допомогою NADP-оксидоредуктази (з FAD у якості кофактору) йдуть на відновлення $NADP^+$.

На вакантні місця в P_{700} переходять електрони з Пц і нециклічний ланцюг перенесення електронів таким чином замикається.

Разом з нециклічним в мембранах хлоропластів функціонує циклічний транспорт електронів, який включає тільки ФСІ і комплекс цитохромів *b₆f*. В цьому випадку $NADP^+$ не відновлюється і енергія, що вивільняється, використовується лише для фосфорилування ADP.

Фотофосфорилування.

Енергія, що вивільняється при транспорті електронів від P_{680} ($E_0=-0,8В$) до P_{700} ($E_0=+0,4В$), складає >50 кДж та використовується для синтезу АТФ з ADP і фосфору неорганічного.

Механізм фотофосфорилування, пов'язаного з діяльністю електротранспортного ланцюга, пояснює хеміосмотична теорія П.Мітчелла. Сутність теорії полягає в наступному. Ланцюг переносників електронів і протонів, працюючий відповідно до окислювально-відновного градієнта, перешнуровує мембрану таким чином, що трансмембранне перенесення електронів і протонів H^+ в одну сторону сполучається з перенесенням у зворотний бік тільки електронів. В результаті функціонування такого механізму (H^+ -помпи) по одну сторону мембрани накопичується надлишок H^+ і виникає електрохімічний (тобто електричний і концентраційний) градієнт іонів H^+ , який служить формою запасання енергії. Зворотний пасивний виток протонів H^+ крізь протонний канал H^+ -АТФ-ази супроводжується утворенням високоенергетичного зв'язку АТФ.

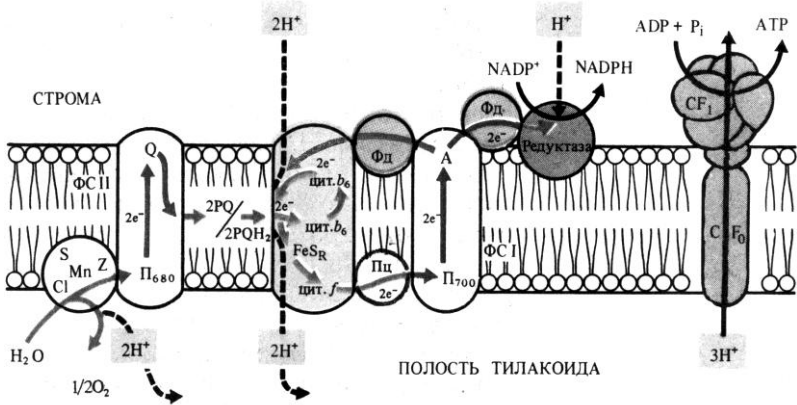


Рис. 6. Локалізація електрон- і протонтранспортних реакцій на тілакоїдній мембрані хлоропласту

В результаті фотохімічних реакцій в хлоропластах створюється необхідний рівень АТФ і NADPHH^+ , які необхідні для функціонування темної стадії фотосинтезу, де CO_2 відновлюється до вуглеводу.

Темнова стадія фотосинтезу. Цикл Кальвіна. С4-путь. САМ-метаболізм.

Існують різні шляхи відновлення CO_2 .

1) C_3 -фотосинтез або цикл Кальвіна.

Цей спосіб асиміляції властивий всім рослинам і був вперше описаний американським біохіміком М.Кальвіном в 1956 р. За допомогою міченого $^{14}\text{CO}_2$ вдалося знайти, що первинним стійким продуктом фіксації вуглекислого газу є C_3 – сполука - фосфогліциринова кислота (ФГК). Це й дало назву шляху. Первинним акцептором CO_2 є рибулозо-1,5-біфосфат (РБФ). Весь процес складається з трьох етапів:

-**Карбоксилювання.** Молекула рибулозо-5-фосфата фосфорилується за участю АТФ, а до утвореного РДФ за допомогою РДФ-карбоксилази приєднується CO_2 , що поступив в мезофіл крізь продиhi. Одержаний продукт тут же розпадається на дві тріози : дві молекули 3-ФГК.

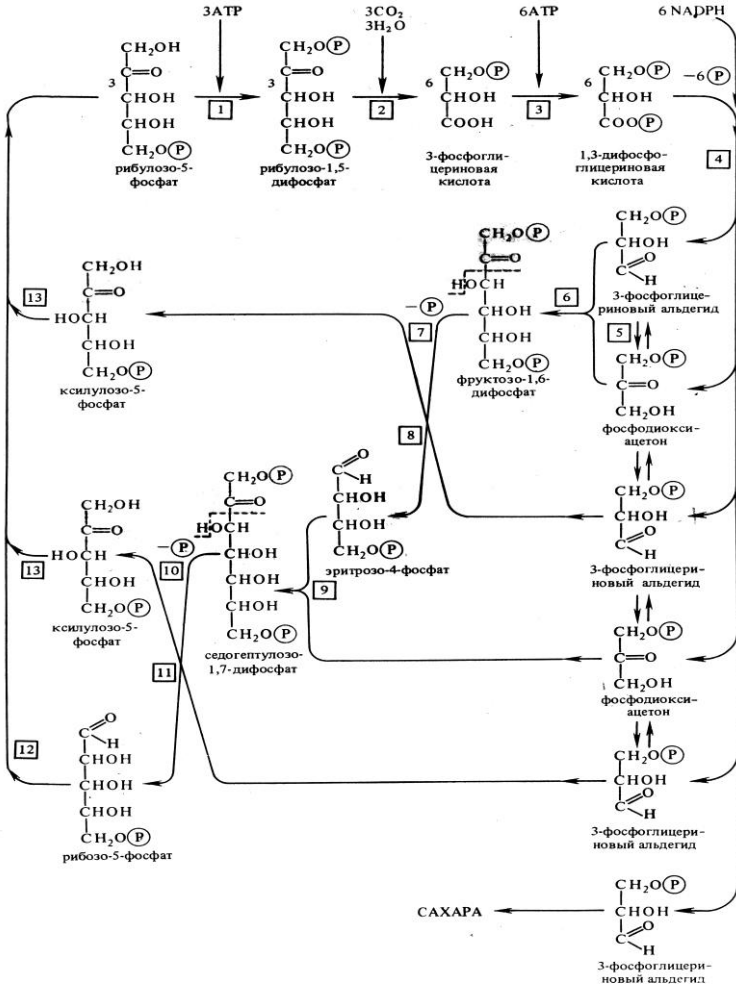


Рис.7. Цикл Кальвіна (C₃-шлях фотосинтезу).

1 – фосфорибулокіназа, 2 – рибулозодіфосфаткарбоксілаза, 3 – 3-фосфогліцераткіназа, 4 – тріозофосфатдегідрогеназа, 5 – тріозофосфатізомераза, 6 – альдолаза, 7 – фосфатаза, 8 – транскетолаза, 9 – альдолаза, 10 – фосфатаза, 11 – транскетолаза, 12 – рибузофосфатізомераза, 13 – фосфокетопентопімераза

-*Фаза відновлення.* 3-ФГК відновлюється до 3-ФГА (альдегіду) в два етапи: спочатку відбувається фосфорилювання 3-ФГК за допомогою АТР до 1,3-ФГК, а потім її відновлення до 1,3-ФГА за допомогою $\text{NADPH}\cdot\text{H}^+$ і дегідрогенази фосфоглицеринового альдегіду.

-*Фаза регенерації* первинного акцептора CO_2 і синтезу кінцевого продукту фотосинтезу. При фіксації 3 молекул CO_2 з тих, шести 3-ФГА, що утворилися, п'ять використовуються для регенерації рибулозо-5-фосфата, а один йде на синтез глюкози. Регенерація здійснюється за допомогою ферментів ізомераз, транскетолаз і альдолаз крізь проміжні C_4 , C_6 , C_7 -сполуки.

З невикористаної шостої молекули 3-ФГА, що залишилася, при повторенні циклу синтезується фруктозо-1,6-діфосфат, з якого можуть утворюватися глюкоза, сахароза і крохмаль.

2) **C_4 -шлях фотосинтезу (Цикл Хетча і Слека).**

До групи рослин з C_4 -шляхом фотосинтезу відносяться цукровий очерет, кукурудза, сорго і ін. Листя цих рослин містить два різні типи хлоропластів: хлоропласти звичайного вигляду – в клітинах мезофілу і велику кількість крупних хлоропластів в клітинах, оточуючих провідні пучки (обкладка).

CO_2 потрапляє в цитоплазму клітин мезофілу, де за участю ФЕП-карбоксилази вступає в реакцію з фосфоенолпіруватом (ФЕП), утворюючи шавелевооцтову кислоту (оксалоацетат). Потім вже в хлоропластах оксалоацетат відновлюється до яблучної кислоти (малата) за рахунок $\text{NADPH}\cdot\text{H}^+$, що утворюється в ході світлової стадії фотосинтезу. Потім малат переноситься в хлоропласти клітин обкладки судинного пучка, де він декарбоксилується малатдегідрогеназою декарбоксилуючою до пірувата та CO_2 . CO_2 вступає в цикл Кальвіна, а піруват повертається в хлоропласти клітин мезофілу.

Така компартменталізація процесу фіксації і використання CO_2 дозволяє рослинам з C_4 -метаболізмом здійснювати фотосинтез навіть при закритих продихах (в посушливі або засолені умови), оскільки хлоропласти клітин обкладки використовують як донор CO_2 малат, що утворився раніше. C_4 -рослини можуть також використовувати CO_2 , що виникає при фотодиханні.

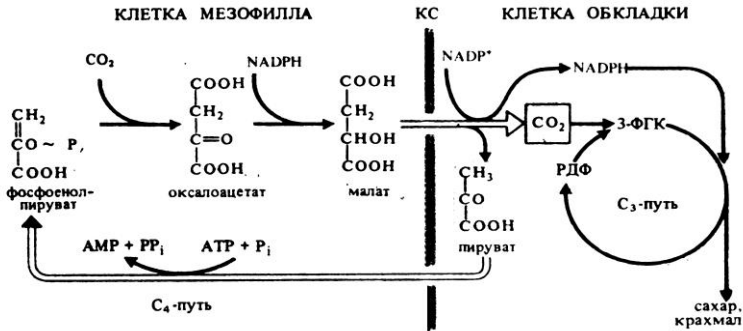


Рис.8. Цикл Хетча і Слека (C₄-шлях фотосинтезу). КС – клітинна стінка .

3) САМ-метаболізм (за типом толстянкових)

У сукулентів спостерігається добовий цикл метаболізму C₄-кислот з утворенням яблучної кислоти вночі. Цей тип фотосинтезу називають САМ-метаболізм (crassulacean acid metabolism). Продихи цих рослин вдень за звичай закриті, що запобігає втраті води, і відкриваються вночі. CO₂ поступає в листя, де взаємодіє з ФЕП, утворюючи шавелевооцтову кислоту (оксалоацетат), яка відновлюється до яблучної кислоти. Вона накопичується у вакуолях клітин листка, що призводить до підкислення клітинного соку в нічний час.

Вдень в умовах високої температури, коли продихи закриті, малат транспортується з вакуолей в цитоплазму і там декарбоксилюється за участю малатдегідрогенази декарбоксилюючої (малік-ензима) з утворенням CO₂ і пірувату. CO₂ поступає в хлоропласти і включається в них в цикл Кальвіна, беручи участь в синтезі вуглеводів.

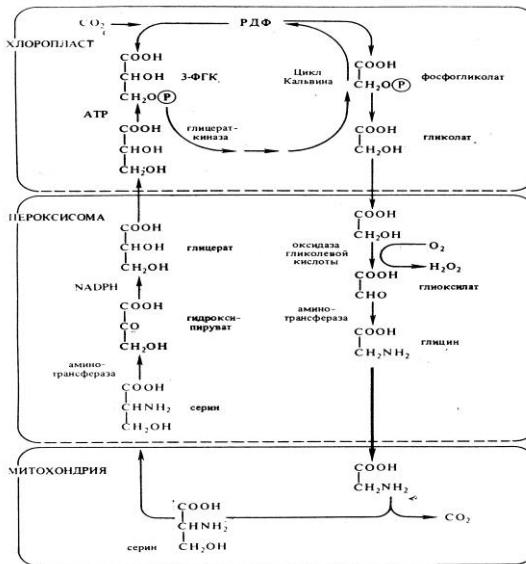
Фотодихання

Фотодихання – це процес вивільнення CO₂ і поглинання O₂, що активується світлом, тобто процес, зворотній фотосинтезу. Цей процес посилюється при низькому вмісті CO₂ і високих концентраціях O₂ або при підвищенні температури. В цих умовах РДФ-карбоксилаза в хлоропластах може функціонувати як оксигеназа, яка каталізує окислювальне розщеплення рибулозо-1,5-діфосфата на 3-ФГК і 2-фосфогліколеву кислоту, яка дефосфорилується в гліколеву кислоту.

Гліколат з хлоропластів поступає в пероксисому і там окислюється до гліоксилата. Перекис водню, що при цьому утворюється, усувається каталазою. Гліоксилат амінується, перетворюючись на гліцин і транспортується в мітохондрію.

В мітохондрії з двох молекул гліцину утворюється серин і вивільняється CO_2 . Серин може знову поступати в пероксисому, де трансамінується з піруватом. Утворений гідроксіпіруват відновлюється до гліцерата, який може знову поступати в хлоропласти і включатися в цикл Кальвіна.

У C_4 -рослин CO_2 , що вивільняється при фотодиханні,



перехоплюється в клітинах мезофілу, де з нього утворюються оксалоацетат і малат.

Екологія фотосинтезу

Фотосинтез здійснюється в напівавтономних органелах – хлоропластах. Проте він значною мірою контролюється іншими процесами, що відбуваються в рослині, і факторами зовнішнього середовища.

Відтік асимілянтів. Накопичення фотоасимілянтів в хлоропластах і в навколопластидному просторі призводить до інгібування ферментів, що беруть участь у фотосинтезі.

Вік листа і рослини. В ході росту листа інтенсивність фотосинтезу збільшується. Після закінчення росту листа вона поступово знижується. У багатьох однорічних рослин інтенсивність фотосинтезу сягає максимуму у фазі бутонізації і цвітіння, а потім знижується.

Світло. Є нижній поріг освітленості, при якому рослини починають фотосинтезувати. Потім залежність інтенсивності фотосинтезу від освітленості має логарифмічний характер з подальшим виходом на плато. Кут нахилу кривої залежності інтенсивності фотосинтезу від освітленості залежить від впливу інших чинників. Так, у світлолюбних рослин вона виходить на плато при значно більш високій освітленості, ніж у тіньовитривалих рослин. Рівень освітлення, при якому поглинання CO_2 в ході фотосинтезу дорівнює виділенню CO_2 в процесі дихання, називається *компенсаційним пунктом*.

Важливим є і спектральний склад світла. При освітленні червоним світлом утворюються переважно вуглеводи, синім - аміно- і органічні кислоти.

Температура. При низькій освітленості фотосинтез йде з однаковою швидкістю при 15 і 25°C. Це пояснюється тим, що при низькій освітленості інтенсивність фотосинтезу залежить від швидкості світлових реакцій. При високій освітленості інтенсивність фотосинтезу лімітується швидкістю темнових реакцій і Q_{10} приблизно дорівнює 2. Для більшості рослин C_3 -типу оптимальна температура 20-25°C, для рослин C_4 -типу - 25-40°C. При температурі вище за оптимальну інтенсивність фотосинтезу знижується через інактивацію ферментів хлоропластів і закриття продихових щілин.

Вміст CO_2 в повітрі. Підвищення вмісту CO_2 з 0,03 % до 0,3 % викликає збільшення інтенсивності фотосинтезу. Подальше зростання концентрації CO_2 до 1 % не позначається на фотосинтезі, але більш високий рівень CO_2 в повітрі призводить до депресії фотосинтезу. Високі концентрації CO_2 особливо несприятливі при високому рівні освітленості, оскільки відбувається інгібування темнових реакцій. Вплив вмісту вуглекислого газу на фотосинтез залежить від виду рослини.

Водозабезпечення. При значному водному дефіциті інтенсивність фотосинтезу знижується через закриття продихів, що зменшує надходження CO_2 в листя, знижує транспірацію і

приводить до підвищення температури листка. Крім того, зневоднення змінює конформацію і, отже, активність ферментів.

Вміст кисню в повітрі, в середньому, дорівнює 21 %. Підвищення концентрації або відсутність кисню для фотосинтезу є несприятливим. Кисень знижує активність рибулозодіфосфаткарбоксилази.

Мінеральне живлення. Виключення будь-якого елемента мінерального живлення негативно позначається на фотосинтезі. Особливо важливі такі елементи як фосфор, магній, залізо, марганець, мідь, калій і азот. На всіх етапах фотосинтезу беруть участь фосфорильовані сполуки. Калій активує процеси фосфорилування і бере участь у відкритті продихів. Магній входить до складу хлорофілів, активує реакції карбоксилювання і відновлення НАДР. Залізо необхідне для синтезу хлорофілів. Марганець бере участь у фотолізі води. Мідь входить до складу пластоціаніну. Азот необхідний для формування хлоропластів і утворення пігментів.

Значення фотосинтезуючих організмів для біосфери

Виділяють п'ять основних аспектів планетарної ролі фотосинтезуючих організмів.

Накопичення органічної маси. В процесі фотосинтезу наземні рослини утворюють до 170 млрд. тонн, а рослини світового океану – до 70 млрд. тон біомаси на рік в перерахунку на суху речовину, що використовується гетеротрофними організмами.

Забезпечення постійного вмісту CO₂ в повітрі. Зв'язування CO₂ в ході фотосинтезу значною мірою компенсує його виділення в результаті інших процесів (дихання, бродіння, діяльність вулканів, виробнича діяльність людства).

Перешкода розвитку парникового ефекту. Частина сонячного світлу відбивається від поверхні Землі у вигляді теплого інфрачервоного випромінювання. CO₂ поглинає інфрачервоне випромінювання і тим самим зберігає тепло на Землі. Підвищення вмісту CO₂ в атмосфері сприяє збільшенню температури, тобто створює парниковий ефект. Це призводить до затоплення прибережних зон через підняття рівня світового океану в результаті танення льодовиків в горах і на полюсах. Проте високий вміст CO₂ в повітрі активує фотосинтез і, отже, концентрація CO₂ в повітрі знову зменшується.

Накопичення кисню в атмосфері. Спочатку в атмосфері Землі кисню було дуже мало. Зараз його вміст складає 21 % за об'ємом повітря. В основному, цей кисень є продуктом фотосинтезу. Щорічно рослини і інші

фотосинтезуючі організми поставляють в атмосферу приблизно 120 млрд. тонн кисню.

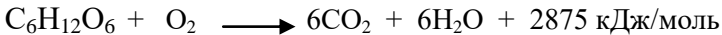
Озоновий екран. Озон (O_3) утворюється в результаті фотодисоціації молекул кисню під дією сонячної радіації на висоті близько 25 км. Озон затримує значну частину ультрафіолетового світла, згубного для всього живого.

1.4 ФІЗІОЛОГІЯ ДИХАННЯ РОСЛИН

Вуглеводи і інші органічні сполуки, що утворюються в ході фотосинтеза, використовуються клітинами рослинного організму як поживні речовини. На клітинному рівні цей процес називається **диханням**.

Клітинне дихання – це окислювальний, за участю O_2 розпад органічних поживних речовин, що супроводжується утворенням хімічно активних метаболітів і вивільненням енергії, які використовуються клітинами для процесів життєдіяльності.

Сумарне рівняння дихання:



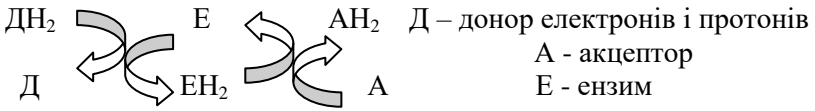
Значення дихання не обмежується тим, що цей процес поставляє енергію. Дихання, подібно до фотосинтезу, складний окислювально-відновний процес, що йде через ряд етапів. На його проміжних стадіях утворюються органічні сполуки (органічні кислоти і пентози), які потім використовуються в різних метаболічних реакціях. Крім того, вода, що утворюється при диханні, в крайніх умовах зневоднення може бути використана рослиною і захистити організм від загибелі.

Таким чином, дихання – центральний метаболічний процес, що переплітається численними зв'язками з іншими процесами обміну.

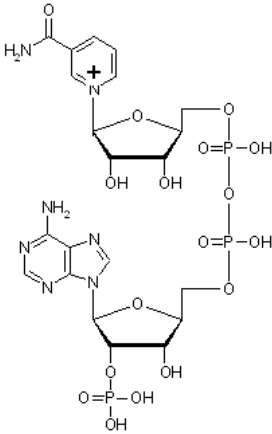
Ферменти дихання

З хімічної точки зору дихання – це повільне окислення, пов'язане з відняттям від субстрата електронів і протонів, а кисень відіграє роль їх кінцевого акцептора, що відрізняє процес дихання від бродіння (анаеробний процес).

Окислення дихального субстрата здійснюється за участю ферментів **оксидоредуктаз** (I клас):



Існує 3 групи оксидоредуктаз:



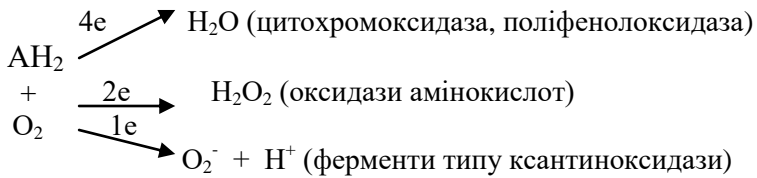
1. Анаеробні дегідрогенази (передають електрони різним акцепторам, але не кисню). Як кофермент мають NAD^+ , NADP^+ . Наприклад: лактатдегідрогеназа, малатдегідрогеназа.

2. Аеробні дегідрогенази (передають енергію різним акцепторам, у тому числі і кисню). Як простетичну групу містять рибофлавін (вітамін B_2). Розрізняють два коферменти цієї групи: FMN або жовтий дихальний фермент Варбурга і FAD. Донорами електронів для аеробної дегідрогенази можуть бути анаеробні дегідрогенази, а акцептором – хінони,

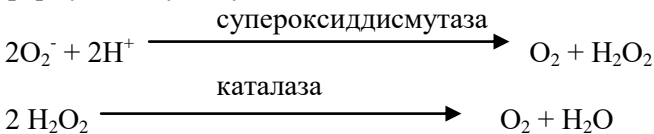
цитохроми, кисень.

Наприклад: сукцинатдегідрогеназа.

3. Оксидази (передають електрони лише кисню). При цьому утворюються вода, перекис водню і супероксидний аніон кисню – O_2^-



H_2O_2 і O_2^- дуже токсичні, тому в клітинах швидко трансформуються у воду і кисень:



Серед оксидаз дуже значну роль відіграють залізовмісні ферменти і переносники, які відносяться до цитохромної системи. До неї входять цитохроми і цитохромоксидаза. Саме вони передають електрони від флавопротеїнів на кисень.

Всі компоненти цитохромної системи містять залізопорфіринову простетичну групу; при перенесенні електронів залізо зворотньо відновлюється і окислюється, набуваючи або віддаючи електрони і змінюючи таким чином свою ступінь окислення.

Інші рослинні оксидази (поліфенолоксидаза, аскорбатоксидаза) є такими, що містять мідь та мають немітохондріальну локалізацію (окисляють відповідно феноли і аскорбінову кислоту).

До оксидаз відносять також пероксидазу (фермент, який використовує перекис водню як окислювач) і каталазу (розщеплює перекис водню на воду і кисень). Простетичною групою каталази і пероксидази служить гемінова групування.

Субстрати дихання

В першу чергу рослини використовують як дихальний матеріал вуглеводи. При цьому *дихальний коефіцієнт* (молярне відношення CO_2 , що виділилося в процесі дихання, до поглиненого за цей же проміжок часу O_2) дорівнює одиниці ($\frac{6 \text{ CO}_2}{6 \text{ O}_2} = 1$).

При нестачі вуглеводів можуть бути використані і інші субстрати. Особливо яскраве це проявляється на проростках, що розвиваються з насіння, яке у якості запасних поживних речовин містить білки або жири. Оскільки ці сполуки в порівнянні з вуглеводами є більш відновленими, для їх окислення потрібно більше кисню і дихальний коефіцієнт стає менше одиниці. При цьому жири заздалегідь розщеплюються до гліцерину і жирних кислот, які можуть бути перетворені на вуглеводи через гліоксилатний цикл. Використанню ж білків у якості субстрату дихання передують їх розщеплення до амінокислот.

Шляхи дихального обміну

Існує два основні шляхи перетворення дихального субстрата або окислення вуглеводів:

1. *Дихотомічний*: гліколіз + цикл Кребса;
2. *Аптомічний*: пентозофосфатний шлях.

Відносна роль цих шляхів дихання може мінятися залежно від типу рослин, віку, фази розвитку, а також залежно від умов зовнішнього середовища (наприклад, дихання здійснюється в діапазоні температур $-50\dots+50^{\circ}\text{C}$).

Розглянемо обидва шляхи:

Гліколіз – процес анаеробного розпаду глюкози, що йде із вивільненням енергії, кінцевим продуктом якого є пірвіноградна кислота (ПВК).

Реакції гліколізу протікають в розчинній частині цитоплазми (цитозолі), де гліколітичні ферменти організовані в мультиензимні комплекси за участю актинових філаментів цитоскелету, і в хлоропластах.

