



Міністерство освіти і науки України
ДЕРЖАВНИЙ БІОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Факультет агрономії і захисту рослин
Кафедра землеробства та гербології ім. О. М. Можейка

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Курс лекцій
для здобувачів першого (бакалаврського) рівня
вищої освіти зі спеціальності 201 «Агрономія»

Харків
2025

Міністерство освіти і науки України
ДЕРЖАВНИЙ БІОТЕХНОЛОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Факультет агрономії і захисту рослин
Кафедра землеробства та гербології ім. О. М. Можейка

Г. А. Лугова, К. М. Гавва

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Курс лекцій
для здобувачів першого (бакалаврського) рівня
вищої освіти зі спеціальності 201 «Агрономія»

Затверджено
рішенням навчально-методичної комісії
факультету агрономії і захисту рослин
Протокол № 5 від 30.04.2025 р

Харків 2025

УДК 581.1(042.4)

Л 86

Схвалено

на засіданні кафедри землеробства та гербології ім. О. М. Можейка

Протокол № 2 від 21.03.2025 р.

Рецензенти:

М.В. Швиденко, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри землеробства та гербології ім. О.М. Можейка Державного біотехнологічного університету.

А.О. Казюта, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри ґрунтознавства Державного біотехнологічного університету.

Л 86

Лугова Г. А., Гавва К. М.

Фізіологія рослин: курс лекцій для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти денної (заочної) форми навчання за спеціальністю 201 «Агрономія» / Г. А. Лугова, К. М. Гавва / - Електрон. дані. - Х.: ДБТУ, 2025. – 159 с

Курс лекцій з дисципліни «Фізіологія рослин» складений відповідно до програми навчальної дисципліни. У курсі лекцій використані теоретичні і практичні знання про фізіологічні і біохімічні процеси в рослинному організмі в онтогенезі для поліпшення технологій вирощування, захисту рослин, зберігання рослинної продукції з використанням фізіологічних підходів для підвищення стійкості с/г культур в умовах глобальних змін клімату і антропогенного впливу на екосистеми. Призначено для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти зі спеціальності 201 «Агрономія».

УДК 581.1(042.4)

© Лугова Г.А., Гавва К.М., 2025
© ДБТУ, 2025

ЗМІСТ

Передмова	8
Тема 1. Вступ. Предмет фізіологія рослин, методи, направлення, історія. Хімічний склад, структура і функції рослинного організму.	10
1.1. Предмет, завдання і методи фізіології рослин.	10
1.2. Фізіологія рослин у системі біологічних наук.	12
1.3. Напрями сучасної фітофізіології.	12
1.4. Основні етапи розвитку науки.	14
1.5. Клітина як функціональна одиниця живої матерії.	16
1.6. Структурна організація клітини.	17
1.7. Цитоплазма, її будова і властивості.	19
1.8. Ядро, його будова і функції.	20
1.9. Біологічні мембрани.	22
1.10. Ендоплазматична сітка.	23
1.11. Рибосоми, їх хімічний склад та функції.	24
1.12. Хлоропласти, їх будова та функції.	25
1.13. Мітохондрії, їх будова та функції.	27
Тема 2. Хімічний склад рослинної клітини. Амінокислоти. Білки. Структура білків. Нуклеїнові кислоти.	29
2.1. Хімічний склад рослинного організму.	29
2.2. Загальна характеристика та функції білків.	29
2.3. Класифікація білків.	31
2.4. Амінокислоти.	32
2.5. Біосинтез білка	33
Тема 3. Ферменти, їх будова, класифікація та механізм дії. Фактори, що впливають на активність ферментів. Регулювання активності ферментів.	35
3.1. Будова ферментів, класифікація, регуляція активності.	35
3.2. Специфічність дії ферментів	36
3.3. Залежність активності ферментів від умов середовища.	37
3.4. Регуляції ферментативної активності в клітині	39
Тема 4. Ліпіди. Вуглеводи. Класифікація та основні функції та властивості в рослинному організмі.	41
4.1. Вуглеводи, їх класифікація	41
4.2. Функції вуглеводів	44
4.3. Ліпіди, їх особливості	44
4.4. Різноманітність та біологічне значення ліпідів	44
Тема 5. Водний обмін рослин. Форми води в ґрунті. Шляхи надходження води. Роль кореневої системи в водному обміні рослин. Транспірація, види та роль в житті рослин.	47
5.1. Надходження води в клітину рослин	47
5.2. Загальна характеристика водного обміну рослинного організму	48
5.3. Надходження води в клітину рослин	49

5.4. Водний баланс в рослинах	51
5.5. Транспірація. Значення транспірації	52
5.6. Фактори що впливають на процес транспірації	53
5.7. Надходження та пересування води по рослині	55
5.8. Вплив зовнішніх умов на надходження води	56
5.9. Особливості водного режиму різних екологічних груп рослин	58
Тема 6. Фотосинтез. Етапи фотосинтезу. Реакційний центр. Фотосистеми I та II. Фосфорилювання. Типи фотосинтезу.	60
6.1. Суть і значення фотосинтезу. Основні етапи розвитку вчення про фотосинтез.	60
6.2. Листок як орган фотосинтезу. Хлоропласти, їх будова, хімічний склад, структура, властивості і функції.	61
6.3. Пігменти фотосинтезуючих систем, фізико-хімічні і оптичні властивості.	62
6.4. Світлові реакції фотосинтезу. Організація і функціонування фотосистеми.	63
6.5. Фосфорилювання, утворення АТФ і НАДФН ₂	65
6.6. Темнова фаза фотосинтезу. С ₃ , С ₄ шлях фіксації вуглецю.	66
6.7. Фотодихання.	67
6.8. Транспортування метаболітів.	69
6.9. Утворення вуглеводів при фотосинтезі.	70
6.10. Фотосинтез як основа продуктивності сільськогосподарських рослин. Урожай біологічний і господарський	71
Тема 7. Мінеральне живлення. Макро- та мікроелементи. Діагностика та регулювання нестачі поживних елементів. Антагонізм та синергізм іонів. Азотні бактерії, їх роль в житті рослин.	73
7.1. Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів.	73
7.2. Поглинання мінеральних речовин.	74
7.3. Іонний транспорт рослиною, переміщення ксилемою і флоемою.	75
7.4. Поглинання мінеральних речовин листками. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині.	76
7.5. Мінеральне живлення рослин	77
7.6. Методи дослідження мінерального живлення рослин.	77
7.7. Класифікація мінеральних елементів.	78
7.8. Роль мінеральних елементів у житті рослин.	79
7.9. Метаболізм азоту. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин. Механізм відновлення молекулярного азоту.	87

7.10. Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм і адитивність.	90
7.11. Способи живлення рослин.	91
Тема 8. Дихання рослин. Види дихання. Етапи анаеробного та аеробного дихання. Бродіння та гліколіз.	94
8.1. Суть і значення дихання в житті рослин.	94
8.2. Теорії механізмів біологічного окиснення.	95
8.3. Взаємозв'язок між диханням і бродінням.	95
8.4. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт.	96
8.5. Основні етапи біологічного окиснення. Гліколіз, його значення.	98
8.6. Взаємозв'язок процесів фотосинтезу і дихання	100
Тема 9. Дихання рослин. Етапи аеробного циклу дихання. Цикл Кребса (ди- та трикарбонових кислот). Окислювально-відновний етап дихання та ЕТЛ та ферментативна система процесу дихання.	102
9.1. Ферменти дихального циклу	102
9.2. Цикл Кребса, енергетика, значення.	103
9.3. Пентозофосфатний шлях окиснення глюкози, його енергетика, значення.	104
9.4. Гліоксилатний цикл і його значення для насіння олійних культур.	106
9.5. Ланцюг переносу електронів (дихальний ланцюг).	106
9.6. Окиснювальне фосфорилування.	108
9.7. Регуляція процесів дихання.	109
9.8. Залежність інтенсивності дихання від внутрішніх і зовнішніх факторів.	109
Тема 10. Ріст та розвиток рослин. Стадії розвитку рослин. Гормональна система рослин.	112
10.1. Поняття онтогенезу, росту та розвитку рослин.	112
10.2. Ембріональний етап	114
10.3. Ювенільний етап	116
10.4. Етап старості та відмирання	117
10.5. Морфогенез пагону	118
10.6. Ріст і розвиток листка	118
10.7. Періодичність росту	120
10.8. Регенерація у рослин	121
10.9. Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин	121
10.10. Використання фітогормонів в рослинництві	123
10.11. Рухи рослин	124
10.12. Спокій рослин, його види. Переривання спокою	126
Тема 11. Стійкість рослин до біотичних факторів навколишнього середовища. Механізми їх регуляції.	128
11.1. Стійкість рослин до інфекційних захворювань.	128
11.2. Видовий імунітет.	130

11.3. Захисні реакції рослин на ураження патогенами.	131
11.4. Реакція надчутливості	131
11.5. Індукована стійкість до повторного зараження патогеном	135
11.6. Стійкість рослин до фітофагів.	136
11.7. Методи і заходи захисту рослин.	137
Тема 12. Стійкість рослин до абіотичних факторів. Механізми регуляції.	140
12.1. Стійкість і адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний синдром.	140
12.2. Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення.	144
12.3. Жаростійкість та посухостійкість рослин.	147
12.4. Солестійкість рослин і можливі шляхи її підвищення.	150
12.5. Стійкість рослин до забруднення атмосфери, пестицидів та отрутохімікатів.	152
Список використаних джерел	156

ПЕРЕДМОВА

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

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

Курс лекцій з фізіології рослин рекомендовано для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти денної (заочної) форми навчання за спеціальністю 201 «Агрономія».

Теоретичний матеріал курсу може бути використаний також вчителями та учнями загальноосвітніх шкіл в класах з поглибленим вивченням біологічних дисциплін. Лекційний курс розроблено відповідно до змісту навчальної програми з «Фізіології рослин», з урахуванням того, що здобувач засвоїв основи цитології, анатомії рослин, біохімії. Запропонований курс лекцій у значній мірі сприятиме покращенню засвоєння здобувачами теоретичного матеріалу та забезпечить формування належного рівня їхньої професійної компетентності.

Дослідження фізіологічних процесів, які відбуваються в рослинах, неможливе без знання анатомії, морфології і біохімії, а також фізики й хімії, висновками, законами та методами яких користується фізіологія рослин.

Предметом фізіології рослин є не тільки окремі компоненти живого, а передусім пізнання механізмів інтеграції фізіологічних функцій на рівні цілісного рослинного організму.

Завдання – сформулювати у здобувачів теоретичну основу фізіологічних процесів рослин для удосконалення існуючих і розробки новітніх технологій вирощування сільськогосподарських культур, захисту рослин та регулювання їх продуктивного процесу і підвищення якості рослинницької продукції в умовах глобальних змін клімату і антропогенного впливу на екосистеми.

У результаті вивчення навчальної дисципліни здобувач повинен знати:

- історію, сутність, значення, проблеми та перспективи розвитку фізіології рослин;
- особливості морфології, фізіології рослинної клітини;
- види транспорту речовин в рослинній клітині;
- загальні закономірності метаболізму рослин;
- роль і різноманітність ферментів;
- значення білкових речовин для повноцінного розвитку рослинного організму;
- особливості хімічної будови ферментів, ліпідів, вуглеводів;
- закономірності та особливості обміну вуглеводів;
- закономірності та особливості обміну ліпідів;
- закономірності та особливості обміну органічних кислот;

- закономірності та особливості обміну білків;
- фізіолого-хімічні особливості процесу фотосинтезу;
- оптичні властивості пігментної системи рослин;
- сутність процесу дихання в житті рослини;
- хімізм процесу дихання;
- основні макро- і мікроелементи, які необхідні рослинам для мінерального живлення;
- механізми поглинання мінеральних елементів рослиною;
- основні правила і закони мінерального живлення рослин.

Уміти:

- досліджувати явище плазмолізу;
- визначати осмотичний потенціал клітинного соку;
- визначати всисну силу клітин;
- визначати хімічний склад речовин в рослинних тканинах;
- визначати активність ферменту каталаза в рослинних об'єктах;
- проводити якісні реакції на моно-, ди-, і полісахариди;
- проводити якісні реакції на білки;
- визначати інтенсивність дихання рослин;
- розраховувати коефіцієнт дихання;
- виявляти оптичні властивості пігменту хлорофілу в лабораторних умовах;
- визначати кількість хлорофілу в листках різних видів рослин;
- виявляти спектри поглинання хлорофілу і каротиноїдів різних видів рослин;
- визначати кількість нітратного азоту, фосфору, калію в зелених органах рослини;
- визначати значення водного дефіциту в рослинних тканинах;
- визначати інтенсивність транспірації в листках рослини;
- визначати стан продихів в листках рослин і рахувати кількість продихів на одиницю площі листової поверхні;
- визначати площу листової поверхні дводольних і однодольних рослин;
- проводити морфометричний аналіз життєвого стану рослини;
- простежувати динаміку ростових процесів;
- застосовувати знання з фізіології рослин в практиці;
- використовувати основні фізіологічні показники рослин для створення структурованої бази даних, що характеризує потоки і елементи системи «грунт–рослина–клімат–продуктивність».

ТЕМА 1.
ВСТУП. ПРЕДМЕТ ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН, МЕТОДИ,
НАПРАВЛЕННЯ, ІСТОРІЯ. ХІМІЧНИЙ СКЛАД, СТРУКТУРА І
ФУНКЦІЇ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ



1.1. Предмет, завдання і методи фізіології рослин

Сучасна фізіологія рослин є дисципліною, яка вивчає головні життєві функції рослинного організму на різних рівнях їх організації, вивчає закономірності життя рослин та шляхи керування ними з метою оптимізації продуктивності культурних рослин.

Об'єктом фізіології рослин є рослинні організми, їх органи, тканини чи клітини. Рослинні організми відрізняються від інших рядом особливостей. Зокрема, відмінною рисою рослин є здатність за допомогою сонячної енергії синтезувати органічні речовини з неорганічних. Ще однією рисою рослинного організму є велика поверхня тіла у відношенні до його маси. Це пояснюється тим, що чим більша кількість пагонів, листків, тим з більшого об'єму повітря вони зможуть поглинати CO_2 необхідний для фотосинтезу, а добре розгалужені корені зможуть поглинати більшу кількість води і поживних речовин з ґрунту. Рослини прикріплені до певного місця, що впливає на функціонування їх органів.

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

Жива матерія побудована за принципом організм – орган – тканина – клітина – органели. Організми одного виду утворюють популяцію; кілька рослинних популяцій разом із тваринними, що проживають на одній території – складну екологічну систему чи біогеоценоз, які своєю чергою утворюють біосферу. Виділяють також агрофітоценози – штучні рослинні угруповання, створені людиною. Тобто існує кілька рівнів організації живої матерії, які можна розмістити наступним чином: молекулярний, клітинний, субклітинний, тканинний, органний, організмів, популяційний, біогеоценозотичний і

біосферний. Фізіологи рослин вивчають процеси, що відбуваються на всіх рівнях організації.

Метою фізіології рослин є пізнання закономірностей життєвих функцій рослин, розкриття їх механізмів, формування уявлення про структурно-функціональну організацію рослинних систем різних рівнів та вироблення шляхів керування рослинним організмом. Живим системам, в тому числі рослинному організму, притаманна вища форма цілісності, нерозривний зв'язок та взаємозумовленість складових його компонентів. Одним із проявів цілісності є те, що незважаючи на велике значення кожної окремої функції, життєдіяльність організму в цілому залежить від того, яким чином конкретна функція пов'язана з іншими, і як ці співвідношення узгоджені зі зміною умов оточуючого середовища. Виняткова специфічність хімічного складу, морфологічної будови, тісний взаємозв'язок структури і функції, залежність процесів обміну речовин від стану структур, динамічність останніх – такі специфічні властивості об'єкта досліджень фізіології рослин. Проблеми та завдання фізіології рослин настільки широкі та складні, що вирішення їх потребує застосування цілого комплексу фізико-хімічних методів, різноманітних експериментальних та теоретичних підходів. Сучасна фізіологія рослин має тісний взаємозв'язок з такими науками як ботаніка, цитологія, біохімія, біофізика, генетика, імунологія, екологія

Для вирішення проблем та завдань фізіології рослин необхідно застосовувати комплекс найсучасніших фізико-хімічних методів, різноманітних експериментальних і теоретичних підходів. За останні десятиріччя фізіологи рослин асимілювали методи біофізики, цитології, молекулярної біології.

Для пізнання закономірностей життєвих функцій рослини слід проаналізувати окремі прояви її життєдіяльності, вивчити явища, що лежать в їх основі це можна здійснити за допомогою **аналітичного** методу.

Щоб відновити картину життєдіяльності організму як єдиного цілого застосовується **синтетичний** метод (враховує перебіг життєвих процесів у різних конкретних видів і сортів рослин, їхню залежність від умов навколишнього середовища).

Для експериментального або логічного синтезу фізіолог має знати історію розвитку організмів, тобто необхідно застосовувати **історичний** метод.

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

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

б) вегетаційний експеримент, що проводиться в спеціальних вегетаційних будиночках або у їх вдосконалених модифікаціях фітотронах, які

дають можливість автоматично підтримувати заданий експериментом режим умов середовища;

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

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

На основі спостережень і експериментів складають описи біологічних процесів, формулюють біологічні закони, складають прогнози продуктивності рослин, розробляються технології оптимізації продуктивного процесу в культурних рослин.

1.2. Фізіологія рослин у системі біологічних наук

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

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

В наші дні фізіологія рослин займає проміжне місце між молекулярною біологією і загальною біологією, а саме екологією. Досягненнями фізіології рослин використовують генетики, біохіміки, селекціонери, мікробіологи.

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

1.3. Напрями сучасної фітофізіології

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

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

Особлива увага звертається на такі питання:

– вивчення фізіології природних екосистем, властивостей дикорослих видів;

– усунення від'ємної кореляції між продуктивністю, якістю продукції та факторами зовнішнього середовища;

– дослідження шляхів підвищення ефективності використання сонячної енергії зеленими рослинами;

- розробка установок для здійснення фотосинтезу в штучних умовах;
- комплексне вивчення стресового синдрому у рослин із залученням знань із фізіології, біохімії, генетики, екології, тощо;
- взаємодія між рослинами, її чинники і фізіологічні механізми;
- дослідження нових джерел продуктів харчування, біологічних енергоносіїв та різноманітної сировини;
- екологізація рослинництва, використання фітогормонів.

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

- теорія продуктивного процесу, його енергетичний баланс, донорно-акцепторні співвідношення і їхня регуляція на рівні цілісного організму;
- розробка принципово нових методів індукції генетичного різноманіття культурних рослин і методів відбору за фізіологічними та біохімічними ознаками вихідних форм для селекції;
- розробка інформаційних систем, обґрунтування і створення комп'ютерної бази даних господарсько-корисних фізіолого-біохімічних модельних і маркерних ознак Національного генетичного банку рослин і прийомів, які забезпечать сумісність комбінованих параметрів (стійкість до біотичних і абіотичних стресів, продуктивність, висока якість продукції) вихідних форм рослин;
- дослідження організації та функціонування геному в зв'язку з гетерозисом рослин, що дасть змогу розробити методи оцінки ліній з високою комбінаційною здатністю;
- фізіолого-біохімічні дослідження механізмів дії молекулярних сигналів у системі клітинні сигнали – трансдукція, встановлення рецепторів сигналів, лігандів і антитіл, що блокують або модифікують сигнали рецепції або трансдукції;
- підвищення стабільності програмованих врожаїв з високою якістю продукції, в умовах відхилення від оптимальних метеорологічних факторів (низькі та високі температури, заморозки, ґрунтова й атмосферна посухи, гіпоксія, аноксія тощо), через розширення діапазону норми фізіологічної реакції рослин, шляхом розкриття ендогенних механізмів регуляторних систем рослинного організму та використання з цією метою екзогенних екологічно безпечних природних фізіологічно активних речовин;
- зниження енергетичної вартості одиниці врожаю, витрат енергії на виробництво одиниці продукції, тобто енергії, яка запасується в господарсько-корисній частині врожаю шляхом впровадження нових «економних» видів сільськогосподарських рослин, створення рослин «ідеального типу» та науково обґрунтованих ресурсозберігаючих технологій;
- вивчення взаємозв'язків у системі агробактерія-рослина; бобова рослина-різобіум, симбіотична азотфіксація; трансгенні рослини з

підвищеною азотфіксуючою здатністю, фізіологія та біохімія азотного метаболізму;

– розкриття механізмів взаємодії рослини-господаря і фітопатогенів на молекулярному, клітинному, рослинному та популяційному рівнях, фізіологія хворої рослини;

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

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

1.4. Основні етапи розвитку науки

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

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

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

Н. Соссюр (1767-1845) довів, що рослини на світлі засвоюють вуглець із CO₂. Сам термін «фотосинтез» запропоновано лише в 1877 р. В. Пфеффером.

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

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

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

Класичними дослідками Ю. Лібіха (1803-1873) та Ж.-Б. Бусенго (1802-1887) розроблено теорію мінерального живлення рослин. 1857 р. – Л. Пастер встановив суть бродіння. 1877 р. – В. Пфєффер вивчав осмотичний тиск у клітинах. Його класична робота «Осмотичні дослідження» стала початком вивчення водного режиму. 1887 р. – С. М. Виноградський відкрив процес хемосинтезу у бактерій.

В кінці XIX – на початку XX століття В. І. Палладіним (1859-1922) та О. М. Бахом (1857-1946) проведено дослідження механізмів дихання рослин. 1916 р. – класична теорія дихання В. І. Палладіна.

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

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

Світове визнання українській фізіології рослин принесли роботи М. Г. Холодного (1882-1953) з фітогормонології рослин. У становленні цієї науки велика заслуга належить В. І. Паладіну (1859-1922), який працював професором фізіології та анатомії рослин Харківського університету з 1889 р., був директором Нікітського ботанічного саду, читав лекції у Тавричному університеті (Сімферополь). Основні праці присвячені процесу дихання.

Становленню фізіології рослин в Україні сприяли роботи Н. Т. Гаморака (1892-1937), який працюючи у Кам'янець-Подільському державному українському університеті, провів оригінальні дослідження продихового апарату і транспірації, запропонував ряд нових приладів і методів для фізіологічних досліджень. Ще в 1920 році він видав два підручники з анатомії та морфології рослин, які були взагалі першими україномовними підручниками в цій галузі. Та головною базою розвитку фізіології рослин в Україні став Інститут ботаніки, де успішно працювали Є. П. Вотчал, В. М. Любименко, М. Г. Холодний. Саме на базі цього інституту створювалися нові наукові заклади.

У 30-ті роки розпочато дослідження фізіолого-біохімічної ролі мікродобрив (фізіологія живлення) – П. А. Власюк (1905-1980). У 1946 р. на базі відділу фізіології живлення та агрохімії Інституту ботаніки було створено

Інститут фізіології рослин та агрохімії АН України під керівництвом О. І. Душечкіна.

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

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

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

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

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

Основні досягнення у галузі фізіології рослин публікуються в вітчизняних журналах, а також у зарубіжних: журнали американської, європейської, австралійської, японської асоціацій фізіологів рослин та багато інших видань.

На сьогоднішній день вітчизняна фізіологія рослин досягла значних успіхів. Наукові школи та досягнення українських фізіологів мають світове визнання.

1.5. Клітина як функціональна одиниця живої матерії

Структурною та функціональною одиницею рослинного організму, як і інших живих істот, є клітина. Вперше цей термін запропонував у 1665 р. англійський вчений Р. Гук, який вивчав під мікроскопом структуру корка та помітив утворення, що мали вигляд бджолиних стільників, які він і назвав клітинами (рис. 1.1).



Рис. 1.1 Англійський дослідник Роберт Гук (1635-1703) (1) та сконструйований ним мікроскоп (2). Оболонки клітин корка, які побачив учений (3)

Пізніше, вже в 1838-1839 р., німецькі вчені гістолог Т. Шванн і ботанік М. Шлейден запропонували загально-біологічну концепцію клітинної теорії, згідно з якою основною одиницею структури і функції всіх організмів є клітина. В основу цієї теорії було покладено два фундаментальні положення:

- 1) Клітина є основною одиницею всіх організмів;
- 2) Ріст, розвиток і диференціація тканин живих організмів зумовлені процесом утворення нових клітин.

Ця теорія була розвинена і вдосконалена Р. Вірховим (1858 р.), який увів ряд нових положень про роль клітинних структур у організмі. Основним положенням його теорії є: поза клітиною не існує життя і кожна клітина походить із клітини. Це було підтверджено подальшим розвитком біології.

За сучасним уявленням, клітина — це основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна жива система. Лише віруси являють собою неклітинні форми життя. Рослинна клітина є функціональною структурною одиницею живої матерії, так як для неї властиві наступні особливості:

- Обмін речовин та енергії;
- Здатність до росту та самовідтворення;
- Збереження та передача спадкової інформації.

Сталість клітинної структури в усьому органічному світі зумовлена тим, що тільки вона забезпечує найкраще зберігання, репродукцію і передачу спадкової інформації. Зі структурою пов'язана здатність організмів зберігати, переносити енергію і перетворювати її у роботу.

1.6. Структурна організація клітини

Згідно сучасних уявлень, рослинна клітина складається з трьох основних частин – оболонки, протопласта і вакуолі.

Клітинна оболонка відносно жорстка, складна у хімічному відношенні і є продуктом діяльності протопласта.

Протопласт, тобто жива частина клітини, є колоїдним розчином із розміщеними у ньому структурними компонентами (ядро, пластиди, мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, рибосоми).

Вакуолі – це неживі утворення, заповнені розчинами неорганічних солей, поглинутих клітиною, і органічних речовин – продуктів метаболічної діяльності клітини.

Розміри клітин варіюють дуже широко. Морфологічні відмінності клітин зумовлені характером біологічних процесів і типом обміну речовин. Якщо рослинна клітина вирощується ізольовано, то її форма наближається до сферичної, якщо в оточенні інших клітин, то може набувати форму багатогранника.

У молодих клітин близькі поздовжні і поперечні розміри, тонка оболонка. Вони повністю заповнені протопластом. З часом, зі збільшенням об'єму клітини, кількість протопласта поступово зростає, у ньому утворюється багато малих вакуоль, які поступово зливаються в одну велику; оболонка потовщується.

Протопласт ззовні і зсередини оточений поверхневими біологічними мембранами: від клітинної стінки його відокремлює плазмалема, від вакуолі – тонопласт. Протопласт і клітинна оболонка не ізольовані повністю. Вони сполучаються за допомогою спеціалізованих отворів – пор. Через пори в оболонці за допомогою цитоплазматичних тяжів (плазмодесм) протопласт одних клітин з'єднується з протопластом інших. Таким чином, завдяки мембранним утворенням і плазмодесмам усі клітини об'єднані. Плазмодесми за своєю будовою нагадують трубочки діаметром від 20 до 100 нм. У кожній плазмодесмі існує канал (десмотрубочка), по якому різні речовини можуть переходити від однієї клітини до іншої.

Оболонка клітини утворюється з продуктів секреторної діяльності протопласта, які послідовно нашаровуються у процесі розвитку клітини. Головною складовою клітинної стінки є целюлоза. Молекули целюлози – це нерозгалужені ланцюжки, які складаються із залишків D-глюкопіранози, поєднаних між собою глікозидними (β 1-4)-зв'язками. У середньому одна молекула целюлози містить до 8000 залишків глюкози.

Між оболонками сусідніх клітин існує серединна пластинка, яку утворюють спочатку студневидні пектинові речовини, але пізніше вона доповнюється целюлозою та іншими полісахаридами і набуває жорсткості. У здрев'янілих клітин оболонка насичена лігніном.

Первинна оболонка клітини складається з целюлозних мікрофібрил, занурених у основну речовину – матрикс. Завдяки проміжкам між фібрилами клітинна стінка має достатню гнучкість.

Здатність клітинної стінки розтягуватися залежить від характеру розміщення целюлозних фібрил. При безладному їх розміщенні оболонка розтягується рівномірно в усіх напрямках. Якщо ж фібрили розміщені

паралельно, то розтягування відбувається під прямим кутом до осі. Під час формування клітини зовнішня оболонка зазнає сильного тиску з боку протопласта, розтягується, і при цьому до неї додається новий будівельний матеріал – відбувається її ріст і потовщення. У деяких клітин, наприклад мезофілу, формування клітинної оболонки завершується, як тільки клітина досягає своєї максимальної величини. В інших тканинах у клітин, що закінчили свій ріст, із внутрішнього боку утворюється вторинна клітинна оболонка із жорсткою структурою. Таке потовщення оболонки скорочує об'єм протопласта. З часом весь протопласт відмирає повністю, залишаються лише порожнисті циліндри з клітинних оболонок, що виконують механічну функцію або функцію провідних тканин.

Вторинна клітинна оболонка пронизана численними порами. Дільниця оболонки з порами досить тоненька, складається лише із серединної пластинки і первинної клітинної стінки.

У зрілих живих клітин пори представлені каналцями, що з'єднують внутрішню частину вторинної клітинної стінки і зовнішню частину первинної. Пори можуть розміщуватись групами, утворюючи порові поля, які відіграють важливу роль у пропусканні води, розчинів мінеральних і пластичних речовин.

Функції клітинної оболонки.

Клітинна оболонка є секреторним продуктом протопласту і в зрілій клітині, ймовірно, нежива. Однак в ній є білки, серед яких і ті, що мають ферментативну активність.

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

Клітинна оболонка є протиінфекційним бар'єром, бере участь в поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин. Систему поєднаних одна з одною клітинних оболонок називають апопласт, який слугує головним шляхом для пересування води і розчинених речовин по рослині. Через пори в клітинних оболонках проходять цитоплазматичні тяжі, які зв'язують вміст окремих клітин, тобто об'єднують всі протопласти в одну систему — симпласт.

1.7. Цитоплазма, її будова і властивості

Протопласт – це колоїдна система. У живій клітині вона перебуває у постійному русі, завдяки якому забезпечується оптимальне розміщення органел, краще протікання біохімічних реакцій, видалення продуктів обміну у вакуолі і за межі клітини тощо. Основу протопласта складає цитоплазма, також сюди входить ядро.

Цитоплазма – напіврідка прозора і в'язка гомогенна маса, розташована під клітинною оболонкою переважно у вигляді відносно тонкого пристінного

шару. Хімічний склад цитоплазми (вода – 75-85%, білки та амінокислоти – 10-12%, вуглеводи – 4-6%, жири і ліпіди – 2-3%, інші органічні речовини – близько 1%, мінеральні речовини – 2-3%) сприяє утворенню колоїдного розчину, який не змішується з водою і речовинами вакуолей. Цитоплазмі властива еластичність і досить висока густина.

В'язкість цитоплазми є неоднорідною. Периферійна частина її, яка прилягає до оболонки, більш в'язка і відділяється від неї поверхневою мембраною – плазмалемою. З боку вакуолі цитоплазма відокремлена другою поверхневою мембраною – тонопластом. Між цими мембранами знаходиться з меншою в'язкістю внутрішній шар цитоплазми – мезоплазма, яка є цитоплазматичним матриксом, що пронизаний ендоплазматичною сіткою (внутрішньою мембраною). У цитоплазматичному матриксі постійно відбуваються процеси обміну речовин. Вважається, що цитоплазма містить фібрилярні структурні елементи, які сприяють формуванню гелей.

У структурній і функціональній організації цитоплазми виключно важливе значення має вода. Властивості її, як розчинника і речовини, що має велике біологічне значення, визначаються особливостями її внутрішньо-молекулярної структури, насамперед, полярністю молекули. Ця полярність зумовлена несиметричним розміщенням електронів водню і кисню у молекулі і відповідно – нерівномірним розподілом позитивних і негативних зарядів.

1.8. Ядро, його будова і функції

Центральною і найважливішою органелою клітини є ядро, яке має досить складну структуру. Форма його здебільшого кулеподібна або овальна (рис. 1.2). Розмір коливається у досить широких межах.

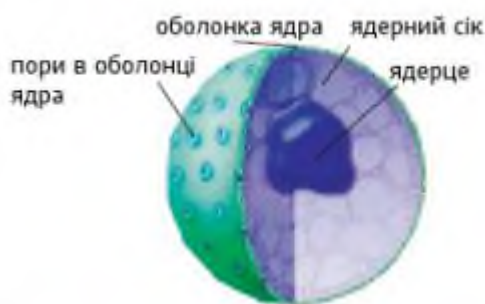


Рис. 1.2. Ядро клітини

У ядрі зосереджена генетична інформація у відповідних структурних одиницях – хромосомах. Їх переплетіння утворює цілісну масу – хроматин. Крім того, ядро має одне або кілька ядерць. Простір між ядерними структурами заповнює безбарвна речовина – каріоплазма, або нуклеоплазма.

Зверху ядро оточене мембраною пористої структури, що має рибосоми та за допомогою елементів ендоплазматичної сітки сполучена з мембранами інших клітинних структурних компонентів.

Внутрішня мембрана подекуди випинається всередину ядра. На 1 мкм² ядерної оболонки може бути від 10 до 100 пор діаметром до 20 нм кожна. Пори ядра – динамічні структури, які періодично закриваються та відкриваються, регулюючи обмін речовин між ядром і цитоплазмою.

Ядро не лише вміщує генетичну інформацію, але й передає її до цитоплазми (синтез інформаційної РНК та ін.), від клітини до клітини (поділ ядра, поділ клітини, розмноження, успадкування). Серед білків ядра переважають нуклеопротейди. Структура ядра залежить від функціонального стану клітини.

Внутрішня будова ядра змінюється залежно від його стану. Розрізняють два періоди в житті ядра — метаболічний (між поділом) та період поділу. В метаболічний період в ядрі є одне або декілька ядерць, які складаються з міцно переплетених ниток — нуклеонеми і містять до 80 % білка, 10-15 % РНК і незначну кількість ДНК.

Ядро заповнене нуклеоплазмою і переплетеними, скрученими хроматиновими нитками. Хроматин складається із ДНК, гістонових і негістонових білків, незначної кількості РНК і ліпідів. Характерною рисою метаболічного періоду ядра є процес самовідтворення (подвоєння) молекул ДНК — реплікація. Лише після цього ядро переходить до поділу, тобто мітозу. В інтерфазному ядрі хромосоми мають вигляд досить безформених скупчень хроматину, що набувляли. Перед початком поділу ядра кожна хромосома складається з двох хроматид, які в анафазі діляться. Надалі у новій клітині хроматида подвоюється і є хромосомою з повним набором генетичної інформації.

Основна функція ядра — контроль за синтезом білків і життєдіяльністю клітини, збереження та передача генетичної інформації дочірнім клітинам у процесі поділу клітин. Ядро оточене подвійною ядерною мембраною і має в своєму складі хроматин, ядерця та нуклеоплазму. Хромосоми, або хроматин, в еукаріотів складаються з чотирьох видів молекул:

- 1) ДНК (близько 35%);
- 2) РНК (близько 12%);
- 3) лужного низькомолекулярного білка – гістону (близько 40%);
- 4) кислого негістонового білка, у тому числі ферментів (близько 10%) і незначної кількості ліпідів, полісахаридів та іонів металів.

Ядерце – це округле утворення високої щільності, яке не має мембран. Воно складається з більш компактного, ніж ядро матеріалу, містить рибонуклеїнову кислоту (15%) і білки (80%). У ядерці містяться у великій кількості субодиниці рибосом. Ці рибонуклеопротейдні гранули разом з рибонуклеопротейдними ниткоподібними структурами (фібрилами) занурені у

нуклеоплазму. У ядерці синтезуються численні рибосомні білки-гістони, накопичується РНК перед виходом до цитоплазми. Ядерцева рибосомальна РНК і білки об'єднуються у рибосомні субодиниці. Крім того, у ядерці збираються інші типи РНК (транспортна РНК). Тому воно є місцем перерозподілу РНК.

Основна функція ядерця — синтез ядерних білків. Ймовірно, що в них синтезується і певна кількість специфічних рибосомальних білків. У ядерці можливе також самоскладання рибосом. У разі руйнування ядерець, наприклад ультрафіолетовим випромінюванням, ядро втрачає здатність до поділу.

1.9. Біологічні мембрани

Протопласт зовні та зсередини обмежений відповідними мембранами: плазмалема відокремлює його від клітинної оболонки, а тонопласт — від вакуолі. Розрізняють також мембрани ядра, мітохондрій, пластид, субодиниць апарату Гольджі, а також внутрішні мембрани цитоплазми — ендоплазматичного ретикулуму, мітохондрій і хлоропластів.

Мембрани — високоорганізовані структури клітин, склад яких залежить від типу і функції мембрани, але завжди в них є ліпіди та білки.

У 1959 р. англійський вчений Д. Робертсон висунув гіпотезу щодо будови «елементарної» мембрани, в якій постулював структуру — спільну для всіх біологічних мембран. Згідно з цією гіпотезою всі мембрани мають вигляд тришарової структури, в якій центральний ліпідний подвійний шар розташований між двома шарами білка загальною товщиною 7,5 нм. У 1972 р. англійські вчені С. Зінгер і Г. Ніколсон запропонували рідинно-мозаїчну модель мембрани, за якою молекули білків у ліпідах утворюють щось чие до мозаїки. Ліпіди в мембранах представлені фосфоліпідами, гліколіпідами та стеролами. Основу ліпідного шару складають фосфоліпіди, галактоліпіди, жирні кислоти, стерини. Ліпідний шар пронизують білкові молекули, які можуть бути зв'язані своїми гідрофобними бічними ланцюгами з внутрішніми гідрофобними частинами молекул ліпідів. Гранули внутрішніх ділянок мембран найчастіше є білками, які гідрофобно закріплені в ліпідному матриксі мембрани. Біологічні мембрани розділяють цитоплазму на відсіки, в яких відбуваються певні біохімічні перетворення. Лабільна структура мембран дає їм змогу, в свою чергу, виконувати найрізноманітніші функції: бар'єрну, осмотичну, транспортну, електричну, структурну, енергетичну, біосинтетичну, секреторну, рецепторно-регуляторну та інші.

Транспорт речовин через мембрани.

Життєдіяльність організму, функціонування всіх його органів і систем можливі лише при постійному обміні речовин. Клітина поглинає речовини із сусідніх клітин чи з навколишнього середовища й одночасно передає метаболіти, що утворюються в ній, сусіднім клітинам чи виділяє їх у зовнішнє

середовище. Транспорт речовин повинний забезпечувати підтримку в клітині відповідного рівня рН і певної концентрації іонів, що сприяють ефективній роботі ферментів. У результаті транспорту всі тканини організму забезпечуються поживними речовинами, що служать джерелом енергії, а також будівельним матеріалом для утворення клітинних компонентів. Від характеру транспорту залежать виведення з клітини токсичних відходів, секреція різних речовин і створення протонних градієнтів, необхідних для протікання ряду найважливіших хімічних реакцій фотосинтезу і дихання.

1.10. Ендоплазматична сітка

Ендоплазматичний ретикулум (сітка) — це складна тривимірна мембранна система, форма і протяжність якої визначається типом клітини та стадією її диференціювання. В трьох вимірах вона має пластинчасту будову і складається з багатьох мембранних мішечків — цистерн, на поверхні яких за допомогою електронного мікроскопа можна виявити численні гранули діаметром до 30 нм — рибосоми, де відбувається синтез білка. Через таку будову часто називають шорстким ендоплазматичним ретикулумом (ЕР).

Клітини, де відбувається інтенсивний синтез ліпідів, мають інший досить розгалужений гладенький трубчастий ендоплазматичний ретикулум. Обидва типи ЕР можуть бути одночасно навіть в одній клітині, причому між ними існує взаємозв'язок.

Функції шорсткого ЕР пов'язані із транспортуванням білків, синтезованих рибосомами на його поверхні. На початку синтезу білків початкову частину синтезованого поліпептидного ланцюга становить так звана сигнальна послідовність, яка за своєю конфігурацією відповідає специфічному рецептору на мембрані ЕР. Рецептор утворює канал, по якому білок переходить в цистерни ЕР для подальшого транспортування. В процесі перенесення білок зазнає істотних змін, наприклад, фосфорилується, ацетилюється, перетворюється на глікопротеїни тощо.

Ендоплазматичний ретикулум має велике значення в біогенезі клітинних мембран, оскільки є основним місцем синтезу як мембранних білків, так і ліпідів клітин. В ЕР локалізовані кінцеві етапи синтезу мембранних ліпідів, зокрема гліколіпідів і фосфоліпідів. Останні забезпечують процес формування мембран мітохондрій і хлоропластів. Крім того, в ЕР відбувається біосинтез стероїдів, синтез усіх ненасичених кислот: саме тут синтезуються властиві лише рослинам жирні кислоти — лінолева, ліноленова, арахідонова. Похідними мембран ЕР є мембрани вакуолі, сферосом, мікротілець тощо. Ретикулум безпосередньо пов'язаний з ядерною оболонкою. Через мембранну систему АГ він бере участь в синтезі компонентів плазмалеми. Перехід мембран в різні види органел дістав назву потік мембрани. Існує уявлення про взаємодію мембранних компонентів клітин як концепцію ендомембранної системи, згідно з якою потік мембран

пояснює функціональну неперервність мембран і участь їх у життєдіяльності всіх органел клітини.

Ендоплазматичний ретикулум є екстенсивною системою мембран, яка поділяє вміст еукаріотичної клітини на компартаменти і канали. Він формує одне ціле із зовнішньою мембраною ядерної оболонки. Шорсткий ЕР забезпечує синтез і транспортування білків крізь мембрану, тоді як гладенький ЕР відповідальний за синтез ліпідів та інші біосинтези.

1.11. Рибосоми, їх хімічний склад та функції

Рибосоми — це дрібні сферичні частинки діаметром 0,2 мкм, які складаються в основному з високомолекулярної РНК (до 60%) і білка. Рибосомальна (рРНК) синтезується в ядерці. Через самоскладання РНК разом із білком утворюють складну тривимірну структуру. Рибосома складається з малої (40S) і великої (60S) субодиниць. Мала містить одну 18S РНК і до 40 молекул білків, а велика субодиниця — по одній молекулі 5S РНК; 5,8S РНК; 25S РНК і до 45 молекул білків. В кожній клітині їх кілька десятків тисяч. Рибосоми можуть бути прикріплені до ЕР або вільно локалізовані в цитоплазмі. Є вони також і в ядрі, пластидах, мітохондріях. Тому розрізняють два типи рибосом: цитоплазматичні — з коефіцієнтом седиментації 80S (константу седиментації вимірюють в одиницях Сведберга, 1S=10⁻¹³с) і рибосоми органел з коефіцієнтом 70S. Рибосоми досить часто утворюють комплекси — полірибосоми, які формуються поетапно з окремих субодиниць. Спочатку монтується специфічні для кожної субодиниці білки за участю 28S і 18S рРНК. При цьому менша рибосомальна субодиниця взаємодіє з ініціальною тРНК за наявності АТФ, ГТФ і білкових факторів ініціації. Цей комплекс з'єднується з мРНК у присутності іонів магнію, останньою до мРНК приєднується велика рибосомальна одиниця.

Рибосоми відповідають за синтез білка в клітині. Послідовність амінокислот у синтезованих на рибосомах білкових молекул визначається особливими молекулами матричної, або інформаційної РНК (мРНК), які переносять інформацію від геному ядра до рибосом. Мітохондрії та хлоропласти мають власний геном. Під час синтезу білка на рибосомах амінокислоти, з яких синтезується поліпептидний ланцюжок, приєднуються послідовно одна за одною. Саме в рибосомі молекули амінокислот можуть зайняти відносно одна одної цілком визначене місце. Таким чином, у синтезі білка беруть участь мРНК, яка несе генетичну інформацію, транспортна тРНК, яка постачає до рибосоми необхідні амінокислоти, і поліпептидний ланцюг, що нарощується. Необхідні також фактори, які відповідають за ініціацію, елонгацію та термінацію поліпептидного ланцюга. Під час синтезу білка в активному стані більшість рибосом прикріплюються до довгих ниткоподібних молекул мРНК, утворюючи в присутності іонів магнію полірибосоми. Це дає

зможу одночасно синтезувати кілька десятків молекул одного й того самого білка.

1.12. Хлоропласти, їх будова та функція

Пластиди – це продукти життєдіяльності рослинної клітини. Вони утворюються з пропластид – маленьких амебовидних тілець (d 0,05-0,5 мкм), які беруть початок від ініціальних часток, що відокремлюються від ядра і містять нуклеоплазму. У рослинних клітинах містяться три типи пластид: лейкопласти (безбарвні), хлоропласти (зелені) (рис. 1.3) і хромопласти (оранжеві).



Рис. 1.3. Хлоропласти

Пластиди всіх трьох типів можуть взаємно перетворюватися. Наприклад, лейкопласти перетворюються у хлоропласти при позеленінні картоплі на світлі, у темряві хлоропласти втрачають зелене забарвлення і перетворюються в лейкопласти, при дегенерації хлоропластів і розпаді хлорофілу можуть утворюватися хромопласти.

