

Лекція № 11

Тема: РІСТ РОСЛИН

1. Зміст понять онтогенез, ріст та розвиток рослин.
2. Клітинна основа росту. Типи росту.
3. Способи вимірювання росту.
4. Загальні закономірності росту органів.
5. Стан спокою рослин. Способи припинення і подовження спокою.
6. Види, значення і фізіологічна природа ростових рухів.

1. ЗМІСТ ПОНЯТЬ ОНТОГЕНЕЗ, РІСТ ТА РОЗВИТОК РОСЛИН

Ріст і розвиток – це загальнобіологічні поняття, тобто всі живі організми мають здатність до росту.

Ріст і розвиток – терміни, якими користуються для характеристики життєвого циклу рослин. Життєвий цикл (онтогенез) – весь процес індивідуального розвитку від моменту запліднення і до смерті.

Ріст – це складний, інтегральний процес. Дати універсальне визначення росту рослин, яке б задовольнило всіх досить важко. Найбільш вдалим визначенням росту є таке:

Ріст – це незворотне збільшення розмірів рослини (або її органів), зумовлене новоутворенням елементів структури (органи і клітини, окремі клітинні органели, макромолекули) організму внаслідок різноманітних біосинтетичних процесів (новоутворені органи якісно відрізняються один від одного, наприклад різні за віком листки).

Отже, ріст супроводжується синтетичними процесами, однак поряд із синтетичними відбуваються деструкційні процеси. У зв'язку з цим ріст може бути **позитивним**, коли асиміляція переважає над дисиміляцією і **негативним**, коли, навпаки, катаболізм переважає над анаболізмом. Наприклад, у процесі проростання насіння у проростка збільшується кількість клітин, їхні розміри, ускладнюється структура, однак суха маса зменшується. Тому етап проростання насіння є негативним ростом. Позитивний ріст – галуження пагона та поява нових листків.

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

Отже, **розвиток** – це сукупність якісних морфологічних, фізіологічних та біохімічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу – онтогенезу.

У природі фактично весь цикл розвитку рослинного організму – це безперервний ріст, оскільки поява генеративних органів не припиняє росту вегетативних. Тому ріст і розвиток – це два взаємопов'язаних, але нетотожних процеси.

Чи є якісь характерні особливості росту у рослин, що відрізняють їх від інших організмів.

Перш за все рослинні організми, відрізняються, наприклад, від тваринних способом живлення (автотрофічністю) та нездатністю до руху оскільки ведуть прикріпленій до субстрату спосіб життя. У зв'язку з цим рослини відрізняються від тварин характером росту. Так, форма рослин максимально пристосована до фототрофного живлення завдяки специфічній пластинчастій формі листка, системі продохів та міжклітинників, які забезпечують контакт повітря з вуглекислим газом. Листки розміщені на стеблі в певному порядку, щоб не затінити один одного, і орієнтовані перпендикулярно до світла, що дає змогу ефективніше його використовувати. Коренева система рослин також дуже розгалужена, що забезпечує її максимальний контакт з ґрунтовими частинками, вологою. Ґрунтове живлення рослин здебільшого відбувається за умов низьких концентрацій мінеральних солей та дефіциту води. Такі умови ґрунтового та повітряного живлення зумовлюють безперервне видовження коренів і пагонів, зміну орієнтації листків, в основі чого лежить ріст тощо. Власне це і призводить до постійного росту рослин упродовж усього онтогенезу, чим вони відрізняються від тварин, які ростуть лише в періоди ембріогенезу і молодості й мають компактну форму, тоді як рослини займають великі площі як у повітрі, так і в ґрунті.

Такі особливості росту рослин тісно пов'язані з верхівкою пагона і кінчиком кореня. Саме тут функціонують твірні тканини – апікальні меристеми, які протягом усього життя продукують нові клітини. Ці меристематичні клітини, поступово видовжуються завдяки характерному тільки для рослин росту розтягуванням, що призводить до видовження осьових органів.

Отже, найхарактернішими ознаками рослин є активна діяльність меристем, особливості росту рослин і, зокрема, ріст клітин розтягуванням.

Ріст відбувається на всіх етапах онтогенезу рослини.

У різних рослин онтогенез відрізняється за різними особливостями. Наприклад, за тривалістю онтогенезу розрізняють 4 групи рослин:

1. *Ефемери (однорічні) і ефемероїди (багаторічні)* (життєвий цикл триває 1,0-1,5 місяці, коли сприятливі умови для розвитку). Ефемери – вероніка весняна, веснянка весняна, мишачий хвіст малий, ефемероїди – тюльпан Шренка, зірочки, гадюча цибулька.

2. *Однорічники* (життєвий цикл – близько року) – в основному злакові.

3. *Дворічники* (буряки, капуста, морква, цибуля ін.).

4. *Багаторічники* – життєвий цикл більше 3-х років (дерева).

За періодичністю плодоношення рослини поділяють на дві групи:

1. *Монокарпічні* – здатні до розмноження і плодоношення один раз в житті і відразу після цього гинуть (1-річні, 2-річні, бамбук, деякі пальми, мексиканська агава).

2. *Полікарпічні* – рослини, що цвітуть багаторазово інколи кілька разів впродовж року (злакові, дерева, кущі – груша, яблуня, дуб, клен тощо).

Незалежно від тривалості онтогенез поділяють на кілька етапів. Є численні системи поділу (за Чайлахяном, Куперман). Сьогодні найвизначнішим є поділ онтогенезу на такі чотири етапи:

- *Ембріональний*
- *Ювенільний*
- *Репродуктивний*
- *Старість*

1. **Ембріональний** етап онтогенезу охоплює період від запліднення яйцеклітини до дозрівання насіння включно і до початку

його проростання. У рослин, які розмножуються вегетативно, – це період формування бруньок в органах вегетативного розмноження від їхнього виникнення до початку проростання. На цьому етапі ростові процеси перебувають в прихованій фазі, або фазі підготовки. Слід зазначити, що ембріогенез рослин відрізняється від ембріогенезу тварин тим, що в ході ембріонального розвитку не формуються органи, а лише закладається загальний план майбутньої рослини у так званій ембріональній осі.

2. Ювенільний етап (молодості) – розпочинається з проростання насінини або органів вегетативного розмноження, супроводжується швидким нагромадженням вегетативної маси і триває до появи здатності утворювати репродуктивні органи. На цьому етапі домінують ростові процеси, утворюються нові окремі елементи рослини (клітини, тканини, органи), рослини суттєво збільшуються в розмірах. Енергійний вегетативний ріст протягом етапу молодості сприяє майбутній репродукції, даючи змогу утворити більшу кількість життєздатних нащадків.

Нездатність до розмноження ювенільних рослин зумовлена відсутністю компетенції до чинників, що зумовлюють закладання органів статевого або вегетативного розмноження, що пов'язано з відсутністю в органах-мішенях відповідних гормонів, білків-рецепторів, які беруть участь в індукції генеративного розвитку. Водночас відсутність цвітіння само по собі ще не може слугувати показником ювенільності, оскільки деякі рослини, перебуваючи в зрілому стані, довго не зацвітають без потрібних для цього умов. Тому надійнішими критеріями ювенільності є певні морфологічні особливості, зокрема, форма литсків (наприклад, у огірка, бавовника), які є менш розсіченими. У ювенільних рослин слабкіша верхівкова меристема, в деяких випадках відмінним є характер росту. Наприклад, площ у ювенільному стані стелиться по землі, в разі переходу до етапу зрілості утворює вертикальний кущ. Для ювенільних рослин характерна більша здатність до коренеутворення, що здавна використовують у садівництві.

3. Репродуктивний (зрілості і розмноження) – період від закладання та формування органів розмноження до утворення насіння, плодів та органів вегетативного розмноження. Цей період супроводжується не тільки здатністю до репродукції, а й зміною характеру метаболізму.

4. Старіння і відмирання (сенільний) – час від повного припинення плодоношення до природного відмирання організму. Тривалість життя рослин різних таксономічних груп варіює у дуже широких межах: секвоя – 5000 років, каштан – 2000, дуб – 1500, липа – 1200, сосна – 500, яблуня – 200, виноград – 80-100, люцерна – 2-5 років, ефемери – 2-4 тижні.

Старіння – це природний процес, який розвивається поступово на рівні клітин, органів і організму й супроводжується взаємопов'язаними змінами на молекулярному, клітинному рівнях, рівні органа та організму та призводять до згасання росту, цвітіння, плодоношення. У дорослих особин у кожний момент часу існують зовсім молоді і такі, що вже відмирають структури. Тому кожна окрема клітина, орган характеризується власним віком, а їх функціонування залежить від загального віку рослини. Так, окремі частини рослини (гілки, пагони) з'являються на рослині в різні періоди життя і проходять власних цикл вікових змін. Водночас ці частини інтегровані в єдиному рослинному організмі, загальні вікові зміни якого накладають значний відбиток на віковий стан окремих органів. Тому в рослин слід розрізняти календарний, загальний, власний та фізіологічний вік. Вікові зміни у рослин охоплюють як процес старіння, пов'язаний з поступовим зниженням життєдіяльності, так і процес омолодження, пов'язаний з інтенсифікацією синтезу білка і нуклеїнових кислот, активізацією росту і клітинних поділів, виникненням ембріональних тканин і загальним підвищенням життєдіяльності. Омолодження пов'язане з тим, що на рослині до кінця її життя з'являються нові органи – молоді листки, пагони, корені, які уповільнюють старіння, і, омолоджуючи, впливають на весь рослинний організм. Процеси омолодження і старіння необхідно відрізняти від етапів молодості і старіння, оскільки вони характерні для всіх етапів розвитку, але на етапі молодості переважають процеси омолодження, а на етапі старості – процеси старіння.

В 1940 році П.М. Кренке розробив теорію циклічного старіння та омолодження рослин.

Основні положення теорії Кренке:

1. Кожен рослинний організм, починаючи від виникнення із зиготи, безперервно старіє і відмирає.

2. На відміну від тварин процес старіння є циклічним, переривається процесами омолодження – новоутвореннями структур (листіків, стебел).

3. Циклічність онтогенетичного розвитку полягає в тому, що дочірні клітини при своєму новоутворенні є тимчасово омолодженими порівняно із материнськими.

4. Для кожного органа характерний власний (календарний) вік і загальний (фізіологічний) – материнський. Наприклад, одночасно на двох деревах, які відрізняються віком, вирости листки. Ці листки будуть мати однаковий власний вік, однак різний – фізіологічний (материнський). Відомо, що з віком материнської рослини життєздатність новоутворених органів поступово зростає. Це є цінним для практики рослинництва. Наприклад, під час вегетативного розмноження досить важливо встановити фізіологічний вік живців, оскільки від цього залежить їх життєздатність.

5. Швидкість процесу старіння обумовлена генетичними особливостями виду і залежить від зовнішніх факторів.

Наприклад, азот – затримує старіння, фосфор і калій – прискорюють.

Отже, процес росту є частиною індивідуального розвитку (онтогенезу) рослин. Він супроводжується збільшенням розмірів і маси тіла завдяки утворенню нових клітин, тканин і органів, а координацію ростового процесу забезпечують внутрішні фізіолого-біохімічні реакції.

2. КЛІТИННА ОСНОВА РОСТУ. ТИПИ РОСТУ

Усі вищі рослини багатоклітинні, тому їх ріст полягає в утворенні й рості нових клітин.

У вегетативних органах рослин нові клітини утворюються шляхом *mitozu*, тобто діленням материнської клітини на дві дочірні. При цьому в утворенні нової клітини виділяють **чотири фази**:

- *поділу (ембріональну)*
- *розтягування (вакуолізації)*
- *диференціювання*
- *старіння і відмирання.*

1. *Фаза поділу (ембріональна)*. Поділ клітин відбувається у меристематичних тканинах. Меристеми – це популяція клітин, які зберігають здатність до мітотичного поділу з утворенням нових спеціалізованих клітин. Характерними особливостями клітини на фазі поділу є відсутність вакуолі, високий вміст нуклеїнових кислот, ферментів, рибосом. Органели представлені попередниками. Активно синтезуються білки. Інтенсивно проходить як аеробне, так і анаеробне дихання. Клітини інтенсивно діляться, після чого вступають в наступну фазу.

2. *Фаза розтягування*. Після фази поділу настає фаза розтягування. Клітини збільшуються в об'ємі (\approx в 50 разів), з'являються вакуолі. В основі первинного процесу розтягування лежить активація осмосу, внаслідок чого посилено надходить вода і клітина розтягується. Окрім цього відбувається активація всього метаболізму клітини: посилено синтезується білок, нуклеїнові кислоти, цукри, збільшується кількість органел тощо. Розтягування клітинної оболонки відбувається внаслідок інтенсивного утворення нових мікрофібрил целюлози. У фазу розтягування клітинам характерна висока активність аеробного дихання. В той же час показано, що клітини у цій фазі характеризуються мінімальною стійкістю до несприятливих чинників середовища.

3. *Фаза диференціації (спеціалізації)* – полягає у появі в клітині таких особливостей, які необхідні для її функціонування. Під час диференціації клітини набувають типових для певної тканини або органа властивостей. *У рослинах є такі спеціалізовані клітини: паренхімні (мають великі розміри, тонкі оболонки), провідні (витягнуті, лігніфіковані – це переважно трахеїди, судини, волокна), покривні (містяться на поверхні й укріті водонепроникними речовинами – кутином, суберином, восками), репродуктивні (мегаспори, мікроспори).*

Кожна клітина у своєму геномі містить інформацію про будову і функціонування всього організму (ця властивість, як відомо, називається тотипотентністю), але на фазі диференціації відбувається виборна експресія генів клітини. Одні блокуються і себе не виявляють, інші працюють і забезпечують клітині потрібну структурно-функціональну спеціалізацію. Експресія генів, що визначають напрямок спеціалізації клітини, залежить від багатьох факторів. Велику роль відіграють фітогормони і клітинні метаболіти.

Але не менш важливе і просторове положення клітини серед тканин рослини. Положення клітини в тілі рослини означає і її положення відносно градієнтів різних речовин, що переміщуються рослиною: метаболітів, фітогормонів, потоків іонів і т.д. За Д.М. Гродзинським, це несе клітині так звану *позиційну інформацію*, сприймаючи яку клітина спеціалізується на виконанні певних функцій.

Відіграє певну роль на етапі диференціації клітин і явище *адгезії* - прилипання дочірніх клітин одна до одної з утворенням однорідної тканини. Адгезію обумовлюють особливі білки глікопротеїни. Можуть позначитися на спеціалізації клітини і зовнішні стресові фактори - температурні стрибки, радіація та ін.

