

Лекція № 9

Тема: МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

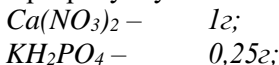
1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.
2. Класифікація мінеральних елементів. Роль мінеральних елементів у житті рослин.
3. Метаболізм азоту. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин. Механізм відновлення молекулярного азоту.
4. Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм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

1. РОЗВИТОК ВЧЕННЯ ПРО МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

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

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

Гумусна гіпотеза була спростована також І. Кнопом та Ю. Саксом. Кноп розробив методику вирощування рослин у водних культурах. Розчин до складу якого, на думку Кнопа, входять всі необхідні для росту і розвитку організму поживні елементи має такий склад з розрахунку на 1 л води:



$MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,25г;

KNO_3 – 0,25г;

Fe_2SO_4 – сліди.

Цей розчин називають розчином Кнопа.

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

NH_4NO_3 – 0,24г;

$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$ – 0,172г;

$CaSO_4 \cdot 2H_2O$ – 0,344г;

KCl – 0,16г;

$MgSO_4$ – 0,06г;

$Fe_2Cl_6 \cdot 6H_2O$ – 0,025г.

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

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

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

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

2. Мікроелементи (від тисячних до стотисячних часток відсотка): Fe, Mn, В, Zn, Мо, Со, Сu, Ва.

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

Фізіологічна роль елементів живлення

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

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

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

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

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

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

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

Макроелементи

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

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

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

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

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

Фосфор – засвоюється рослинами, головним чином, у формі аніона ортофосфорної кислоти (PO_4^{3-}), а також у вигляді фосфорних ефірів цукрів і спиртів. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати фосфор із фосфоритної муки й інших важкорозчинних фосфорних сполук – $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, AlPO_4 , FePO_4 . До таких рослин відносять люпин, боби, гречку та інші.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Сірка засвоюється у вигляді сульфат-іонів із солей Na_2SO_4 , K_2SO_4 , CaSO_4 , MgSO_4 , $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$, а також із деяких органічних сполук (сірковмісні амінокислоти). Має високу рухливість, добре реутилізується.

Сірка входить до складу ферментів, де зв'язує коферменти (НАД, ФАД) і простетичні групи (наприклад Fe) із білковою частиною. Значна частина S рослин знаходиться в сірковмісних амінокислотах у формі сульфгідрильних (R-SH) груп, які беруть участь у формуванні третинної й четвертинної структури білків, перетворюючись у сульфідні групи (дисульфідні мости, R-S-S-R R₁-S-S-R₂). Сульфгідрильну групу має цистеїн, дисульфідну – цистин та глутатіон – сильний відновник, що відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Мікроелементи

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

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

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

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

Мідь поглинається рослиною у вигляді катіонів із її розчинних солей, які утворюються неорганічними (сульфати, хлориди, нітрати) і органічними кислотами. Вона легко засвоюється і при обприскуванні листків розчинами цих солей (0,02-0,05 %-й розчин CuSO_4).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Бор поглинається із ґрунту у формі аніонів борної кислоти (H_3BO_3), бури ($Na_2B_4O_7 \cdot 10H_2O$) і борату магнію ($MgB_2O_4 \cdot 3H_2O$). Для позакореневого підживлення використовують 0, 03-0,05 %-й розчин борної кислоти.

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

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

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

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

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

В рослині кобальт входить до складу органічних сполук, наприклад, вітаміну В₁₂, а також міститься в іонній формі. У зв'язаній формі він позитивно впливає на синтез хлорофілу й міцність пігмент-білкового комплексу, а в іонній – активізує роботу багатьох ферментів і тим самим прискорює ріст і розвиток рослин, підвищує в них уміст сухої речовини.

Високу потребу в кобальті мають бобові рослини, які живуть в симбіозі з азотфіксуючими бактеріями. Со подвійно впливає на процес симбіотичної азотфіксації. З однієї сторони він, у складі вітаміну В₁₂, приймає участь в утворенні рожевого пігменту – леоглобіну, необхідного для зв'язування атмосферного азоту, а з другої – активує ферменти, які відновлюють молекулярний азот до аміаку. Тому при недостатці Со (особливо, коли в ґрунті відсутні доступні форми азоту) у бобових рослин припиняється ріст і накопичення біомаси. У більшості ж інших рослин потреба в Со на декілька порядків менша,

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

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

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

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

Фізіологічна роль азоту в рослині:

Входить до складу:

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

Джерелом азоту для рослин є:

- молекулярний азот повітря;
- азот ґрунту, який своєю чергою, представлений:
 - 1) *органічним азотом* (тваринні і рослинні рештки, гумус, амінокислоти, аміді, білки), на долю якого припадає 97-99% ґрунтового азоту.
 - 2) *мінеральним азотом*, представленим солями амонію NH_4^+ та солями азотної і азотистої кислот (NO_3^- , NO_2^-). Разом вони становлять близько 1 % ґрунтового азоту.