Хлоропласти мають зелене забарвлення, що зумовлюється наявністю в них хлорофілу. Вони здатні самовідтворюватись: доведена їх висока автономність, яка полягає у здійсненні біосинтезу ряду білкових і ліпідних компонентів. Специфічна ДНК пластид відрізняється від ДНК ядра. Експериментально підтверджено її синтез безпосередньо у пластидах. У хлоропласті міститься близько 5% усієї клітинної ДНК. Вміст її змінюється залежно від фізіологічних умов. Число, розміри, форма і розміщення ділянок

локалізації ДНК та їхня морфологія відрізняються у хлоропластів різних видів рослин.

Важливе значення у розвитку хлоропластів належить світлу, що необхідне для синтезу хлорофілів. Молекули хлорофілів локалізуються у внутрішніх мембранах, які формують два типи ламел, занурених у гідрофільний білковий матрикс або строму. Одні з них тягнуться вздовж всієї пластиди – ламели строми, а інші – коротші, розташовуються одна над одною, утворюючи грани. За відсутності світла замість ламел формується проламелярне тіло — впорядкований центр пухирців і каналів. Після стимуляції світлом структури проламелярних тіл змінюють свою орієнтацію і швидко трансформуються в систему ламелярних мембран.

Пластиди, які містять проламелярні тіла, називають етіопластами. Їх можна розглядати як певну стадію розвитку хлоропластів. Етіопласти утворюються в первинних листках або сім'ядолях паростків до того, як вони вийдуть із ґрунту на світло. У квіткових рослин хлоропласти з пропластид розвиваються лише на світлі, тоді як у деяких голонасінних це перетворення відбувається і за його відсутності.

Хлоропласти трапляються переважно в клітинах паренхіми листка, тоді як у меристемі вони відсутні. У клітині може бути від одного до сотень хлоропластів діаметром 5-8 мкм і товщиною до 1 мкм.

Кожен хлоропласт оточений подвійною мембраною з вибірковою проникною здатністю. Основна структурна одиниця внутрішньої мембрани хлоропластів — тилакоїд, тонкий плоский диск, оточений одношаровою мембраною. У його мембрані містяться хлорофіл *a* і *b*, каротиноїди та білки, які беруть участь у фотосинтетичних реакціях. Існують два типи тилакоїдів — великий тилакоїд строми, який за довжиною наближається до розмірів самого хлоропласту, і менший тилакоїд, або тилакоїд грани, діаметр якого 30-60 нм. Хлоропласт може мати 40-60 гран і, як правило — від 5 до 20 тилакоїдів у грані. В гранах виявлено перфорації, крізь які мембрани гран поєднуються, а отже і їхній внутрішньотилакоїдний простір сполучається за допомогою вузьких трубочок — фрет.

Тилакоїдна система — це єдиний компартмент, відокремлений від строми тилакоїдною мембранною системою. Розрізняють три важливі компартменти хлоропластів:

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

Зовнішня мембрана проникна для метаболітів. Цю проникність забезпечують специфічні мембранні білки — поріни, які формують пори в мембрані, крізь які вільно проходять речовини з молярною масою до 10 кДа.

Встановлено, що розміри відкритих пор, сформованих порінами у хлоропластів, досягають 3 нм.

Стромальний компартмент забезпечує важливі метаболітичні цикли фотосинтезу, а внутрішньотилакоїдний — формує протонний градієнт в ході світлових реакцій фотосинтезу.

1.13. Мітохондрії, їх будова та функції

Мітохондрії містяться у цитоплазмі всіх клітин еукаріотів. У процесі статевого розмноження промітохондрії передаються нащадкам через яйцеклітину. Розмноження мітохондрій відбувається шляхом поперечного поділу, а також брунькуванням. Утворені дочірні органели промітохондрії — з часом перетворюються у зрілі мітохондрії (рис. 1.4).



Рис. 1.4. Мітохондрії

До складу мітохондрій входять білки, ліпіди, вітаміни, рибосоми, РНК, ДНК, ферментативний комплекс.

Основною функцією мітохондрій є забезпечення процесів життєдіяльності клітини необхідною енергією шляхом перетворення енергії хімічних зв'язків при окисленні дихального субстрату в енергію макроергічних зв'язків аденозинтрифосфornoї кислоти (АТФ). Утворення АТФ відбувається при ферментативному розщепленні вуглеводів, жирних кислот, амінокислот у процесі окислювального фосфорилування. Крім того, у мітохондріях проходить біосинтез ліпідів і білків, які беруть участь у загальному процесі транспорту іонів у клітині.

Тривалість життя мітохондрій не перевищує кількох діб. Постійним новоутворенням і розпадом органел забезпечується велика різноманітність їх

форм в одній клітині. Довжина мітохондрій коливається від одного до кількох мкм, а ширина становить близько 0,5 мкм. Інколи, в особливо активних клітинах розміри мітохондрій більші. Кількість їх у різних клітинах може коливатися у досить широких межах і досягати 2000 штук.

Мітохондрія утворена подвійними мембранами — зовнішньою і внутрішньою. Зовнішня мембрана гладенька, пориста, містить ферменти і білки, здатна пропускати речовини з невеликою молекулярною масою, а також іони. Вона є легкопроникною для пірувату, що утворився при неповному окисленні шестивуглецевих речовин у цитоплазмі. Внутрішня мембрана має досить складну будову, утворює численні складки різної форми, які називаються кристами. Поверхня цієї мембрани густо вкрита грибоподібними (елементарними) частками, у яких присутні фактори, що забезпечують синтез ДНК.

Внутрішня мембрана проникна тільки для води і невеликих нейтральних молекул. У ній локалізований дихальний ланцюг, що складається з переносників електронів і невеликої кількості білків.

Завдяки кристам внутрішній вміст мітохондрій – матрикс – поділений на відсіки. Мітохондріальний матрикс є гелеподібною речовиною, що містить до 50% білків. У ньому локалізовані ферменти циклу трикарбонових кислот (циклу Кребса) і синтезу ліпідів та білків. У матриксі також розміщені рибосоми і мітохондріальна ДНК.

Незважаючи на наявність власної генетичної і білоксинтезуючої системи, мітохондрії не повністю автономні. Значна частина інформації про їх структуру і функції міститься у хромосомах ядра.

Контрольні запитання:

1. Предмет і завдання фізіології рослин.
2. Місце фізіології рослин в системі біологічних наук.
3. Назвіть методи фізіології рослин.
4. Основні етапи розвитку фізіології рослин.
5. Розвиток фізіології рослин в Україні.
6. Історія розвитку вчення про клітину. Загальна морфологія рослинної клітини.
7. Будова і фізіологічні функції компонентів рослинної клітини – протопласта і його складових частин: ядра і цитоплазми.
8. Особливості будови органел цитоплазми у зв'язку з їх біологічними функціями.
9. Хімічний склад, будова і функції клітинної оболонки.
10. Подібність і відмінність рослинних і тваринних клітин.
11. Хімічний склад клітини.
12. Фізико-хімічні властивості цитоплазми і їх значення.

ТЕМА 2.

ХІМІЧНИЙ СКЛАД РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ. АМІНОКИСЛОТИ. БІЛКИ. СТРУКТУРА БІЛКІВ. НУКЛЕЇНОВІ КИСЛОТИ



2. 1. Хімічний склад рослинного організму

На підставі численних досліджень у рослинах виявлені різноманітні органічні сполуки. У протоплазмі рослин вміст води становить 75–90%. Клітинний сік вакуолі містить до 98% води. Структурною основою протоплазми рослин є білкові речовини та їхні сполуки. На їхню частку припадає 2/3 сухих речовин. Багато білків протоплазми зв'язані з іншими органічними сполуками, утворюючи ліпопротеїди, нуклеопропротеїди, глікопротеїди, хромопротеїди. Близько 1/5 складають сухі речовини (ліпіди, фосфатиди, рослинні стероли).

Згідно із сучасними даними, за хімічним складом органоїди між собою дуже відрізняються. Так, в ізольованих ядрах рослинних клітин міститься 75–80% білків від сухої маси. У ядрах міститься близько 14% ДНК і 10% РНК.

Мітохондріям властиві низький вміст нуклеїнових кислот, приблизно 0,5% від сухої речовини й високий вміст ліпідів (25–30%). Вміст білків у цих органоїдах становить 35–40%. Ще багатші на ліпіди пластиди (до 40% від сухої маси); у пластидах міститься близько 50% білків і 5% нуклеїнових кислот.

Рибосоми за хімічним складом становлять нуклеопропротеїд, у якому на білок і РНК припадає приблизно 50%.

Оболонка рослинної клітини складається переважно з вуглеводів.

Дані елементарного аналізу хімічного складу рослин показали, що головними їхніми елементами є вуглець, кисень, водень і азот. Склад сухої речовини рослин, без диференціації за окремими органами, у середньому такий: С – 45%, О – 42%, Н – 6,5%, N – 1,5%, зола – 5%.

2. 2. Загальна характеристика та функції білків

Білки є найважливішими природними сполуками живої клітини – як рослинної, так і тваринної. Білки — важливий клас біологічних макромолекул,

що містяться у всіх біологічних організмах. Всі білки є полімерами амінокислот. Ці полімери також відомі як поліпептиди і складаються з послідовності 20 різних L- α -амінокислот які називаються амінокислотними залишками.

Для ланцюжків довжиною приблизно до 40 залишків замість терміну білок частіше використовується термін пептид. Щоб бути здатним виконувати свою біологічну функцію, кожен білок приймає одну або більше конформацій, що утворюються за допомогою ряду нековалентних взаємодій, таких як водневі зв'язки, іонні і гідрофобні взаємодії. Для того, щоб зрозуміти функцію білків на молекулярному рівні, часто необхідно визначити тривимірну структуру білків.

Основні функції білків у рослинному організмі такі самі, як у тваринному.

1. Структурна функція. Білки беруть участь у побудові всіх клітинних органел.

2. Каталітична функція. Всі ферменти – білки.

3. Регуляторна функція. Наприклад, гістони і ряд негістонових білків регулюють транскрипцію.

4. Механо-хімічна функція. Білки беруть участь у здійсненні рухів цитоплазми й клітинних органел.

5. Транспортна функція. Білки-переносники транспортують різні речовини як через плазматичну мембрану, так і усередині клітини.

6. Захисна функція. Наприклад, гідролітичні ферменти лізосом і вакуолей розщеплюють шкідливі речовини, що потрапили в клітину. Крім того, глікопротеїни беруть участь у захисті рослин від патогенів.

7. Запасна функція. Ця функція характерна в основному для рослин. Запасні білки відкладаються в насінні та використовуються для живлення проростків у процесі проростання.

У наш час функції багатьох білків ще не з'ясовані. Крім того, відомо, що один білок може виконувати дві або більше функцій. Наприклад, деякі білки мембран можуть виконувати структурну і ферментативну функції.

Молекули рослинних білків містять С, Н, О, N, а також майже завжди S і деякі Р. У рослин, що ростуть на ґрунтах, багатих на селен, цей елемент може замінювати у білках сірку. При цьому ріст рослин відбувається нормально, проте страждають тварини, які їх поїдають.

Як правило, вміст білків у рослинах менше, ніж у тварин. У вегетативних органах кількість білка складає звичайно 5-15% від сухої маси. Так, у листках тимофіївки міститься 7% білка, а в листках конюшини і вики – 15%. Більше білка в насінні: у злаків в середньому 10-20 %, у бобових і олійних – 25-35%. Найбагатше на білок насіння сої – до 40 %, а іноді й більше.

У рослинних клітинах білки звичайно пов'язані з вуглеводами, ліпідами й іншими сполуками, а також із мембранами. Тому їх важко виділяти

з рослин і одержувати чисті препарати, особливо з вегетативних органів. У зв'язку з цим у рослинах краще вивчені білки насіння, де їх більше і звідки їх легше виділити.

2. 3. Класифікація білків

Білки поділяють на прості і складні.

Прості білки.

Глобуліни розчиняються у розчинах нейтральних солей (10% NaCl). Це головні білки насіння бобових і олійних культур. У бобових частка глобулінів становить 60-90% усіх білків, в олійних – 50-60%. Серед глобулінів відомі легумін із насіння гороху, фазеолін – квасолі, гліциній – сої, едестин – коноплі тощо.

Макуха, що залишається після видалення олії з насіння олійних культур (соняшникова, лляна, бавовняна), містить в основному глобуліни.

Проламіни – білки, розчинні в 70% спирті. Назва пов'язана з тим, що при їх гідролізі утворюється багато проліну і аміаку. Проламіни – це специфічні білки злаків. Їх вміст у зерні становить 20-50%. Серед проламінів відомими є гліадин із насіння пшениці і жита, гордеїн із ячменя, зеїн із кукурудзи, що складає половину клейковини.

Глютеліни розчиняються в слабких лугах (0,2%). Вони містяться в основному в насінні злаків, де їх може бути 25-40% від загальної кількості білків, а в рисі – 60-70%. Глютеліни являють собою суміш різних білків, з якої виділяють індивідуальні компоненти. Серед глютелінів відомі: глютенін з насіння пшениці, оризенін з насіння рису тощо. Глютенін складає другу половину білків клейковини.

Складні білки

Ліпопротеїди входять до складу клітинних мембран. Як простетична група вони мають різні жироподібні речовини. Рослинні ліпопротеїди мають різноманітні ліпідні компоненти. Крім фосфоліпідів, до їх складу входять гліколіпіди, сульфоліпіди, різноманітні стероїди і терпеноїди. Особливою різноманітністю ліпідних компонентів відрізняються ліпопротеїни мембран хлоропластів.

Глікопротеїди мають у своєму складі вуглеводи та їх похідні – глюкозу, манозу, галактозу, глюкозамін, глюкуронову кислоту тощо. Цукор звичайно пов'язаний із залишками серину, треоніну, оксипроліну або аспарагінової кислоти. Прикладом глікопротеїдів можуть бути запасний білок бобових – віцилін, ферменти – пероксидаза і глюкооксидаза, отруйний білок рицин із насіння рицини. Рицин незворотньо інактивує рибосоми.

Хромопротеїди – це білки, що містять забарвлену простетичну групу. До них належать білки, пов'язані з хлорофілом, каротиноїдами, фітохромами, а також цитохроми, ферредоксин, пластоціанін. Хромопротеїди беруть участь у процесах фотосинтезу, дихання, різних окисно-відновних реакціях.

Нуклеопротеїди рослин подібні до таких же білків тварин за будовою, властивостями і функціями.

Амінокислотний склад рослинних білків.

Рослинні білки розрізняються за складом амінокислот та їх співвідношенням. В одних білків деякі амінокислоти можуть бути відсутніми або міститися в дуже малих кількостях, в інших – їх може бути забагато. Наприклад, у зерні кукурудзи майже немає лізину і мало триптофану, але в той же час багато глютамінової кислоти, лейцину, проліну й аланіну. У гліадині пшениці мало триптофану, але дуже багато (до 50%) глютамінової кислоти і глютаміну. У білку бульб картоплі багато лізину.

Деякі амінокислоти завжди містяться в рослинних білках у великій кількості – 5-8%. Це аспарагінова і глютамінова кислоти, їхні аміді, пролін, лейцин та ізолейцин. Інших амінокислот у білках майже завжди мало – до 3%. Це – лізин, триптофан, гістидин, метіонін і цистеїн.

Білки поділяють на повноцінні і неповноцінні. Повноцінні білки мають усі незамінні амінокислоти в достатній кількості. Вважається, що у них збалансований амінокислотний склад. Неповноцінні білки не мають у своєму складі окремих незамінних амінокислот або їх кількість дуже низька. Тваринні білки в основному повноцінні, тоді як серед рослинних білків багато неповноцінних. Білки зернових культур збіднені лізином і триптофаном, у більшості бобових у білках недостатньо метіоніну. Однак і серед рослинних білків є повноцінні. Це, наприклад, білки картоплі й овочів (морква, буряк, капуста, огірки, помідори тощо). Білки деяких бобових близькі до повноцінних, а білки сої мають збалансований амінокислотний склад.

2. 4. Амінокислоти

Як відомо, мономерами білків є амінокислоти. У складі білків як рослинних, так і тваринних знайдено 20 амінокислот. Ці амінокислоти називають **протеїногенними**, тому що вони входять до складу білка. Крім того, вони можуть міститися в клітині й у вільному стані, створюючи пул вільних амінокислот. У молекулах амінокислот присутні асиметричні атоми вуглецю, отже, вони оптично активні та мають стереоізомери. Важливою парою стереоізомерів є D- і L-ізомери. Стандартом для визначення приналежності амінокислот до D- або L-ряду є серин, що має тільки один асиметричний атом вуглецю й одну пару стереоізомерів.

Усі природні амінокислоти зазвичай належать до L-ряду. Однак в останні десятиліття в рослинах, грибах і бактеріях були виділені в дуже малій кількості D-амінокислоти. Вони містяться у вільному стані або входять до складу коротких пептидів. Наприклад, D-фенілаланін виявлений у складі антибіотика граміцидину, D-пролін – в алкалоїдах ріжків, декілька D-амінокислот знайдено у *Bacillus mesanthericus*, D-аспарагінова кислота – у водорості *Chondria armata*. У вищих рослин D-аспарагін виділений і насіння

вики, а D-триптофан – із насіння карагани. У наш час встановлено, що D-амінокислоти з'являються в рослинах за несприятливих умов.

У рослинах, крім 20 перерахованих вище, виявлена велика кількість амінокислот (понад 250), що не входять до складу білкових молекул, а перебувають у вільному стані або зустрічаються в складі коротких пептидів. Їх називають *непротеїногенними*. Ці амінокислоти присутні в рослинах у малих кількостях і звичайно характерні для невеликої групи рослин (родина, рід).

Непротеїногенні амінокислоти виконують у рослинах цілу низку важливих функцій. Деякі непротеїногенні амінокислоти беруть участь в утворенні протеїногенних, можуть бути запасною формою азоту і сірки. Амінокислоти, у молекулах яких міститься два і більше атомів азоту, можуть накопичуватися в насінні у вигляді його запасної форми, а при проростанні віддавати азот на утворення необхідних проростку амінокислот.

Ряд непротеїногенних амінокислот є транспортною формою азоту. Це, наприклад, похідні аспарагінової та глутамінової кислот та їхніх амідів. Вони не накопичуються в насінні, але зустрічаються в провідних тканинах рослин.

Непротеїногенні амінокислоти виконують також захисну функцію.

2. 5. Біосинтез білка

Біосинтез білків відбувається у цитоплазмі клітини на спеціальних органелах – рибосомах. Кожна рибосома має велику і малу субодиниці, які відіграють важливу роль на різних етапах біосинтезу білків. Найважливішу роль у процесі біосинтезу білка відіграють нуклеїнові кислоти – ДНК, РНК. На ДНК записана інформація про білки.

Ген – ділянка ДНК, яка містить інформацію про первинну структуру білка.

Біосинтез білка проходить у 4 етапи:

I етап. **Транспірація** – передача інформації про структуру білка з молекули ДНК на і-РНК. Цей процес здійснюється з участю спеціальних ферментів і відбувається так: подвійний ланцюг на певному відрізьку роз'єднується і вздовж одного з ланцюгів ДНК починається синтез молекули і-РНК за принципом комплементарності. Певна ділянка ДНК (ген) є матрицею для відповідної і-РНК. і-РНК після транскрипції зазнають процесу сплайсингу – з новоутвореної і-РНК вирізаються неінформаційні фрагменти і зшиваються інформаційні ділянки.

Екзони – послідовність нуклеотидів у генах, що кодують синтез білка (інформативна ділянка). Інтрони – послідовність нуклеотидів ДНК, що не кодують синтез білка (неінформативна ділянка). Спейсери – частина ДНК, що взагалі не несе генетичної інформації.

Синтезовані молекули і-РНК переходять з ядра в цитоплазму, а ДНК відновлює свою структуру.

II етап. **Активація амінокислот.** Цей процес відбувається в цитоплазмі. Активовані молекули амінокислот з'єднуються з молекулами транспортних РНК, кожній з 20 амінокислот відповідає певна т-РНК. У молекулі т-РНК є дві важливі ділянки: до однієї з них прикріплюється відповідна амінокислота, а інша містить триплет нуклеотидів, який відповідає коду даної амінокислоти в молекулі і-РНК. Активовані амінокислоти, сполучені з т-РНК надходять до рибосом.

III етап. **Трансляція** – синтез поліпептидних ланцюгів. Відбувається так: молекула і-РНК рухається між двома субодиницями рибосом і до неї послідовно приєднуються молекули т-РНК з амінокислотами. При цьому за принципом комплементарності кодони і-РНК вступають у зв'язок з антикодонами т-РНК. Послідовність розташування амінокислот при цьому визначається порядком чергування триплетів у молекулі і-РНК. Амінокислоти утворюють пептидні зв'язки за рахунок енергії АТФ і в результаті з рибосоми сходять поліпептидний ланцюг.

IV етап. **Термінація** – утворення вторинної і третинної структур білкової молекули. Цей етап здійснюється в цитоплазмі шляхом скручування, згортання поліпептидного ланцюга.

Для синтезу білка необхідно:

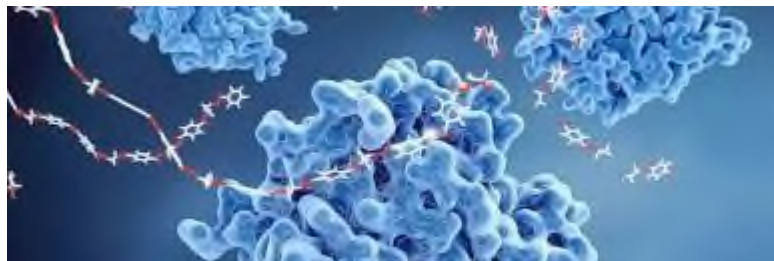
- енергія (у вигляді АТФ у мітохондріях).
- відповідні ферменти.
- інформація про структуру білка (у ДНК, а потім в і-РНК).
- амінокислоти і відповідні їм т-РНК.
- рибосоми.

Молекули білка синтезуються у клітині впродовж 1-2 с. Синтез білків у клітині відбувається в інтерфазі – період між її поділом.

Контрольні запитання:

1. Хімічний склад клітини.
2. Загальна характеристика та функції білків.
3. Класифікація білків.
4. Значення білків в житті рослини.
5. Амінокислотний склад рослинних білків.

ТЕМА 3.
ФЕРМЕНТИ, ЇХ БУДОВА, КЛАСИФІКАЦІЯ ТА МЕХАНІЗМ ДІЇ.
ФАКТОРИ, ЩО ВПЛИВАЮТЬ НА АКТИВНІСТЬ ФЕРМЕНТІВ.
РЕГУЛЮВАННЯ АКТИВНОСТІ ФЕРМЕНТІВ



3.1. Будова ферментів, класифікація, регуляція активності

В рослинній клітині безперервно відбувається обмін речовин, який складається з величезного числа різноманітних хімічних реакцій. Всі реакції відбуваються за участі ферментів. В даний час відомо більше двох тисяч ферментів. Багато з них отримані в очищеному вигляді. Перший фермент в кристалічному вигляді був отриманий в 1926 році американським біохіміком Самнером. Він виділив уреазу з насіння бобових рослин. В даний час отримані препарати багатьох сотень ферментів і близько 150 ферментів отримані в кристалічному вигляді.

Отримання ферментів в чистому вигляді дає можливість, по-перше, дослідити їх первинну структуру, по-друге, ідентифікувати ряд активних функціональних груп і, по-третє, підійти впритул до вивчення активного центру і механізму дії ферментів.

Всі отримані в даний час кристалічні ферменти білкової природи, які поділяють на дві групи: однокомпонентні (складаються виключно з білка) і двокомпонентні (складаються з білка і небілкової частини).

Білкову частину у двокомпонентних ферментів називають апоферментом, а небілкову простетичною групою. У різних ферментів міцність зв'язку апоферменту і простетичної групи неоднакова. Ферменти, у яких простетична група легко відділяється від білкової частини називають коферментами. До складу коферментів входять вітаміни, їх похідні або нуклеотиди. Так, вітамін В₁ (Тіамін), з'єднуючись з білком утворює фермент піруватдекарбоксилази. Вітамін В₂ (Рибофлавін) з'єднуючись з аденіловою кислотою утворює флавін аденіндинуклеотид. Вітамін РР (нікотинова кислота) утворює дегідрогенази. Багато ферменти містять метали, без яких фермент не активний. Метали, що входять до складу ферментів називають кофакторами. Кофакторами є такі метали як залізо, мідь, магній, молібден, марганець, цинк.

Специфічність і каталітичну активність ферментів визначає активний центр. Під активним центром розуміють ту частину ферменту, яка з'єднується з субстратом і від якої залежать ферментативні властивості молекули. Роль

активного центру у однокомпонентних ферментів виконують бічні групи поліпептидного ланцюга, тобто амінокислотні залишки (рис. 3.1.)



Рис. 3.1. Механізм дії ферментів «замок»

У двокомпонентних ферментів роль каталітично активних центрів виконують простетичні групи. Активні центри багатьох ферментів знаходяться в гідрофобному оточенні, і воді до них немає доступу. Тому каталітичні реакції в цьому випадку протікають в безводних умовах. Звідси всі ферменти, виходячи зі структури їх активних центрів, а також будови молекул субстрату, можна розділити на дві групи: гідрофільної і гідрофобної дії.

Деякі ферменти існують у формі стабільних комплексів. Якщо тільки один тип субодиниці комплексу бере участь в каталізі, а решта виконують некаталітичні функції, наприклад, регуляторні, то це буде складний фермент. Якщо ж різні субодиниці каталізують різні, часто пов'язані реакції, то це будуть вже мультиферментні комплекси. У рослин, наприклад, існує мультиферментний комплекс, що включає всі гліколітичні ферменти.

3.2. Специфічність дії ферментів

Дія ферментів на відміну від неорганічних каталізаторів суворо специфічна і залежить від будови субстрату.

Специфічність дії ферментів – найважливіша їх біологічна властивість, без якої неможливий нормальний обмін речовин в організмах. Якби ферменти не мали специфічності, то це призвело б до швидкого розпаду всіх речовин в клітинах і загибелі організму.

Ферменти мають специфічність як до субстратів (субстратна специфічність), так і до певних хімічних реакцій (специфічність дії). Назви ферментів зазвичай закінчуються суфіксом “аза”, крім деяких загальноприйнятих назв, наприклад, пепсин, трипсин та інші. Назва, як правило, відображає природу субстрату (хітіназа розщеплює хітин), або функцію ферменту (амінотрансфераза переносить аміногрупи), або те й інше разом (алкогольдегідрогеназа).

Ферменти поділяють на 6 класів:

- 1) оксиредуктази – каталізують окислювально-відновлювальні реакції;
- 2) трансферази – перенесення цілих атомних угруповань від однієї сполуки до іншої;

- 3) гідролази – розпад органічних речовин за участю води;
- 4) ліази – приєднання будь-якого атомного. групування до органічних сполук або відщеплення від субстратів певної групи без участі води;
- 5) ізомерази – перетворення одних ізомерів на інші;
- 6) лігази або синтетази – синтез органічних сполук, що відбувається за участю АТФ з використанням енергії цієї кислоти.

Ферменти, що каталізують одну й ту саму реакцію і що зустрічаються в одного організму, але розрізняються за своїми фізико-хімічними властивостями (наприклад, електрофоретичної рухливості, отже, по молекулярній масі і заряду) називають ізоферментами або ізозимами. Наявність ізоферментів дозволяє організмам краще пристосовуватися до мінливих умов зовнішнього середовища.

Каталіз здійснюється внаслідок утворення фермент-субстратного комплексу, що призводить до зближення реагуючих молекул або створення напружених хімічних зв'язків шляхом їх розтягування. Субстрат повинен відповідати активному центру як просторово, так і у розподілу зарядів, розташуванні груп атомів тощо.

Остаточне перетворення відбувається лише в процесі взаємодії субстрату з ферментом, що зазнає за цієї реакції конформаційних змін. Продукти реакції відокремлюються від ферменту та молекули ферменту регенеруються. Завдяки своїй здатності регенеруватися молекула ферменту може каталізувати великий обсяг перетворень.

Реакції за участю ферментів протікають тільки в тому випадку, якщо молекула субстрату структурно відповідає молекулі ферменту. За образним висловом Еміля Фішера фермент підходить до свого субстрату так, як ключ підходить до замка. Схематично структурний відповідність для здійснення ферментативної реакції можна представити так: фермент-субстрат > комплекс фермент-субстрат > фермент-продукт. Молекула субстрату як би вкладається в форму, наявну на поверхні частинки ферменту. В освіті фермент-субстратного комплексу беруть участь лише функціональні групи, молекули ферменту утворюють його активний центр.

3.3. Залежність активності ферментів від умов середовища

Ферментативні реакції характеризуються 100% -ним виходом без утворення побічних продуктів. Швидкість ферментативних реакцій, як правило, дуже висока. Деякі ферменти в одну хвилину можуть перетворитися від ста до мільйона і вище молекул субстрату в продукт реакції. Швидкість ферментативної реакції (число обертів) залежить також і від розміру і складності молекули субстрату. Якщо субстрат представлений невеликою молекулою (перекис водню), то ця реакція може активуватися і протікати з великою швидкістю. Ферментативне перетворення більших і складних молекул протікає з меншою швидкістю.

Активність ферментів залежить від концентрації субстрату. Залежність між концентрацією субстрату і активністю ферменту кількісно обґрунтували Міхаеліс і Ментен, де V – швидкість ферментативної реакції, V_{\max} – максимальна швидкість реакції, K_m – константа Міхаеліса, S – молярна концентрація субстрату.

Максимальна швидкість ферментативної реакції досягається такою концентрацією субстрату, при якій весь фермент вступає в реакцію. Графічне рівняння описується рівнобічною гіперболою, якщо виражається залежність швидкості від концентрації субстрату.

Найважливішим фактором, від якого залежить дія ферментів - температура. По мірі зростання температури зростає і активність ферментів. За оптимальної температури дія ферменту буде найбільш інтенсивна. Подальше підвищення температури призводить до зменшення і потім до припинення дії ферменту. Зниження інтенсивності дії ферменту при підвищенні температури понад оптимальної пояснюється денатурацією ферментного білка (рис. 3.2.).

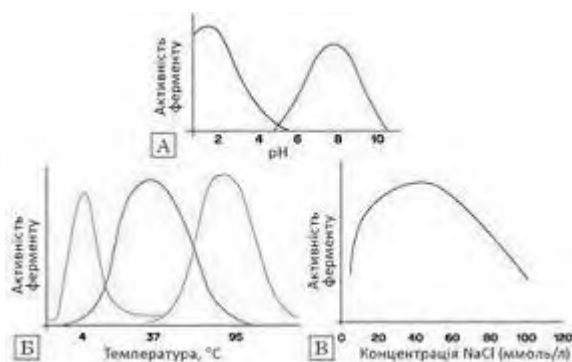


Рис. 3.2. Залежність активності ферментів від умов середовища

Другим важливим фактором, що робить великий вплив на каталітичну активність ферментів, є кислотність середовища і її рН. Кожен фермент проявляє свою максимальну для нього дію за певного значення рН, яке носить назву рН-оптимум. Криві, що описують залежність активності ферментів від рН середовища, мають дзвіноподібну форму. Найвища активність рослинних ферментів відзначається при кислій або нейтральній реакції.

Активність ферментів різко змінюється в залежності від забезпеченості рослин водою. При втраті води рослиною посилюються гідролітичні процеси, а при різкій нестачі води, рослини гинуть внаслідок незворотного переважання гідролітичних процесів над синтетичними.

Умови мінерального живлення роблять сильний вплив на швидкість і спрямованість ферментативних процесів. Калійні добрива посилюють утворення крохмалю. При нестачі калію посилюється розпад сахарози і накопичується велика кількість моносахаридів. Під впливом фосфорних добрив найбільш різко посилюється інтенсивність синтезу сахарози і

крохмалю. Надлишок азотних добрив в ґрунті не сприяє накопиченню сахарози і крохмалю в рослинах. Таким чином, змінюючи умови живлення рослин ми змінюємо в них активність і спрямованість дії ферментів, а отже інтенсивність і спрямованість біохімічних процесів.

Інтенсивність і спрямованість ферментативної дії визначається і віком рослини. З віком рослини інтенсивність синтетичних процесів в листі слабшає і починають переважати процеси гідролізу.

Активність більшості ферментів залежить від вмісту в реакційному середовищі різних речовин (активатори та інгібітори).

Речовини, які підвищують каталітичну активність ферментів називаються активаторами. Роль активаторів виконують іони металів (натрій, калій, кальцій, цинк, мідь, марганець, залізо та ін.). Для ліпази, що каталізує розщеплення і синтез жиру активатором є кальцій.

Існують речовини, які пригнічують дію ферментів. Вони отримали назву інгібіторів ферментів. Механізм дії інгібіторів полягає в тому, що вони з'єднуються і «блокують» активні центри або активні групи ферментів, що зв'язують субстрат. До інгібіторів відносяться солі важких металів - свинцю, срібла, ртуті, а також дубильні речовини і танін.

3.4. Регуляції ферментативної активності в клітині

Ферменти, що каталізують одну і ту ж реакцію і зустрічаються в одному організмі, але різняться за своїми фізико-хімічними властивостями називають ізоферментами. Наявність ізоферментів дозволяє організмам краще пристосовуватися до мінливих умов зовнішнього середовища.

Каталіз здійснюється в результаті утворення фермент-субстратного комплексу, що призводить до зближення реагуючих молекул або створення хімічних зв'язків шляхом їх розтягування. Субстрат повинен відповідати активному центру не тільки просторово, але і за розподілом зарядів, розташуванню груп атомів і т. д. Остаточна підгонка відбувається лише в процесі взаємодії субстрату з ферментом, зазнаючи при цьому конформаційні зміни.

Відомі такі механізми внутрішньоклітинної регуляції функціонування ферментів:

1. Метаболічна регуляція. Вона відбувається в результаті зміни концентрації метаболітів і не зачіпає активність або число ферментних молекул. Розрізняють регуляцію в місцях розгалуження шляхів обміну речовин і регуляцію за принципом зворотного зв'язку. У першому випадку ферменти конкурують за один і той же субстрат і вибір шляху визначається концентрацією загального для конкуруючих ферментів субстрату і ступенем спорідненості ферменту до субстрату. Під зворотним зв'язком розуміється вплив більш пізнього члена ланцюга взаємопов'язаних реакцій на більш ранній

2. Ферментна регуляція. При цьому типі регуляції змінюється активність ферментів. Зміна ферментативної активності може здійснюватися кількома шляхами:

а) Неруйнівна або необоротне перетворення неактивних попередників ферментів - зимогенів в активні ферменти. Наприклад до початку проростання насіння з живих клітин алейронового шару в ендосперм надходять речовини, що руйнують дисульфідні зв'язки. Активована амілаза бере участь в гідролізі запасного крохмалю;

б) Зміна активності ферменту під впливом ефекторів. Зв'язуючись з ферментом, ефектори можуть підвищувати його активність (позитивні ефектори – активатори) або зменшувати її (негативні ефектори – інгібітори). Ефектор може впливати на активність ферменту, взаємодіючи з активним центром або змінюючи конформацію ферментної молекули в результаті зв'язування з її алостеричним центром.

Ізостеричний ефект відбувається в тому випадку, коли ефектор і субстрат схожі за своєю будовою і конкурують один з одним за активний центр. Такий тип інгібування називають конкурентним інгібуванням.

3. Генна регуляція. В цьому випадку змінюється кількість ферментних молекул в клітині через включення або виключення синтезу ферментів. Регулюючі чинники діють на ДНК, РНК або рибосоми.

4. Мембранна регуляція. Розрізняють контактну і дистанційну мембранну регуляцію активності ферментів. Контактна регуляція - зв'язування ферментів з мембранами або їх звільнення змінює їх активність. Дистанційна мембранна регуляція активності ферментів здійснюється непрямым шляхом в результаті транспорту через мембрани субстратів і коферментів, видалення продуктів реакції, іонних і рН зрушень в компартментах клітини.

Контрольні запитання.

1. Будова ферментів, класифікація.
2. Значення ферментів.
3. Залежність активності ферментів від умов середовища.
4. Регуляції ферментативної активності в клітині.

ТЕМА 4.

ЛІПІДИ. ВУГЛЕВОДИ. КЛАСИФІКАЦІЯ ТА ОСНОВНІ ФУНКЦІЇ ТА ВЛАСТИВОСТІ В РОСЛИННОМУ ОРГАНІЗМІ



4.1. Вуглеводи, їх класифікація

Вуглеводи є важливою складовою частиною живих організмів. Основна маса органічного вуглецю в біосфері знаходиться саме в складі вуглеводів. У рослинних тканинах їх вміст становить понад 80% від сухої маси. Вуглеводи є тими речовинами, які первинно утворюються в зелених рослинах у процесі фотосинтезу та дають початок іншим органічним речовинам.

Вуглеводи як запасні речовини нагромаджуються в коренях, бульбах, плодах, насінні багатьох дикорослих і культурних рослин. Значна маса вуглеводів зосереджена в клітинних оболонках у вигляді целюлози, геміцелюлоз, пектинів. Усередині протопласта вуглеводи можуть нагромаджуватись у вигляді включень крохмалю, інуліну та інших форм. У гіалоплазмі вуглеводи знаходяться у вільній формі або в формі похідних речовин вуглеводів, а їх залишки входять до складу більш складних речовин і надмолекулярних комплексів (наприклад, рибоза й дезоксирибоза входять до складу нуклеотидів, різні олігосахариди входять до складу плазмалеми).

В залежності від складу, структури і властивостей вуглеводи поділяють на три основні класи: моносахариди, олігосахариди і полісахариди.

Моносахариди – це сполуки із загальною формулою $(\text{C}_n\text{H}_{2n}\text{O})_n$ де n – будь-яке ціле число від 3 до 10 (тріози – 3 атоми карбону; тетроза – 4; пентози – 5, гексози – 6 і так далі). Отже, до складу моносахаридів, так само як і до складу жирів, входять лише карбон, гідроген і оксиген у співвідношенні 1С:2Н:1О. У моносахаридів один з атомів карбону має подвійний зв'язок з атомом оксигену. Всі моносахариди мають гідроксильні (-ОН) та інші полярні групи і тому легко розчиняються у воді. Моносахариди солодкі на смак і добре кристалізуються. У природі найпоширеніші пентози (рибоза і дезоксирибоза, які входять до складу нуклеїнових кислот) і гексози – глюкоза (виноградний цукор) і фруктоза (плодовий цукор).

Глюкоза – це головне джерело енергії в клітині. За своїм елементним складом глюкоза і фруктоза абсолютно однакові і мають молекулярну формулу $C_6H_{12}O_6$. Але їхні структурні формули – різні: у глюкози подвійний зв'язок з атомом кисню міститься на першому атомі карбону, а у фруктози – на другому (рис. 4.1.).

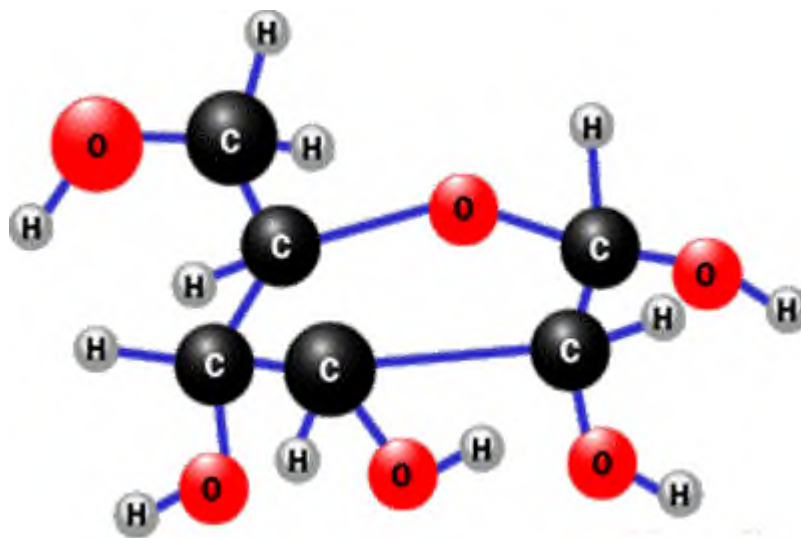


Рис. 4.1. Глюкоза.

Олігосахариди – сполуки, в яких кілька залишків молекул моносахаридів з'єднані між собою ковалентними зв'язками. Гідроксильні групи (-ОН) двох моносахаридів здатні взаємодіяти одна з одною. При цьому виділяється молекула води і між залишками моносахаридів утворюється ковалентний зв'язок. Таким чином, в олігосахаридів співвідношення між карбоном, гідрогеном і киснем таке: $1_n: 2_{n-2}: 1_{n-1}$. Серед олігосахаридів найпоширеніші дисахариди, які утворюються внаслідок сполучення залишків двох молекул моносахаридів. Усі дисахариди мають ту саму молекулярну формулу $C_{12}H_{22}O_{11}$, але в них різні фізичні та хімічні властивості. Наприклад, буряковий цукор – сахароза – складається із залишків глюкози і фруктози, а солодовий – мальтоза – лише із залишків двох молекул глюкози. Дисахариди мають солодкий присмак, добре розчинні у воді.

Полісахариди – молекули, молекулярна маса яких може сягати кількох мільйонів, складаються з сотень і тисяч залишків моносахаридів. Залишки молекул моносахаридів з'єднані між собою ковалентними зв'язками. Отже, полісахариди – це біополімери, мономерами яких є моносахариди. Полісахариди різняться між собою складом мономерів, довжиною та розгалуженістю ланцюгів. На відміну від моно- та олігосахаридів, полісахариди майже не розчиняються у воді й не мають солодкого присмаку.

Найпоширенішими полісахаридами у природі є:

а) **крохмаль**, який синтезується в процесі фотосинтезу в клітинах рослин і складається із залишків молекули глюкози. Існує дві форми крохмалю: *амілоза*, яка має нерозгалужені ланцюги і у водному розчині під дією йоду набуває синього кольору, та *амілопектин*, у якого розгалужені ланцюги і який зафарбовується в червоний колір (рис. 4.2.);



Рис. 4.2. Крохмаль

б) **целюлоза**, яка побудована з молекул глюкози; між якими міцні зв'язки; міститься у клітинних стінках рослин (рис. 4.3.);

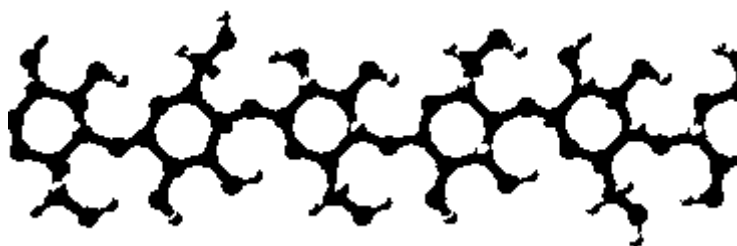


Рис. 4.3. Целюлоза

в) **хітин**, який входить до складу клітинних стінок деяких зелених водоростей (рис. 4.4).

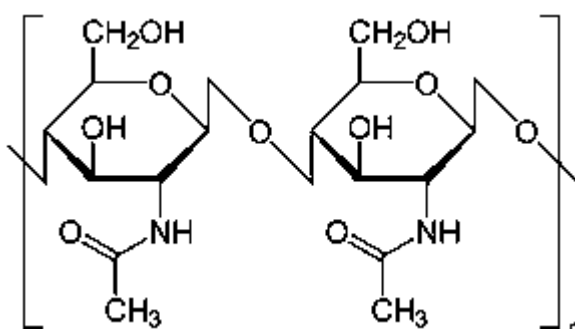


Рис. 4.4. Хітин

Хітин – один з найпоширеніших у природі полісахаридів. Його вважають другою після целюлози органічною речовиною за поширенням в природі.

4.2. Функції вуглеводів

- а) енергетична* (за повного розщеплення 1 г вуглеводів вивільняється 17,2 кДж енергії). Вуглеводи – це універсальне і важливе джерело енергії в клітині. Важлива роль вуглеводів у енергетичному балансі живих істот пов'язана зі здатністю розщеплюватись як за участі кисню, так і без нього;
- б) будівельна* (входять до складу опорних елементів клітин організмів);
- в) запасання поживних речовин*;
- г) захисна* (камець – прозора смолиста речовина бурштинового кольору, яка виділяється з тріщин гілок і зелених плодів вишні та абрикос, захищає від проникнення бактерій і вірусів);
- д) регуляторна* (рослинна їжа складається з клітковини, яка викликає механічне подразнення шлунку і кишечнику).

4.3. Ліпіди, їх особливості

Ліпіди – органічні сполуки, які є нерозчинними у воді через свою неполярність. Вміст у клітині – 5-15% від сухої маси, у деяких клітинах може досягати майже 90% (клітини жирової тканини).

Особливості. Ліпіди – це неpolімерні, неполярні, гідрофобні сполуки, які легко утворюють емульсії, завдяки чому й відбувається їх надходження в організм гетеротрофів. Розчиняються ліпіди в органічних розчинниках: ефірі, ацетоні, хлороформі та ін. Молекули ліпідів мають різну хімічну будову, але спільним у них є наявність у складі вищих жирних кислот (насичених та ненасичених) та одно-, дво-, і триатомних спиртів. Ліпіди здатні утворювати складні комплекси з білками, вуглеводами, фосфорною кислотою та ін. Справжні ліпіди – це складні ефіри жирних кислот і спирту, які утворюються в результаті реакцій етерифікації (кислота + спирт – складний ефір + вода). При поєднанні вищих жирних кислот і спиртів виникають складноєфірні зв'язки. Властивості залежать від хімічного складу, тобто наявності певних жирних кислот та спиртів.