Завершується життя клітини тим, що вона поступово старіє і відмирає. Незважаючи на те, що мітоз дає дві клітини і обидві начебто дочірні, вихідна клітина не безсмертна. За підрахунками фахівців виявляється, що навіть конкретні речовини в процесі метаболізму не вічні. Окремі молекули органічних речовин існують до 1-2 годин, молекули ферментів - до 500 годин, органели - до 3-4 місяців. Тому відмирання клітин є неминучим і природним процесом. Звичайно вихідна клітина може зробити тільки 30-50 поділів. Уперше це явище відкрив Л. Хайфлік у 1960 році, тому його називають *ефектом Хайфліка*. Механізм цього явища пов'язаний з тим, що при кожному мітозі на кінці молекули ДНК коротшає спеціальний кінцевий блок, відбувається маргінотомія. Коли цей блок цілком витратиться, реплікація ДНК зупиняється і поділи клітин припиняються.

Можна бачити принаймні дві основні причини старіння і відмирання клітин. Перша причина - гіпотетична - полягає в одержанні від генетичної програми сигналу на старіння і відмирання. Цей механізм детально поки що не вивчений, але він можливий. Друга причина - це накопичення в клітині відходів обміну речовин, деякі з них можуть бути токсичними. Можливою причиною старіння і відмирання клітин є ушкодження мембран і навіть ДНК і РНК. Існує також гіпотеза старіння і відмирання клітин, яка пояснює ці процеси поступовим накопиченням вільних радикалів органічних речовин, що не включилися з тих чи інших причин у відповідний метаболічний процес.

Навіть повністю спеціалізовані життєздатні клітини зберігають властивість тотіпотентності. За сприятливих умов будь-яка клітина може дати початок і сформувати нову повноцінну рослину. Уперше це

було показано ще в середині ХХ століття американським ученим Ф. Стьюардом, що зумів виростити з однієї флоемної клітини моркви цілу нову рослину. На цій основі розвинулися біотехнології, які дозволяють одержувати нові організми, використовуючи одиничні клітини материнської особини. Насадків, тобто дочірні рослини, вирощені таким чином, стали називати клонами, а сам метод – *клонуванням*. Клонування в даний час активно розвивається як один із центральних методів біотехнології, дозволяючи одержувати ідентичні одна одній особини.

4. *Старіння і відмирання* – це власне кінцеві етапи онтогенезу диференційованих клітин. З розвитком старіння у клітині відбуваються гідролітичні процеси, знижується активність протонної помпи, посилюється окиснення ліпідів мембран, руйнуються хлорофіл, хлоропласти, апарат Гольджі, ядро. Старіння стає незворотним з моменту руйнування тонопласту та виходу вмісту в цитоплазму. Є дві гіпотези, які пояснюють старіння на клітинному та молекулярному рівнях. Перша – це наслідок реалізації генетичної програми старіння. Друга – це накопичення пошкоджень у генетичному апараті, мембранах та продуктів життєдіяльності, деякі з яких є токсичними.

Ріст окремих клітин складає основу росту тканин, органів та цілої рослини. Безперервність росту рослин впродовж життя, визначається наявністю в них твірних тканин – меристем.

Залежно від розміщення меристем розрізняють такі **типи росту**:

1. *Апікальний* (верхівковий) – характерний для верхівок стебла і коренів (≈ 10 мм).

2. *Інтеркалярний* (вставний) – ріст стебла від вузла до вузла – характерно для злаків. Інтеркалярний ріст забезпечується завдяки розміщеній в основі міжвузля вставній меристемі, яка є активною протягом тривалого часу.

3. *Латеральний* – ріст стебла в товщину за рахунок камбію.

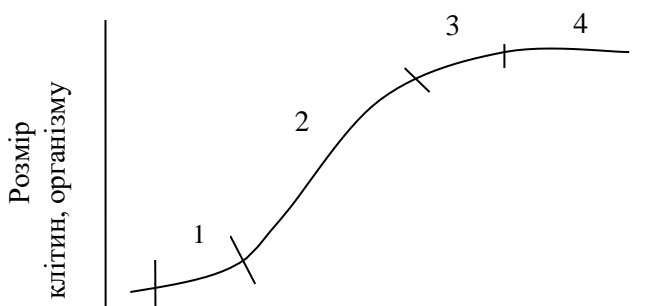
4. *Базальний* – зона наростання знаходиться при основі органа, а тканини, які завершили ріст, знаходяться вище зони росту. Цей тип росту зустрічається у листків злаків, трав та інших однодольних рослин.

5. *Маргінальний* (крайовий), або *рівномірний ріст* – характерний для листків дводольних – відбувається за рахунок рівномірно розміщених на листку маргінальних меристем.

Більшість рослин росте зі швидкістю 0,005 мм/хв., що становить 0,7 см за добу. Проте є деякі цікаві приклади великої швидкості росту рослин. Зокрема, **квітконос гіацинта** росте зі швидкістю 3 см за добу. Дуже швидко росте **бамбук**: за 1 год його пагони збільшуються на 3-4 см, а за добу – на 80-86 см. Такий швидкий ріст відбувається завдяки діяльності інтеркалярної меристеми. Швидко росте й евкаліпт.

3. СПОСОБИ ВИМІРЮВАННЯ РОСТУ

Ріст рослин можна вимірювати на різних рівнях – клітини, органа, організму. Найпростіший – морфометричний – це вимірювання різних параметрів: довжини, площі поверхні, об'єму, маси. Масу краще оцінювати як вміст сухої речовини, а не сирої, оскільки вміст води може змінюватись. Є дуже простий метод вимірювання росту окремих органів – це нанесення міток через кожний міліметр уздовж 1 см. Розходження у певних місцях свідчить, що ріст відбувається саме тут. Цей метод дав змогу виразити ріст як функцію часу у вигляді графіка – S-подібної кривої, або кривої росту Сакса, на честь її першовідкривача – німецького вченого Юліуса Сакса.



У кривій росту виділяють чотири фази:

1. *Ляг-фаза (проходять скриті процеси росту)* – полягає у незначному, уповільненому рості.
2. *Логарифмічна фаза (молодість)* – супроводжується швидким, інтенсивним ростом.
3. *Фаза сповільненого росту.*

4. *Стаціонарна фаза (плато)* – видимих ознак росту не спостерігається.

Крива росту має універсальний характер. Їй підкоряється ріст окремих клітин, органів, цілих рослин. Універсальність кривої росту зумовлена тим, що в її основі лежить єдиний біохімічний механізм. Відомо, що для росту необхідні органічні речовини, зокрема білки, нуклеопротейди, вуглеводи. Так, на перших етапах онтогенезу відбувається тільки синтез і нагромадження необхідних для росту органічних речовин і фітогормонів, що визначає повільний ріст у лаг-фазі. Коли кількість цих речовин досягає граничних значень, ріст різко пришвидшується. Проте в процесі росту під час побудови нових клітин запас органічних речовин виснажується, тоді ріст сповільнюється, що відповідає стаціонарній фазі. При цьому змінюється стратегія рослин – усі ресурси рослин спрямовані на розмноження.

4. ЗАГАЛЬНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ РОСТУ ОРГАНІВ

Корінь. Корінь має верхівкову меристему, яка знаходиться на кінчику кожного окремого кореня і захищена кореневим чохлаком. Ріст кореня в товщину забезпечує латеральна меристема, яка залягає по довжині кореня.

При проростанні насінин меристема зародкового кореня активізується раніше інших меристем, тому на початку проростання розриває насінну шкірку і з'являється першим завжди первинний зародковий корінець. І далі корені звичайно ростуть швидше, ніж пагони, довша також тривалість активного росту коренів. Це обумовлено особливістю кореневої діяльності: поглинання води і мінеральних солей потребує контакту кореня все з новими і новими шарами ґрунту. При оцінці розвитку корневих систем рослин найважливішим індикатором виявляється довжина коренів, що припадає на одиницю площі ґрунту. У різних культурних рослин залежно від прийнятої технології вирощування цей параметр лежить в амплітуді від 10 до 1000 см/см².

Ріст кореня і формування кореневої системи того чи іншого типу залежить не тільки від генетичних особливостей і життєвої форми рослини, вони також контролюються життєвим станом рослини і зовнішніх умов. Встановлено, що активність росту коренів визначається надходженням органічних речовин з надземної частини

рослини. Обмеження фотосинтезу негайно приводить до гальмування темпів росту коренів.

Потреба коренів у фітогормоні ауксині нижча, ніж у стебла. При підвищенні концентрації ауксину вище оптимуму, що здійснювалося експериментальним шляхом, ріст коренів різко зменшується.

Напрямок росту коренів забезпечується системою тропізмів. Особливо важливі геотропізм і гідротропізм.

Ростові явища в коренях полягають не тільки в подовженні і розгалуженні коренів. У багатьох видів багаторічних і зимуючих трав корені мають здатність коротшати. Це веде до втягування кореневої шийки і вузла кущіння в злаків усередину ґрунту, що забезпечує кращу перезимівлю.

Пагін. Пагін складається з подовженої частини – стебла, бруньок і листків. Ріст стебла в довжину відбувається за рахунок верхівкових меристем, що знаходяться в бруньках і прикриті звичайно бруньковими лусочками. У злаків додатковий ріст стебла (солонини) у довжину забезпечують інтеркалярні меристеми, що розташовуються поперек стебла вище кожного вузла. Ріст стебел у товщину здійснюється завдяки діяльності особливої вторинної меристеми – камбію.

Ріст пагонів регулює фітогормон ауксин, що синтезується особливо активно навесні в бруньках, молодих листочках і в камбії.

Мабуть, ще більшою мірою, ніж у коренів, ріст пагонів залежить від екологічних факторів. Загальновідома гальмівна дія на ріст пагонів низьких температур. Зона оптимальних температур залежить переважно від географічного походження видів культурних рослин. Для росту пагонів картоплі вона становить $+17^{\circ}\dots+18^{\circ}\text{C}$, для цукрового буряку $+16 - +22$, для кукурудзи $+26^{\circ}\text{C}$. Оптимальні для росту пагонів невеликі контрасти денної і нічної температури. Остання має бути на $5-10^{\circ}$ нижче денної. Неприятливе для росту пагонів безперервне освітлення, особливо з високою часткою ультрафіолетових променів.

Для росту коренів і пагонів однаковою мірою важлива наявність градієнта температури в середовищі «повітря/ґрунт». Для більшості культурних рослин оптимальний градієнт від верхівки пагона до кінчиків коренів у $22-24^{\circ}/10-12^{\circ}\text{C}$. За відсутності такого градієнта корені і пагони ростуть гірше. А якщо градієнт зворотний і

температура повітря нижча, ніж температура ґрунту, то рослини швидко старіють і прирости їх мінімальні.

Листок. Ріст листків має дві особливості. По-перше, листки не мають верхівкової меристеми і ростуть за рахунок основи, і, по-друге, ріст листків обмежений за часом і припиняється по досягненні листком генетично визначеного розміру і форми. Формуються листки з листових горбків конусів наростання пагонів. У конусі наростання пагонів спочатку утворюється листовий виступ, потім формується вісь листка і наприкінці - листкова пластинка.

Ріст листового зачатка забезпечується поділом усіх його клітин у трьох напрямках: у висоту, ширину і товщину. Ріст прилистків, якщо вони є, випереджає ріст листової пластинки, що забезпечує їй певний захист. Після виходу з бруньки листок росте в основному за рахунок крайових меристем. Останнім диференціюється листовий черешок. Загальна тривалість росту листка складає 15-20 днів, у різних видів рослин неоднакова. У молодих і старих рослин листки дрібніші. Є розбіжності в розмірах листків і по довжині окремого пагона.

Ріст – відбувається як єдиний інтегральний процес, у якому ріст окремих органів (коренів, пагонів, листків) скоординований між собою.

Ріст органів пов'язаний із явищами **полярності, кореляції, апікального домінування, регенерації.**

Полярність – фізіологічна нерівноцінність протилежних полюсів (верхівка/основа) певної клітини, тканини, органа.

Полярність добре виражена у рослин, для яких характерна біполярна структура – наявність головної вісі, на одному кінці якої клітини меристеми утворюють пагін, а на протилежному – корінь.

Наприклад, клітина меристеми полярна завдяки своєму місцезнаходженню. У неї є верх і низ. Тому, якщо надалі поділ відбувається перпендикулярно до осі полярності, то дочірні клітини будуть різні за своїми фізіологічними та структурними особливостями, за факторами спадковості, розташованими в цитоплазмі, за наявністю фітогормонів, які регулюють активність геному, тощо.

Полярним є утворення окремих органів. Наприклад, у живців корені утворюються завжди на нижньому кінці. Полярність проявляється в певному спрямуванні росту стебла і кореня, в певному напрямку пересування речовин. Вона може визначатися

нерівномірним розподілом зарядів. Верхівка пагона має позитивний заряд по відношенню до основи, серцевина стебла – по відношенню до його поверхні.

Значно впливає на виникнення полярності взаємодія клітин. Виникнення полярності під впливом оточуючих клітин одержало назву «ефект поля». Клітини оточення можуть впливати на її формування завдяки нерівномірному хімічному, механічному або електричному впливу.

Полярність організму походить від полярності заплідненої яйцеклітини, з якої розвинувся організм. Під час клітинного поділу дочірні клітини сприймають полярність материнської клітини. Провідна роль в формуванні процесів полярності належить фітогормонам.

Полярність клітин є передумовою впорядкованої диференціації, клітини одного органа мають однаково направлену полярність.

Однак деякі частини рослинного організму, наприклад бульби, плоди, зовсім не мають полярності, або вона слабо виражена.

Кореляції – взаємний вплив частин, тканин і органів рослин на характер їх росту і розвитку.

Головним фактором цих корелятивних взаємозв'язків є фітогормональний статус пагона та кореня. Верхівка пагона забезпечує синтез та відтік фітогормонів ауксинів, які включають загальну генетичну програму коренеутворення, тоді як верхівка кореня продукує цитокініни, які після надходження в надземну частину рослини включають програму утворення, росту та активності листків.

Найважливішими кореляціями є ростові, які виявляють залежність росту одного органа від інших. Ростові кореляції можуть бути позитивними, коли ріст одного органа зумовлює ріст іншого, і негативними, коли орган, що росте, гальмує ріст інших. Позитивним корелятивним ростом є ріст листків і коренів, негативним – ріст головного і бічних коренів. Як один із найважливіших механізмів корелятивного росту є донорно-акцепторні відносини. Донорами асимілятів, тобто органічних поживних речовин є, наприклад, листки, а акцепторами – корені, бруньки, що розвиваються.

Знання особливостей корелятивного росту широко використовуються у сільському господарстві:

- *пасинкування* (видалення бічних пагонів) – сприяє інтенсивному розвитку головного пагона.
- *пikірування* (відривання кінчика кореня при пересаджуванні розсади) – сприяє посиленому галуженню коренів;
- *вершикування (чеканка)* – видалення верхівок (суцвіть, пагонів) – сприяє більшому галуженню;
- *обрізка дерев куців у садівництві і декоративних паркових господарствах;*

Апікальне домінування – явище, коли верхівкова брунька затримує ріст бічних – пазушних бруньок. Воно обумовлене активним синтезом ауксинів.