Біологічна фіксація молекулярного азоту

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

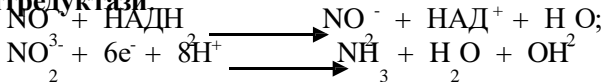
Процес мінералізації органічної речовини

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

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

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

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



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

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

Є 3 шляхи амінування (синтезу амінокислот):

1. Пряме амінування.

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

- аланін;
- глютамінова кислота;
- аспарагінова кислота.

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

2. Переамінування.

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

3. Трансформація вуглеводневих ланцюгів.

Амінокислоти змінюють свої якості шляхом подовження або вкорочення вуглеводневих ланцюгів.

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

На кислих ґрунтах краще вносити нітратну форму азоту KNO_3 , на лужних і нейтральних – амонійну (NH_4Cl).

В кислому середовищі білки несуть заряд «+», тому краще буде адсорбуватись NO_3^- ; в лужному – заряд «мінус», тому краще буде адсорбуватись NH_4^+ .

Солі, з яких інтенсивніше поглинаються катіони називаються фізіологічно кислими (NH_4^+Cl).

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

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

Під рослини, багаті вуглеводами можна вносити обидві форми.

4. АНТАГОНІЗМ ІОНІВ І ВРІВНОВАЖЕНІ РОЗЧИНИ. СИНЕРГІЗМ І АДТИВНІСТЬ

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

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

Наприклад: K^+ , Na^+ - зріджують цитоплазму;

Ca^{2+} , Mg^{2+} - згушують;

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

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

Ca^{2+} є універсальним антагоністом.

У аніонів також спостерігається антагонізм (дія протилежна).

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

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

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

Контрольні запитання:

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

Лекція № 10

Тема: ПОГЛИНАННЯ І ТРАНСПОРТУВАННЯ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ

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

1. КОРЕНЕВА СИСТЕМА ЯК ОРГАН ПОГЛИНАННЯ І ЗАСВОЄННЯ МІНЕРАЛЬНИХ ЕЛЕМЕНТІВ

Спеціалізованим органом засвоєння води і мінеральних елементів є коренева система.

Функції кореневої системи.

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

Коренева система складається із 4-х зон:

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

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

Головну роль у поглинанні води і мінеральних елементів відіграє зона корневих волосків. Кількість їх величезна: на 1 мм² знаходиться до 500 корневих волосків.

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

Кореневе живлення складається із таких процесів:

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

2. ПОГЛИНАННЯ МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН

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

Процес поглинання поділяють на 2 етапи:

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

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

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

На поглинання солей шляхом дифузії, впливає також і електричний заряд клітинних оболонок. Так, зовнішня поверхня клітинної оболонки має негативний заряд, що полегшує поглинання катіонів і затрудняє поглинання аніонів.

Оскільки більша частина ґрунтових катіонів (Ca^{2+} , K^+ , NH_4^+ , Mg^{2+}) знаходиться не у вільному ґрунтовому розчині, а адсорбована на поверхні ґрунтових частинок (так званий ґрунтовий поглинальний комплекс), то щоб поглинути такі іони, корінь повинен спочатку відірвати (десорбувати) їх з поверхні ґрунтових часток та зв'язати (сорбувати) на своїй власній поверхні. Це відбувається шляхом **обмінної адсорбції**, тобто іони адсорбовані на клітинах кореня обмінюються на іони адсорбовані на поверхні ґрунтових частинок.

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

Пасивний транспорт речовин відбувається шляхом:

- 1) Дифузії;
- 2) Полегшеної дифузії;
- 3) Іонними каналами.

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

3. ІОННИЙ ТРАНСПОРТ РОСЛИНОЮ, ПЕРЕМІЩЕННЯ КСИЛЕМОЮ І ФЛОЕМОЮ

Рух розчинених речовин по рослині здійснюється:

- а) по ксилемі (висхідний потік);
- б) по флоемі (низхідний потік від листків до зон споживання, і різної направленості при мобілізації запасних речовин).