4.4. Різноманітність та біологічне значення ліпідів

Ліпіди поділяються на прості, складні та ліпоїди.

I. Прості ліпіди (є похідними вищих жирних кислот і спиртів) поділяються на:

а) воски (складні ефіри жирних кислот і одноатомних довголанцюжкових спиртів). Вони використовуються в організмах рослин і тварин, здебільшого, як водовідштовхувальне покриття: утворюють захисний шар на кутикулі епідерми листків, плодів, насіння.

б) діольні ліпіди (складні ефіри жирних кислот і двоатомних спиртів).

в) тригліцериди (складні ефіри жирних кислот і триатомних спиртів). Їх поділяють на тваринні жири (насичені жирні кислоти і триатомні спирти) та рослинні олії (ненасичені жирні кислоти і триатомні спирти).

Властивості жирів залежать від вмісту вищих жирних кислот:

- а) якщо в складі переважають насичені жирні кислоти, то жири мають тверду консистенцію і високу температуру плавлення;
- б) при переважанні в складі жирів ненасичених жирних кислот вони матимуть низьку температуру плавлення і рідку консистенцію.

Жири легші за воду, практично в ній не розчиняються, можуть утворювати стійкі емульсії (наприклад, молоко). Завдяки реакціям гідролізу під впливом ферментів відбувається розщеплення жирів, а завдяки реакціям етерифікації – синтез і ресинтез жирів у клітинах насіння.

Основна функція тригліцеридів енергетична. Жири одержують екстрагуванням з насіння та плодів рослин. Їх використовують у медицині (рицинова олія, масло какао), у техніці (лляна, конопляна, бавовникова, ріпакова олії), косметиці (трояндова, лавандова олії).

II. Складні ліпіди (містять ліпідну частину і неліпідний комплекс).
Поділяються на:

а) ліпопротеїди (ліпідна частина поєднана з білком), з них будуються мембрани.

б) фосфоліпіди (ліпідна частина і залишок фосфорної кислоти) входять до складу клітинних мембран.

в) гліколіпіди (ліпідна частина і вуглеводи), компоненти мембран хлоропластів.

III. Жироподібні речовини, або ліпоїди (в їх утворенні беруть участь жирні кислоти та спирти).

а) стероїди. Важливі компоненти статевих гормонів, вітаміну D та ін.

б) терпени об'єднують каротиноїди (фотосинтезуючі пігменти) та гібереліни (гормони рослин).

Біологічне значення. Основними функціями ліпідів є:

1) будівельна (фосфоліпіди беруть участь у побудові біліпідного шару мембран, які містять, окрім них, ще і гліколіпіди та ліпопротеїди);

2) енергетична (при розщепленні 1 г жирів вивільняється 38,9 кДж енергії, тобто удвічі більше, ніж при окисненні білків і вуглеводів);

3) запасуюча (у рослин відкладаються про запас олії, надлишок вуглеводів і білків може перетворюватися в жири та відкладатися про запас);

4) теплоізоляційна (завдяки низькій теплопровідності жири, накопичуючись у підшкірній клітковині, запобігають втратам тепла);

5) водоутворююча (при окисненні 1 г жирів утворюється 1,1 г метаболічної води, яка дуже важлива для мешканців пустелі).

б) регуляторна (серед ліпоїдів є стероїдні гормони, жиророзчинні вітаміни, які беруть участь у регуляції процесів життєдіяльності організмів);

7) захисна (воски захищають органи рослин від втрат води, жири навколо внутрішніх органів тварин захищають від механічних впливів)

Контрольні запитання.

1. Загальна характеристика вуглеводів. Їх класифікація.
2. Функції вуглеводів у рослинах.
3. Практичне застосування вуглеводів.
4. Характеристика окремих представників різних груп моносахаридів.
5. Охарактеризуйте олігосахариди. Наведіть приклади основних ди-, три-, тетра- і пентасахаридів, їхні особливості та значення.
6. Розкажіть про солодкість цукрів, природні і синтетичні замінники цукру.
7. Дайте характеристику вищим полісахаридам. Які їхні спільні властивості?
8. Назвіть полісахариди, що входять до складу клітинної стінки; запасні полісахариди. Охарактеризуйте їхні будову, властивості, поширення.
9. Шляхи біосинтезу і розпаду крохмалю.
10. Різноманітність ліпідів, їх особливості.
11. Біологічне значення вуглеводів і ліпідів.
12. Жири (рослинні олії). Загальна характеристика, вміст в рослинах, практичне значення. Склад рослинних олій.
13. Жирні кислоти, їх особливості. Основні фізико-хімічні константи жирів.

ТЕМА 5.
ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН. ФОРМИ ВОДИ В ҐРУНТІ. ШЛЯХИ
НАДХОДЖЕННЯ ВОДИ. РОЛЬ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ В ВОДНОМУ
ОБМІНІ РОСЛИН. ТРАНСПІРАЦІЯ, ВИДИ ТА РОЛЬ В ЖИТТІ
РОСЛИН



5.1. Надходження води в клітину рослин

Активна життєдіяльність рослин можлива тільки при високій оводненості їх тканин. В наземних рослин запаси води постійно витрачаються на фізіологічні функції, випаровування, транспірацію і повинні поповнюватися за рахунок надходження з ґрунту. Всмоктування води корінням, піднесення її до поверхні, що випаровує листя і транспірація – нерозривно пов'язані між собою, це основні процеси водного обміну.

Існує два механізми поглинання води рослинами. Активне поглинання відбувається під дією кореневого тиску – осмотичного тиску, що розвивається в живих клітинах необкорковівших коренів. Воно пояснює такі явища, як гутація (плач рослин). Цей механізм має більше значення для повільно транспіруючих рослин, що добре забезпечені водою, в основному трав'янистих. У дерев він спостерігається навесні, коли сокорух передую початку їх активної життєдіяльності. Як тільки дерева покриваються листям, починається процес транспірації, втрата води перевищує рівень активного поглинання. Це викликає пасивне поглинання води рослиною, механізм якого визначається тим, що вода, укладена в тонкі капіляри провідної системи і що володіє великою силою молекулярного зчеплення, рухається в рослині по градієнту водного потенціалу (від високого – у ґрунті до низького – в атмосфері). Втрата води при транспірації створює дефіцит тиску в судинах, яке передається через гідростатичну систему рослин вниз, до самих дрібних розгалужень коренів, і в результаті вода інтенсивно всмоктується всією кореневою поверхнею. Цей процес має набагато більше значення для дерев (з точки зору кількості поглинаючої води), ніж активне поглинання, що викликається корневим тиском.

5.2. Загальна характеристика водного обміну рослинного організму

Вода відіграє важливу роль у життєдіяльності організму завдяки своїм унікальним фізичним і хімічним властивостям. Молекула води складається з двох атомів водню, приєднаних до одного атому кисню. Атом кисню відтягує електрони від водню, завдяки цьому заряди в молекулах води розподілені нерівномірно. Один полюс набуває позитивний заряд, а інший – негативний (в цілому молекула води електронейтральна). Інакше кажучи, вода являє собою диполь. Завдяки цьому молекули води можуть асоціювати один з одним. Позитивний заряд атома водню однієї молекули притягається до негативного заряду іншої. Це призводить до виникнення водневих зв'язків. Завдяки наявності водневих зв'язків вода має певну впорядковану структуру. Кожна молекула води притягує до себе ще чотири молекули. Число асоційованих молекул може бути невизначено великим. У твердому стані (лід) всі молекули води з'єднані водневими зв'язками і організовані в правильні гексагональні структури. При нагріванні лід плавиться, і частково ці зв'язки розриваються. При 0°C розривається приблизно 15% водневих зв'язків. Навіть при нагріванні до 20°C залишаються непошкодженими 80% водневих зв'язків. У рідкій воді впорядковані ділянки чергуються з неупорядкованими хаотично розподіленими молекулами. Завдяки цьому щільність води більше густини льоду. Крім того, при плавленні льоду густина збільшується. Зчеплення молекул води між собою (когезія), а також з іншими речовинами (адгезія) має велике значення в процесі пересування води по рослині. Висока прихована теплота випаровування води (при 20°C вона складає 586 кал/град) також обумовлюється наявністю водневих зв'язків. Для того щоб в процесі випаровування стався відрив молекул від водної поверхні, необхідно затратити додаткову кількість енергії для розриву водневих зв'язків. Тому випаровування води рослиною (транспірація) супроводжується охолодженням транспіруючих органів. Зниження температури листя при транспірації має важливе фізіологічне значення. Вода має дуже високу теплоємність, тому поглинання або втрата значної кількості тепла тканинами рослин супроводжується порівняно невеликими коливаннями їх температури. Це дозволяє рослинному організму сприймати коливання температури навколишнього середовища як би в «пом'якшеному вигляді».

Вода має високу розчинну здатність. У воді аніони і катіони будь-якої солі виявляються роз'єднаними. Гідратні оболонки, що оточують іони, обмежують їх взаємодію. Позитивно заряджені іони притягують полюс молекули води з негативно зарядженими атомами кисню, тоді як іони, що несуть негативний заряд, притягують полюс з позитивно зарядженими атомами водню. Одночасно порушується і структура самої води. При цьому чим більше іон, тим це порушення сильніше. Згідно сучасним уявленням, вода в клітині представляє собою складну гетерогенну систему, що складається з:

а) рідкої фази;

- б) гідратно-пов'язаної;
- в) гідрофобно-стабілізованої (головним чином у мембранах);
- г) просторово стабілізованої (в капілярних проміжках).

Що стосується гідратної води, то розрізняють два типи гідратації:

1. Тяжіння диполів води до заряджених частинок (як до іонів мінеральних солей, так і до заряджених груп білка COO^- і NH_2^+);
2. Утворення водневих зв'язків з полярними групами органічних речовин - між атомом водню води і атомами O або N.

Розрізняють таку внутрішньоклітинну воду:

1. Осмотично-зв'язану – вода, зв'язана іонами та низькомолекулярними сполуками.
 2. Капілярно-зв'язану – вода, яка знаходиться в клітинних стінках та судинах.
 3. Імобілізовану (структурно-зв'язана) – вода, молекули якої є механічно захоплені іншими молекулами (така вода в насінні).
 4. Колоїдно-зв'язану – вода, зв'язана як з внутрішніми, так і з розташованими на поверхні групами біополімерів (ця вода забезпечує стійкість в стресових ситуаціях).
 5. Вільну – чиста, без будь-який домішок вода з високою рухливістю
- Активним учасником фізіологічних процесів є осмотично-зв'язана та так звана вільна вода.

5.3. Надходження води в клітину рослин

При температурі вище абсолютного нуля всі молекули знаходяться в постійному русі. **Дифузія** – це процес, що веде до рівномірного розподілу молекул газів або розчиненої речовини і розчинника завдяки їх постійного руху. Дифузія завжди спрямована від більшої концентрації речовини до меншої.

Дифузія води через напівпроникну мембрану називається **осмосом**. Напівпроникна мембрана – це мембрана добре проникна для води і непроникна чи погано проникна для розчинених у воді речовин. Осмотичний осередок – це простір, оточений напівпроникною мембраною і заповнений яким-небудь водним розчином. Усі клітинні мембрани, у тому числі плазмалема і тонопласт, є напівпроникною мембраною. Вода проходить в клітину через водні пори в плазмалемі, утворені спеціальними білками аквапоринами.

У середині осмотичного осередку розчин розвиває осмотичний тиск. Завдяки осмотичному припливу води в клітину там виникає гідростатичний тиск, званий тургорний. Цей тиск притискає цитоплазму до клітинної стінки і розтягує її. Клітинна стінка має обмежену еластичність і надає рівний протитиск. Еластичне розтягнення тканини завдяки тургорному тиску її клітин надає твердість нездерев'янілих частин рослин. Пагони стають в'ялими,

оскільки при втраті води тургорний тиск падає. Тургорний тиск протидіє припливу води в клітину. Тиск, з яким вода осмотично притікає в клітину називають всисною силою

Вода надходить у клітину із зовнішнього розчину, якщо осмотичний тиск менший за всисну силу клітини і, навпаки, вода виходить з клітини в розчин з більш високим потенціалом осмотичного тиску.

При термодинамічному трактуванні всисної сили замінюється водним потенціалом. **Водний потенціал** можна визначити як роботу, необхідну для того, щоб підняти потенціал зв'язаної води до потенціалу вільної води.

Величину осмотичного потенціалу можна визначити плазмолітичним методом. **Плазмоліз** – це процес, обумовлений втратою води клітиною. Він виявляється у відході протопласта від клітинної стінки. В окремих місцях цитоплазма може протягом більш-менш тривалого часу зберігати зв'язок з клітинною стінкою, утворюючи так звані нитки Гехта. Спостерігаються різні форми плазмолізу: опуклий плазмоліз при невеликій в'язкості цитоплазми і увігнутий плазмоліз при високій в'язкості цитоплазми. При перенесенні плазмолізованих тканин в гіпотонічний розчин або чисту воду вода надходить у клітину і відбувається деплазмоліз. Кількість води в клітині збільшується, обсяг вакуолі зростає і вона притискає цитоплазму до клітинної стінки. Плазмолітичний метод заснований на доборі ізоосмотичного (ізотонічного) розчину, тобто має осмотичний потенціал рівний осмотичному потенціалу клітини. Розчин, при якому почався плазмоліз, має осмотичний потенціал приблизно рівний осмотичному потенціалу клітини. Знаючи концентрацію зовнішнього розчину в молях, можна обчислити осмотичний потенціал клітини.

Величина осмотичного потенціалу дозволяє судити про здатність рослини поглинати воду з ґрунту і утримувати її, незважаючи на висушуючу дію атмосфери. Осмотичний потенціал коливається в різних рослин в межах від -5 до -200 бар. У водних рослин осмотичний потенціал близько -1 бар. У більшості рослин середньої смуги осмотичний потенціал коливається від -5 до -30 бар, рослини степів і пустель мають більш негативний осмотичний потенціал. Осмотичний потенціал різний і в різних життєвих форм. У дерев він більш негативний, ніж у чагарників і трав'янистих рослин, відповідно. У світлолюбних рослин осмотичний потенціал більш негативний, ніж у тіньовитривалих рослин.

Надходження води в клітину обумовлено не тільки осмотичним тиском, а й силою набухання. Набуханням називають поглинання рідини або пари високомолекулярною речовиною що супроводжується збільшенням об'єму. Явище набухання обумовлено колоїдальними і капілярними ефектами.

У деяких частин рослин поглинання води відбувається виключно шляхом набухання, наприклад, у насіння. Вода дифундує в набухаюче тіло.

Завдяки великій кількості воді при набуханні може виникати тиск набухання в кілька сотень атмосфер.

Вода в клітину може надходити також у процесі піноцитозу, коли частина плазмалеми під впливом різних причин, найчастіше в результаті адсорбції на плазмалемі великих молекул і вірусних частинок, прогинається всередину клітини. Зовнішні краї таких інвагінації зникаються у вигляді бульбашки – везикули з адсорбованою часткою і зовнішнім розчином проходить всередину цитоплазми.

5.4. Водний баланс в рослинах

Водний баланс рослин – сукупність процесів поглинання, засвоєння і виділення води рослинами. Вода, складова 80-95% маси рослин, є середовищем для біохімічних реакцій, бере участь у фотосинтезі, забезпечує нормальну структуру колоїдів цитоплазми, визначає конформацію і активність ферментів і структурних білків клітинних мембран і органоїдів, а також тургорний стан клітин.

Поглинання води кореневою системою і піднесення її до листя відбуваються під дією нагнітаючої сили кореневого тиску і поглинальної сили транспірації. З ґрунту вода поглинається головним чином молодими закінченнями коренів, забезпеченими корневими волосками, і рухається в центральний циліндр кореня. Разом з водою транспортуються і розчинені в ній поживні речовини, що поглинаються (іони мінеральних солей) і синтезовані (амінокислоти, цитохініни та ін.) коренями. Досягнувши листової поверхні, менша частина води використовується на ріст і метаболізм клітин листка, а велика (до 90%) виділяється в атмосферу при транспірації і гутації. Від того, як в цілому протікають процеси надходження, пересування і випаровування води в рослині, залежить його водний баланс, тобто співвідношення між одержуваною і витраченою кількістю води. У різний час доби, а також у різний час вегетації водний баланс рослини неоднаковий. Так, в полуденний час випаровування здебільшого перевершує поглинання води, в результаті чого в тканинах виникає так називаємо полуденний водний дефіцит, який за нестачі ґрунтової вологи може не компенсуватися і перейти в так називаємо залишковий дефіцит, що свідчить про страждання рослини від посухи; відбувається в'янення рослин.

В помірно вологому кліматі одна рослина кукурудзи або соняшнику витрачає за вегетаційний період 200-250 л води, 1 га посівів пшениці – до 2 млн. л, капусти – 8 млн. л. У посушливому кліматі ці величини зростають у 2-3 рази. Швидкість пересування води в рослині залежить від різних факторів (температура і вологість повітря, освітленість, вологість і засоленість ґрунту і т. д.), а також від особливостей самої рослини (площа загальної листової поверхні, об'єм і глибина кореневої системи). Водний обмін рослини пов'язаний з водним і повітряним режимом ґрунту, температурою ґрунту,

внесенням добрив, особливо азотистих (великий вплив при цьому надають катіони солей, змінюючи водопроникні властивості цитоплазми). Достатня забезпеченість водою необхідна для нормального проходження всіх фаз росту в рослинних тканинах, але особливо для зростання розтягуванням клітин.

Найбільш негативно дефіцит води позначається на розвитку репродуктивних органів рослин, нерідко призводить до їх повної безплідності (відбувається скидання бутонів). Водний баланс рослини надає також великий вплив на дихання і пов'язані з ним енергетичні процеси.

Різні рослини неоднаково чутливі до нестачі або надлишку води в ґрунті. Ксерофіти здатні нормально рости, розвиватися в пустелях і напівпустелях, переносити високу ступінь сухості ґрунту і повітря; гігрофіти пристосовані до нестачі кисню в затопленому ґрунті; мезофіти представляють собою проміжну групу рослин, найбільш численну, до якої належить у більшість культурних рослин.

5.5. Транспірація. Значення транспірації

Процес транспірації, або випаровування води рослинами, має важливе значення в їхньому житті. У результаті транспірації рослина постачає себе водою і мінеральними речовинами, необхідними для нормальної життєдіяльності клітин. Крім того, досягається терморегуляція рослин. Температура листка в саму жарку погоду нижче температури повітря на 4 - 10°C.

Транспірація води рослинами, а отже, і рух води по стеблі регулюються як внутрішніми фізіологічними факторами, так і зовнішніми. Розрізняють продихову і кутикулярну транспірацію. Продихові регулятори транспірації грають основну роль, так як продихова транспірація у багато разів перевершує кутикулярну.

Кількість води, що випаровується рослиною, у багато разів перевершує обсяг води, який міститься всередині. Економна витрата води становить одну з найважливіших проблем сільськогосподарської практики. Дійсно, в розмірах що звичайно протікають транспірація не є необхідною. Так, якщо вирощувати рослини в умовах високої і низької вологості повітря, то, природно, в першому випадку транспірація буде йти зі значно меншою інтенсивністю. Однак ріст рослин буде однаковий або навіть краще там, де вологість повітря вище, а транспірація менше. Разом з тим транспірація в певному обсязі корисна рослинному організму:

1. Транспірація рятує рослину від перегріву, який їй загрожує на прямому сонячному світлі. Температура сильно транспіруючого листка може приблизно на 7°C бути нижче. Це особливо важливо у зв'язку з тим, що перегрів, руйнуючи хлоропласти, різко знижує процес фотосинтезу (оптимальна температура для процесу фотосинтезу 20-25°C). Саме завдяки

високій транспіруючій здібності багато рослин добре переносять підвищену температуру.

2. Транспірація створює безперервний струм води з кореневої системи до листя, який зв'язує всі органи рослини в єдине ціле.

3. З транспіраційним струмом пересуваються розчинні мінеральні і частково органічні поживні речовини, при цьому чим інтенсивніше транспірація, тим швидше відбувається цей процес.

Як вже говорилося, механізм надходження іонів і води в клітину різний. Однак певна кількість поживних речовин може надходити пасивно, і цей процес може прискорюватися зі збільшенням транспірації.

5.6. Фактори що впливають на процес транспірації

Інтенсивність транспірації в основному знаходиться під контролем фізичних факторів, але на неї впливає ряд внутрішніх факторів, що діють як на рушійні сили, так і на опору.

Площа листя. Загальна площа листя значно впливає на втрату води окремими рослинами. Рослини з великою листовою поверхнею зазвичай транспірують більше, ніж рослини з малою поверхнею. Однак при видаленні з дерева половини листя не обов'язково пропорційно скоротиться інтенсивність транспірації. Видалення частини листя зменшує транспірацію в розрахунку на одне дерево, але підвищує інтенсивність транспірації на одиницю листової поверхні. Таке підвищення відбулося в результаті посилення руху повітря і кращого освітлення листя що залишилося, а також більш високого відношення поверхні коренів до поверхні листя. Деякі види деревних рослин скидають більшу частину листя при водному стресі, значно скорочуючи транспіруючу поверхню. Це відбувається також і у деяких мезофітних видів, наприклад у кінського каштана. Скручування і згортання листя також зменшує відкриту поверхню і підвищує опір дифузії водяної пари, особливо якщо більшість продихів знаходиться на внутрішній поверхні скрученого листка.

Є великі розбіжності у транспірації на одиницю листової поверхні серед різних видів. Проте ці відмінності можуть бути оманливими, тому що неоднакова загальна площа листя може компенсувати різницю в інтенсивності на одиницю листової поверхні. Наприклад, інтенсивність транспірації на одиницю листової поверхні сосни нижче, ніж у деяких листяних порід, але загальна поверхня листя одного сіянця сосни настільки більше, що втрата води на один сіянець виявляється також більше. Таким чином, одне дерево сосни може втрачати за день стільки ж води, скільки і дерево листяної породи з кроною подібного розміру.

Відношення корінь-пагін. Відношення коренів до пагонів або, точніше, поглинаючої поверхні до транспіруючої має більше значення, ніж одна тільки площа листової поверхні, бо якщо поглинання відстає від транспірації, то виникає водний дефіцит, продихи закриваються і транспірація

зменшується. Інтенсивність транспірації на одиницю листової поверхні у сіянців дубу та сосни, що ростуть на вологому ґрунті, підвищувалася зі збільшенням відношення сухої ваги коренів до поверхні листя. У сіянців клена з великою поверхнею листя розвивався більш сильний водний стрес, ніж у сіянців після часткової дефоліації. Дерев з сильно розгалуженою кореневою системою набагато краще переносили посуху, ніж дерева з поверхневою або слабо розгалуженою кореневою системою.

Втрата коренів під час викопування сіянців - серйозна проблема, тому що найбільш звичайною причиною загибелі пересаджуваних сіянців є засихання через відсутність ефективної поглинаючої поверхні. Підрізка і «скручування» сіянців у грядках проводиться для створення компактної, сильно розгалуженої кореневої системи, яку можна викопати з мінімальним пошкодженням. Вживаність сіянців сосни, пересаджених в районі з посушливим літом, підвищувалася при добре розвиненій кореневій системі і величині відношення коріння/пагони. На практиці зазвичай застосовується обрізка надземної маси пересаджуваних дерев і чагарників для того, щоб компенсувати втрату коренів у процесі пересадки. Однак скорочення транспіруючої поверхні зменшує і фотосинтезуючу поверхню, що небажано. Виняток становлять випадки коли збереження вмісту води важливіше втрати фотосинтетичної здібності.

Розмір і форма листя. Розмір і форма листя впливають на інтенсивність транспірації на одиницю поверхні. Крім того, невелике, глибокорозсічене листя і складне листя з маленькими листочками зазвичай бувають холодніше, ніж великі листки, так як їх більш тонкі прикордонні шари сприяють швидшому переносу тепла.

Орієнтація листя. Більшість листя росте таким чином, щоб розташовуватися більш-менш перпендикулярно найбільш яскравого світла, проникаючого до них. Це добре помітно у покриваючих стіни ліан і у поодиноких дерев, на зовнішній поверхні яких є суцільна мозаїка листя, чітко розташованих так, щоб поглинати якомога більше світла. З іншого боку, листя деяких видів, наприклад, дубу гладкого, а також хвоя сіянців сосни болотної в трав'янистій фазі розташовуються вертикально. Така орієнтація, очевидно, зменшує поглинання енергії і знижує температуру листя опівдні, що в свою чергу може скоротити втрату води. У сосни більшість голок розташовуються пучками й затінюють один одного, що знижує фотосинтез, а можливо, і транспірацію. Опускання і скручування, характерні для млявого листя, також зменшують кількість одержуваної радіації. В'янення служить ознакою водного стресу, але воно сприяє скороченню подальшої втрати води, достатньому для продовження життя.

Продихи. Велика частина води, що втрачається рослинами, виділяється через розташовані на листі продихи, і найбільша кількість двоокису вуглецю, використовуваної при фотосинтезі, проникає тим же шляхом. Незважаючи на

те, що продихові отвори зазвичай займають не більше 1% поверхні листа, дифузія водяної пари через продихи часто досягає 50% інтенсивності випаровування з вільної водної поверхні. Це відбувається завдяки тому, що розміри продихів і проміжків між ними забезпечують їх функціонування в якості ефективних шляхів для дифузії газів. Розмір продихових отворів регулюється тургором замикаючих клітин, збільшуючись з підвищенням тургору і зменшуючись із його зниженням. Продихи відкриваються на світлі або у відповідь на низьку концентрацію двоокису вуглецю в міжклітинниках, закриваються в темряві. Вони закриваються також і при втраті тургору внаслідок зневоднення.

Циклічне відкривання і закривання продихів спостерігалось у трав'янистих рослин, які страждають від водного стресу. Водний стрес є причиною закривання продихів внаслідок втрати тургору замикаючими клітинами, перш ніж він може викликати зміну концентрації регуляторів росту, достатню для того, щоб надати відповідну дію.

Продихові реакції змінюються в залежності від віку рослин і умов зовнішнього середовища. Відомо, що продихи чуйно реагують на інтенсивність світла, концентрацію CO₂ і водний стрес, але на їх відповідну реакцію впливає попередня ситуація. При старінні листя їх продихи стають менш чутливими і полуденний продиховий опір може збільшитися в кілька разів, так як вони не відкриваються повністю.

5.7. Надходження та пересування води по рослині

Вода рухається в рослині по градієнту водного потенціалу. Вода, поглинена корневими волосками й іншими клітинами епідермісу, з клітин зовнішньої частини кореня переміщається до ксилеми, що займає центральну частину кореня. Головним шляхом дифузії води в зовнішній частині кореня служить **апопласт** - безперервна сукупність клітинних стінок. Однак у ендодерми (циліндричному шарі клітин, навколишньому провідну тканину) вільна дифузія по клітинним стінкам наштовхується на перешкоду - водонепроникний корковий шар пояса Каспарі. Вода повинна змінити тут свій шлях і пройти крізь мембрану і протопласт клітин ендодерми, що грає роль осмотичного бар'єру між корою кореня і його центральним циліндром. У однодольних пробковіють також і внутрішні тангенціальні стінки клітин, але ці стінки пронизані порами, за якими, як по каналах, може проходити вода.

По ксилемі вода піднімається в надземні частини рослини. Ксилема складається з декількох типів клітин. Вода рухається в ній головним чином по судинах і трахеїдах. І ті й інші клітини чудово пристосовані для цієї мети: вони витягнуті в довжину, позбавлені живого вмісту і всередині порожнини, тобто це як трубки для води. Одеревіли вторинні клітинні стінки досить міцні на розрив, щоб витримувати величезну різницю тисків, що виникає при підйомі води до вершин високих дерев. Торцеві, а іноді й бічні стінки члеників судин

перфоровані, судини, що складаються із сполучених кінець в кінець члеників, утворюють довгі трубки, по яких легко проходить вода з розчиненими в ній мінеральними речовинами. У трахеїдів немає перфорацій і вода, для того щоб потрапити з однієї трахеїди в іншу, повинна пройти через їхні торцеві стінки, а проте трахеїди – дуже довгі клітини, а тому і ця конструкція досить добре пристосована для проведення води.

Листові жилки, що складаються з тяжів ксилеми і флоєми, утворюють в листі настільки густу мережу, що будь-яка його клітина виявляється досить близько від джерела води. З ксилеми вода дифундує в стінки клітин мезофілу. Таким чином, вода в рідкій фазі заповнює весь шлях від ґрунту через корінь і стебло до клітин мезофілу в листі. Сумарний потік води спрямований завжди у бік меншого водного потенціалу, тобто максимальний у ґрунті, трохи нижче в клітинах кореня і найнижчий в клітинах, що примикають до епідермісу листка. Мала величина в цих останніх клітинах пояснюється головним чином випаровуванням води з поверхні листа, тобто транспірацією. Вода переходить з рослини в навколишнє повітря головним чином в пароподібному стані. У мезофілу листка є великі міжклітинні простори, і кожна клітина мезофілу хоча б однією своєю стороною межує з міжклітинниками. Внаслідок випаровування води з вологих клітинних стінок повітря в міжклітинниках насичене водяними парами, і частина цих парів втрачається – виходить назовні. Оскільки у більшості рослин клітини епідермісу покриті воскоподібною водонепроникною кутикулою, водяні пари виходять з листа в атмосферу головним чином через продиhi.

5.8. Вплив зовнішніх умов на надходження води

Надходження води через кореневі системи залежить від температури. З пониженням температури швидкість надходження води різко скорочується. Це може зробити помітний вплив на рослинний організм, особливо в осінній період, коли випаровування йде ще досить інтенсивно, а надходження води затримується через низькі температури ґрунту. У результаті рослини в'януть і навіть можуть загинути від зневоднення. Причин, за якими зниження температури викликає зменшення надходження води, кілька:

- 1) підвищується в'язкість води і, як наслідок, знижується її рухомість;
- 2) зменшується проникність цитоплазми для води;
- 3) гальмується ріст коренів;
- 4) зменшується швидкість усіх метаболічних процесів.

Зниження аерації ґрунту також гальмує надходження води. Це можна спостерігати, коли після сильного дощу всі проміжки ґрунту заповнені водою і разом з тим на сонці при сильному випарі рослини в'януть. Це пов'язано з тим, що всі умови, що знижують метаболізм (нестача кисню, надлишок CO₂, дихальні отрути) знижують надходження іонів і, як наслідок, зменшують надходження води. Разом з тим дослідження показали, що особливо різке

пригнічення надходження води відбувається при збільшенні вмісту CO₂. Можливо, надлишок вуглекислого газу крім інгібування дихання, підвищує в'язкість води, знижує проникність цитоплазми. Велике значення має вміст води в ґрунті, а також концентрація ґрунтового розчину. Природно, вода надходить в корінь тільки тоді, коли водний потенціал кореня нижче (більш негативний) водного потенціалу ґрунту. У тому випадку, якщо ґрунтовий розчин має більш негативний осмотичний потенціал, вода не тільки не буде надходити в корінь, але буде виділятися з нього. Особливе значення це має для засолених ґрунтів. Саме тому рослини, що ростуть на цих ґрунтах (галофіти), мають різко негативний осмотичний потенціал.

Будь-яке зменшення вологості ґрунту знижує надходження води. Чим менше води в ґрунті, тим з більшою силою вона утримується і тим менше її водний потенціал. Для того щоб в рослину надійшла вода, повинен існувати градієнт водного потенціалу в системі ґрунт-рослина-атмосфера. Треба також враховувати, що зменшення вмісту води в корені ускладнює її подальше просування до судин ксилеми. Це пояснюється тим, що при зменшенні вмісту води опір її пересуванню по клітинах кореня зростає. Підсихаючи клітинні оболонки роблять значний опір пересуванню води. Опір кореневої системи пересуванню води при нестачі настільки великий, що може знижувати транспірацію, тобто бути засобом для її регулювання.

З фізіологічної точки зору зручно виділити наступні форми ґрунтової вологи, що розрізняються за ступенем доступності для рослин.

Гравітаційна вода заповнює великі проміжки між частинками ґрунту, вона добре доступна рослинам. Водний потенціал цієї форми води залежить від осмотичної концентрації і становить -0,1 бар. Однак, як правило, вона легко стікає в нижні горизонти під впливом сили тяжіння, внаслідок чого буває в ґрунті лише після дощів.

Капілярна вода заповнює капілярні пори в ґрунті. Ця вода також добре доступна для рослин, утримується в капілярах силами поверхневого натягу і тому не тільки не стікає вниз, а й піднімається вгору від ґрунтових вод.

Плівкова вода оточує колоїдні частки ґрунту. Вода з периферичних верств гідратаційних оболонок може поглинатися клітинами кореня. Разом з тим чим ближче до колоїдних частинок розташовуються молекули води, тим з більшою силою вони утримуються і менш доступні для рослин.

Гігроскопічна вода адсорбується сухим ґрунтом, що перебуває в атмосфері з 95% відносною вологістю повітря. Це недоступна для рослин вода.

Кількість води (у %), при якому рослина впадає в стійке в'янення, називають вологістю в'янення. Вологість, при якій настає в'янення на даному ґрунті, залежить від ряду причин. Вважається, що рослини в'януть в той момент, коли вода в ґрунті перестає пересуватися. Велике значення при визначенні показника вологості в'янення також має тип ґрунту. Одні і ті ж рослини в'януть на чорноземі при значно більш високій вологості, ніж на

підзолі. Це пов'язано з тим, що чорноземні ґрунти характеризуються більш тонким механічним складом. Вологість в'янення ще не дає уявлення про кількість води, повністю недоступною рослині, оскільки при в'янні якась кількість води продовжує надходити в рослинний організм. У зв'язку з цим було введено поняття «мертвий запас» вологи в ґрунті – це кількість води, повністю недоступний рослині. Мертвий запас залежить виключно від типу ґрунту, її механічного складу, що видно з наступної формули: $q = \% \text{ піску } (0,01)\% \text{ пилу } (0,12)\% \text{ глини } (0,57)$, де q – мертвий запас. Чим більше глинистих частинок в ґрунті, тим більше мертвий запас вологи. Кількість доступною для рослинного організму води представляє різницю між польовою вологоємністю (максимальна кількість води, що утримується ґрунтом в капілярах) і мертвим запасом. У зв'язку із сказаним перегнійні суглинкові ґрунти мають не тільки найбільший мертвий запас, але і найбільший запас доступної вологи. Так, якщо польова вологоємність чорноземних ґрунтів складає 40%, мертвий запас – 25%, то кількість доступної води дорівнює 25%, тоді як у піску питома вологоємність – 15%, мертвий запас – 5%, кількість доступної води всього 10%

5.9. Особливості водного режиму різних екологічних груп рослин

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

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

1. Гідатофіти — це водяні рослини, які цілком або частково занурені у воду (кушир, елодея, водяна лілія тощо). У них мало розвинена механічна тканина, провідні елементи, оскільки поживні речовини поглинаються всією поверхнею рослин.

2. Гігрофіти — це рослини, що ростуть в умовах значного зволоження, мають гігроморфну структуру (відносно великі розміри клітини, тонкі клітинні оболонки, більші за розміром продихи). У гігрофітів стебло видовжене, коренева система розвинена слабо.

3. Мезофіти — це рослини середньозволожених місць, переважно представники культурної флори. Ці рослини різноманітні, дуже поширені на Земній кулі і мають величезне значення в житті людини. Вони широко використовуються в сільському господарстві. Це хлібні злакові рослини,

кормові трави, овочеві, технічні, олійні, кормові, плодові, волокнисті та інші культури.

4. Гідрофіти — це рослини, які розвиваються в умовах достатнього водопостачання, на низинних місцях з неглибоким заляганням ґрунтових вод, болотах, озерах, на берегах рік, морів тощо. Мають досить розвинені механічні та провідні тканини, міжклітинники і повітряні порожнини, крізь які повітря доходить до занурених у воду частин рослин.

5. Ксерофіти — це рослини, засушливих місцезростань, які в процесі онтогенезу добре пристосовувалися до посухи завдяки специфічним ознакам і властивостям, що виникли під впливом умов існування в процесі еволюції. До цієї групи належать рослини пустель, напівпустель, сухих степів, де умови водопостачання ускладнені у зв'язку з нестачею води. Загальна ознака всіх представників ксерофітів – максимальне скорочення випаровуючої поверхні, що призвело до незначного розвитку надземної частини. Цим і пояснюється, що більшість ксерофітів — це трави, низькорослі кущі, в яких підземні частини розвинені краще, ніж надземні.

Контрольні запитання

1. Осмотичні явища в клітині і їх значення в житті рослин.
2. Осмотичний тиск клітинного соку, методи його вивчення.
3. Плазмоліз, причини його виникнення. Деплазмоліз.
4. Біологічне значення тургору.
5. Зміни сисної сили в різних тканинах і органах рослин. Залежність її від різних факторів середовища.
6. Вміст і розподіл води в організмі і значення її в житті рослини.
7. Стан води в тканинах і її фізіологічна роль.
8. Шляхи надходження води в рослину.
9. Коренева система як орган поглинання води, її будова і роль у забезпеченні рослин водою.
10. Форми ґрунтової вологи та її доступність для рослин.
11. Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на кореневий тиск.
12. Транспірація і її значення в житті рослин.
13. Види транспірації. Продихова, кутикулярна, лентикулярна.
14. Методи вимірювання транспірації, інтенсивність транспірації.
15. Залежність транспірації від зовнішніх і внутрішніх умов.
16. Механізми відкриття і закриття продихів
17. Рух води в системі ґрунт-рослина-атмосфера.
18. Особливості водного режиму рослин різних екологічних груп.
19. Фізіологічні і анатомо-морфологічні пристосування рослин до посухи.

ТЕМА 6.
ФОТОСИНТЕЗ. ЕТАПИ ФОТОСИНТЕЗУ. РЕАКЦІЙНИЙ ЦЕНТР.
ФОТОСИСТЕМИ І ТА П. ФОСФОРИЛЮВАННЯ. ТИПИ
ФОТОСИНТЕЗУ



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

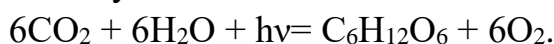
Всі форми життя для свого росту і розвитку потребують енергії. Життя може розвиватися лише за умови надходження енергії ззовні. Єдиним невичерпним джерелом енергії є Сонце. Залежно від типу живлення і джерела енергії всі живі організми поділяються на гетеротрофні та автотрофні.

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

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

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

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



У даний час більш уживане розгорнуте сумарне рівняння фотосинтезу:



Джерелом вуглецю при фотосинтезі є CO_2 , джерелом водню і кисню – вода.

Значення фотосинтезу:

1. Зміна складу атмосфери: – виділення кисню і накопичення його в атмосфері (це привело до створення магнітного поля Землі, сформувало

озоновий екран атмосфери, забезпечує дихання людей і тварин, горіння, окисні процеси). Весь кисень атмосфери (21 %) – біологічного походження.

2. Зв'язування вуглекислого газу та підтримка його балансу.

3. Синтез органічної речовини.

4. Накопичення потенційної хімічної енергії.

Датою відкриття фотосинтезу є 1771 рік. Англійський учений Дж. Прістлі звернув увагу на те, що рослини покращують повітря і роблять його придатним для дихання, оскільки поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень. В подальших роботах учених (Я. Інгенхауз, Ж. Сенеб'є, Н. Соссюр, Ж. Бусенго) було встановлено, що рослини виділяють кисень зеленими частинами рослин на світлі, поглинаючи вуглекислий газ, з якого за участю води синтезуються органічні речовини. Саме цей процес в 1877 р. німецький учений В. Пфеффер назвав «фотосинтезом». Великий вклад у вивчення фотосинтезу зробив К. А. Тімірязєв. Він вперше довів належність закону збереження енергії до процесу фотосинтезу; правильно визначив спектри поглинання хлорофілу; довів, що хлорофіл в процесі фотосинтезу окислюється і відновлюється; не вся енергія, що потрапляє на листок, повністю поглинається, частина її відбивається, а частина проходить через листок.

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

Основним фотосинтезуючим органом рослин є листок. Особливості морфології, анатомії та фізіології листка повною мірою забезпечують здійснення його основної функції – фотосинтезу.

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

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

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

і функціонування використовує генетичну інформацію як свого власного, так і ядерного генома. Хлоропласт оточений подвійною мембраною. Крім того, вони мають внутрішню мембранну систему, яка формує тилакоїди. Це плоский диск, оточений одношаровою мембраною, який містить хлорофіл, каротиноїди, білки, що беруть участь у фотосинтетичних реакціях. Тилакоїди, розміщуючись одні над одними, наче стопка монет, утворюють грани. Грани занурені в безбарвний матрикс, який називається стромою. Сусідні грани з'єднані між собою одиночними тилакоїдами, які називаються ламелами стромы. Тобто розрізняють ламели гран і ламели стромы. В стромі протікають реакції темної фази фотосинтезу, в тилакоїдах – світлової

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

Усі фотосинтезуючі організми містять пігменти, які здатні поглинати видиме світло, запускаючи цим самим хімічні реакції фотосинтезу. У пластидах вищих рослин зустрічаються хлорофіли і каротиноїди.

Хлорофіли – це основні пігменти фотосинтезу. Саме вони надають рослині зелений колір. Хлорофіли поділяють на:

хлорофіл «*a*», що має синьо-зеленувате забарвлення і є основним пігментом хлоропластів;

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

Хлорофіл «*a*» з хімічного погляду є складним ефіром дикарбонової кислоти хлорофіліну, в якій одна карбоксильна група заміщена на залишок метилового спирту (CH₃OH), а інша – на залишок спирту фітолу (C₂₀H₃₉OH). Залишки спиртів називаються спиртовими хвостами.

Елементарний склад хлорофілу «*a*» (C₅₅H₇₂O₅N₄Mg) і хлорофілу «*b*» (C₅₅H₇₀O₆N₄Mg) було визначено в 1914р. німецьким вченим Ріхардом Вільштеттером. Основу молекули становить порфіринове ядро, що складається з чотирьох пірольних кілець. У центрі порфіринового ядра знаходиться атом магнію, який з'єднаний з 4-ма атомами азоту пірольних кілець. Між собою порфіринові кільця з'єднані метиновими мітками. Крім того, є додаткове п'яте циклопентанове кільце, яке містить кетогрупу.

Хлорофіл «*b*» відрізняється від хлорофілу «*a*» тим, що в нього у другому пірольному кільці одна метильна група замінена альдегідною.

Молекула хлорофілу є полярною (порфіринове ядро є гідрофільним, а фітольний «хвіст» – гідрофобним), що зумовлює розміщення її в мембранах хлоропласту: фітольний «хвіст» розміщується в гідрофобній ділянці тилакоїда (відіграє роль якорю), порфіринове ядро – в гідрофільній. Молекула хлорофілу є електрично нейтральною, оскільки подвійний заряд магнію компенсується двома надлишковими електронами, які розподілені між чотирма атомами

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

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

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

Каротиноїди поділяються на 2 групи: каротини, які мають оранжеве чи червоне забарвлення ($C_{40}H_{56}$ – β -каротин, α -каротин) і ксантофіли, жовтого забарвлення, які містять кисень ($C_{40}H_{56}O_2$ – лютеїн, $C_{40}H_{56}O_4$ – віолоксантин). Каротиноїди поглинають промені синьої і зеленої частин спектра, і в області спектра від 400 до 550 нм мають три основні смуги поглинання.

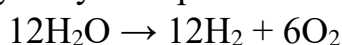
Каротиноїди відіграють роль додаткових світлозбираючих пігментів в тій частині спектру, де слабо поглинає хлорофіл. Від них енергія збудження передається на хлорофіл «a». Каротиноїди також захищають хлорофіл від фотоокислення на надто яскравому освітленні. Їх захисний ефект пояснюється здатністю каротиноїдів взаємодіяти зі збудженими молекулами кисню і хлорофілу. В цьому випадку енергія збудження хлорофілу передається на каротиноїди, а потім розсіюється у вигляді тепла.

Каротиноїдам належить певна роль у статевому процесі рослин: вони надають забарвлення пелюсткам, плодам, коренеплодам, приваблюючи цим самим комах для перехресного запилення.

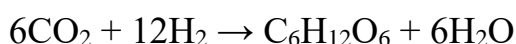
6.4. Світлові реакції фотосинтезу. Організація і функціонування I та II фотосистеми

Процес фотосинтезу відбувається в кілька етапів. Ще в 1905 р. англійський учений Ф. Блекмен встановив, що фотосинтез відбувається в два етапи: одні з них відбуваються лише на світлі – світлова фаза, інші – в темряві – темнова фаза. Світлова фаза, своєю чергою, поділяється на два етапи: фотофізичну і фотохімічну. Самостійний характер світлових реакцій був встановлений у 1937 р. Р. Хіллом, і тому їх часто називають реакціями Хілла.

Світлові реакції можуть бути виражені такою загальною схемою:



Темнові реакції – схемою:



Світлова фаза.