Регенерація – (лат. *regeneratio* – відновлення) – процес відновлення організмом втрачених або ушкоджених органів і тканин, а також відновлення цілого організму з його частини.

Регенерація досить поширена серед багатьох видів покритонасінних.

Виходячи з механізмів регенерації, її поділяють на *фізіологічну* та *травматичну*, або *репаративну*. Прикладом фізіологічної репарації у вищих рослин є постійна зміна клітин кореневого чохла, зміна клітин ксилеми в провідних судинах або зміна покривних тканин.

У випадках поранень певних частин рослини, спостерігається травматична (або репаративна) регенерація. Регенерація відбувається за рахунок меристем, а при їх відсутності клітини спеціалізованих тканин в зоні механічного ушкодження дедиференціюються, тобто повертаються на попередні фази росту і набувають здатності до поділу. Примикаючи до рани клітини починають ділитися, відокремлюючи нові клітини в напрямку до рани. Потім на поверхні поранення формується *фелоген*, який формує захисну тканину – *перидерму*. Рани заживляються також затягуванням ушкоджень калусною тканиною. *Калус* – *клітини паренхіми, що не впорядковано діляться*.

Тканини і органи можуть регенерувати також з дедиференціюванням клітин, але без утворення калусу. В ушкодженому стеблі провідна тканина регенерується із паренхімних клітин включенням відповідних генетичних програм, причому індуктором виступає полярне транспортування ауксинів.

Здатність рослин до регенерації лежить в основі *вегетативного розмноження, технології мікроклонального розмноження рослин*.

Здатність соматичних клітин рослин до регенерації цілого організму – основа використання культури ізольованих клітин в прикладних аспектах для одержання великих популяцій рослин з однієї генетичної лінії гаплоїдів, виділення клонів клітин із зміненим метаболізмом, стійкістю до несприятливих умов, хвороб, шкідників, мікроклонального розмноження.

Розглянуті різноманітні типи регенерації забезпечують рослинному організму високий ступінь надійності при зміні умов вирощування.

Явище регенерації має як теоретичний, так і практичний інтерес. В теоретичному аспекті регенерація, тобто повторний розвиток тканин, органів або цілого організму виступає як чудова модель при вивченні механізмів гістогенезу і морфогенезу.

Для вирішення багатьох практичних завдань використовується культура клітин і тканин. З її допомогою вдається швидко розмножувати генетично цінні сорти культурних рослин, створюючи *клони* цілком ідентичних за своїми властивостями сортів.

При використанні меристем і тканин калусів лікарських рослин вдається отримувати великі маси калусів з метою одержання з них необхідної лікарської речовини. У такий спосіб у даний час виробляють значну частину фармацевтичного женьшеню.

Метод культивування тканин дістав широке застосування при оздоровленні від вірусних інфекцій ряду сільськогосподарських і декоративних рослин, у першу чергу картоплі, суніці, гвоздики та ін. У цьому випадку нові рослини вирощують з кінчиків конусів наростання вихідних рослин, які не містять вірусів, що дозволяє одержувати клони повноцінних рослин, цілком вільних від вірусної інфекції. У поєднанні з термотерапією цей метод забезпечує 100-відсоткове оздоровлення від вірусів картоплі.

На основі використання фітогормонів вдалося налагодити технологію гібридизації протопластів рослин, вирощуваних у живильному середовищі. Цей метод значно розширює можливості селекції рослин, дозволяючи здійснювати віддалену гібридизацію - не тільки міжвидову, але й міжродову.

Перспективним напрямком, що докорінно змінить селекцію рослин ХХІ століття, є можливість одержання методами біотехнології генетично модифікованих рослин (ще їх називають трансгенними). Одержання таких рослин ведеться методом розрізування ДНК

особливими ферментами рестриктазами з наступним вбудовуванням у таку ДНК того чи іншого гена від будь-якого іншого організму. Перенесення генів здійснюють особливі вектори. Таким чином, наприклад, виведені стійкі до важких металів сорти тютюну й гірчиці, у геном яких було вбудовано взятий від хом'ячків ген, що веде синтез білка тіонеїну, який зв'язує і виводить з активного метаболізму важкі метали. Аналогічним чином були створені сорти картоплі, листки яких отруйні для колорадського жука.

Біотехнологічні методи дозволили створювати банки геномів рослин шляхом консервування зародків і окремих меристем у стані охолодження до -196° . За необхідності з цього матеріалу можна одержати цілісні життєздатні рослини в тих випадках, коли такий вид цілком зникне з дикої природи і культури.

Отже, ріст клітин, органів, цілої рослини відбувається як єдиний скоорденований, інтегральний процес.

5. СТАН СПОКОЮ РОСЛИН. СПОСОБИ ПРИПИНЕННЯ І ПОДОВЖЕННЯ СПОКОЮ

Необхідним етапом в онтогенезі рослин є спокій.

Спокій – це період в онтогенезі рослин, що характеризується видимою відсутністю росту зі збереженням прихованих процесів синтезу органічних речовин і структуроутворення. Це нормальна фізіологічна функція рослинного організму, пристосування до перенесення несприятливих умов для росту, закріплене спадково.

Спокій характерний для насіння і бруньок.

Сигналом до переходу рослин у стан спокою є:

- співвідношення тривалості дня і ночі (фотоперіодизм);
- всі фактори зовнішнього середовища, які є негативними для росту.

Рецептором зміни тривалості дня і ночі є фотохромна система (пігменти). Під впливом скороченого дня в рослинах накопичуються інгібітори росту.

Для стану спокою характерним є:

1. Припинення видимого росту.
2. Сповільнення обміну речовин.
3. Зміни в біополімерах цитоплазми:
 - збільшення в'язкості цитоплазми;
 - посилений розпад полімерів до мономерів.

4. Накопичення інгібіторів (абсцизова кислота) і зменшення синтезу фітогормонів.

Види спокою:

1. *Глибокий (фізіологічний).*
2. *Вимушений* (пов'язаний з відсутністю сприятливих умов для росту).

Фізіологічний спокій – рослина не виходить із нього, поки не пройдуть усі фізіологічні і біохімічні зміни, які готують її до проростання.

У фазі глибокого спокою рослини не ростуть навіть за наявності сприятливих умов.

За допомогою спеціальних прийомів можна прискорити проходження фази глибокого спокою. Розглянемо основні з них.

Способи припинення спокою.

1. *Теплові ванни.* Занурення спочиваючих рослин (насіння, пагонів зі спочиваючими бруньками) у теплу воду (+37°C...+39°C) на 9-12 годин забезпечує вимивання з рослини інгібіторів, що гальмують процес проростання.

2. *Скарифікація.* Полягає в нанесенні на щільну насінну шкірку або плодову оболонку глибоких подряпин, через які кисень і волога проникатимуть усередину насіння. Доступ кисню активізує окисні процеси і прискорює роботу багатьох ферментів. Проводять скарифікацію найчастіше перетиранням насіння з грубозернистим піском.

3. *Стратифікація.* Цей прийом базується на тому, що насінню багатьох рослин для виходу зі стану спокою необхідний холод. Проводять стратифікацію, поміщуючи спочиваючі пагони рослин або насіння в умови зниженої температури (+1°...+5°C) і підвищеної вологості. Це забезпечує синтез гібереліну, на 4-6-му тижні стратифікації різко зростає активність каталази, йде руйнування інгібіторів росту в бруньках, хоча повна біохімія стратифікації ще погано вивчена. Відомо, що прогрівання стратифікованого насіння температурою +15...+20°C знімає в ньому ефект стратифікації. Проводять стратифікацію, поміщаючи насіння на кілька тижнів у вологу тирсу або пісок і розміщуючи ємності в погребі.

4. *Ефіризація* – обробка рослин (насіння) парами ефіру (в теплицях, оранжереях).

5. *Обробка тютюновим димом, парами ацетону.*

Способи подовження спокою.

1. Опромінення насіння α і γ -променями – у сховищах.
2. Обробка гібереліном, гетероауксином, ГМК, α -нафтилоцтовою кислотою, ін. інгібіторами.

Отже, спокій рослин – необхідний етап в онтогенезі – це пристосування до перенесення несприятливих умов для росту, закріплене спадково

6. ВИДИ, ЗНАЧЕННЯ І ФІЗІОЛОГІЧНА ПРИРОДА РОСТОВИХ РУХІВ

Рослини на відміну від тварин прикріплені до місця свого життя і не можуть переміщатися. Однак і для них характерний рух.

Рух рослин – це зміна положення органів рослин у просторі, обумовлена різними факторами зовнішнього середовища: світлом, температурою, вологою, силою ваги, хімічними елементами й ін.

В основі рухів лежить подразливість рослин. Рухи можуть мати й ендогенний характер.

Виділяють **ростові рухи** (зв'язані зі зміною швидкості росту різних сторін, частин і органів рослин) і **тургорні рухи** (зв'язані зі зміною тургору в окремих клітинах і тканинах).

До **ростових рухів** відносяться *тропізми, настії і нутації*.

1. Тропізми – це ростові рухи, викликані однобічним діючим подразником (світло, сила тяжіння, хімічні елементи й ін.). Згинання рослин у бік діючого фактора (подразника) називають **позитивним тропізмом**, а в протилежну від діючого фактора сторону – **негативним**.

У залежності від природи подразника, що викликає вигин, кожен конкретний тропізм одержав відповідну назву. Якщо вигин викликаний дією світла – *фототропізм*, силою ваги – *геотропізм*, нерівномірним поділом води в ґрунті – *гідротропізм*, хімічних сполук (добрив) – *хемотропізм*, кисню – *аerotропізм* і т. д.

Геотропізмами (гравітропізмами) називають спрямовані зміни росту рослин, викликані дією сили тяжіння. У пагонів геотропізм негативний, у коренів – позитивний.

Для пояснення механізму геотропізму варто звернутися до гормональної теорії Холодного – Вента, відповідно до якої при вертикальному положенні проростка потік гормонів поділяється рівномірно, результатом чого є рівномірний ріст. При

горизонтальному положенні проростка гормон концентрується на нижній стороні органа. При цьому в стеблі ріст клітин на нижній стороні прискорюється, і стебло вигинається догори, а в корені – гальмується, і він згинається донизу.

Сприйняття сили ваги може відбуватися тільки в результаті переміщення часток, що мають масу. Таку функцію у рослин можуть виконувати *статоліти*.

Чеський ботанік Б. Немец і німецький фізіолог Г. Габерландт незалежно один від одного в 1900 р. указали на лейкопласти і на крохмальні зерна, що утворюються в них, як на структури, що сприймають силу ваги. Такі крохмальні зерна зустрічаються в клітинах кореневого чохла й в ендодермі – клітинах первинної кори стебел рослин. У клітинах кореневого чохла особливо рідка цитоплазма, тому при зміні положення кореня крохмальні зерна зараз же в силу своєї ваги пересуваються і займають завжди найнижчу частину клітини, виявляючи тиск на цитоплазму, що збуджується. Якщо з лейкопластів видалити крохмаль, то здатність до геотропних реакцій втрачається. Отже, крохмаль лейкопластів відіграє вирішальну роль при виконанні ними функції статолітів. Крім крохмальних зерен статолітами, очевидно, можуть служити в клітинах кореня кристали білка, хлоропласти, мітохондрії й інші структури.

Геотропічна чутливість може мінятися під впливом факторів зовнішнього середовища. Так, полегли рослини не можуть піднятися, якщо ґрунт дуже перезволожений і корені знаходяться в анаеробних умовах. При несприятливих умовах середовища (посуха, низька чи висока температура, дія деяких хімічних речовин) крохмальні зерна зникають і геотропічна чутливість не виявляється.

Фототропізм

Багаторічними дослідженнями з'ясовано, що до органів рослин, які відхиляються у бік джерела світла (позитивний фототропізм), відносяться молоді пагони і листки. Світло не виявляє впливу на напрямок росту коренів. Негативно фототропні зародкові корінці рослин, вусики, гіпокотиль і інші частини рослин.

При відносно слабкому освітленні відзначається позитивний, а при сильному – негативний фототропізм. Завдяки згинанням, обумовленим фототропізмом, органи рослин займають найбільш вигідне положення. У результаті згинання стебел виникає листова мозаїка, що сприяє оптимальному використанню світла при

фотосинтезі. Здатність рослин розташовувати пластинки листків перпендикулярно падаючим променям називають **діафототропізмом**, а розташування листків під гострим чи тупим кутом – **плазіотропізмом**. Листова мозаїка особливо чітко видна у тінюлюбних рослин.

У 1928 р. фізіологи М. Г. Холодний і Ф. В. Вент незалежно один від одного сформулювали гормональну теорію фототропізму, що користується загальним визнанням. З'ясовано, що гормонами, які викликають ріст клітин при фототропічній реакції, є ауксини чи індолілоцтова кислота. При однобічній дії світла на рослину відбувається перерозподіл ауксинів у неосвітлену сторону. Тому клітини тут діляться і ростуть активніше, пагін згинається в сторону світла. Освітлена сторона росте повільніше, бо світло гальмує процес розтягування клітин.

Дослідження показали, що спектр дії фототропізму визначається і якістю світла. Фототропізм краще виявляється в ультрафіолетовій області й у синій частині спектру. У насінних рослин фототропічна реакція викликається короткохвильовими променями. Фототропічна реакція залежить і від інтенсивності освітлення: чим слабкіше світло, тим довше потрібно освітлювати рослини для одержання фототропічного ефекту. Добуток сили світла на тривалість його впливу – величина постійна. Ця залежність одержала назву **закону кількості подразнення**.

Хемотропізм – це вигини коренів при нерівномірному розподілі в ґрунті якої-небудь хімічної речовини. Хемотропізм, крім коренів, властивий пилковим трубкам, проросткам рослин-паразитів. І тут спостерігається позитивний і негативний хемотропізм, що може змінюватися в залежності від концентрації і характеру речовин.

У кореня хемотропний самий його кінчик, а вигин знаходиться в зоні розтягування. Механізм хемотропізму невідомий. Завдяки хемотропізму рослина здатна засвоювати добрива, уникати їх надлишкового нагромадження. Це зв'язано з рухом кореня (ростом) у напрямку наявних добрив чи при надлишку їх – від добрив.

Гідротропізм – різновид хемотропізму. При такому тропізмі спостерігається згинання ростучих частин рослин під впливом води. Гідрочутливість проявляється також на самому кінчику кореня.

Аеротропізм полягає в реакції на газоподібні речовини. Встановлено позитивний аеротропізм коренів рослин на кисень і пагонів рослин на вуглекислий газ.

Термотропізм. В амплітуді оптимальних температур ростучі пагони і корені мають позитивний термотропізм. Механізм термотропізму вивчений поки що слабо.

Магнітропізм. Внаслідок полярності, молекули більшості органічних речовин мають бути чутливі до впливу магнітних полів. Як було показано в роботах А.В. Крилова (1961) та інших дослідників, корені паростків у магнітних полях ростуть в основному в напрямку до південного магнітного полюса. Корінці, орієнтовані на південь, ростуть швидше, ніж ті, які орієнтовані на північ. Припускають, що певну роль у магнітропізмі рослин відіграє гіберелін.