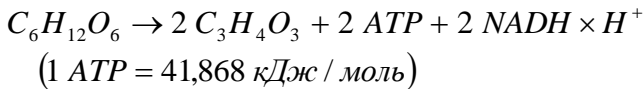
Ланцюг реакцій, що становлять шлях гліколізу можна розбити на 3 етапи:

1. Підготовчий – фосфорилування гексози і її розщеплення на 2 фосфотріози (витрачається 2 АТФ).

2. Перше субстратне фосфорилування (синтез 2 АТФ за рахунок окислення 2 молекул фосфогліцеринового альдегіду (ФГА) до 2 молекул фосфогліцеринової кислоти (ФГК), при цьому також утворюється 2 $\text{NADH} \times \text{H}^+$).

3. Друге субстратне фосфорилування (синтез 2 АТФ за рахунок окислення 2 молекул ФГК до ПВК).

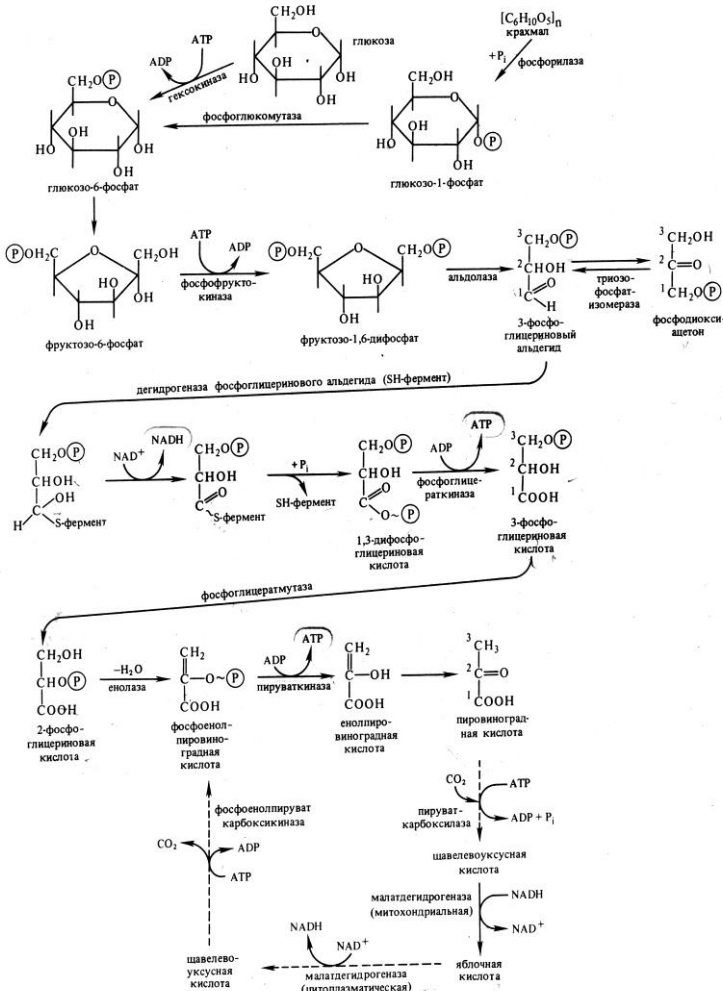
Таким чином, сумарне рівняння гліколізу виглядає:



Функції гліколізу в клітині:

1. Зв'язок між дихальними субстратами і циклом Кребса.
2. Джерело АТФ і $\text{NADH} \times \text{H}^+$.
3. Деякі інтермедіати використовуються для синтетичних процесів в клітині (наприклад, ФЕП необхідна для утворення фенольних сполук і лігніну).

4. У хлоропластах запасений крохмаль метаболізується в тріози, які потім транспортуються з нього.



Цикл Кребса. В анаэробних умовах ПВК піддається різним типам бродіння. У присутності ж достатньої кількості кисню піруват повністю окислюється до вуглекислого газу і води в циклі Кребса. Всі компоненти цього процесу локалізовані в матриксі або у внутрішній мембрані мітохондрій.

Першим етапом окислювального розщеплення ПВК є процес утворення активного ацетилу в ході окислювального декарбоксилювання за участю піруватдегідрогеназного мультиферментного комплексу (3 ферменти і 5 коферментів).

В результаті утворюється ацетил- коензим А:

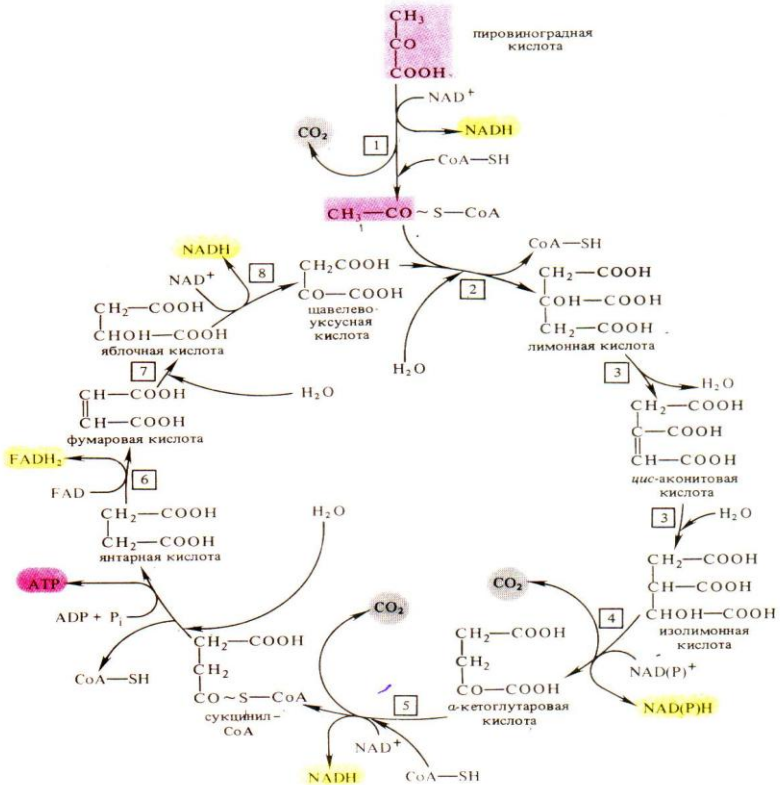
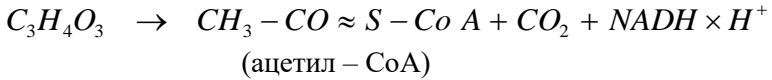
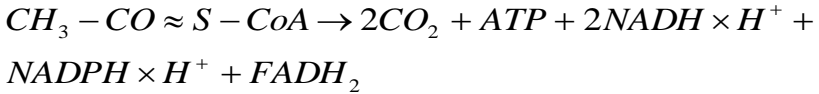


Рис. 9. Цикл Кребса (цикл ді- і трикарбонових кислот).

1 – мультиензимний комплекс окислювального декарбоксилювання пірувіноградної кислоти, 2 – цитратсинтаза, 3 – аконітатгідратаза, 4 – ізоцитратдегідрогеназа, 5 – мультиензимний комплекс окислювального декарбоксилювання α-кетоглутарової кислоти, 6 – сукцинатдегідрогеназа, 7 – фумаратгідратаза, 8 – малатдегідрогеназа.

Подальше окислення ацетил-СоА здійснюється в ході циклічного процесу (циклу Кребса), починаючи зі взаємодії з щавлевооцетовою кислотою (ЩОК).

В результаті одного обороту циклу:



Сумарне рівняння аеробного окислення:



Сумарне рівняння гліколізу і циклу Кребса:

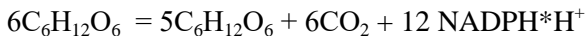


Пентозофосфатний шлях окислення (ПФШ, пентозний шунт). Окислення глюкози за цим типом пов'язане з відщепленням від глюкози першого атома вуглецю у вигляді CO_2 .

Протікає цей процес в розчинній частині цитоплазми клітин і в хлоропластах. ПФШ дихання особливо активний в тих клітинах і тканинах рослин, в яких інтенсивно йдуть синтетичні процеси, такі, як синтез ліпідних компонентів мембран, нуклеїнових кислот, клітинних стінок, фенольних сполук.

У ПФШ виділяють 2 етапи: 1) окислення глюкози до рибулозо-5-фосфата з утворенням $2 NADPH \times H^+$; 2) рекомбінація вуглеводів для регенерації вихідного субстрата за участю ферментів транскетолаз, трансальдолаз та ізомераз. $6C_5 = 5C_6$

Сумарне рівняння ПФШ виглядає таким чином:



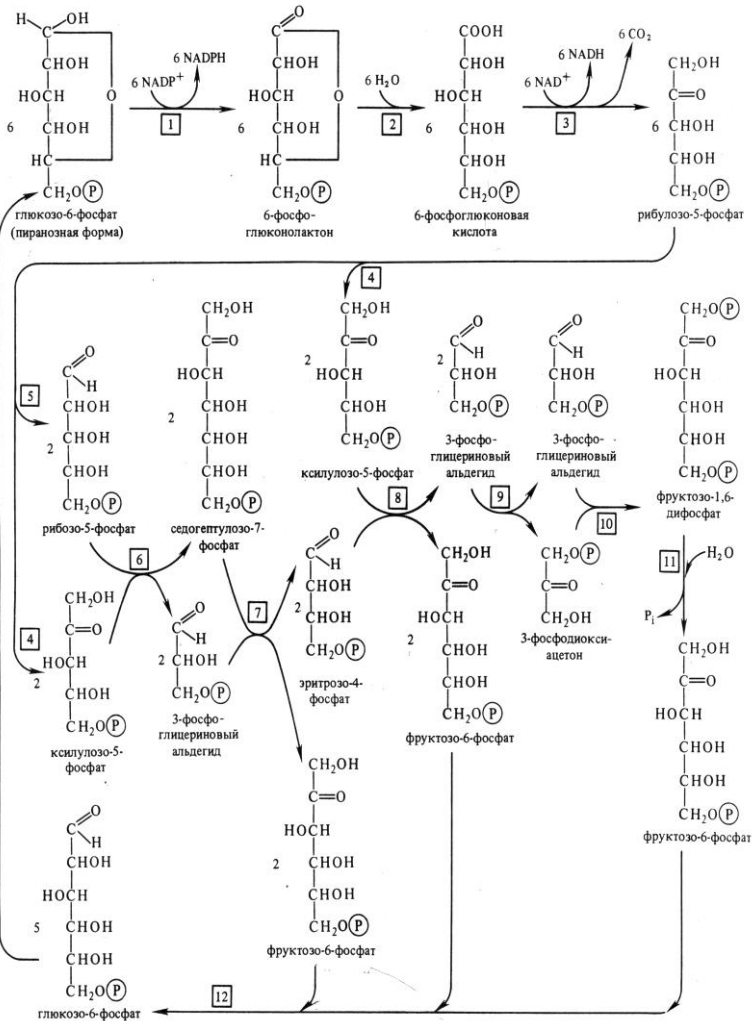
Основне значення ПФШ не енергетичне, а пластичне:

1 - $NADPH \times H^+$, що утворюється не в мітохондріях, а в цитоплазмі, використовується головним чином в різних синтетичних процесах (оскільки на відміну від NAD^+ , який присутній в клітинах в основному в стійкішій окисненій формі, $NADPH \times H^+$ є стабільною сполукою у відновленій формі).

2 - В ході ПФШ синтезуються пентози, що входять до складу нуклеїнових кислот і нуклеотидів (АТР, ГТР, УТР, NAD, FAD, коензим А також є нуклеотидами, до складу яких входить рибоза).

3 – Вуглеводи $C_3 - C_7$ необхідні для синтезу різних речовин. Наприклад, з еритрози синтезується шикимова кислота – попередник багатьох ароматичних сполук, таких як амінокислоти, вітаміни, дубильні і ростові речовини, лігнін клітинних стінок та ін.

4 – Компоненти ПФШ беруть участь в темновій фіксації CO_2 . Тільки 2 з 15 реакцій циклу Кальвіна специфічні для фотосинтезу, інші беруть участь в ПФШ.

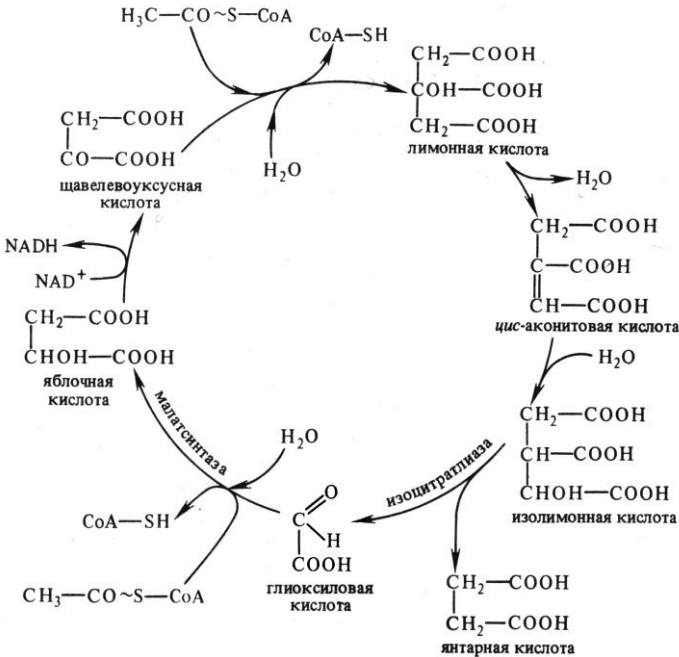


5 – Тріози C_3 з ПФШ можуть перетворюватися в 3-ФГК і брати участь в гліколізі.

Активність ПФШ в нормі у загальному дихальному обміні складає 10-40%. Активність збільшується за несприятливих умов: під час посухи, калійному голодуванні, інфекції, затінюванні, засоленні, старінні.

Глюксілатний цикл (у тваринних клітинах відсутній). Можна розглядати як модифікацію циклу Кребса. Він активно функціонує в проростаючому насінні олійних рослин, де запасні жири перетворюються в вуглеводи (глюконеогенез). Локалізований цей цикл не в мітохондріях, а в спеціалізованих мікротельцях – **глюксісомах**.

На відміну від циклу Кребса, в кожному обороті бере участь не одна, а дві молекули ацетил-СоА (утворюються при β -окисленні жирних кислот) і використовуються для синтезу бурштинової кислоти, яка виходить з глюксісом, перетворюється на ЩОК і бере участь в глюконеогенезі (оберненому гліколізі).



Дихальний електронтранспортний ланцюг і окислювальне фосфорилювання.

Цикл Кребса, гліоксилатний і ПФШ функціонують тільки в умовах достатньої кількості O_2 . В той же час O_2 безпосередньо не бере участь в реакціях цих циклів. Він необхідний для завершального етапу дихального процесу, пов'язаного з окисненням накопичених відновлених коферментів $NADH \cdot H^+$ і $FADH_2$ у дихальному електронтранспортному ланцюзі (ЕТЛ) мітохондрій. З перенесенням електронів по ЕТЛ пов'язаний і синтез АТФ.

Дихальний ЕТЛ, локалізований на внутрішній мембрані мітохондрій складається з чотирьох мультиензимних комплексів, до складу яких входять (за ступенем збільшення окислювально-відновного потенціалу):

FMN – залізосірчані білки *FeS* – убіхінон *Q* – цитохроми (*b₅₅₆*, *b₅₆₀*, *c₁*, *c*, *a*, *a₃*) - *O₂*.

При цьому електрони від $NADH \cdot H^+$ поступають на *FMN*, а від $FADH_2$ – безпосередньо на убіхінон.

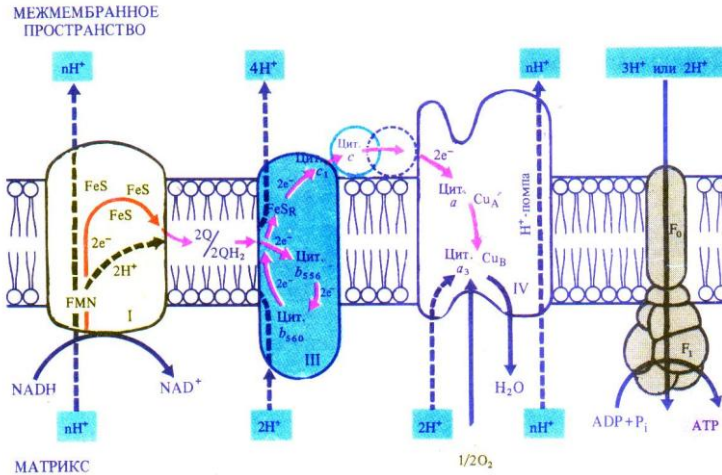


Рис. 10. Локалізація електрон- і протонтранспортних реакцій на внутрішній мембрані мітохондрій

З матриксу мітохондрій при транспорті кожної пари електронів від $NADH \cdot H^+$ до O_2 в трьох ділянках ЕТЛ через мембрану назовні (у

міжмембранний простір) переносяться принаймні шість протонів H^+ , при окисленні $FADH_2$ – таких ділянок лише дві.

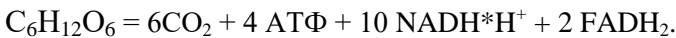
В результаті на мембрані створюється електрохімічний потенціал іонів H^+ , який включає хімічний або осмотичний градієнт (ΔpH) і електричний градієнт. Згідно хеміосмотичній теорії Мітчела такий електрохімічний трансмембранний потенціал іонів H^+ і є джерелом енергії для синтезу АТФ за рахунок транспорту протонів через протонний канал мембранної АТФ-ази.

АТФ-азний комплекс складається з фактора сполучення F_1 (білок з 9 субодиниць) і фактора F_0 , який перешнуровує мембрану і служить каналом для транспорту іонів H^+ .

Процес фосфорилювання АДФ з утворенням АТФ пов'язаний з перенесенням електронів по ЕТЛ мітохондрій, називається **окислювальним фосфорилюванням**.

При окисленні $NADH \cdot H^+$ коефіцієнт фосфорилювання = 3, $FADH_2 = 2$, тобто енергії вистачає на синтез відповідно 3 і 2 молекул АТФ.

Таким чином можна розрахувати загальний енергетичний вихід (у молекулах АТФ) окислення глюкози:



При цьому $10 NADH \cdot H^+ = 30 \text{ АТФ}$, а $2 FADH_2 = 4 \text{ АТФ}$.

В результаті маємо $4 + 30 + 4 = 38 \text{ АТФ} = 380 \text{ ккал/моль} = 1591 \text{ кДж/моль енергії}$.

Залежність дихання від факторів зовнішнього середовища.

1) Концентрація O_2 .

При зниженні концентрації кисню від 21 до 9% інтенсивність дихання тканин змінюється лише трохи. Це пояснюється високою спорідненістю цитохромоксидази до кисню. А при тривалій дії високих концентрацій кисню рослина може загинути, оскільки в клітинах збільшуються вільнорадикальні реакції, які пошкоджують мембрани.

2) Концентрація CO_2 .

Підвищення концентрації вуглекислого газу як кінцевого продукту дихання призводить до зниження інтенсивності дихання і закислення тканин – ацидозу. Крім того, в цих умовах закриваються продири.

3) Температура.

Температурний оптимум дихання у більшості рослин помірних широт лежить в межах 35-40°C, а при 45-55°C настає денатурація ферментів. В інтервалі температур від 0 до 20°C температурний коефіцієнт дихання $Q_{10}=2-3$, а при температурах вище за 20°C його величина може знижуватися із-за зменшення розчинності кисню при підвищенні температури.

4) Водний режим.

У листі проростків при швидкій втраті води спочатку спостерігається посилення дихання – короткочасна реакція на стрес. Водний дефіцит, який продовжується, спричиняє поступове зниження інтенсивності дихання.

Дихання повітряно-сухого насіння (вміст води в яких 10-11%) нікчемно мало. При підвищенні вологості насіння до 14-15% дихання зростає в 4-5 разів, а до 30-35% - в тисячі разів. Різкий підйом дихання набряклого насіння супроводжується значним виділенням тепла, що може привести до їх перегріву («самозагорання») при зберіганні.

Зміна інтенсивності дихання в онтогенезі.

Найбільш високу інтенсивність дихання мають молоді органи і тканини рослин, які знаходяться в стані активного росту. Потім дихання знижується до рівня, приблизно рівного половині максимального і досить довго залишається без змін. Цвітіння і плодоносіння супроводжуються посиленням дихання квіток і плодів. У період, передуючий повному дозріванню соковитих плодів (розм'якшенню), спостерігається значне короткочасне (на 2-3 дні) посилення дихання – клімактеричний підйом дихання, після чого продовжується неухильне падіння поглинання O_2 .

1.5 ТРАНСПОРТ РЕЧОВИН. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

1. 5.1 Поглинання і транспорт речовин у рослин

Рослини одержують вуглець і кисень переважно з повітря, а решту елементів з ґрунту. Поживні елементи - це хімічні елементи, які необхідні рослині і не можуть бути замінені ніякими іншими. Поживні речовини - це сполуки, в яких є ці елементи. Поживні елементи містяться в ґрунті в 4 формах: 1) міцно фіксовані і недоступні для рослини (наприклад, іони калію і амонію в деяких глинистих мінералах), 2) важкорозчинні неорганічні солі (сульфати, фосфати, карбонати) і в такій формі недоступні для рослини, 3) адсорбовані на поверхні колоїдів, доступні для рослин завдяки іонному обміну на іони, що виділяються рослиною, 4) розчинені у воді і тому легко доступні для рослин.

У поглинанні мінеральних речовин відіграють свою роль і клітинна стінка, і плазмалема.

Наявність в клітинній стінці пектинових речовин з карбоксильними групами зумовлює їх властивість катіонообмінників (активно зв'язують двох- та трьохвалентні катіони і утримують їх у вільному ґрунтовому просторі, який безпосередньо примикає до плазмалемі). Таким чином, завдяки контактному обміну з вільним ґрунтовим розчином або безпосередньо з ґрунтовим поглинаючим комплексом ГПК (адсорбованими на частинках ґрунту іонами) відбувається обмін катіонів водню H^+ на катіони навколишнього середовища і HCO_3^- (OH^-) на аніони мінеральних речовин.

Переміщення ж іонів крізь плазмалему здійснюється або шляхом дифузії (за електричним і концентраційним градієнтах) – **пасивний транспорт**, або активно – проти градієнта, з витратою енергії (H^+ - АТРаза, Na^+, K^+ - АТРаза, Ca^{2+} - АТРаза, аніонна АТРаза).

Особливу роль в плазмалемі рослинних кліток відіграє протонний насос. Створюваний ним мембранний потенціал може бути використаний на транспорт катіонів за електричним градієнтом проти концентраційного. І навпаки, градієнт рН служить енергетичною основою для перенесення через мембрану аніонів хлору Cl^- , сульфат-аніонів SO_4^{2-} та ін. в *симпорті* з H^+ (в одну сторону) або для викачування зайвих катіонів натрію в *антипорті* з H^+ . Зміна рН служить основою і для вторинного активного транспорту органічних речовин (за допомогою білків-переносників).

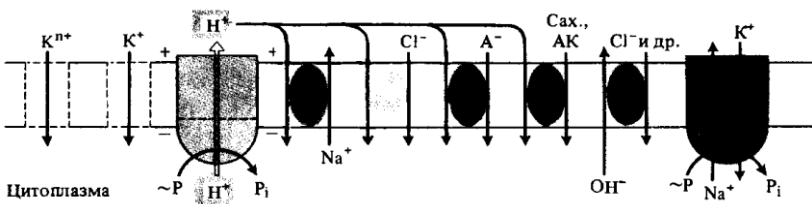


Рис. 11 Механізми мембранного транспорту в плазмалемі рослинних клітин: K^{n+} - катіони; А - аніони; Сах – цукри; АК - амінокислоти

Ксилемний транспорт

Поглинені речовини і деякі метаболіти кореня (амінокислоти) по апопластному і симпластному шляху разом із струмом води поступають до судин ксилеми.

Завантаження ксилеми здійснюється завдяки функціонуванню одного або двох насосів (H^+ -АТРази). Ксилемний сік, наприклад, у

люпину, має рН = 5,9, містить: 0,7 – 2,6 ммоль/л амінокислот; 2,4 – 4,6 K^+ ; 2,2 – 2,6 Na^+ ; 0,4 – 1,8 Ca^{2+} ; 0,3 – 1,1 Mg^{2+} .

Склад ксилемного соку залежить від виду рослини і умов живлення, а при просуванні по ксилемі змінюється кількісно і якісно.

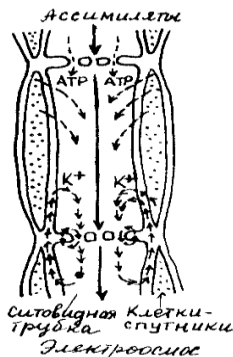
Розвантаження ксилеми обумовлене гідростатичним тиском в судинах, силами транспірації і атрагуючою дією навколишніх клітин. В клітини листа речовини з апопласту поступають в результаті активної роботи H^+ -помпи. Якщо в результаті постійного струму води в клітинах виникає перенасичення солями, то в тканинах листа або утворюються важкорозчинні осади солей (в клітинних стінках, вакуолях, мітохондріях), або відбувається їх відтік через флоему, або виділення спеціалізованими сольовими залозками і волосками.

Флоемний транспорт

Асиміляти з листя поступають у флоему, яка складається з ситовидних трубок (транспортна функція) і клітин-супутниць (енергетична функція).

Завантаження асимілятів (85% сахарози + інші цукри, органічні кислоти, вітаміни, фітогормони, калій, рН = 8-8,5) у провідну систему в листі відбувається проти градієнта концентрації, супроводжуючись витратою енергії, яка забезпечується інтенсивним диханням клітин-супутниць, в симпорті з протонами водню H^+ . Потім протони водню викачуються H^+ -помпою, робота якої пов'язана з поглинанням іонів калію K^+ .