I. Фотофізичний етап.

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

Коли при збудженні молекули хлорофілу електрон переходить на іншу орбіталь, не змінюючи при цьому спін, виникає перший S_1^* і другий S_2^* синглетні стани. Якщо ж один з електронів змінює спін виникає триплетний стан T^* . Час існування збудженої молекули незначний: в S_1^* – 10^{-8} - 10^{-9} с, S_2^* – 10^{-12} с, T^* – 10^{-4} - 10^{-2} с. Зі збудженого стану молекула хлорофілу може переходити в основний. При цьому енергія може втрачатись шляхом флюоресценції, фосфоресценції, виділення тепла, переносу на інші молекули, зокрема молекули хлорофілу чи використовується у фотохімічній реакції.

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

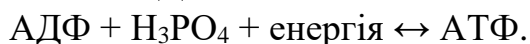
Хлорофіл поглинає червоне і синє світло, причому ефективність червоного світла більша, ніж синього. Р. Емерсон показав, що швидкість фотосинтезу за спільної дії квантів червоного довгохвильового (700 нм) і короткохвильового (680 нм) світла є більшою, ніж сума швидкостей фотосинтезу в разі окремого освітлення цими квантами. Це явище отримало назву «ефект підсилення Емерсона». Такий ефект пояснюється

функціонуванням двох фотохімічних систем – фотосистеми I і фотосистеми II, які послідовно виконують фотохімічні реакції. ФС I входить до складу тилакоїдів строми, а ФС II – тилакоїдів гран. У реакційному центрі ФС I міститься хлорофіл з максимумом поглинання 700 нм – P700, а ФС II – 680 нм – P680.

Збуджена молекула хлорофілу P700 чи P680 віддає свої електрони молекулам інших речовин, так званим переносникам електронів і протонів. Сукупність переносників складають електронотransпортний ланцюг (ЕТЛ). Учені Р. Хілл і Ф. Бендалл запропонували схему ЕТЛ, яка одержала назву Z-схеми фотосинтезу. Для переносу електронів необхідно, щоб кожний переносник почергово відновлювався та окислювався. В мембранах тилакоїдів переносники електронів ЕТЛ розміщуються відповідно до зменшення їх окисно-відновного (редокс) потенціалу E_0 (ОВП). У фотосинтезі вищих рослин перенесення електронів від молекул води (ОВР 0,82 В) до НАДФ⁺ (ОВР -0,32 В) здійснюється за рахунок енергії чотирьох квантів світла. Оскільки для синтезу 1 молекули кисню необхідно 2 молекули води, а механізм передачі електронів одноелектронний, для відновлення однієї молекули CO₂ до вуглеводів необхідно 8 квантів світла. Під час транспорту електронів і протонів по ланцюгу переносників частина енергії збудження перетворюється в хімічну

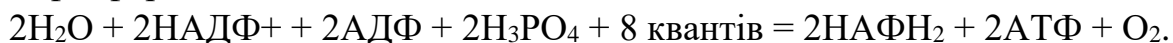
6.5. Фосфорилування, утворення АТФ і НАДФН₂

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

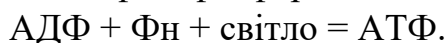


Процес синтезу АТФ при фотосинтезі називають **фотосинтетичним фосфорилуванням**.

Розрізняють циклічне та нециклічне фотофосфорилування, по аналогії з циклічним та нециклічним ЕТЛ. Продуктами нециклічного фотофосфорилування є 2 АТФ, 2НАДФН₂ і O₂:



Продуктами циклічного фотофосфорилування є АТФ:



Разом – 3 АТФ, 2НАДФН₂ і O₂.

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

Процеси фотосинтетичного фосфорилування мають велике біологічне значення, особливо в тих випадках, коли фотосинтез у цілому тимчасово припиняється через нестачу CO₂ (при закритих продихах, у полуденний час, у

посуку і т. д.). Фотосинтетичне фосфорилування в таких ситуаціях дозволяє продовжувати накопичення сонячної енергії у вигляді АТФ.

Механізм фосфорилування АТФ, спряжений з роботою ЕТЛ, пояснюється хеміосмотичною теорією, розробленою в 1961-1966 рр. П. Мітчеллом. Він ввів поняття спряженої мембрани, тобто мембрани на якій процес транспорту протонів спряжений з процесом синтезу АТФ. Суть теорії Мітчелла можна звести до двох положень: по-перше, ЕТЛ функціонує таким чином, що на мембрані виникає електрохімічний градієнт іонів H^+ , а по-друге, зворотній потік іонів H^+ через протонний канал супроводжується утворенням енергії АТФ. Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин: гідрофобної, розміщеної в тилакоїдній мембрані (CF_0), і гідрофільної, яка знаходиться в стромі хлоропласта (CF_1). Протони проходять через канал в CF_0 , потрапляють в комплекс CF_1 , де процес транспорту іонів H^+ пов'язаний з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ. Комплекс CF_1 включає 5 різних субодиниць – три β -субодиниці, три α -субодиниці і по одній γ -, δ - і ϵ -субодиниці.

Процес синтезу АТФ умовно поділяють на три етапи:

1. Приєднання АДФ і Ph до активного центру ферменту (відбувається без затрати енергії);

2. Іони H^+ , переміщуючись через протонний канал по градієнту електрохімічного потенціалу, викликають конформаційні зміни ферменту, в результаті чого з АДФ і Ph синтезується АТФ.

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

6.6. Темнова фаза фотосинтезу. С3-, С4 шлях фіксації вуглецю

На етапі фотосинтезу – темновій фазі – відбувається фіксація CO_2 , в процесі чого відбувається використання енергії молекул АТФ і НАДФН, утворених в світловій фазі. Комплекс темнових реакцій зосереджений у стромі хлоропластів. Експерименти із з'ясуванням шляхів фіксації CO_2 при фотосинтезі вдалось провести групі американських вчених на чолі з М. Кальвіном. Тому часто темнові реакції називають циклом Кальвіна. Показано, що первинним акцептором CO_2 є пентоза–рибулозобіфосфат (РуБФ). Тому цикл Кальвіна називають відновлювальним пентозофосфатним циклом. Первинним продуктом фіксації CO_2 є тривуглецева сполука – фосфогліцерінова кислота (ФГК). Звідси інша назва циклу – С3 шлях фотосинтезу. На сьогоднішній день фіксацію CO_2 і відновлення її до вуглеводів розглядають як процес, що складається з 4-х стадій:

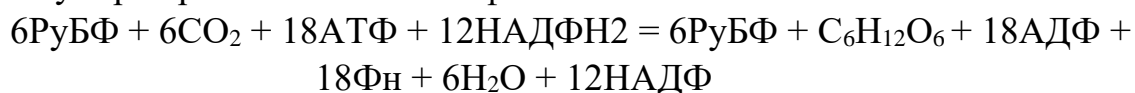
1. Фаза карбоксилювання, у ході якої відбувається приєднання CO_2 до рибулозобіфосфату (РуБФ), з утворенням двох молекул фосфогліцерінової

кислоти. Ця реакція каталізується ферментом рибулозобіфосфаткарбоксилазою/оксигеназою (РУБІСКО).

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

3. Фаза регенерації РуБФ. З кожних шести молекул ФГА п'ять витрачається на регенерацію первинного акцептора CO_2 – РуБФ, і тільки 1 молекула залишається як продукт фотосинтезу.

4. Стадія синтезу вуглецевих продуктів фотосинтезу. На цьому етапі з ФГА і фосфодіоксиацетону (ФДА) утворюється фруктозо-1,6-біфосфат (Ф-1,6-бФ), який потім перетворюється в крохмаль чи в сахарозу. Для синтезу 1 молекули глюкози в циклі Кальвіна необхідно 12 молекул НАДФН і 18 молекул АТФ (При асиміляції молекули CO_2 витрачаються 2 молекули НАДФ·Н₂ і 3 молекули АТФ, тобто використовується 6 молекул CO_2). Загальне сумарне рівняння темної фази:



6.7. Фотодихання.

Молекули CO_2 і O_2 конкурують одна з одною в каталітичному центрі РУБІСКО. Встановлено, що РУБІСКО має більшу спорідненість до O_2 . Тобто цей фермент може функціонувати як оксигеназа і каталізувати окиснювальне розщеплення рибулозобіфосфату до ФГК і фосфогліколевої кислоти. Цей процес називають фотодиханням, або С₂-шляхом фотосинтезу. Фотодихання – це світлове дихання, внаслідок чого поглинається кисень і виділяється вуглекислий газ.

Зазвичай фотодихання відбувається водночас з фотосинтезом. На кожні 2-3 карбоксилювання відбувається 1 оксигенування. Фотодихання відбувається в 3-х органах рослини: хлоропластах, пероксисомах і мітохондріях. Розщеплення РуБФ до ФГК і фосфогліколевої кислоти відбувається в хлоропластах. Фосфогліколева кислота пізніше дефосфорилується і перетворюється на гліколеву кислоту (гліколат), яка транспортується в пероксисому, де окиснюється гліколатоксидазою до гліоксилової кислоти (гліоксилат) з утворення пероксиду водню (H_2O_2). Пероксид водню одразу розщеплюється каталазою до води і кисню. Гліоксилат перетворюється в гліцин, який надходить до мітохондрії. Тут з двох молекул гліцину утворюється амінокислота серин і виділяється CO_2 . Серин далі транспортується в пероксисому і в процесі дезамінування перетворюється спочатку в гідроксипіровиноградну кислоту (гідроксипіруват), а потім в гліцеринову кислоту (гліцерат), яка в хлоропластах перетворюється на ФГК.

Роль фотодихання є дискусійним питанням. Можливо, фотодихання ліквідує накопичену надлишкову світлову енергію, в результаті чого захищає

рослину від фотодеструкції за обмеженого доступу CO_2 (наприклад під час посухи, високої температури). В процесі фотодихання синтезуються амінокислоти серин та гліцин, що має значення в їх метаболізмі.

C4-шлях фотосинтезу (цикл Хетча і Слека).

Існують інші групи рослин, які здатні фіксувати CO_2 не тільки в реакціях циклу Кальвіна, але й шляхом, в ході якого з'являються C_4 -сполуки. Такий шлях фіксації CO_2 називається C_4 -шлях. Його здійснюють близько 500 видів квіткових рослин і деякі злаки (кукурудза, просо, цукрова тростина та ін.), лобода, молочай, осоки, щириця. Як правило, це високопродуктивні рослини, що здійснюють фотосинтез при значному підвищенні температури та у посушливих умовах. Продуктивність таких C_4 -рослин, як кукурудза і цукрова тростина, може бути в 2-3 рази вища, ніж продуктивність C_3 -рослин – пшениці, рису, вівса. Як новий тип фіксації CO_2 C_4 -шлях вперше був описаний австралійськими вченими М. Хетчем і К. Слеком, тому цикл темнових реакцій фотосинтезу в C_4 -рослин одержав назву циклу Хетча-Слека.

C_4 -рослини мають не тільки інший спосіб фіксації CO_2 , але й пов'язані з ним морфологічні особливості листків – так званий Kranz (корончатий)-тип (кранц – корона) будови листа. Для мезофілу листків цього типу характерна диференціація на:

а) радіально розташовані навколо провідних пучків клітини обкладки;
б) основний мезофіл. У клітинах обкладки хлоропласти великі, часто без гран, характеризується більшою активністю РУБІСКО. У клітинах мезофілу, навпаки хлоропласти дрібні з гранами з більшою активністю фосфоенолпіруваткарбоксилазаю (ФЕП-карбоксилаза).

Отже, акцептором CO_2 у циклі Хетча-Слека виступає фосфоенолпіровиноградна кислота (ФЕП). Важливою особливістю її є засвоєння вуглекислого газу у вигляді іонів HCO_3^- , тоді як РубФ засвоює безпосередньо газоподібний CO_2 . Утворена ЦОК відновлюється до яблучної кислоти (малату). Яблучна кислота (ЯК) легко переміщається в клітини обкладки пучків, що самі з повітрям не контактують, але мають весь комплекс ферментів і акцепторів циклу Кальвіна. ЯК в клітинах обкладки декарбоксилюється, звільняючи вуглекислий газ, і перетворюється на піровиноградну кислоту (ПВК). Молекули цього вуглекислого газу залучаються в асиміляцію циклу Кальвіна. Оскільки клітини обкладки ізольовані від повітря, то воду майже не витрачають і одержують можливість вести фотосинтез за рахунок CO_2 , що звільняється з яблучної кислоти. Утворена піровиноградна кислота відтікає назад у клітини основного мезофілу, де шляхом її фосфорилування регенерується акцептор CO_2 – фосфоенолпіровиноградна кислота: У циклі Хетча-Слека на асиміляцію однієї молекули CO_2 C_4 -рослини витрачають 5 молекул АТФ (2 молекули на відновлення ФЕП, а 3 – у циклі Кальвіна) і 2 молекули НАДФН₂. C_4 -тип фіксації CO_2 виступає як насос, що накачує вуглекислий газ для C_3 -шляху

фотосинтезу. Робота цих двох циклів дозволяє більш повно використовувати CO_2 і втрачати при фотосинтезі менше води. Дуже важливою перевагою C4-рослин є майже повна відсутність у них фотодихання. Фотодихання в них інгібується високою концентрацією вуглекислого газу в клітинах.

Описані вище рослини C4-типу фотосинтезу запасують вуглекислий газ у формі яблучної кислоти (малату). Але окремі види замість яблучної кислоти запасують аспарагінову кислоту (аспартат). Тому C4-рослини поділяють на дві групи: з біохімією малатного типу і з біохімією аспартатного типу.

6.8. Транспортування метаболітів

Органічні речовини, які синтезувались в процесі фотосинтезу транспортуються судинами флоєми. Флоєма являє собою сукупність живих клітин – власне ситовидні трубки, клітини-супутники, флоємна паренхіма та мертвих – луб'яні волокна.

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

Фотоасиміляти синтезовані в клітинах мезофілу листка апопластом чи симпластом, надходять до клітин-супутників, а потім в ситовидні трубки і транспортуються по всій рослині: Пересування сахарози відбувається проти градієнта концентрації. Вважають, що проходить спільний транспорт сахарози і протону H^+ через специфічну пермеазу в плазмалемі ситовидних трубок. Такий котранспорт обумовлений протонним градієнтом.

Градієнт протонів утворюється активно, тобто із витратами енергії, з допомогою протонної АТФази, яка постійно відкачує іони водню із ситовидних трубок. Витрати енергії вимагають часткового використання сахарози в ситовидних трубках.

В постачанні енергією важливу роль відіграють суміжні клітини-супутники. В ситовидних трубках відсутній фермент, який розкладає сахарозу, що і зумовлює цілісність даної сполуки на всьому шляху її транспорту. Транспорт по флоємі може відбуватись навіть одночасно в двох напрямках. Напрямок руху визначається виключно взаємним розміщенням донора і акцептора.

Поряд з транспортом фотоасимілятів із листків до кореня (низхідний потік) асиміляти можуть пересуватися вверх до точок росту, квітів, плодів. Допускають, що зустрічний потік речовин локалізований в різних ситовидних

елементах. По флоємі в низхідному напрямку можна спостерігати пересування інших поживних речовин як у вигляді мінеральних, так і органічних речовин, наприклад, відтік із старіючих органів у процесі реутилізації.

6.9. Утворення вуглеводів при фотосинтезі

Вуглеводи (моносахариди) утворюються в процесі фотосинтезу, у темновій його фазі, або, інакше, у вторинних реакціях. При синтезі вуглеводів використовуються продукти світлової фази, або первинних реакцій – АТР і NADPH. Цикл реакцій відновлення CO₂ до рівня вуглеводів, як відомо, називається **циклом Кальвіна**, або відновним пентозофосфатним циклом.

Цикл Кальвіна виник на основі більш давнього циклу реакцій перетворення моносахаридів – окисного пентозофосфатного циклу (ПФЦ), що відбувається в процесі дихання. У циклі Кальвіна реакції йдуть у зворотному напрямку до реакцій ПФЦ. У ньому з'явилися дві реакції, що в інших метаболічних шляхах не зустрічаються, вони характерні тільки для процесу фотосинтезу. Це реакція карбоксилювання і реакція фосфорилування рибулозо-5-фосфату. Розглянемо реакції циклу Кальвіна.

Ключова реакція циклу Кальвіна – карбоксилювання, у якій CO₂ реагує з акцептором – рибулозо-1,5-бісфосфатом (РБФ).

CO₂ приєднується до РБФ, і утворюється проміжна сполука з шести вуглецевих атомів – цукор 2-карбокси-3-кеторибітол-1,5-бісфосфат. Ця сполука нестійка і під дією води розпадається на дві тріоди – 2 молекули 3-фосфогліцеринової кислоти (3-ФГК).

Цю реакцію циклу каталізує фермент рибулозобісфосфат-карбоксилаза (РБФК). За вмістом він становить 50 % розчинних білків листків, а загальна кількість його у природі перевищує вміст усіх інших білків-ферментів разом узятих. Молекула її складається з 16 субодиниць: 8 великих та 8 малих. У великих субодиницях присутній реакційний центр ферменту, малі – відіграють регуляторну роль.

Для протікання 1-ї реакції необхідні іони Mg²⁺. Вони активують РБФК і стабілізують проміжну сполуку – 2-карбокси-3-кеторибітол-1,5-бісфосфат.

У 2-й реакції 3-ФГК під дією ферменту фосфогліцераткінази фосфорилується за участю АТР з утворенням 1,3-ФГК. Далі 1,3-ФГК відновлюється за участю NADPH до 3-фосфогліцеринового альдегіду (3-ФГА). Реакцію каталізує тріозо-фосфатдегідрогеназа. Фосфогліцеринний альдегід ізомеризується з фосфодигідроксиацетоном (ФДА). Цю реакцію каталізує фермент тріозофосфатізомераза. ФГА і ФДА з'єднуються під дією ферменту альдолази. Він каталізує подібну реакцію в ПФЦ і зворотну – в гліколізі. Цей фермент поширений у рослинах. У результаті альдолазної реакції ФГА і ФДА, з'єднуючись, утворюють гексозу – фруктозо-1,6-бісфосфат. Далі від фруктозо-1,6-бісфосфату гідролітично під дією фосфатази відщеплюється один залишок неорганічного фосфату й утворюється

фруктозо-6-фосфат. Частина молекул цього сахарофосфату виходить з циклу Кальвіна як його продукт, а частина залишається в циклі і бере участь у реакціях регенерації акцептора CO_2 – РБФ. Встановлено, що на 1 молекулу фруктозо-6-фосфату, який виходить з циклу, припадає 5 молекул, що беруть участь у регенерації акцептора CO_2 .

Далі в циклі Кальвіна (7-ма реакція) фруктозо-6-фосфат взаємодіє з ФГА. Реакцію каталізує фермент транскетолаза, коферментом якого є тіамінпірофосфат (ТПФ). Транскетолаза за участі ТПФ переносить двовуглецевий залишок з кетогрупою з молекули фруктозо-6-фосфату на ФГА. В результаті утворюються еритрозо-4-фосфат і ксилулозо-5-фосфат. Реакція активується іонами Mg^{2+} .

У наступній реакції еритрозо-4-фосфат і ФДА утворюють семивуглецевий сахарофосфат – седогептулозо-1,7-бісфосфат. Реакцію каталізує альдолаза. Від седогептулозо-1,7-бісфосфату під дією фосфатази відщеплюється неорганічний фосфат і утворюється седогептулозо-7-фосфат.

У наступній реакції знову бере участь транскетолаза, що переносить двовуглецевий залишок з молекули седогептулозо-7-фосфату на молекулу ФГА з утворенням двох пентоз – ксилулозо-5-фосфату і рибозо-5-фосфату.

Далі відбувається перетворення синтезованих пентоз у рибулозо-5-фосфат. Спочатку рибозо-5-фосфат ізомеризується під дією рибулозофосфат-ізомерази з рибулозо-5-фосфатом, а потім ксилулозо-5-фосфат теж перетворюється в рибулозо-5-фосфат за участю ферменту рибулозофосфат-епімерази, що змінює положення -Н та -ОН біля третього і вуглецевого атому. Закінчується цикл Кальвіна реакцією фосфорилування рибулозо-5-фосфату в РБФ, тобто остаточною регенерацією акцептора CO_2 . Реакцію каталізує фермент фосфорибулокіназа за участю АТР.

Як зазначалося, перша й остання реакції характерні тільки для циклу Кальвіна. Решта реакцій зустрічається і в інших процесах перетворення цукрів (гліколізі, ПФЦ тощо).

6.10. Фотосинтез як основа продуктивності сільськогосподарських рослин. Урожай біологічний і господарський

Фотосинтез є основним процесом утворення органічної речовини. У поєднанні з асиміляцією мінеральних елементів ґрунту він створює матеріальну базу для формування кількості і якості врожаю рослин. Про вирішальну роль фотосинтезу у формуванні врожаю свідчить те, що на частку органічної речовини припадає в середньому 95% маси сухої речовини тканин рослини. У молекулах органічних речовин зосереджений увесь запас енергії рослини. Проте, при сучасних технологіях вирощування, сільськогосподарські культури на створення відносно високих врожаїв використовують незначну кількість сонячної енергії: ярова пшениця – 3,26; картопля – 3,02; цукровий буряк – 2,12%.

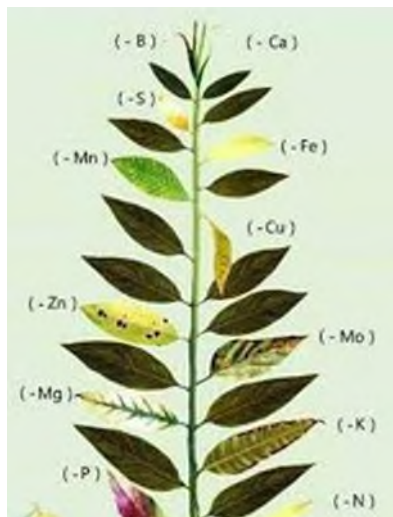
Управління процесами фотосинтезу, їх регулювання є одним із найбільш ефективних шляхів управління продуктивністю рослин. Разом з тим необхідно враховувати, що загальна продуктивність рослинного організму залежить не тільки від інтенсивності фотосинтезу, але і від співвідношення між процесами асиміляції і дисиміляції, від ефективності використання органічних речовин, що виникли під час фотосинтезу, і від того, на які потреби рослина ці речовини переважно використовує.

Донорно-акцепторним зв'язкам належить основна роль у співвідношенні між процесами росту і розвитку, формуванні господарсько цінної продуктивності рослин. Фотосинтезуючі органи рослин повинні забезпечувати органічними речовинами не тільки власні потреби, але і формування інших органів. У регулюванні розподілу асимілятів велика роль належить гормонам, зокрема абсцизовій кислоті. Отже, якщо знати потенційні можливості та закономірності роботи фотосинтезуючих систем усіх рівнів організації (від реакційних центрів і хлоропластів до фітоценозів) та узгоджувати їх з іншими важливими функціями рослин (енергетика, ріст, морфогенез), то у виробничих умовах можна створити системи, які функціонували б із мінімально необхідними витратами субстратів і енергії. При цьому необхідно враховувати також залежність фотосинтезу від процесів росту і розвитку, дихання, водного режиму та мінерального живлення.

Контрольні запитання:

1. Загальні поняття про фотосинтез, значення цього процесу, його космічна роль.
2. Листок як орган фотосинтезу. Засвоєння вуглекислого газу і сонячної енергії при фотосинтезі.
3. Хлоропласти, їх склад, будова, властивості і функції.
4. Пігменти фотосинтезуючих систем.
5. Хлорофіли, їх будова і хімічний склад. Стан хлорофілу в пластидах. Біосинтез хлорофілу.
6. Оптичні властивості зелених пігментів. Роль хлорофілу в процесі фотосинтезу.
7. Світлова фаза фотосинтезу.
8. Організація і функціонування I та II пігментних систем. Структура і функції ЕТЛ.
9. Характеристика основних типів фотосинтетичного фосфорилування
10. Темнова фази фотосинтезу.
11. Біохімія засвоєння CO₂ рослинами (C3-, C4-, САМ- шлях вуглецю).
12. Продукти фотосинтезу.

ТЕМА 7.
МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ. МАКРО- ТА МІКРОЕЛЕМЕНТИ.
ДІАГНОСТИКА ТА РЕГУЛЮВАННЯ НЕСТАЧІ ПОЖИВНИХ
ЕЛЕМЕНТІВ. АНТАГОНІЗМ ТА СИНЕРГІЗМ ІОНІВ. АЗОТНІ
БАКТЕРІЇ, ЇХ РОЛЬ В ЖИТТІ РОСЛИН



7. 1. Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів

Спеціалізованим органом засвоєння води і мінеральних елементів є коренева система.

Функції кореневої системи.

1. Механічна – закріплює рослину у ґрунті.
2. Поглинає воду і мінеральні речовини.
3. Синтетична (синтезуються амінокислоти, вітаміни, ферменти, речовини вторинного походження)
4. Видільна функція.
5. Запасна функція (коренеплоди).
6. Розподільча функція (коренева система регулює подачу елементів мінерального живлення в надземні органи).

Коренева система складається з 4-х зон:

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

1 і 2 зони приймають участь у поглинанні води і мінеральних елементів. Але вони використовуються тільки на власні потреби цих зон. Головну роль у поглинанні води і мінеральних елементів відіграє зона корневих волосків.

Кореневе живлення складається із таких процесів:

1. Поглинання мінеральних елементів.

2. Рух по рослині.
3. Синтез із них органічних речовин.

7. 2. Поглинання мінеральних речовин

Іони мінеральних солей можуть надходити в клітини кореневої системи рослин як з ґрунтового розчину, так і в результаті контактного обміну з ґрунтовими часточками. Поглинаються елементи мінерального живлення найчастіше в іонній формі. Процес поглинання поділяють на 2 етапи:

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

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

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

На поглинання солей шляхом дифузії, впливає також і електричний заряд клітинних оболонок. Зовнішня поверхня клітинної оболонки має негативний заряд, що полегшує поглинання катіонів і затрудняє поглинання аніонів. Оскільки більша частина ґрунтових катіонів (Ca^{2+} , K^+ , NH_4^+ , Mg^{2+}) знаходиться не у вільному ґрунтовому розчині, а адсорбована на поверхні ґрунтових частинок (так званий ґрунтовий поглинальний комплекс), то щоб поглинути такі іони, корінь повинен спочатку відірвати (десорбувати) їх з поверхні ґрунтових часток та зв'язати (сорбувати) на своїй власній поверхні. Це відбувається шляхом обмінної адсорбції, тобто іони адсорбовані на клітинах кореня обмінюються на іони адсорбовані на поверхні ґрунтових частинок.

На другому етапі поглинання речовина з вільного простору повинна проникнути в протопласт клітини кореня. Це відбувається як пасивним, так і активним шляхом. Пасивний транспорт речовин відбувається шляхом:

- 1) Дифузії;
- 2) Полегшеної дифузії;

3) Іонними каналами.

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

7. 3. Іонний транспорт рослиною, переміщення ксилемою і флоемою

Рух розчинених речовин по рослині здійснюється по ксилемі (висхідний потік) і по флоемі (низхідний потік від листків до зон споживання, і різної направленості при мобілізації запасних речовин).

Завантажування ксилеми найінтенсивніше відбувається в зоні корневих волосків. Тут працює декілька насосів на діяльність яких витрачається метаболічна енергія. Головний насос – у плазмалемі клітин ризодерми і корової паренхіми. Він зумовлений роботою H^+ -помп, в якості яких виступають H^+ -АТФази. В цих місцях катіони й аніони із клітинних стінок поступають у цитоплазму. Через клітини ендодерми з поясками Каспарі вода і мінеральні солі рухаються лише по симпласту. В паренхімних клітинах пучків може діяти інша помпа, котра перекачує мінеральні речовини через пори трахеїд до їх порожнин. В судинах збільшується осмотичний потенціал і всисна сила. Вода, згідно законів осмосу, поступає в трахеїди й судини, де зростає гідростатичний тиск і здійснюється подача води в наземні частини рослини. Усі ці процеси відбуваються з витратою енергії АТФ. Висхідний тік води, який обумовлений транспірацією, здійснюється пасивно по фізико-хімічних законах і не пов'язаний з витратою метаболічної енергії. Вода і розчинені в ній речовини рухаються по судинах ксилеми з великою швидкістю $\approx 1-20$ м/год.

Вміст органічних та неорганічних речовин у ксилемі залежить від виду рослини та умов мінерального живлення. По мірі переміщення по ксилемі склад висхідного потоку змінюється якісно й кількісно. Найбільша кількість іонів поглинається клітинами листків. Розвантажування ксилеми, тобто надходження води та іонів із судин, обумовлене гідростатичним тиском у судинах, силами транспірації й дією оточуючих клітин. Воно також залежить від вибіркової проникності мембран та потреб клітин у тих чи інших елементах живлення. Ксилемний сік через клітинні стінки і плазмалему, де працює H^+ -помпа, попадає в цитоплазму.

Для росту листків необхідні різні неорганічні речовини. Тому молоді листки являються потужними акцепторними зонами для ксилемного соку. Більша частина води випаровується. При цьому можливе перенасичення солями. У клітинах існує щонайменше 3 способи ліквідації надлишку іонів: утворення важкорозчинних солей (у клітинних стінках, вакуолях), відтік солей через флоему і виділення солей сольовими залозами й волосками.

Асиміляти із листків надходять у флоему, яка складається із спеціалізованих клітин. Транспортну функцію здійснюють ситовидні клітини (нижчі і голонасінні рослини) та ситовидні трубки (покритонасінні). Паренхімні клітини пучка є запасуючими або пропускними, а клітини-супутники виконують енергетичну функцію.

Рух асимілятів по ситовидних трубках включає в себе три взаємопов'язані процеси: завантажування флоеми, транспорт асимілятів і розвантажування флоеми.

У клітинах мезофілу осмотичний тиск значно нижчий, ніж у тонких провідних шляхах. По мірі руху від тонких провідних пучків до середньої жилки і далі вміст цукрів у пучках зростає. Завантажування асимілятами провідної системи відбувається проти градієнта концентрації і супроводжується затратою енергії. АТФ постачають клітини-супутники, в яких дуже висока інтенсивність дихання. Завантажування флоеми пов'язане з діяльністю іонних pomp.

Флоемний ексудат містить різноманітні іони. З ксилемного соку у флоемний легко циркулюють K, Na, Mg, P, N. Мікроелементи Fe, Mn, Zn, Mo здатні рухатися по флоемі в молоді листки від зрілих. В ситовидні трубки іони попадають як із клітин мезофілу, так і не виходячи за межі жилки через перехідні клітини, у стінках яких є численні вирости цитоплазми.

Рушійною силою переміщення флоемної рідини з однієї ситовидної трубки в іншу через пори може бути транспорт іонів K^+ в ході електроосмотичного процесу.

Для розвантажування флоеми суттєве значення має підвищений гідростатичний тиск у ситовидних трубках. Крім того, органи, які інтенсивно ростуть, та запасуючі органи володіють здатністю поглинати асиміляти із флоеми. У плазмалемі клітин акцепторної зони функціонує H^+ -pomпа. Вона, з однієї сторони, окислює апопласт і змушує транспортні системи віддавати K^+ і сахарозу в фазу клітинних стінок; а з іншої сторони – створює умови для надходження цукрів і K^+ в симпласт акцепторних тканин. Сахароза поглинається за участі мембранних переносників у симпорті з протонами, а іони K^+ – по електричному градієнту. В клітинах запасуючих органів сахароза часто накопичується у вакуолях.

7. 4. Поглинання мінеральних речовин листям. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині

Рослини здатні поглинати мінеральні елементи не лише через кореневу систему, але й через листки. Позакореневе живлення не відіграє важливої ролі в мінеральному живленні, але має позитивне значення:

1. Активізує синтетичні процеси в листку і посилює відтік асимілятів (метаболітів) у місця використання або відкладання про запас. Наприклад, обприскування цукрових буряків KCl посилює відтік органічних речовин у

коренеплід (калій зріджує цитоплазму). Обприскуванням злаків розчином сечовини можна підвищити вміст білка у зерні.

2. Посилює фізіологічні процеси (дихання, фотосинтез, ін.).

3. Відіграє роль «швидкої допомоги», особливо при забезпеченні мікроелементами.

Механізм позакореневого живлення аналогічний кореневому

7. 5. Мінеральне живлення рослин

Живлення рослин - це термін, який враховує взаємозв'язки мінеральних елементів в ґрунті або в ґрунтовому розчині, а також їх роль в процесі росту і розвитку рослин. Цей взаємозв'язок включає в себе складний баланс елементів, необхідних для оптимального росту і розвитку рослин.

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

Вищі рослини переважну кількість цих елементів поглинають через кореневу систему, тому це живлення називають також корневим живленням. Воно є одним із основних факторів регуляції росту, розвитку і продуктивності рослин. Кореневе живлення є головним, а позакореневе – допоміжним.

Серед механізмів поглинання речовин виділяють: дифузію, обмінну адсорбцію, кореневе перехоплення, контактний обмін, масовий потік, роботу іонних насосів, транспортування іонів білками – переносниками, рух іонів за градієнтом трансмембранного потенціалу, піноцитоз, обмінні процеси. Теоретичні основи мінерального живлення розроблені вегетаційним методом у дослідах з водними та іншими культурними рослинами.

7. 6. Методи дослідження мінерального живлення рослин

Лабораторний метод досліджень - використовують різні субстрати для вирощування рослин. В лабораторних умовах були розроблені поживні суміші для вивчення впливу того чи іншого елемента живлення на рослини.

Суміш Кнопа:

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ – 1 г/л; KH_2PO_4 – 0,25 г/л; MgSO_4 – 0,25 г/л; KCl – 0,125 г/л; FeCl_3 – сліди. Також є суміші Гельрігеля та Прянішнікова. При складанні поживних сумішей існують певні вимоги:

Всі елементи мінерального живлення повинні бути урівноважені.

Жоден елемент не може бути замінений іншим.

Елементи мають бути у певних співвідношеннях.

pH повинно бути 6,5-7.

Існують фізіологічно кислі, лужні та нейтральні солі. З кислих солей в першу чергу поглинається катіон (HCl), з лужних – аніон (NaNO₃). З нейтральних солей поглинається і катіон і аніон (NH₄NO₃).

Вегетаційний метод досліджень проводять у контрольованих умовах. Субстрат розміщують у посудину, додають елементи живлення, висаджують рослини та спостерігають за їх розвитком

Польовий метод досліджень проводиться у польових умовах на дослідній ділянці.

Виробничий метод досліджень виконується у виробничих умовах.

7. 7. Класифікація мінеральних елементів

Джерелом необхідного набору органічних речовин для рослин служать первинні продукти фотосинтезу. Вони утворюються з CO₂ та H₂O у процесі повітряного живлення рослин. В основі їх хімічної структури лежать С, O₂ і H₂. У результаті обміну речовин первинні продукти фотосинтезу перетворюються на амінокислоти, макроергічні сполуки, нуклеїнові кислоти, органічні речовини вторинного походження. Для їх утворення необхідні інші неметали та метали (N, P, S, K, Ca, Fe, Cu, Mg та ін.), тобто фактично всі елементи таблиці Менделєєва. Ці елементи рослини отримують із ґрунту, тому інтенсивність росту рослин, зокрема врожайність сільськогосподарських культур, залежить, головним чином, від умов ґрунтового живлення. Ось чому таке велике значення приділяють заходам щодо збільшення родючості ґрунтів, дотримання режиму внесення добрив, виконання всіх вимог агротехніки тощо.

У рослинах виявлено близько 68 хімічних елементів, до того ж 47 із них наявні постійно. Виноградов О. П. у 1935 році встановив, що якісний склад елементів живих організмів загалом аналогічний (відповідає) такому самому складові земної кори. Уміст їх у рослині залежить від її виду, ґрунтових та кліматичних умов. Найбільше в рослині органічних елементів (С, Н, О, N, S). Під час спалювання рослинних решток вони виділяються у вигляді газоподібних речовин, а мінеральні речовини залишаються у вигляді золи. Кількість золи в рослині залежить від її здатності концентрувати мінеральні елементи, їх вмісту в ґрунті, вологозабезпеченості тощо. Особливо багато зольних елементів у активно функціонуючих живих тканинах.

У різних рослинах і різних органах однієї і тієї самої рослини вміст зольних елементів різний. Наприклад, у листках міститься 10-15% золи, у корі деревних порід – приблизно 7%, у деревині – близько 1%, у стеблах трав'янистих рослин – 4-5%, а в насінні – 3%.

Якісний склад золи залежить від особливостей процесів обміну речовин, які відбуваються в тканинах та органах. Наприклад, у насінні більше К, Р, Mg, які необхідні для нормального розвитку зародка; у запасаючих органах – К, який активує синтез крохмалю; у стеблах – Ca і Si; у листках – Р, Mg, К (у молодих), Ca (у старих). До того ж елементи, що переважають у

грунті, накопичуються більше. Окремі види здатні акумулювати певні елементи. Наприклад, морські водорості нагромаджують бром і йод; деякі злаки (кукурудза та інші) – золото тощо. Залежно від умісту мінеральних елементів в організмі розрізняють макроелементи (С, О, Н, N, S, К, Р, Са, Mg, Cl, Na, Si, Al), мікроелементи (Fe, Cu, Mn, В, Zn, Со, Мо та інші) й ультрамікроелементи (Cs, Se, Cd, Hg, Ag, Au, Ra), фізіологічна роль яких мало вивчена. Перші становлять 10-10⁻²⁰% від сирової маси рослини; другі – 10⁻⁵-10⁻⁶%; треті – 10⁻⁶-10⁻¹²%.

Без макроелементів і мікроелементів стала життєдіяльність рослин порушується. Водночас такі макроелементи, як натрій, кремній, алюміній не відіграють істотної ролі в життєдіяльності рослини.

7. 8. Роль мінеральних елементів у житті рослин

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

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

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

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

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

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

7. Відіграють виключну роль в адаптації с.-г. культур. Присутність Р, К, Мо, В, Zn, Mn збільшує кількість зв'язаної форми води і підвищує морозо- і посухостійкість рослин.

Макроелементи. Дані елементи виконують в організмі дві основні функції – структурну й регуляторну. Першу несуть, головним чином, органогенні елементи (С, О, Н, N, S), які беруть участь в утворенні нуклеїнових кислот, білків, ліпідів та інших складових частин клітини, а також Са, Mg, які входять до складу клітинної стінки, мембран, хлоропластів. Другу функцію здійснюють одновалентні катіони й аніони (Н⁺, К⁺, Cl⁻, Na⁺), які впливають на величину мембранного потенціалу та разом з іонами Са²⁺ і Mg²⁺ беруть участь у регуляції фізикохімічного стану колоїдів цитоплазми. При цьому кожний макроелемент виконує властиві тільки йому одному специфічні функції.

Азот засвоюється рослиною у вигляді аніонів (NO_3 , NO_2), катіона (NH_4^+) і органічних речовин. Переоцінити значення азоту в житті рослини неможливо. При його недостатчі в ґрунті порушуються всі найважливіші функції, ріст і розвиток рослин. Це важливий органогенний елемент, що є складовою частиною білків, нуклеїнових кислот, амінокислот, хлорофілу (без якого неможливий фотосинтез), гормонів, багатьох вітамінів, алкалоїдів, глюкозидів. Разом із тим це дуже дефіцитний елемент. Він не виводиться з організму, а використовується багатократно – тобто при старінні листків звільняється в процесі розпаду цитоплазматичних білків та інших азотовмісних речовин і відтікає в молоді частини рослини. Зовні це проявляється в зміні забарвлення старіючих листків – від зеленого до жовтого, починаючи з верхньої, більш старої їх частини. Подібні явища спостерігаються і при недостатчі азоту в ґрунті. Листки дістають жовтий відтінок із червонуватими жилками. Крім того, у рослині затримується ріст, значно зменшуються розміри листків, плодів.

Фосфор – засвоюється рослинами, головним чином, у формі аніона ортофосфорної кислоти (PO_4^{3-}), а також у вигляді фосфорних ефірів, цукрів і спиртів. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати фосфор із фосфоритної муки й інших важкорозчинних фосфорних речовин – $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, AlPO_4 , FePO_4 . До таких рослин відносять люпин, боби, гречку та інші. Позитивний вплив фосфорного добрива краще проявляється в присутності достатньої кількості N і K. Фосфор, як і азот, володіючи високою рухливістю, багатократно використовується в рослині. Входячи до складу нуклеїнових кислот і ліпідів, він виконує структурну функцію. Крім того, він являється необхідним компонентом нуклеопротеїдів (ФАД, НАД, НАДФ), макроергічних речовин (АТФ), фосфорних ефірів тріоз, пентоз, гексоз. Завдяки цьому фосфор приймає активну участь у синтезі й перетворенні органічних речовин, зокрема, вуглеводів. При недостатчі фосфору порушуються процеси фотосинтезу та дихання, посилюється розпад складних органічних речовин. Зовні це проявляється зміною зеленого забарвлення листків на голубувато- і фіолетово-зелену з наступним засиханням. Листки жовтіють, чорніють по краях і опадають. Разом із тим затримуються ростові процеси надземної та підземної частини рослини. Перетворення фосфору в рослині активно відбувається під час росту органів та збільшення живої цитоплазми, при проростанні насіння, що особливо важливо, та при досяганні його, де він запасється у вигляді фітину – кальцій-магнієвої солі інозитгексафосфорної кислоти.

Калій – засвоюється рослинами з розчинних солей – хлоридів, сульфатів, нітратів. Він також легко реутилізується, відтікаючи в молоді органи і тканини. В рослинах калій знаходиться, головним чином, у вільній, іонній формі. Лише незначна частина його неміцно зв'язується з білками цитоплазми. Калій підвищує гідратацію колоїдів цитоплазми, її

водоутримуючу здатність і проникливість. Тим самим він створює умови для активного синтезу білків і інших органічних речовин. Крім того, калій активує близько 60 ферментів, в тому числі і синтетазу крохмалю та фосфокіназу, чим впливає на метаболізм АТФ. Калій – елемент, який не входить до жодної органічної речовини. Разом із тим калій регулює відкриття й закриття продихів і активує рух асимілятів по рослині. Очевидно, без нього неможливі такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, синтез складних органічних речовин (вуглеводів), транспорт органічних речовин. При нестачі К ріст молодих рослин припиняється, листки жовтіють, потім буріють, засихають із країв або закручуються й зморщуються.

Кальцій – поглинається в формі катіона з його розчинних солей. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати кальцій з таких мінералів, як крейда й вапняк. Са малорухливий і не реутилізується в рослинах, а накопичується у формі малорозчинних солей (гіпс, оксалат кальцію) в старих листках. Він змінює кислотність ґрунтового розчину і тим самим впливає на надходження в рослини інших елементів. Са приймає участь у підтриманні структури клітинних мембран і хромосом та входить до складу клітинних стінок у вигляді пектату кальцію. Він впливає на клітинний метаболізм, активуючи деякі ферменти дихання (сукцинатдегідрогеназу), фотосинтезу, а також фосфатази. На відміну від калію, кальцій збільшує в'язкість цитоплазми і зменшує її оводненість, пригнічуючи тим самим клітинний метаболізм. При надлишку в рослинах органічних та мінеральних кислот Са утворює з ними нерозчинні солі, які виводяться при листопаді. Так нейтралізується їх шкідлива дія на рослини. Катіони кальцію послаблюють негативний вплив на рослину надмірної кількості інших катіонів, як це особливо помітно на засоленних ґрунтах. Недостача Са особливо сильно впливає на корені – вони не ростуть у довжину, а лише потовщуються й ослизнюються, а згодом відмирають верхівки стебел і ріст припиняється.

Магній – поглинається з магнезичних солей ґрунту, а також із доломітового вапняку. Він проявляє достатню рухливість у рослині і тому легко реутилізується. В тканинах магній знаходиться у зв'язаній та іонній формі. Він входить до складу хлорофілу і пектатів магнію, що містяться в клітинних стінках. Магній зв'язує велику і малу субодиниці рибосоми і тим самим підтримує її функціональну активність. В іонній формі він активує фосфокінази та ферменти циклу Кальвіна. При недостатці магнію в рослині порушується синтез білків, хлорофілу і вуглеводів, знижується інтенсивність гліколізу. Зовнішньою ознакою недостатці магнію являється хлороз молодих листків. Зелені листки по краях і між жилками зафарбовуються в жовтий, червоний чи фіолетовий колір (мармуровоподібний хлороз). Спочатку це явище спостерігається на листках нижніх ярусів, а потім – і на верхніх. Сірка засвоюється у вигляді сульфат-іонів із солей Na_2SO_4 , K_2SO_4 , CaSO_4 , MgSO_4 ,

$\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$, а також із деяких органічних сполук (сірковмісні амінокислоти). Має високу рухливість, добре реутилізується.

Сірка входить до складу ферментів, де зв'язує коферменти (НАД, ФАД) і простетичні групи (наприклад Fe) із білковою частиною. Значна частина S рослин знаходиться в сірковмісних амінокислотах у формі сульфгідрильних (R-SH) груп, які беруть участь у формуванні третинної й четвертинної структури білків, перетворюючись у сульфідні групи (дисульфідні мости, R-S-S-R R₁-SS-R₂). Сульфгідрильну групу має цистеїн, дисульфідну – цистин та глутатіон – сильний відновник, що відіграє важливу роль в окисновідновних процесах. Група SH – складова частина коензиму А, який є початковою ланкою біосинтезу жирних кислот, лимоннокислого (циклу Кребса або циклу ди- і три-карбонових кислот) і гліоксилатного циклів. Сірка в організмі рослин входить до складу гірчичних та часникових олій (хрестоцвіті, лілійні). Ці олії відлякують багатьох листкогризучих комах і, таким чином, відіграють захисну роль. При недостатці сірки виникає хлороз – спочатку жовтіють жилки листків, згодом пластинки вкриваються червонуватими плямами, і листки відмирають.