Електротропізм проявляється у вигинах коренів і пагонів у полях постійного струму. Корені згинаються в напрямку до катода, а пагони - до анода.

Тигмотропізм виявляється в реакціях рослин на дотики. Він добре виражений у витких, повзучих, комахоїдних рослин.

Тигмотропізми активуються світлом, що явно вказує на потребу у витратах АТФ, яка утворюється при фотосинтетичному фосфорилуванні. АТФ споживається практично при всіх типах рухів рослин, оскільки вони потребують енергії як будь-які механічні переміщення.

Сучасні дослідження пов'язують *тигмотропізми* із взаємодією ауксину й етилену в тканинах вусиків витких рослин. Але оскільки ауксин по довжині вусика переміщається повільніше, ніж сигнал на закручування, то ймовірно, що в цьому процесі беруть участь іонні насоси і електропотенціали дії.

Травмотропізми – згини під дією механічних перешкод.

2. Настії – це рухи рослин, що викликаються локально діючим або дифузійним подразником і не орієнтовані щодо напрямку дії цього подразника.

Такими факторами можуть бути зміни температури, інтенсивності світла, вологості повітря і т. д., що діють на рослину з усіх боків.

Органи, здатні до здійснення настичних відповідних реакцій, завжди виявляють фізіологічну, а в більшості випадків і морфологічну двосторонню симетрію. Настичні зміни положення органів

відносяться до певних їхніх ділянок, що мають відповідну цьому анатомічну будову.

Назви настій, як і тропізмів, залежать від тих подразників, що їх викликають. Так, розрізняють фото-, термо-, хемо-, гідро-, тигмо-, сейсмо-, електро- і травмонастії.

Якщо тропізми здійснюються переважно як ростові рухи, то настії виявляються в першу чергу завдяки змінам тургорного тиску.

Найбільш поширені **ніктинастії** тобто ті рухи, що викликаються зміною дня і ночі. Дуже багато квіток відкриваються ранком, а закриваються на ніч. Подразником у даному випадку є зміна тільки температури чи тільки інтенсивності світла. Механізм настій до кінця не вивчений. Припускають, що вони обумовлені в деяких випадках (відкривання квіток) нерівномірним ростом різних сторін органа. Якщо при цьому швидший ріст спостерігається на морфологічно верхній частині органу, то говорять про **енінастії**, якщо на нижній – про **гіпнонастії**. Нерівномірний ріст, імовірно, обумовлений гормонами.

Особливу групу складають **рухи уловлювання і захоплювання**, властиві комахоїдним рослинам. Порівняльне вивчення показало, що механізми функціонування пастки у мухоловки і росянки мають подібність: володіють швидкими настичними і повільнішими тропічними рухами. Разом з тим ці рослини відрізняються одна від одної ділянкою, на яку поширюється потенціал дії. Повторювані потенціали дії викликають секреторну діяльність травних залоз. Ці рухи можна визначити як механічну реакцію, викликану потенціалом дії в моторних клітинах, для яких характерна реакція зчеплення: подразнення – тургор – спад.

Термонастії виникають внаслідок зміни температури середовища. Квітки багатьох видів рослин розкриваються в теплі і закриваються при зниженні температури (тюльпан).

3. Нутації – кругові рухи, пов'язані із нерівномірним ростом внутрішньої і зовнішньої частини стебла (ліани, горох, виноград, ін.).

Значення: у рослин із слабо розвинутою механічною тканиною забезпечують тверду опору і шлях до світла.

Тургорні рухи

Автонастіями називають самостійні рухи органів рослин ритмічного типу. Найбільш яскравим прикладом автонастій є

«семафорні» рухи листків тропічного чагарнику *Desmodium girans*, що піднімаються й опускаються з інтервалом у 1,5-2,5 хвилини. Вважають, що в такий спосіб рослина в умовах тропічного клімату скидає надлишок теплової енергії.

Сейсмонастії являють собою рух листків рослин у відповідь на струс або дотик. Прикладом може служити мімоза (*Mimosa pudica*), що складає листочки при дотику до них. У природі це явище може мати значення для захисту рослини від поїдання листя тваринами-фітофагами, тим більше що при опусканні листків із клітин на поверхню виділяються таніни - особливі фенольні речовини, що здатні відлякувати комах. Ці рухи пов'язані з втратою тургору нижньої сторони листка. Можливе значення подібної рухової реакції полягає в запобіганні пошкоджень від зливових дощів і сильних вітрів.

Настичні рухи продихового апарата здійснюються завдяки настичним тургорним рухам замикаючих клітин. Для продихів характерні фото-, гігро-, термо- та хемонастії.

Контрольні запитання:

1. Поняття про ріст і розвиток рослин, їх взаємозв'язок.
2. Фази росту клітин, їх біологічна і фізіологічна характеристика.
3. Поняття про онтогенез. Природа і етапи індивідуального розвитку у рослин.
4. Типи онтогенезу.
5. Методи вимірювання швидкості росту.
6. Періодичність росту і етапи росту рослинних клітин.
7. Перехід рослин до стану спокою. Види спокою та їх значення в житті рослин.
8. Способи порушення і продовження спокою рослин.
9. Види ростових рухів у рослин і їх фізіологічне значення.
10. Фізіологічна природа руху рослин.
11. Полярність, ростові кореляції, апікальне домінування, регенерація у рослин.
12. Теорія циклічного старіння і омолодження.

ЛЕКЦІЯ 12: РЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ ТА МОРФОГЕНЕЗУ РОСЛИН

1. Системи регуляції на внутрішньоклітинному та міжклітинному рівнях.

2. Регулятори росту: природні і синтетичні. Характеристика основних груп фітогормонів, механізми їх дії.

3. Характеристика синтетичних регуляторів росту. Застосування фітогормонів і синтетичних регуляторів у рослинництві.

1. СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ НА ВНУТРІШНЬОКЛІТИННОМУ ТА МІЖКЛІТИННОМУ РІВНЯХ

Складна будова рослинного організму вимагає досконалих систем його управління. Цілісність будь-якого організму забезпечується системами регуляції. Розрізняють системи внутрішньоклітинної регуляції і міжклітинної.

Внутрішньоклітинні системи регуляції

В ході еволюції спочатку виникли внутрішньоклітинні системи регуляції. До них відноситься регуляція на рівні **ферментів, генетична й мембранна**. Всі ці системи тісно пов'язані між собою.

Генетична регуляція базується на збереженні в молекулах ДНК генетичного коду даного виду рослини, що:

- а) забезпечує збереження інформації про всі основні особливості даного виду рослини і її передачу від покоління до покоління;
- б) регулює процес експресії генів і генних комбінацій;
- в) контролює функціонування рибосом і полірибосом.

Генетична регуляція включає в себе регуляцію на рівні реплікації, транскрипції, процесингу (модифікація біополімерів) і трансляції.

Передача генетичної інформації здійснюється шляхом: транскрипції, трансляції, процесингу. У результаті утворюється активний білок, який виконує різноманітні функції: *каталітичні* (ферменти); *рухові* (скоротливі білки); *транспортні* (насоси, переносники); *рецепторні* (хемо-, фото, механорецептори); *регуляторні* (білки активатори, інгібітори, репресори); *захисні* (лектини) та ін.

Метаболічна (ферментативна) регуляція здійснюється внаслідок активізації роботи ферментів шляхом переходу з неактивної

форми в активну і зміни положення молекул ферментів у клітинах. Відомо, наприклад, що більшість ферментів у випадках, коли їх молекули вбудовані до складу мембран, працюють на синтез, а при вільному перебуванні в цитоплазмі - на розпад органічних речовин.

Мембранна регуляція досягається за допомогою різноманітних рецепторів - спеціальних сигнальних білків, що входять до складу мембран, а також шляхом змін у діяльності насосів основних речовин і в першу чергу H^+ -наасосу. Для клітин і тканин мембранна регуляція є найважливішою, оскільки вона пов'язана з бар'єрними, транспортними, енергетичними, осмотичними й електромагнітними функціями мембран.

До **міжклітинної регуляції** відносять системи трофічної, електрофізіологічної і фітогормональної систем регуляції.

Трофічна регуляція забезпечується шляхом передачі від клітини до клітини, від тканини до тканини і від органа до органа рослини поживних речовин. Вона найбільшою мірою впливає на кількісні параметри рослин.

Електрофізіологічна регуляція. У процесі життєдіяльності всі клітини генерують електричний потенціал. У різних частинах рослини вони різні, і це дуже впливає на іонні потоки. Особливі потенціали дій властиві мембранам клітин. Передаючись по клітинах і тканинах у вигляді електричних імпульсів, вони служать сигналами для зміни стану і напрямку метаболізму в інших клітинах і тканинах.

Фітогормональна регуляція здійснюється за рахунок різноманітних фітогормонів, що продукуються самою рослиною.

2. РЕГУЛЯТОРИ РОСТУ: ПРИРОДНІ І СИНТЕТИЧНІ. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНИХ ГРУП ФІТОГОРМОНІВ, МЕХАНІЗМИ ЇХ ДІЇ

Регулятори росту – це органічні речовини, які викликають стимуляцію або пригнічення процесів росту і розвитку.

Регулятори росту поділяються на два класи:

1. Природні.
2. Синтетичні.

Природні регулятори росту (фітогормони) – це органічні, порівняно низькомолекулярні ендogenousні речовини, які синтезуються

спеціалізованими тканинами рослин, діють в надзвичайно малих дозах (10^{-8} – 10^{-5} моль/л), з допомогою яких здійснюється взаємодія різних клітин, тканин, органів і які необхідні для запуску, регуляції і включення морфогенетичних і фізіологічних програм.

Властивості фітогормонів:

- Гормони синтезуються в одному з органів рослин і транспортуються в інші місця, де і проявляють свою дію.
- Гормони синтезуються і функціонують в рослинах в мікрокількостях.
- Фітогормони включають і регулюють цілі фізіологічні чи морфологічні програми (поділ і розтяг клітин, коренеутворення, дозріванні тощо).

Встановлено, що у вищих рослин міститься кілька важливих класів фітогормонів: *ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизова кислота, етилен, брасини (брасиностероїди), жасмонова кислота.*

Фітогормони умовно поділяють на *стимулятори і інгібітори.*

Серед стимуляторів виділяють 3 основних групи фітогормонів:

1. *Ауксини.*
2. *Гібереліни.*
3. *Цитокініни.*

Останнім часом до них відносять і *брасини.*

Ауксини – речовини індольної природи. Основний представник ауксинів – індоліл-3-оцтова кислота (ІОК):

Її було ідентифіковано в 1934 р. в лабораторії Ф. Кегля у верхівках колеоптилів злаків.

Отриману синтетично β -індолілоцтову кислоту називають гетероауксином, або просто ауксином. Гербіцид *2,4-Д* – синтетичний ауксин для боротьби із бур'янами.

Фізіологічне значення ауксинів:

- визначають тропічні згини;
- стимулюють розтягнення клітин, формування камбію, провідних пучків;
- регулюють утворення і ріст коренів, пагонів;
- сповільнюють процеси старіння, затримують опадання листків і плодів;
- викликають партенокарпію (безнасінність);
- стимулюють розвиток верхівкових бруньок і затримують ріст бічних (апикальне домінування).

Синтезуються ауксини у верхівкових конусах наростання пагонів і коренів, а в злаків – у верхівках колеоптилів. Вихідною речовиною для їх синтезу є амінокислота *триптофан*. Триптофан – із *шикімової кислоти* (еритрозофосфарт (пентозофосфатний цикл дихання) → шікімова кислота).

Для повного прояву активності ауксину часто необхідні два мікроелементи – *бор і цинк*. По пагонах ауксини переміщуються зверху вниз (морфологічно, тобто від вершини пагона до його основи, незалежно від його просторового положення), а кореневою системою – навпаки. Швидкість їх переміщення досить висока – близько 10 мм/год.

Гібереліни. Були виділені японськими ученими під керівництвом Є. Куросава у 1926 р. при вивченні хвороби рису «баканае», для якої характерне інтенсивне видовження стебла і листків. Ця хвороба спричинювалася грибом *Giberella fugikuroi*, з культуральної рідини якого в 1938р. було виділено речовину названу гібереліном.

Гібереліни – чисельна група сполук класу тетрациклічних дитерпеноїдів (вторинні метаболіти, близькі до ліпідів). Усі вони є похідними гіберелової кислоти $C_{19}H_{22}O_6$:

Похідних гіберелової кислоти з фітогормональною активністю відомо більше сотні.

Значення гіберелінів:

- стимулюють поділ і розтягування клітин меристем;
- стимулюють ріст пагонів, гальмують ріст коренів; гіберелін називають гормоном росту стебла;
- сповільнюють настання цвітіння;
- прискорюють проростання насіння в злаків;
- стимулюють цвітіння у рослин довгого дня в умовах короткого дня;
- здатні виводити насіння та бульби деяких рослин зі стану спокою;
- можуть викликати партенокарпію (застосовують у отриманні винограду без кісточок).

Синтез гіберелінів відбувається в цитоплазмі клітин, в основному в листках і тільки на світлі. Переміщатися по рослині гібереліни можуть у будь-якому напрямку.

Синтезуються із *меволонової* кислоти, що утворюється із проміжних продуктів фотосинтезу.

Цитокиніни (гормони поділу). Про їх існування було відомо ще на початку XX століття, але в чистому вигляді вони були отримані лише в 1955 році. Назва запропонована Ф.Скугом (Вісконський університет, США), який також показав, що цитокиніни впливають насамперед на клітинні поділи. Один з найбільш поширених цитокинінів – кінетин $C_{10}H_8N_5O$:

Усі цитокиніни – це похідні аденіну, за хімічною природою є основами. У рослинах найбільше поширений *зеатин*, що дістав свою назву у зв'язку з тим, що вперше був виділений із зерен кукурудзи.

Основне місце синтезу – апікальні меристеми коренів.

Фізіологічна дія:

- цитокиніни є стимуляторами клітинних поділів;
- активізують проростання насіння;
- здатні припиняти спокій;
- затримують старіння листків і плодів;
- активізують весь метаболізм рослини, прискорюють синтез білка;
- прискорюють післязбиральне дозрівання насіння;
- знімають явище апікального домінування.

Цитокиніни рухаються по рослині акропетально (і вгору, і вниз).

Співвідношення ауксинів, гіберелінів і цитокинінів визначає ріст рослин.

Брасиностероїди. Вперше виявлені в пилку рослин роду капуста (*Brassica*), звідки одержали свою назву. Загальна формула $C_{28}H_{48}O_6$. Один із найбільш поширених представників цієї групи – брасинолід:

Фізіологічна дія:

- забезпечують ріст пилкових трубок,
- стимулюють поділ клітин і ріст рослин;
- сприяють утворенню етилену;
- підвищують стійкість рослин до несприятливих факторів.