Транспорт сахарози вниз крізь ситовидні пластинки пов'язаний з тим, що іони калію активно входять в ситовидну трубку вище за пластинку і виходять в апопласт в наступному члену нижче за ситовидну пластинку. В результаті на ситовидних пластинках виникає негативний градієнт, який сприяє транспорту крізь них сахарози, а з нею і молекул води.



При розвантаженні флоєми в плазмалемі клітин акцепторної зони функціонує H^+ -помпа, яка, підкислюючи апопласт, сприяє надходженню іонів калію і сахарози в апопласт, а потім в симпласт акцепторних тканин (сахароза поступає в симпорті з H^+ , а K^+ – за електричним градієнтом).

1.5.2. Мінеральне живлення рослин

Роль різних елементів в житті рослин

Для нормального життєдіяльного циклу рослинного організму необхідна певна група поживних елементів, функції яких в рослині не можуть бути замінені іншими хімічними елементами. Це:

1. органогени – С(45 % сухої маси); О(42%); Н(6,5%); N(1,5 %) - в сумі 95 %;
2. макроелементи (1 – 0,01 %): P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Cl, Na;
3. мікроелементи (0,01 – 0,00001 %): Mn, Cu, Zn, Co, Mo, B, I;
4. ультрамікроелементи (< 0,00001 %): Ag, Au, Pb, Ge та ін.

Вміст того чи іншого елемента в тканинах непостійний і може сильно змінюватися під впливом чинників зовнішнього середовища, типу тканин або видових особливостей. Так, в листі вміст зольних елементів становить 2 – 15% від маси, а в стовбурах деревних рослин – 0,4 – 1 %.

Ю. Лібіхом було встановлено, що всі перераховані елементи рівнозначні і повне виключення будь-якого з них призводить рослину до глибокого пошкодження і загибелі, жоден з перерахованих елементів не може бути замінений іншим, навіть близьким за хімічними властивостями. Макроелементи при концентрації 200-300 мг/л в поживному розчині ще не мають шкідливої дії на рослину. Більшість мікроелементів при концентрації 0,1-0,5 мг/л пригнічують ріст рослин.

Для нормальної життєдіяльності рослини повинно бути певне співвідношення різних іонів в навколишньому середовищі. Чисті розчини будь-якого катіону виявляються отруйними. Так, при розміщенні проростків пшениці на чистому розчині КСl або CaCl₂ на корінні спочатку з'являлося здуття, а потім коріння відмирало. Змішані розчини цих солей не мали отруйної дії. Пом'якшувальний вплив одного катіону на дію іншого катіону називають *антагонізмом іонів*. Антагонізм іонів виявляється як між різними іонами однієї валентності, наприклад, між іонами натрію і калію, так і між іонами різної валентності, наприклад, калію і кальцію. Однією з причин антагонізму іонів є їх вплив на гідrataцію білків цитоплазми. Двовалентні катіони (кальцій, магній) дегідратують колоїди сильніше, ніж одновалентні (натрій, калій). Ще однією причиною антагонізму іонів є їх конкуренція за активні центри ферментів. Так, активність деяких ферментів дихання інгібується іонами натрію,

але їх дія знімається додаванням іонів калію. Крім того, іони можуть конкурувати за зв'язування з переносниками в процесі поглинання. Дія одного іона може і підсилювати вплив іншого. Це явище називається *синергізмом*. Так, під впливом фосфору підвищується позитивна дія молібдену.

Фізіологічне значення окремих мікро- і макроелементів **Азот (N₂)**

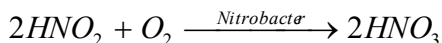
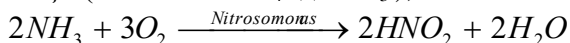
Входить до складу білків, нуклеїнових кислот, фосфоліпідів мембран, порфіринів (основа хлорофілу і цитохромів), численних ферментів і коферментів (в т.ч. NAD і NADP), багатьох вітамінів.

При недостатку азоту в середовищі гальмується ріст рослин, ослаблюється утворення бічних пагонів, спостерігається дрібнолистість і блідо-зелене забарвлення листя внаслідок руйнування хлорофілу.

Не дивлячись на наявність в атмосферному повітрі 78 % N₂ (4 × 10⁵ т), такий молекулярний азот не засвоюється вищими рослинами і може переходити в доступну для них форму тільки завдяки діяльності мікроорганізмів-азотфіксаторів. З літосферних запасів азоту (18 × 10¹⁵ т) в ґрунті зосереджена лише його мінімальна частина, з якої лише 0,5 – 2 % прямо доступно рослинам: - це NH₄⁺ і NO₃⁻ -іони, що утворюються в результаті мінералізації бактеріями органічного азоту рослинних і тваринних залишків і гумусу. А саме, процесів:

1. *Амоніфікації* (перетворення органічного азоту в NH₄⁺);

2. *Нітрифікації* (окислення NH₄⁺ до NO₃⁻);



3. *Денітрифікації* (анаеробне відновлення NO₃⁻ до N₂)

Фіксація молекулярного азоту (N₂)

Молекула азоту (N≡N) хімічно інертна; для розриву трьох її ковалентних зв'язків в хімічному процесі з утворенням NH₄⁺ або NO₃⁻ потрібні або електричні розряди в атмосфері, або присутність каталізаторів при температурі більше 500 °С і атмосферний тиск близько 35 МПа.

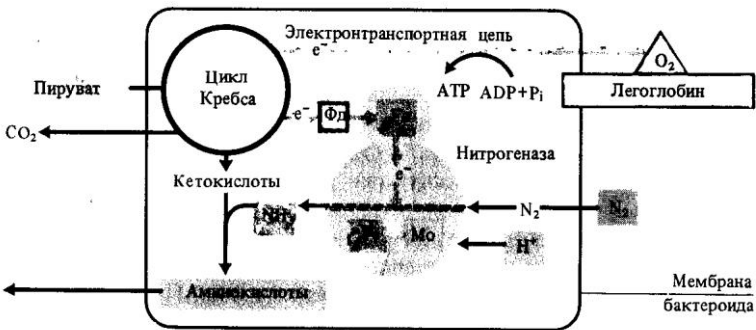
Біологічне зв'язування молекулярного азоту атмосфери здійснюється азотфіксуючими мікроорганізмами. Вони бувають:

1. *Вільноживучі* (р. *Azotobacter*, *Beijerinckia* – аеробні і р. *Clostridium* – анаеробні);

2. **Симбіотичні* (р. *Rhizobium*, який утворює бульби на корінні бобових рослин, і деякі актиноміцети).

*Інфікування рослини-господаря симбіотичними бактеріями починається з проникнення бактерії в клітину кореневого волоска, міграції в клітини кори і інтенсивного ділення інфікованих клітин, що призводить до утворення бульб на корінні. При цьому самі бактерії перетворюються в *бактероїди*, які в 40 разів більше за розміром, ніж початкова бактерія. Основна роль в процесі азотфіксації належить ферменту *нітрогеназі*. Фермент складається з двох компонентів: більш високомолекулярного Fe-Mo білка (Mr = 200-250 000, 2 молекули Mo, 30 молекул Fe і 22 молекули S) і Fe-білка (Mr = 50-70 000, 4 молекули Fe і 4 молекули S).

Fe-Mo білок служить для зв'язування і відновлення молекулярного азоту, а Fe-білок служить джерелом електронів, які він одержує від ферредоксину, для відновлення Fe-Mo білка. Весь комплекс працює тільки у присутності гідролізу АТФ і захисної дії білка-легоглобіна (синтезується клітинами господаря і захищає нітрогеназу від кисню).



NH_4^+ , що утворюється, зв'язується з кетокислотами, утворюючи амінокислоти, які транспортуються в клітини рослини-господаря.

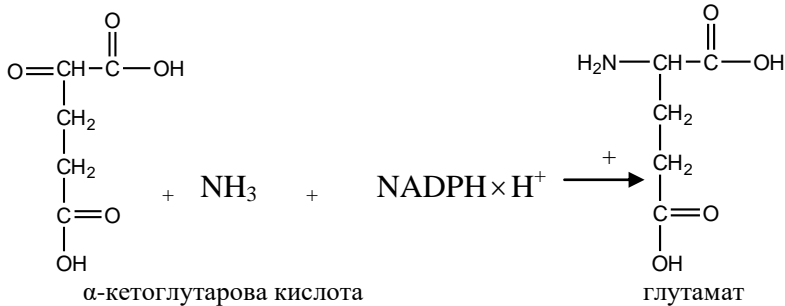
Редукція нітрату і шляхи асиміляції аміаку

Оскільки в органічні сполуки включається тільки амонійний азот, іони нітрату NO_3^- , які поглинаються коренем, повинні відновитися в клітинах до аміаку. Здійснюється це в два етапи:

1. Відновлення нітрату до нітриту, що каталізується нітратредуктазою (у цитоплазмі); $\text{NO}_3^- \text{---} 2 \text{e}^- \text{---} \text{NO}_2^-$

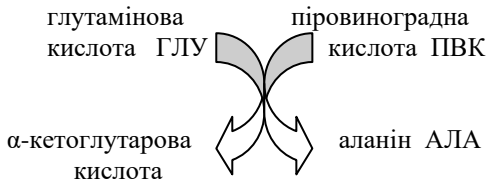
2. Відновлення нітриту до аміаку, що каталізується нітритредуктазою (у хлоропластах). $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+$

Аміак, що утворюється при відновленні нітратів або в процесі фіксації молекулярного азоту, далі засвоюється рослинами з утворенням різних амінокислот. В першу чергу акцептором NH_4^+ є α -кетоглутарова кислота, яка під дією глутаматдегідрогенази перетворюється на глутамат.



Цей фермент активний в корінні і листі рослин, переважно в мітохондріях.

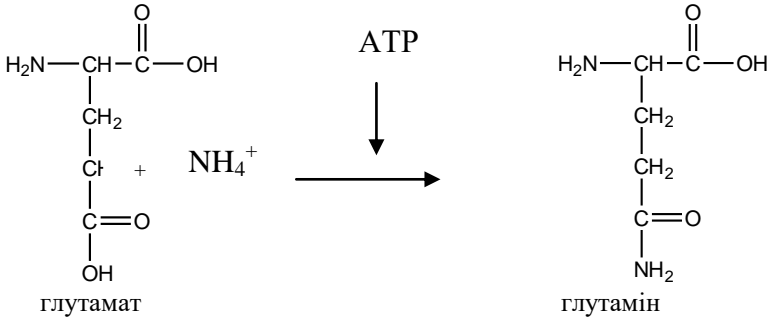
Амінна група глутамату може переноситися на інші кетокислоти в результаті трансамінування (ферменти – аміотрансферази).



Таким чином можливий синтез різних амінокислот: -*аланіну* з пірвіноградної кислоти; -*аспарагінової кислоти* – з щавлевоцетової кислоти; - *гліцину* – з гліоксилової кислоти; *фенілаланіну* – з фенілпірвіноградної кислоти.

Крім того, асиміляція аміаку може також здійснюватися за участю ферменту глутамінсинтетази, який активний в хлоропластах і цитоплазмі. Він бере участь в амінуванні глутамату до глутаміну,

який є однією з форм транспорту азоту по рослині. Цей процес є енергозалежним.



Прийнято вважати, що утворення аспарагіну переважає у тому випадку, коли відбувається розпад білків в насінні. У клітках кореня і листя рослини, яка росте, йде, головним чином, утворення глутаміну. Таким чином, утворення аспарагіну - це шлях знешкодження аміаку, що спостерігається при розпаді білка - так звана регресивна гілка азотного обміну, тоді як синтез глутаміну - це шлях знешкодження аміаку при синтезі білку - прогресивна гілка азотного обміну.

Роль амідів (глутаміну і аспарагіну) в рослині різноманітна. Це не тільки форма знешкодження аміаку, це і транспортна форма азотних сполук, що забезпечує відтік їх з одного органу в інші. Крім того, аміди і їх попередники амінокислоти є матеріалом для створення багатьох інших амінокислот в реакціях переамінування, коли аміногрупа амінокислоти обмінюється на кетогрупу кетокислоти з утворенням амінокислоти.

Фосфор(P)

Поглинається рослинами у вигляді PO_4^{3-} і не змінюючись, включається в органічні сполуки. Вміст фосфору - 0,2 – 1,3 % від сухої маси рослини. Основні запаси фосфору в ґрунті знаходяться у вигляді малодоступних тризаміщених солей кальцію і магнію ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$). Завдяки виділенню корінням органічних кислот, рослини роблять фосфор доступнішим, сприяючи переходу: $\text{PO}_4^{3-} \rightarrow \text{HPO}_4^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{PO}_4^-$ ($n - \delta$, $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$)

У рослинних тканинах фосфор входить до складу фосфопротеїнів, фосфоліпідів (забезпечуючи гідрофобність),

нуклеїнових кислот, нуклеотидів, що беруть участь в енергетичному обміні (АТФ), вітамінів та ін. Ще однією унікальною функцією є участь фосфору у фосфорилюванні клітинних білків за участю протеїнкіназ. При цьому в молекулі білка відбувається перерозподіл електричних зарядів і модифікуються його структура і функції (синтез РНК і білка, поділ, диференціювання клітин і ін.).

Основна запасна форма фосфору у рослин – фітин (кальцій-магнієва сіль інозитфосфорної кислоти).

Симптомами фосфорного голодування є синювато-зелене забарвлення листя, вони стають дрібними і вузькими, припиняється ріст і затримується дозрівання. Найбільш чутливі до нестачі фосфору рослини на ранніх етапах росту і розвитку.

Сірка (S)

Автотрофні рослини поглинають сірку у вигляді вищого оксида SO_4^{2-} , відновлюючи його до рівня SH органічних речовин. Органічна сірка у вигляді рослинних і тваринних залишків потрапляє в ґрунт і водоймищ і мінералізується сапрофітними мікроорганізмами до H_2S , який може окислюватися сіркобактеріями-хемосинтетиками до S і SO_4^{2-} .

Сульфат (SO_4^{2-}), що поступив з ґрунту до коріння, переміщується в судини ксилеми і з транспіраційним струмом переноситься до молодих органів (в першу чергу листя), які ростуть, де в хлоропластах відбувається відновлення сірки до сірковмісних амінокислот (цистеїн, цистін, метіонін) за участю АТФ.

Одна з важливих функцій сірки в білках – участь SH-груп в утворенні ковалентного, водневого, меркаптидного зв'язку, що підтримує тривимірну структуру білка (-S-S-).

Інша важлива функція сірки в рослинному організмі – підтримка певного рівня окислювально-відновного потенціалу клітини за рахунок оборотності реакцій цистін - цистеїн і SH – S-S. Сірка входить також до складу коензиму А і вітамінів (ліпоєва кислота, біотин, тіамін).

Симптоми дефіциту сірки – збліднення і пожовтіння листя. Але спочатку з'являються ці симптоми у наймолодших (на відміну від дефіциту азоту) листків.

Калій (K⁺)

Вміст калію в клітині в 100-1000 разів перевищує його вміст в зовнішньому середовищі.

Найкращим джерелом живлення є розчинні солі K^+ . При надходженні у ґрунт, калій вступає в обмінну взаємодію з колоїдами ґрунту, витісняючи з ґрунтового поглинаючого комплексу інші катіони: H^+ , Ca^{2+} , Al^{3+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} .

У рослинах в найбільшій кількості калій зосереджений в молодих тканинах (меристемах, камбії, молодому листі, бруньках), у вигляді іонів K^+ . Не входить до складу органічних речовин. Зосереджений переважно у вакуолях (80%), 20% адсорбується на колоїдах цитоплазми.

Калій служить основним противоіоном для нейтралізації негативних зарядів органічних і неорганічних аніонів, визначаючи колоїдно-хімічні властивості цитоплазми.

Калій необхідний для поглинання і транспорту води по рослині. Робота нижнього кінцевого двигуна на 3/4 обумовлена присутністю іонів калію. Важливе значення калій має в процесі відкриття продихів (збільшення концентрації K^+ в замикаючих клітках).

Калій активує більше 60 ферментів, бере участь в процесі фосфорилювання органічних сполук, синтезі і накопиченні моно-, ді- і полісахаридів (крохмалю, целюлози, геміцелюлози і пектинових речовин). Збільшує стійкість рослин до грибкових і бактерійних захворювань. Сприяє засвоєнню рослиною аміачного азоту.

Найбільша кількість калію поглинається в період інтенсивного наростання вегетативної маси і цвітіння. Культурою, яка споживає найбільшу кількість калію, є соняшник (у 3-5 разів більше за інші культури – 990 кг/га).

При нестачі калію спостерігається пожовтіння листя від низу до верху з країв. Потім верхівки і краї набувають бурого забарвлення і відмирають. Коротшають міжвузля, відмирають верхівкові бруньки і рослина набуває розеткової форми або форми куща.

Кальцій (Ca^{2+})

Рослини по відношенню до кальцію діляться на *кальцієфіли* (боби, гречка, соняшник), *кальцієфоби* (зернові, льон) і нейтральні види.

Ca^{2+} накопичується в старих вегетативних органах і тканинах у вакуолях у вигляді нерозчинних солей щавлевої, лимонної та інших кислот.

У клітині велика кількість кальцію зв'язана з пектиновими речовинами серединної пластинки і клітинної стінки. Міститься також в хлоропластах, мітохондріях і ядрах.

Кальцій впливає на проникність мембран, на рух цитоплазми (збірка мікротрубочок і актиноподібних білків), активує ряд ферментних систем клітини (дегідрогеназ, амілази, ліпази, фосфатази). Часто посередником впливу кальцію на ферментну активність є його зв'язок з внутріклітинним рецептором – білком кальмодуліном.

Ca^{2+} бере участь в первинних механізмах надходження іонів в клітини кореня, оскільки кальцієм разом з H^+ зайнята майже вся катіонно-обмінна поверхня кореня.

Від нестачі кальцію в першу чергу страждає молода меристема і коренева система: виникають багатоядерні клітини, відсутнє бічне коріння і кореневі волоски. Клітинні стінки ослизняються, внаслідок чого коріння, листя і окремі ділянки стебла загнивають і відмирають. Кінчики і краї листя спочатку біліють, а потім чорніють. Листові пластинки скривлюються і скручуються.

Магній (Mg^{2+})

У вищих рослин вміст магнію сягає 3,1%. При цьому 1/10 частина його входить до складу хлорофілу.

Особливо багато магнію в молодих клітинах, генеративних органах і запасуючих тканинах.

Mg^{2+} здатний до реутилізації із старих тканин. Він має високу рухливість.

Магній необхідний для фотосинтезу: входить до складу хлорофілу, активує РДФ-карбоксилазу, активує ряд реакцій перенесення електронів при фотофосфорилуванні.

Магній є кофактором майже всіх ферментів, що каталізують перенесення фосфатних груп (фосфокіназ, фосфотрансфераз, АТФаз).

Магній необхідний для багатьох ферментів гліколізу, циклу Кребса і пентозофосфатного шляху.

Підсилює синтез ефірних масел, вітамінів А і С, запобігає окисленню аскорбінової кислоти.

Магній необхідний для формування рибосом, активує ДНК- і РНК-полімерази.

Надходження Mg^{2+} з ґрунту зворотно пов'язано з концентрацією в ньому K^+ і NH_4^+ .

Нестачу магнію рослини відчувають на піщаних ґрунтах; це призводить до зменшення вмісту фосфору в рослинах, гальмується утворення полісахаридів з моносахаридів, слабо функціонує апарат синтезу білка, порушується формування пластид. Між жилками з'являються плями і ясно-зелені смуги, які потім жовтіють. Краї листових пластинок набувають жовтого, жовтогарячого, червоного кольору, розвивається хлороз і некроз.

Залізо (Fe)

Іони Fe^{3+} ґрунтового розчину відновлюються редокс-системами плазмалеми клітин ризодерми до Fe^{2+} і в такій формі поступають в корінь.

Залізо бере участь у функціонуванні основних редокс-систем фотосинтезу і дихання, входячі до складу сполук, що містять гем (всі цитохроми, пероксидаза, каталаза, залізо-сірчані білки); бере участь у фіксації молекулярного азоту, входячі до складу нітрогенази.

Може запасатися у вигляді білку феритину в хлоропластах.

Кремній (Si)

Він виявлений у всіх рослин. Особливо багато його в клітинних стінках. У діатомових водоростей з кремнію складаються оболонки. Нестача затримує ріст злаків (кукурудза, овес, ячмінь) і дводольних рослин (огірки, томати, тютюн, боби) і викликає зменшення кількості насіння. Рослини, що накопичують кремній, мають міцні стебла.

Алюміній (Al)

Алюміній потребують тільки гідрофіти (папороті і чай концентрують його). У високих дозах зв'язується з фосфором, викликаючи фосфорне голодування.

Марганець (Mn)

Накопичується в листі. Бере участь у фотолізі води і відновленні CO_2 при фотосинтезі. Активує дегідрогеназу циклу Кребса, є кофактором РНК-полімерази.

Симптом марганцевого голодування – точковий хлороз листя: між жилками з'являються жовті плями, а потім тканини в цих ділянках відмирають.

Молібден (Mo)

Найбільший вміст молібдену характерний для бобових. Поступає в рослину у вигляді MoO_4^{2-} , концентрується в хлоропластах молодого листя.

Входить до складу нітратредуктази і нітрогенази. Необхідний для активації реакцій амінування і переамінування, контролює рівень аскорбінової кислоти.

При нестачі накопичується велика кількість нітратів, не розвиваються бульби.

Високі дози (більше 20 міліграм на 1 кг сухої маси) токсичні для рослин і тварин.

Кобальт (Co)

Необхідний бобовим для розмноження бульбових бактерій. Входить до складу вітаміну B₁₂ (не синтезується ні рослинами, ні тваринами, а тільки – в бактероїдах).

Мідь (Cu)

Поступає у вигляді іона Cu²⁺. Близько 2/3 може знаходитися в нерозчинному стані. У листі входить до складу пластоціаніну (здійснює перенесення електронів між фотосистемою II і фотосистемою I), входить до складу білків і ферментів, що каталізують окислення аскорбінової кислоти, дифенолів. Два атоми міді функціонують в цитохромоксидазному комплексі дихального ланцюга мітохондрій.

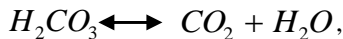
Мідь підвищує посухо-, морозо-, і жаростійкість рослин.

Нестача міді викликає затримку росту і цвітіння, втрату тургора і в'янення. У плодівих з'являється суховерхівковість. При дефіциті міді біліють і відмирають кінчики листя, листя і плоди плодівих дерев покриваються бурими плямами.

Цинк (Zn)

Багато у бобових і злакових.

Цинк необхідний для функціонування ферментів гліколізу. Активує фермент карбоангідразу, який каталізує реакцію дегідратації вугільної кислоти:



що допомагає використанню CO₂ у фотосинтезі. Важлива роль цинку в утворенні амінокислоти триптофану і індолилоцтової кислоти (ауксину), як похідного триптофану.

Бор (B)

Бору найбільше потребують дводольні рослини. Значний вміст бору в квітках, особливо в приймочках і стовпчиках. Сприяє росту пилкової трубки, проростанню пилку, збільшує кількість квіток і плодів. Без бору порушується дозрівання насіння.

При нестачі бору порушується синтез, перетворення і транспорт вуглеводів, формування репродуктивних органів, запліднення і плодоносіння.

Бор не може реутилізуватися і тому при борному голодуванні перш за все відмирають конуси наростання, зупиняється ріст пагонів і коріння, листові пластинки потовщуються, скручуються, стають ломкими, квітки не утворюються.

Застосування добрив

У природних біоценозах поглинені з ґрунту сполуки частково повертаються з опалим листям, гілками, хвоєю. З прибралим врожаєм сільськогосподарських рослин поглинені речовини з ґрунту усуваються. Величина винесення мінеральних елементів залежить від виду рослини, врожайності і ґрунтово-кліматичних умов. Овочеві культури, картопля, багаторічні трави виносять більше елементів живлення, ніж зернові.

Для запобігання виснаженню ґрунту і отримання високих урожаїв сільськогосподарських культур необхідне внесення добрив. Була встановлена наявність у рослин критичних періодів по відношенню до того або іншого мінерального елемента, тобто наявність періодів вищої чутливості рослин до нестачі певного елемента на окремому етапі онтогенезу. Це дозволяє регулювати співвідношення поживних речовин залежно від фази розвитку і умов середовища. Так, відомо, що в осінній період для озимих культур не рекомендується вносити азотні добрива, оскільки вони підсилюють ростові процеси, знижуючи стійкість рослин. В осінній період треба проводити підгодівлю фосфором і калієм, а весною азотом.

За допомогою добрив можна регулювати не тільки величину врожаю, але і його якість. Так, для отримання зерна пшениці з високим вмістом білка треба вносити азотні добрива, а для отримання продуктів з високим вмістом крохмалю (наприклад, зерна пивоварного ячменю або бульби картоплі) необхідні фосфор і калій. Позакоренева підгодівля фосфором незадовго до прибирання підсилює відтік асимілятів з листя цукрового буряка до коренеплодів і тим самим збільшує їх цукристість.

Система добрив - це програма застосування добрив в сівзміні з урахуванням попередників рослин, родючості ґрунту, кліматичних умов, біологічних особливостей рослин, складу і властивостей добрив. Система добрив створюється з урахуванням круговороту речовин і їх балансу в землеробстві.