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

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

Отже, кожний макроелемент виконує в організмі рослини специфічні функції. Тому ні один із них неможливо замінити іншим. Тобто, для нормального росту і розвитку організму вимагається повний набір необхідних макроелементів. Співвідношення їх вмісту визначається видом рослин, фазою розвитку, умовами вирощування і т. д. Головні елементи живлення – N, P і K – мають помітний вплив на зовнішній вигляд, темпи росту і розвитку рослин, тобто, формоутворюючу роль. При надлишку азоту посилюється утворення і приріст вегетативних органів, але затримується цвітіння, а також дозрівання плодів та насіння. Калій, як і азот, посилює вегетативний ріст, а фосфор, навпаки, прискорює розвиток рослин, цвітіння, плодоносіння. У зв'язку з цим потреба в даних елементах у процесі росту і розвитку рослин міняється. На ранніх етапах онтогенезу для інтенсивного формування асимілюючих органів рослині необхідно більше азоту і калію, а до початку закладки репродуктивних органів – більше фосфору, оскільки до періоду цвітіння посилюється енергетичний обмін. Таким чином із допомогою N, K і P можна або

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

Біометали

Залізо – потрібне рослині в більших кількостях, ніж інших мікроелементів, тому його деколи відносять до макроелементів. Джерелом заліза для рослин являються його розчинні солі. Однак у лужному середовищі вони випадають в осад і стають недоступними для рослин. Гемінова форма заліза входить до складу цитохромів, каталази, пероксидази; негемінова – у склад ферредоксину, нітратредуктази, білка-FeS, тобто тих сполук, без яких неможливий фотосинтез, дихання, відновлення нітратів. Очевидно, у зв'язку з високою потребою заліза і його особливим значенням для рослин воно запасується в тканинах у вигляді феритину. При недостатці заліза у рослин

розвивається хлороз молодих листків, так як біосинтез хлорофілу відбувається за участі залізовмісного ферменту цитохромоксидази.

Мідь поглинається рослиною у вигляді катіонів із її розчинних солей, які утворюються неорганічними (сульфати, хлориди, нітрати) і органічними кислотами. Вона легко засвоюється і при обприскуванні листків розчинами цих солей (0,02-0,05 %-й розчин CuSO_4). Мідь входить до складу фенолоксидази, аскорбінатоксидази, цитохромоксидази, а також пластоціаніну (переносник e^- в ЕТЛ фотосинтезу). Таким чином, вона бере участь в окисновідновних процесах, при фотосинтезі, диханні. Крім того, мідь стабілізує зв'язок хлорофілу з білками хлоропластів і цим попереджує його розпад за несприятливих умов (посуха, пониження температури). Нестача міді особливо відчутна для рослин, які ростуть на висушених торф'яних ґрунтах. Її характерною особливістю у злаків являється раптове побіління й засихання кінчиків листків («біла чума») та ненаповненість колоса (пустоколосся). В овочевих та плодкових культур мідне голодування викликає закручування, деформацію й зменшення розмірів листків, а також поступову зміну забарвлення від темного до світло-зеленого (жилки не змінюють свого кольору). У дерев листки стають хлоротичними, верхівкові бруньки відмирають, а на корі пагонів появляються пухирці. Такі пагони згодом засихають. Якщо в ґрунт вносять солі міді, то хворі дерева нормально відростають.

Цинк засвоюється рослинами тільки в рухливій, розчинній формі – в основному це сульфат цинку, кількість якого зростає при низьких значеннях рН ґрунту і падає при дефіциті вологи. Тому на кислих дерново-підзолистих, сірих лісових і торф'яних ґрунтах рослини не відчувають нестачі цинку. Але в посушливі роки доступність його для рослин зменшується. Цинк засвоюється і листками при позакореновому підживленні (0,03 – 0,05 % розчин ZnSO_4). Фізіологічна роль цинку різноманітна. Він входить до складу більш як 30

ферментів, дегідрогеназ ФГА, фосфатаз, карбоксилаз, а також карбоангідрази – ферменту, що здійснює зворотне розщеплення вугільної кислоти на воду й оксид вуглецю, який необхідний для темної фази фотосинтезу. Цинковмісні ферменти активують відновні процеси і тим самим створюють умови для інтенсивного біосинтезу білків і нуклеїнових кислот. Тому рослини, оброблені розчинами солей цинку, більш стійкі до посухи, високих температур і інших несприятливих факторів. Важливою фізіологічною функцією цинку являється його участь у синтезі гормону росту – ауксину. Тому не випадково він накопичується в молодих тканинах та зародку. При нестачі цинку пригнічується процес росту, у плодівих дерев укорочується міжвузля, формуються розетки листків і дрібнопліддя; а у овочевих культур появляється хлороз та плямистість листків.

Марганець засвоюється рослинами з його розчинних солей у формі двовалентного окису. У випадку підвищеного вмісту кальцію в ґрунті, а також при тривалій сухій та жаркій погоді доступність його для рослин знижується. При позакореновому підживленні (0,06- 0,1 %-й розчин KMnO_4) марганець засвоюється листками. В рослинах марганець знаходиться у формі іонів різного ступеня окиснення (Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{4+}). Співвідношення їх в залежності від характеру окисно-відновних процесів у клітині змінюється. Mn позитивно впливає на біосинтез хлорофілу, стабілізує його зв'язок із білками і тим самим підвищує стійкість до руйнування за несприятливих умов. Крім того, марганець бере участь у фотоокисненні води при фотосинтезі й у відновних реакціях циклу Кальвіна. Він активує декарбоксилази циклу Кребса і відновлення нітратів. Виявлено вплив марганцю на переміщення індолілоцтової кислоти і на проростання насіння. Він активує надходження цієї сполуки з насіння до паростків, сприяє утворенню компонентів індолілоцтова кислота-дезоксирибонуклеїд, які впливають на морфогенез рослин. При проростанні насіння марганець сприяє процесам гідролізу і пересуванню фосфорних речовин з насіння до стебла і коренів, прискорюючи біосинтез органічних фосфорних речовин у рослині. Нестача його викликає значний дефіцит індолілоцтової кислоти, порушення транспорту фосфору до наземних органів рослини. Ступінь забезпечення та інтенсивність поглинання марганцю тісно пов'язані із значенням рН ґрунту. При реакції ґрунтового розчину, близькій до нейтральної або лужної (рН 6,5-7,5), розчинність цього елемента і його засвоєння зменшуються.

За надлишку в рослині марганець стає антагоністом заліза і вбудовується замість нього у функціональні групи залізовмісних ферментів. Ознаки марганцевої нестачі мало типові і проявляються різними видами хлорозів. У плодівих, крім хлорозів, відмирають і засихають верхівки гілок.

Молібден засвоюється в формі аніону з легко рухливих солей – молібдатів натрію й амонію. Останній може використовуватися і для позакоренового підживлення (0,06-0,1 %-й розчин). Для рослин кислих ґрунтів

молібден недоступний. Такі ґрунти треба вапнувати. В рослині молібден знаходиться в органічно зв'язаній формі. Він входить до складу нітратредуктази, яка відновлює нітратну форму азоту в амонійну. Остання безпосередньо витрачається на синтез амінокислот. Крім того, молібден пригнічує активність кислої фосфатази, що гідролізує фосфорні сполуки, і тим самим підвищує вміст у рослині нуклеїнових кислот і органічних фосфатів (АТФ, фосфорних ефірів цукрів і т. д.). Молібден необхідний для білкового синтезу. Особливо високу потребу в Мо мають вільноживучі й симбіотичні мікроорганізми – азотфіксатори, у яких він входить до складу ферментного комплексу, що здійснює відновлення молекулярного азоту атмосфери в аміак. Нестача молібдену в рослині порушує розвиток листкового апарату. При цьому черешки і листки подовжуються й звужуються, втрачають тургор, в'януть, починаючи з країв. У окремих видів на поверхні листків, між жилками, появляються жовто-зелені і блідо-оранжеві плями.

Бор поглинається із ґрунту у формі аніонів борної кислоти (H_3BO_3), бури ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$) і борату магнію ($\text{MgB}_2\text{O}_4 \cdot 3\text{H}_2\text{O}$). Для позакореневого підживлення використовують 0, 03-0,05 %-й розчин борної кислоти. Бор, на відміну від інших елементів, не входить до складу ферментів і не впливає на їх активність. Вважають, що в основі фізіологічної дії бора лежить здатність утворювати з іншими органічними сполуками клітини (вуглеводи, органічні кислоти, коензими, феноли і т. д.) комплекси, що мають підвищену реакційну здатність. Цим і визначається позитивний вплив бору на обмін білків, нуклеїнових кислот, вуглеводів і ауксину. Крім того, цукри в комплексі із бором легше переходять через мембранні бар'єри, що суттєво прискорює їх рух по судинній системі. Разом із тим В підвищує водоутримуючу здатність колоїдів цитоплазми і, таким чином, обумовлює стійкість рослин до посухи. Коли бору мало в першу чергу потерпають меристематичні тканини і репродуктивні органи. В зв'язку з цим при борному дефіциті знижується кількість квітів і зав'язей, спостерігається недостатній розвиток і його різні порушення у плодів, насіння. Пояснюють це формуванням неповноцінного пилку, в результаті чого порушуються процеси запліднення й утворення зав'язей. У коренеплідних культур борна недостатність викликає побуріння і суху гниль серцевини коренеплодів, а у столового буряка – чорну плямистість. Від нестачі бору найбільш потерпають дводольні рослини. При цьому метаболізм вуглеводів у них зсувається в сторону утворення фенольних речовин, зокрема, інгібіторів росту, які пригнічують синтез білка, поділ клітин і ріст органів.

Кобальт рослина поглинає з його розчинних солей, а також із піритних недопалків (відходи металургійної промисловості, які вносяться в ґрунт). Добрий ефект дає внесення кобальту у вапновані дерново-підзолисті й торф'яні ґрунти. В рослині кобальт входить до складу органічних речовин, наприклад, вітаміну В12, а також міститься в іонній формі. У зв'язаній формі

він позитивно впливає на синтез хлорофілу й міцність пігментбілкового комплексу, а в іонній – активізує роботу багатьох ферментів і тим самим прискорює ріст і розвиток рослин, підвищує в них вміст сухої речовини. Високу потребу в кобальті мають бобові рослини, які живуть в симбіозі з азотфіксуючими бактеріями. Со подвійно впливає на процес симбіотичної азотфіксації. З однієї сторони він, у складі вітаміну В12, приймає участь в утворенні рожевого пігменту – леоглобіну, необхідного для зв'язування атмосферного азоту, а з другої – активує ферменти, які відновлюють молекулярний азот до аміаку. Тому при недостатчі Со (особливо, коли в ґрунті відсутні доступні форми азоту) у бобових рослин припиняється ріст і накопичення біомаси. У більшості ж інших рослин потреба в Со на декілька порядків менша, ніж потреба в інших мікроелементах, і звичайно якихось ознак недостатчі Со у них не спостерігається.

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

Хром має позитивну дію на зростання рослин. Невеликі концентрації хрому (0,05–0,0005%) стимулюють активність каталази та протеаз, хром неспецифічно активує деякі інші ферменти. Хром також підвищує вміст хлорофілу та продуктивність фотосинтезу у листі. Незначні кількості тривалентного хрому стимулюють ріст і утворення корневих бульб у бобових рослин. Концентрація хрому в нуклеотидах насіння приблизно в 100 разів вище, ніж у загальній масі рослинної клітини, що обумовлено певною функціональною роллю в біосинтезі нуклеїнових кислот і білків.

Хром поглинається корневими системами у вигляді аніонних комплексів, виявлених у тканинах рослин та соку ксилеми. Оптимальними значеннями рН для поглинання хрому є інтервал 5,4-6,1. Хром може потрапляти в рослини не лише через кореневу систему, а й через листя. При недостатності хрому у рослин спостерігається зниження росту та накопичення біомаси, пожовтіння та опадання листя. Під дією надлишку хрому на рослини спостерігається пошкодження коренів та пригнічення їх росту.

Нікель необхідний для поглинання заліза. Насіння потребують цей елемент для проростання. Якщо є дефіцит нікелю, рослини можуть не дати життєздатного насіння

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

7. 9. *Метаболізм азоту. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин. Механізм відновлення молекулярного азоту*

Основне джерело азоту – повітря, де його міститься близько 78 %. Над кожним квадратним метром земної поверхні скупчено майже 8 т азоту.

Фізіологічна роль азоту в рослині:

входить до складу:

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

Джерелом азоту для рослин є:

- молекулярний азот повітря;
- азот ґрунту, який своєю чергою, представлений:

1) органічним азотом (тваринні і рослинні рештки, гумус, амінокислоти, аміді, білки), на долю якого припадає 97- 99% ґрунтового азоту.

2) мінеральним азотом, представленим солями амонію NH_4^+ та солями азотної і азотистої кислот (NO_3^- , NO_2^-). Разом вони становлять близько 1% ґрунтового азоту.

Азот повітря знаходиться у молекулярній формі, недоступній для рослин.

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

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

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

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

Фіксація молекулярного азоту здійснюється за допомогою ферментного комплексу нітрогенази. Він включає дві білкові фракції. Одна з

них складається з азофередоксину, що містить негемінне залізо (2FeS), друга – з молібденофередоксину, в яку, крім негемінного заліза (4FeS), входять два атоми молібдену. Фіксація азоту потребує затрат енергії АТФ.

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

Процес зв'язування молекулярного азоту відбувається наступним чином: спочатку азофередоксин за участі АТФ і електронів змінює конфігурацію і відновлюється, а потім передає електрони на молібденофередоксин, який вже безпосередньо взаємодіє з молекулярним азотом і відновлює його до аміаку. Продуктивність зв'язування молекулярного азоту вільноживучими азотфіксаторами складає декілька десятків кілограмів азоту на гектар.

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

Очевидно, ці бактерії виділяють якісь речовини які стимулюють поділ клітин кореня й утворення потовщень (бульбочок). У клітинах бульбочок бактерії змінюються фізіологічно й морфологічно, отримують додаткову мембрану і перетворюються в так звані бактероїди. Важливу роль у процесі зв'язування азоту відіграють клітини кореневих волосків. Вони містять пігмент леоглобін (фітоглобін) який зв'язує кисень і постачає ним бактероїди, що залягають у глибині бульбочок.

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

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

азотфіксаторів. Це пояснюють тим, що в результаті симбіозу з вищими рослинами бульбочкові бактерії краще забезпечуються субстратами дихання й іншими необхідними метаболітами.

Продуктивність азотфіксації бактерій залежить від характеру взаємовідносин між партнерами по симбіозу і від активності штаму. Ефективні штами на перших стадіях проникнення й утворення бульбочок проявляють по відношенню до вищої рослини явний паразитизм. Вони використовують її метаболіти, але азот не фіксують. У рослин появляются ознаки пригнічення життєдіяльності. Однак із розростанням бульбочок і формуванням бактероїдів появляється й збільшується азотфіксуюча здатність бактерій і взаємовідносини партнерів приймають взаємовигідний характер.

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

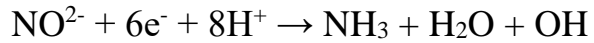
При інфікуванні рослин неефективним штамом в бульбочках утворюється дуже мало левоглобіну і продуктивність азотфіксації практично дорівнює нулю. В таких випадках бактерії лише пригнічують ріст і розвиток вищої рослини. Тому в сільськогосподарській практиці насіння бобових культур спеціально інфікують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

Процес мінералізації органічної речовини

Органічна форма азоту в основному недоступна для рослин тому піддається амоніфікації (білки розпадаються до амінокислот, амінокислоти шляхом дезамінування розпадаються на органічні кислоти, кетокислоти і аміак), що здійснюється за участю ґрунтових організмів – амоніфікаторів. Утворений в результаті амоніфікації аміак розчиняється у ґрунтовій воді, приєднує протони і перетворюється на амоній (NH_4^+).

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

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



Амонійний азот, який надійшов з ґрунту або утворився в результаті відновлення нітратів чи при розщепленні органічних речовин клітин є основною сполукою, що безпосередньо бере участь у процесах азотного обміну. Амоній в організмі переноситься на вуглецеві сполуки з утворенням амінокислот чи інших азотовмісних речовин. Цей процес носить назву амінування.

Є 3 шляхи амінування (синтезу амінокислот):

1. Пряме амінування. Безпосередньо аміачна форма азоту приєднується до кетокислот циклу Кребса. Із 20-ти амінокислот лише 3 синтезуються шляхом прямого амінування: аланін, глутамінова та аспарагінова кислоти. Амоній зв'язується з аспарагіною чи глутаміною кислотою з утворенням відповідних амідів – аспарагіну й глутаміну. Аміді являють собою своєрідне депо азоту, де дефіцитний для рослини аміак резервується і знешкоджується.

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

3. Трансформація вуглеводневих ланцюгів. Амінокислоти змінюють свої якості шляхом подовження або вкорочення вуглеводневих ланцюгів. Отже, азот – єдиний елемент, який може поглинатися як у вигляді катіона, так і у вигляді аніона. Але при цьому треба враховувати рН ґрунтового розчину і видову специфіку рослин. На кислих ґрунтах краще вносити нітратну форму азоту KNO_3 , на лужних і нейтральних – амонійну (NH_4Cl). В кислому середовищі білки несуть заряд «+», тому краще буде адсорбуватись NO_3^- ; в лужному – заряд «мінус», тому краще буде адсорбуватись NH_4^+ .

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

Солі, з яких інтенсивніше поглинаються аніони називаються фізіологічно лужними (KNO_3^-).

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

7. 10. Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм і адитивність

Чи не основною умовою нормального функціонування, росту та розвитку будь-якого живого організму виступає збалансованість його хімічного складу. Взаємодія між хімічними елементами у рослині може описуватись одним з двох понять: антагонізм та синергізм. Незбалансовані

реакції можуть призвести до стресів рослини, а вони у свою чергу, можуть викликати навіть загибель.

Антагонізм виникає, коли спільна фізіологічна дія елементів менша суми дії цих елементів по одинці, а синергізм, коли більша. Така взаємодія великою мірою визначає здатність одного елементу сприяти або загальмовувати засвоєння іншого. Або якщо простіше, антагонізм – явище, при якому понаднормове засвоєння одного мікроелементу викликає дефіцит іншого, а синергізм – явище, коли засвоєння одного елемента сприяє кращому засвоєнню іншого.

	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Si	Cl	Na	B	Mn	Cu	Zn	Mo
N															
P															
K															
Ca															
Mg															
S															
Fe															
Si															
Cl															
Na															
B															
Mn															
Cu															
Zn															
Mo															

■ - АНТАГОНІСТИ (надлишок одного призводить до дефіциту іншого)
■ - БЛОКУЮТЬ ОДИН-ОДНОГО (не можна вносити разом)
■ - СИНЕРГІСТИ (допомагають один-одному)

© Інститут живлення рослин

Як видно з малюнку, чим більше для вирощування рослини буде внесено заліза (Fe), тим гостріше рослина відчуватиме дефіцит кальцію (Ca). А ось внесення азоту сприятиме кращому засвоєнню фосфору, калію та магнію.

Доволі часто окрім елементів антагоністів та синергістів прийнято виділяти також і третю групу. Елементи, які блокують один одного. Для прикладу, одночасне внесення міді та кальцію є неефективним, оскільки рослина засвоїть лише один з цих елементів живлення.

Взаємодія між мікроелементами в рослині підкреслює складність цих процесів, оскільки в деяких умовах грань між синергізмом та антагонізмом може бути досить відносною. Інколи дані процеси проявляються у метаболізмі більш як двох елементів. Найбільш поширені антагоністичні реакції між макро- та мікроелементами, тоді як мікроелементи між собою здебільшого є нейтральними і не реагують на «побратимів».

7. 11. Способи живлення рослин

Загалом жоден фізіологічний процес в організмі рослин не може відбуватися без участі тих чи інших мікроелементів. Нестача їх у ґрунті, у воді,

і, отже, у живих організмах зумовлює так звані хвороби недостатності, які супроводжуються порушенням життєвих функцій, різними аномаліями розвитку, а деколи призводять і до відмирання рослин.

Гетеротрофний спосіб живлення у рослин. Автотрофні організми самостійно синтезують органічну речовину з неорганічної, гетеротрофні живляться готовою органічною речовиною. Серед рослин є гетеротрофи – паразити і комахоїдні рослини. У житті рослини-автотрофа є періоди, коли вона живиться за рахунок запасених раніше органічних речовин: проростання насіння, бульб, ріст пагонів з кореневищ.

Органічна їжа переводиться в легкозасвоювані сполуки під час травлення. Розрізняють три типи травлення: внутрішньоклітинне, мембранне і позаклітинне. Внутрішньоклітинне відбувається в цитоплазмі, вакуолях, пластидах, сферосомах. Мембранне здійснюється ферментами, розташованими в клітинних мембранах. Позаклітинне відбувається під час виділення назовні гідролітичних ферментів.

Паразити – це рослини, які або повністю (вовчок) або значною мірою (повитиця) втратили здатність до фотосинтезу. Насіння вовчка проростає під впливом корневих виділень рослини-господаря. Проростки вовчка ростуть у напрямі до кореня рослини-господаря, і верхівка зародкового кореня вовчка входить в нього, перетворюючись у гаусторію (присосок), виділяючи ферменти, що розчиняють клітинні стінки. Вовчок отримує від рослини-господаря всі необхідні речовини. Повитиця – витка рослина, у якої кореневий кінець засихає, а стебло обвивається навколо стебла рослини-господаря й присмоктується до нього за допомогою гаусторій у вигляді дисків, прилягаючих до кори рослини. Група клітин з центральної частини диска, проростаючи, досягає провідної системи господаря, звідки повитиця отримує воду й поживні речовини.

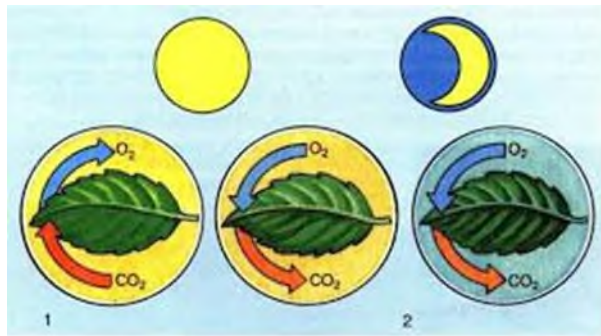
На сьогодні відомо понад 400 видів покритонасінних рослин, які ловлять дрібних комах і використовують їх як додаткове джерело живлення. Більшість із них ростуть на бідних на азот болотистих ґрунтах. За способом ловлення здобичі рослини поділяють на дві групи. У разі пасивного способу ловлення комахи прилипають до листя рослин, залози яких виділяють липку суміш, або потрапляють в пастки у вигляді глечиків чи урн, забарвлених у яскраві кольори і виділяють солодкий ароматний секрет. У разі активного захоплення відбувається приклеювання комахи липким слизом і оточення його листком або волосками, а також комахи втягуються з водою в ловчі пухирчики, внаслідок дії підтримуваного в них вакууму. Комаха, що потрапила в пухирчик, перетравлюється під дією секрету залоз, які містять кислоти, протеази, фосфатази, РНКазы, ліпазу. Усмоктуються продукти травлення тими самими залозами, що з'єднуються з провідною системою рослини.

Контрольні запитання:

1. Живлення рослин (повітряне, кореневе).
2. Основні закономірності поглинання речовин. Активне та пасивне поглинання речовин.
3. Класифікація мінеральних елементів. Фізіологічна і біохімічна роль макроелементів у житті рослин.
4. Яка фізіологічна роль азоту в рослині? Назвіть основні джерела азоту.
5. Розкрийте механізм відновлення молекулярного азоту.
6. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин. Відновлення нітратів у коренях і листках.
7. Іонний транспорт у цілій рослині, переміщення ксилемою і флоемою.
8. Поглинання мінеральних речовин листками. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині.
9. Антагонізм, синергізм і адитивність іонів. Врівноважені розчини.
10. Фізіологічна і біохімічна роль мікроелементів у житті рослин.
11. Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів.
12. Пасивне та активне поглинання мінеральних речовин.
13. Іонний транспорт у цілій рослині, переміщення ксилемою і флоемою.
14. Поглинання мінеральних речовин листками. Перерозподіл і реутилізація мінеральних речовин у рослині

ТЕМА 8.

ДИХАННЯ РОСЛИН. ВИДИ ДИХАННЯ. ЕТАПИ АНАЕРОБНОГО ТА АЕРОБНОГО ДИХАННЯ. БРОДІННЯ ТА ГЛІКОЛІЗ



8. 1. Суть і значення дихання в житті рослин

В природі існують два основні процеси, в ході яких енергія сонячного світла, що була акумульована в органічній речовині, вивільняється, – це дихання та бродіння.

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

Дихання можна визначити як розпад метаболітів через гліколітичний і/або окислювальний пентозофосфатний шлях з наступним окисленням продуктів у циклі трикарбонових кислот та використанням відновлених піридиннуклеотидів для синтезу АТФ у процесі окислювального фосфорилування.

Дихання – це контрольоване розщеплення або окислення молекул органічної речовини. У більшості випадків основним джерелом енергії і відновлюючої сили для метаболічної активності рослин є вуглеводи. Проміжні сполуки, які утворюються під час окислення, використовуються як вихідний матеріал для ряду синтетичних реакцій. Відщеплені у процесі окислення органічної речовини електрони використовуються для відновлення НАД, а потім надходять до електротранспортного ланцюга, поступово передаються по системі цитохромів *a*, *b*, і *c*, де на кожному новому етапі переходять на все більш низький енергетичний рівень і нарешті приєднуються до кисню. При цьому утворюється вода.

Субстратами дихання у вищих рослин можуть бути білки, амінокислоти і ліпіди. Виділена енергія використовується рослиною для утворення складних органічних речовин у процесах метаболізму. Саме дихання є джерелом енергії для росту рослин, різних синтетичних реакцій, поглинання елементів мінерального живлення, транспорту асимілятів. Значення дихання полягає у тому, що цей складний окисновідновний процес є

джерелом енергії і лабільних речовин, необхідних для процесів життєдіяльності рослинного організму. Тобто, завдяки диханню відбувається перетворення синтезованих у процесі фотосинтезу органічних речовин і використання їх для побудови тіла рослин.

Значення дихання:

1. В процесі дихання відбувається дисиміляція органічних речовин з вивільненням енергії, яка запасується у вигляді АТФ.

2. В процесі дихання утворюються проміжні продукти, що використовуються для синтезу інших речовин (амінокислоти, білки, пігменти (хлорофіли, каротиноїди), нуклеїнові кислоти, алкалоїди тощо).

3. Вода, яка утворюється в процесі дихання використовується рослиною при дефіциті води.

8. 2. Теорії механізмів біологічного окиснення

Основні положення теорії біологічного окиснення такі:

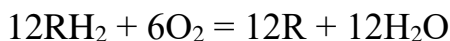
- обов'язковим учасником дихання є вода;
- вода, поряд із субстратом, який окиснюється, виконує функцію донора водню;
- у процесі дихання беруть участь специфічні активатори водню, які вилучають водень від субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними і не вимагають присутності молекулярного кисню;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

У вигляді рівняння це можна показати так:

Анаеробний процес:



Аеробний процес:



8. 3. Взаємозв'язок між диханням і бродінням

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

Бродіння – це дисиміляційний процес з утворенням продуктів неповного окислення. Залежно від кінцевого продукту, розрізняють бродіння спиртове, молочнокисле, оцтовокисле, маслянокисле та ін. Процеси бродіння властиві здебільшого нижчим гетеротрофним організмам (дріжджі, інші гриби, бактерії). У тканинах вищих рослин без наявності кисню також може відбуватися спиртове і молочнокисле бродіння.

Процес бродіння більш давній тип дисиміляції, ніж дихання. В енергетичному відношенні він менш вигідний, тому що для одержання тієї самої кількості енергії при бродінні витрачається значно більше субстрату, ніж при диханні. Адже при диханні органічна речовина повністю перетворюється на H_2O та CO_2 і при цьому виділяється значна кількість енергії. В той же час при бродінні органічна речовина не розкладається до кінця, тому накопичуються різні багаті на енергію продукти (спирти, молочна кислота та ін.). Доступ кисню забезпечує рослині значно менші витрати енергетичного матеріалу. Таке неоднакове відношення до використання енергетичного матеріалу з'явилося в процесі еволюції і є одним з найважливіших пристосувань до умов життя.

Між диханням і бродінням існує достатньо тісний зв'язок, про що свідчить спільність першого анаеробного етапу (фази) перетворення глюкози.

Перший етап бродіння і дихання - це гліколітичне розщеплення глюкози до піровиноградної кислоти (ПВК). Наступний етап - аеробний. ПВК розщеплюється з утворенням кінцевих продуктів CO_2 і H_2O при диханні. В анаеробних умовах вона зазнає неповного окислення бродіння.

Про єдність цих процесів свідчить і те, що у рослин виявлені ферменти, які каталізують спиртове бродіння. Крім того, серед проміжних продуктів аеробної фази дихання і бродіння є однакові, наприклад: яблучна, лимонна та інші органічні кислоти.

8.4. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт

Дихання буває зовнішнім і внутрішнім.

Зовнішнє дихання – обмін газів між організмом і середовищем.

Внутрішнє дихання – внутрішньоклітинні біохімічні процеси, які супроводжуються виділенням енергії.

У нижчих рослин обмін газів здійснюється шляхом дифузії через поверхню клітин. У вищих рослин для дихання є спеціальні пристосування: продихи на листках і зелених стеблах, сочевички у корі дерев'янистих форм, численні міжклітинники у губчастій паренхімі листків. Дихання у рослин відбувається як в темряві, так і на світлі, причому на світлі внаслідок фотосинтезу з повітря поглинається набагато більше вуглекислого газу, ніж виділяється в процесі дихання. На дихання зелені рослини втрачають 20-25% органічних речовин, що утворюються в процесі фотосинтезу. Найінтенсивніші процеси дихання у ростучих тканинах верхівок пагонів і коренів, стебел, бруньок, проростаючого насіння.

Тривалий час вважали, що процеси фотосинтезу й дихання протилежні. Та насправді вони взаємопов'язані і споріднені, причому в обох процесах важливе значення має вода. Виявлено, що дихання виконує ті ж самі функції, що й фотосинтез, а саме вони забезпечують клітину необхідними для росту й життєдіяльності проміжними продуктами та енергією.

Основним дихальним субстратом є вуглеводи. Також як субстрати використовуються білки, жири і органічні речовини. Жири, білки як субстрати дихання використовуються під час проростання насіння. Розщепленню субстратів у процесі дихання передують гідроліз: вуглеводів – до моносахаридів, жирів – до гліцерину, білків – до амінокислот. Для характеристики якості і типу дихального субстрату використовується дихальний коефіцієнт.

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

Уявлення про хімічну природу субстрату, який піддається окисленню, дає дихальний коефіцієнт. Дихальний коефіцієнт (ДК) характеризує співвідношення об'ємів виділеного під час дихання вуглекислого газу та поглинутого кисню. Згідно закону Авогадро, одна грам-молекула будь-якого газу займає однаковий об'єм. Тому при окисненні глюкози відповідно з реакцією $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ дихальний коефіцієнт дорівнює 1, тобто кількість молекул виділеного вуглекислого газу відповідає кількості атомів вуглецю у молекулі субстрату, а число поглинутих молекул кисню зростає зі збільшенням кількості атомів водню і зменшується зі збільшенням числа атомів кисню у молекулі, що окислюється. Тому при окисненні жирів і білків, молекули яких містять відносно багато атомів водню і мало атомів кисню, дихальний коефіцієнт буде меншим від одиниці (для жирів - близько 0,7, білків - близько 0,8).

На величину ДК можуть впливати і процеси обміну речовин, які не мають відношення до дихання. Так, при проростанні олійного насіння жирні кислоти перетворюються у вуглеводи, тому дихальний коефіцієнт знижується. В умовах нестачі кисню процес аеробного дихання може супроводжуватися анаеробним диханням, при якому також виділяється вуглекислий газ. Тому у цьому випадку дихальний коефіцієнт буде зростати. Подібне можна спостерігати при зануренні проростаючого насіння у воду. Утворені продукти неповного окислення при певних концентраціях можуть виявляти токсичну дію. Таким чином, величина дихального коефіцієнта відображає не лише тип субстрату, який піддається окисленню, але й особливості процесу дихання даної тканини чи органу відповідно до їх стану та впливу конкретних зовнішніх умов.

Інтенсивність дихання рослин – величина непостійна. Найбільш високу інтенсивність дихання мають молоді органи і тканини рослин. Також інтенсивність дихання залежить від біологічного виду рослини, зовнішніх умов, від того, в яких рослинних органах воно протікає. Найактивніше дихають репродуктивні органи, потім листя; слабкіше дихають стебло та коріння.

Активність процесу дихання у тіньовитривалих рослин слабкіше, ні у світлолюбних. Високі параметри дихання відзначені у високогірних рослин, адаптованих до зниженого парціального тиску O_2 , цвілевих грибів, бактерій.

Дихання посилюється з підвищенням температури (на кожні 10°C, приблизно у 2-3 рази), зупиняючись за температури 45-50°C.

У тканинах зимуючих органів рослин (бруньки листяних дерев, голки хвойних) дихання продовжується (з різко зниженою інтенсивністю) і при значних морозах. Дихання рослин стимулюють механічні та хімічні подразнення. Закономірно змінюється дихання під час розвитку рослини та її органів.

Сухе насіння дихає досить слабо. При набуханні і наступному проростанні насіння дихання посилюється у сотні і тисячі разів. Із закінченням періоду активного росту рослин дихання їхніх тканин слабшає, що пов'язується з процесом старіння протоплазми. При дозріванні насіння, плодів інтенсивність дихання зменшується.

8. 5. Основні етапи біологічного окиснення. Гліколіз, його значення.

Розрізняють три етапи дихання:

1. Деполімеризація – гідроліз складних полімерних речовин на більш прості (відбувається в цитоплазмі).

2. Анаеробне (неповне) окиснення (відбувається в цитоплазмі). Це розщеплення глюкози до ПВК (гліколіз), жирних кислот до ацетил КоА, амінокислот до кетокислот тощо.

3. Аеробне окиснення (повне), своєю чергою, включає з стадії:

– Активування ПВК (відбувається в матриксі мітохондрій);

– Перетворення ПВК в цикл Кребса (матрикс мітохондрій);

– Перенесення електронів по ЕТЛ до O₂ (внутрішня мембрана мітохондрій). Саме на цьому етапі потрібен кисень.

Є 2 шляхи розщеплення глюкози:

1. Гліколіз і цикл Кребса.

2. Пентозофосфатний шлях (апотомічний).

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

Джерелом фосфорної кислоти є АТФ. Перенесення залишку фосфорної кислоти на молекулу глюкози каталізує фермент гексокіназа. Подальше активування гексози відбувається шляхом ізомеризації: глюкозо-6-фосфат перетворюється у фруктозо-6-фосфат. Процес ізомеризації проходить за участі фосфогексоізомерази. Наступний етап супроводжується приєднанням ще одного залишку фосфорної кислоти від молекули АТФ – утворюється фруктозо-1,6-дифосфат за участі ферменту фосфогексокінази. Далі молекула фруктозо-1,6-дифосфату під дією ферменту альдолази розщеплюється на дві фосфотріози: фосфодіоксиацетон і 3-фосфогліцериновий альдегід. Це перша стадія гліколітичного розщеплення глюкози (гліколізу). Завдяки наявності в клітинах специфічного ферменту фосфотріозоізомерази відбувається перетворення фосфодіоксиацетону у фосфогліцериновий альдегід. На

наступній стадії гліколізу фосфогліцириновий альдегід через ряд реакцій перетворюється у фосфогліциринову кислоту (рис. 8.1).

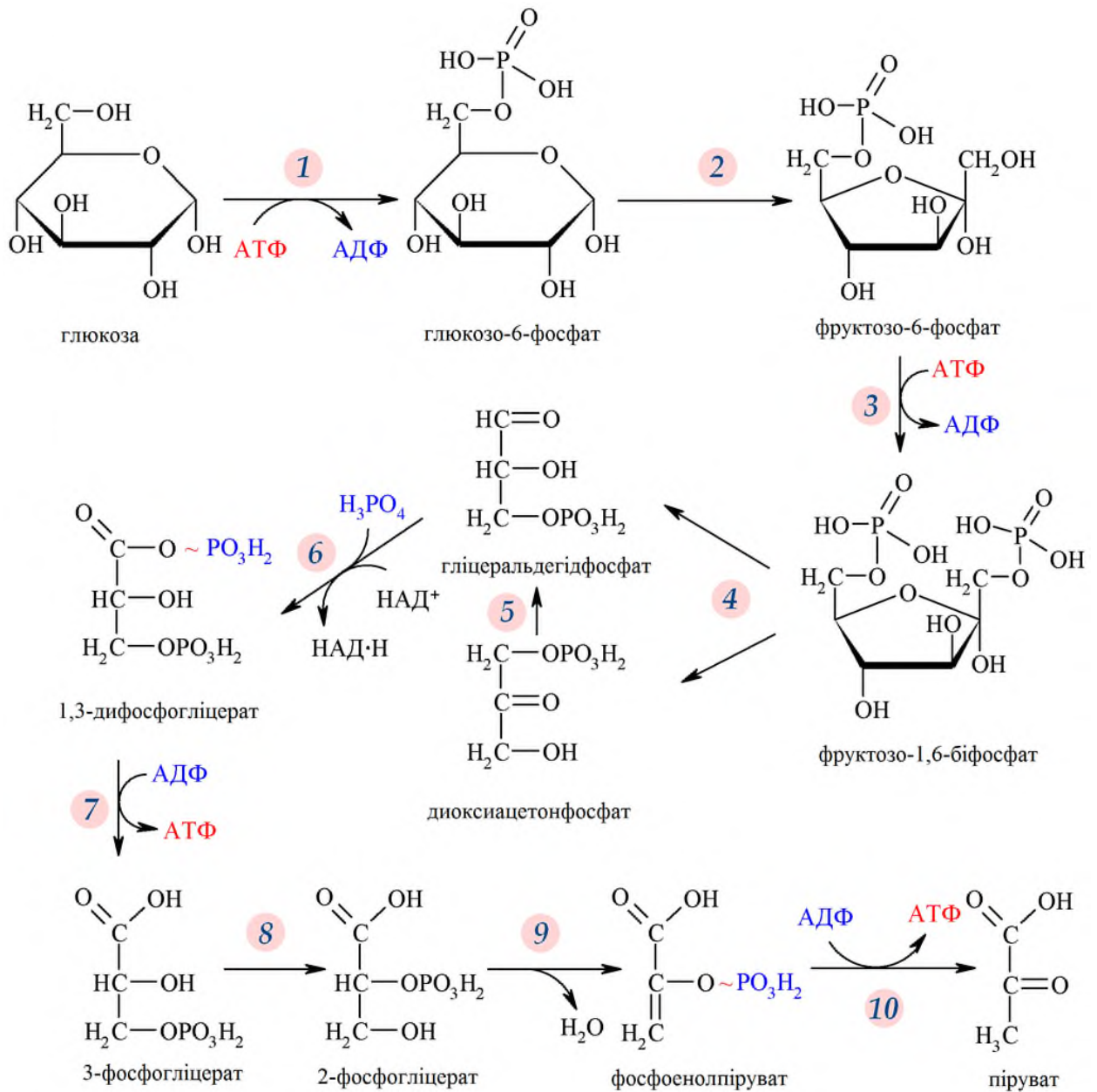


Рис. 8.1. Гліколіз.

Спочатку до фосфогліциринового альдегіду приєднується ще один залишок фосфорної кислоти від АТФ. Утворений 1,3-дифосфогліцириновий альдегід за допомогою специфічної дегідрогенази окислюється до 1,3-дифосфогліциринової кислоти. Енергія, яка вивільняється при цьому, спочатку зосереджується в одному із фосфатних зв'язків дифосфогліциринової кислоти, а потім переноситься з участю трансфосфорилази на АДФ і таким чином утворюється молекула АТФ і молекула 3-фосфогліциринової кислоти. Далі фермент фосфогліцеромутаза ізомеризує 3-фосфогліциринову кислоту до 2-фосфогліциринової, від якої потім під дією енолази відщеплюється молекула

води. Ця реакція супроводжується перерозподілом енергії в молекулі, внаслідок чого утворюється фосфоенолпірвіноградна кислота. Цей фосфат за участю піруваткінази передається на АДФ (утворюється АТФ), а енолпірвіноградна кислота внаслідок своєї нестійкості самовільно перетворюється у пірвіноградну кислоту – кінцевий продукт гліколізу. Процес відбувається у цитоплазмі

Гліколіз – це перший з вивчених метаболічних процесів. Термін «метаболізм» походить з грецької мови і означає «зміна» або ж «акт розкидання». Цим словом визначають сукупність хімічних процесів, які відбуваються в живих організмах. Перетворення до пірвіноградної кислоти під час першого і другого субстратного фосфорилування супроводжуються утворенням чотирьох молекул АТФ. Але для активування глюкози на першій стадії були витрачені дві молекули АТФ. Тому чистий вихід гліколітичного субстратного фосфорилування становить дві молекули АТФ. На другій стадії гліколізу відновлюється по одній молекулі НАДН₂ на кожну з двох молекул фосфотріоз. Окислення ж однієї молекули НАДН₂ у електротранспортному ланцюзі мітохондрій у присутності кисню сполучене із синтезом трьох молекул АТФ. Отже, у розрахунку на одну молекулу глюкози синтезуються шість молекул АТФ. Усього у процесі гліколізу утворюється вісім молекул АТФ. Вільна енергія гідролізу однієї молекули АТФ становить близько 42 кДж/моль (10 ккал). Тому повний енергетичний баланс гліколізу дорівнює 336 кДж/моль, або 80 ккал.

8. 6. Взаємозв'язок процесів фотосинтезу і дихання

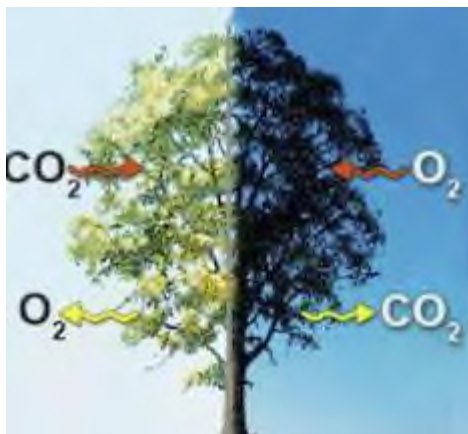
Рівень продуктивного процесу значною мірою залежить від інтенсивності дихання. Процес фотосинтезу є першим етапом циклу обміну енергії і речовини в клітині. Утворені у світлових реакціях багаті на енергію активні метаболіти – АТФ, НАДФН₂ у темнових фазах перетворюються у багаті на енергію але у малоактивній формі запасні сполуки – білки, вуглеводи, жири. Щоб клітина могла використати нагромаджену у вуглецевих сполуках енергію, необхідно цю енергію трансформувати у енергію макроергічних фосфатних зв'язків АТФ. Саме це відбувається під час дихання, яке є другим етапом енергетичного обміну рослин. Через це обидва процеси – фотосинтез і дихання, пов'язані з перетворенням енергії і утворюють єдиний енергетичний цикл. Процеси фотосинтезу і дихання, на перший погляд, здаються протилежними. Процес фотосинтезу відбувається при освітленні у хлоропластах, нагромаджується енергія, відбувається поглинання СО₂ з його відновленням у органічних речовинах, також відбувається виділення кисню. Дихання не залежить від світла, відбувається у мітохондріях. При диханні органічні речовини окислюються з виділенням енергії, СО₂ і води. Однак ці процеси мають багато спільного. Обов'язковими учасниками є вода: при фотосинтезі вона є донором Н₂, а при диханні окислення речовин відбувається

за рахунок кисню води. Фотосинтез і дихання мають однакові проміжні сполуки – ФГК, ФГА, ФДА, рибулозу, Ф-1,6-Ф. Але є також і відмінності. Дихання та фотосинтез постачають АТФ. Але у процесі фотосинтезу джерелом енергії для синтезу АТФ є енергія сонячних променів, а при диханні – енергія окиснення органічних речовин. Фотосинтез властивий лише організмам, що мають хлоропласти, тобто це унікальний процес. Дихання, навпаки, є універсальним процесом, притаманним усім живим організмам.

Контрольні запитання

1. Суть процесу дихання і значення його в житті рослин.
2. Теорії механізмів біологічного окиснення.
3. Основні положення сучасної теорії біологічного окиснення.
4. Генетичний зв'язок між диханням і бродінням.
5. Субстрати дихання, дихальний коефіцієнт.
6. Взаємозв'язок процесів фотосинтезу і дихання.