До фітогормонів інгібіторної дії відносять:

1. *Абсцизову кислоту.*
2. *Етилен.*
3. *Жасмонову кислоту.*

Абсцизова кислота (АБК).

У чистому вигляді АБК ($C_{15}H_{20}O_4$) була виділена в 1963 р. АБК присутня у всіх органах рослин. Синтезується вона в основному у листках, а також у плодах. Вихідною сполукою для синтезу є *меволонова кислота*.

АБК затримує ростові процеси у всіх їх проявах.

Фізіологічна дія АБК:

- відіграє важливу роль у механізмі геотропізмів;
- викликає закриття продихів;
- підтримує рослини у стані спокою;
- затримує фазу ділення і розтягнення клітин, проростання насіння, ріст бруньок;
- прискорює опадання листків і плодів;
- приймає участь в утворенні бульб.

Етилен. Вплив етилену на ріст рослин було виявлено ще в 1901 р. Д.Н. Нелюбовим. Пізніше було встановлено, що етилен також прискорює дозрівання багатьох плодів. Етилен – газоподібна речовина C_2H_4 . Синтезується він у бруньках і молодих тканинах з амінокислоти *метіоніну* за участі АТФ.

Фізіологічна дія:

- затримує клітинне ділення, внаслідок чого сповільнюється ріст пагонів у довжину;
- стимулює коренеутворення, може спричинити коренеутворення на стеблі;
- в багатьох видів рослин прискорює проростання пилку, насіння, бульб;
- припиняє транспорт ауксину по рослині, в результаті чого посилює процеси старіння, опадання листків і плодів, усуває апікальне домінування;
- прискорює дозрівання плодів багатьох рослин;
- відіграє важливу роль в детермінації статі (збільшує кількість жіночих квіток).

У виробничих умовах використовують препарат етефон, який під час обробки ним рослин розкладається з виділенням етилену.

3. ХАРАКТЕРИСТИКА СИНТЕТИЧНИХ РЕГУЛЯТОРІВ РОСТУ. ЗАСТОСУВАННЯ ФІТОГОРМОНІВ І СИНТЕТИЧНИХ РЕГУЛЯТОРІВ У РОСЛИННИЦТВІ

Серед синтетичних регуляторів росту виділяють стимулятори та інгібітори.

Стимулятори росту:

- гетероауксин;
- індолілоцтова кислота (ІОК);
- індолілмасляна кислота (ІМК);
- α -нафтилоцтова кислота;
- β -нафтилоцтова кислота і її калієва сіль (КАНУ);
- 2,4-Д-дихлорфенолоцтова кислота;
- хлорхолінхлорид (ТУР, ССС);
- бурштинова кислота;
- тіосечовина.

Використання:

1. Для вкорінення живців (плодові, виноград).
2. Зменшення опадання зав'язей і плодів.
3. Утворення партенокарпічних плодів.
4. Прискорення проростання насіння.
5. Припинення періоду спокою.
6. Регулювання переходу рослин до цвітіння.

Умови ефективного використання:

1. Синтетичні речовини позитивно впливають тільки тоді, коли не вистачає фітогормонів (при цвітінні, вкоріненні живців).
2. Клітини певної рослини повинні сприймати ці гормони.
3. Достатнє забезпечення водою і мінеральними елементами.
4. Враховувати концентрацію.
5. У підвищених концентраціях можуть бути інгібіторами.

Вимоги до синтетичних стимуляторів:

1. Не повинні бути токсичні.
2. Не повинні бути канцерогенні.
3. Повинні діяти тривалий час.
4. Не повинні переходити в тіло тварин.

Добре зарекомендували себе регулятори росту нового покоління, що становлять собою складні суміші природних і

синтетичних фітогормонів у сполученні з деякими іншими речовинами. Найбільш цікавими з них є:

- бетастимулін – поліпшує ріст цукрового буряку;
- потейтин – поліпшує ріст картоплі;
- зеастимулін – поліпшує ріст кукурудзи;
- агростимулін – поліпшує ріст зернових, зернобобових, багаторічних бобових трав;
- полістимулін А6 – поліпшує ріст ряду рослин, у т.ч. томатів, цукрового буряку, яблуні, також поліпшує водний баланс рослин і підтримує в їх тканинах високий тургор;
- вербин – являє собою N-оксид-2,6-диметилпіридин, поліпшує ріст овочевих культур і тютюну;
- івін – овочеві (томати, перець, капуста);
- емістим С – поліпшує ріст зернових культур, включаючи в себе аналоги ауксину, цитокініну, гібереліну, а також амінокислоти і мікроелементи;
- люцис – поліпшує ріст багаторічних бобових культур.

Синтетичні інгібітори росту мають такі властивості:

1. Здатні різко послаблювати процес росту.
2. Пригнічують ріст тривалий час.
3. Пригнічують не тільки ріст, а й морфогенез.

До синтетичних інгібіторів відносять:

1. *Гербіциди* – для боротьби із бур'янами. Бувають суцільної і вибіркової дії.
2. *Арборициди* – для придушення небажаної деревинно-чагарникової рослинності.
3. *Дефоліанти* – фітогормональні препарати, які прискорюють настання листопаду у рослин (хлорат натрію, хлорат магнію, натрієві солі какоділової кислоти – використовують при збиранні бавовнику, ін.).
4. *Десиканти* – підсушують надземну частину рослин.
5. *Морфактини* - фітогормональні препарати, що мають виражено формотворну дію: стимулюють ріст одних та інгібують ріст інших частин рослин. Наприклад, ауксин і гіберелін можуть викликати утворення плодів без насіння; обробка ефірами жирних кислот запобігає утворенню

пасинків у томатів; препарат ТІБК (2,3,5 тіобензойна кислота) посилює процес кушіння злаків.

6. *Ретарданти* – застосовують для затримки росту рослин. Окремі їх види використовують для запобігання передчасного проростання бульб і коренеплодів, регулювання кількості плодів. Один із основних препаратів – *гідрозид малеїнової кислоти (ГМК)*. Інші – ТУР, 2,4-Д, композан-М, α -нафтилоцтова кислота, гіберелін.

Контрольні запитання:

1. Системи регуляції у рослин.
2. Природні і синтетичні регулятори росту, їх класифікація і коротка характеристика.
3. Фітогормони та інгібітори росту, синтез, перетворення і механізм їх дії.
4. Синтетичні фізіологічно активні речовини, їх дія на рослину.
5. Застосування регуляторів росту в рослинництві.

ЛЕКЦІЯ 13: РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН В ЗАЛЕЖНОСТІ ВІД УМОВ СЕРЕДОВИЩА

1. Вплив зовнішніх умов на ріст і розвиток рослин. Фотоперіодизм. Значення фітохромної системи у фотоперіодичній реакції рослин.
2. Гормональна теорія розвитку рослин.
3. Термоперіодизм та розподіл рослин за їх термоперіодичною реакцією.

1. ВПЛИВ ЗОВНІШНІХ УМОВ НА РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН. ФОТОПЕРІОДИЗМ. ЗНАЧЕННЯ ФІТОХРОМНОЇ СИСТЕМИ У ФОТОПЕРІОДИЧНІЙ РЕАКЦІЇ РОСЛИН

Весь ритм життєвого циклу визначається спадковими властивостями, які розвиваються в єдності із зовнішнім середовищем.

Фактори зовнішнього середовища, які впливають на ріст і розвиток рослин можна поділити на 3 групи:

1. Кліматичні (світло, температура, вода, газовий склад повітря, ін.).
2. Едафічні (структура ґрунту, його фізико-хімічні властивості).
3. Біотичні (вплив мікроорганізмів, рослин і тварин).

Всі ці фактори діють в сукупності, їх дія взаємообумовлена.

Рослинні організми здатні використовувати світло не тільки як джерело енергії, але і як ефективний фактор, з допомогою якого здійснюється регуляція процесів росту і розвитку рослини.

Дія світла на рослину підрозділяється на **фотосинтетичну, регуляторно-фотоморфогенетичну і теплову**. Стосовно інтенсивності освітлення рослини поділяються на **світлолюбні і тіньовитривалі**.

Світло обумовлює багато фотобіологічних явищ: фотоперіодизм, фотоморфогенез, фототаксиси, фототропізми, фотонастії тощо. Найбільш активно регулюють ріст червоні і синьо-фіолетові промені.

Фотоморфогенез – це залежні від світла процеси росту і диференціювання рослин, що визначають його форму і структуру. У ході фотоморфогенезу рослина здобуває оптимальну форму для поглинання світла в конкретних умовах росту. Так, на інтенсивному світлі ріст стебла зменшується. У тіні листки виростають крупніші,

ніж на світлі, що доводить гальмуючий вплив світла на ріст. У рослинах виявлено дві пігментні системи фоторецепторів – *фітохром*, що поглинає червоне світло, і *криптохром*, що поглинає синє світло, за участю яких індукуються реакції фотоморфогенезу. Ці пігменти поглинають незначну частину падаючого сонячного випромінювання, що використовується для переключення метаболічних шляхів.

Фітохром у рослині. Фотоморфогенетичний вплив червоного світла на рослину здійснюється через фітохром. *Фітохром* – хромопротеїд, що має синьо-зелене забарвлення.

Фітохром існує в рослинах у двох формах (Ф600 і Ф730), які можуть переходити одна в іншу, змінюючи свою фізіологічну активність. При опроміненні червоним світлом (ЧС – 660 нм) фітохром Ф660 (чи ФЧ) переходить у форму Ф730 (чи ФДК). Трансформація приводить до оборотних змін конфігурації хромофора і поверхні білка. Форма Ф730 фізіологічно активна, контролює багато реакцій і морфогенетичні процеси в ростучій рослині, темпи метаболізму, активність ферментів, ростові рухи, швидкість росту і диференціацію тощо.

Фітохром виявлений у клітин всіх органів, хоча його більше у меристематичних тканинах. У клітинах фітохром, мабуть, зв'язаний із плазмалемою і іншими мембранами. Фітохром бере участь у регуляції багатьох сторін життєдіяльності рослин: проростанні світлочутливого насіння, відкритті гачка і подовженні гіпокотилу проростків, розгортанні сім'ядоль, диференціації епідермісу й продихів, диференціації тканин і органів, орієнтації в клітині хлоропластів, синтезі антоціану і хлорофілу. Червоне світло гальмує поділ і сприяє подовженню клітин, рослини витягаються, стають тонкостебловими (густий ліс, загущений посів). Згадаємо, що на червоному світлі як первинні продукти фотосинтезу утворюються переважно вуглеводи, а на синьому – амінокислоти. Фітохром визначає фотоперіодичну реакцію рослин, регулює початок цвітіння, опадання листя, старіння і перехід у стан спокою. У теплицях червоне світло сприяє утворенню коренеплідів у редьки, потовщенню стеблеплодів кольрабі. Фітохром бере участь у регуляції метаболізму фітогормонів у різних органах рослини.

Вплив синього світла на ріст рослин. Синє світло також регулює багато фотоморфогенетичних і метаболічних реакцій рослин. Фоторецепторами синього світла вважаються флавіни і каротиноїди.

Криптохром – це жовтий пігмент рибофлавін, що рецептує синє – ближнє ультрафіолетове світло, присутній у всіх рослин. Рецептори зазнають редокс-перетворення, швидко передаючи електрони іншим акцепторам. Фототропізм рослин визначається рецепторним комплексом стеблового апекса, що включає, очевидно, криптохром і каротиноїди. Рецептори синього світла є у клітинах усіх тканин, локалізовані в плазмалемі й в інших мембранах.

Сині і фіолетові промені стимулюють поділ, але затримують розтягання клітин. З цієї причини рослини високогірних альпійських луків зазвичай низькорослі, часто розеткові. Синє світло викликає фототропічний вигин проростка й інших осьових органів рослин шляхом індукції латерального транспорту ауксину. Рослини при нестачі синього кольору витягаються, вилягають. Це явище має місце в загущених посівах і посадках, у теплицях, скло яких затримує сині і синьо-фіолетові промені. Додаткове освітлення синім світлом дозволяє в теплицях одержати високий урожай листя салату, коренеплодів редиски. Синє світло впливає також на багато інших процесів: пригнічує проростання насіння, відкривання продохів, рух цитоплазми і хлоропластів, розвиток листка й ін. Ультрафіолетові промені звичайно затримують ріст, однак у невеликих дозах можуть стимулювати його. Жорстке ультрафіолетове світло (коротше 300 нм) має мутагенну і часом навіть летальну дію, що актуально у зв'язку з потоншенням озонового шару Землі.

Від освітлення рослини залежать її перехід до цвітіння та плодоутворення. Однак головним є не інтенсивність освітлення, а тривалість періодів дня і ночі.

Реакція рослинних організмів на добовий ритм освітлення, тобто тривалості дня і ночі, що виражається зміною процесів росту і розвитку, називається *фотоперіодизмом*.

Фотоперіодизм – це здатність рослин переходити до цвітіння тільки при певному співвідношенні довжини темного і світлого періоду доби.

Він був відкритий В. Гарнером і Г. Алардом (1920). Величезний внесок у вивчення цього явища внесли вітчизняні вчені М.Х. Чайлахян, В.Н. Любименко, В.І. Разумов, Б.С. Мошков та ін.

Фотоперіодизм являє собою пристосувальну реакцію, що дозволяє рослинам зацвітати в певний сприятливий період. Як правило, довгоденні рослини північні, а короткоденні – південні. Для

короткоденних рослин більш сприятливі підвищені нічні температури, тоді як для довгоденним – знижені.

По відношенню до фотоперіодизму рослини поділяються на 3 групи:

Довгоденні рослини (ДДР) – жито, ячмінь, пшениця й ін. – вимагають для свого розвитку довгого дня і короткої ночі, зацвітають при довжині дня більше певної (критичної) тривалості.

Короткоденні рослини (КДР) – просо, соя, рис і ін. – вимагають для свого розвитку довгої ночі і короткого дня, зацвітають при довжині дня менше певної (критичної) тривалості.

Нейтральні рослини – томат, деякі сорти бавовнику й ін. – зацвітають при будь-якій довжині дня.

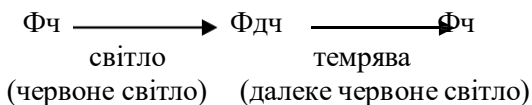
Існують і проміжні варіанти. Наприклад, для озимого жита і пшениці перехід до стану зрілості індукується спочатку коротким днем, що пізніше має бути змінений довгим днем. Їх називають *коротко-довгоденними рослинами*. А для топінамбура потрібний зворотний режим. *Це довго-коротко-денна рослина*.

Довгоденні і короткоденні рослини, що не одержали потрібного їм фотоперіоду, не можуть перейти у фазу цвітіння і плодоношення. Навіть нейтральні види, хоча й зберігають здатність до цвітіння і плодоношення незалежно від довжини дня, проте за формою особин і термінами зацвітання істотно відрізняються. Наприклад, нейтральний вид гречка на короткому дні формує невисокі особини, які швидко переходять до цвітіння, а на довгому – більші, які починають репродукцію пізніше.