Добрива підрозділяють на мінеральні і органічні, промислові (азотні, калійні, фосфорні, мікродобрива, бактерійні) і місцеві (гній, торф, зола), прості (містять один елемент живлення - азотні, калійні, борні) і комплексні (містять два або більше поживних елементів). Серед комплексних добрив виділяють складні і комбіновані. Складні добрива у складі однієї хімічної сполуки містять два або три поживні елементи, наприклад, калійна селітра (KNO_3), амофос ($NH_4H_2PO_4$) та інші. Одна гранула комбінованих добрив включає два або три основні елементи живлення у вигляді різних хімічних сполук, наприклад, нітроамофоска.

До посіву вносять 2/3 загальної норми добрив. Вони повинні забезпечити рослину на весь період розвитку елементами живлення і підвищити родючість ґрунту. Припосівне добриво у вигляді добре розчинних сполук вносять малими дозами одночасно з посівом або посадкою рослин для забезпечення мінерального живлення молодих рослин. Післяпосівна позакоренева підгодівля, яка заснована на здатності листя поглинати мінеральні солі в розчині, проводиться для посилення живлення рослин в найбільш важливі періоди їх розвитку.

1.6 РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

Ріст – необоротне збільшення розмірів і маси клітини, органу або всього організму, обумовлене новоутворенням елементів їх структур.

Розвиток – це якісні зміни в структурі і функціональній активності рослини і його частин в процесі онтогенезу. Виникнення якісних відмінностей між клітинами, тканинами і органами називається **диференціюванням**.

Особливості росту клітин

Модельною системою для вивчення росту є культура рослинних клітин *in vitro*, а саме в суспензійній культурі (рідке середовище + сахари, мінеральні солі, ростові чинники).

Ембріональна фаза або **мітотичний цикл** клітини ділиться на два періоди: власне поділ клітини (2-3 год) і період між поділами – інтерфаза (15-20 год). Мітоз – це такий спосіб поділу, при якому кожна дочірня клітина одержує набір хромосом, ідентичний набору хромосом материнської клітини.

Фаза розтягування. Клітини, що припинили поділ, переходять до **росту розтягуванням** – найшвидшому і економічнішому засобу

росту, при якому відбувається сильна вакуолізація клітин. Під дією ауксину активується транспорт протонів в клітинну стінку, вона розрихлюється, її пружність підвищується і стає можливим додаткове надходження води в клітину. Відбувається ріст клітинної стінки із-за включення в її склад пектинових речовин і целюлози. Пектинові речовини утворюються з галактуронової кислоти у везикулах апарату Гольджі. Везикули підходять до плазмалеми і їх мембрани зливаються з нею, а вміст включається в клітинну стінку. Мікрофібрили целюлози синтезуються на зовнішній поверхні плазмалеми. Збільшення розмірів клітини відбувається за рахунок утворення великої центральної вакуолі і формування органел цитоплазми.

В кінці фази розтягування посилюється лігніфікація клітинних стінок, що знижує їх пружність і проникність, накопичуються інгібітори росту, підвищується активність оксидази ІОК, що знижує вміст ауксину в клітині.

Фаза диференціювання клітини. Кожна клітина рослини містить в своєму геномі повну інформацію про розвиток всього організму і може дати початок формуванню цілої рослини (властивість *тотипотентності*). Проте, знаходячись у складі організму, ця клітина буде реалізувати тільки частину своєї генетичної інформації. Сигналами для експресії тільки певних генів служать поєднання фітогормонів, метаболітів і фізико-хімічних чинників (наприклад, тиск сусідніх клітин). На відміну від тварин, у яких процес диференціювання рівносильний втраті морфогенетичного потенціалу, більшість клітин рослин після анатомічного диференціювання легко переходить до поділу – дедиференціюється (н-д, при механічному пошкодженні утворюється калус). Проте деякі клітини рослин також знаходяться в стані термінального диференціювання (необоротний процес). Наприклад, це мертві клітини ксилеми або живі клітини ситовидних елементів, які втратили ядро.

Фаза зрілості. Клітина виконує ті функції, які закладені в ході її диференціювання.

Старіння і смерть клітини. При старінні клітин відбувається ослаблення синтетичних і посилення гідролітичних процесів. У органелах і цитоплазмі утворюються автофагічні вакуолі, руйнуються хлорофіл і хлоропласти, ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, ядерце, набухають мітохондрії, в них знижується

кількість крист, вакуолізується ядро. Загибель клітини стає необоротною після руйнування клітинних мембран, у тому числі і тонопласта, виходу вмісту вакуолі і лізосом в цитоплазму.

Старіння і смерть клітини відбувається в результаті накопичення пошкоджень в генетичному апараті, клітинних мембранах і включення генетичної програмованої клітинної смерті – PCD (*programmed cell death*), аналогічної апоптозу в тваринних клітинах.

Диференціювання і ріст рослин

Рослини ростуть протягом всього свого життя, утворюючи нові тканини і органи, які починають формуватися в ембріональних зонах – меристемах. Існування меристем підтримується ініціальними клітинами (ініціалами), тривалий час здатними приступати до поділу. Апікальні (верхівкові) меристеми розташовані на кінцях пагонів і коріння. Апікальні меристеми пагонів і кореня є не тільки твірними тканинами, але ще й головними координуючими центрами, що впливають на морфогенетичні процеси в цілій рослині. Латеральні (бічні) меристеми утворюють шари клітин уздовж пагонів і кореня. В основі міжвузлій і листя локалізовані інтеркалярні (вставні) меристеми.

Морфогенез, тобто формоутворення у рослин включає процеси закладення, росту і розвитку клітин (цитогенез), тканин (гістогенез) і органів (органогенез), які генетично запрограмовані і скоординовані між собою. Міжклітинні системи регуляції включають гормональні, електричні і трофічні чинники, які впливають на генетичну, мембранну і метаболічну регуляторні системи в кожній клітині. Включення і виключення генетичних програм в клітині залежить від надходження сигналів, особливо фітогормонів, з інших клітин.

Для диференціації велике значення має наявність в клітинній стінці білків *лектинів*, які беруть участь в розпізнаванні і взаємодії клітин.

Ростові кореляції – це залежність росту і розвитку одних органів від інших. Найпростіший тип кореляції пов'язаний з живленням. Розвиток пагонів залежить від кореня, що поставляє мінеральні речовини і воду. У свою чергу, пагін поставляє в корінь органічні сполуки.

Ростові кореляції використовуються в рослинництві для отримання більшої кількості продукції. Наприклад, *пасинкування* –

видалення бічних пагонів у томатів – сприяє утворенню крупніших плодів, *підкірування* – обрив кінчиків коріння при пересадці розсади овочів – збільшує число бічного коріння.

Процесам росту, як і іншим фізіологічним явищам, властива періодичність, яка викликається як особливостями самих процесів, так і чинниками зовнішнього середовища. Найбільш поширені процеси з періодичністю близько доби: зміни мітотичної активності в меристемах, фотосинтез, дихання, відкриття і закриття квіток та ін. Добові ритми пов'язані з добовими коливаннями освітлення і температури. Періодичність фізіологічних процесів зберігається у рослин якийсь час після зміни умов середовища. Тому ці ритми названі ендogenousними. Окрім добової для рослин характерна сезонна періодичність.

В житті рослини є **період спокою**. Розрізняють *вимушений* спокій, обумовлений чинниками зовнішнього середовища, які перешкоджають проростанню, і *фізіологічний* або *глибокий спокій*, який регулюється балансом стимуляторів і інгібіторів росту. При вступі в період спокою відбуваються процеси, що підвищують стійкість клітин до несприятливих чинників середовища: зростає в'язкість цитоплазми, вона відходить від клітинних стінок, що порушує зв'язок між клітинами, знижується інтенсивність процесів обміну. Сухе насіння не проростає до тих пір, поки не буде достатньої кількості води. Весною бруньки не розпускаються, поки не підніметься до певного рівня температура. Рослини, що знаходяться у фізіологічному спокої, не переходять до росту навіть за сприятливих умов середовища. Регулювання стану спокою має значення для рослинництва. Для виходу насіння з глибокого спокою їх піддають *стратифікації* – витримці вологого насіння при зниженій температурі.

Гормональна система рослин

Фітогормони утворюються в процесі обміну речовин рослин і в дуже малих кількостях мають значний регуляторний і координуючий вплив на фізіологічні процеси в різних органах рослини. Розрізняють стимулятори і інгібітори росту. Проте один і той же гормон може стимулювати один процес і інгібірувати інший, а стимулятори росту, застосовані в надоптимальних дозах, здатні пригнічувати ростові процеси. Гормони поліфункціональні, тобто включають цілі фізіологічні програми.

Ауксини

Головним представником ауксинів в рослинах є індолил-3-оцтова кислота (ІОК), її кількість в рослинах коливається від 1 до 100 мг/кг сирої маси. Вона синтезується з триптофану у верхівці (апексі) пагону, а також зародках, сім'язачатках і сім'ядолях. Рух ауксину в стеблі і корені полярний. Руйнується необоротно ІОК-оксидазою або переходить в неактивний стан, утворюючи комплекси з сахарами або амінокислотами.

Фізіологічні ефекти ауксинів: 1) Ауксин стимулює **розтягування** клітин: ІОК активує протонну помпу в плазмалемі, що призводить до закислення і розтягування клітинної стінки і тим сприяє росту клітин розтягуванням.

2) Ще один ефект ауксинів - **атрагуєчий**. Клітини меристеми "привертають" до себе поживні речовини: сахарозу, амінокислоти, нуклеотиди, неорганічні іони, воду і ін. Атрагуєчий ефект виявляється в зоні активного поділу клітин.

3) Спільно з цитокінінами ауксини викликають **поділ клітин**, який також відбувається в певних клітинах апекса пагону.

4) З розтягуванням клітин в субапикальному районі пов'язані складніші явища – **тропізми** (рухи рослин).

5) Під дією ауксину формуються провідні пучки (переважно ксилема), оскільки стеблю необхідний приток поживних речовин від кореня.

6) У пазухах листя створюються сприятливі умови для закладки і розвитку бічних пагонів (бруньок). Проте, у більшості рослин бічні пагони не розвиваються доки активно росте головний пагін. Пригнічення росту бічних бруньок на користь апікальної меристеми називається **апикальним домінуванням**. Якщо видалити верхівку пагону, ріст бічних пагонів активізується.

7) Ауксин впливає і на кореневу систему. Оскільки велика кількість ауксинів є сигналом про ріст пагонів, для забезпечення їхнього росту рослина повинна утворити більше коріння. Обробка ауксинами викликає закладку додаткового коріння на стеблі і бічного коріння на головному корені (**різогенез**). Цим ефектом часто користуються в сільському господарстві, обробляючи живиці, які важко вкорінюються, розчинами ауксинів.

Стимуляція розвитку безнасінневих плодів - один з відомих фізіологічних ефектів ауксинів. Атрагуєчий ефект ауксинів призводить до того, що чим більше насіння утворилося в плоді

(тобто чим більше синтезується ауксинів), тим краще плід забезпечується поживними речовинами. Обробляючи безнасінні плоди розчином ауксину, можна створити у рослини "ілюзію", що насіння в них є, туди прямують поживні речовини і це стимулює розвиток плодів.

Якщо ауксинів дуже багато, то починається синтез гормону-антагоністу - етилену. Етилен пригнічує ріст пагонів в довжину, сприяє опаданню листя, інгібує ріст головного кореня. Ця властивість дозволила використовувати синтетичний ауксин - 2,4-Д - як гербіцид, що селективно вбиває дводольні.

Цитокініни

Цитокініни є похідними аденіну і утворюються в апікальній меристемі кореня. Багато цитокінінів в насінні, яке розвивається, і плодах.

Якщо ауксин транспортується по рослині зверху вниз і активно, то цитокінін - від низу до верху і пасивно з ксилемним током.

Фізіологічні ефекти: 1) **Атрагуючий ефект.** Кінчик кореня для свого росту потребує поживних речовин. Мінеральних солей і води біля кореня в достатку, тому необхідно "притягати" продукти фотосинтезу: цукри, амінокислоти і ін. Цей ефект виявляється в зоні поділу (тобто в апікальній меристемі) кореня.

Іноді цитокініни називають гормонами "омолодження" рослинних тканин. Якщо обробити цитокініном лист, підготовлений до листопада, він ще довго залишатиметься зеленим. Цитокінін не дає листу загинути від виснаження, притягаючи і утримуючи в тканинах поживні речовини.

2) **Цитокінін і диференціювання клітин.** У зоні диференціювання кореня цитокініни сприяють утворенню провідної системи. Оскільки корінь потребує продуктів фотосинтезу, які по рослині розносить флоєма, цитокініни викликають утворення переважно елементів флоєми.

3) Підвищена концентрація цитокінінів говорить рослині про благополучний розвиток кореневої системи. Це означає, що немає необхідності в новому корінні. Тобто цитокініни **пригнічують ріст бічного коріння.**

4) З іншого боку, потрібні пагони, які утворюють нове листя і дозволять краще забезпечувати коріння. Під дією цитокінінів

починають рости бічні бруньки на пагонах. Таким чином, цитокиніни **знімають апікальне домінування**, викликане ауксинами.

Ауксини і цитокиніни - антагоністи в процесі регуляції розвитку бічних бруньок. Проте, в іншому процесі - клітинних поділах - вони синергісти (тобто їх сумісна дія посилюється).

5) Характерною є реакція продигових клітин на цитокинін: якщо вода поступає в лист з кореня (тобто збагачена цитокинінами), **продихи відкриваються**. Якщо вода поступає з інших органів, вона бідна цитокинінами (багата абсцизовою кислотою) і відбувається закривання продигов.

6) Цитокиніни сприяють росту безнасінневих плодів. При додаванні цитокинінов ззовні, рослина вважає, що в безнасінному плоді зародки є і виявляється атрагуєчий ефект.

Гібереліни

В даний час відомо більше 110 гіберелінів кислої і нейтральної природи. Найбільш відомим і поширеним гібереліном є гіберелова кислота (ГК). Гібереліни є тетрациклічними дітерпеноїдами і синтезуються з ацетилкоензиму А в листі (можуть і в корінні).

Фізіологічні ефекти гіберелінів: 1) Діють гібереліни перш за все на **інтеркалярні меристеми**, розташовані в безпосередній близькості від вузлів, до яких прикріплене листя, викликаючи їх **розтягування**. Чим більша площа листа, тим довше міжвузля під ним. Це означає, що крупний зелений лист виробляє гібереліну більше і подає могутніший сигнал в інтеркалярну меристему. Клітини активніше діляться і міжвузля під крупним листом виявляється довшим, що сприяє формуванню листової мозаїки.

Дещо складніше фізіологічна відповідь на гіберелін у розеткових рослин. На початку сезону вони утворюють прикореневу розетку листя. Не дивлячись на крупні розміри листя, міжвузля між ними не збільшуються. Гібереліновий сигнал прямує до верхівки пагону, і коли він перевищує деякий поріг, ця меристема починає утворення суцвіть. У суцвіттях розеткових рослин листя поступається в розмірах прикореневим, але міжвузля на квітковому пагоні набагато довше. Це обумовлено гібереліновими сигналами, що поступають в інтеркалярні меристеми з нижче лежачого листя розетки.

Біосинтез гіберелінів можна подавити за допомогою деяких *ретардантів* (один з таких агентів - паклобутразол). Якщо при вирощуванні високорослих сортів вчасно провести обробку

ретардантом, то вийдуть "штучні карлики" (хризантема, каланхое і ін.).

2) **Атрагуєчий ефект** гіберелінів має місце при проростанні зерна. Краще всього цей процес вивчений у злаків (ячміню, жита, пшениці), оскільки має важливе практичне значення для виробництва пива.

Гібереліни стимулюють проростання не тільки насіння злаків, але і інших рослин. У соняшника і гарбуза ці гормони запускають гідроліз запасних жирів і їх окислення до сахарів, у бобів мобілізують гранули запасних білків і т.п. Саме тому гібереліном рекомендують обробляти насіння, бульби і цибулини перед посадкою: збільшується % проростання, ріст стає активнішим.

Ще один приклад атрагуєчої дії гіберелінів - стимуляція розвитку безнасінневих плодів. Особливе це важливо при вирощуванні безкісточкових сортів винограду. Якщо застосувати гіберелін, ягоди виходять крупнішими і урожай зростає.

3) За допомогою гібереліну можна викликати зміну статі у рослин.

4) Гіберелін стимулює цвітіння короткоденних рослин.

Абсцизова кислота

Вона синтезується в старіючому листі і кореневому чохлаку двома шляхами: з мевалонової кислоти або шляхом розпаду каротиноїдів. Транспортується по судинах і ситовидних трубках у всіх напрямках.

Фізіологічні ефекти: Абсцизова кислота (АБК) гальмує ріст рослин і є антагоністом стимуляторів росту.

1) АБК- гормон **осмотичного стресу**. Вона з'являється в клітині у відповідь на зміну стану води (водний дефіцит), викликану посухою або охолодженням. У клітині підвищується концентрація осмотично активних речовин: амінокислоти оксипроліну, сахарози і інших низькомолекулярних речовин. Осмотичний тиск збільшується, а це перешкоджає втраті води. Якщо в навколишньому середовищі є вода, вона починає активніше поступати в клітину. Окрім цього в клітинах з'являється невеличкий білок осмотин, здатний утворити особливо багато водневих зв'язків з водою. У відповідь на АБК в клітині синтезуються поліаміни (спермідин, путресцин). Ці речовини мають позитивний заряд за рахунок протонуваних атомів азоту. Молекули ДНК і РНК заряджені негативно, тому вони легко

асоціюють з молекулами поліамінів. Комплекси нуклеїнових кислот з поліамінами стійкіші до зневоднення. Синтез нової ДНК і РНК під дією АБК припиняється, клітина переходить в стан спокою.

2) Щоб боротися з водним дефіцитом, потрібно перш за все закрити продиhi. Дійсно, АБК за 10-15 хвилин **закриває продиhові щілини** у самих різних рослин. Водний дефіцит може спостерігатися не в листі, а в корінні. Тоді корінь подає сигнал через АБК і продиhi закриваються. У сильну посуху рослина скидає старе (нижнє) листя, прагнучи позбавитися зайвої випарювальної поверхні. В цьому випадку АБК відповідає за листопад.

3) При водному дефіциті повинні зупинитися процеси росту (адже на 95-98 % органи рослин складаються з води). АБК **пригнічує розтягування клітин**, викликане ауксином і припиняє транспорт самого ауксину.

4) АБК викликає перехід рослини в стан **фізіологічного спокою**, коли не спостерігається видимого росту. Але поділ клітин все одно відбувається. Мерістеми продовжують працювати. В результаті на насиченому АБК пагоні розвиваються бруньки - пагони майбутнього року. АБК продовжує діяти на бруньки на протязі всього літа. Закінчується її дія у різних рослин в різний час. У дерев помірної зони дія АБК припиняється в зимові місяці і починається видимий ріст. Тому в другій половині зими бруньки охоче розпускаються, якщо перенести рослини в тепле приміщення..

5) Регуляція спокою насіння. Найглибший фізіологічний спокій - це спокій насіння, який може продовжуватися десятками років. Глибина підсушування насіння і концентрація АБК, що накопичується в ньому, у різних видів різняться. Так, насіння лісових рослин (проліски, галантуси і ін.) практично не зневоднене і не пристосоване до сильного підсушування. Накопичена АБК діє впродовж всього літа і часто восени, заважаючи їм проростати. У степових і пустинних рослин (ковили, тюльпани) насіння всихає дуже сильно, а АБК руйнується лише після сезону дощів і зимової прохолоди. Особливо багато АБК накопичується в зрілому насінні піонів, гльоду, вовчого лика. Що б запусити процеси її руйнування доводиться двічі охолоджувати насіння. Для надійного отримання сходів рекомендується збирати злегка недостигле насіння - вміст АБК у ньому нижчий за повністю достигле насіння.

Деякі рослини "видаляють" АБК з насіння за допомогою весняних талих вод. Щоб проростити таке насіння досить промити

його проточною водою. У більшості культурних рослин (горох, пшениця, жито) період дії АБК дуже короткий і досить надати зародку вологу, як АБК руйнуватиметься, і насіння піде в ріст. Особливо неприємно це явище в сезон осінніх дощів, коли на промоклому колосі (або в бобах) починається проростання насіння.

б) АБК і **форма листя**. Багато водних рослин після того, як досягнуть поверхні води, розвивають листя принципово відмінні від водних. Умови повітряного середовища посушливіші, ніж умови під водою. Тому як тільки точка росту з'являється над водою, в ній підвищується вміст АБК. Меристема починає утворювати надводне листя. Якщо помістити рослину в акваріум з розчином АБК, меристема вирішить, що її "вийняли" з води і почне утворювати повітряне листя.

Етилен

Газ етилен синтезується з метіоніну або шляхом відновлення ацетилену і відрізняється від інших гормонів дуже великою летючістю. Утворюється в плодах, насінні, квітках, корінні, тобто його здатні синтезувати всі тканини покритонасінних. Проте в найбільшій кількості етилен утворюється в старіючих або дозріваючих тканинах.

Фізіологічні ефекти: 1) Виділення етилену тісно пов'язане з механічною дією на клітини рослин. Коли на шляху проростка з'являється **механічна перешкода** (камінь), проросток виділяє більше етилену, ріст в довжину припиняється і починається потовщення. Проросток прагне подолати перешкоду, підсиливши тиск або змінивши орієнтацію в просторі, щоб обігнути камінчик.

2) Реакція рослин на дотик є наслідком синтезу етилену.

3) Етилен **сприяє загосенню ран** у рослин, які утворюють судини, що містять латекс (натуральний каучук). Якщо рослину пошкодити, на поверхню виступає латекс, який під дією етилену швидко твердіє і закупорює місце пошкодження. Латекс склеює спори грибів і бактерій, застигає в ротовому апараті комах.

4) Під дією етилену активізується особлива тканина - **раньова перидерма**. Утворюється пробковий камбій, який утворює шар суберінізованої пробки, що відокремлює здорову (живу) тканину від хворої (мертвої). Пробка високо гідрофобна, що дозволяє ефективно запобігти розповсюдженню грибів і бактерій, які потрапили в рану, та оберігає здорову тканину від надмірного випаровування.

5) **Регуляція листопада** в помірних широтах. При обпаданні листя утворюється дуже багато відкритих ранок в місцях прикріплення. Щоб лист відокремився без шкоди для цілої рослини, в його основі формується віддільний шар. Його утворення практично ідентичне утворенню раньової перидерми. Місце майбутнього пошкодження закривається пробкою, тканина, що розміщена вище, розрихлюється і стає неміцною, лист обпадає. Щоб розрихлити клітинну стінку, в неї виділяються пектинази. При розщепленні пектину вивільняються фізіологічно активні речовини - олігосахарини, які стимулюють подальше розм'якшення клітинних стінок. Листя, яке готується до листопаду, передає сполуки азоту і вуглеводи іншим частинам рослини. Хлорофіл руйнується, і лист жовтіє. У тканинах накопичуються шкідливі речовини, які будуть видалені з рослини листопадом.

б) **Формування і дозрівання плодів.** На поверхню приймочки потрапляють пилкові зерна, вони починають проростати і механічно тиснути на провідникову тканину стовпчика, щоб досягти насінневих зачатків, захованих в глибині маточки. Природно, що при проростанні пилку тканини стовпчика починають виділяти етилен.

Різні частини квітки по-різному відповідають на сигнал етилену. Так, всі органи, що привертали комах-запилювачів або відмирають, або міняють забарвлення. Тичинки при дії етилену в'януть, а зав'язі починають активно рости, привертаючи нові поживні речовини.

Особливо важливий етилен на останньому етапі дозрівання соковитих плодів. Плід зупиняється в рості, клітини плоду починають виділяти в апопласт пектинази - плоди стають м'якими. В ніжках плодів активізується віддільний шар і утворюється раньова перидерма, змінюється рН - плоди стають менш кислими, змінюється їх забарвлення із зеленого на жовтіше або червоніше.

Раніше інших дозрівають і обпадають пошкоджені плоди. Механічний стрес викликають птахи, личинки комах або фітопатогенні гриби. Рослина прагне відкинути неякісний плід, щоб решта плодів виявилася по можливості здоровою.

Властивість етилену прискорювати дозрівання плодів широко використовують. При транспортуванні важливо, щоб плоди залишалися міцними і зеленими. Для цього їх перевозять в провітрюваній тарі, оберігаючи плоди від механічних пошкоджень, що викликають синтез етилену.

7) **Біотичний стрес.** Найпоширеніший з механічних стресів викликають траводні тварини. У відповідь на обробку етиленом в листі багатьох рослин починається синтез токсичних речовин, що перешкоджає поїданню біомаси.

До гормоноподних речовин відносять також брасиностероїди, фузікокцини, саліцилову і жасмонову кислоти і інші сполуки..

Етапи онтогенезу вищих рослин

Онтогенезом називають індивідуальний розвиток організму від зиготи або вегетативного зачатка до природної смерті. В ході онтогенезу реалізується спадкова інформація організму – його *генотип* – в конкретних умовах навколишнього середовища, внаслідок чого формується *фенотип*, тобто сукупність всіх ознак і властивостей даного індивідуального організму. Онтогенез включає всі життєві процеси і продовжується у різних рослин від 10—14 днів до 3—5 тис. років. За тривалістю життя рослини ділять на ефемери, однорічні, дворічні і багаторічні (секвойї — до 5 тис. років).

Незалежно від тривалості життя всі рослини можна розділити на дві групи: моно- і полікарпічні. *Монокарпічними* (греч. *топо* — один, *карпос* — плід) називаються рослини, які цвітуть і плодоносять один раз в своєму житті (ефемери, однорічні рослини, дворічні рослини (морква, буряк) і деякі багаторічні (наприклад, мексиканські агави, бамбук). Настання плодоносіння у таких організмів призводить до їх швидкого старіння і відмирання. *Полікарпічні* рослини — це рослини, які плодоносять багато разів в житті.