ТЕМА 9.
ДИХАННЯ РОСЛИН. ЕТАПИ АЕРОБНОГО ЦИКЛУ ДИХАННЯ.
ЦИКЛ КРЕБСА (ДИ- ТА ТРИКАРБОНОВИХ КИСЛОТ).
ОКИСЛЮВАЛЬНО-ВІДНОВНИЙ ЕТАП ДИХАННЯ, ЕТЛ ТА
ФЕРМЕНТАТИВНА СИСТЕМА ПРОЦЕСУ ДИХАННЯ.

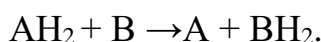


9. 1. Ферменти дихального циклу

Окиснювальний апарат рослин має свої специфічні особливості. Для нього характерні: делокалізація дихального апарата (мітохондрії, пероксисома, цитоплазма та ін.), наявність каталізаторів, що характеризуються багатьма властивостями. В організмі міститься не один, а кілька ферментів, які каталізують ті самі або близькі реакції.

Як відомо, біологічне окиснення будь-якої речовини передбачає втрату нею електронів або електронів разом із протонами. В рослинній клітині відбуваються окиснювальні реакції різних типів.

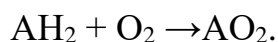
За рахунок вилучення з окиснюваної речовини водневих іонів за допомогою ферментів гідроксилаз. Акцепторами протонів у таких реакціях часто є сам кисень:



Реакції, в яких спостерігається безпосередня втрата електрона в результаті зміни його валентності. Такі реакції каталізують і ферменти оксидази, в активних центрах яких є метали:



Пряме окиснення молекулярним киснем за допомогою оксигеназ або трансфераз:



Утворення проміжних гідратованих речовин з наступним вилученням двох електронів і протонів:



У біологічних системах усі ці шляхи взаємопов'язані, причому втрата електрона в разі окиснення супроводжується, як правило, і втратою водню.

Саме тому процес окиснення певної речовини в живих системах поєднується з відновленням іншої. Наявність альтернативних механізмів окиснення органічних речовин зумовлює здатність рослин зберігати необхідний ефективний рівень дихання за несприятливих умов. Щоб знати напрям руху електронів, уведено поняття стандартного відновлювального потенціалу (E_0). За нуль потенціалу умовно прийнято вважати відновлювальний потенціал реакції



Універсальним окиснювачем є кисень O_2 , який має максимальний позитивний потенціал, а функцію донорів електронів виконують різні органічні речовини. Всі електрони транспортуються до кисню через багатокomпонентну окисновідновну систему, і окиснення однієї речовини поєднується з відновленням іншої сполуки. Ферменти, що каталізують такі реакції, називають оксидоредуктазами. Є три групи оксидоредуктаз: анаеробні і аеробні дегідрогенази і оксидази

9. 2. Цикл Кребса, енергетика, значення

Аеробна фаза дихання локалізована в мітохондріях. Піровиноградна кислота окислюється до води й вуглекислого газу в дихальному циклі, який отримав назву циклу ди- й трикарбонових кислот або циклу Кребса на честь англійського біохіміка Г. Кребса, який описав цей шлях. У цьому циклі окислюється не піровиноградна кислота, а її похідне – ацетилкоензім А. Він утворюється внаслідок окисного декарбоксілювання піровиноградної кислоти. Процес цей складається з низки реакцій і каталізується складною мультиферментною системою, що складається з трьох ферментів і п'яти коферментів, названої піруваткарбоксілази.

Під час окислення однієї молекули піровиноградної кислоти утворюється три молекули НАДН, одна молекула НАДФН і одна молекула ФАДН₂, під час окислення яких у дихальному електронтранспортному ланцюзі синтезується 14 молекул АТФ. Крім того, одна молекула АТФ утворюється внаслідок субстратного фосфорилування.

Цикл Кребса (рис. 9.1) відіграє дуже важливу роль в обміні речовин рослинного організму. Він слугує кінцевим етапом окислення не лише вуглеводів, але й білків, жирів та інших речовин. У процесі реакцій циклу звільняється основна кількість енергії, яка міститься в субстраті, і більша її частина утилізується у високоенергетичних фосфатних зв'язках.

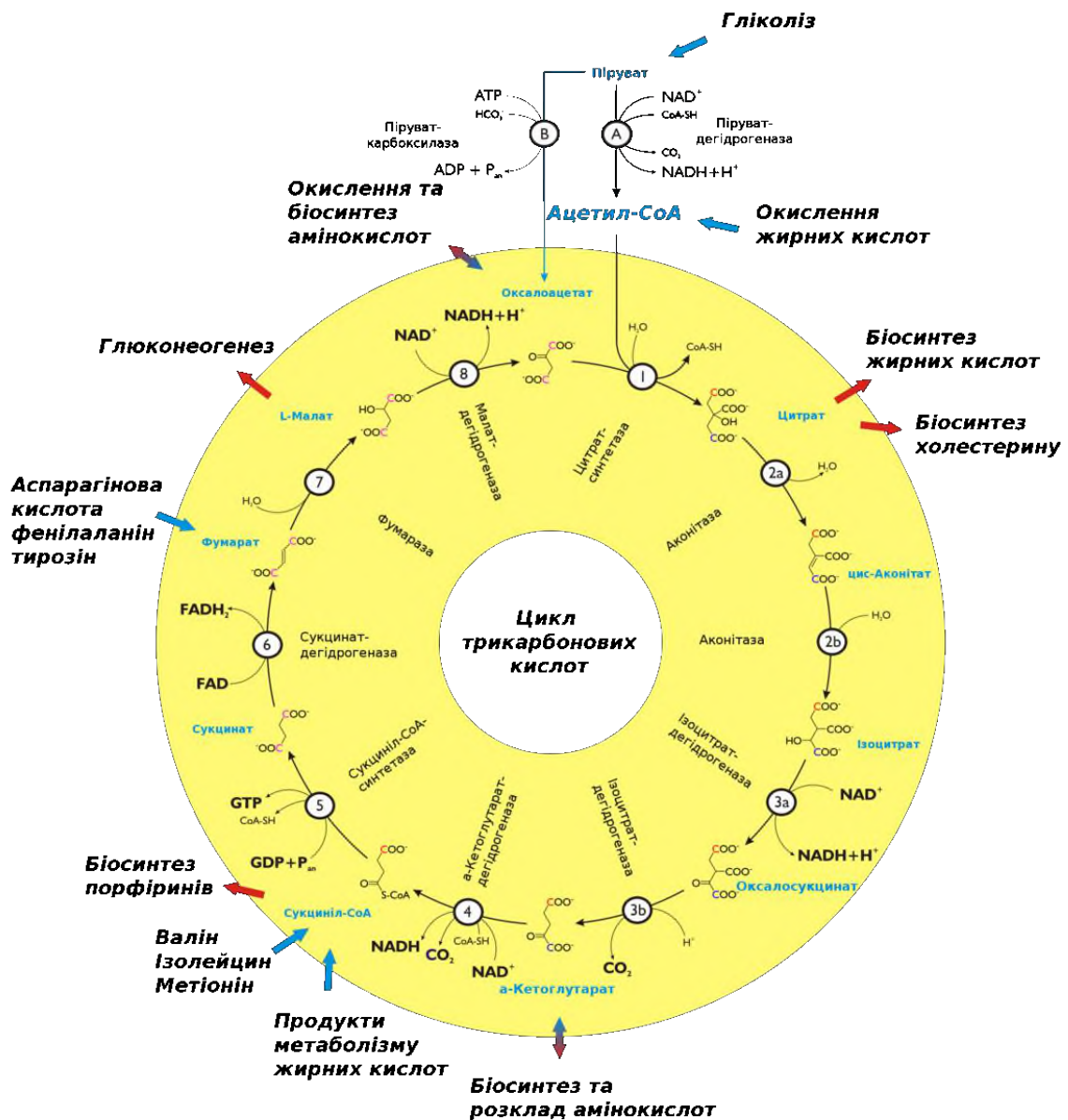


Рис. 9.1.– Цикл Кребса: 1 – мультиензимний комплекс окислювального декарбоксилювання піровиноградної кислоти, 2 – цитратсинтаза, 3 – аконітатгідратаза, 4 – ізоцитратдегідрогеназа, 5 – мультиензимний комплекс окисного декарбоксилювання α-кетоглутарової кислоти, 6 – сукцинатдегідрогеназа, 7 – фумаратгідратаза, 8 – малатдегідрогеназа

9. 3. Пентозофосфатний шлях окиснення глюкози, його енергетика, значення

У рослин є також альтернативні шляхи ферментативного розщеплення вуглеводів – це пентозофосфатний шунт (ПФШ) або апотомічне окиснення (рис. 9.2). Усі реакції проходять у цитозолі, пропластидах, хлоропластах. У процесі ПФШ АТФ не утворюється, а енергія генерується у вигляді НАДФ·Н₂.

Цей шлях особливо активний у тих клітинах, де інтенсивно проходять синтетичні процеси. Це основне джерело надходження в клітину пентоз – цукрів, що є складовою частиною АТФ, НАД, ФАД і нуклеїнових кислот. Пентозофосфатний цикл може функціонувати поряд із гліколізом і

забезпечувати генерацію від 10 до 99 % енергії, яка надходить в клітину у разі розпадання вуглеводів у процесі дихання. Характерний в більшості для старих рослин. ПФШ подібний до циклу Кальвіна.

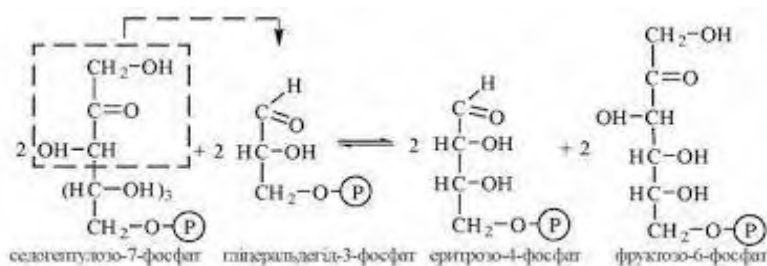


Рис. 9.2. Пентозофосфатний шлях

Етапи ПФШ: Пентозофосфатний цикл розпочинається на рівні глюкозо-6- фосфату гліколізу.

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

2. Рекомбінація цукрів для регенерації вихідного субстрату.

З рибульозо-5-фосфату під дією епімерази утворюється ксилульозо-5-фосфат, а під дією ізомерази - рибозо-5-фосфат. Рекомбінація цукрів з участю транскетолази і трансальдолази призводить до появи 3-ФГА і седогептулозо-7-фосфату, потім еритрозо-4-фосфату й фруктозо-6-фосфату. З них утворюються фруктозо-6-фосфати, які ізомеризуються (гексозофосфатізомераза) у глюкозо-6-фосфат.

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



Енергетичний вихід ПФШ і його значення При апотомічному окисненні Гл-6-Ф утворюється НАДФН, який окиснюється повільніше, ніж НАДН. Звичайно атоми водню передаються з НАДФН на НАД⁺, а лише потім на електронтранспортний ланцюг. Енергетичний вихід ПФШ = 12НАДФН = 12·3 АТФ = 36 АТФ. Однак головне значення ПФШ не в енергетичному, а в пластичному обміні. Можна виділити декілька аспектів:

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

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

3) ПФШ є джерелом вуглеводів із різним числом вуглецевих атомів – від С₃ до С₇, які є попередниками ароматичних амінокислот, вітамінів, дубильних, ростових та ін. речовин.

4) Компоненти ПФШ приймають участь у темновій фіксації CO_2 . ПФШ є, по-суті, зворотнім циклом Кальвіна.

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

9. 4. Гліоксилатний цикл і його значення для насіння олійних культур

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

Гліоксилатний цикл локалізований у спеціальних органелах – гліоксисомах і одержав свою назву від гліоксислової кислоти, що входить до його складу. Сутність гліоксилатного циклу полягає в окисному перетворенні двох молекул оцтової кислоти на бурштинову кислоту з виділенням води. Повна схема гліоксилатного циклу свідчить, що його проміжними продуктами є яблучна, щавелевооцтова, лимонна та ізолимонна кислоти.

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

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

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

9. 5. Ланцюг переносу електронів (дихальний ланцюг)

Цикл Кребса, гліоксилатний і ПФ шляхи функціонують лише в умовах достатньої кількості кисню. В той же час O_2 безпосередньо не бере участі в реакціях цих циклів. Кисень необхідний для кінцевого етапу дихання, зв'язаного з окисненням відновлених коферментів НАДН і ФАДН₂ у дихальному ланцюгу (ДЕЛ) мітохондрій. З переносом e^- по ДЕЛ спряжений і синтез АТФ.

ДЕЛ локалізований на внутрішній мембрані мітохондрій, служить для передачі e^- від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується трансмембранним переносом іонів H^+ . Таким чином, ЕЛМ виконує функцію окисно-відновної помпи. Компоненти ЕЛМ розміщуються у напрямку

зменшення від'ємного та збільшення позитивного ОВП. Найвищий потенціал має кисень, а найнижчий – водень.

Пара e^- від НАДН або сукцинату передається по електронно-транспортному ланцюзі до кисню, який, відновлюючись, утворює воду. Згідно сучасних даних ЕЛМ включає в себе чотири мультиензимні комплекси і два невеликі за молекулярною масою компоненти – убихінон і цитохром *c*.

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

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

Комплекс III переносить e^- від відновленого убихінону до цитохрому *c*, тобто функціонує як убихінол: цитохром *c*-оксидредуктаза. У своєму складі він містить цитохроми *b*₅₅₆ і *b*₅₆₀, цитохром *c*₁ і заліzosірчаний білок Ріске. У присутності убихінону комплекс III здійснює активний трансмембранний переніс H^+ .

В термінальному комплексі IV e^- переносяться від цитохрому *c* до кисню, тобто цей комплекс є цитохром *c*: цитохромоксидазою. До його складу входять чотири редокс-компоненти: цитохроми *a*₁, *a*₃ і два атоми міді. Цитохром *a*₃ і CuB здатні до взаємодії з киснем, на який передаються e^- з цитохрому *a*-CuA. Транспорт e^- через четвертий комплекс спряжений з активним транспортом іонів H^+ .

Комплекси I, III і IV перешнуровують мембрану. На внутрішній стороні мембрани з матриксу 2 e^- і 2 H^+ із НАДН поступають на ФМН комплексу I. Електрони передаються на FeS-центри, звідти – на убихінон, який приймає і 2 H^+ , і дифундує до комплексу III, приймаючи по дорозі ще 2 електрони і протони. Тут віддає 2 e^- цит *b*₅₅₆ і 2 e^- FeSR-цит. *c*₁. В результаті 4 H^+ звільняються в міжмембранний простір мітохондрії.

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

Водорозчинний цит. *c* на зовнішній стороні мембрани, отримавши 2 e^- від FeSR-цит *c*₁, передає їх на цит. *a*-CuA комп. IV. Цит *a*₃-CuB, зв'язуючи кисень, переносе на нього ці 2 e^- , в результаті чого з участю двох H^+ утворюється вода.

Таким чином, із матриксу мітохондрії при транспорті кожної пари e^- від НАДН до 1/2 O^2 в трьох ділянках ЕТЛ через мембрану переносяться щонайменше 6 H^+ і при цьому синтезується 3 молекули АТФ. Передача 2 e^- від сукцинату на убихінон у комплексі II не супроводжується трансмембранним переносом протонів.

Відмінністю рослинних мітохондрій від тваринних є здатність окиснювати екзогенний НАДН. Вони містять спеціальні НАДН-дегідрогенази,

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

9. 6. Окиснювальне фосфорилування

Перенос e^- від НАДН до молекулярного кисню через ЕТЛ мітохондрій супроводжується втратою вільної енергії. При цьому утворюється АТФ. Процес фосфорилування АДФ з утворенням АТФ, спряжений з переносом e^- по ЕТЛ мітохондрій, отримав назву окиснювального фосфорилування.

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

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

Синтез АТФ при фосфорилуванні здійснюється АТФ-синтазою (АТФ-аза). Цей фермент складається з двох частин: гідрофобної, розміщеної в мембрані (CF0), і гідрофільної, яка знаходиться в матриксі мітохондрії (CF1). Протони проходять через канал в CF0, потрапляють в комплекс CF1, де процес транспорту іонів H^+ спряжується з процесом фосфорилування АДФ і утворення АТФ.

Хеміосмотична теорія Мітчела. Згідно теорії, синтез АТФ відбувається таким чином. Спочатку АДФ і Фн зв'язуються з комплексом CF1 ферменту АТФ-ази. Потім протони, переміщуючись по протонному каналі, взаємодіють з одним з атомів кисню фосфорної кислоти, який виділяється у вигляді води. Після цього АДФ через атом кисню з'єднується з фосфатом, утворюючи АТФ.

Обмінно-зв'язуючий механізм Бойера. Цей механізм передбачає, що на першому етапі відбувається приєднання АДФ і Фн до активного центру ферменту і синтез АТФ без надходження енергії. На другому етапі іони H^+ , переміщуючись по каналу АТФ-ази CF0 викликають конформаційні зміни в каталітичному центрі F1, в результаті чого відбувається звільнення АТФ.

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

9. 7. Регуляція процесів дихання.

Ендогенні механізми регуляції дихання у рослин.

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

Дихальний контроль.

В рослинному організмі існує механізм дихального контролю (акцепторний механізм дихання). Дихальним контролем називають залежність швидкості споживання кисню мітохондріями від концентрації АДФ. При зростанні функціональної активності клітин АТФ витрачається, а АДФ збільшується, а це у свою чергу приводить до зростання швидкості дихання, переносу e^- і збільшення інтенсивності окисного фосфорилування.

Регуляція гліколізу.

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

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

Регуляція циклу Кребса.

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

9. 8. Залежність інтенсивності дихання від внутрішніх і зовнішніх факторів

Вплив внутрішніх факторів на інтенсивність дихання визначається:

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

Молоді органи й тканини рослин, які знаходяться в стані активного росту, мають найвищу інтенсивність дихання. Із органів найінтенсивніше дихають листки, із тканин – флоема. Поки молодий листок росте й розвивається, інтенсивність дихання зростає. Потім дихання знижується до рівня половини максимального і лише перед пожовтінням спостерігається короткочасний підйом. Цвітіння й плодоношення супроводжується

посиленням дихання квітів та плодів. Перед повним дозріванням соковитих плодів спостерігається тимчасове посилення дихання – клімактеричний підрив дихання.

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

Вплив факторів зовнішнього середовища.

Концентрація кисню

Процес дихання пов'язаний із споживанням кисню. Однак зниження парціального тиску кисню з 21% до 9% змінювала інтенсивність дихання незначно. Очевидно, у процесі еволюції дихальні системи рослин формувалися в низькій концентрації кисню. Крім того, це дає можливість рослинам характеризуватися широкою адаптацією до низьких концентрацій O_2 . Це важливо, бо газовий склад всередині тканин сильно відрізняється від атмосферного. Вміст кисню в паренхімі на протязі доби може коливатися від 7 до 17%. Рівень O_2 в тканинах впливає на інтенсивність дихання і на величину витрати дихальних субстратів на синтетичні процеси. Гальмування розкладу цукрів і більш ефективно їх використання в присутності кисню називають ефектом Пастера.

Діоксид вуглецю

Підвищення концентрації CO_2 , як кінцевого продукту дихання, приводить до зниження інтенсивності дихання. Гальмуються реакції декарбоксилювання й активність сукцинатдегідрогенази, зменшується ДК. При цьому спостерігається окислення тканин – ацидоз, що приводить до шкідливих наслідків. Збільшення концентрації CO_2 викликає закривання продихів, гальмування проростання насіння.

Температура

Дихання, як ферментативний процес, залежить від температури. В інтервалі температур від $0^\circ C$ до $20^\circ C$ Q_{10} дихання $\approx 2-3$. При вищих темп. Q_{10} понижується. Одна з причин – зниження розчинності O_2 в рідинах при зростанні температури. Дихання у зимуючих рослин спостерігається при дуже низьких температурах ($-20^\circ C$ – $-25^\circ C$). Температурний оптимум для видів помірних широт лежить у межах $35-40^\circ C$. Максимальні температури (45 – $55^\circ C$) визначаються здатністю білків до денатурації.

Водний режим

Зміна оводненості тканин рослин відбивається на інтенсивності дихання. Швидка тимчасова втрата води посилює дихання - реакція на подразнення. Тривалий водний дефіцит викликає поступове зниження дихання, причому це відбувається повільніше, ніж падіння інтенсивності фотосинтезу. Дихання повітряно-сухого насіння (10-11% H_2O) дуже незначне. При зростанні вологості насіння до 15% дихання зростає у 4-5 раз, а при дальшому зростанні оводненості до 35% дихання збільшується в 1000 раз і більше. Різке зростання дихання при набряканні насіння супроводжується

виділенням тепла, що може привести до перегріву при зберіганні. Зміна інтенсивності дихання при втраті води залежить також від віку та фізіологічного стану рослини.

Мінеральні речовини

Розчин солей звичайно посилює дихання коренів проростків – ефект «сольового дихання». Вважається, що дія солей на дихання побічна. Деякі катіони металів (магній, калій) підвищують активність окисних ферментів, а їх недостача зменшує дихання. Катіони важких металів пригнічують дихання.

Світло

Дію світла на дихання зелених органів рослин вивчено недостатньо. Освітленість, при якій інтенсивність фотосинтезу дорівнює інтенсивності дихання називають компенсаційним пунктом. Дихання не припиняється на світлі, в нормі його інтенсивність і розпад органічних речовин повинні бути значно меншими за інтенсивність фотосинтезу. Дихання (поглинання кисню і виділення вуглекислого газу) незелених тканин активізується світлом короткохвильової частини спектру – ультрафіолетом (380 нм), синіми й зеленими променями (400-500 нм).

Пошкодження

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

Контрольні запитання

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

ТЕМА 10. РІСТ ТА РОЗВИТОК РОСЛИН. СТАДІЇ РОЗВИТКУ РОСЛИН. ГОРМОНАЛЬНА СИСТЕМА РОСЛИН.



10.1. Поняття онтогенезу, росту та розвитку рослин

Процес індивідуального розвитку кожної рослин супроводжується рядом закономірних змін, властивих даному біологічному виду. Сукупність цих фізіологічних і морфологічних змін, зумовлених генетичними факторами, які відбуваються у рослинному організмі, починаючи від його виникнення із зиготи, спори або спеціалізованого вегетативного зачатка до природної смерті у звичайних умовах середовища, позначають поняттям життєвого циклу, або онтогенезом.

За характером життєвого циклу рослини поділяються на монокарпики (дають плоди один раз) та полікарпики (дають плоди багато разів). Серед монокарпиків є однорічні, дворічні і багаторічні. У них тривалість життя залежить від умов вирощування: чим вони гірші, тим довше рослини не зацвітають і не відмирають. У полікарпиків розрізняють два життєві цикли: малий (життєвий цикл одного пагону) і великий (життєвий цикл усєї рослини). Тривалість життя полікарпиків варіює у широких межах і може досягати 20-30 і більше років. В онтогенезі виділяють основні процеси – ріст, розвиток, старіння та омолодження

Ріст і розвиток – це загальнобіологічні поняття, тобто всі живі організми мають здатність до росту. Життєвий цикл (онтогенез) – весь процес індивідуального розвитку від моменту запліднення і до смерті. Ріст – це незворотне збільшення розмірів рослини (або її органів), зумовлене новоутворенням елементів структури (органи і клітини, окремі клітинні органели, макромолекули) організму внаслідок різноманітних біосинтетичних процесів (новоутворені органи якісно відрізняються один від одного, наприклад різні за віком листки). Отже, ріст супроводжується синтетичними процесами, однак поряд із синтетичними відбуваються деструкційні процеси. У зв'язку з цим ріст може бути позитивним, коли асиміляція переважає над дисиміляцією і негативним, коли, навпаки, катаболізм переважає над анаболізмом. Наприклад, у процесі проростання насіння у проростка

збільшується кількість клітин, їхні розміри, змінюється структура, однак суха маса зменшується. Тому етап проростання насіння є негативним ростом. Позитивний ріст – галуження пагону та поява нових листків.

Життєвий цикл рослини складається з двох періодів: вегетативного та репродуктивного (генеративного). Протягом першого періоду нагромаджується вегетативна маса рослини, посилено росте коренева система, відбуваються процеси кущіння і галуження, закладання органів квітки. У період цвітіння – репродуктивний період – характер фізіологічних і біохімічних процесів різко змінюється, зменшується вміст води у вегетативних органах, зменшується вміст азоту в листках, відтікають асиміляти до запасливих органів, припиняється ріст стебла у висоту. Тобто поява квітки свідчить про якісно новий стан рослинного організму, тому цвітіння є показником розвитку.

Отже, розвиток – це сукупність якісних морфологічних, фізіологічних та біохімічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу – онтогенезу. У природі фактично весь цикл розвитку рослинного організму – це безперервний ріст, оскільки поява генеративних органів не припиняє росту вегетативних. Тому ріст і розвиток – це два взаємопов'язаних, але нетотожних процеси.

Особливості росту у рослин, що відрізняють їх від інших організмів. Перш за все рослинні організми, відрізняються від тваринних способом живлення (автотрофістю) та нездатністю до руху оскільки ведуть прикріпленій до субстрату спосіб життя. У зв'язку з цим рослини відрізняються характером росту. Форма рослин максимально пристосована до фототрофного живлення завдяки специфічній пластинчастій формі листка, системі продихів та міжклітинників, які забезпечують контакт повітря з вуглекислим газом. Листки розміщені на стеблі в певному порядку, щоб не затінити один одного, і орієнтовані перпендикулярно до світла, що дає змогу ефективніше його використовувати. Коренева система рослин також дуже розгалужена, що забезпечує її максимальний контакт з ґрунтовими частинками, вологою. Ґрунтове живлення рослин здебільшого відбувається за умов низьких концентрацій мінеральних солей та дефіциту води. Такі умови ґрунтового та повітряного живлення зумовлюють безперервне видовження коренів і пагонів, зміну орієнтації листків, в основі чого лежить ріст тощо. Власне це і призводить до постійного росту рослин упродовж усього онтогенезу. Такі особливості росту рослин тісно пов'язані з верхівкою пагону і кінчиком кореня. Саме тут функціонують твірні тканини – апікальні меристеми, які протягом усього життя продукують нові клітини. Ці меристематичні клітини, поступово видовжуються завдяки характерному тільки для рослин росту розтягуванням, що призводить до видовження осьових органів. Отже, найхарактернішими ознаками рослин є активна діяльність меристем, особливості росту рослин і, зокрема, ріст клітин

розтягуванням. Ріст відбувається на всіх етапах онтогенезу рослини. У різних рослин онтогенез відрізняється за різними особливостями. Наприклад, за тривалістю онтогенезу розрізняють 4 групи рослин (рис. 10.1):

1. *Ефемери* (однорічні) і *ефемероїди* (багаторічні) (життєвий цикл триває 1,0-1,5 місяці, коли сприятливі умови для розвитку).
2. *Однорічники* (життєвий цикл – близько року) – в основному злакові.
3. *Дворічники*.
4. *Багаторічники* – життєвий цикл більше 3-х років (дерева).



Рис. 10.1. Особливості розвитку різних рослин.

За періодичністю плодоношення рослини поділяють на дві групи:

1. *Монокарпічні* – здатні до розмноження і плодоношення один раз в житті і відразу після цього гинуть.
2. *Полікарпічні* – рослини, що цвітуть багаторазово інколи кілька разів впродовж року.

Незалежно від тривалості онтогенез поділяють на кілька етапів.

- Ембріональний
- Ювенільний
- Репродуктивний
- Старість

10.2. Ембріональний етап

Ембріональний етап онтогенезу насінневих рослин охоплює розвиток зародка від зиготи до зрілої насінини. Зигота утворюється внаслідок злиття спермію пилкової трубки із яйцеклітиною зародкового мішка. Зародковий мішок міститься в нуцелусі, оточеному інтегументом. Зародки проходять низку послідовних фаз розвитку. Для більшості дводольних – це проембрію, глобулярна, серцеподібна, торпедоподібна (торпедо) і дозрівання.

Після запліднення зигота деякий час (від 2–4 год до 1–3 діб) перебуває в латентному стані. У цей час збільшується синтез РНК і об'єм зиготи, починає ділитися, триплоїдне ядро, утворюючи ендосперм, із нуцелуса й плаценти

надходять індолілоцтова кислота і цитокініни, необхідні для розвитку ендосперму. Під час першого поділу зиготи, що відбувається перпендикулярно до осі її поляризації, дочірня клітина, повернена до мікропіле, значно більша й під час подальшого поділу утворює однорядну нитку клітин – суспензор (підвісок). Він виконує такі функції:

- відсовує зародок у тканину ендосперму;
- поглинає речовини з нуцелуса та інтегумента і передає їх зародку;
- синтезує фітогормони.

Частина клітин суспензора, що межує із зародком, у деяких видів пізніше входить до складу апікальної меристеми та кореневого чохла зародкового корінця. Дві синергіди, які прилягають до яйцеклітини, та антиподи, які містяться поряд з ендоспермом, виконують функцію гаусторії, поглинаючи речовини із нуцелуса.

Друга клітина двоклітинного зародка, яка повернена до халазного полюса, двічі ділиться уздовж осі поляризації, утворюючи квадрант. Потім у більшості дводольних кожна з клітин ділиться впоперек, унаслідок чого утворюється октант. Зародок, який складається з 1-ї, 2-х, 4-х і 8 клітин називають проембрію. Усі 8 клітин проембрію діляться периклинально (паралельно до поверхні октанта). Ця фаза розвитку називається глобулярною. Зовнішні клітини далі формують протодерму, а внутрішні дають початок первинній корі й центральному циліндру. На цій фазі особливо необхідний цитокінін. Він надходить з ендосперму, який відіграє головну роль у розвитку зародка.

Наступна фаза – серцеподібна. У морфологічно верхній частині глобулярного зародка спостерігається інтенсивний білатеральний поділ клітин, унаслідок чого закладаються примордії двох симетрично розміщених сім'ядолей. На ділянці між ними (майбутній апекс пагону) поділ клітин, навпаки, різко сповільнюється. У цей період для нормального розвитку необхідне надходження індолілоцтової кислоти, цитокініну й аденіну.

Торпедоподібна фаза (торпедо) розвитку зародка пов'язана з поділом клітин переважно поперек повздовжньої осі та з більш інтенсивним ростом клітин у зачатках сім'ядолей і в зоні гіпокотилію. Чітко вирізняються по витягнутій у довжину формі клітини прокамбію в гіпокотилі. Формується промеристема кореня. Крім індолілоцтової кислоти та цитокініну, необхідний гіберелін (для росту гіпокотилію). У деяких дводольних сім'ядолі й гіпокотиль у процесі росту згинаються й складаються вдвоє. Між сім'ядолями закладається апекс пагону, відбувається розпад суспензора. Якщо сім'ядолі виконують функцію запасання речовин, то вони заповнюють майже весь об'єм дозріваючого насіння і в них на останніх етапах формування зародка відкладаються білки, крохмаль, жири. Надходження поживних речовин у насінневі зачатки, а потім у дозріваючі насіння й плоди, визначається тим, що

ці ділянки стають домінуючими центрами: в їх тканинах синтезується велика кількість фітогормонів, унаслідок чого зростає їх атрагуюча дія.

На останньому етапі дозрівання насіння втрачає значну кількість води й у більшості видів середньої смуги переходить до стану спокою. Цей перехід пов'язаний із зменшенням у тканинах вільних ауксинів, цитокінінів, гіберелінів та збільшенням умісту АБК.

10.3. Ювенільний етап

Етап молодості у насінневих рослин починається з проростання насіння, або органів вегетативного розмноження і характеризується швидким накопиченням вегетативної маси. Рослини в цей період не здатні до статевого розмноження. Процес проростання насіння ділиться на фази набухання (набрякання), накільчування (накльовування), гетеротрофного росту проростка та переходу до автотрофного способу живлення.

Набухання. Поглинання насінням води служить пусковим фактором проростання. Воно здійснюється внаслідок збільшення проникності насінневих покривів для води і за допомогою гідратації біополімерів у клітинах. Унаслідок цього розвивається онкотичний тиск (тиск набухання) й насінневі покриви розриваються. Набрякання фактично не залежить від температури, вмісту O_2 , освітлення.

Накільчування починається, коли вологість насіння досягає величини 40–65%. Воно відбувається шляхом росту й розтягування самого зародкового кореня або гіпокотилія, унаслідок чого кінчик кореня виштовхується з насінини. До того ж у злаків він прориває кореневу піхву – колеоризу. Поділ клітин зазвичай настає пізніше. Ріст шляхом розтягування можливий унаслідок зменшення АБК при набряканні. Вихід кореня забезпечує закріплення проростаючої насінини в ґрунті й покращує поглинання води.

Гетеротрофний ріст. Услід за ростом кореня росте пагін. Проростаючи в темноті, і корінь і пагін орієнтуються насамперед на гравітаційний вектор. Ріст осьових частин зародка й проростка підтримується фітогормонами. Ріст зародкового корінця супроводжується появою у нього зон поділу, розтягування й диференціації клітин. Корінь сам починає синтезувати цитокініни й ГА, які спрямовуються в пагін. Пагін подовжується внаслідок розтягування гіпокотилія (дводольні) або мезокотилія (злаки). Гіпокотиль сильно згинається й утворюється гачок, що полегшує його рух у ґрунті. У бруньці дводольних та у верхівці колеоптиля (безбарвний піхвовий листок) злаків синтезується індолілоцтова кислота. Коли етиольований пагін досягає поверхні землі, виникають світлоростова та фотоморфогенетична реакції: ріст гіпокотилія чи мезокотилія різко гальмується, посилюється ріст епикотилія (перше справжнє міжвузля) і листків. Уміст етилену в зоні гачка зменшується й гачок випрямляється. Рослина зеленіє й переходить до фототрофного типу живлення. Унаслідок продовження росту головного,

бокових та додаткових коренів і формування пагонів та потовщення стебла рослина до кінця ювенільного періоду накопичує значну вегетативну масу. Тривалість ювенільного періоду в різних рослин неоднакова: від декількох тижнів (однорічні трави) до десятків років (у деревних).

Етап молодості характеризується повною відсутністю цвітіння. Однак відсутність цвітіння ще не показник ювенільності, оскільки багато рослин у зрілому стані довго не цвітуть. Ювенільному росту властива більша здатність до коренеутворення, що використовується в садівництві. Ювенільний стан підтримується специфічним співвідношенням гормонів.

10.4. Етап старості та відмирання

Етап старості та відмирання включає періоди від повної зупинки плодоношення до природної смерті організму. Це період прогресуючого послаблення життєдіяльності. Його тривалість певною мірою визначається загальною тривалістю життя рослин. Вона є різною у різних таксономічних груп рослин:

- ефемери живуть 2–4 тижні;
- однорічні та дворічні рослини – 1–2 роки;
- деякі багаторічні трави – 10–30 років;
- виноград – 100 років;
- дерева (липа, ялина, дуб, секвоя) – понад 1 000 років.

Це свідчить про генетичну детермінованість часу життя кожного виду. Старіння й смерть – завершальні фази онтогенезу будь-якої рослини, але термін «старіння» можна застосувати й до окремих органів рослин.

Для рослин характерні різні типи старіння:

- однолітні рослини відмирають повністю;
- у багаторічних трав щороку повністю відмирає наземна частина;
- у багатьох рослин у процесі росту старіють і відмирають нижні листки;
- у листопадних дерев восени одночасно старіють і опадають усі листки.

Перед опаданням листка чи плода в основі черешка чи плодоніжки утворюється розділяючий шар із щільних, поперечно орієнтованих клітин. У них частково розчиняються клітинні стінки та серединні пластинки. Весь процес індукується етиленом, який синтезується старіючими листками. Старіння ізольованих листків можна затримати цитокиніном; у деяких рослин – ауксином і гібереліном. АБК та етилен прискорюють процеси старіння.

Старіння має велике біологічне значення. Воно є одним із способів адаптації рослини до несприятливих умов зовнішнього середовища. Крім того, старіння сприяє більш швидкій еволюції, оскільки прискорює зміну поколінь, тобто «оборотність» генетичного матеріалу.

Рослини протягом усього життя ростуть, утворюючи нові тканини й органи, які закладаються в ембріональних зонах – меристемах. Існування меристем підтримується ініціальними клітинами (ініціалами), які здатні до поділу необмежено довгий час. Апікальні меристеми містяться на кінцях пагонів і кореня. Латеральні меристеми – уздовж пагону й кореня. До них належать первинні латеральні меристеми – прокамбій і перицикл та вторинні – камбій і фелоген. В основі молодих міжвузлів і листків функціонують інтеркалярні (вставні) меристеми. Після закладання тканин і органів у меристемах вони ростуть унаслідок поділу й подальшого розтягування клітин. У процесі росту рослинні клітини, оточені клітинними стінками й зв'язані плазмодесмами, не переміщуються одна відносно одної.

Таким чином, морфогенез включає процеси закладки, росту й розвитку клітин (цитогенез), тканин (гістогенез) і органів (органогенез), які генетично запрограмовані й скоординовані між собою. Апікальні меристеми є до того ж твірними тканинами й головними координуючими центрами

10.5. Морфогенез пагону

Головні частини пагону – стебло, листки, квітки – закладаються в апікальній меристемі пагону, яка є похідною ембріональної тканини дистального кінця зародка. Апекс (конус наростання) вегетуючого пагону квіткової рослини складається з меристематичних клітин, які за розміром, частотою й напрямом поділу, за особливостями метаболізму можна розділити на декілька зон.

Туніка (або мантия) – це один, два чи більше шарів клітин, які вкривають апекс зовні. Із зовнішнього шару туніки утворюється епідерміс. Усі інші клітини, що містяться під тунікою, входять до складу корпусу, у якому виокремлюють зони центральної, периферичної і стрижневої меристем.

Периферична зона (ініціальне кільце) складається з дрібних меристематичних клітин, які інтенсивно діляться. Клітини цієї зони формують примордії (зачатки) бокових органів пагону: листків і бруньок.

Клітини центральної зони виконують функцію ініціалей. Клітини стрижневої зони діляться й дають початок повздовжнім рядам клітин первинної кори й серцевини стебла. Межі між зонами досить умовні

10.6. Ріст і розвиток листка

Листок у процесі формування проходить чотири фази: утворення примордію; формування осі листка (черешка); закладання пластинки листка за рахунок бокової меристеми; ріст пластинки шляхом розтягування.

Кожен листковий примордій утворюється як горбик в периферичній меристемі апекса пагону внаслідок локального поділу клітин (площина поділу паралельна поверхні апекса). Примордій бічної (пазушної) бруньки з'являється дещо пізніше. Згодом у ньому формується апікальна меристема,

гомологічна до апексу головного пагону. Зачатки листків впливають на тканини, що розміщуються нижче, індукуючи диференціацію провідних пучків. Ця дія зумовлена надходженням ауксину, який синтезується в примордіях. Верхівкові клітини конуса листового примордію інтенсивно діляться, перетворюючи горбик на пальцеподібний виступ (завдовжки 1 мм). Цей виступ складається здебільшого з клітин майбутньої середньої жилки та черешка листка. На краях зони середньої жилки починає функціонувати маргінальна (крайова) меристема, яка започатковує листову пластинку. Одночасно припиняється верхівковий ріст листка. Після 8–9 циклів поділу клітини маргінальної меристеми починають розтягуватися. Епідермальні клітини закінчують поділ першими, але найдовше ростуть під час розтягування. Клітини губчастої паренхіми закінчують поділ і ріст раніше за інші клітини. Поділ і розтягування палісадної (стовпчастої) паренхіми та розтягування епідермісу приводить до того, що клітини губчастої паренхіми розсуваються, утворюючи великі міжклітинники. Поділ та ріст палісадних клітин зупиняється трохи раніше, ніж закінчується розтягування епідермісу, тому й палісадні клітини дещо відриваються одна від одної, утворюючи невеликі міжклітинники.

Стрижнева меристема апексу й прокамбій, утворення якого індукується зростаючими примордіями листків, формують основні тканини стебла. Виходячи з меристематичної зони, клітини починають розтягуватися, що приводить до швидкого подовження пагону. Зона розтягування досягає декількох сантиметрів. Ріст шляхом розтягування активується гібереліном й ауксином. Стебло у дводольних потовщується внаслідок дії камбію, який активується індолілоцтовою кислотою з верхівки пагону, а також за допомогою коркового камбію – фелогену, який утворюється з різних зовнішніх шарів стебла. Ріст бокових бруньок контролюється верхівковою брунькою пагону та листками, у пазухах яких містяться бокові бруньки.

У вищих рослин апікальна меристема кореня має порівняно просту будову. Це зона завдовжки 1–2 мм. В ній не утворюються бокові органи, як у верхівковій меристемі пагону. Коренева меристема формує тканини кореня й кореневого чохла. Крім клітин, які інтенсивно діляться, в меристемі кореня міститься група клітин, яким характерні низький рівень синтезу ДНК і дуже повільний поділ. Вони розміщуються між кореним чохлаком і активною меристематичною зоною. Ця група клітин називається «центром спокою». Вважають, що він є промеристемою, яка відновлює чисельність спеціалізованих ініціальних клітин при їх природному зношенні чи пошкодженні.

Одна група ініціальних клітин дистального кінця апекса продукує клітини ризодерми й кореневого чохла. Друга група пов'язана з утворенням клітин первинної кори. Третя відповідає за підтримку меристематичної діяльності клітин, що диференціюють у клітини та тканини провідного пучка.

В корені можна спостерігати утворення рядів спеціалізованих клітин від клітинініціалей. Таким чином, в апікальних меристемах продовжується тканино- й органоутворююча діяльність, що почалися ще під час формування зародка.

Гормональна взаємодія домінуючих центрів пагону (індолілоцтова кислота) й кореня (цитокініни) служить, очевидно, важливим ендogenousним механізмом росту й морфогенезу в усій рослині. До цього додається взаємодія домінуючих центрів із листками, які виробляють гібереліни та АБК. Виникнення градієнтів кількості й певного співвідношення фітогормонів одночасно з появою чи зникненням компетентності різних тканин до певних фітогормонів є основою для просторової організації росту й морфогенезу.

10.7. Періодичність росту

Процесам росту властива періодичність. У рослин найпоширеніші циркадні ритми з періодом близько доби: мітотична активність меристем (приблизно 20 год), швидкість росту (приблизно 24 год), ритми фотосинтезу й дихання, транспорту речовин, відкривання квітів тощо. Ці ритми тісно пов'язані з добовими коливаннями освітлення, температури та іншими факторами середовища. Але при цьому вже існуюча періодичність фізіологічних процесів деякий час зберігається в рослин і в разі зміни умов середовища, тому ці ритми називаються ендogenousними. За допомогою цих ритмів живі організми добре пристосувалися до тих умов, у яких живуть, і мало залежать від випадкових погодних флуктуацій.

Крім добової, існує сезонна періодичність (річні кільця в деревних рослин). Під час росту на всіх етапах онтогенезу рослини зазнають періоду спокою. Період спокою відбувається на етапі ембріонального розвитку рослин (спокій зиготи й насіння), у спокої перебувають пагони в різних фазах вегетативного розвитку. Розрізняють вимушений спокій, причиною якого є фактори зовнішнього середовища, та фізіологічний спокій, під яким розуміють затримку проростання внаслідок особливостей зародка чи оточуючих його тканин (особливий фізіологічний стан зародка, його морфологічна недорозвиненість). Стан спокою регулюється балансом фітогормонів – індолілоцтовою кислотою, цитокінінами, гіберелінами, АБК. Спокій бруньок та пагонів значно більше, ніж спокій насіння, визначається кліматичними умовами. Таким способом рослини пристосовуються до перенесення несприятливих кліматичних умов. У деревних рослин на зиму апекси пагона перестають активно рости і вкриваються бруньковими лусками. У стані спокою рослини значно морозостійкіші, ніж у стані активного росту. З цією ж метою використовуються цибулини, бульби, кореневища. Ці органи можуть також адаптуватися до перегріву й посухи.

Більшість видів середньої смуги контролюють стан спокою фотоперіодичною діяльністю. Довгий день прискорює вегетативний ріст, а

короткий – спричиняє припинення росту й формування сплячих бруньок. Однак не всі рослини реагують на зміну довжини дня, а вихід зі стану спокою контролюється не лише цим фактором. У багатьох рослин бруньки виходять зі спокою лише після тривалого впливу низьких температур або внаслідок короткочасної дії високих температур (теплові ванни, +30–40 °C).

10.8. Регенерація у рослин

Регенерація – це відновлення організмом пошкодженої або втраченої частини тіла. Здатність до регенерації досить поширена у рослинному світі від нижчих до вищих таксонів. Ці форми дуже різноманітні. Це зумовлено певними причинами. По-перше, регенерація – один із головних неспецифічних способів захисту рослин, що ведуть прикріплений спосіб життя, від усіляких пошкоджень. По-друге, багато форм регенерації успішно використовуються рослинами як спосіб вегетативного розмноження.