Дослідження показали, що у фотоперіодизмі фізіологічно значимий саме **ритм чергування дня і ночі**, причому для рослин **важливіша саме тривалість ночі** – темного періоду доби. Вона сприймається молодими листками рослин і «транспортується» у конуси наростання і майбутні генеративні бруньки.

Фотоперіодична реакція рослин найбільш успішно проходить у променях певних довжин хвиль (С. Хендрикс і Х. Бортсвік, 1952), що збігаються зі спектром дії фітохрому.

Фітохром синтезується у формі Фч, що є фізіологічно неактивною. Фч під дією червоного світла (вдень на світлі) перетворюється у Фдч, що є фізіологічно активним (гальмує цвітіння). У темряві фітохром Фдч перетворюється знову у форму Фч.



Це сприяє початку реакцій, що сприяють переходу короткоденних рослин до цвітіння. Отже, для переходу до цвітіння короткоденних рослин потрібно менший вміст активного фітохрому (Фдч) – для руйнування Фдч потрібна довша ніч, тоді як для переходу до цвітіння довгоденним необхідно його більш високий вміст – потрібна коротка ніч.

2. ГОРМОНАЛЬНА ТЕОРІЯ РОЗВИТКУ РОСЛИН

В 1937 р. М.Х. Чайлахян висунув **гормональну теорію розвитку рослин**. Чайлахян висунув гіпотезу, що цвітіння настає тільки тоді, коли у рослині в достатній кількості нагромадиться гормон **флориген**. Але експериментально це довести не вдалося до сьогоднішніх днів, буквально до 2007 року.

Відкриття Ланга (1956 р.) ролі гіберелінів у формуванні квітконосного пагону, дозволило Чайлахяну змінити флоригенну гіпотезу. Він висловив припущення, що флориген має бікомпонентну природу і складається з *гіберелінів* і *антезинів*. Гібереліни при цьому зумовлюють утворення і ріст квіткових пагонів, тоді як антезини індукують закладання квіток. Гібереліни синтезуються достатньо в умовах довгого дня. Тому довгоденні рослини не зацвітають в умовах короткого дня. Короткоденні рослини встигають накопичити гібереліни, і мають багато антезинів, тому зацвітають за короткого дня. Якщо ж помістити коротко денні рослини в умови довгого дня, то вони не зацвітуть, оскільки у них не вистачатиме антезинів, що утворюються лише в умовах короткого дня.

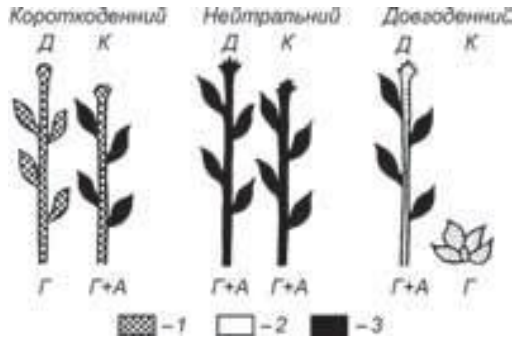


Рис. 15. Механізми регуляції цвітіння: 1 – гібереліни – гормони, необхідні для утворення стебел; 2 – антезини – гормони, необхідні для утворення квіток; 3 – флориген – гібереліни + антезини, необхідні для цвітіння.

3. ТЕРМОПЕРІОДИЗМ ТА РОЗПОДІЛ РОСЛИН ЗА ЇХ ТЕРМОПЕРІОДИЧНОЮ РЕАКЦІЄЮ

Ріст рослин можливий у порівняно широкому діапазоні температур і визначається географічним походженням даного виду. Вимоги рослин до температури міняються з віком і різні в окремих органах рослини (листя, корені, плодеlementи й ін.). Для росту більшості сільськогосподарських рослин нижня температурна границя відповідає температурі замерзання клітинного соку (біля $-1... -3$ °С), а верхня – коагуляції білків протоплазми (близько 60 °С). Згадаємо, що температура впливає на біохімічні процеси дихання, фотосинтезу й інших метаболічних систем рослин, а графіки залежності росту рослин і активності ферментів від температури близькі за формою (дзвоноподібна крива).

Термоперіодизм – індукція цвітіння рослин температурним режимом.

Уперше цей ефект був відкритий у 1918 р. Г. Геснером.

Відносно термоперіоду виділяють чотири групи рослин:

1. Індукція цвітіння режимом підвищеної температури (соя, шпинат, айстра та ін.).
2. Індукція цвітіння режимом знижених температур (буряк, капуста та ін.).

3. Прискорення цвітіння при режимі знижених температур (озимі зернові, салат, редис та ін.).

4. Нейтральні види, що не сприймають температурного режиму як фактора переходу до репродукції.

Т.Д. Лисенко (1928 р.) випадки 2 і 3 назвав *яровизацією*.

Яровизація – залежність переходу рослин до репродукції від знижених температур.

Яровизація вперше виявлена на злакових культурах.

Яровизація властива багатьом видам трав, а в дерев (за винятком маслини) вона поки що не виявлена. Останнім часом прийнято говорити про термоперіодизм таких рослин. Якщо такі рослини не були яровизованими (не зазнали впливу знижених температур), то протягом повного вегетаційного періоду вони залишаються у вегетуючому стані. Злаки, наприклад, залишаються у фазі кущіння.

Яровизація (термоперіод) у чутливих до неї рослин відбувається при температурі в амплітуді від 0°C до +8°C і сприймається або насінням, що починає проростання (озимі зернові), або вегетуючими рослинами (капуста, селера).

У всіх цих випадках сприйнятливі до термоперіоду тільки верхівкові меристеми пагонів. Яровизована тканина передає свій стан усім новим тканинам.

Середня тривалість яровизації складає від 2 до 7 тижнів. У озимих злаків – 2-3 місяці.

Оптимальна температура для проходження стадії яровизації:

- у озимих злаків: 0-5°C, не вище 10 і не нижче мінус 2°C;
- ярих культур: ≈8-10°C;
- рослин південних широт: ≈20°C.

Екологічне значення яровизації досить зрозуміле: це пристосування до перезимівлі в умовах помірного клімату, що запобігає передчасному осінньому цвітінню рослин, яке спричинило б марну загибель генеративних бруньок і квіток.

Біохімія термоперіодизму досі вивчена недостатньо. Якогось спеціального фітогормону, відповідального за яровизацію, не виявлено, хоча є факти, що вказують на зв'язок процесів яровизації з фітогормонами. Висловлювалося припущення про існування особливого гормону яровизації – верналіну, який, швидше за все, є неактивною формою гібереліну. Так, у ряду дворічних рослин обробка гібереліном замінює яровизацію. Але в більшості інших видів рослин

такого ефекту немає. Більш того, гіберелін рухливий, а стан яровизації «не переміщується» по рослині і не передається з щепленнями. Зате з яровизованих конусів наростання завжди формується вже яровизована тканина. Але стан яровизації може бути і знято; в озимих зернових він знімається за одну добу після перебування проростаючого насіння при температурі +35 °С, а цибулини звичайної цибулі втрачають стан яровизованості після перебування протягом 5 тижнів при температурі +30 °С. Тому більшість фахівців вважають, що в основному яровизація полягає в зміні стану мембран клітин і, можливо, активації певних ферментних систем або навіть експресії раніше заблокованих ділянок генома.

Той чи інший термоперіодизм рослин не пов'язаний з їх теплолюбністю чи холодостійкістю. Це різні властивості.

При аналізі росту рослин виділяють три кардинальні температурні точки: мінімальну (ріст тільки починається), оптимальну (найбільш сприятлива для росту) і максимальну температуру (ріст припиняється).

Розрізняють рослини *теплолюбні* – з мінімальними температурами для росту більш 10 °С і оптимальними 30–35 °С (кукурудза, огірок, диня, гарбуз), *холодостійкі* – з мінімальними температурами для росту в межах 0–5 °С і оптимальними 25–31 °С. Максимальні температури для більшості рослин 37–44 °С, для південних 44–50 °С. При збільшенні температури на 10 °С в зоні оптимальних значень швидкість росту збільшується у 2–3 рази. Підвищення температури вище оптимальної сповільнює ріст і скорочує його період. Оптимальна температура для росту корневих систем нижча, ніж для надземних органів. Оптимум для росту вищий, ніж для фотосинтезу. Можна припустити, що при високій температурі має місце нестача АТФ і НАДФ·Н, необхідних для відновних процесів, що викликає гальмування росту. Температура, оптимальна для росту, може бути несприятливою для розвитку рослини. Оптимум для росту міняється протягом вегетаційного періоду і протягом доби, що пояснюється закріпленою в генотипі рослин потребою до зміни температур, що мала місце на історичній батьківщині рослин. Більшість рослин інтенсивніше ростуть у нічний період доби.

Вплив на ріст рослин вологості ґрунту

При нестачі води гальмування росту настає раніше всіх інших фізіологічних процесів і функцій. Тому хороше водопостачання є

обов'язковою умовою інтенсивного росту і продуктивності сільськогосподарських рослин. При тривалій нестачі води розтягування клітин у рослин закінчується занадто рано, формується ксероморфна структура. Сприятливі для росту умови складаються при вологості ґрунту 60–80 %. При більшій вологості порушується аерація ґрунту, ріст рослин пригнічується. Вологе повітря стимулює ріст стебла, а сухе обмежує, навіть при гарному водопостачанні через корені. До насиченості водою дуже чутливі клітини апексів пагонів і коренів. Якщо апекси пагонів захищені стуленими листочками з розвинутою кутикулою, то точки росту кореня не мають такого захисту. Тому корені можуть рости тільки в досить вологому ґрунті, з осмотичним тиском ґрунтового розчину, що не перевищує 1,0–1,5 МПа.

Газовий склад атмосфери (вплив аерації)

Вміст кисню. Ріст рослин різко гальмується при зниженні в повітрі вмісту кисню до 5 % (об'ємних), а в безкисневому середовищі припиняється. Причини цього – в порушенні енергетичного балансу і збільшенні в тканинах рослини вмісту продуктів анаеробного дихання (спирт, молочна кислота й ін.). Надлишкова концентрація кисню також гнітить ріст. Так, при вмісті кисню вище 30 % (об'ємних) проростання бульб картоплі припиняється, а при 80 % паростки гинуть через кілька днів. Росту коренів сприяє вміст кисню в ґрунтовому повітрі 10–12 %, а мінімальний вміст кисню для життєдіяльності коренів – 3–5 %. При підвищенні температури ґрунту потреба коренів у кисні зростає. При затопленні ґрунту якийсь час ріст коренів продовжується завдяки використанню кисню нітратів, утворенню повітронесних тканин і ін. Насіння деяких рослин проростає під шаром води.

Вміст CO₂. Вміст CO₂ у повітрі (0,03 %) недостатній для оптимального фотосинтезу, а отже, і росту. Однак надлишок CO₂ у повітрі, знижуючи рН клітинних стінок, індукує короточасний ріст тканин, що поряд із затіненням може бути причиною витягування нижніх міжвузлів хлібних злаків у загущених посівах та їхнього полягання. При зберіганні плодів і овочів висока концентрація CO₂ у газовому середовищі поліпшує їх лежкість, тому що інгібує ріст і інші фізіологічні процеси рослин. Корені рослин у добре аерованому ґрунті довгі, світлозабарвлені, з численними корневими волосками. При

нестачі кисню корені коротшають, товщають, темніють, кореневих волосків утворюється мало.

Мінеральне живлення

Нормальний ріст можливий лише при достатньому збалансованому постачанні рослини необхідними елементами мінерального живлення. Однак високий рівень мінерального (особливо азотного) живлення призводить до росту вегетативних органів на шкоду генеративним, що корисно при вирощуванні багаторічних трав на корм і зелених овочевих рослин, однак знижує врожай насіння та його якість.

Контрольні запитання:

1. Фотоперіодизм. Рослини короткого і довгого дня. Локалізація фотоперіодичної дії.
2. Фітохромна система і фотоперіодизм.
3. Термоперіодизм. Яровизація.
4. Гормональна теорія переходу рослин до репродукції.
5. Вплив зовнішніх факторів на ріст і розвиток рослин.

ЛЕКЦІЯ 14: ФІЗІОЛОГІЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

1. Стійкість і адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний синдром.
2. Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення.
3. Жаростійкість та посухостійкість рослин.
4. Солестійкість, газостійкість, радіостійкість рослин. Стійкість до важких металів та хвороб.

1. СТІЙКОСТІ І АДАПТАЦІЯ. ФІЗІОЛОГІЯ СТРЕСУ, АДАПТАЦІЙНИЙ СИНДРОМ.

У зв'язку зі зміною клімату, збільшенням забрудненням навколишнього середовища, негативного антропогенного впливу вивчення адаптації та стійкості рослин до умов довкілля на сьогоднішній день є надзвичайно актуальним.

Всю різноманітність відносин рослинного організму чи фітоценозу з оточуючим середовищем відображає адаптація.

Адаптація – це процес пристосування організму до різноманітних зовнішніх впливів, що супроводжується структурними, функціональними, молекулярними змінами, які сприяють пристосуванню організму до впливу довкілля.

Залежно від тривалості адаптивного процесу виділяють такі типи адаптації до зовнішніх умов, а саме:

Еволюційна (генетична) адаптація – найбільш тривалий процес пристосування до умов навколишнього середовища. Базується на утворенні нової генетичної інформації, яка, в свою чергу, визначає нові адаптивні фенотипові ознаки. Такий тип адаптації реалізується протягом багатьох генерацій.

Аклімація та акліматизація – процеси пристосування, які відбуваються протягом життєвого циклу організму. Акліматизація – процес, коли організм пристосовується до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Аклімація – адаптаційні зміни, що спостерігаються в лабораторних умовах у відповідь на експериментальне зменшення або ж збільшення окремих параметрів оточуючого середовища.

Миттєва (швидка) адаптація – пристосувальні процеси у відповідь на зміни навколишнього середовища, які відбуваються практично одразу після дії подразника (Косаківська, 2003).

В залежності від механізмів досягнення адаптації виділяють:

Біохімічна адаптація проявляється в зміні іонного і молекулярного складу клітинного розчину та мембранних структур.

Фізіологічна адаптація є наслідком біохімічної і проявляється, наприклад, в зміні інтенсивності фотосинтезу, дихання, росту і розвитку та, врешті, продуктивності рослин.

Анатомо-морфологічна адаптація проявляється в специфічних особливостях анатомічної і морфологічної будови клітин, тканин, окремих органів і організму в цілому, що виникли в процесі еволюції в різних екологічних умовах

Поняття «**стрес**» ввів Сельє (1936), як сукупність всіх неспецифічних змін організму, що виникають під впливом будь-якого фактору (стресор), і являються результатом роботи неспецифічного захисного механізму, що збільшує опір організму до стресових факторів. Сельє розділив весь адаптаційний процес на три стадії: реакція *тривоги*, стадія *адаптації*, стадія *виснаження*, або у випадку припинення дії стресора – *відновлення*.