Онтогенез є *дискретним*, тобто його можна розділити на окремі етапи, що проходять послідовно один за іншим. В онтогенезі квіткових рослин виділяють 5 етапів: ембріональний, ювенільний (молодості), зрілості, розмноження (генеративний) і старості (сенільний).

1.Ембріональний етап — це період утворення зародка і насіння, який починається із злиття яйцеклітини і спермію і утворення зиготи на материнській рослині. Зародок складається з мерістематичних тканин і живиться гетеротрофно, тобто за рахунок поживних речовин, що поступають з материнської рослини. У квіткових рослин зигота ділиться поперек, утворюючи материнську клітину *суспензора* (нижня клітина) і майбутній *проембрію* (верхня клітина). В суспензорній частині утворюється підвісок, який просуває зародок вглиб ендосперму. На стадії *глобули* зародок має кулясту форму. Далі у дводольних синхронно ростуть дві сім'ядолі, що призводить до

стадії *сердечка*, а потім *торпедо*. У деяких рослин на ембріональній стадії формуються унікальні органи (наприклад, щиток, колеоптиль або гаусторія). Ембріональний етап закінчується повним формуванням насіння і переходом його в стан спокою.

2. Ювенільний етап (або молодість) — це період від проростання насіння до початку закладення перших квіток. Проростання насіння відбувається при настанні сприятливих умов після періоду спокою. Воно є відновленням росту в результаті надходження в насіння води і його набухання. Ферменти, що містяться в насінні, активізуються. Проросток поступово переходить з гетеротрофного на автотрофне живлення.

Для ювенільних рослин характерна максимальна активність всіх фізіологічних функцій, тому рослини в цей час мають мінімальну стійкість. У молодих рослин велика здатність до коренеутворення: живці, що зрізають в цей період онтогенезу, легко укорінюються, що використовується в садівництві і лісівництві. На цьому етапі у рослини утворюються тільки вегетативні органи: листя, стебла, коріння.

3. Зрілість — період формування репродуктивних органів рослини від закладання першої квітки до першого запліднення. Закладення квіток гальмує ріст вегетативних органів.

У певний етап онтогенезу верхівкова меристема пагону починає замість листя та міжвузля формувати квітки або суцвіття. Проте вона повинна бути індукована для переходу до генеративного розвитку. Зовнішніми індукторами цього процесу є температура, світло, тривалість дня і ночі, вода, елементи мінерального живлення.

У деяких рослин здатність до закладання квіток, тобто перехід до етапу зрілості, з'являється лише після дії на них знижених температур протягом певного часу. Так, злаки діляться на дворічні і однорічні. Однорічні злаки колосяться в перший рік і називаються *ярими*, а дворічні — тільки після зимівлі і називаються *озимими*.

Властивість озимих однорічних і дворічних рослин прискорювати перехід до закладення квіток після дії на них знижених температур протягом певного часу назвали *яровізацією*. Тривалість періоду охолодження і ефективні температури залежать від виду і навіть різновиду рослин. У більшості рослин цей період складає 1—3 місяці, у інших — від декількох днів до двох тижнів. Для селери, хризантеми, плевелу багаторічного, гравілату і левкою достатньо 1—2-денного охолодження.

Залежно від реакції на довжину дня, рослини діляться на короткоденні, що переходять до цвітіння тільки тоді, коли день коротше за ніч (день складає 8—12 год) - рис, кукурудза, просо, соя, пукровий очерет, бавовник, сорго; довгоденні (день не менше 16—18 год) - пшениця, ячмінь, овес, гірчиця, буряк, льон, шпинат, конюшина, кріп; рослини, що потребують чергування різних фотоперіодів, а також нейтральні за відношенням до довжини дня (гречка, горох, квасоля, томати).

Тривалість дня або ночі (фотоперіод) сприймає листова пластинка. Основну роль в сприйнятті фотоперіоду грає фітохром, а зміни, в результаті яких починається закладення квіток, відбуваються в меристемі - найближчій до листа точці росту.

Довго- або короткоденність рослин залежить від географічного походження виду або сорту. Довгоденність виробилася у рослин у зв'язку із зимівлею, короткоденність — у зв'язку з періодичними посухами або тропічними зливами. Довгоденні рослини поширені, в основному, в помірних і приполярних широтах, короткоденні – в субтропіках.

Гормональна теорія зацвітання рослин Чайлахяна

У листі, що отримує необхідний фотоперіод, синтезуються речовини, які поступають у верхівкові меристеми і викликають цвітіння. М.Х. Чайлахян висунув гіпотезу, згідно якої цвітіння викликають *два* гормони: один з них — *гіберелін*, а інший — невідомий гормон, названий *антезіном*. Процес зацвітання проходить в дві фази: на першій фазі утворюється квіткове стебло (квітконіжка або вісь суцвіття), а на другій — самі квітки.

У довгоденних рослин критичною є перша фаза зацвітання, яка залежить від присутності гібереліну, що синтезується в листі на довгому дні. Антезін у цих рослин завжди є в достатній кількості.

Короткоденні рослини, навпаки, при будь-якій тривалості дня містять багато гіберелінів, а при сприятливій тривалості дня в листі утворюється гормон антезін.

Нейтральні рослини цвітуть при будь-якій довжині дня, оскільки у них є і гібереліни, і антезіни; утворення квіток у них залежить тільки від віку рослини.

Формування чоловічих і жіночих квіток

У рослин частіше утворюються двостатеві квітки (гермафродитні), рідше одностатеві — чоловічі або жіночі.

Короткий день або зменшення інтенсивності світла викликає масову появу на чоловічих рослинах двостатевих або навіть жіночих квіток. *Довгий день* діє в протилежному напрямі. Синє світло підсилює жіночу сексуалізацію, а червоне — чоловічу.

Взагалі в системі, що регулює сексуалізацію квіток, є головні чинники - гормони: *цитокініни* і *гібереліни*. В жіночих квітках цитокінінів міститься значно більше, чим в чоловічих. Цитокініни, що утворюються в корінні, транспортуються у верхівки стебел і індукують утворення в меристемі жіночих (маточкових) квіток. Гібереліни, що синтезуються в листі, транспортуючись у верхівкові меристеми, викликають утворення чоловічих (тичинкових) квіток.

На закладення чоловічих або жіночих квіток впливають умови *мінерального живлення*. Встановлено, що надлишок солей *кальцію* в ґрунті сприяє розвитку великої кількості чоловічих квіток, а внесення *фосфорних добрив*, навпаки, приводить до збільшення числа жіночих квіток.

Підвищена *вологість ґрунту* і *повітря* в період закладання квіток — необхідна умова для утворення жіночих квіток, а пониження вологості сприяє формуванню чоловічих квіток. Окисел вуглецю, етилен, ацетилен стимулюють утворення жіночих квіток. Низькі *температури* сприяють формуванню жіночих квіток, а високі — чоловічих.

Отже, фактори, що сприяють коренеутворенню, підсилюють формування жіночих квіток. Навпаки, чинники, що викликають посилення росту пагонів, індукують утворення чоловічих квіток.

4. Етап розмноження — період від першого запліднення до повного дозрівання плодів. Значення статевого процесу у філогенезі полягає в тому, що при заплідненні утворюються організми з подвійною спадковістю (материнською і батьківською), а це забезпечує їм значну стійкість і пристосованість до умов, що постійно змінюються. На цьому етапі відбуваються утворення, ріст і дозрівання плодів і насіння.

Запліднення ділять на три фази: а) запилення, б) проростання пилку і ріст пилкової трубки в тканинах стовпчику, в) власне запліднення, тобто утворення зиготи. Зигота утворюється при злитті спермію пилкової трубки (чоловічий гаметофіт) з яйцеклітиною зародкового мішка (жіночий гаметофіт). У зародковому мішку відбувається подвійне запліднення, оскільки другий спермій поєднується з вторинним диплоїдним ядром центральної клітини

зародкового мішка. Зародки проходять ряд послідовних фаз розвитку. На останньому етапі дозрівання насіння втрачає значну кількість води і переходить в стан спокою, коли в тканинах зменшується вміст стимуляторів росту і збільшується кількість інгібітору росту абсцизової кислоти.

Плід розвивається із зав'язі квітки і, як правило, містить насіння. Плоди можуть формуватися без запліднення і утворення насіння. Це явище називають *партенокарпією*. Утворення партенокарпічних (безнасінневих) плодів може відбуватися при обробці рослин ауксинами і гіберелінами. Проте зазвичай квітки без запилення і запліднення обпадають.

Для прискорення дозрівання можна використовувати ряд прийомів: 1) зняття плодів з дерев, наприклад авокадо; 2) витримка плодів в атмосфері етилену; 3) забезпечення рослин деякими метаболітами, наприклад малатом, що прискорює дозрівання яблук, оскільки малат, будучи дихальним субстратом, стимулює клімактеричний підйом інтенсивності дихання; 4) проведення *дефоліації* рослин — штучного видалення листя; 5) обробка рослин *десикантами* - речовинами, що прискорюють втрату води дозріваючими рослинами, внаслідок чого метаболіти швидше відтікають в насіння.

Для уповільнення дозрівання рекомендується зберігати плоди або при низькому вмісті кисню, або в атмосфері азоту або вуглекислого газу в поліетиленових мішках.

5. Старість — період від повного припинення плодоносіння до відмирання всіх вегетативних органів і смерті всього організму. *Старіння* — це ослаблення життєдіяльності, що посилюється з віком, яке виражається в прогресуючому порушенні синтезу білків, послабленні регуляції, зменшенні швидкості фізіологічних процесів, розпад речовин йде швидше за їх синтез.

На організмовому рівні старіння характеризується зменшенням швидкості всіх фізіологічних процесів і, перш за все, інтенсивності фотосинтезу і дихання, оводненості тканин, зменшенням життєдіяльності коріння, зниженням швидкості дальнього транспорту, послабленням регуляції. Старіння — це гальмування росту, пов'язане із зниженням синтезом ауксину і підвищенням концентрації етилену і АБК. У старих дерев порушується апікальне домінування і утворюється поросль.

Виділяють декілька *типів старіння*. Однорічні рослини гинуть повністю. У багаторічних трав щорічно повністю відмирає надземна частина, а коренева система залишається життєздатною. У багатьох

рослин старіє і обпадає тільки старе листя. У листопадних дерев восени одночасно старіє і обпадає все листя.

В даний час найбільш поширені дві гіпотези старіння: 1) внаслідок запрограмованої смерті клітин (*анонтозу*) і 2) «гіпотеза катастрофи помилок» - старіння як накопичення випадкових пошкоджень ядерного геному (мутацій), блоксинтезуючої системи і мембран.

Старіння і смерть мають велике біологічне значення. Це один із способів адаптації рослин до несприятливих умов зовнішнього середовища. Крім того, старіння прискорює зміну поколінь, тобто «оборотність» генетичного матеріалу.

1.7 РУХИ РОСЛИН

Виділяють наступні засоби руху у рослин: 1. Рухи цитоплазми і органодів. 2. Локомоторні рухи за допомогою джгутиків (таксиси). 3. Верхівковий ріст (кореневі волоски, пилкові трубки). 4. Ростові рухи (нутації, тропізми, ростові настії). 5. Тургорні рухи (рухи продохів, настії, сейсмонастії).

Рух цитоплазми здійснюється за рахунок взаємодії актинових мікрофіламентів ендоплазми, яка знаходиться в стані золю і мікротрубочок гелеобразної ектоплазми. Цей процес є енергозалежним і потребує присутності іонів Ca^{2+} . Розрізняють коливальний, циркуляційний, ротаційний і фонтануючий рухи цитоплазми. Середня швидкість руху цитоплазми у різних клітин варіює від 2-5 мкм/с до 1350.

В основі **локомоторних способів руху** клітин лежить функціонування систем скоротливих білків, що забезпечують перетворення хімічної енергії АТФ в механічну енергію, наприклад, рухи джгутиків. Переміщення всього організму в просторі під дією односторонньо діючих чинників (подразників) називається *таксисом*. Цей тип руху характерний для одноклітинних джгутикових водоростей, для гамет і зооспор водоростей, для спермій мохів, плавунів, хвощів і папоротей. В основі руху джгутика лежить функціонування білкової системи тубулін-динейн, яка за рахунок енергії АТФ забезпечує механічний рух цього органу.

Переміщення в просторі корневих волосків, пилкових трубок, гіфів грибів, протонеми мохів здійснюється за рахунок **верхівкового росту**. Це високополяризований тип росту, при якому в клітинах дотримується строга просторова локалізація інтенсивності

синтезу уздовж подовжньої осі клітини. Секреторні везикули транспортуються до кінчика клітини, куди доставляють матеріал для синтезу стінки, а також синтази і літичні ферменти, які розрихлюють структуру стінки, роблячи її нездатною протистояти високому тургорному тиску. Мікрофібрили стінки розсовуються і нові компоненти вбудовуються в стінку.

Тропізми – це ростові рухи рослин, обумовлені вигинанням або викривленням органів у відповідь на чинники середовища, що діють односторонньо. Вони здійснюються в частинах рослин, які ростуть, і, як правило, є слідством прискорення росту клітин розтягуванням на одній стороні пагону, кореня або листа. Розрізняють геотропізм (орієнтація в просторі і вигинання під дією гравітаційного поля), фототропізм (ростові вигини під дією одностороннього освітлення), хемотропізм (ростова реакція на градієнт хімічних сполук), тигмотропізм (ростові вигини у відповідь на дотик, наприклад, у вусиків деяких рослин, що лазять), травмотропізм (вигин убік від нанесеного пошкодження).

Фототропізм. Згідно гіпотезі Н.Г.Холодного-Ф.Вента фототропічний стимул викликає поперечну електричну поляризацію клітин у верхівці колеоптиля, причому неосвітлена сторона набуває позитивного заряду, що призводить до перерозподілу ауксину. ІОК пересувається на затінену сторону, внаслідок чого ріст цієї сторони посилюється. За допомогою подібного механізму затінені ділянки листових пластинок виходять з тіні, створюючи ефект «мозаїки листя».

Настії – оборотні рухи (вигини) органів з дорсивентральною будовою у відповідь на зміну дифузно діючих чинників зовнішнього середовища (наприклад, відкриття і закриття квіток при зміні дня і ночі). Спрямованість настичних рухів залежить від структури самого органу. При швидшому рості верхньої сторони орган (лист, пелюстка) згинається донизу (епінастія), при зворотному співвідношенні швидкостей росту – догори (гіпонастія). Розрізняють фото-, термо-, гідро-, хемо-, тігмо-, сейсмо-, травмо- і електронастії. Настичні рухи забезпечують захист органів (закривання квіток, опускання листя) або захоплення предметів (рух вусиків, залізистих волосків росянки).

Нутації – кругові або коливальні рухи органів рослин. Так, пагін, що росте, здійснює гойдання, внаслідок чого його верхівка коливається щодо подовжньої осі. Особливо добре кругові нутації

виражені у стебел в'юнких рослин (ліан). Тривалість одного обороту у цих рослин – від 2 до 12 год. Молодий пагін в'юнової рослини спочатку росте вертикально, потім його верхівка згинається і займає горизонтальне положення. За цим спостерігаються кругові нутації і пагін обвивається навколо опори. У багатьох рослин, які лезять, кругові нутації здійснює вся верхня частина пагону. Кругові нутації служать для пошуку опори, необхідної для руху до світла.

Оборотні тургорні рухи також обумовлені дорсивентральною будовою органів і викликаються тими ж дифузно діючими чинниками зовнішнього середовища. Проте вони не залежать від процесів росту і обумовлюють рухову активність тих органів, які закінчили свій ріст. Такі рухи здійснюються завдяки збільшенню і зменшенню у вакуолях спеціалізованих клітин концентрації осмотично активних речовин (K^+ , малату), внаслідок чого відповідно збільшуються або зменшуються поглинання води і тургорний тиск. Наприклад, рухи продохів або опускання листя на ніч (ніктінастії). До повільних тургорних рухів відносять також виділення залізистими волосками росянки мурашиної кислоти у відповідь на дотик шорстких предметів.

До **швидких тургорних рухів** відносяться сейсмонастичні (індуковані струсом) рухи складного листя деяких бобів (мімози, конюшини), кислиці і ін. У відповідь на механічний удар або струшування нижні клітини здатні швидко (протягом секунд) втрачати тургор, що призводить до опускання листя. Піднімається лист повільніше (30-60 хв). Подразнення викликає виникнення в листі потенціалу дії з амплітудою 50-100 мВ, який розповсюджується із швидкістю 0,5 – 4 см/с. Фізіологічне значення опускання листя у мімози при струсі пов'язано із запобіганням пошкодженню від сильних злив, ураганних вітрів та комах.

1.8 АДАПТАЦІЯ І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЧИННИКІВ

Стрес, адаптація, стійкість

Сильно діючий чинник зовнішнього середовища, здатний викликати в організмі пошкодження або навіть призвести до смерті, називають **стресором**. Інтенсивність (доза) екстремального чинника, що викликає загибель організму, називається **летальною** (ЛД) і

характеризується величиною LD_{50} , тобто інтенсивністю діючого чинника, при якій гине половина рослин.

Стрес — це інтегральна (лат. *integer* — цілісний, єдиний) неспецифічна відповідь рослини на пошкоджувальну дію, направлена на виживання організму за рахунок мобілізації і формування захисних систем. Цей термін був запропонований канадським ученим Г. Сельє.

Здатність рослини переносити дію несприятливих чинників і давати в таких умовах потомство називають **стійкістю** або толерантністю до стресу (лат. *tolerantia* — терпіння).

Адаптація (*adaptio* — пристосування) — це генетично детермінований процес формування захисних систем, що забезпечують підвищення стійкості і протікання онтогенезу в раніше несприятливих для нього умовах. Адаптація включає всі процеси (анатомічні, морфологічні, фізіологічні, поведінкові, популяційні та ін.) від самої незначної реакції організму на зміну зовнішніх або внутрішніх умов, яка сприяє підвищенню стійкості, до виживання конкретного виду.

Розрізняють три головні стратегії адаптації: еволюційні, онтогенетичні і термінові. *Еволюційні адаптації* — це адаптації, що виникають в ході еволюційного процесу (філогенезу) на основі генетичних мутацій, відбору і спадково передаються. Результатом таких адаптації є оптимальна підгонка організму до середовища мешкання (н-д, анатомо-морфологічні особливості рослин, що мешкають в найпосушливіших жарких пустелях земної кулі або на засолених територіях). *Онтогенетичні*, або фенотипічні, *адаптації* забезпечують виживання даного індивіда. Вони не пов'язані з генетичними мутаціями і спадково не передаються (н-д, перехід деяких C_3 -растений на САМ-тип фотосинтезу). *Термінова адаптація*, в основі якої лежить утворення і функціонування *шоківих* (фр. *choc* — удар) *захисних систем*, відбувається при швидких і інтенсивних змінах умов середовища. Ці системи забезпечують лише короточасне виживання при пошкоджувальній дії чинника (н-д, система білків теплового шоку, яка утворюється у відповідь на швидке підвищення температури, або SOS-система, сигналом для запуску якої є пошкодження ДНК).

Активна адаптація — формування захисних механізмів. *Пасивна адаптація* — «відхід» від пошкоджувальної дії стресора або співіснування з ним (н-д, перехід в стан спокою; здатність рослин ізолювати «агресивні» сполуки, такі як важкі метали в старіючих органах,

тканинах або у вакуолях; короткий онтогенез рослин-ефемерів, що дозволяє їм сформувати насіння до настання несприятливих умов).

Найбільш чутливі до стресових чинників молоді рослини, коли інтенсивно йде активний ріст і метаболічні процеси. Надалі стійкість рослин підвищується і поступово збільшується до початку закладення квіток. В період формування гамет, цвітіння, запліднення рослини знов дуже чутливі до несприятливих умов. Потім їх стійкість поступово підвищується аж до дозрівання насіння.

Неспецифічна реакція рослин на стрес

До первинних неспецифічних процесів, що відбуваються в клітинах рослин при дії будь-яких стресорів, відносяться наступні:

1. Підвищення проникності мембран, деполаризація мембранного потенціалу плазмалемі.
2. Вхід іонів кальцію в цитоплазму з клітинних стінок і внутріклітинних компартментів (вакуоль, ендоплазматична сітка, мітохондрії).
3. Зміна рН цитоплазми в кислу сторону.
4. Активація збірки актинових мікрофіламентів цитоскелету, внаслідок чого зростає в'язкість цитоплазми.
5. Посилення поглинання кисню, прискорена витрата АТФ, розвиток вільнорадикальних процесів.
6. Підвищення вмісту амінокислоти проліну, яка може утворювати агрегати - гідрофільні колоїди, які сприяють утриманню води в клітині. Пролін може зв'язуватися з білковими молекулами, захищаючи їх від денатурації.
7. Активація синтезу стресових білків.
8. Посилення активності протонної помпи в плазмалемі і, можливо, в тонопласті, що перешкоджає несприятливим змінам іонного гомеостазу.
9. Посилення синтезу етилену і абсцизової кислоти, гальмування поділу і росту.

Крім того, стресори мають і специфічну дію на клітини. У невисоких дозах стреси, що повторюються, призводять до загартування організму, причому загартування до одного стресору сприяє підвищенню стійкості організму і до інших пошкоджувальних чинників.

На організмовому рівні зберігаються всі клітинні механізми адаптації і доповнюються новими, такими, що відображають взаємодію органів в цілій рослині. Перш за все, це конкурентні

відносини за фізіологічно активні речовини і їжу. Це дозволяє рослинам в екстремальних умовах сформувати лише такий мінімум генеративних органів, які вони в змозі забезпечити необхідними речовинами для дозрівання. За несприятливих умов прискорюються процеси старіння і опадання нижнього листя, а продукти гідролізу їх органічних сполук використовуються для живлення молодого листя і формування генеративних органів. Рослини здатні заміщати пошкоджені або втрачені органи шляхом регенерації і росту сплячих бруньок. В умовах тривалого і сильного стресу в першу чергу гинуть нестійкі рослини. В результаті загальний рівень стійкості популяції зростає.

Посухостійкість і стійкість до підвищених температур

Дія посухи в першу чергу призводить до зменшення в клітинах вільної води, що впливає на гідратні оболонки білків і функціонування ферментів. При тривалому в'яненні активуються гідролітичні процеси, що веде до збільшення вмісту в клітинах низькомолекулярних білків і вуглеводів. Під впливом посухи в листі знижується кількість РНК внаслідок зменшення її синтезу і активації рибонуклеази. У цитоплазмі спостерігається розпад полісом. Зміни, що стосуються ДНК, відбуваються лише при тривалій посусі. Із-за зменшення вільної води зростає концентрація вакуолярного соку. При зневодненні у рослин, не пристосованих до посухи, значно посилюється інтенсивність дихання, а потім знижується. У посухостійких рослин в цих умовах істотних змін дихання не спостерігається.

В умовах водного дефіциту швидко гальмуються поділ клітин і розтягування, що призводить до утворення дрібних клітин і уповільнення росту рослин. Швидкість росту коріння на початку посухи збільшується і знижується лише при тривалій нестачі води в ґрунті. При посусі в корінні відбувається обкоркування і суберинізація екзодерми.

Під час посухи разом зі зневодненням відбувається перегрів рослин. Висока температура збільшує концентрацію клітинного соку і проникність клітинних мембран. В результаті виходу речовин, розчинених в клітинному соку, поступово знижується осмотичний тиск. Проте при температурі вище 35°C осмотичний тиск підвищується із-за посилення гідролізу крохмалю і білків, що призводить до збільшення вмісту моносахаров, амінокислот і аміаку. Аміак токсичний для клітин нестійких до перегріву рослин. У

жаростійких рослин спостерігається зростання вмісту органічних кислот, які зв'язують надмірний аміак. При дії високих температур в клітинах рослин індукується синтез стресових білків теплового шоку. У ядрі ці білки утворюють гранули, зв'язуючи ДНК і блокуючи експресію генів. Після припинення стресу гранули розпадаються і експресія генів відновлюється. Один з білків теплового шоку стабілізує плазмалему.

Стійкість рослин до низьких температур

Різні рослини мають неоднакову стійкість до низьких температур. Так, багато рослин Крайньої Півночі без особливої шкоди взимку переносять охолодження до -60°C . Більшість теплолюбних рослин південного походження погано переносять низькі позитивні температури. Наприклад, бавовник гине протягом доби при $1-3^{\circ}\text{C}$. Тому стійкість рослин до низьких температур підрозділяють на холодостійкість або стійкість теплолюбних рослин і рослин помірної зони до низьких позитивних температур і морозостійкість або здатність рослин переносити температуру нижче за 0°C .

У теплолюбних рослин при низьких позитивних температурах відбувається втрата тургору клітинами надземної частини, оскільки порушується доставка води. Спостерігається посилення розпаду білків і накопичення в тканинах розчинних форм азоту. Змінюється функціональна активність мембран із-за переходу ліпідів з рідкокристалічного стану в стан гелю.

У клітинах вищих рослин можливий перехід насичених жирних кислот в ненасичену форму за допомогою спеціальних ферментів (*десатураз*). Ці ферменти каталізують утворення подвійних зв'язків. Синтез ферментів залежить від температури. У відповідь на її зниження гени десатураз активуються. При знижених температурах десатурази перетворюють насичені жирні кислоти на ненасичені, що збільшує текучість мембран.