Диференціація клітин – це поява якісних відмінностей між ними, обумовлених їхньою спеціалізацією. Деякі клітини диференціюються дуже рано, вже в апікальній меристемі, наприклад клітини епідермісу. Більшість інших клітин меристем зовні мало відрізняються одна від одної. Але їхня майбутня спеціалізація зазвичай детермінується вже в зоні поділу. В основі якісних відмінностей між клітинами лежать процеси диференціюючої активності генів. Кожна вегетативна клітина рослинного організму у своєму геномі містить повну інформацію про розвиток усього організму і за певних умов може сформувати всю рослину (властивість тотіпотентності). Однак, перебуваючи в складі організму, ця клітина буде реалізовувати лише частину своєї генетичної інформації. Сигналами (ефекторами) для експресії тої чи іншої генетичної програми служать певні визначені поєднання фітогормонів, метаболітів і фізико-хімічних факторів.

10.9. Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин

На ріст рослин впливають різноманітні фактори зовнішнього середовища. Це фізичні фактори: світло, температура, сила тяжіння, газовий склад, магнітне поле, вологість, поживні речовини, механічні впливи. Крім того, перебуваючи в складі рослинних угруповань, рослина зазнає впливу продуктів життєдіяльності інших рослин (алелопатія), а також фізіологічно активних речовин мікроорганізмів (антибіотиків, ростових речовин).

Світло. Ріст рослин може відбуватися як на світлі, так і в темноті. Зелені органи вищих рослин у темноті набувають низки морфологічних особливостей, які відрізняють їх від рослин, що вирости на світлі. Такі рослини називаються етіолованими. У дводольних у темноті сильно видовжуються міжвузля, а листові пластинки недорозвинені, у проростків кукурудзи витягуються мезокотилі. У етіолованих рослин зазвичай недорозвинуті механічні тканини та продихи. Такі рослини безхлорофільні й

мають блідо-жовте забарвлення внаслідок наявності каротиноїдів. Для уникнення етіоляції достатньо нетривалого (5–10 хв) щоденного освітлення, що не впливає на утворення хлорофілу. Цей процес (запобігання етіоляції) регулюється фітохромом (реакція на червоне – дальнє червоне світло) чи системою фітохромфлавопротеїнів (реакція на дальнє червоне - синє світло). Найсильніший морфогенетичний ефект має синьо-фіолетова частина спектру.

Етіоляція – важлива пристосувальна реакція проростків рослин, які містяться в ґрунті: унаслідок швидкого витягування мезокотилію, гіпокотилію чи епикотилію пагін за короткий час виноситься на поверхню, до світла. У разі освітлення етіюльованих проростків гальмування росту шляхом розтягування настає через декілька хвилин, інші ефекти світла (розгортання першого листка, закладання наступних листків, ріст волосків) відбуваються лише через декілька годин.

Температура. Ріст рослин залежить від температури. У межах 0–35°C вплив температури на ріст відбувається згідно з правилом Вант-Гоффа. Для теплолюбних рослин мінімальні точки росту містяться вище 10°C, а оптимальні – у межах 30–40°C, для холодостійких – у межах від 0 до 5°C та 25–30°C відповідно. Максимальні температури для росту більшості рослин містяться в інтервалі 35–45 °C. Оптимальною називають температуру, при якій ріст відбувається найшвидше. Але велика швидкість росту не завжди сприятлива для рослин. При «вигонці» стебло зазвичай слабе, листки тонкі. У полі такі рослини вилягають.

Газовий склад. Для росту рослин необхідний кисень, хоча короткотривале зниження його вмісту незначно впливає на ріст. Окрім того, при тривалому зниженні вмісту кисню в зоні коренів у разі затоплення ріст продовжується, хоча й сповільнюється. До того ж включаються адаптивні механізми, які уможливають використання кисню нітратів, повітроносних тканин тощо. Надлишок CO₂ в повітрі призводить до збільшення розтягування клітинних стінок і до тимчасового посилення росту тканин (ефект «кислого росту»). Вплив CO₂ на ріст ґрунтується на його здатності знижувати рН клітинних стінок і, таким чином, індукувати ріст клітин. Ефект CO₂ не залежить від присутності кисню. Одночасно із затіненням злаків він зумовлює надмірне витягування в загущених посівах, що призводить до вилягання рослин.

Водний режим. Процес росту клітин рослин шляхом розтягування здійснюється за допомогою вакуолізації під час надходження в клітини води, тому нестача води сповільнює ріст. Корені здатні рости лише в досить вологому ґрунті, насиченому водяною парою, з осмотичним тиском не більше 1–1,5 МПа.

Наземні частини рослин завжди перебувають у більш сухому повітрі з вологістю 50–70%. Від втрати води вони захищені кутикулярно-епідермальним шаром, тому в мезофілі листків пружність водяної пари

зазвичай не буває нижчою за 98–99% відносної вологості. При тривалій нестачі води в тканинах фаза витягування закінчується швидше, що призводить до вкорочення стебла та кореня, зменшення листків, їх дрібноклітинності тощо.

Мінеральне живлення. Високий вміст елементів мінерального живлення, особливо N, сприятливий для росту. Він спричиняє розростання вегетативних органів і необхідний під час нарощування зеленої маси кормових рослин. Однак високий мінеральний фон затримує процеси диференціації, закладання квіток, що зменшує врожай плодів та зерна. У гідропонній культурі кращий урожай плодів та овочів отримують у разі періодичного голодування рослин, особливо азотом.

10.10. Використання фітогормонів в рослинництві

З природних регуляторів росту найбільш відомі фітогормони. Ці речовини синтезуються в організмі рослини, беруть участь у регуляції метаболізму і значною мірою визначають характер і швидкість формотворчих процесів. До останнього часу загально визнано п'ять типів фітогормонів: ауксини, цитокініни, гібереліни, абсцизова кислота, етилен. Синтез фітогормонів відбувається у певних тканинах і органах.

Ауксини – є речовинами індольної природи. У вищих рослин синтез ауксинів найбільш інтенсивно відбувається в молодих листках, бруньках, в активному камбію, пилку та насінні, що формується. Незначна кількість ауксину виявлена в меристемах верхівок коренів.

Фізіологічна дія: Стимуляція росту розтягуванням при формуванні камбію, провідних пучків, коренів.

Практичне значення:

- здатність стимулювати утворення корінців у живців;
- впливає на диференціювання провідної тканини ростучих пагонів;
- зумовлюють явище апікального домінування, коли верхівкова брунька затримує ріст пазушних;
- затримує розпускання бічних бруньок та опадання листків і плодів;
- застосуванням ауксинів регулює листопад, опадання плодів, квіток
- впливають на в'язкість цитоплазми, посилюють поглинання води, зумовлюють рух цитоплазми;
- бере участь у ростових рухах.

Цитокініни – речовини, що стимулюють поділ клітин у культурі калусної тканини рослин.

Фізіологічна дія:

- стимуляція поділу клітин та їх диференціювання;
- затримка процесів старіння;
- індукують поділ клітин при наявності ауксинів;
- затримують старіння;

– стимулюють загальний обмін речовин.

В основі ростових процесів цитокінінів лежить процес прискорення клітинного поділу, пов'язаний з посиленням синтезу ДНК.

Гіберелінів найбільше у молодих органах, які не завершили свій ріст. Синтезуються гібереліни у молодих листках, бруньках, насінні і кінчиках коренів.

Фізіологічна дія:

- стимулюють вегетативний ріст;
- активують процеси розтягування і ділення клітин;
- прискорюють проростання насіння;
- індукують цвітіння у деяких груп рослин;
- сприяють утворенню партенокарпічних плодів;
- змінюють формування статі у чоловічий бік;
- підвищують активність багатьох ферментів.

Переміщуючись із тканини і органів, де вони синтезуються, фітогормони впливають на фізіологічні процеси в інших тканинах і органах.

Абсцизова кислота (АБК) – природний інгібітор росту, який прискорює опадання черешків листків, гальмує ріст відрізків колеоптилів, затримує проростання насіння. АБК володіє сильною інгібуючою дією, викликає опадання листків, перехід деревних рослин до стану спокою. Багато АБК в старих та зрілих листках, бруньках та насінні, що знаходяться у стані спокою. АБК інгібує поділ та розтяг клітин.

Етилен – це гормон старіння або дозрівання. Міститься в різних органах рослин, антагоністично взаємодіє з ауксином. Викликає уповільнення росту, прискорення старіння, дозрівання та опадання плодів, скидання квітів, зав'язі, листків.

10. 11. Рухи рослин

Рослини не мають специфічних органів руху. Проте, ряд специфічних реакцій зумовлюють зміну положення органів рослини у просторі і мікроструктур у клітині. Рухи рослин різноманітні і відбуваються як внаслідок подразнень, так і без них. Рух органів рослин, які закріплені у субстратах, звичайно спостерігається неозброєним оком і зумовлений передусім процесами росту і зміною тургорного тиску. Рослини здійснюють свої рухи тим, що накопичують або віддають воду. Якщо поглинання води зворотне, то рухи вважаються тургорними. При незворотному поглинанні води мову треба вести про ростові рухи. Ростові рухи пов'язані з ростом органів у довжину внаслідок збільшення об'ємів клітин за рахунок надходження води до вакуолі й одночасного росту клітинної оболонки.

Тропізми – зміна положення органів у закріплених у ґрунті рослин, які викликаються односторонньою дією зовнішнього подразника. Залежно від характеру подразника розрізняють фото-, гео-, хемо-, осмо-, гідро-, електро-,

термо- і травмотропізми. За типом відповідної реакції тропізми можуть бути позитивними або негативними. У їхній основі, як правило, лежать процеси росту.

Фототропізми. Із зовнішніх факторів, які впливають на рух рослин, особливе значення має світло (синьо-зелене і синьо-фіолетове). При позитивному фототропізмі вигинання органу у бік джерела світла відбувається перш за все внаслідок затримки росту освітленого боку органу і посиленого росту його затіненого боку. Місце сприйняття подразнення світлом знаходиться ближче до верхівки органу, ніж зона вигину, а між цими ділянками відбувається проведення подразнення.

Геотропізм. Поряд зі світлом сила тяжіння є головним фактором, який визначає положення рослин у просторі. Геотропізмом називають здатність рослин сприймати і реагувати на земне тяжіння. Наочним прикладом геотропної реакції є напрям росту дерев на гірських схилах: розташування дерев не залежить від стрімкості схилу і спрямоване від центру Землі. Негативно геотропні органи або їх частини ростуть у напрямі від центру Землі. Геотропний вигин це рух, зумовлений ростом.

Хемотропізм. Хімічні речовини також можуть викликати спрямовані ростові рухи. Корені виявляють позитивний хемотропізм у першу чергу до фосфатів, двоокису вуглецю і кисню. Цей рух сприяє наближенню їх до багатих поживними речовинами і добре аерованих зон ґрунту.

Гідротропізм. Його можна розглядати як особливу форму хемотропізму. Сприйняття подразнення, що зумовлює гідротропізм, проходить у кінчику кореня. Механізм сприйняття подразнення вивчений недостатньо. Можливо, перш за все має значення різниця тургорного тиску у клітинах, а в наступних процесах беруть участь і ростові речовини.

Тигмотропізм – це спрямована відповідна реакція, яку викликає торкання; спостерігається позитивна у вусиків, колеоптилю, негативна - у коренів.

Інші тропізми можуть бути викликані термічними, електричними і травматичними подразниками.

Настії. На відміну від тропізмів, при настіях немає залежності між напрямом дії подразника і відповідною реакцією. Настії проявляються завдяки змінам тургорного тиску. Назва їхня, як і тропізмів, залежить від подразника.

Фотонастії у квітів. Одні квітки при освітленні відкриваються, інші - закриваються. При кожному новому відкриванні і закриванні відбувається ріст у довжину, відповідно, верхньої сторони листочків оцвітини. В основі руху листків, які завершили ріст, завжди лежать коливання тургорного тиску. Зміни температури також можуть викликати настичні рухи листочків оцвітини у багатьох рослин.

Сейсмонастичні реакції – це найбільш швидкі і найбільш помітні у світі рослин рухи, які викликаються механічними причинами. Найбільш відомі сейсмонастичні зміни положення у листків мімози.

10.12. Спокій рослин, його види. Переривання спокою

Не все насіння за умов достатньої вологості бубнявіє і проростає. Причиною цього може бути стан глибокого спокою, який зумовлений: морфологічною незрілістю зародка (неповний його розвиток), фізіологічною незрілістю, наявністю інгібіторів, які пригнічують ферментативні реакції, непроникністю насінневої оболонки для води, газів і т. п.

Здатність рослин та їхніх органів перебувати у стані спокою - це цінна біологічна властивість, яка допомагає витримувати несприятливі для життєдіяльності умови. Характерною ознакою спокою є відсутність видимого росту у бруньок, насіння, бульб, цибулин і низька інтенсивність обміну речовин - як результат специфічних особливостей стану біоколоїдів. Керування тривалістю спокою рослин має велике значення у практиці сільського господарства. Порушення його досягається різними методами.

Морфологічно і фізіологічно незрілі зародки можуть закінчити дозрівання спонтанно, шляхом перетворення внутрішніх стимулів. Речовини, які стримують проростання містяться у зародку, ендоспермі, насінній оболонці або м'якоті і шкірочці плодів, можуть розщеплюватись або вимиватись водою. Непроникність насінневої оболонки для води і газів усувається при механічних пошкодженнях або при застосуванні хімічних препаратів. Проростання стимулюють гібереліни, етиленхлоргідрин, тіосечовина та ін.

Переривання спокою.

До екзогенних факторів, що впливають на стан спокою, належать світло, вологість, температура, газовий склад атмосфери. Серед них особливе значення має температура. Для кожного виду рослин проростання можливе лише за певних температурних умов. У багатьох випадках припинення спокою викликається дією холоду.

Стратифікація – виведення зі стану спокою зберіганням насіння при низьких температурах (від 0 до +5°C) у суміші ґрунту з піском або торфом протягом певного проміжку часу.

Скарифікація – штучне пошкодження насінневих покривів, що перешкоджають надходженню води і повітря та ускладнюють взаємодію насіння з оточуючим середовищем, механічним шляхом.

Вплив холодом на переривання спокою виявляється різними шляхами. Він може прискорити дозрівання зародка, усунути непроникність насінневої оболонки, знизити вміст інгібіторів та ін. Іноді потреба рослин у холоді може бути замінена дією високих температур. У деяких рослин проростання стимулює дія змінних температур. Для багатьох рослин необхідною є

взаємодія температури і світла. Нерідко спокій насіння переривається низькими температурами, але зберігається при високих, а при середніх регулюється світлом. Часто холод може замінити червоне світло.

Контрольні запитання

1. Поняття про ріст і розвиток рослин, їх взаємозв'язок.
2. Поняття про онтогенез. Природа і етапи індивідуального розвитку у рослин.
3. Значення фітогормонів.
4. Особливості проростання насіння.
5. Періодичність росту і етапи росту рослинних клітин.
6. Перехід рослин до стану спокою. Види спокою та їх значення в житті рослин.
7. Способи порушення спокою рослин.
8. Види ростових рухів у рослин і їх фізіологічне значення.
9. Полярність, ростові кореляції, апікальне домінування, регенерація у рослин.
10. Фотоперіодизм. Рослини короткого і довгого дня. Локалізація фотоперіодичної дії.
11. Фітохромна система і фотоперіодизм.
12. Термоперіодизм. Яровизація.
13. Вплив зовнішніх факторів на ріст і розвиток рослин.

ТЕМА 11.

СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО БІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА. МЕХАНІЗМИ ЇХ РЕГУЛЯЦІЇ.



11.1. Стійкість рослин до інфекційних захворювань.

Основними біотичними стресорами для рослин є патогени і фітофаги. На різних етапах розвитку рослини зазнають нападу вірусів, бактерій, паразитичних грибів, комах, кліщів, нематод та інших патогенів і шкідників.

Різні хвороби по-різному впливають на рослини. Одні цілком знищують рослини, інші послаблюють життєдіяльність рослин під час росту, треті обмежують область їхнього вирощування. Шкідливість – це ступінь впливу захворювання на кожну окрему рослину, кожен індивідуум.

Шкідливість – поняття біологічне і виявляється в різних формах: у повному знищенні всієї рослини або окремих органів і частин, у морфологічних і анатомічних змінах тканин хворої рослини, порушенні їхніх фізіологічних функцій. Вона не залишається однаковою для одного і того ж виду рослини і залежить від умов вирощування, ступеня паразитичної активності збудника хвороби.

Шкода – це величина, яка характеризує втрату врожаю від хвороби в певний момент для певного господарства за певних умов. Шкода – поняття господарське, вона може бути виражена у відповідних товарних або грошових одиницях. Хвороби рослин широко поширені і завдають великих збитків. У зв'язку з цим вивчення біології і закономірностей розвитку збудників хвороб, а також розробка засобів боротьби з ними має важливе державне значення.

Для захисту від потенційних шкідників і захворювань у рослин є великий арсенал пристосувань. Хорошим бар'єром для деяких бактерій і грибів є кутикула і перидерма. Проте головною є хімічна система захисту, яка налічує тисячі різноманітних речовин вторинного походження. Саме вторинні сполуки забезпечують основний захист рослин від ураження патогенами і ушкодження комахами. Проте селекція більшості культурних рослин здійснювалася шляхом зниження вмісту речовин вторинного походження, що

негативно позначалося на їх стійкості до комах і захворювань.

Розрізняють такі групи патогенів:

• **Факультативні** (необов'язкові) паразити належать до сапрофітів, живуть на мертвих залишках рослин, але можуть уражувати живі ослаблені рослини. Факультативні сапрофіти, ведуть в основному паразитичний спосіб життя, рідше – сапрофітний.

• **Облігатні** (обов'язкові) паразити уражують тільки живі рослини.

За характером живлення паразити поділяються на некротрофи і біотрофи. Некротрофи (всі факультативні паразити і деякі факультативні сапрофіти) поселяються на заздалегідь убитій ними тканині. Клітини рослини-живителя гинуть і перетравлюються під дією токсинів і гідролітичних ферментів, що виділяються патогеном. Біотрофи (облігатні паразити) певний час співіснують з живими клітинами рослини-живителя.

Стійкість рослин до патогенів визначається, як було встановлено Г. Флором у 50-і роки 20 століття, взаємодією компліментарної пари генів рослини-живителя і патогену, відповідно, гена стійкості (R) і гена авірулентності (Avr). За концепцією Флора, деякі метаболіти рослини (рецептори), синтезовані під контролем генів стійкості, впізнають чужорідні метаболіти патогенів, що контролюються компліментарними генами авірулентності, внаслідок чого індукуються захисні відповіді. Відсутність у живителя рецептора внаслідок зміни або втрати гена стійкості або відсутність у патогену метаболіту, що зв'язується з рецептором, призводять до того, що рослина перестає впізнавати патоген і імунні реакції або не активуються або активуються надто слабо і пізно.

Таким чином, у концепції Флора мають функціонувати принаймні чотири типи факторів:

специфічні - гени авірулентності і кодовані ними сполуки, що отримали назву еліситорів і гени стійкості і їх продукти – рецептори;

неспецифічні - трансдуктори сигналів, що передають інформацію в геном і гени імунної відповіді.

Продукти експресії деяких генів стійкості рослин (R генів) встановлені. Це білки і всі вони містять повтор, багатий на лейцин, а також протеїнкіназний і нуклеотидзв'язуючий домени. Домен білка, що містить повтор, багатий на лейцин, відповідає за з'єднання білка з білком, тобто за розпізнавання патогену. Протеїнкіназний і нуклеотидзв'язуючий домени беруть участь у фосфорилуванні білків і регуляції експресії захисних генів, відповідно. З боку патогенів в процесі впізнавання беруть участь еліситори. Це речовини, що індукують у стійких рослин експресію захисних генів. Рослинні глюканази, руйнуючи полісахариди клітинних стінок грибів і бактерій, перетворюють їх на низькомолекулярні еліситори -глюкани і хітозан. Еліситором є і ліпоглікопротеїновий комплекс (активна частина –

ненасичені жирні кислоти). При руйнуванні пектинових полісахаридів рослинних клітинних стінок полігалактуроазами патогенів утворюються особливі речовини («сигнали тривоги»), які мігрують в здорові клітини, де індукують захисні реакції. Ці речовини здобули назву конститутивних (ендогенних) елісаторів або олігосахаринів. Рослина розпізнає елісатори своїми рецепторами, розташованими в клітинній стінці і плазмалемі.

Утворення комплексу елісатор-рецептор активує захисні механізми рослини. Проте взаємодії грибних елісаторів з рецепторами перешкоджають супресори – низькомолекулярні глюкани, що виділяються гіфами грибів і конкурують з елісатором за з'єднання з рецептором. Якщо супресор зв'язується з рецептором, то захисні реакції не активуються. Для грибів і бактерій відомо, що їх елісатори зв'язуються із зовнішньою ділянкою білкового рецептора, розташованого в плазмалемі. В результаті цього зв'язування відбувається автофосфорилування зовнішньої ділянки рецептора і зміна його конформації. Залишок фосфорної кислоти передається на внутрішню ділянку рецептора, що також змінює його конформацію. Результатом взаємодії рецептора з елісатором є активація каскаду передачі сигналу, що зумовлює посилення експресії захисних генів. У трансдукції сигналів біотичних стресорів задіяні всі сім нині відомих сигнальних систем.

11.2. Видовий імунітет

Поняття «видовий імунітет» було вперше запропоновано М. І. Вавиловим. Видовий імунітет виявляється у тому, що кожен вид рослини має стійкість до переважної більшості потенційно небезпечних патогенів. Однак деякі види паразитів тривалим еволюційним шляхом пристосувалися долати видовий імунітет рослини і стали патогенними (вірулентними) для неї. Такі види патогенів мають здатність уражувати тільки певні види рослин. Найбільш важливим чинником для прояву патогенності є відповідність між поживними потребами патогенна і складом живильних речовин рослини. До переважної більшості патогенів рослини мають уроджений імунітет. Майже нездоланим бар'єром для багатьох патогенів, що не мають спеціальних пристосувань для активного проникнення, служать покрови і клітинна стінка рослин. Їх пошкодження може відкрити доступ патогену до внутрішніх тканин рослини. Також причиною видового імунітету рослини може бути його поживна непридатність для патогену. Це може бути пов'язане з наявністю токсичних речовин, з відсутністю або низьким вмістом у тканинах рослин речовин, необхідних для нормального розвитку паразита.

Рослини мають великий спектр токсичних речовин, які постійно присутні в тканинах, незалежно від того, зазнавали вони інфікування чи ні. Деякі з них (наприклад, сапоніни) завжди містяться в активній формі, інші локалізовані у вигляді неактивних попередників у вакуолі (ціаногенні глікозиди, глікозинолати) і активуються тільки при пошкодженні клітин

патогеном. Такі прототоксини рослин називають фітоантисипінами. Їх синтез каталізується цитоплазматичними ферментами, які активуються при пошкодженні тканин патогеном. Саме фітоантисипіни часто виступають у ролі першого хімічного бар'єра на шляху проникнення патогену.

11.3. Захисні реакції рослин на ураження патогенами

Патоген, подолавши поверхневі бар'єри і потрапивши в провідну систему і клітини рослини, спричиняє захворювання. Характер захворювання залежить від стійкості рослини. За ступенем стійкості виділяють чотири категорії рослин: чутливі, толерантні, надчутливі і вкрай стійкі (імунні). Їх можна охарактеризувати на прикладі взаємодії рослин з вірусами. У чутливих рослинах вірус транспортується з первинно заражених клітин по рослині, добре розмножується і спричиняє різноманітні симптоми захворювання. Проте і у чутливих рослин існують захисні механізми, що обмежують вірусну інфекцію. Про це свідчить відновлення репродукції вірусу тютюнової мозаїки в протопластах, ізольованих із заражених листків рослин тютюну, в яких закінчилося зростання інфекційності. Темно-зелені зони, що утворюються на молодих листках хворих чутливих рослин, характеризуються високим ступенем стійкості до вірусів. Клітини цих зон майже не містять вірусних частинок порівняно із сусідніми клітинами світло-зеленої тканини. Низький рівень накопичення вірусів в клітинах темно-зеленої тканини пов'язаний з синтезом антивірусних речовин. У толерантних рослинах вірус розповсюджується по всій рослині, але погано розмножується і не спричиняє симптомів захворювання.

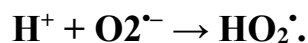
У надчутливих рослин первинно інфіковані і сусідні клітини, локалізуючи вірус в некрозах. Вважається, що у дуже стійких рослин вірус репродукується тільки в первинно заражених клітинах, не транспортується по рослині і не спричиняє симптомів захворювання. Проте був показаний транспорт вірусного антигену і субгеномних РНК в цих рослинах, а при витримуванні заражених рослин за зниженої температури (10-15°C) на інфікованих листках з'являлися некрози.

11.4. Реакція надчутливості

Реакція надчутливості полягає у швидкій локальній загибелі інфікованих рослинних клітин разом з патогеном, що забезпечує стійкість всієї рослини. Така реакція є однією з найбільш ефективних способів захисту рослин від патогенних організмів. Смерть інфікованих клітин і створення захисного бар'єру навколо некрозів блокують транспорт інфекції по рослині, перешкоджають доступу до патогену живильних речовин, спричиняють елімінацію патогену, призводять до утворення антипатогенних ферментів, метаболітів і сигнальних речовин, які активують захисні процеси в сусідніх і віддалених клітинах, і сприяють одужанню рослини. Загибель клітин

відбувається шляхом запуску генетичної програми смерті і утворення речовин і вільних радикалів, токсичних як для патогену, так і для самої клітини. Реакція надчутливості виникає за умови розпізнавання рослиною за допомогою рецепторів, що є продуктами генів резистентності (R-генів) еліситорів патогену, які є продуктами генів авірулентності (avr-генів). Як правило, вже через кілька хвилин після взаємодії елісатора з рецептором рослинної клітини змінюються іонні потоки через плазмалему.

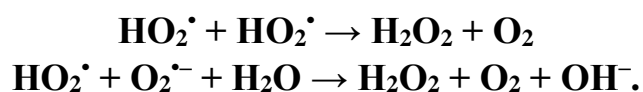
Особлива роль належить іонам Ca^{2+} . У перші хвилини після зараження відбувається різке збільшення концентрації кальцію в цитозолі за рахунок потоку через кальцієві канали і активація різних кальційзв'язуючих білків, передусім протеїнкіназ. Деякі з них активуються кальцієм безпосередньо, інші за посередництва кальмодуліну. Однією з мішеней кальцію є мультиферментний комплекс НАДФН-оксидази, який активується за рахунок кальційзалежного фосфорилування і каталізує утворення в плазмалемі супероксидного аніон-радикала $\text{O}_2^{\cdot-}$. Однозначних уявлень про механізми такої активації поки немає. Згідно з однією з моделей первинний потік кальцію в цитозоль призводить до активації кальційзалежної протеїнкінази, яка фосфорилує N-термінальну ділянку молекули НАДФН-оксидази і викликає конформаційні зміни мембранної субодиниці ферменту Rboh (Respiratory burst oxidase homologs). Вони полегшують з'єднання з нею цитозольної субодиниці (Rop ГТФази), що призводить до підвищення активності НАДФН-оксидази і посилення утворення $\text{O}_2^{\cdot-}$. Далі супероксидний аніон-радикал ферментативно і неферментативно швидко перетворюється на інші активні форми кисню: пероксид водню (H_2O_2), гідропероксидний радикал (HO_2^{\cdot}), гідроксильний радикал ($\cdot\text{OH}$). Утворення гідропероксидного радикала відбувається за рахунок протонування супероксидного аніон-радикала за низьких значень рН:



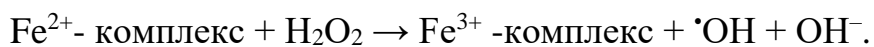
Пероксид водню утворюється шляхом дисмутації супероксидного аніон-радикала під дією супероксиддисмутази



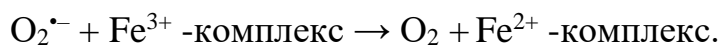
або за рахунок спонтанних перетворень як $\text{O}_2^{\cdot-}$, так і HO_2^{\cdot} :



Утворення гідроксильного радикала $\cdot\text{OH}$, який є дуже сильним окисником, відбувається в реакції Фентона з пероксиду водню з участю металів зі змінною валентністю в хелатованій формі (насамперед $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$):



Fe^{3+} -комплекс може ефективно відновлюватися супероксидним радикалом $\text{O}_2^{\cdot-}$, забезпечуючи таким чином циклічність реакції Фентона:



Процес утворення великої кількості активних форм кисню називають окиснювальним вибухом. Найбільш активні форми кисню ($\text{HO}_2\cdot$ і $\cdot\text{OH}$) здатні індукувати ланцюгові реакції, які призводять до утворення великої кількості вільних радикалів, що спричиняє пероксидне окиснення ліпідів, руйнування цілісності мембран, інактивацію ферментів і руйнування нуклеїнових кислот. Активні форми кисню є необхідним, але недостатнім чинником для індукції реакції надчутливості. Для розвитку такої реакції необхідні її підсилювачі. Серед них особливе значення мають саліцилова кислота і оксид азоту.

Саліцилова кислота здатна інгібувати каталазу і тим самим сприяти накопиченню більшої кількості пероксиду водню та інших активних форм кисню, необхідних для виникнення в клітинах окиснювального вибуху. Крім того, на деяких видах рослин показана здатність саліцилової кислоти спричиняти активацію супероксиддисмутази, що також сприяє накопиченню в клітинах стабільної активної форми кисню – пероксиду водню. Збільшення вмісту саліцилової кислоти в клітинах надчутливих рослин індукується пероксидом водню, який нагромаджується раніше за рахунок активації НАДФН-оксидази, котра утворює супероксидний радикал, що є джерелом синтезу H_2O_2 в ферментативних і не ферментативних реакціях.

Роль оксиду азоту у рослин в посиленні реакції надчутливості у відповідь на атаку патогенів менш досліджена. Водночас у багатьох роботах показані посилення синтезу NO в клітинах, уражених патогенами, і його участь в трансдукції сигналу, необхідного для розвитку захисних реакцій. За однією з моделей, активація утворення активних форм кисню і оксиду азоту у надчутливих рослин створює передумови для утворення пероксинітриду (ONOO^-), який чинить токсичний вплив на патоген. Реакція надчутливості закінчується появою некротичних плям, загибеллю частини клітин рослини-живителя і патогену. Велике значення в некротизації інфікованих клітин надчутливих рослин має вихід фенолів з центральної вакуолі. Внаслідок реакції надчутливості в некротичних ділянках утворюються механічні бар'єри, що перешкоджають поширенню патогену у

тканинах. Некротичні зони оточуються шаром перидерми, у самій зоні накопичуються токсичні сполуки, а у живих клітин посилюється міцність клітинних стінок. Багато видів рослин реагують на грибку або бактеріальну інфекцію активацією синтезу лігніну або калози, які забезпечують додаткову міцність клітинних стінок, перешкоджаючи проникненню інфекції. При інфікуванні у клітинній стінці також зростає кількість екстенсинів – гідроксипролін-багатих білків. При цьому під дією пероксиду водню, що утворюється в реакції надчутливості, відбувається молекулярна «зшивка» поліпептидних ланцюгів цих структурних білків у міцну тривимірну мережу, що зміцнює клітинну стінку. Виявлено, що індукція експресії деяких генів, що кодують екстенсини, спричиняється пораненням та/або обробкою елісаторами.

Одним з елементів відповіді рослин на ураження патогенами є зростання вмісту жасмонової кислоти в клітинах. Синтез жасмонатів може бути індукований також дією елісаторів або пораненням рослин. Жасмонова кислота активує експресію низки генів, продукти яких важливі для реалізації захисних реакцій. До них належать, зокрема, тіоніни (білки, що беруть участь у руйнуванні бактеріальних і грибних мембран), екстенсини, ферменти, що беруть участь в синтезі фенольних речовин і фітоалексинів. Обробка рослин жасмоновою кислотою помітно підвищує їх стійкість до біотичних і абіотичних стресорів. Жасмонова кислота, як і саліцилат, вважається одним із факторів індукції імунітету рослин до повторних заражень

Завершальний етап реакцій-відповідей рослин на зараження несумісними патогенами пов'язаний із синтезом великої кількості білків і речовин вторинного метаболізму, що пригнічують розвиток інфекції. До таких білків належать PR-білки (pathogenesis related proteins). Ряд PR-білків є гідролітичними ферментами, що розщеплюють деякі полімери клітинних стінок паразитів. Наприклад, β -1,3-хітиназа руйнує хітин грибних патогенів, а β -1,3-глюканаза – глюканові полісахариди клітинної стінки грибів. Утворювані внаслідок цього олігосахариди виступають в ролі елісаторів, що індукують у рослин синтез фітоалексинів.

Фітоалексини також синтезуються у відповідь на олігосахариди, що утворюються при розщепленні клітинної стінки рослини гідролітичними ферментами патогену. Фітоалексини являють собою велику групу метаболітів вторинного походження, які швидко синтезуються у місці інфікування і пригнічують розвиток патогену. Синтез фітоалексинів є обов'язковим критерієм наявності реакції надчутливості в ході патогенезу.

На відміну від фітоантисипінів, фітоалексини з'являються у рослинних тканинах тільки при їх пошкодженні. При цьому індукується експресія генів, що кодують ферменти, необхідні для синтезу фітоалексинів. Різні види рослин синтезують різні хімічні групи речовин, що виконують функції фітоалексинів. У бобових це частіше ізофлавоноїди, у пасльонових –

сесквітерпени.

Крім фітоалексинів і PR-білків до хімічної системи захисту рослин відносять також токсичні для патогенів пептиди – тіоніни і дефензини. Низькомолекулярні цистеїн-багаті білки тіоніни мають велику спорідненість до фосфоліпідів, тому здатні спричиняти порушення структури і функцій біомембран. Вони токсичні передусім для бактерій і грибів, але можуть спричиняти порушення проникності мембран й інших клітин. Невеликі поліпептиди дефензини синтезуються у рослинах у відповідь на зараження бактеріями або патогенними грибами. Їх токсичність пояснюють здатністю змінювати мембранний потенціал клітини. При цьому, на відміну від тіонінів дефензини не порушують структуру мембран.

11.5. Індукована стійкість до повторного зараження патогеном

Однією з характерних властивостей надчутливих рослин є набута (індукована) стійкість до повторного зараження патогеном. Були запропоновані терміни: системна набута стійкість (systemic acquired resistance – SAR) і локальна набута стійкість (localized acquired resistance – LAR). Про LAR говорять в тих випадках, коли стійкості набувають клітини у зоні, що безпосередньо примикає до локального некрозу (відстань приблизно 2 мм). У цьому разі вторинні некрози зовсім не утворюються. Набута стійкість вважається системною, якщо вона розвивається в клітинах хворої рослини, віддалених від місця первинного проникнення патогену. Набута стійкість, як правило, неспецифічна. Стійкість рослин до вірусів може бути спричинена бактеріальною і грибною інфекціями і навпаки. Стійкість може індукуватися не тільки патогенами, а й різними речовинами, наприклад екзогенними саліциловою або жасмоновою кислотами. Розвиток SAR пов'язаний з розповсюдженням у рослині речовин, що утворюються в первинно заражених листках. Є припущення, що індуктором SAR є саліцилова кислота, яка утворюється при некротизації первинно заражених клітин. Воно базувалося на таких фактах. Зараження рослин огірків вірусом некрозу тютюну або грибом *Colletotrichum lagenarium* спричиняло підвищення концентрації саліцилової кислоти у флоємному соку. У дослідях з використанням радіоактивної мітки було встановлено, що велика частина саліцилової кислоти, що міститься в неінфікованих листках хворих рослин, транспортувалася з первинно заражених листків. Трансгенні рослини тютюну і *Arabidopsis thaliana* з вбудованим бактеріальним геном *nahG*, що кодує фермент саліцилатгідроксилазу, який каталізує перетворення саліцилової кислоти на катехол, не накопичували саліцилову кислоту і не виявляли стійкість до зараження патогеном.

11.6. Стійкість рослин до фітофагів

Для захисту від шкідливих комах рослини мають широкий набір речовин вторинного походження. Серед цих речовин є і надзвичайно токсичні, здатні вбити будь-яку тварину. Тому тварини зазвичай уникають отруйних рослин. Деякі вторинні сполуки надають рослинам неприємного смаку, що також відлякує фітофагів. Для тварин, як правило, токсичні присутні в рослинах деякі терпеноїди та ефірні олії, ціаногенні глікозиди і окремі непротеїногенні амінокислоти. Ціаногенні глікозиди при порушенні тканин розкладаються з виділенням ціановодневої кислоти, непротеїногенні амінокислоти можуть порушувати білковий обмін.

Важливим компонентом захисних реакцій рослин є також інгібітори ферментів, що беруть участь у процесах перетравлювання їжі комахами. У більшості бобових, наприклад, є білок-інгібітор амілази – ферменту, що розщеплює крохмаль.

Найбільш вивченими компонентами захисних систем рослин, які спричиняють порушення травлення у комах-фітофагів, є інгібітори протеаз – ферментів, що розщеплюють білки в процесі перетравлювання їжі. У комах, які живляться рослинами, що містять інгібітори протеаз, різко знижуються темпи росту і розвитку, оскільки в їхньому раціоні виявляються відсутніми вільні амінокислоти. Водночас в їх травному тракті відбувається накопичення неперетравленої їжі, що активує чутливі до розтягування механорецептори і спричиняє у комах відчуття насичення.

Інгібітори протеаз зазвичай не присутні в рослинах (виняток складає насіння), а з'являються у відповідь на ушкодження. Експресія генів, що кодують інгібітори протеаз, індукується механічним ушкодженням рослин і контролюється пептидним фітогормоном системіном, що складається з 18 амінокислот, і жасмоновою кислотою. Жасмонова кислота та її метиловий ефір можуть синтезуватися при механічному пошкодженні клітин з ліноленової кислоти, що утворюється при розпаді фосфоліпідів клітинних мембран. Поряд з цим існують альтернативні шляхи синтезу цього фітогормону – з галактоліпідів та гексадекатрієнової кислот. Жасмонова кислота транспортується у неушкоджені ділянки флоею, а метилжасмонат, як летка сполука – через повітря.

Встановлений каскад подій, що спричиняють синтез інгібіторів протеаз. На першому етапі ушкодження рослини комахами синтезується системін. Далі він транспортується по флоемі у неушкоджені частини рослин, де взаємодіє з рецепторами та ініціює синтез жасмонової кислоти, котра активує експресію генів, що кодують синтез білків – інгібіторів протеаз. Встановлено, що у томатів системін індукує системну регуляцію понад 20 генів, які беруть участь в підвищенні стійкості до ушкодження фітофагами, патогенами, пораненням, а також абіотичними стресорами. При цьому

регуляція експресії деяких генів системіном може здійснюватися у поєднанні з іншими фітогормонами – абсцизовою і жасмоновою кислотами, етиленом.

11.7. Методи і заходи захисту рослин.

Розрізняють кілька груп методів захисту рослин від захворювань: агротехнічні, хімічні і біологічні.

Агротехнічний і санітарно-профілактичний захист рослин.

Рослини, що ростуть на не зовсім підходящому для цього субстраті – без урахування близькості ґрунтових вод і оцінки верхніх шарів ґрунту, у великому ступені страждають від хвороб. Тому якісний догляд за такими рослинами особливо важливий. Також велике значення в попередженні масового розвитку хвороб має виключення спільного вирощування зерняткових і кісточкових порід, смородини та агрусу, малини та полуниці, що передбачається в промисловому плодівництві, але практично нездійснено на садових ділянках через невелику площу. Різні терміни розвитку цих рослин ускладнюють одночасне вжиття хімічних заходів захисту, що створює умови для збереження інфекції і розвитку хвороб.

Важливе місце в попередженні появи захворювання належить знищенню бур'янів, заорюванню опалого листя, своєчасному обрізанню гілля, спалюванню підстилки, компостуванню опалого листя та обрізаних пагонів, акуратному зборові врожаю, знищенню інфікованих засохлих плодів, підборові сортів з високою або підвищеною стійкістю до хвороб. Не менше значення має і регулярне внесення у ґрунт органічних і мінеральних добрив, здійснення підгодівель, поливів або зрошення посадок і посівів для підвищення стійкості рослин до патогенів, прискорення їхнього росту, стимулювання високої врожайності. Таким чином, ретельне дотримання методів агротехніки – важлива умова одержання стабільних стійких врожаїв.

Хімічні засоби захисту. Захист рослин з використанням хімічних засобів широко застосовується, тому що вони дуже ефективні та універсальні. Однак більшість з цих засобів більш або менш отруйні для людини, і перш ніж одержати дозвіл на їхнє застосування, проводять дослідно-виробничу перевірку. Крім того ці речовини накопичуються у ґрунті і рослинах, потрапляють із продуктами харчування в організм і викликають хронічне отруєння, а також пригнічують діяльність корисної мікрофлори. Тому отруйні для людини препарати поступово замінюють на менш отруйні, та з їхнього асортименту цілком виключають речовини, що акумулюються в організмі.

Основа хімічного методу – дія отруйних речовин, що убивають збудників хвороб. Отруйність хімічного препарату залежить від його концентрації, тривалості дії, температурних факторів та загального стану патогенних організмів. Якщо вони знаходяться у стані спокою (спори), то мають найбільшу стійкість, а міцелій, який росте та спори на стадії проростання, відрізняються значно слабшою стійкістю.

Хімічні заходи захисту поділяються на профілактичні та винищувальні. Профілактичні здійснюють до початку поширення патогенів. Їхня мета – попередити масовий розвиток патогенів, тому що захворювання легше попередити, ніж лікувати. Винищувальних заходів вживають для придушення збудників у період їхнього активного розвитку на рослині або для знищення зимуючої інфекції патогену.

Біологічні методи захисту. В основі біологічних методів захисту рослин знаходиться явище антагоністичних і алелопатичних взаємин між патогенними і сапротрофними організмами, а також здатність деяких рослин виділяти фітонциди та інгібітори.

Висаджені по периметру грядки чорнобривці врятують цибулю і моркву від мух, капусту – від гусениць (рис.11.1), полуницю, баклажани, огірки і помідори - від цілого списку шкідників. Фітонциди, які виділяють усі частини рослини, знищують бактерії в повітрі та ґрунті. Величезну користь чорнобривці приносять при зараженні грядок нематодами. Цього крихітного шкідника не можна винищити за допомогою хімії. Щоб очистити ділянку від нематоди, потрібно засадити її чорнобривцями. За літо токсичні речовини, які виділяє їхнє коріння, знищать усіх черв'яків.



Рис.11.1. Вирощування капусти разом з чорнобривцями

На відміну від хімічних методів, біологічні прийоми не забруднюють навколишнє середовище і не викликають відмирання корисної мікрофлори. На сьогодні біологічні засоби захисту рослин ґрунтуються, в основному, на

використанні явища антагонізму між сапротрофними і фітопатогенними грибами.

Застосування біологічних препаратів дає високу ефективність у боротьбі з хворобами. Однак їхнє виробництво і застосування ще не досягло значних масштабів.

Карантинна служба. Карантин рослин – система заходів, які перешкоджають проникненню нових видів хвороб і шкідників з інших країн, і обмеження поширення місцевих видів. Відповідно до призначення карантин поділяється на зовнішній і внутрішній. Розширення торговельних зв'язків окремими країнами і скорочення часу, необхідного для перевезення вантажів, збільшує небезпеку завезення нових патогенів. У зв'язку з цим на організацію карантину рослин у більшості країн звертається велика увага. В Україні існує широко розгалужена мережа організацій з карантину рослин, що очолюється Державною інспекцією з карантину та захисту рослин при Міністерстві сільського господарства. У завдання карантинної служби входять:

- 1) перевірка і знезаражування посадкового та насінного матеріалу;
- 2) виявлення карантинних об'єктів і визначення районів їхнього поширення;
- 3) контроль за станом розплідників і випуском здорового посадкового матеріалу;
- 4) ліквідація вогнищ зараження за виявлення карантинних об'єктів.

Контрольні запитання:

1. Основні біотичні стресори для рослин.
2. Захист від потенційних шкідників і захворювань у рослин.
3. Групи патогенів.
4. Видовий імунітет.
5. Захисні реакції рослин на ураження патогенами. Відповіді рослин на ураження патогенами.
6. Категорії рослин: чутливі, толерантні, надчутливі і вкрай стійкі.
7. Значення саліцилової і жасмонової кислот.
8. Індукована стійкість до повторного зараження патогеном.
9. Стійкість рослин до фітофагів.
10. Фізіологія імунітету рослин. Шляхи підвищення стійкості рослин до захворювань.
11. Методи і засоби захисту рослин від хвороб.

ТЕМА 12.

АДАПТАЦІЯ РОСЛИН ДО УМОВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ



12.1. Стійкість і адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний синдром

Рослинні організми в природних і штучних умовах зазнають впливу різноманітних чинників середовища, що практично постійно змінюються. До них належать:

- фізичні фактори – температура (висока, низька, охолодження, заморожування, перегрів), гідратація (посуха, затоплення), світло, радіація, магнітне поле;
- хімічні фактори (солі, важкі метали, кислотність середовища, газоподібні токсиканти, гербіциди тощо);
- біотичні фактори (інфекції, комахи);
- механічні фактори (вітер, тиск, пошкодження).

Всю різноманітність відносин рослинного організму чи фітоценозу з оточуючим середовищем відображає адаптація.