Термін «**фігострес**» вперше застосував Генкель (1982), як визначення реакції рослинного організму на несприятливі умови існування. В цьому випадку теж виділяють три стадії адаптації.

На **першому етапі** адаптаційного синдрому знижуються синтетичні процеси, відбувається зміна структури білкових молекул, зниження фотосинтезу, підвищення проникності мембран і вихід з клітин різних речовин, зсув рН цитоплазми в кислу сторону, розвиток вільнорадикальних реакцій, синтез стресових білків, гальмування поділу і росту тощо.

Друга фаза адаптаційного синдрому рослин – фаза адаптації – характеризується зниженням гідролітичних і катаболічних процесів, відновленням вихідних фізіологічних параметрів і структур (мембран, органел). Все це дає можливість адаптуватись рослинам до стресорів.

Після припинення дії негативного фактору можливе відновлення функцій організму (**третя фаза** – фаза реституції, або відновлення). При посиленні стресового впливу до летальних меж настає фаза пошкодження і загибелі.

Для визначення стану живих організмів, який виникає під впливом несприятливих факторів, введено поняття **адаптаційного синдрому** – сукупність морфологічних та фізіолого-біохімічних змін у

відповідь на стрес. Адаптаційний синдром складається зі *специфічних* та *неспецифічних* реакцій організму.

До *неспецифічних реакцій* належать такі, які виникають в рослинному організмі у відповідь на різноманітні подразнення, але мають спільні ознаки. Спостереження виявили, що незалежно від характеру стресового навантаження, рослинні організми реагують на негативні умови гальмуванням ростових процесів, зниженням інтенсивності фотосинтезу, слабким поглинанням мінеральних елементів тощо.

Специфічні реакції притаманні лише даному подразнику зміни в організмі, які можуть проявлятися пізніше, ніж неспецифічні.

На клітинному рівні реакція рослин на дію зовнішніх впливів полягає у:

- Підвищенні проникності мембран.
- Зміни рН цитоплазми в кислу сторону.
- Посиленні поглинання кисню і втрати АТФ.
- Посиленні гідролітичних процесів.
- Зростанні синтезу етилену і АБК. Оскільки фітогормон етилен і АБК затримують ростові процеси, то їх продукування має пристосувальний характер: молоді клітини, що діляться, завжди більш сприйнятливі і сильніше ушкоджуються будь-яким стресором, і чим менше рослина має їх у період дії стресора, тим легше перенесе період впливу несприятливого фактора.
- Синтезі стресових білків.

Існує поняття *стійкості* – здатності рослин зберігати життєздатність і продуктивність за несприятливих впливів тих чи інших зовнішніх факторів.

Стіійкість – це прояв адаптаційних можливостей рослини.

Стіійкість рослин до стресів залежить від фази онтогенезу. Найвищою стійкістю характеризуються рослини, які знаходяться у стані спокою (у вигляді насіння, цибулин, бульб, ін.). Найбільш чутливі – рослини у молодому віці, в період появи сходів, тому що у умовах стресу перш за все пошкоджуються ті ланки метаболізму, які пов'язані із активним ростом. Потім по мірі росту і розвитку стійкість рослин поступово зростає аж до дозрівання насіння. Однак період формування гамет теж є критичним, оскільки рослини в цей час

високочутливі до стресу і реагують на дію стресорів зниженням продуктивності.

Стійкість рослин класифікують так:

1. Стійкість до екстремальних температур:

- стійкість до високих температур;
- стійкість до низьких температур:
 - Холодостійкість
 - Морозостійкість
 - Зимостійкість

2. Стійкість до водного фактору:

- стійкість до нестачі вологи;
- стійкість до перезволоження;

3. Солестійкість.

4. Газостійкість.

5. Радіостійкість.

6. Стійкість до біологічних об'єктів (мікроорганізмів, грибів)

2. ХОЛОДО-, МОРОЗО-, ЗИМОСТІЙКІСТЬ ТА МЕТОДИ ЇХ ПІДВИЩЕННЯ

Холодостійкість – це здатність рослин без пошкоджень переносити низькі позитивні (вищі 0) температури.

Холодостійкими є всі злакові рослини.

Серед культурних с.-г. рослин є такі, які не переносять холоду: огірки, гарбузи, соя, помідори, баклажани, квасоля, ін.

Холодостійкість забезпечується зниженням проникливості цитоплазми, збільшенням її в'язкості, зміною ліпідного складу мембран, а саме збільшенням ненасичених жирних кислот, які не замерзають при низьких температурах.

Під дією низьких температур:

- різко знижується фотосинтез - порушується структура хлорофіл-білково-ліпідного комплексу;
- посилюється розпад білків;
- знижується синтез нуклеїнових кислот;
- знижується активність ферментів;
- знижується інтенсивність дихання, порушується процес окисного фосфорилування, синтез АТФ;
- сповільнюється поглинання мін. речовин коренями із ґрунту і їх транспорт у надземні органи.

Підвищити холодостійкість можна виведенням холодостійких сортів і загартовуванням. Наприклад, набубнявіле насіння огірків зберігають деякий час при темп. +15 °С, а потім в холодильнику при +5 °С впродовж 5 днів.

Морозостійкість – здатність переносити вплив температур, нижче нуля.

Морозостійкість залежить від видової специфіки і етапу онтогенезу. Так, береза взимку легко витримує морози до -65°С, а влітку гине при охолодженні до -7 °С. Сходи вівса витримують заморозки до -9...-10 °С, а квітучий овес гине при мінус 2 °С.

Причиною загибелі рослин при дії морозу (за Максимовим) є зневоднення клітин. На морозі утворюються кристалики льоду – спочатку у міжклітинниках, який потім починає ніби відтягувати воду з клітин. Результат – зневоднення тканин. При -20° С лід утворюється одразу в клітині – клітина гине. Лід утворюється одразу в клітині, коли відбувається різке зниження температури, якщо ж поступове – у міжклітинниках.

В клітинах рослин проходить безліч процесів, які підвищують морозостійкість:

1. Накопичуються кріопротектори (речовини, що підвищують морозостійкість – цукри). Чим більше цукрів, тим вища концентрація клітинного соку, тим нижча точка замерзання. Цукри захищають білки від коагуляції.
2. Збільшується водоутримуюча здатність колоїдів.
3. Білки при підготовці до зими переходять шляхом часткового гідролізу з більш складної, але менш стійкої, простішої форми, яка слабше піддається денатурації і коагуляції.
4. Проходить перерозподіл фракцій води: збільшується кількість зв'язаної форми і зменшується кількість вільної.
5. В клітинах накопичується значна кількість жирів і ліпідів, збільшується кількість ненасичених жирних кислот.
6. Рослина переходить до стану відносного спокою.
7. Різко збільшується кількість інгібіторів (АБК) і зменшується кількість ауксинів, гіберелінів.

Питання морозостійкості вивчали: І.І. Туманов, П.Л. Генкель. Вони розробили теорію загартовування рослин до низьких температур. Першим сигналом до загартовування є зменшення тривалості

світлового дня. Подальшим фактором є зниження температури. Згідно з теорією Туманова, рослини проходять три етапи підготовки до зими: перехід до стану спокою та два етапи загартовування. На етапі переходу до спокою спостерігається зменшення вмісту ауксину та гібереліну і збільшення абсцизової кислоти. **Перший** етап загартовування починається на світлі при понижених плюсових температурах впродовж 1 міс для деревних порід чи кількох днів для озимих злаків. На цьому етапі відбувається зміна метаболізму, ультраструктури цитоплазми, накопичення цукрів кріопротекторів, вільних АК. **Другий** етап загартовування відбувається при температурах нижче нуля – -5 – -10°C і нижче. Ця фаза не потребує світла. Клітина втрачає воду – вона відтікає до позаклітинного простору, завдяки чому клітини здатні витримувати морози. Цитоплазма переходить у стан гелю. Відбувається синтез стресових білків, модифікація мембранних ліпідів.

Підвищити морозостійкість можна завдяки:

- застосуванню добрив (P, K);
- підбору строків і способів сівби;
- глибині заробки насіння;
- мікроелементам (бор, цинк, молібден, купрум);
- використанню ретардантів (ТУР).

Зимостійкість – здатність рослин протидіяти комплексу несприятливих умов зимового періоду (ушкодження пізніми весняними і ранніми осінніми заморозками, випрівання, вимокання, випирання, льодова кірка, зимово-весняна засуха).

Випрівання – спостерігається при великих снігових покривах. Під снігом темп. близько нуля, сніг не пропускає світло і фотосинтез не відбувається. Дихання ж відбувається нормально – як наслідок відбувається витрачання вуглеводів та ін. поживних речовин. Рослини ослаблюються, їх імунітет знижується, вони заражаються мікроорганізмами і гинуть. Часто випрівають молоді дерева.

Утворення льодової кірки. Під кіркою такий же рівень кисню, як і над нею. Рослина страждає від механічних ушкоджень. Для попередження цього використовують виведені селекцією міцні сорти, мінеральні добрива (K і P), розламування кірки.

Випирання рослин. Це характерно для рослин на глинистих і суглинистих ґрунтах. Лід відтягує воду з нижніх шарів ґрунту, і рослина страждає від цього. Важливим є міцна коренева система.

Заходи щодо цього: стійкі сорти, ранні посіви, снігозатримання, внесення добрив.

Вимокання – відбувається внаслідок сильного зволоження ґрунту. Якщо рослина затоплена, вона гине від нестачі кисню і світла.

3. ЖАРОСТІЙКІСТЬ ТА ПОСУХОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН

Високотемпературний та водний стресори зумовлюють численні функціональні та структурні зміни в життєдіяльності рослинного організму, знижують продуктивність, а тривала дія їх спричинює незворотні реакції та загибель рослин.

Жаростійкість – це здатність витримувати високі температури, стійкість до перегріву.

Високі температури гальмують рух цитоплазми, порушують поділ клітин, спричинюють зміни в структурі білків, денатурацію і розпад НК, зміни в процесах транскрипції і трансляції, порушення структури хлоропластів, узгодження дії ферментів тощо.

Посухостійкість – це пристосувальна властивість рослин переносити глибоке в'янення з найменшою шкодою для себе і потомства.

Посуха – це такі погодні умови, що супроводжуються тривалою відсутністю опадів, високою температурою, низькою вологістю повітря. Посухостійкість за своїми механізмами подібна до жаростійкості.

Розрізняють атмосферну і ґрунтову посуху. Атмосферна може супроводжуватись ще суховіями і млою.

Небезпеку складає ґрунтова посуха. Виділено дві великі групи рослин, які відрізняються за витривалістю до посухи: *пойкілогідрові*, які не здатні регулювати свій водний баланс, і *гомеогідрові*, які можуть до певної міри підтримувати оводненість у разі порушення водопостачання.

В процесі еволюції утворились групи рослин, стійкі до високої температури і низької забезпеченості водою – ксерофіти. Вони характеризуються певними адаптивними особливостями. Так, **сукуленти (кактуси)** мають значні запаси води в листках, внаслідок чого вони мають м'ясистий вигляд. Коренева система їх знаходиться в поверхневих шарах ґрунту, що дозволяє швидко всмоктати воду, як тільки будуть опади. Це заяча капуста, очиток, алоє. У **ксерофітів** коренева система дуже глибока, що дозволяє поглинати воду, що

залягає в глибоких шарах. Пристосувальною ознакою також є мала площа листової поверхні, наявність опушення, колючок. **Ефемери і ефемероїди** пристосувались до нестачі води коротким вегетаційним періодом, який припадає на значні опади.

Мезофіти нестійкі до дії посухи. При цьому відбувається зниження синтетичних процесів, а збільшення гідролітичних; порушення процесів фосфорилування, руйнування полірибосом, а отже порушення процесів синтезу білка, підвищення синтезу гормонів АБК, етилену та зниження ІОК, ЦТК, ГБ. Внаслідок цього пригнічуються ростові процеси, що дозволяє рослині пережити несприятливий період. Адаптація рослин направлена на зменшення втрат води. При цьому відбувається синтез осмотично активних речовин, збільшується водозатримуюча здатність клітин, на анатомічному рівні зменшується площа листків, продиhi закриваються, з'являється опушеність, товста кутикула тощо.

Заходи щодо підвищення посухостійкості полягають у виведенні стійких сортів (з наведеними вище фізіолого-анатомічними ознаками), загартовування насіння і проростків, застосування препаратів фітогормональної дії тощо.

4. СОЛЕСТІЙКІСТЬ, ГАЗОСТІЙКІСТЬ, РАДІОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН. СТІЙКІСТЬ ДО ВАЖКИХ МЕТАЛІВ ТА ХВОРОБ

Якщо кількість солей у ґрунті перевищує 0,2-0,25%, то вони вважаються засоленими. На земній кулі засолені ґрунти займають близько $9 \cdot 10^8$ га. В Україні з загальної площі сільськогосподарських угідь тією чи іншою мірою засолено 3 млн. 400 тис. гектарів ґрунтів, тобто 11,8% загального земельного фонду. Переважно це південна частина України.

Крім первинно засолених ґрунтів, існують і ґрунти з вторинним засоленням, яке формується в результаті тривалого і неправильного зрошення. У цих випадках солі, що надходять з поливною водою, поступово концентруються в орному шарі ґрунту і спричинюють його засолення. У середньому в рік із поливною водою на 1 га надходить до 20 т солей. Це явище особливо сильно виражене у випадках використання для поливу ґрунтових вод з підвищеним вмістом солей. Можливість вторинного засолення зрошуваних земель змусила виробити вимоги до поливної води: вміст солей у ній не має

перевищувати 1 г/л. Вода з вмістом солей більше 3 г/л зовсім не придатна для зрошення в будь-яких кліматичних умовах. В історії зрошувального землеробства відомі випадки, зокрема в державах Середньої Азії, коли застосування для зрошення поливної води із солоністю 10 г/л приводило до деградації ґрунтів і неможливості сільськогосподарського використання величезних територій прекрасних раніше орних земель і пасовищ.

Вторинне засолення ґрунтів може зумовлюватися і застосуванням добрив, особливо сільвініту, у якому дуже високий вміст NaCl. Це має наслідком поступове накопичення в ґрунті іонів хлору.

Залежно від складу солей у ґрунті розрізняють кілька основних видів засолення:

а) *хлоридне засолення* ґрунтів - зумовлюється головним чином надлишковим вмістом у ґрунті хлориду натрію і хлориду магнію; таке засолення особливо характерне для Прикаспійського регіону;

б) *сульфатне засолення* - обумовлене нагромадженням сульфату натрію і сульфату магнію; поширене в Східному Казахстані;

в) *содове (карбонатне) засолення* - пов'язане з наявністю в ґрунті підвищених кількостей гідрокарбонату натрію або інших натрієвих солей.