Холодостійкість сільськогосподарських культур можна підсилити внесенням калійних добрив і передпосівним загартуванням насіння. Насіння теплолюбних культур (огірки, томати, диня і ін.) протягом декількох діб витримують по черзі (по 12 годин) в умовах низьких ($1-5^{\circ}\text{C}$) і вищих ($10-20^{\circ}\text{C}$) температур. Таким же засобом можна загартувати розсаду.

Основними причинами загибелі клітин рослин при негативних температурах є: 1) їх зневоднення і 2) пошкодження

клітинних структур із-за механічного стиснення льодом. Зневоднення виникає із-за відтягування води з клітин кристалами льоду, що утворюються в міжклітинниках. При тривалій дії морозу кристали льоду зростають до значних розмірів і, крім стиснення клітин, можуть пошкоджувати плазмалему.

У морозостійких рослин підвищено вміст ненасичених жирних кислот в клітинних мембранах. Тому фазовий перехід ліпідів мембран з рідкокристалічного стану в гель відбувається при негативних температурах. В стані гелю різко знижується проникність мембран. Крім того, у морозостійких рослин активується синтез кріопротекторів – гідрофільних білків, амінокислот, моно- і олігосахарів. Вода, що входить до складу гідратних оболонок цих речовин, не замерзає і не виходить з клітин. Інший тип полімерів-кріопротекторів - це геміцелюлози, що виділяються в клітинну стінку. Вони огортають кристали льоду і гальмують їх ріст.

Солистійкість

Існують різні *типи засолення*: хлоридне (NaCl), сульфатне (Na₂SO₄), карбонатне (NaHCO₃) і змішане. Переважаючим катіоном в таких ґрунтах є натрій, але зустрічаються також карбонатно-магнієві і хлоридно-магнієві засолення. Висока концентрація солей в ґрунтах не тільки ускладнює надходження води, але може прямо пошкоджувати рослини і навіть порушувати структуру ґрунту, знижуючи її пористість і погіршуючи водопоглинальні властивості. У вологих районах переважає хлоридне засолення, в степах і пустелях — сульфатне і карбонатне.

Рослини, стійкі до засолення, називають **галофітами** (від греч. galos - сіль, phyton - рослина). Вони відрізняються від **глікофітів** - рослин незасолених водоймищ і ґрунтів рядом анатомічних і метаболічних особливостей. У глікофітів при засоленні знижується ріст клітин розтягуванням, порушується азотний обмін і накопичується токсичний аміак.

Всі галофіти ділять на три групи:

1. Справжні галофіти (еугалофіти) - найбільш стійкі рослини, що накопичують у вакуолях значну кількість солей. Тому вони мають значну всисну силу, що дозволяє поглинати воду з сильно засоленого ґрунту. Для рослин цієї групи характерна м'ясистість листя, яка зникає при вирощуванні їх на незасолених ґрунтах.

2. Галофіти, які виділяють солі (кріогалофіти). Вони, поглинаючи солі, не накопичують їх всередині тканин, а виводять з клітин на поверхню листя за допомогою секреторних залозок.

Виділення солей залозками здійснюється за допомогою іонних насосів і супроводжується транспортом великої кількості води. Солі виділяються з опадаючим листям. У деяких рослин сіль виділяється у вакуоль клітини-головки листового волоска з подальшим її обломленням і відновленням.

3. Соленепроникні галофіти (глікогалофіти) ростуть на менш засолених ґрунтах. Високий осмотичний тиск в їх клітинах підтримується за рахунок продуктів фотосинтезу, а клітини є малопроникними для солей.

Солестійкість рослин збільшується після передпосівного загартування насіння. Насіння замочують на одну годину в 3 % розчині NaCl з подальшим промиванням водою протягом 1,5 години або протягом доби вимочують в 0,2 %-ному розчині сульфату магнію.

Стійкість до нестачі кисню

Киснева недостатність (гіпоксія) виникає при тимчасовому або постійному перезволоженні, при заболочуванні ґрунту, при утворенні крижаної кірки на озимих посівах і зберіганні сільськогосподарської продукції. У рослин, коріння яких постійно відчуває нестачу кисню, в процесі тривалої еволюції з'явилися зміни в морфолого-анатомічній будові тканин: розростання основи стебла, утворення додаткової поверхні кореневої системи і вентиляційних систем міжклітинників, необхідних для транспорту кисню з надземної частини рослини в коріння.

У деяких рослин для захисту від гіпоксії активується пентозофосфатний і гліколітичний шляхи дихання. У стійких до кисневого дефіциту рослин не накопичуються токсичні продукти анаеробного розпаду. При нестачі кисню як кінцевого акцептора електронів пристосувальними виявляються процеси так званого аноксичного ендогенного окислення, в ході якого електрони переносяться на такі речовини як нітрати або на подвійні зв'язки ненасичених сполук (жирні кислоти, каротиноїди).

Газостійкість

В результаті різних видів діяльності людини в повітря виділяється більше 200 різних компонентів. До них відносяться *газоподібні сполуки* (сірчистий газ, оксиди азоту, чадний газ, сполуки фтору, вуглеводні, пари сірної, сірчистої, азотної, соляної кислот, фенолу), *тверді частинки* (сажа, зола, пил, що містить токсичні оксиди свинцю, селену, цинку і ін.).

Газостійкість - це здатність рослин зберігати життєдіяльність за дії шкідливих газів. Токсичні гази, потрапляючи в листя, утворюють кислоти або луги. Це призводить до зміни рН цитоплазми, руйнування хлорофілу, порушення клітинних мембран. Потрапляючи разом з дощем в ґрунт (кислі дощі), гази впливають на ґрунтову мікрофлору, ґрунтовий поглинаючий комплекс, коріння рослин.

Для різних видів рослин характерний свій безпечний для життєдіяльності рівень накопичення токсичних газів. Так, лох, тополя і клен стійкіші до хлору і сірчистого газу (SO_2), ніж липа і каштан. Рослини, стійкі до засолення і інших стресорів, мають вищу газостійкість.

Газостійкість рослин підвищується при оптимізації мінерального живлення і водопостачання, а також в результаті загартування насіння. Замочування насіння в слабких розчинах соляної і сірчаної кислот підвищує стійкість рослин до кислих газів.

Радіостійкість

Розрізняють пряму і побічну дію радіації на живі організми. Пряма дія енергії випромінювання на молекулу переводить її в збуджений або іонізований стан. Особливо небезпечні пошкодження структури ДНК: розриви зв'язків між фосфатом і вуглеводом, дезамінування азотистих основ, утворення димерів піримідинових основ. Побічна дія радіації полягає в пошкодженнях молекул, мембран, органодів клітин, що викликаються продуктами радіолізу води. Заряджена частинка випромінювання, взаємодіючи з молекулою води, викликає її іонізацію. Іони води за час життя 10^{-15} - 10^{-10} сек здатні утворити хімічно активні вільні радикали і пероксиди. Ці сильні окислювачі за час життя 10^{-6} - 10^{-5} сек можуть пошкодити нуклеїнові кислоти, ферменти, ліпіди мембран. Первинні пошкодження посилюються при накопиченні помилок в процесах реплікації ДНК, синтезу РНК і білків.

Стійкість рослин до дії радіації визначається наступними чинниками:

1. Постійна присутність ферментних систем репарації ДНК. Вони відшуковують пошкоджену ділянку, руйнують її і відновлюють цілісність молекули ДНК.

2. Наявність в клітинах речовин – радіопротекторів (сульфгідрильні сполуки, аскорбінова кислота, каталаза,

пероксидаза, поліфенолоксидаза). Вони ліквідують вільні радикали і пероксиди, які виникають при опромінюванні.

3. Відновлення на рівні організму забезпечується: а) неоднорідністю популяції клітин меристем, які містять клітини на різних фазах мітотичного циклу з неоднаковою радіостійкістю, б) присутністю в апікальних меристемах клітин, що покояться, які приступають до поділу при зупинці поділу клітин основної меристеми, в) наявністю сплячих бруньок, які після загибелі апікальних меристем починають активно функціонувати і відновлюють пошкодження.

Стійкість до важких металів

До важких металів відносяться хімічні елементи, що мають щільність більше 5 г/см^3 та атомну масу більше 40 Да. Серед хімічних елементів важкі метали найбільш токсичні, оскільки мають негативну дію на рослини і інші живі організми при концентрації 10^{-5} М і вище, хоча в нижчих концентраціях багато хто з них є мікроелементами, без яких нормальний ріст і розвиток рослини неможливі. Серед важких металів найбільшу токсичність мають Co, Ni, Cu, Zn, Sn, As, Te, Rb, Ag, Cd, Au, Hg, Pb, Sb, Bi та Pt.

Важкі метали поступають в рослину переважно через кореневу систему з ґрунту, у меншій мірі — через листя.

Рослини-аккумулятори здатні накопичувати в надземних органах великі кількості важких металів. У *рослин-індикаторів* вміст металу в клітинах відповідає його вмісту в ґрунті. У пагонах *рослин-виключателів* підтримується низька концентрація металів, не дивлячись на високу концентрацію в навколишньому середовищі. В цьому випадку бар'єрну функцію виконує корінь.

В основі токсичної дії важких металів лежить їх здатність зв'язуватися з сірковмісними речовинами (SH-групами білків) і утворювати з ними міцні сполуки, що призводить до інактивації ферментів і супроводжується порушенням клітинного метаболізму та фізіологічних процесів.

Найбільш загальні прояви дії важких металів на рослини — це інгібування фотосинтезу, порушення транспорту асимілятів і мінерального живлення, зміна водного і гормонального статусів організму і гальмування росту, причому корінь є більш чутливим ніж пагін.

Рослини виробили цілий ряд адаптивних механізмів, що захищають клітинний метаболізм від присутніх в навколишньому

середовищі важких металів. Ці механізми включають: утримання важких металів клітинною стінкою і речовинами, що виділяються клітиною (ексудатами); зниження надходження в клітину важких металів і викид їх з цитоплазми в апопласт; хелатування в цитоплазмі пептидами і білками; репарацію пошкоджених білків і компартаментацію металів у вакуолі за допомогою переносників тонопласту.

Стійкість рослин до патогенів

Хвороби рослин викликаються паразитичними грибами, бактеріями, вірусами, віріоїдами, мікоплазмами, нематодами.

За характером живлення паразитів ділять на некротрофів і біотрофів. *Некротрофи* поселяються на заздалегідь убитій ними тканині. Клітини рослини-господаря гинуть і перетравлюються під дією токсинів і гідролітичних ферментів, що виділяються патогеном. *Біотрофи* (облігатні паразити) певний час співіснують з живими клітинами рослини- господаря.

Стійкість рослин до патогенів визначається взаємодією комплементарної пари генів рослини-господаря і патогену, відповідно, гена стійкості (R) і гена авірулентності (Avr). Специфічність їх взаємодії передбачає, що продукти експресії цих генів беруть участь в розпізнаванні рослиною патогену з подальшим активуванням сигнальних процесів для включення захисних реакцій.

Продукти експресії деяких R генів встановлені. Це білки, які містять повтор, багатий лейцином, а також протеїнкіназний і нуклеотидзв'язуючий домени. Домен, що містить повтор, багатий лейцином, відповідає за зв'язок білка з білком, тобто відповідає за розпізнавання патогену. Протеїнкіназний і нуклеотидзв'язуючий домени беруть участь у фосфорилюванні білків і регуляції експресії захисних генів, відповідно.

З боку патогенів в процесі розпізнавання беруть участь *еліситори*. Це речовини, що утворюються при проникненні патогена в результаті руйнування клітинної стінки і мембран (глюкани, хітозан, ненасичені жирні кислоти: арахідонова і ейкозапентаєнова, глікопротеїни, продукти руйнування пектинових речовин, що містять галактурозу і ін.).

Рослина розпізнає еліситори своїми рецепторами, розташованими в клітинній стінці і плазмалемі. В результаті цього сполучення відбувається автофосфорилювання зовнішньої ділянки рецептора і зміна його конформації. Залишок фосфорної кислоти передається на внутрішню ділянку рецептора, що також змінює його

конформацію. Наслідком взаємодії рецептора з еліситором є активація каскаду передачі сигналу для активації експресії захисних генів і підвищення стійкості рослин. На даний час відомо 7 сигнальних систем: аденілатциклазна, MAP-кіназна, фосфатидокислотна, кальцієва, ліпоксигеназна, НАДФН-оксидазна, NO-синтазна.

Стійкість рослин до патогенів базується на різноманітних механізмах захисту. В цілому ці механізми підрозділяють на: 1) конституційні, тобто присутні в тканинах рослини-господаря до зараження, і 2) індуковані, тобто що виникли у відповідь на контакт з паразитом або його позаклітинними виділеннями.

Конституційні механізми: а) особливості структури тканин, що забезпечують механічний бар'єр для проникнення патогену, б) здатність до виділення речовин з антибіотичною активністю (наприклад, фітонцидів), в) відсутність або нестача речовин, життєво важливих для росту і розвитку паразита.

Індуковані механізми: а) посилення дихання, б) накопичення речовин, що забезпечують стійкість, в) створення додаткових захисних механічних бар'єрів, г) розвиток реакції надчутливості.

Взаємодія рослини і паразита відбувається на поверхні рослини, яка служить першою лінією його оборони. Патоген спочатку повинен утриматися на поверхні органу. Цьому у багатьох рослин перешкоджає відкладення воску на кутикулі епідермальних клітин, що робить поверхню погано змочуваною водою. Патогени долають цей бар'єр крізь пори і поранення. Покривні тканини служать не тільки механічною перешкодою, але і токсичним бар'єром, оскільки містять різноманітні антибіотичні речовини. Ці захисні властивості поверхні рослини посилюються після зараження. При захворюванні відбувається відкладення гідроксипролінбагатих глікопротеїнів (екстенсинів), суберина і лігніну в клітинні стінки рослин. В результаті підвищується їх механічна міцність, обмежується проникнення і розповсюдження паразита, приток поживних речовин до паразита, компоненти стінки захищені від атаки ферментами паразита. Якщо збудник утворює на поверхні листа *апресорій* (присосок для подолання клітинної стінки), то безпосередньо під ним клітинна стінка товшає. Утворюється *паніла*, що містить лігнін і кремній. Її своєчасне формування не дозволяє паразиту проникнути в клітину. У стійких рослин бавовника при ураженні грибами родів *Verticillium* і *Fusarium* патоген, потрапляючи

через коріння в провідну систему, затримується *тілами* (випинаннями в судини сусідніх паренхімних клітин, покритих пектиновим чохлам). Затриманий гриб пошкоджується антибіотичними речовинами.

Патоген, подолавши поверхневі бар'єри і потрапивши в провідну систему і клітини рослини, викликає захворювання рослини. Характер захворювання залежить від стійкості рослини. За ступенем стійкості виділяють чотири категорії рослин: чутливі, толерантні, надчутливі і стійкі (імунні).

РОЗДІЛ 2. ТЕМИ ДЛЯ САМОСТІЙНОГО ВИВЧЕННЯ

1. Водні, пісчані, гравійні культури. Гідропоніка.
2. Гетеротрофний засіб живлення рослин.
3. Виділення речовин рослиною.
4. Регенерація.
5. Вегетативне розмноження рослин.
6. Культура клітин і генна інженерія.
7. Культура клітин, тканин і органів як джерело клонування рослин.
8. Культура тканин як джерело одержання фармакологічно цінних речовин і одержання безвірусних рослин.
9. Фотоперіодизм рослин. Фітохром і його роль в процесах розвитку рослин.
10. Електрофізіологічна та трофічна система регуляції у рослин.

РОЗДІЛ 3. ЗАДАЧІ З ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН КОНТРОЛЬНА РОБОТА З ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

Тема "Фізіологія рослинної клітини"

1. Поясніть, чому рослинна їжа є обов'язковим компонентом раціону людини та тварин?
2. З червоного буряка вирізали два однакових брусочки, ретельно промили їх у проточній воді та помістили в пробірки: в першу додали воду кімнатної температури; вміст другої пробірки прокип'ятили протягом 5 хв; в третю — додали декілька крапель спирту; в четверту — декілька крапель хлороформу. Поясніть

- різну інтенсивність забарвлення рідини в пробірках.
3. Які запасні речовини переважають у насінні: а) злаків; б) олійних культур; в) бобових. Напишіть загальні формули відповідних запасних речовин.
 4. В чому проявляється структурна схожість між тваринними і рослинними клітинами? Чим відрізняються ці клітини? Які відмінності в функціях відповідають цим структурним відмінностям?
 5. У хлоропластів і мітохондрій крім зовнішньої мембрани є ще внутрішня мембранна система. В чому полягають функції цих внутрішніх мембран?
 6. Чи можна вважати присутність якого-небудь ферменту в рослинному екстракті переконливим доказом того, що цей фермент активний також і в самій рослині? Чи є відсутність визначеної ферментативної активності в гомогенаті рослинної тканини переконливим доказом того, що цього ферменту немає також і в самій рослині? Чому?

Тема «Осмотичні властивості клітини. Водобмін у рослин»

7. Клітину помістили в 0,3 М розчин сахарози. В якому напрямку рухатиметься вода, якщо відомо, що осмотичний тиск клітинного соку дорівнює 10 атм, тургорний тиск — 8 атм, а температура розчину — 15 °С?
8. Клітину з осмотичним тиском клітинного соку 5 атм занурили в розчин КС1, осмотичний тиск якого 10 атм. Що станеться з клітиною? Відповідь обґрунтуйте розрахунками.
9. Клітина знаходиться в стані повного насичення водою. Осмотичний тиск клітинного соку дорівнює 8 атм. Обчисліть всисну силу цієї клітини.
10. Клітина знаходиться в стані в'янення (початок плазмолізу). Визначте осмотичний тиск клітинного соку, якщо відомо, що всисна сила клітини дорівнює 5 атм.
11. Обчисліть осмотичний тиск клітинного соку при температурі 17°С, якщо відомо, що ізотонічний розчин сахарози для даної клітини має концентрацію 0,3 М (для сахарози $i = 1$)?
12. Осмотичний тиск клітинного соку дорівнює 10 атм, а тургорний тиск цієї клітини дорівнює 3/4 від максимальної величини. Чому дорівнює всисна сила клітини?
13. В якого розчину осмотичний тиск буде вищий: в 5%-ного розчину сахарози чи в 5%-ного розчину глюкози? Відповідь

- обґрунтуйте відповідними розрахунками.
14. Шматочки рослинної тканини занурили в 1 М розчин хлористого натрію та 1 М розчин сахарози. В якому випадку спостерігатиметься більш виражений плазмоліз і чому?
 15. Клітина занурена в 0,8 М розчин сахарози. В якому напрямку рухатиметься вода, якщо відомо, що осмотичний тиск клітинного соку дорівнює 10 атм, а тургорний тиск — 8 атм? Відповідь обґрунтуйте розрахунками.
 16. При вивченні впливу іонів K^+ та Ca^{2+} на в'язкість цитоплазми використовують 1,0 М розчин нітрату калію та 0,7 М розчин нітрату кальцію. Чому використовують різні концентрації плазмолітиків?
 17. Дослідним шляхом встановлено, що осмотичний тиск клітинного соку в клітинах бульби картоплі при температурі $18^\circ C$ дорівнює 12 кПа. Розчин сахарози з якою концентрацією необхідно взяти, щоб в даних клітинах відбувся плазмоліз?
 18. Один зі шматочків епідермісу синьої цибулі занурили в гіпертонічний розчин сахарози, другий — сечовини. В першому випадку спостерігався стійкий плазмоліз, а в другому — плазмоліз змінився деплазмолізом. Чому?
 19. Обчисліть осмотичний тиск 15%-ного розчину глюкози при температурі $20^\circ C$?
 20. Чому дорівнює всисна сила і тургорний тиск клітини:
 - а) при повному насиченні її водою;
 - б) недонасиченні;
 - в) циторизі?
 21. У яких рослин більший осмотичний тиск клітинного соку: у тих, що ростуть на солончаках чи у рослин незасолених ґрунтів? У тих, що ростуть у тіні в вологому місці чи у рослин степу? Як пояснити ці відмінності?
 22. Чому дорівнює всисна сила та тургорний тиск зануреної в розчин клітини після встановлення рівноваги між клітиною і розчином, якщо відомо, що осмотичний тиск клітинного соку 1,6 МПа, а зовнішнього розчину – 1,2 МПа.
 23. Поясніть причини, які спричиняють стійкій плазмоліз клітин у розчині сахарози, тимчасовий плазмоліз у розчині гліцерину та відсутність плазмолізу у розчині нейтрального червоного.
 24. Чи буде клітина без клітинної оболонки увесь час поглинати воду?

25. Яка фізіологічна природа наступних явищ в житті рослин: а) навесні до розпускання листя, незважаючи на відсутність транспірації, пасока успішно пересувається на висоту стебла; б) вранці відбувається розкривання продихової щілини; в) опівдні під час максимальної температури змінюється форма замикаючих клітин та продихи закриваються?
26. Рослину пересадили в ґрунт, осмотичний тиск ґрунтового розчину якого дорівнював 3 кПа. Чи приживеться рослина, якщо в момент пересадки осмотичний тиск клітинного соку становив 8 кПа, а тургорний тиск — 5 кПа,?
27. Насіння різних рослин з певною вагою занурили в воду. Через добу маса насіння кукурудзи збільшилася на 30%, гороху — на 110%. Як це пояснити?
28. У польових умовах амарант та пшениця вирощуються на однаковому ґрунті. За відсутності опадів стійке в'янення в амаранту спостерігається при вологості ґрунту 18%, у пшениці — при вологості ґрунту 15%. З якими особливостями рослин пов'язані ці відмінності?
29. Скільки води випарує рослина за 5 хв, якщо площа листової поверхні становить 200 см^2 , а інтенсивність транспірації — $10 \text{ г H}_2\text{O} / \text{дм}^2 \cdot \text{год}$?
30. За період вегетації рослина накопичили 2,1 кг органічної маси і випарувала 525 кг води. Обчисліть транспіраційний коефіцієнт.
31. Пагін, площа листків якого становить $1,2 \text{ дм}^2$, за 4 хв випарував 0,06г води. За аналогічних умов з вільної поверхні води площею 20 см^2 за 30 хв випарувалося 0,05 г води. Обчисліть відносну транспірацію (відношення інтенсивності транспірації до інтенсивності вільного випаровування).
32. Обчисліть транспіраційний коефіцієнт дерев, які за період вегетації випарували 2 т води і накопичили 10 кг сухої маси.
33. Маса листка в стані повного насичення водою становила 1,02 г, а після в'янення зменшилася до 0,9 г. Обчисліть величину водного дефіциту, якщо відомо, що абсолютно суха маса цього листка становить 0,42 г.
34. Транспіраційний коефіцієнт дорівнює 125 мл/год. Обчисліть продуктивність транспірації. Продуктивність транспірації становить 4 г/л. Обчисліть транспіраційний коефіцієнт.
35. У деяких кімнатних рослин перед дощем на кінчиках листків з'являються краплі води. Як пояснити це явище?

36. Маса дослідного пагона відразу після зрізання становила 10,26 г, а через 3 хв — 10,17 г. Площа листкової поверхні пагона становила 240 см². Обчисліть інтенсивність транспірації.
37. Дерево з площею листкової поверхні 12 м² випарувало за 2 год 3 кг води. Обчисліть інтенсивність транспірації.
38. Скільки води випарує рослина за 15 хв, якщо площа її листків становить 200 см², а інтенсивність транспірації — 5 г Н₂О/ дм² • год.
39. Обчисліть інтенсивність транспірації рослини з площею листків 4 м², якщо відомо, що за 45 хв вона випарувала 750 г води.
40. З поверхні пагона, площа листків якого становить 1,5 дм², за 5 хв випарувалося 0,08 г води. За аналогічних умов з вільної водної поверхні площею 20 см² за 2 год випарувалося 0,6 г води. Обчисліть відносну транспірацію (відношення інтенсивності транспірації до інтенсивності вільного випаровування).
41. З листкової поверхні дерева площею 12 м² за 2 год випарувалося 3 кг води. Обчисліть інтенсивність транспірації.
42. Вранці, в умовах достатньо високої вологості повітря, на кінчиках проростків та на краях листків манжетки в злаків з'являються краплі води. Які причини зумовлюють це явище?
43. Дві однакові посудини заповнили ґрунтом: одну — піщаним, а другу — глинистим. Ґрунт в обох посудинах полили до повного насичення водою (вміст води відповідає повній вологоємності ґрунту). В якій посудині буде вищим: а) загальний вміст води; б) вміст доступної для рослин води; в) мертвий запас води? Відповідь обґрунтуйте.
44. Простежте шлях молекули води від краплини дощу, яка потрапила в ґрунт, до водяної пари, яка надійшла в повітря через продиhi листкової поверхні. Опишіть відповідні процеси та назвіть фізичні сили, які керують ними на кожному етапі.
45. Поясніть, чому вода піднімається до вершин високих дерев, тоді як механічним усмоктувальним насосом її можна підняти не більш ніж на 10 м. Які умови необхідні для такого підйому?
46. Інгібітор росту абсцизова кислота, пригнічує біосинтез гідролітичних ферментів та негативно впливає на рівень вмісту АТФ у рослинних тканинах. Як зміниться стан продихів у рослин після обприскування їх розчином абсцизової кислоти?
47. Як пояснити, що при загальній невеликій площі продихових щілин (не більше 1% від площі листа) інтенсивність транспірації

- при сприятливих умовах водопостачання наближається до інтенсивності евапорації (випарювання з вільної водної поверхні)?
48. На нижню поверхню листа ліщини в різні години ясного літнього дня наносили краплі ксилолу, бензолу та етилового спирту, при цьому спостерігали таке: о 5 год. ранку названі рідини не залишали на листках ніякого сліду, о 7 год. одержали плями від ксилолу та бензолу, о 9 год. одержали плями від усіх трьох рідин, а о 13 год. – плям на листі не спостерігалось. Поясніть результати досліду.
 49. Фільтрувальний папір, просочений розчином хлориду кобальту і просушений до яскраво-голубого кольору був прикладений до двох сторін листа дуба. З нижньої сторони листа папір порожевів через 15 хв., в той час як папір, прикладений до верхньої сторони, змінив свій колір лише через 3 години. Як пояснити одержані результати?
 50. Пагін, зважений відразу ж після зрізання, важив 10,26 г, а через 3 хв. – 10,17 г. Площа листа пагона дорівнює 240 см². Знайти інтенсивність транспірації.
 51. Сіянець був двічі зважений з інтервалом 5 хв. Результат першого зважування 2,52 г, а другого – 2,49 г. Після цього рослину висушили до абсолютно сухого стану, причому її маса становила 1,02 г. Знайти економність транспірації (швидкість витрачення запасу води). Відповідь виразити в % за годину.
 52. Визначити економність транспірації (швидкість витрачення запасу води) за наступними даними: інтенсивність транспірації 25г/м², площа листа 50 см², сира маса рослини 20г, абсолютно суха маса – 9г.
 53. Дерево за одну годину випарувало 500 г, а коренева система всмоктала за цей же час 450 г води. Які умови зовнішнього середовища могли викликати таке явище? Як це відіб'ється на рослині?
 54. Як пояснити в'янення листя в жаркий літній день при достатній кількості вологи в ґрунті і ліквідації водного дефіциту вночі?
 55. Як пояснити "плач" берези при пораненні стовбура раною весною і відсутність цього явища влітку?
 56. Гілка плачучої верби була зрізана і поставлена в банку з водою. Банку з гілкою закрили скляним ковпаком. Чи буде спостерігатися гутація у цієї гілки? Чому?