Адаптація – це процес пристосування організму до різноманітних зовнішніх впливів, що супроводжується структурними, функціональними, молекулярними змінами, які сприяють пристосуванню організму до впливу довкілля. Залежно від тривалості адаптивного процесу виділяють такі типи адаптації до зовнішніх умов, а саме:

Еволюційна (генетична) адаптація – найбільш тривалий процес пристосування до умов навколишнього середовища. Базується на утворенні нової генетичної інформації, яка, в свою чергу, визначає нові адаптивні фенотипові ознаки. Такий тип адаптації реалізується протягом багатьох генерацій.

Аклімація та акліматизація – процеси пристосування, які відбуваються протягом життєвого циклу організму.

Аклімація – адаптаційні зміни, що спостерігаються в лабораторних умовах у відповідь на експериментальне зменшення або ж збільшення окремих параметрів оточуючого середовища.

Акліматизація – процес, коли організм пристосовується до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах.

Миттєва (швидка) адаптація – пристосувальні процеси у відповідь на зміни навколишнього середовища, які відбуваються практично одразу після дії подразника.

В залежності від механізмів досягнення адаптації виділяють:

Біохімічна адаптація проявляється в зміні іонного і молекулярного складу клітинного розчину та мембранних структур.

Фізіологічна адаптація є наслідком біохімічної і проявляється, наприклад, в зміні інтенсивності фотосинтезу, дихання, росту і розвитку та, врешті, продуктивності рослин.

Анатомо-морфологічна адаптація проявляється в специфічних особливостях анатомічної і морфологічної будови клітин, тканин, окремих органів і організму в цілому, що виникли в процесі еволюції в різних екологічних умовах.

Термін «стрес» був перенесений в фізіологію рослин з медичної науки і міцно закріпився в лексиконі фізіології стійкості рослин. За автором концепції стресу Г. Сельє, стрес – це загальна неспецифічна реакція організму на будь-яку вимогу. За уніфікованою концепцією стресу, що включає оригінальну концепцію стресу Г. Сельє і доповнення, у відповідях рослин на стрес виділяють чотири фази:

1. Фаза відповіді – реакція тривоги (початок стресу). Вона виявляється у відхиленні від функціональної норми, зниженні життєздатності.

2. Фаза відновлення, що включає в себе процеси адаптації, репарації і ефект досягнення підвищеної стійкості.

3. Фаза виснаження. Настає якщо інтенсивність стресового впливу надто висока, перевищує адаптаційні можливості. Вона закінчується хронічною хворобою або загибеллю.

4. Фаза регенерації – часткове або повне відновлення фізіологічної функції після припинення дії стресора і за умови, що ушкодження було не надто сильним.

Існує поняття стійкості – здатності рослин зберігати життєздатність і продуктивність за несприятливих впливів тих чи інших зовнішніх факторів.

Стійкість поділяється на три рівні: клітинний, організменний та популяційно-ценотичний.

На клітинному рівні виділяють наступні форми:

1) **анатомічна форма стійкості** пов'язана з особливостями будови покривних і внутрішніх тканин, що забезпечують захист рослини від проникнення і поширення по організму токсичних речовин. Ксероморфізм, розвиток кутикули, опушення листків, збільшення числа продохів на одиницю площі листка в сукупності з щільним розташуванням внутрішніх тканин листків знижує імовірність проникнення забруднювачів у лист і обмежує їхнє

переміщення в мезофілі листка. Про важливе значення покривних тканин говорить той факт, що багаторічні стовбури і гілки дерев і чагарників, захищені корою і корковим шаром, не ушкоджуються забруднювачами;

2) **фізіологічна форма стійкості** пов'язана з особливостями життєдіяльності рослин (фотосинтезом, диханням, газообміном, транспірацією). Ілюстрацією цієї форми стійкості виступає активна робота продихів, спрямована на зниження газообміну і транспірації у випадку дії атмосферних забруднювачів або посухи;

3) **біохімічна форма стійкості** визначається особливостями метаболізму рослин, що знижують чи виключають імовірність ушкодження ферментних систем, білкового, вуглеводного, азотного, фосфорного та інших обмінів.

Організменний рівень включає:

1) **габітуальну форму стійкості** до несприятливих факторів зовнішнього середовища, яка пов'язана з морфологічними особливостями рослин;

2) **феноритмічну форму стійкості**, що виявляється у розбіжності критичного періоду вегетації рослини з дією екстремального фактора. У процесі вегетації і сезонного розвитку рослин спостерігається слабка морфологічна захищеність і фізіологічна активність зростаючих пагонів і квіток у ранній літній період і висока, аж до летальної, пошкоджуваність рослин токсикантами. А ушкодження рослин промисловими викидами в пізній літній період приведе до передчасного, але не небезпечного для життя рослини листопаду;

3) **анабіотичну форму стійкості**, яка близька до фізіологічної і феноритмічної форми стійкості. Підготовка рослин до стану спокою пов'язана з біохімічними змінами, зі зниженням фізіологічної активності, з припиненням ростових процесів, анатомічними змінами, спрямованими на підготовку до несприятливого періоду;

4) **регенераційну форму стійкості**, що базується на здатності рослин до відновлення втрачених органів. Це один з розповсюджених способів збереження життєздатності рослин. Можливе відновлення структур, а отже, і функцій практично на всіх рівнях організації рослинного організму: від субклітинного до цілої рослини.

На популяційно-ценотичному рівні розрізняють:

1) **популяційну форму стійкості** пов'язану з неоднорідністю біотипічного та вікового складу популяції і модифікаційних розходжень між рослинами одного виду. Стійкість до несприятливих факторів популяції окремого виду тим вище, ніж вище ступінь поліморфізму рослин;

2) **ценотичну форму стійкості**, що обумовлюється особливостями будови рослинного співтовариства і визначається вертикальною розчленованістю і горизонтальною неоднорідністю фітоценозу, густотою і

зімкненістю ярусів. Ефективність функціонування окремих компонентів фітоценозу нерозривно пов'язана із структурною організацією рослинного угруповання, і складні багатовидові угруповання в цілому характеризуються підвищеною стійкістю до екстремальних техногенних факторів зовнішнього середовища.

Говорячи про взаємозв'язки форм стійкості, слід зазначити їхню співвідпорядкованість, нерозривний зв'язок однієї форми з іншою. Так, габітуальна, феноритмічна, анабіотична і регенераційна форми стійкості включають в себе перші три форми (анатомічну, фізіологічну і біохімічну). Популяційна форма стійкості передбачає наявність розходжень між окремими рослинами за віком, габітусом, сезонною ритмікою розвитку та інших характеристик і включає попередні сім форм стійкості. Ця обставина важлива для розуміння значення поліморфізму ценопопуляцій, що по суті є основою виживання виду в екстремальних умовах довкілля. Екстремальні умови чи екстремальні фактори це гіпо- і гіпероптимальні значення факторів середовища, за дії яких відбувається порушення метаболізму, органогенезу, спостерігаються ушкодження тканин і органів рослин, що негативно впливають на розвиток, ріст, розмноження і розселення рослин.

Стійкість рослин до стресів залежить від фази онтогенезу. Найвищою стійкістю характеризуються рослини, які знаходяться у стані спокою (у вигляді насіння, цибулин, бульб, ін.). Найбільш чутливі – рослини у молодому віці, в період появи сходів, тому що у умовах стресу перш за все пошкоджуються ті ланки метаболізму, які пов'язані із активним ростом. Потім по мірі росту і розвитку стійкість рослин поступово зростає аж до дозрівання насіння. Однак період формування гамет теж є критичним, оскільки рослини в цей час високочутливі до стресу і реагують на дію стресорів зниженням продуктивності. Стійкість рослин класифікують так:

1. Стійкість до екстремальних температур:

- стійкість до високих температур;
- стійкість до низьких температур:

- Холодостійкість
- Морозостійкість
- Зимостійкість

2. Стійкість до водного фактору:

- стійкість до нестачі вологи;
- стійкість до перезволоження;

3. Солестійкість.

4. Газостійкість.

5. Радіостійкість.

6. Стійкість до біологічних об'єктів.

Стресові реакції, які виникають у рослин на дію різних стресорів різної природи:

1. Збільшення вмісту в клітинах активних форм кисню, у т. ч. радикальних форм, посилення пероксидного окиснення ліпідів.

2. Підвищення вмісту іонів кальцію в цитозолі з наступною активацією кальцієвих АТФаз.

3. Підкислення цитозолу з подальшою активацією протонних pomp, що повертає рН до вихідного значення.

4. Вихід з клітин іонів калію.

5. Падіння мембранного потенціалу (на плазмалемі).

6. Посилення катаболізму біополімерів і ліпідів.

7. Нагромадження поліфункціональних низькомолекулярних речовин (пролін, поліаміни, розчинні вуглеводи).

8. Зниження загальної інтенсивності синтезу біополімерів.

9. Посилення синтезу стресових білків.

10. Посилення синтезу і підвищення вмісту стресових фітогормонів та гормоноподібних речовин– абсцизової, жасмонової, саліцилової кислот, етилену.

11. Гальмування фотосинтезу.

12. Посилення інтенсивності дихання з наступним пригніченням. Активація альтернативної оксидази, що змінює спрямованість електронного транспорту в мітохондріях.

13. Гальмування росту.

12.2. Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення

Здатність рослин, що перебувають в стані активної вегетації, витримувати дію будь-яких низьких позитивних температур називають **холодостійкістю**. За реакцією на температуру рослини поділяють на такі групи:

- теплолюбні – види, чутливі до температур вище 0°C;
- ніжні – види, чутливі до заморозків близько 0°C;
- слабо стійкі – види, здатні розвивати деяку стійкість до заморозків; виживання обмежене температурами близько - 5°C;
- помірно стійкі – виживання обмежене температурами від - 5 до -10°C;
- дуже стійкі – здатні витримувати дію температури до - 20°C і значне зневоднення, пов'язане з утворенням льоду;
- особливо стійкі – здатні підтримувати воду у рідкому переохолодженому стані.

Звичайно навесні, у період активного вегетативного росту, рослини піддаються дії низьких позитивних температур, які викликають серйозні ушкодження, а в окремих випадках – їхню загибель. Холодостійкі види легко адаптуються до низьких позитивних температур. У теплолюбних же рослин

(огірки, томати, кукурудза, гречка та ін.) пристосувальні можливості до цього фактору обмежені. Вони ушкоджуються і гинуть навіть за одноразового похолодання, якщо термін його дії перевищує певні межі. Температури, за яких відбуваються глибокі фізіологічні розлади і загибель рослин, називаються ушкоджуючими. Разом з тим за короткочасного повторюваного впливу температур, які трохи вище ушкоджуючих, у рослин відбуваються пристосувальні зміни. Такі температури називаються гартуючими. Для різних видів рослин гартуючі і ушкоджуючі температури лежать у різних межах. Наприклад, для огірків гартуючими є температури 8–12 °С, а ушкоджуючими – 0–5 °С.

Листя теплолюбних рослин навіть за короткотермінової дії ушкоджуючих температур втрачають тургор, а за більш тривалої – стають хлоротичними і засихають. За цими зовнішніми ушкодженнями стоїть глибока дезорганізація всіх життєво важливих процесів. Починається вона з порушення структури мембран. Ліпіди мембран переходять із рідиннокристалічного стану в стан гелю. Унаслідок цього мембрани стискаються, викликаючи тим самим збільшення їхньої проникності для води та інших речовин. Крім того, мембрани втрачають еластичність та рухливість. Через порушення структури і властивостей мембран пригнічується процес дихання, фотосинтезу і біосинтезу хлорофілу, зсувається баланс між реакціями, контрольованими мембранними і водорозчинними ферментами на користь останніх, що призводить до накопичення в клітинах токсичних продуктів – ацетальдегіду, етанолу та ін. Внаслідок дезорганізації метаболізму підкислюється внутрішньоклітинне середовище, що викликає порушення просторової структури ДНК і ферментів та негативно позначається на активності останніх, а також гальмує рух цитоплазми і викликає деградацію хлорофілу. Зі збільшенням проникності мембран вода більш інтенсивно залишає клітини і рослина зневоднюється, що і викликає падіння тургору клітин. Таким чином, за дії ушкоджуючих температур у рослині відбуваються необоротні фізіолого-біохімічні розлади.

Аналогічні ушкодження, але не настільки глибокі, викликають і гартуючі температури. Однак якщо вони діють більш-менш тривало, у теплолюбних рослин відбувається фізіологічна перебудова всіх систем, спрямована на усунення ушкоджень. У мембранах насичені жирні кислоти ліпідів заміщуються ненасиченими, унаслідок чого відновлюється їхня еластичність і розміри пір. Завдяки репарації структури мітохондрій і синтезові нових ізоферментів, які окислюють субстрат за порівняно більш низьких температур, відновлюється дихання, реакції окислення та фосфорилування залишаються. За таких умов клітина одержує цілком достатню кількість АТФ.

Підвищити холодостійкість можна виведенням холодостійких сортів і загартовуванням. Останніми роками для підвищення холодостійкості рослин використовуються клітинні і генні технології.

Морозостійкість – здатність переносити вплив температур, нижче нуля. Морозостійкість залежить від видової специфіки і етапу онтогенезу.

Значною перешкодою для підвищення врожайності сільськогосподарських рослин виявляються осінньо-зимово-весняні умови, що викликають загибель або ушкодження посівів і насаджень. Умови зимівлі визначають районування багатьох с/г культур і сортів. Навіть стійкі до холоду форми за несприятливих умов зимівлі можуть гинути, від чого посіви зріджуються, а постраждалі рослини виявляються малорослими, запізнюються з дозріванням і дають низькі врожаї поганої якості. В окремі роки посіви і насадження гинуть повністю. Важливими чинниками пошкоджень озимих культур, крім нормальної підготовки рослин до зим, є погодні умови. Так, за безсніжної зими та низьких температур озимі культури можуть вимерзати, оскільки мінімальні температури, які здатні витримувати трав'янисті рослини, визначаються тільки накопиченням кріопротекторів і не перевищують $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$. Зимуючі трав'янисті рослини не мають періоду глибокого спокою. Стійкість до перенесення низьких температур у них досягається в інший спосіб. Давно помітили, що у рослин озимої пшениці, які вимерзають, як правило, більш велике листя, ніж у витривалих сортів. Менші розміри органів у добре зимуючих форм озимої пшениці утворюються в результаті уповільнення поділу клітин і зменшення їхнього розтягнення.

В клітинах рослин проходить безліч процесів, які підвищують морозостійкість:

1. Накопичуються кріопротектори (речовини, що підвищують морозостійкість – цукри). Чим більше цукрів, тим вища концентрація клітинного соку, тим нижча точка замерзання. Цукри захищають білки від коагуляції.

2. Збільшується водоутримуюча здатність колоїдів.

3. Білки при підготовці до зими переходять шляхом часткового гідролізу з більш складної, але менш стійкої, простішої форми, яка слабше піддається денатурації і коагуляції.

4. Проходить перерозподіл фракцій води: збільшується кількість зв'язаної форми і зменшується кількість вільної.

5. В клітинах накопичується значна кількість жирів і ліпідів, збільшується кількість ненасичених жирних кислот.

6. Рослина переходить до стану відносного спокою.

7. Різко збільшується кількість інгібіторів (АБК) і зменшується кількість ауксинів, гіберелінів.

Підвищити морозостійкість можна завдяки:

- застосуванню добрив (Р, К);
- підбору строків і способів сівби;
- глибині загортання насіння;
- мікроелементам (бор, цинк, молібден, мідь);
- використанню ретардантів (ТУР).

Зимостійкість – здатність рослин протидіяти комплексу несприятливих умов зимового періоду (ушкодження пізніми весняними і ранніми осінніми заморозками, випрівання, вимокання, випирання, льодова кірка, зимово-весняна засуха).

Випрівання – спостерігається при великих снігових покривах. Під снігом температура близько нуля, сніг не пропускає світло і фотосинтез не відбувається. Дихання ж відбувається нормально – як наслідок відбувається витрачання поживних речовин. Рослини ослаблюються, їх імунітет знижується, вони заражаються мікроорганізмами і гинуть. Часто випривають молоді дерева.

Утворення льодової кірки. Під кіркою такий же рівень кисню, як і над нею. Рослина страждає від механічних ушкоджень. Для попередження цього використовують виведені селекцією міцні сорти, мінеральні добрива (К і Р), розламування кірки.

Випирання рослин. Це характерно для рослин на глинистих і суглинстих ґрунтах. Лід відтягує воду з нижніх шарів ґрунту, і рослина страждає від цього. Важливим є міцна коренева система. Заходи щодо цього: стійкі сорти, ранні посіви, снігозатримання, внесення добрив.

Вимокання – відбувається внаслідок сильного зволоження ґрунту. Якщо рослина затоплена, вона гине від нестачі кисню і світла.

12.3. Жаростійкість та посухостійкість рослин

Жаростійкість - це здатність рослин витримувати дію високих температур. За цією ознакою рослини можна умовно поділити на 3 групи:

- 1) головним чином нижчі рослини (термофільні бактерії, синьо-зелені водорості), що витримують без ушкоджень температуру 75-90°C;
- 2) жаровитривалі рослини посушливих зон (сукуленти, що витримують температуру до 60°C і ксерофіти – до 54°C);
- 3) нежаростійкі – мезофітні і водні рослини, що витримують температуру до 40°C.

Рослини, що ростуть на сухих, світлих, добре прогрітих місцях, більш стійкі до високих температур, ніж тіньовитривалі. Жаростійкість значною мірою залежить від абсолютних значень температури і тривалості її дії. Короткочасний вплив надто високих температур (43-45°) може бути таким же згубним, як і тривала дія дещо нижчих, які перевищують оптимальне значення.

Під впливом високої температури повітря зменшується площа листків та їх фотосинтетична активність. Практично всі генеративні клітини зазнають

структурних змін, втрачають активність і здатність до поділу. За високих температур пилок стає стерильним, гальмується проростання фертильних пилових зерен на приймочці. Це є однією з причин зниження врожаю пшениці. Під час спеки при достатньо високій вологості повітря регуляція температури листків рослин шляхом транспірації обмежена. За таких умов перевищення оптимального температурного рівня призводить до часткової або повної денатурації білків, що викликає ушкодження білково-ліпідних комплексів мембран. У результаті цього відбувається дезорганізація багатьох фізіологічних процесів.

Підвищення температури особливо небезпечне при інтенсивній інсоляції. У рослин існує ряд адаптивних пристосувань для захисту від теплових ушкоджень, зокрема такі, як транспірація, вертикальне орієнтування листків, фототаксис хлоропластів, більш світле забарвлення листової поверхні, захисні шари кіркової тканини, шар кутикули, висока концентрація вуглеводів у цитоплазмі і деякі інші.

Жаростійкість значною мірою визначається стадією розвитку рослин: молоді, активно ростучі рослини менш стійкі, ніж старі і ті, що перебувають у стані спокою. Тому найбільшої шкоди високі температури завдають рослинам на ранніх стадіях їх розвитку. Наприклад, у фазі куціння пшениці у конусі наростання відбувається диференціація колосків. Висока температура гальмує цей процес, внаслідок чого зменшується число колосків у колосі і число квіток у колоску, що призводить до зниження врожаю. Для багатьох рослин спека особливо небезпечна під час цвітіння, оскільки викликає стерильність квіток і обпадання зав'язей. Стійкість різних органів рослин є неоднаковою: менш стійкі підземні органи, більш стійкими є пагони і бруньки. При дозріванні плодів високі температури навіть корисні, якщо рослина взагалі витримує їх нормально. Серед тканин найбільш стійкими є камбіальні.

Для жаростійкості використовують ті ж методи, що і для діагностики посухостійкості. Заходами запобігання шкідливій дії високих температур є впровадження полезахисних смуг і штучне зрошування. Для деревних рослин рекомендують побілку стовбурів.

Посухостійкість – це пристосувальна властивість рослин переносити глибоке в'янення з найменшою шкодою для себе і потомства. Посуха – це такі погодні умови, що супроводжуються тривалою відсутністю опадів, високою температурою, низькою вологістю повітря. Посухостійкість за своїми механізмами подібна до жаростійкості.

Розрізняють атмосферну і ґрунтову посуху. Тривала атмосферна посуха призводить до ґрунтової посухи, яка для рослин є більш небезпечною. Вона спостерігається найчастіше у середині або наприкінці літа. Нестача вологи у ґрунті призводить до ушкодження кореневої системи, порушення водного режиму всієї рослин, негативно позначається на фізіологобіохімічних процесах. При цьому у клітинах посилюються гідролітичні процеси:

відбувається розпад полімерних речовин, у першу чергу полісахаридів, а при більш жорсткій посусі – і білків. Це призводить до накопичення шкідливих концентрацій аміаку, порушення цитоплазматичних структур, зниження інтенсивності фотосинтезу. При тривалій посусі пригнічується і дихання рослин, одночасно порушується транспорт речовин у рослині, припиняються ростові процеси. Посухостійкість є генетично зумовленою ознакою, тісно пов'язаною з місцем вирощування рослин та їх адаптацією до водного дефіциту. Вона відображає здатність рослин витримувати значне зневоднення за рахунок розвитку високого водного потенціалу (сисної сили) тканин при збереженні функціональної активності клітинних структур, а також за рахунок адаптивних морфологічних особливостей стебла, листків і генеративних органів.

Посухостійкі рослини мають високий вміст зв'язаної води, високу в'язкість цитоплазми і певні анатомоморфологічні пристосування, для них властивий *ксероморфізм*, верхні листки у порівнянні з нижніми, менші за розмірами, мають дрібні клітини, густе жилкування, високу інтенсивність транспірації і високу сисну силу. Найбільшою посухостійкістю відзначаються ксерофіти – рослини посушливих місць. Вони включають кілька груп рослин, що відрізняються морфологічною та анатомічною будовою.

Рослини помірного клімату – *мезофіти* – характеризуються помірною стійкістю до посухи. До цієї групи рослин належать основні с/г культури. Їх стійкість зумовлена пристосованістю, яка полягає у здатності регулювати інтенсивність транспірації за допомогою продихового апарату, шляхом обпадання листків і навіть зав'язі плодів. Рослини мають добре розвинену кореневу систему, високу водоутримуючу здатність тканин.

Гігрофіти – це рослини вологих місць, які є нестійкими до посухи.

Гідрофіти – це рослини, що живуть у водному середовищі.

Різні органи рослин, як і різні види рослин, мають неоднакову стійкість до посухи. Наприклад, молоді ростучі листки, завдяки припливу до них асимілятів, відносно більш стійкі, ніж листки, що закінчили свій ріст, або старі. При тривалій посусі пластичні речовини до молодих листків можуть надходити від генеративних органів. Посуха завдає особливо великої шкоди під час формування генеративних органів. На ранніх етапах розвитку вона може призвести до стерильності квіток, а на більш пізніх – до зниження якості і кількості врожаю. Ярі й озимі злаки найбільш чутливі до нестачі вологи у фазу виходу у трубку і колосіння; просо і сорго – у фази викидання волоті і наливу зерна; зернобобові – під час цвітіння; картопля – цвітіння і формування бульб; соняшник – утворення корзинки і цвітіння; баштанні – під час цвітіння і дозрівання.

Діагностику посухостійкості рослин проводять польовими і лабораторними методами. До польових належить прямий метод, при якому різні види і сорти рослин вирощують у природних посушливих умовах і

визначають ступінь їх посухостійкості. Такий спосіб є надійним, але вимагає тривалого часу. Існують лабораторні методи штучного створення дефіциту вологи. Наприклад, вирощування рослин у вегетаційних умовах, коли рослини зазнають дії нестачі вологи у ґрунті або впливу потоку сухого нагрітого повітря. Як показник стійкості рослин до посухи, можна використати водоутримуючу здатність рослинної тканини, густину цитоплазми та ін.

Для боротьби з посухою проводять зрошення разом із внесенням мінеральних добрив. Зрошення слід проводити таким чином, щоб рослини встигли використати всю воду і не відчували нестачі вологи. Для визначення правильних строків і доз поливу необхідно проводити контроль за вологістю ґрунту (вона повинна бути вищою за коефіцієнт в'янення рослин), станом продихів листків, визначати водний потенціал тканин, концентрацію клітинного соку та ін. Кращий спосіб поливу – дощування, завдяки якому не тільки зволожується ґрунт, але і покращується мікроклімат.

12.4. Солестійкість рослин і можливі шляхи її підвищення

Якщо кількість солей у ґрунті перевищує 0,2-0,25%, то вони вважаються засоленими (рис. 12.1).



Рис. 12.1 Засолені ґрунти

В Україні з загальної площі с/г угідь тією чи іншою мірою засолено 11,8% загального земельного фонду. Переважно це південна частина України. Крім первинно засолених ґрунтів, існують і ґрунти з вторинним засоленням, яке формується в результаті тривалого і неправильного зрошення. Залежно від складу солей у ґрунті розрізняють кілька основних видів засолення:

а) хлоридне засолення ґрунтів – зумовлюється головним чином надлишковим вмістом у ґрунті хлориду натрію і хлориду магнію;

б) сульфатне засолення – обумовлене нагромадженням сульфату натрію і сульфату магнію;

в) содове (карбонатне) засолення – пов'язане з наявністю в ґрунті підвищених кількостей гідрокарбонату натрію або інших натрієвих солей.

За реакцією на засолення ґрунту рослини поділяють на *галофіти* і *глікофіти*. У природних умовах на солончакових ґрунтах росте досить велика кількість видів, що пристосувалися до високої концентрації солей у них. Це - група галофітів, які можуть рости на живильному середовищі, що містить 3-5% натрієвих солей. Серед галофітів можна виділити три основні групи рослин, що відрізняються анатомічними і фізіологічними властивостями:

1) евгалофіти – соленакопичувальні рослини з м'ясистими стеблами і листками, клітини яких відзначаються дуже високим осмотичним потенціалом, що перевищує осмотичний потенціал ґрунтового розчину. Такі рослини вільно поглинають різні катіони й аніони із засолених ґрунтів;

2) криногалофіти – солевіділяючі рослини. Їх протоплазма відзначається високою проникністю для солей, ніби фільтруючи і перепускаючи їх крізь себе. При цьому вміст солей у самих клітинах залишається постійним. Рослини цієї групи мають спеціальні секреторні клітини – міхурчасті волоски на листках, у яких накопичуються солі. Повністю заповнені солями волоски розриваються, і сіль залишається на поверхні листка. На місці відмерлих волосків виростають нові;

3) глікогалофіти – соленепроникні рослини, у яких солепроникність крізь цитоплазму клітин дуже незначна. Клітинний сік їх має великий осмотичний тиск, що зумовлюється високою концентрацією органічних речовин, особливо вуглеводів.

Солестійкість визначається насамперед властивостями цитоплазми, її чутливістю до токсичності тих чи інших солей. Більшість культурних рослин слабостійкі або зовсім не мають стійкості до засолення. Фізіологічна дія засолення проявляється зміною осмотичних властивостей клітин, руйнуванням цитоплазматичних мембран і зменшенням активності ферментів, яке призводить до порушення взаємозв'язку фотосинтетичного й окислювального фосфорилування. Засоленість викликає порушення білкового обміну, внаслідок чого накопичуються вільні амінокислоти, утворюються токсичні сполуки. Здебільшого рослини найменш стійкі до засолення на початкових етапах онтогенезу. З віком їх стійкість змінюється.

За ступенем солестійкості культурні рослини поділяються на слабостійкі (пшениця, гречка, льон, огірки, квасоля, яблуна, вишня), середньостійкі (овес, просо, кукурудза, соняшник, жито, картопля, цибуля, морква, томати, виноград, люцерна) і сильностійкі (ячмінь, гірчиця, конюшина, капуста, цукровий буряк).

Солестійкість визначають прямим і побічним методами. Цей вид стійкості можна визначити за енергією проростання насіння, процентом схожості тощо. З лабораторних методів застосовують такі, як визначення швидкості відкривання і закривання продихів у розчинах солей, ступеня вицвітання хлорофілу та ін.

Для боротьби із засоленістю і зменшенням її шкідливості проводять гіпсування ґрунтів, застосовують інші методи хімічної меліорації. Одним з основних методів боротьби є створення солестійких сортів. До сильного засолення можуть адаптуватися тільки рослини з інтенсивним метаболізмом органічних кислот, сахарози, а також аспарагінової і глутамінової амінокислот, які можуть знешкоджувати аміак шляхом утворення амідів. Можна здійснювати передпосівний обробіток насіння окремих с/г культур розчинами солей для підвищення стійкості. Вважається, що при цьому заході відбувається загартування насіння до засолення, наслідком якого є зменшення проникності мембран цитоплазми і значне зростання порога токсичної дії солей.

12.5. Стійкість рослин до забруднення атмосфери, пестицидів та отрутохімікатів

Інтенсивний розвиток промисловості, сільськогосподарського виробництва, активна діяльність людей супроводжуються значними змінами навколишнього середовища. Щорічно зростає газоподібне забруднення атмосфери, у ґрунті і воді накопичуються різні хімічні сполуки. Все це гальмує нормальний розвиток, викликає захворювання і навіть зникнення багатьох видів рослин, призводить до порушення екологічної рівноваги, зменшення врожаю с/г культур, погіршення його якості.

При спалюванні нафти, кам'яного вугілля і різних органічних відходів в атмосферу виділяється велика кількість різних вуглеводнів, оксидів азоту і сірки, вуглекислого газу та інших речовин, а також тверді компоненти – пил, сажа. Дим і гази не тільки отруюють оточуюче середовище, але впливають і на клімат. Як правило, на територіях, що прилягають до великих промислових підприємств, вологість повітря й освітленість нижчі за норми, а температура вища, ніж у незадимлених місцях. Промислове забруднення середовища токсичними сполуками завдає великих збитків сільському господарству й екологічній системі в цілому. Для розробки профілактичних заходів з охорони рослин на основі контролю забруднення повітря, ґрунту і води необхідно чітко

уявляти токсичну дію токсикантів на рослинний світ, які функціональні зміни вони можуть викликати, шляхи їх надходження до рослинного організму.

Двоокис сірки, окисли азоту, та інші шкідливі газоподібні сполуки проникають у рослину з повітря внаслідок газообміну, а також з дощем і при осіданні туману або пилу на поверхню пагонів. Основна ж маса токсичних газів надходить до листка через продихи. Потрапляючи до міжклітинників, вони контактують із губчастою паренхімою мезофілу, потім дифундують через плазмалему до протопласта клітини і там викликають різні хімічні, біохімічні, структурні і функціональні зміни. Швидкість надходження газу обумовлена стійкістю до нього рослинного організму, а ступінь впливу залежить від властивостей і хімічних форм забруднюючої речовини.

У клітинах ушкоджених рослин спостерігається зниження рН клітинного соку, помітно активуються ферменти, порушується вуглеводно-азотний обмін, пригнічується рух цитоплазми і розтягування клітин, відбувається розпад хлорофілу і руйнування структури хлоропластів, спостерігається депресія фотосинтезу; порушується проникність і регуляторна діяльність замикаючих клітин продихів. Усі ці зміни в подальшому призводять до порушення росту і розвитку рослин, зменшують у 1,5-2,0 рази інтенсивність транспірації. Внаслідок цього значно зменшується урожай і погіршується його якість. В озимих культур різко зменшується морозостійкість.

Токсичні гази несприятливо впливають і на розвиток кореневої системи, оскільки при цьому значно зменшується загальна маса коренів та їх фізіологічна активність. Загальними фенотипічними ознаками ушкодження рослин є некрози і хлороз листків, подальше їх відмирання і передчасне обпадання. Але за цими зовнішніми ознаками важко визначити, яким саме токсикантом ушкоджена рослина, тому що в цілому картина змін є досить неспецифічною для тієї чи іншої отруйної речовини. Дія токсиканту залежить від його дози, яка дорівнює добутку концентрації токсиканта на тривалість дії.

Токсичність газів залежить від факторів зовнішнього середовища, особливо від вологості повітря. Наприклад, при високих концентраціях SO_2 в повітрі збільшення вологості призводить до утворення сірчатої, а потім сірчаної кислоти, внаслідок чого токсичність SO_2 різко посилюється. Газоподібна сірка, що проникла через продихи, контактує з вологою поверхнею клітин листка і переходить у водний розчин. Залежно від рН клітинного розчину, утворюються сульфіти, гідросульфіти та інші сполуки. SO_3^{2-} і HSO_3^{2-} токсичні для багатьох біохімічних і фізіологічних процесів. У більшості рослин метаболічно активні молоді листки акумулюють більше сірки, ніж старі. При освітленні акумуляція здійснюється швидше, ніж у темряві. Окиснення SO_3^{2-} може здійснюватися у хлоропластах при освітленні, у мітохондріях. Крім того, воно стимулюється ферментами клітин, металами й ультрафіолетовим світлом. Адсорбований листками двоокис сірки не

локалізується в місцях проникнення. Він має високий ступінь рухомості і може транспортуватися з листків до коренів, в оточуюче середовище.

Адсорбований листками SO_2 , може бути використаний у метаболічних процесах відновлення сірки. Короткочасний вплив низьких концентрацій двоокису сірки у багатьох рослин призводить до посилення фотосинтетичних процесів. Навпаки, високі концентрації і тривала дія низьких концентрацій інгібують фотосинтез. Дія ця проявляється на реакціях карбоксилювання, транспорті електронів і реакціях фотосинтетичного фосфорилування.

При ушкодженні дводольних трав'янистих рослин і листових дерев типовою є поява некротичних ділянок між жилками листка; в однодольних рослин - слабкий жовтуватий колір або некроз кольору слонової кістки, який розпочинається на кінчиках листка і розповсюджується на всю листову пластинку. Некроз кінчиків і країв листків є типовим симптомом ураження широколистих рослин фтористим воднем. Некротизована тканина може відокремлюватися від неушкодженої вузькою червоно-коричневою смугою, що утворилася внаслідок відкладання смоли і танінів.

Численними дослідженнями доведено, що забруднюючі атмосферу речовини призводять до певного пригнічення росту і розвитку рослин без ознак видимих симптомів ураження, їх дія проявляється в першу чергу на біохімічному рівні, потім розповсюджується на ультраструктурний і клітинний рівні, і вже після цього розвиваються видимі симптоми ушкодження.

Чутливість рослин до окремих шкідливих газів залежить не тільки від зовнішніх, але й від внутрішніх факторів. Наприклад, хлібні злаки мають підвищену стійкість до SO_2 на окремих критичних стадіях розвитку - стадії трьох листків і перед цвітінням. Для дводольних критичним є період між цвітінням і початком дозрівання.

Значний вплив на фізіологічні процеси в рослинах мають такі речовини і сполуки, як озон, окисли азоту, фториди. Під впливом озону змінюється проникність рослинних тканин для води, глюкози, окремих іонів, а також проникність мембран мітохондрій і хлоропластів; інгібуються фотосинтез – знижується не тільки активність електронтранспортної системи, але і вміст хлорофілу.

Дія газоподібних сполук NO і NO_2 в концентраціях, що не призводять до появи видимих ушкоджень, викликає зниження інтенсивності фотосинтезу. Інгібування фотосинтезу окислами азоту може бути наслідком конкуренції процесів асиміляції CO_2 і відновлення нітратів, що відбуваються у хлоропластах з участю універсального відновлювача НАДФН. Під впливом NO , відбувається набрякання мембран хлоропластів, а будь-яке порушення у структурі мембран впливає на інтенсивність фотосинтезу.

Газоподібні фториди (HF) надходять до рослини через породи листків і можуть впливати на їх функціонування. Фториди можуть впливати на

фіксацію CO₂, послаблювати синтез хлорофілу, інгібувати активність реакції Хілла, стимулювати або пригнічувати дихання, залежно від тривалості дії. Зміни в диханні під впливом фторидів відбуваються внаслідок розбухання мембран мітохондрій і виходу з них білків, змін активності окислювальних ферментів.

Речовини, які забруднюють атмосферу, знижують стійкість рослин до низьких температур і посухи.

Заходи підвищення газостійкості:

- селекція
- внесення добрив
- загартовування (замочування в слабкій соляній і сірчаній кислоті)
- застосування фізіологічно активних речовин

Значному забрудненню ґрунту і води сприяє неправильне використання хімічних препаратів у боротьбі зі шкідниками і хворобами сільськогосподарських культур, з бур'янами. Деякі пестициди на протязі кількох літ або десятиліть не розкладаються і тому можуть накопичуватися у ґрунті, воді, потрапляти у харчові продукти. Адаптація багатьох видів шкідників до токсичних препаратів викликає необхідність постійного пошуку і синтезу нових, більш ефективних хімічних речовин для боротьби з комахами, бур'янами і різними хворобами сільськогосподарських рослин. Тобто, відбувається постійне отруєння ґрунту і води новими хімічними речовинами. До них належать не лише пестициди, інсектициди, але й деякі регулятори росту. Ряд таких речовин погано розчиняються у воді, але відносно легко засвоюються живими організмами і накопичуються в них. Внаслідок такої біоаккумуляції відбувається накопичення і радіоактивних ізотопів деяких біологічно важливих елементів.

Контрольні запитання:

1. Поняття стійкості і адаптації рослин.
2. Фізіологія стресу. Реакції рослин на дію стресових умов.
3. Дайте характеристику екологічних груп рослин відносно температурного фактору.
4. Основні причини пошкодження озимих культур у зимовий період. Дайте характеристику поняттям «випрівання», «вимерзання» та «випирання».
5. Фізіологія посухостійкості і жаростійкості рослин.
6. Солестійкість і шляхи її регуляції.
7. Газостійкість рослин, шляхи її регуляції.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Burma V. A Text Book of Plant Physiology for under graduate and Post graduate students. Edited and production associated by Prem kumar Mehta. Emkay Delhi: Publishing House, Swami Dayanand Marg, 2001. 110051. 201 p.
2. Pandey S. N., Sinha B. K. A Text Book of Plant Physiology. Vikas Publishing House Pvt. Ltd., 2015. 514 p.
3. Pessarakli M. Handbook of Photosynthesis. Tucson: CRC Press, 2016. 846 p.
4. Pessarakli M. Handbook of Plant and Crop Physiology. Tucson: CRC Press, 2021. 1200 p.
5. Susheela M Das. Latest Portfolio of Theory and Practice in Plant Physiology. New Delhi: Dominant Publishers and Distributors, 2011. 110002. 816 p.
6. Авксентьєва О.О. та ін. Фізіологія та біохімія рослин: малий практикум: навч.- метод. посіб.; Харків. нац. ун-т ім. В.Н. Каразіна. Харків: ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2018. 151 с.
7. Бессонова В.П. Практикум з фізіології рослин. Дніпропетровськ, 2020. 316 с.
8. Брайтон О.В. Фізіологія рослин для допитливих. К.: Фітосоціоцентр, 2021. 218 с.
9. Величко Л. Н. Практикум з фізіології рослин / Л. Н. Величко, А. С. Меркушина, Л. В. Чорна. – Умань, 2006. – 76 с
10. Власенко М.Ю., Вельямінова-Зернова Л.Д., Мацкевич В.В. Фізіологія рослин з основами біотехнології. Біла Церква: БДАУ, 2016. 504 с.
11. Векірчик К. М. Фізіологія рослин. Практикум. – К.: Вища шк., 2004.
12. Величко Л. Н. Практикум з фізіології рослин / Л. Н. Величко, А. С. Меркушина, Л. В. Чорна. – Умань, 2006. – 76 с
13. Власенко М.Ю., Вельямінова-Зернова Л.Д., Мацкевич В.В. Фізіологія рослин з основами біотехнології. Біла Церква: БДАУ, 2016. 504 с.
14. Волчовська-Козак О.Є. Фізіологія та біохімія рослин. Короткий курс лекцій / О.Є. Волчовська-Козак // Підручник для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів. – Івано-Франківськ: ПП Супрун, 2017. – 128 с. 10.
15. Волчовська-Козак О.Є. Методичні вказівки до практичних робіт і самостійна робота студентів з фізіології рослин / О.Є. Волчовська-Козак // Методичні вказівки - Івано-Франківськ: ПП Супрун, 2017. – 56 с.
16. Грицаєнко З. М. Методи біологічних та агрохімічних досліджень рослин і ґрунтів / З. М. Грицаєнко, А. О. Грицаєнко, В. П. Карпенко. – Київ: ЗАТ «Нічлава», 2003. – 316 с.

17. Должицька А.Г. Фізіологія рослин : [навч. посіб. для вищ. навч. закл.] / А. Г. Должицька, І. І. Панчук; Чернів. нац. ун-т ім. Ю. Федьковича. - Чернівці: ЧНУ, 2010. - 167 с. - Бібліогр.: с. 164.
18. Злобін Ю.А. Курс фізіології і біохімії рослин. Суми: Університетська книга, 2019. 463 с.
19. Кірпічєв І.В., Чеченєва Т.М., Сігідіненко Л.І., Кірпичова І.В. Практикум з фізіології та основ біотехнології рослин: навч. посіб. для ВНЗ. Луганськ: Елтон-2, 2019. 160 с.
20. Кобилецька М.С., Терек О.І. Біохімія рослин: навч. Посібник. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2018. 270 с.
21. Колупаєв Ю.Є. Основи фізіології стійкості рослин: Курс лекцій. – Х.: Міськдрук, 2010.-121 с.
22. Коць С.Я., Петерсон Н.В. Мінеральні елементи і добрива в живленні рослин. К.: Логос, 2019. 182 с.
23. Лугова Г. А., Гавва К. М. Фізіологія рослин: Курс лекцій. – Х.: ДБТУ, 2025. – 157 с
24. Лугова Г.А. Методичні рекомендації до виконання лабораторних робіт з дисципліни «Фізіологія рослин з основами біохімії». Х.: ДБТУ, 2024. 89с.
25. Макрушин М.М., Макрушина Є.М. Фізіологія рослин. Вінниця: Нова книга, 2018. 413 с.
26. Марковська О.Є., Федорчук М.І., Мринський І.М., Чернишова Є.О. Інструктивно-методичні матеріали до практичних занять з фізіології рослин. Змістова частина I, II. Херсон: РВВ Колос ХДАУ, 2019. 59 с.
27. Марковська О.Є., Федорчук М.І., Мринський І.М., Чернишова Є.О. Інструктивно-методичні матеріали до лабораторних занять з фізіології рослин з основами біохімії. Херсон: РВВ Колос ХДАУ, 2016. 68 с.
28. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин: Підручник. К.: Либідь, 2018. 835 с.
29. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин / М. М. Мусієнко. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.
30. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин / М. М. Мусієнко. – Київ: Либідь, 2005. – 808 с.
31. Негода О. В. Лабораторний практикум з фізіології рослин / О. В. Негода. –К., 2003.–112 с.
32. Самойленко Т.Г, Самойленко М.О., Рожок О.Ф. Практикум з фізіології рослин. – Миколаїв: МНАУ, 2013.—413с.
33. Скляр В.Г. Екологічна фізіологія рослин. Підручник. Суми: Університетська книга, 2015. 271 с.
34. Гарнопільська О.М. Фізіологія рослин. Конспект лекцій. Харків: ХНУМГ ім. О. М. Бекетова, 2018. 159 с.

35. Терек О.І., Пацула О.І. Ріст і розвиток рослин: навч. посібник. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2019. 328 с.
36. Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку / Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України, Укр. т-во фізіологів рослин; голов. ред. акад. НАН України В.В. Моргун. Київ: Логос, 2017. 671 с.
37. Фізіологія рослин: практикум / О.В. Войцехівська [та ін.]; за ред. д-ра біол. наук, проф. Т. В. Паршикової. – Луцьк: Терен, 2018. 415 с.
38. Фізіологія та біохімія рослин - малий практикум [Текст]: навч.-метод. посіб. / [О.О. Авксентьєва та ін.]; Харків. нац. ун-т ім. В.Н. Каразіна. – Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна, 2019. 151 с.
39. Фізіологія та біохімія рослин [Текст]: малий практикум: навч.-метод. посіб. / [О.О. Аксентьєва та ін.]; Харків. нац. ун-т ім. В.Н. Каразіна. – Харків: ХНУ ім. В. Н. Каразіна, 2018. 151 с.
40. Фізіологія рослин / Макрушин М.М., Макрушина Є.М., Петерсон Н.В. Підручник. – Вінниця: Нова Книга, 2006. – 416 с.
41. Фізіологія рослин з основами біохімії / [М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина, Н. В. Петерсон, В. С. Цибулько] ; під ред. М. М. Макрушина. – Київ : Урожай, 2005. – 544 с.
42. Фізіологія рослин з основами мікробіології: Навчальний посібник / Петренко С.Д., Петренко О.В.. – К.: Аграрна освіти, 2009. – 301 с.
43. Фізіологія рослин : навчальний посібник / С.В. Прилуцька, А.І. Бабицький, Н.Г. Нестерова, Т.А. Ткаченко, П.Ю. Дрозд. – Київ: НУБІП України, 2023. – 224 с.

Навчальне видання

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Курс лекцій

Лугова Ганна Арнольдівна
Гавва Катерина Миколаївна

Формат 60x84/16. Гарнітура Times New Roman
Папір для цифрового друку. Друк ризографічний.

Ум. друк. арк. _.

Наклад ___ пр.

Державний біотехнологічний університет
61002, м. Харків, вул. Алчевських, 44