Незалежно від хімічного складу речовини, що засолює, самі по собі солі можуть концентруватися у певному ґрунтовому горизонті. За цією ознакою засолені ґрунти поділяють на *солончаки* - ґрунти, у яких сіль міститься приблизно в рівній кількості по всьому ґрунтовому профілю, і *солонці* - ґрунти із засоленням головним чином нижньої частини ґрунтового профілю - горизонту В₂.

Усім засоленим ґрунтам притаманна істотна зміна фізико-хімічних властивостей. Найбільш важливо, що осмотичний потенціал ґрунтового розчину, який на звичайних ґрунтах не перевищує 1-5 бар, піднімається до 13-25 бар. Відомі засолені ґрунти з осмотичним потенціалом ґрунтового розчину в 200-300 бар. На таких ґрунтах рослинне життя взагалі неможливе. Ґрунти з високим осмотичним потенціалом ґрунтового розчину можуть іноді мати досить високу вологість (наприклад, прибережні марші), але через високий осмотичний потенціал рослини не можуть з таких ґрунтів поглинати воду. Тому такі ґрунти часто називають *фізіологічно сухими* - волога в них є, але рослини її не можуть використовувати.

Несприятлива для рослин на засолених ґрунтах також токсична дія іонів-засолителів: Cl^- , Na^+ , SO_4^{2-} та ін., токсичність яких не знімається у зв'язку з відсутністю в ґрунті потрібної кількості іонів-антагоністів. Особливо токсичне для всіх культурних рослин карбонатно-содове засолення з наявністю в ґрунті великих кількостей Na_2CO_3 .

Стосовно засолення ґрунту всі рослини прийнято поділяти на дві групи.

Глікофіти – рослини незасолених ґрунтів, які на засолених ґрунтах страждають від стресу і знижують життєздатність і врожай.

Галофіти – рослини, адаптовані до засолених ґрунтів завдяки тривалому еволюційному процесу. Багато які з них на незасолених ґрунтах уже не можуть зростати.

Рослини, що здатні рости на засолених ґрунтах, називаються *солестійкими*.

Виділяють галофіти: **соленакопичувачі (евгалофіти), солевивідні (кріногалофіти) і соленепроникливі (глікагалофіти).**

Соленакопичувачі, виростаючи на засоленому ґрунті, поглинають відповідні іони і накопичують солі у своєму тілі. Кількість солі в рослинних тканинах може досягати 50% загальної маси рослини. Внаслідок цього осмотичний потенціал клітинного соку в них досягає 100-200 бар, що дозволяє їм нормально поглинати воду із солончаків і солонців. До соленакопичувальних галофітів належать солянки і солесоси, *Salicornia*, *Suaeda*, *Anabasis* і відомий саксаул (*Haloxylon*). Особливістю цієї групи рослин є низька інтенсивність транспірації.

Солевивідні галофіти – це рослини, що поглинають із засоленого ґрунту багато іонів-засолителів, але не утримують їх у своїх тканинах, а через особливі залозки виводять на поверхню листів, так що внутрішньоклітинного засолення, на відміну від соленакопичувальних галофітів, у них не відбувається. Солі, виведені на поверхню листів у вигляді висококонцентрованого розчину, швидко висихають, і кристалічна сіль вітром здувається з листя. Унаслідок цього такі рослини часто немов припорошені сіллю. Будова солевивідних залозок досить складна. Вони містять особливу секреторну клітину, в основі якої лежить збірна клітина. У цілому весь такий комплекс нагадує гідатоди, тільки він спеціалізується на виділенні висококонцентрованих сольових розчинів.

Транспірація в солевидільних галофітів дуже висока. До цієї групи належать тамариск (*Tamagix*), кермек (*Statice*).

Соленепроникливі галофіти відрізняються наявністю в протопласта особливої властивості – обмеження надходження іонів солей у клітину. Це дозволяє їм виростати на засолених ґрунтах, не зазнаючи токсичної дії іонів-засолителів. До соленепропускних галофітів належить багато видів полину *Artemisia*.

Культурні рослини у своїй більшості є глікофітами, але в деяких видів виражена достатня солевитривалість. Такими є бавовник, цукровий і столовий буряк, помідори, кавуни. Навпаки, деякі види культурних рослин украй чутливі до підвищення засолення ґрунтів і не можуть нормально рости навіть на ґрунтах слабкої засоленості. До них належать кукурудза, льон і гречка. Сорти м'якої пшениці більш солевитривалі, ніж сорти твердої пшениці. З деревних рослин високосолевитривалі біла акація, сосна, гледичія. Це соленепропускні галофіти.

Солевитривалі види рослин мають ряд спільних властивостей. Насамперед, солевитривалі рослини відрізняються характером насіння. Вони звичайно великі і містять підвищену кількість іонів хлору. Це допомагає їм проростати на засолених ґрунтах. Солевитривалим рослинам властива підвищена гідрофільність цитоплазми. Сприяє обводненню протопластів і підвищена кількість у галофітів пектину й інших слизуватих речовин. Галофіти в багатьох випадках внаслідок описаної особливості мають «м'ясисте» листя і пагони. Солевитривалі рослини відрізняються підвищеним вмістом хлорофілу. Фотосинтез у них іде більш активно, і це також корисно, оскільки дозволяє підтримувати необхідний для життя на засолених ґрунтах підвищений осмотичний потенціал клітинного соку не за рахунок використання солей, а завдяки продуктам фотосинтезу - цукрам. Вільної сахарози галофіти часто накопичують до 15% загальної сухої ваги рослини. А тривалу схоронність продуктів фотосинтезу в рослинах-галофітах підтримує низька інтенсивність дихання. У соленакопичувальних галофітів зареєстрована найнижча інтенсивність дихання у світі рослин.

Способи підвищення солестійкості рослин:

1. Спеціальні сівозміни.
2. Селекція.

3. Замочування насіння у розчині борної кислоти або за Генкелем - у відповідному сольовому розчині (3% NaCl, 0,2% Na₂SO₄, 1% Na₂CO₃).

ГАЗОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН

Газостійкість – це здатність рослин зберігати життєдіяльність за негативного впливу шкідливих газів, пилу.

Вважається, що газостійкими рослинами є солестійкі. Для рослин шкідливими є сірчистий газ SO₂, окис вуглецю CO, окис азоту, пари кислот (сірчаної, азотної, соляної). Шкідливим є тверді частинки пилу – осідаючи на поверхні листка, пригнічують газообмін, фотосинтез, водообмін.

Заходи підвищення газостійкості:

- селекція
- внесення добрив
- загартовування (замочування в слабкій соляній і сірчаній кислоті)
- застосування фізіологічно активних речовин

РАДІОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН

Вивчення радіостійкості рослин, і не тільки їх є надзвичайно актуальним у зв'язку зі збільшенням кількості радіоактивних речовин в навколишньому середовищі, особливо після катастрофи на Чорнобильській АЕС.

Радіоактивність визначають у: поглинуту дозу у Грейях (Гр), екзоциційну – у Рентгенах (Кл/кг).

Основним актом взаємодії іонізуючої радіації з живим організмом є іонізація, в результаті якої електрони відриваються від атомів, виникає іонізований стан атомів і молекул, що й спричинює різні хімічні та біологічні реакції в тканинах і органах.

Променеве ураження багатоступеневий процес і включає **соматичні** і **генетичні** ефекти. До соматичних належать зміни в організмі, які відбуваються впродовж онтогенезу, генетичні – реалізуються внаступних поколіннях.

Найтиповішими фізіологічними порушеннями опромінених рослин є:

- індукція органогенезу – пробудження сплячих бруньок, додаткове галуження;
- гігантизм клітин;
- морфологічні аномалії, поява пухлин;

- зміна тривалості вегетаційного періоду;
- зміна плоідності клітин, внаслідок появи геномної мутації;
- зміни кількості наборів хромосом.

Залежно від дози іонізуючої радіації спостерігаються різні ефекти. Малі дози радіації проявляють стимулюючу дію, високі – гальмуючу. Це використовують і в сільському господарстві. Так, передпосівне опромінення насіння дозою до 3-10 Гр може збільшувати врожай на 15-20 %. Таке збільшення врожаю зумовлено збільшенням під дією стимулюючих доз кількості фітогормонів стимулюючої ріст дії.

Розрізняють поняття *радіочутливості* і *радіостійкості*.

Радіочутливість – це здатність організму реагувати на мінімальні дози радіації та сприймати незначні рівні опромінення у вигляді нелетальних радіобіологічних ефектів.

Радіостійкість – здатність організму витримувати високі дози опромінення, виражені, наприклад, напівлетальними і летальними дозами.

Для визначення радіостійкості рослин використовують поняття:

- *напівлетальна доза* (LD_{50}) – доза, після одержання якої виживає половина (50%) з опромінених рослин;
- *критична доза* (LD_{70}) – доза, після поглинання якої виживає близько 30% опромінених рослин;
- *летальна доза* (LD_{50}) – гинуть усі рослини.

Радіостійкість залежить від фізіологічного стану рослин в момент опромінення. Також розрізняють опромінення насіння рослин чи всього організму. Радіостійкість насіння більша, ніж усієї рослини. Крім того, насіння в стані спокої більш стійке, ніж проростаюче. На рівні всієї рослини виділяють так звані критичні періоди щодо радіаційного впливу. Це процеси найбільшої активності меристем (цвітіння, формування насіння тощо). Серед тканин найбільш чутливими є меристеми.

Вченими було відмічено, що кисень посилює дію радіації на організм. Це так званий кисневий ефект. Це пояснюється тим, що під час опромінення за наявності кисню утворюються вільні радикали типу HO^\bullet і O^\bullet , які посилюють дію випромінювання на життєво важливі молекули² – ДНК, НК, білки, ліпіди тощо. Вільні радикали окиснюють перераховані сполуки.

Радіостійкість рослин забезпечується різними механізмами. На молекулярному рівні забезпечується системою репарації ДНК, яка сприяє видаленню зруйнованої частини ДНК. На клітинному рівні радіостійкість забезпечується *радіопротекторами* – речовинами, які зменшують ступінь радіобіологічних ефектів. До радіопротекторів відносять різномантні сполуки – аскорбінова кислота, етиловий спирт, іони заліза, кальцію, магнію, кобальту, цинку, сірки, деякі ферменти (каталаза, пероксидази, поліфенолоксидази), речовини, що містять сульфгідрильні групи – глутатіон, цистеїн, цистамін тощо. Кріопротектори перехоплюють вільні радикали і не дають змоги їм взаємодіяти з макромолекулами НК і білків. Радіостійкість забезпечується також речовинами антиоксидантами, підтримкою гіпоксії в клітинах тощо. На рівні організму радіостійкість проявляється у асинхронності процесів поділу у меристемі, неоднорідністю її клітин тощо.

СТІЙКІСТЬ ДО ВАЖКИХ МЕТАЛІВ

Важкі метали – це метали зі щільністю, яка перевищує 5 г/см^3 , або з атомним номером більше 20. За ступенем токсичності важкі метали можна розмістити в ряд: $\text{Cu} > \text{Ni} > \text{Cd} > \text{Zn} > \text{Pb} > \text{Hg}$. Токсичність цих елементів у клітинах базується на їхній високій спорідненості до сульфогруп, внаслідок чого інактивуються ферменти, до складу яких входять SH-групи. У тварин і рослин є специфічні низькомолекулярні білки з високим вмістом цистеїну – **металотіонеїни** (MT). Вони зумовлюють зв'язування іонів важких металів. Крім того, синтезуються **фітохелатини**, дія яких подібна до металотіонеїнів.

При надходженні важких металів в клітину активуються одразу кілька неспецифічних і специфічних систем захисту і детоксикації: зв'язування металів в клітинних оболонках і вакуолі; індукції ферментів, що відповідають за нейтралізацію вільних радикалів і пероксидів, утворення яких підсилюється в результаті метал-індукованого окислювального стресу; синтез осмолітів; зміни хімічного складу клітинних оболонок (відкладення калози і суберину); зміни гормонального балансу (перш за все етилену і АБК); синтез металотіонеїнів і фітохелатинів. Всі ці зміни направлені на підтримку гомеостазу і визначають стійкість рослин до металів.

За здатністю поглинати важкі метали з ґрунтів рослини поділяють на:

- **аккумулятори**, що накопичують метали в надземній частині рослини;
- **індикатори**, що регулюють поглинання і транспортування металів у надземну частину таким чином, що їхня внутрішня концентрація відображає наявність важких металів у ґрунті;
- **елімінатори**, в яких вміст металів у надземній частині залишається сталим і низьким за широкого діапазону їх концентрацій в ґрунті.

Рослини-аккумулятори можна використовувати для детоксикації ґрунтів, рослини-індикатори – для встановлення забруднення довкілля, а рослини-елімінатори – для пошуку та розкриття механізмів стійкості рослин до надлишку важких металів.

СТІЙКІСТЬ ДО ХВОРОБ

Стійкість рослин до хвороб – це здатність рослини стримати розвиток патогенів. *Патоген* – це живий організм, вірус, який здатний спричинювати захворювання у рослини-господаря.

Стійкість рослин до хвороб проявляється в реакціях: 1) конституційні; 2) індуковані.

До **конституційних** відносять:

- структурну стійкість (морфологічна) – проявляється у наявності товстої кутикули, коркової тканини, наявністю воску, волосків;
- захисні хімічні речовини (антибіотики, фітонциди – газоподібні речовини, які пригнічують життєдіяльність мікроорганізмів). Наприклад, багато фітонцидів у цибулі, часнику, виділеннях хлорофітуму, монстери, хвойних та ін.
- створення в клітині господаря нестачі поживних речовин для паразитів.

Індуковані механізми – ті, що запускаються в рослині при проникненні патогену:

- створення додаткових захисних механічних бар'єрів (інтенсивний синтез лігніну, утворення між інфікованими і живими клітинами перидерми що затримує паразитів);
- зміна обміну речовин – підсилення дихання, активація окиснювальних ферментів, накопичення речовин, що забезпечують видову стійкість;

- поява реакції надчутливості – клітина швидко вмирає – утворюється некротична ділянка з якої паразит не може переміщуватись у сусідні ділянки;
- синтез фітоалексинів – речовин антибіотичної природи, які синтезуються в клітинах рослини-господаря у відповідь на зараження паразитом.

Контрольні запитання:

1. Поняття стійкості і адаптації рослин.
2. Фізіологія стресу. Реакції рослин на дію стресових умов.
3. Стійкість рослин до понижених температур і шляхи її регуляції. Холодо-, морозо-, зимостійкість.
4. Фізіологія посухостійкості і жаростійкості рослин.
5. Солестійкість і шляхи її регуляції.
6. Газостійкість рослин, шляхи її регуляції.
7. Радіостійкість рослин.
8. Стійкість до дії важких металів.
9. Фізіологія імунітету рослин. Шляхи підвищення стійкості рослин до хвороб.