57. Дві гілочки бузку, що підв'яли, поставлені в посудину з водою, при чому у одній із гілок зріз поновили під водою. Яка з гілок швидше і повніше зможе відновити свій тургор? Чому?
58. Поясніть, виходячи із аналізу водяного балансу рослин: а) чому рослини, що зав'яли удень, вночі повертаються до тургорного стану; б) з якою метою черенки рослин, занурені у пісок для укорінення, покриваються скляним ковпаком?
59. Яке листя швидше в'яне при ґрунтовій засусі: верхнє чи нижнє? З чим це пов'язано?
60. Чому сукуленти відрізняються повільним ростом?
61. Чому при вирощуванні рослин на поливних ділянках необхідно використовувати підвищені дози мінеральних добрив?
62. Вкажіть, якими шляхами нестача води може впливати на ріст пагонів. Що ушкоджується в кожному випадку?
63. Фермери рідко вносять добрива під посіви під час посухи, так як вони на досвіді переконались в тому, що це може принести шкоду. Поясніть, чому це так.
64. Посуха і засоленість ґрунту в якійсь мірі схоже впливають на всмоктування води рослиною. Вкажіть, чим це пояснюється.
65. У рослин, корені яких занурені в чисту воду, при додаванні до неї солі може спостерігатися тимчасове в'янення, але через деякий час їхня тургоресцентність поновлюється. Поясніть це явище.

Тема "Фотосинтез"

66. Сонячна радіація охоплює широкий діапазон довжин хвиль: від дуже маленьких (космічні промені) до дуже великих (радіохвилі). Рослини використовують, однак, лише дуже невелику частину променистої енергії, приблизно від 400 до 750 нм. Як це можна пояснити?
67. В яких листках, добре освітлених чи затінених, товщина мезофілу та вміст хлорофілу вищі і чому?
68. Експериментальне встановлено, що інтенсивність флуоресценції хлорофілу в розчині в 10 разів вища, ніж у нативному стані (жива пластида). Чим це можна пояснити?
69. Один листок опромінювали синім світлом, а другий (у тієї ж рослини) червоним світлом однакової інтенсивності (за кількістю квантів). Як розрізняються листки за інтенсивністю фотосинтезу та за продуктивністю використання світла?
70. За допомогою яких реакцій можна довести, що зелений колір хлорофілу обумовлюється наявністю магнію і що хлорофіл — це

складний ефір? Напишіть рівняння відповідних реакцій.

71. Після реакції омилення хлорофілу до витяжки з листка додали рівну кількість бензину, суміш інтенсивно перемішали і дали відстоятися. Поясніть результати спостережень.
72. Одну гілочку елодеї освітлювали синім, другу — червоним, а третю — зеленим світлом однакової інтенсивності (за квантами). В якому з варіантів бульбашки кисню виділятимуться інтенсивніше? Відповідь поясніть.
73. Чому в багатьох рослин опівдні спостерігається не поглинання, а виділення вуглекислого газу?
74. Чому екстрагування 80-90%-ними водними розчинами спирту чи ацетону призводить до повного знебарвлення листків, а неполярні розчинники (бензин) не можуть знебарвити листок?
75. До спиртової витяжки пігментів додали вдвічі більший об'єм бензину та декілька крапель води, добре перемішали і дали відстоятися. Яким буде забарвлення спиртового та бензинового шарів? Відповідь поясніть.
76. До розчину феофетину додали декілька кристалів оцтовокислої міді і нагріли до кипіння. Як зміниться при цьому забарвлення розчину? Напишіть рівняння реакції.
77. Як пояснити різне забарвлення спиртової витяжки зеленого листа у світлі, що проходить і світлі, що відбивається?
78. У зеленого листа в атмосфері, позбавленої CO_2 , на світлі спостерігається флуоресценція, тоді як у присутності CO_2 флуоресценція майже припиняється. Як пояснити це явище?
79. До спиртової витяжки із зеленого листка додали декілька крапель 20%-ного розчину КОН, прилили бензин, ретельно перемішали і дали відстоятися. Обґрунтуйте результати спостережень рівняннями відповідних реакцій.
80. Що можна сказати про співвідношення світлових і темнових реакцій фотосинтезу?
81. Як пов'язана тонка структура хлоропласта з його функцією?
82. Пігментом, що поглинає світло, при фотосинтезі є хлорофіл, хоча лист містить також ряд інших пігментів, що поглинають світло? Яка функція цих інших пігментів?
83. Які сполуки утворюються у світлових реакціях фотосинтезу і використовуються при фіксації CO_2 ?
84. Скільки органічної речовини накопичує рослина за 15 хв, якщо відомо, що інтенсивність фотосинтезу становить $20 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot$

- год, а площа листків — $2,5 \text{ м}^2$?
85. За 20 хв пагін, площа листової поверхні якого становить 240 см^2 , поглинув 16 мг вуглекислого газу. Обчисліть інтенсивність фотосинтезу.
 86. Інтенсивність фотосинтезу дорівнює $12 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{год}$. Скільки органічної речовини (в мг) утвориться в рослині за 20 хв, якщо відомо, що площа листової поверхні рослини становить $1,5 \text{ м}^2$?
 87. Обчисліть інтенсивність фотосинтезу, якщо відомо, що за 40 хв пагін, листова поверхня якого становить 480 см^2 , поглинає 32 мг CO_2 .
 88. Щоб визначити інтенсивність фотосинтезу пагона, площа листків якого дорівнює 80 см^2 , його помістили в колбу. Через 15 хв пагін вийняли, а в колбу налили 20 мл розчину $\text{Ba}(\text{OH})_2$. Після збовтування вміст колби протитрували HCl , витративши 18 мл розчину. На титрування аналогічної кількості бариту в контрольній колбі (без рослини) витратили 14 мл HCl . Обчисліть інтенсивність фотосинтезу, якщо відомо, що 1 мл HCl еквівалентний 0,6 мг CO_2 .
 89. Визначення фотосинтезу методом листових половинок проводилося з 8-ї до 12-ї години ранку. При зважуванні висушених проб листків одержані такі результати: а) маса освітлених о 8-й годині листків становила 0,2350 г, о 12-й годині — 0,2603 г; б) маса затемнених о 8-й годині листків становила 0,2350 г, о 12-й годині — 0,2050 г. Площа листової поверхні всіх проб однакова і дорівнює 100 см^2 . Обчисліть інтенсивність фотосинтезу.
 90. Скільки органічної речовини утвориться в рослині за 30 хв, якщо відомо, що інтенсивність фотосинтезу становить $20 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{год}$, а площа листової поверхні дорівнює 5 м^2 ?
 91. Скільки органічної речовини синтезує рослина з площею листової поверхні $7,5 \text{ м}^2$ за 5 хв, якщо відомо, що інтенсивність фотосинтезу становить $25 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{год}$?
 92. За 40 хв пагін з площею листової поверхні 120 см^2 поглинув 16 мг CO_2 . Обчисліть інтенсивність фотосинтезу.
 93. Обчисліть інтенсивність фотосинтезу пагона з площею листової поверхні 105 см^2 , якщо відомо, що за 10 хв він поглинув 8 мг вуглекислого газу.
 94. Як пояснити припинення фотосинтезу у зрізаного та зануреного у воду листка навіть за найсприятливіших для фотосинтезу умов?

95. Продуктивність фотосинтезу за 10 год становила 200 мг глюкози, що становить $\frac{2}{3}$ дійсної продуктивності. Скільки кисню при цьому утворилося (весь кисень виділюється в атмосферу)?
96. Простежте шляхи переміщення і метаболітну долю атома водню з молекули води від моменту, коли вода у виді дощу потрапляє в ґрунт, і до моменту, коли цей атом закінчує свій шлях і виявляється в молекулі крохмалю в хлоропласті листа.
97. У рослин, що зростають на ґрунтах, де не вистачає певних мінеральних речовин, фотосинтез часто уповільнений. Зазначте речовини, нестача яких могла би викликати такий ефект.
98. У рослинах присутні два важливих ферменти: РВР-карбоксилаза і ФЕП-карбоксилаза. Опишіть реакції, у яких бере участь кожний із цих ферментів, зазначте локалізацію ферментів у листі й охарактеризуйте їхні функціональні взаємозв'язки.
99. За яких умов РБФ-карбоксилаза, може діяти також і як РБФ-оксигеназа? Який ймовірний результат такої реакції?
100. Чому в C_4 рослин відсутнє фотодихання?
101. Чим фотосинтез у сукулентних рослин відрізняється від фотосинтезу у мезофітів C_3 і C_4 типу?
102. Відомо, що вдень зелені рослини збагачують атмосферу киснем, а вночі - діоксидом вуглецю. Як це пояснити?
103. Як пояснити хлороз яблуні, що виросла на ґрунті з високим вмістом вапна?
104. Який біологічний сенс червоного забарвлення глибоководних морських водоростей?
105. В умовах слабкого освітлення (1% повного сонячного освітлення) листки клену поглинули 0,54 мг вуглекислого газу; листки дуба виділили 0,12 мг вуглекислого газу на 1 г сирової маси, а в листків верби не спостерігалось ані поглинання, ані виділення CO_2 . Яка з цих рослин найбільш тіньовитривала?
106. Як можна пояснити відмирання нижніх гілок дерев у зімкнутому насадженні?
107. Взимку кімнатно-оранжерейні рослини майже не ростуть, вдень вони не збагачують повітря ані киснем, ані вуглекислим газом. Чи є це показником того, що у них не відбувається фотосинтез та дихання?
108. Що таке листові мозаїки? У яких рослин звичайно спостерігається це явище: у світлолюбних або тіньовитривалих?
109. Як пояснити добре природне поновлення (ріст молодих

сіянців) під пологом материнського деревостою ялини, липи, клена і повну загибель подросту дубу, берези, сосни?

110. Які причини загибелі багатьох лісових трав (кислиці, майнику) після вирубки лісу?

Тема "Дихання рослин"

111. Зміст застосування терміну «окислення»? Що об'єднує різні види окислення?

112. У чому подібні і чим відрізняються друг від друга процес фотосинтезу і процес дихання?

113. Які основні шляхи окислення дихальних субстратів? Як працюють оксидоредуктази ?

114. Який зв'язок між диханням і бродінням?

115. Зазначте, як зв'язані між собою ультраструктура і функції мітохондрій?

116. Чому аеробне дихання ефективніше за анаеробне?

117. Чому вищі рослини не можуть протягом тривалого часу підтримувати життя в анаеробних умовах, хоча і не гинуть відразу ж після попадання в безкисневе середовище?

118. Опишіть долю атомів: 1) вуглецю, 2) кисню, 3) водню при розпаді молекули пірвіноградної кислоти в процесі дихання.

119. Чому дихання є не пряме окислення глюкози, а процес, що складається з багатьох етапів?

120. У чому фізико-хімічна сутність окислювального фосфорилування?

121. Які можливі субстрати дихання і які субстрати найбільш вигідні (як доказ використовувати поняття «дихальний коефіцієнт»)?

122. Яка роль ПФЦ? Порівняйте з циклом Кребса. Порівняйте енергетику обох циклів.

123. Які компоненти входять до дихального електротранспортного ланцюга?

124. Чи існують різні шляхи переносу електронів і протонів?

125. Які проміжні продукти аеробного дихання піддаються: 1) декарбоксилуванню (відщепленню CO_2), 2) окисленню (відбиранню водню).

126. Охарактеризуйте дихальний обмін як деякий центральний механізм, що зв'язує між собою різні групи сполук: вуглеводи, органічні кислоти, жири і білки.

127. Простежте переміщення і метаболічні шляхи атома вуглецю,

- що спочатку входив у молекулу атмосферного CO_2 і наприкінці увійшов до молекули ліпиду, що відклався в запас в насінні.
128. Які реакції необхідні для того, щоб одержати з молекули глюкози наступні сполуки: фруктозу, сахарозу, одну з жирних кислот, аспарагінову кислоту, крохмаль, етиловий спирт.
 129. У всіх жирних кислот, що зустрічаються в рослинах, в молекулі міститься число атомів вуглецю, кратне двом. Чим це пояснити?
 130. Склад жиру в живих організмів коливається в залежності від температури існування організмів. Звичайно, чим більш холодне середовище існування, тим багаті жири ненасиченими жирними кислотами. Чи є в цьому якась вигода для організму? Як Ви уявляєте собі механізм, за допомогою якого температура могла б впливати на тип і на кількість жирних кислот, що утворюються?
 131. Який зв'язок існує між величиною дихального коефіцієнта та енергетичною ефективністю дихання?
 132. Яким буде склад запасних речовин насіння, якщо дихальний коефіцієнт дорівнюватиме: 0,3; 0,8; 1,0?
 133. В набувнявілому насінні ячменю дихальний коефіцієнт становив 0,8. При подальшому проростанні насіння дихальний коефіцієнт підвищився до 1,4. Чому?
 134. Чи відрізняється за величиною дихального коефіцієнта насіння злаків та олійних культур?
 135. Як пояснити різну величину дихального коефіцієнта проростаючих крохмалистого і маслянистого насіння?
 136. 15г бруньок за 30 хв виділили 3 мг CO_2 . Обчисліть інтенсивність дихання на 1 г сухої маси за 1 год, якщо відомо, що вміст сухої речовини в бруньках становить 40%.
 137. Скільки CO_2 виділиться з 1 кг насіння за 10 діб, якщо відомо, що інтенсивність дихання цього насіння дорівнює 0,1 мг CO_2 на 1 г сухої речовини за годину (на суху речовину в насінні припадає 63%).
 138. Чи шкідливо в приміщенні тримати кімнатні рослини, які поглинають кисень, так необхідний людині?
 139. Скільки кисню поглинають рослини загальною масою 2 кг в кімнаті об'ємом 45м^3 за 10 год, якщо відомо, що середня інтенсивність їх дихання становить 12 мл кисню на 1 г за добу? Відповідь обґрунтуйте розрахунками.

140. У дві колби налита однакова кількість розчину $\text{Ba}(\text{OH})_2$. Колби щільно закриті пробками з гачками, до яких підвішені марлеві мішечки з однаковими наважками пророслого насіння і насіння, що не проросло. Через деякий час розчин у колбах протитрували соляною кислотою. На титрування якої колби піде більше кислоти? Поясніть.
141. Інтенсивність дихання листа визначалася методом просасування. Наважка листа — 22г, експозиція — 40 хв., кількість розчину $\text{Ba}(\text{OH})_2$ у поглиначі — 100 мл, взято на титрування 20 мл розчину, пішло на титрування 10 мл HCl . На титрування 20 мл вихідного розчину бариту витрачено 18 мл HCl . Розрахуйте інтенсивність дихання, якщо відомо, що 1 мл HCl еквівалентний 2,2 мг O_2 на 1 г за добу.
142. Були узяті дві наважки насіння по 10 г кожна. Одну наважку висушили при 100°C для визначення абсолютно сухої маси, що дорівнювала 8,8г. Другу порцію насіння пророщували в темряві протягом 2 тижнів на чистому піску, змоченому дистильованою водою. Отримані паростки мали сиру масу 21,7г, а абсолютно суху — 7,0г. Як пояснити зміну сухої і сирої маси в процесі проростання?
143. На світлі при температурі 25°C рослина інтенсивно поглинала вуглекислий газ. При підвищенні температури до 40°C поглинання CO_2 змінилося інтенсивним його виділенням. Поясніть причину зміни газообміну.
144. Чому зерно, яке закладають на зберігання, повинно мати вологість не вищу 12-14%? Що станеться, якщо вологість зерна буде вищою?
145. Інтенсивність дихання насіння становить 0,15 мг CO_2 на 1г сухої речовини за 1 год. Скільки вуглекислого газу виділить 1,2кг насіння за 5 діб, якщо вміст води в насінні становить 14%?
146. Як залежить дихання від факторів зовнішнього середовища (O_2 , CO_2 , температури, водяного режиму, світла)?
147. Чому кільцювання стовбура призводить до загибелі дерева?
148. Чому для кращого збереження овочів у сховищах підтримують низькі позитивні температури та високу концентрацію CO_2 ?
149. Чому інтенсивність подиху бульб картоплі різко підвищується при зниженні температури з $+3^\circ\text{C}$ до -1°C ?

Тема "Мінеральне живлення"

150. Які органи рослин (листки, здерев'янілі стебла, запасуючі

- тканини) містять більше зольних елементів і чому?
151. В яких листках (молодих чи старих) міститься більше зольних елементів і з чим це пов'язано?
 152. Дві однакові рослини вирощувалися за різних умов: одна в посудині, заповненій ґрунтом масою 10 кг, друга — в посудині з водною витяжкою з ґрунту рівного об'єму. Яка з рослин ростиме інтенсивніше і чим це пояснюється?
 153. В рослини, яку виростили на ґрунті з подвійною дозою нітратів, визначали вміст їх у корені, стеблі та листках дифеніламіном. Які висновки про перетворення нітратів можна зробити, якщо: а) в жодному з органів нітрати не виявлені; б) нітрати виявлені в корені, в значній кількості в стеблі, але відсутні в листках; в) нітрати в корені не виявлені, але в невеликій кількості знайдені в стеблі та листках?
 154. До соку, віджатого зі стебла, черешка й листової пластинки, додали розчин дифеніламіну в сірчаній кислоті. Не один із перерахованих об'єктів не дав синього забарвлення, не дивлячись на те що ґрунт, на якому вирощувалася рослина, був багатий нітратами. Зробити висновок на основі отриманих результатів.
 155. В яких листків (старих чи молодих) швидше проявиться хлороз, обумовлений нестачею розчинних солей заліза в ґрунті?
 156. Для відновлення поживних якостей ґрунту на одну ділянку внесли калійне добриво, на другу — фосфорне, на третю — азотне, а четверту ділянку не підживлювали (контроль). Найбільший урожай одержали на третій ділянці, дещо менший — на першій, а на другій ділянці та в контрольному варіанті результат співпадав. Яких елементів на вистачає в даному ґрунті і чому?
 157. В яких листків (верхніх чи нижніх) проявляються виражені симптоми дефіциту азоту, калію та фосфору?
 158. Яким чином можна усунути хлороз у рослин, якщо ґрунт містить достатню кількість сполук заліза, але воно знаходиться в недоступній для рослин формі?
 159. Внесення азотних добрив у спекотний та сухий період літа спричинило не підвищення, а навіть деяке зниження врожаю дослідних ділянок порівняно з контрольними ділянками. Чому?
 160. Кореневу систему витримали протягом декількох хвилин у розчині метиленової сині, а потім ретельно промили дистильованою водою і помістили в розчин хлориду кальцію.

Згодом розчин набув добре помітного синього забарвлення. Поясніть це явище.

161. Як можна виростити рослину без ґрунту? Яких умов для цього слід дотримуватися?
162. Чому при нестачі кальцію в рослині спостерігається розм'якшення та ослизнення рослинних тканин?
163. Шматочки черешка та листової пластинки буряка помістили на тарілку, розім'яли скляною паличкою і облили розчином дифеніламіну в сірчаній кислоті (реактив на NO_3^-). Тканини черешка інтенсивніше забарвилися в синій колір, ніж тканини листової пластинки. Як пояснити одержаний результат?
164. Чому органічні добрива рекомендують вносити великими дозами і задовго до посіву?
165. Чому в листках після розміщення рослин на яскравому світлі вміст нітратів різко зменшується? Відповідь поясніть.
166. Скільки суперфосфату з 7%-ним вмістом фосфору слід внести на ділянку площею 5 м^2 , щоб на 1 га ділянки припадало 14 кг фосфору?
167. Скільки аміачної селітри (NH_4NO_3) необхідно внести до вегетаційного посуду, який містить 2,7 кг ґрунту, виходячи з норми 0,08 г азоту на 1 кг ґрунту?
168. За відсутності в поживному середовищі певних мікроелементів у рослин з'являються ознаки хлорозу. Відсутність якого з елементів спричиняє найінтенсивніше пожовтіння молодих листків?
169. Скільки суперфосфату (з вмістом P_2O_5 18%) необхідно внести на ділянку площею 5 м^2 , щоб на 1 га ділянки припадало 54 кг P_2O_5 .
170. Чому вираз "корінь усмоктує ґрунтовий розчин" помилковий?
171. Які з нижче перерахованих добрив односторонні, двосторонні і багатобічні: калійна селітра, гній, хлорид калію, зола, бура, аміачна селітра?
172. Як пояснити різке поліпшення засвоєння фосфориту вівсом при внесенні в ґрунт сірчаноокислого амонію?

Тема "Ріст та розвиток рослин, стійкість рослин"

173. Чи можна віднести до ростових явищ: а) набрякання насіння у воді; б) набрякання бруньок перед їх розпусканням?
174. Які можуть бути причини відсутності проростання життєздатного насіння при наявності всіх необхідних для цього

процесу зовнішніх умов?

175. Як визначити, чи знаходяться бруньки дерева в стані глибокого спокою або спокій їхній є змушеним?

176. Який фактор зовнішнього середовища служить сигналом до осіннього листопаду деревних рослин помірної зони?

177. З двох рослин соняшнику зрізали верхівки стебла, після чого на поверхню зрізу однієї з цих рослин нанесли пасту з індолілоцтової кислоти. Які результати досліду можна очікувати?

178. Корні та стебла рослини оброблені розчином гетероауксину однакової концентрації. Як відіб'ється такий вплив на процесах росту вказаних органів?

179. Одну партію розсади томатів обробили етиленом, іншу – ауксином. У яких рослин стебло буде більше у діаметрі?

180. Одну партію достигаючих плодів томату обробили етиленом, іншу – ні. У якому випадку плоди будуть найбільш солодкими?

181. Що буде спостерігатися з рослинами, якщо листя у рослин короткого дня затемнити, а верхівку залишити на світлі? Чи зацвінуть вони?

182. Чому при будь-якому положенні насінини в ґрунті корені ростуть вниз? В якому напрямку ростимуть корінці проростків у стані невагомості?

183. Чому видалення коренів проростків зазвичай призводить до зупинки росту стебла і руйнуванню ядер клітин зони росту?

184. Частину пагонів (невідокремлених від рослини) ізолювали від світла, решту залишили в умовах нормального освітлення. Що відбуватиметься з пагонами, ізольованими від світла? Чи впливають на їхню життєдіяльність пагони, що залишилися на світлі?

185. Чому в справжніх ксерофітів повільний ріст та незначні розміри?

186. Один проросток гороху вирощували на світлі, другий — у темряві. Через тиждень довжина проростка, вирощеного на світлі, досягла 7,3 см, а довжина проростка, вирощеного в темряві, — 13,8 см. У якого з досліджуваних проростків буде більше сухої маси?

187. З пагона яблуні повністю зірвали листя. Чи зможуть нормально розвиватися плоди, які залишилися на пагоні?

188. Інтенсивність росту рослин залежить від вмісту в них води. Які причини зумовлюють різке гальмування темпів росту при

нестачі води?

189. Хімічний аналіз насіння віки, яке пророщували без доступу світла, показав, що за 30 діб вміст крохмалю в ньому зменшився з 36% до 2%, а вміст розчинних вуглеводів зріс за цей період лише від 5% до 6%. Як пояснити цю невідповідність?
190. Як визначити, перебувають бруньки дерева в стані глибокого спокою чи їхній спокій вимушений?
191. Перелічіть засоби, які дозволяють: а) прискорити перехід рослин до стану спокою; б) затримувати розпускання бруньок; в) вивести бруньки з стану спокою.
192. Верхівки стебла рослин довгого та короткого дня, які вирощувалися за умов несприятливого фотоперіоду (рослини довгого дня — на короткому дні, рослини короткого дня — на довгому), обробили розчином гібереліну. Чи зацвітуть ці рослини?
193. Чому озимі сорти злаків не цвітуть, якщо їх посіяти навесні?
194. Довгоденна дводольна рослина вирощувалась на короткому (10-годинному) дні, а короткоденна рослина - на довгому (18-годинному) дні. Чи зацвітуть ці рослини?
195. Чому хризантеми зацвітають тільки восени? Чи можна домогтися цвітіння цих рослин влітку?
196. Визначите, до яких видів рухів відносяться наступні явища (якщо має місце тропізм, то зазначте, який саме — позитивний, негативний або поперечний): а) обертання суцвіть соняшника до сонця; б) підняття соломини злаку після полягання; в) ріст кореневища поперек схилу; г) ріст пилкової трубки у напрямку до насінневого зачатка; д) ріст спорангієносців цвілевого гриба мукора у бік від вологого субстрату; е) закривання суцвіть кульбаби в похмуру погоду.
197. Як пояснити в'янення теплолюбних рослин при низьких позитивних температурах?
198. Які рослини (холодостійкі або теплолюбні) відрізняються більши високим вмістом ненасичених жирних кислот у ліпідах мембран?
199. Як пояснити, що хвоя сосни, яка витримує зимою морози до -43° , влітку гине при охолодженні до -8° C?
200. Що більш небезпечно для рослин: зимові морози чи пізні весняні заморозки?
201. Яке значення має перетворення крохмалю в цукор в

- запасаючих тканинах деревних рослин взимку?
202. Яке листя швидше зав'ядає під час ґрунтової посухи - верхнє чи нижнє?
203. У свіжих коренях цукрового буряку вміст редуруючих сахарів (моносахарів) дорівнював 11% , а в підв'янутих — у 5 разів більше. З чим це пов'язано?
204. Поясніть виростання в пустелі тюльпанів, які не відрізняються високою посухостійкістю?

Вказівки до виконання контрольної роботи

Контрольна робота складається з п'яти задач, наведених у даному розділі посібника, згідно варіанту. Варіант контрольної роботи визначається останніми двома цифрами номеру залікової книжки студента (дивись табл.1).

Відповідь на кожне завдання повинна містити теоретичне обґрунтування, необхідні розрахунки та логічні висновки. В кінці роботи обов'язково наводиться перелік використаних літературних джерел.

Остаточний об'єм контрольної роботи визначається переліком завдань, але не може бути меншим за 10 сторінок рукописного тексту.

Оформлення роботи проводиться згідно загальних вимог до оформлення контрольних робіт на заочному відділенні.

Складання контрольної роботи відбувається після обов'язкової реєстрації на кафедрі садово-паркового господарства та генетики рослин у міжсесійний період.

Таблиця 1

Схема варіантів контрольної роботи з фізіології рослин

Варіант	Перелік завдань					Варіант	Перелік завдань				
1.	1	36	91	150	173	51.	51	86	141	200	150
2.	2	37	92	151	174	52.	52	87	142	201	151
3.	3	38	93	152	175	53.	53	88	143	202	152
4.	4	39	94	153	176	54.	54	89	144	203	153
5.	5	40	95	154	177	55.	55	90	145	204	154
6.	6	41	96	155	178	56.	56	91	146	1	155
7.	7	42	97	156	179	57.	57	92	147	2	156

8.	8	43	98	157	180	58.	58	93	148	3	157
9.	9	44	99	158	181	59.	59	94	149	4	158
10.	10	45	100	159	182	60.	60	95	111	5	159
11.	11	46	101	160	183	61.	61	96	112	6	160
12.	12	47	102	161	184	62.	62	97	113	7	161
13.	13	48	103	162	185	63.	63	98	114	8	162
14.	14	49	104	163	186	64.	64	99	115	9	163
15.	15	50	105	164	187	65.	65	100	116	10	164
16.	16	51	106	165	188	66.	1	101	117	25	165
17.	17	52	107	166	189	67.	2	102	118	26	166
18.	18	53	108	167	190	68.	3	103	119	27	167
19.	19	54	109	168	191	69.	4	104	120	28	168
20.	20	55	110	169	192	70.	5	105	121	29	169
21.	21	56	111	170	193	71.	6	106	122	30	170
22.	22	57	112	171	194	72.	7	107	123	31	171
23.	23	58	113	172	195	73.	8	108	124	32	172
24.	24	59	114	173	66	74.	9	109	125	33	173
25.	25	60	115	174	67	75.	10	110	126	34	174
26.	26	61	116	175	68	76.	11	66	127	35	175
27.	27	62	117	176	69	77.	12	67	128	36	176
28.	28	63	118	177	70	78.	13	68	129	37	177
29.	29	64	119	178	71	79.	14	69	130	38	178
30.	30	65	120	179	72	80.	15	70	131	39	179
31.	31	66	121	180	5	81.	16	71	132	40	180
32.	32	67	122	181	6	82.	17	72	133	41	181
33.	33	68	123	182	7	83.	18	73	134	42	182
34.	34	69	124	183	8	84.	19	74	135	43	183
35.	35	70	125	184	9	85.	20	75	136	44	184
36.	36	71	126	185	10	86.	21	76	137	45	185
37.	37	72	127	186	11	87.	22	77	138	46	186
38.	38	73	128	187	12	88.	23	78	139	47	187
39.	39	74	129	188	13	89.	24	79	140	48	188
40.	40	75	130	189	14	90.	25	80	141	150	189
41.	41	76	131	190	15	91.	26	81	142	151	190
42.	42	77	132	191	16	92.	27	82	143	152	191
43.	43	78	133	192	17	93.	28	83	144	153	192
44.	44	79	134	193	18	94.	29	84	145	154	193
45.	45	80	135	194	19	95.	30	85	146	155	194
46.	46	81	136	195	20	96.	31	86	147	156	195
47.	47	82	137	196	21	97.	32	87	148	157	196
48.	48	83	138	197	22	98.	33	88	149	158	197
49.	49	84	139	198	23	99.	34	89	111	159	198
50.	50	85	140	199	24	100.	35	90	112	160	199

Приклади розв'язання розрахункових задач за темами:

«Фізіологія рослинної клітини»

1. Обчисліть осмотичний тиск 20%-ного розчину глюкози при температурі 25°C?

А) Осмотичний тиск клітини розраховується згідно правилу Вант-Гофа за формулою $P = i \times C \times R \times T$, де

i - ізотонічний коефіцієнт, рівний $1 + \alpha(n-1)$; C – концентрація розчину, моль/л; R – універсальна газова постійна = 8,31 Дж/моль · К; T – температура, К.

Б) Розчин глюкози має $i=1$, тому для остаточного розрахунку необхідно лише перевести відсоткову концентрацію розчину (ω) у молярну (C): 20% = 20г глюкози на 100г розчину = 20г/(12х6+1х12+16х6)г/моль на 100/1,081 г/мл = 0,11 моль на 92,5 мл = 1,19 моль/л.

В) Переводимо температуру з °С в К: $25+273 = 298$ К.

Г) Проводимо остаточний розрахунок: $P = 1 \times 1,28 \times 8,31 \times 298 = 2,55$ МПа.

2. Клітину помістили в 0,4 М розчин сахарози. В якому напрямку рухатиметься вода, якщо відомо, що осмотичний тиск клітинного соку дорівнює 12 атм, тургорний тиск — 9 атм, а температура розчину — 25 °С?

Вода буде рухатися в напрямку розчину, що має більше значення всисної сили. Тому розрахуємо цей показник для зовнішнього розчину та для клітини.

Для зовнішнього розчину всисна сила дорівнюватиме осмотичному тиску: $S_1 = P = i \times C \times R \times T = 1 \times 0,4 \times 0,0821 \times (25+273) = 9,786$ атм.

Для клітини $S = P - T = 12 - 9 = 3$ атм.

Таким чином, значення всисної сили для зовнішнього розчину є значно більшими за цей показник для клітини. Тобто розчин, в який занурили клітину, є гіпертонічним, і тому вода буде виходити з клітини, спричиняючи плазмоліз.

«Водообмін рослин»

1. Обчисліть інтенсивність транспірації рослини з площею листків 30000 см², якщо відомо, що за 35 хв вона випарувала 550 г води.

Інтенсивність транспірації – кількість випарованої води за 1 год з 1 м^2 поверхні. Розрахунок проводимо за формулою:

$$I_T = \frac{n \times 10\,000 \times 60}{s \times t}$$

де n — кількість води, що випарувалася, г; s — площа, см^2 ; t — експозиція, хв; $10\,000$ — коефіцієнт переведу см^2 в м^2 ; 60 — коефіцієнт переведу хвилин в години.

Тобто $I_T = 550 \times 10\,000 \times 60 / 30000 \times 35 = 314 \text{ г/см}^2 \text{ год}$

2. *Обчисліть транспіраційний коефіцієнт дерев та продуктивність транспірації дерев, які за період вегетації випарували 3 т води і накопичили 15 кг сухої маси.*

Продуктивність транспірації - кількість грамів сухої речовини, яка утворилася при випаровуванні 1000 г води.

Тобто, ПТ = $15\,000 \text{ г} / 3\,000 \text{ кг} = 5$.

Транспіраційний коефіцієнт – кількість грамів води, витраченої при накопиченні 1 г сухих речовин.

Тобто, ТК = $3\,000\,000 \text{ г} / 15\,000 = 200$.

3. *Маса листка в стані повного насичення водою становила 2,12 г, а після в'янення зменшилася до 1,9 г. Обчисліть величину водного дефіциту, якщо відомо, що абсолютно суха маса цього листка становить 0,72 г.*

Водний дефіцит є показником вмісту води в рослині під час в'янення від її максимального вмісту в період повного насичення.

Розрахуємо кількість води у рослині у стані повного насичення водою: $2,12 - 0,72 = 1,4 \text{ г}$.

Розрахуємо кількість води в рослині у стані в'янення:

$1,9 - 0,72 = 1,18 \text{ г}$.

Розрахуємо величину водного дефіциту: $\text{ВД} = 1,18 / 1,4 \times 100\% = 84,3\%$.

4. *Сіянець був двічі зважений з інтервалом 6 хв. Результат першого зважування 3,52 г, а другого – 3,48 г. Після цього рослину висушили до абсолютно сухого стану, причому її маса становила 1,32 г. Знайти економність транспірації (швидкість витрачення запасу води) в % за годину.*

Переведемо хвилини в години: $6 \text{ хв} = 0,1 \text{ години}$.

Розрахуємо початковий вміст води в рослині: $3,52 - 1,32 = 2,2$ г.

Розрахуємо кількість випаруваної за 6 хвилин води: $3,52 - 3,48 = 0,04$ г.

Знайдемо величину економності транспірації:

$$ET = 0,04 / 2,2 \times 0,1 \times 100\% = 18,1\%$$

«Фотосинтез»

1. Обчисліть інтенсивність фотосинтезу, якщо відомо, що за 30 хв пагін, листкова поверхня якого становить 500 см^2 , поглинає 25 мг CO_2 .

Інтенсивність фотосинтезу розраховується за формулою:

$$I = \frac{m\text{CO}_2}{S * t}, \text{ де } S - \text{площа листка, } \text{дм}^2; t - \text{час, год; } m\text{CO}_2 - \text{маса поглинутого } \text{CO}_2, \text{ мг.}$$

Переводимо хвилини в години: $30 \text{ хв} = 0,5$ години.

Переводимо площу листка у дм^2 : $500 \text{ см}^2 = 5 \text{ дм}^2$.

Розрахуємо величину інтенсивності фотосинтезу: $I = 25/5 \times 0,5 = 10$ мг CO_2 за 1 годину з 1 дм^2 поверхні.

2. Продуктивність фотосинтезу за 5 год становила 100 мг глюкози, що становить $3/4$ дійсної продуктивності. Скільки кисню при цьому утворилося?

Розрахуємо дійсну продуктивність фотосинтезу за 5 годин: $100 \times 4/3 = 133,3$ мг глюкози.

Згідно загальному рівнянню фотосинтезу: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$ кількість речовини отриманого кисню в 6 раз більша за кількість отриманої глюкози. Тому спочатку розрахуємо кількість речовини глюкози: $\nu \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 = m/M = 133,3 \times 10^{-3} \text{ г} / 180 \text{ г/моль} = 7,4 \times 10^{-4}$ моль.

Кількість речовини кисню дорівнює: $\nu\text{O}_2 = 6 \times \nu \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 = 4,44 \times 10^{-3}$ моль.

Об'єм кисню дорівнює: $V \text{O}_2 = V_m \times \nu\text{O}_2 = 22,4 \text{ моль/л} \times 4,44 \times 10^{-3} \text{ моль} = 0,0995 \text{ л} = 0,1 \text{ л} = 100 \text{ мл}$.

"Дихання рослин"

1. 10г бруньок за 15 хв виділили 2 мг CO_2 . Обчисліть інтенсивність дихання на 1 г сухої маси за 1 год, якщо відомо, що вміст сухої речовини в бруньках становить 40%.

Розрахуємо масу сухої речовини 10 г бруньок: $10 \times 0,4 = 4$ г.

Переведемо час в години: $15 \text{ хв} = 0,25$ години

Інтенсивність дихання розраховуємо за формулою:

$$ID = \frac{mCO_2}{n * t}, \text{ де } n - \text{суха маса рослини, г; } t - \text{час дихання, год.}$$

$ID = 2 \text{ мг} / 4 \text{ г} * 0,25 \text{ год} = 2 \text{ мг } CO_2 \text{ на } 1 \text{ г сухої речовини за } 1 \text{ годину.}$

2. Чи правда, що рослини шкідливо залишати на ніч в приміщенні, бо вони поглинають кисень за рахунок дихання? Відповідь обґрунтуйте розрахунками. Маса рослин - 2 кг в кімнаті об'ємом 50 м^3 за 8 год, якщо відомо, що середня інтенсивність дихання їх становить 10 мл кисню на 1 г за добу?

Загальний вміст кисню в кімнаті становить: $50 \text{ м}^3 * 0,21$ (вміст кисню у атмосферному повітрі) $= 10,5 \text{ м}^3 = 10500 \text{ л.}$

Враховуючи інтенсивність дихання та час дихання (8 годин = 0,3 доби), кількість кисню, яку поглинуть рослини під час дихання становить: $VO_2 = 10 \text{ мл} * 2000 \text{ г} * 0,3 \text{ доби} = 6000 \text{ мл} = 6 \text{ л.}$

Тобто, рослини поглинуть лише $6\text{л}/10500\text{л} * 100\% = 0,057\%$ від загального вмісту кисню у кімнаті, що не є суттєвим.

"Мінеральне живлення"

1. Скільки аміачної селітри (NH_4NO_3) необхідно внести до вегетаційного посуду, який містить 3 кг ґрунту, виходячи з норми 0,08 г азоту на 1 кг ґрунту?

Один моль аміачної селітри містить 2 моля атомарного азоту, що становить, виходячи із співвідношення молярних мас: $M(2N)/M(NH_4NO_3) = 14*2 / 14+4+14+16*3 = 28/80 = 0,35$ або 35%.

Необхідна кількість азоту на 3 кг ґрунту становить: $0,08 * 3 = 0,24$ г.

Розраховуємо, яка маса селітри містить необхідну нам кількість азоту: $35 - 0,24$

$$100 - x$$

$$X = 0,24 * 100 / 35 = 0,69 \text{ г.}$$

РОЗДІЛ 4 ПИТАННЯ ДО ІСПИТУ

1. Предмет і задачі фізіології рослин.
2. Методи фізіології рослин.
3. Рослинні білки, ліпіди та вуглеводи.
4. Клітина як організм і як елементарна одиниця багатоклітинного організму – порівняння функцій.
5. Специфічні особливості рослинної та тваринної клітини. Автотрофність та гетеротрофність.
6. Клітинні мембрани і принципи їх молекулярної будови.
7. Ядро, ендоплазматичні сітка та апарат Гольджі. Будова та функціонування.
8. Двомембранні органели рослинної клітини.
9. Одномембранні органели рослинної клітини.
10. Немембранні органели рослинної клітини.
11. Хімічний склад цитоплазми рослинної клітини та її фізичні властивості: еластичність, в'язкість, колоїдні властивості.
12. Рух цитоплазми, типи, значення.
13. Роль води в життєдіяльності рослин.
14. Структура і властивості води.
15. Форми води в клітині.
16. Клітина як осмотична система.
17. Плазмоліз, типи. Циторіз.
18. Всисна сила клітини. Водний потенціал. Тургорний тиск.
19. Всисна сила і нагнітаюча діяльність кореневої системи. Кореневий тиск. Гутація.
20. Механізм підняття води по рослині.
21. Транспірація, її біологічна роль. Вплив зовнішніх умов на транспірацію. Одиниці вимірювання транспірації.
22. Продихова і кутикулярна транспірація. Продихова і позапродихова регуляція транспірації.
23. Екологічні групи рослин по відношенню до води.
24. Суть і значення процесу фотосинтезу.
25. Електронно-мікроскопічна будова хлоропластів. Хімічний склад хлоропластів.
26. Хлорофіл, будова, хімічні і фізичні властивості.
27. Каротиноїди, будова, роль у процесі фотосинтезу.
28. Фікобіліни. Будова, розповсюдження, фізіологічна роль.
29. Уявлення про фотосинтетичну одиницю і реакційний центр.

30. Фотофізичний етап фотосинтезу.
31. Фотохімічний етап фотосинтезу. Циклічне і нециклічне фотофосфорилування.
32. Z-схема фотосинтезу. Фотосинтез як результат сумісної дії двох фотосистем.
33. Утворення АТФ при фотосинтезі за схемою Мітчела.
34. Системи фотоокислення води та виділення кисню.
35. C₃-фотосинтез. Цикл Кальвіну.
36. C₄-фотосинтез. Цикл Хетча-Слека.
37. САМ-метаболізм.
38. Фотодихання.
39. Вплив зовнішніх умов на інтенсивність фотосинтезу.
40. Значення фотосинтезу для функціонування біосфери.
41. Дихання – центральний ланцюг обміну рослин.
42. Ферментні системи дихання.
43. Аеробні та анаеробні окислювальні процеси.
44. Субстрати дихання.
45. Гліколіз.
46. Аеробне перетворення пірвіноградної кислоти. Цикл Кребса.
47. Пентозофосфатний цикл.
48. Гліюксилатний цикл.
49. Дихальний електротранспортний ланцюг і окислювальне фосфорилування.
50. Енергетика різних шляхів дихальних процесів.
51. Екологія дихання рослин.
52. Поглинання рослиною поживних речовин.
53. Ксилемний та флоемний транспорт поживних речовин.
54. Вміст та класифікація мінеральних речовин у рослині.
55. Водні, пісчані, гравійні культури. Гідропоніка.
56. Фізіологічна роль S і P.
57. Фізіологічна роль Ca, Mg, Fe.
58. Фізіологічна роль K, Na, Cl.
59. Фізіологічна роль Cu, Zn.
60. Фізіологічна роль B, Mn.
61. Фізіологічна роль Co, Mo.
62. Форми азоту в ґрунті. Доступність для рослин.
63. Джерела азоту для рослин.
64. Відновлення нітратів в рослинах.
65. Відновлення аміаку рослинами.

66. Особливості азотного живлення бобових рослин.
67. Застосування добрив.
68. Гетеротрофний засіб живлення рослин.
69. Виділення речовин рослиною.
70. Загальні уявлення про ріст. Фази росту клітин.
71. Типи росту органів. Періодичність росту.
72. Диференціювання і ріст рослин. Морфогенез. Ростові кореляції.
73. Спокій рослин. Заходи, спрямовані на виведення рослин із спокою.
74. Ауксини. Синтез, транспорт, фізіологічна дія.
75. Гиббереліни. Синтез, транспорт, фізіологічна дія.
76. Цитокініни. Синтез, транспорт, фізіологічна дія.
77. Абсцизова кислота. Синтез, транспорт, фізіологічна дія.
78. Етилен. Синтез, транспорт, фізіологічна дія.
79. Етапи онтогенезу рослин.
80. Ембріональний та ювенільний етапи.
81. Зрілість. Теорія цвітіння.
82. Детермінація статі. Формування чоловічих і жіночих квіток.
83. Етап розмноження і старіння.
84. Локомоторний рух та верхівковий ріст рослин.
85. Тропізми рослин.
86. Настії і нутації рослин.
87. Регенерація. Вегетативне розмноження рослин.
88. Культура клітин і генна інженерія.
89. Культура клітин, тканин і органів як джерело клонування рослин.
90. Культура тканин як джерело одержання фармакологічно цінних речовин і одержання безвірусних рослин.
91. Фотоперіодизм рослин. Фітохром і його роль в процесах розвитку рослин.
92. Стрес, адаптація, стійкість.
93. Неспецифічна реакція рослин на стрес.
94. Посухостійкість і стійкість до підвищених температур.
95. Холодостійкість і морозостійкість рослин.
96. Солестійкість рослин.
97. Стійкість до нестачі кисню.
98. Газостійкість рослин.
99. Стійкість до важких металів.
100. Радіостійкість рослин.
101. Взаємодія рослини-господаря і патогену.

102. Механізми стійкості рослин до патогенів.
103. Лабораторна робота «Порівняння проникності клітинних мембран та живої і мертвої цитоплазми для різних речовин».
104. Лабораторна робота «Стійкий і тимчасовий плазмоліз. Вплив іонів калію і кальцію на форму плазмолізу».
105. Лабораторна робота «Виявлення життєздатності клітин».
106. Лабораторна робота «Рефрактометричний метод визначення всисної сили клітин».
107. Лабораторна робота «Метод цівок для визначення всисної сили клітин».
108. Лабораторна робота «Визначення різних форм води в рослині».
109. Лабораторна робота «Визначення інтенсивності транспірації. Порівняння транспірації верхньої і нижньої сторін листа».
110. Лабораторна робота «Вплив зовнішніх умов на стан продохів. Визначення стану продохів методом відбитків».
111. Лабораторна робота «Отримання витяжки пігментів зеленого листа».
112. Лабораторна робота «Хімічні властивості пігментів. Омилення хлорофілу лугом. Отримання феофітину і відновлення металоорганічного зв'язку».
113. Лабораторна робота «Розділення суміші фотосинтетичних пігментів методом Крауса».
114. Лабораторна робота «Розділення суміші фотосинтетичних пігментів методом хроматографії на папері».
115. Лабораторна робота «Спектри поглинання пігментів. Флуоресценція хлорофілу.».
116. Лабораторна робота «Визначення інтенсивності фотосинтезу і дихання за зміною вмісту вуглецю».
117. Лабораторна робота «Визначення інтенсивності дихання».
118. Лабораторна робота «Визначення дихального коефіцієнта».
119. Лабораторна робота «Мікрохімічний аналіз золи рослин»..
120. Лабораторна робота «Виявлення нітратів в рослинах».
121. Лабораторна робота «Вплив кріопротекторів на життєздатність клітин рослинних тканин при заморожуванні».
122. Лабораторна робота «Пошкодження бруньок як спосіб ранньої вигонки рослин»..
123. Лабораторна робота «Скарифікація насіння».
124. Лабораторна робота «Тропізми рослин».

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

Основна література

1. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: “Фітосоціоцентр”. – 2005. – 392с.
2. Злобін Ю.А. Курс фізіології і біохімії рослин. – Суми: Університетська книга, 2004. – 464с.
3. Физиология растений: Учебник для студ. вузов / Н.Д.Алёхина, Ю.В. Балконин, В.Ф. Гавриленко.; Под ред. И.П. Ермакова. – М.: Издательский центр „Академия”, 2005. – 640 с.
4. Якушкина Н.И. Физиология растений. М.: Просвещение, 2005. – 450 с
5. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1984. – 464 с.
6. Лебедев С.И. Физиология растений. М.: Колос, 1982. – 463 с.
7. Проценко Д.П. Фізіологія рослин. К.: Вища школа, 1978. – 320 с.

Додаткова література

8. Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. – 550 с.
9. Бернье Ж., Кине Ж.М., Сакс Р. Физиология цветения. М.: Мир, 1985. Т. 1, 2. – 192с., 318с.
10. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Просвещение, 1982. – 280 с.
11. Гродзинский Д.М. Надежность растительных клеток. К.: Наукова думка, 1983. – 366 с.
12. Кефели В.И. Рост растений. М.: Высшая школа, 1984. – 120 с.
13. Лютинге У., Хагинботам Н. Передвижение веществ в растениях. М.: Мир, 1984. – 408 с.
14. Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. Новосибирск: Наука, 1979. – 278 с.
15. Рубин Б.А., Гавриленко В.Ф. Биохимия и физиология фотосинтеза. М.: Высшая школа, 1977. – 328 с.
16. Рубин Б.А., Ладыгина М.Е. Физиология и биохимия дыхания растений. М.: Высшая школа, 194. – 190 с.
17. Саламатова Т.С. Физиология растительной клетки. Л.: Наука, 1983. – 232 с.

18. Туманов И.М. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. – 352 с.
19. Уоринг Ф., Филипс Н. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. – 512 с.
20. Фотосинтез. В 2 т. // Под ред. М. Говиндли. М.: Мир, 1987. – 728 с., 460 с.
21. Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л.: Наука, 1974. – 324 с.
22. Викторов Д.П. Малый практикум по физиологии растений. - М.: Высшая школа, 1969. – 120 с.
23. Алейникова Т.Л., Рубцова Г.В. Биохимия: руководство к практическим занятиям по биологической химии. - М.: Высшая школа, 1988. – 239 с.
24. Практикум по физиологии растений // Под ред. В.Б. Иванова. – М.: Издательский центр «Академия», 2001. – 144 с.
25. Викторов Д.П. Практикум по физиологии растений. – 2-е изд. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1991. – 160 с.

Навчальне видання
(українською мовою)

Войтович Олена Миколаївна

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Навчальний посібник
для студентів III-IV курсу заочної форми навчання
спеціальності 6.070400 – Біологія

Рецензент д.б.н., *проф. В.Д. Бовт*
Відповідальний за випуск к.б.н. *О.М. Войтович*
Коректор *О.М. Войтович*