КСИЛЕМНИЙ ТРАНСПОРТ

Завантажування ксилеми найінтенсивніше відбувається в зоні кореневих волосків. Тут працює декілька насосів на діяльність яких витрачається метаболічна енергія. Головний насос – у плазмалемі клітин ризодерми і корової паренхіми. Він зумовлений роботою H^+ -

помп, в якості яких виступають H^+ -АТФази і, можливо, протонно-транспортні редокс-ланцюги. В цих місцях катіони й аніони із клітинних стінок поступають у цитоплазму. Через клітини ендодерми з поясками Каспарі вода і мінеральні солі рухаються лише по симпласту. В паренхімних клітинах пучків (перехідних клітинах) може діяти інша помпа, котра перекачує мінеральні речовини через пори трахеїд до їх порожнин. В судинах збільшується осмотичний потенціал і всисна сила. Вода, згідно законів осмосу, поступає в трахеїди й судини, де зростає гідростатичний тиск і здійснюється подача води в наземні частини рослини (нижній кінцевий двигун - НКД). Усі ці процеси відбуваються з витратою енергії АТФ. Висхідний тік води, який обумовлений транспірацією (верхній кінцевий двигун - ВКД), здійснюється пасивно по фізико-хімічних законах і не пов'язаний з витратою метаболічної енергії.

Вода і розчинені в ній речовини рухаються по судинах ксилеми з великою швидкістю $\approx 1-20$ м/год.

Розвантажування ксилеми. Вміст органічних та неорганічних речовин у ксилемі залежить від виду рослини та умов мінерального живлення. По мірі переміщення по ксилемі склад висхідного потоку змінюється якісно й кількісно. Найбільша кількість іонів поглинається клітинами листків. Розвантажування ксилеми, тобто надходження води та іонів із судин, обумовлене гідростатичним тиском у судинах, силами транспірації й атрагуючою дією оточуючих клітин. Воно також залежить від вибіркової проникності мембран та потреб клітин у тих чи інших елементах живлення. Ксилемний сік через клітинні стінки і плазмалему, де працює H^+ -помпа, попадає в цитоплазму. Для росту листків необхідні різні неорганічні речовини. Тому молоді листки являються потужними акцепторними зонами для ксилемного соку. Більша частина води випаровується. При цьому можливе перенасичення хлоренхіми солями. У клітинах існує щонайменше 3 способи ліквідації надлишку іонів:

- утворення важкорозчинних солей (у клітинних стінках, вакуолях);
- відтік солей через флоему;
- виділення солей сольовими залозами й волосками.

ФЛОЕМНИЙ ТРАНСПОРТ

Асиміляти із листків надходять у флоему, яка складається із спеціалізованих клітин. Транспортну функцію здійснюють ситовидні

клітини (нижчі і голонасінні рослини) та ситовидні трубки (покритонасінні). Паренхімні клітини пучка є запасуючими або пропускними, а клітини-супутники виконують енергетичну функцію.

Основною складовою флоемного потоку є основна транспортна форма цукрів – сахароза. Транспортуються й інші олігоцукри (рафіноза, стахіоза), спирти (сорбіт). Уміст азотистих речовин (білків, амінокислот та ін.) не перевищує 0,5 %. Наявні фітогормони, органічні кислоти, вітаміни. Неорганічні солі становлять 1-3%.

Рух асимілятів по ситовидних трубках відбувається зі швидкістю 50-100 см/год і включає в себе три взаємопов'язані процеси: завантажування флоєми, транспорт асимілятів і розвантажування флоєми.

Завантажування флоємних закінчень. Особливості транспорту асимілятів від мезофілу до флоєми вивчені недостатньо. Очевидно, у різних видів рослин він відбувається по-різному. У вільному просторі клітинних стінок може знаходитись біля 20 % цукрів листка. Якщо в стінках обкладки є пояски Каспарі, то цукри в цих ділянках повинні проходити через симпласт. Цьому сприяють і багаточисленні плазмодесми.

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

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

Транспорт речовин по ситовидних трубках.

Існує декілька пояснень транспорту речовин по ситовидних трубках.

I-ша гіпотеза потоку під тиском (Е.Мюнх, 1926). Між фотосинтезуючими клітинами листка, де в симпласті накопичується

сахароза, і тканинами, які використовують асиміляти (напр. - кореня) створюється осмотичний градієнт. В ситовидних трубках він перетворюється в градієнт гідростатичного тиску. В результаті у флоемі виникає потік рідини під тиском від листків до коренів. Плазмалема ситовидних трубок при цьому є важливою умовою підтримання потоку під тиском.

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

III-тя гіпотеза. Також передбачається, що фібрили актиноподібного Ф-білку в порах ситовидних пластинок у взаємодії з міозином можуть мати контрактильні (скоротливі) властивості, що сприяє рухові рідини по флоемі.

Можливо, співпрацюють різні механізми.

Розвантажування флоєми.

Для розвантажування флоєми суттєве значення має підвищений гідростатичний тиск у ситовидних трубках. Крім того, органи, які інтенсивно ростуть, та запасуючі органи володіють значною атрагуючою силою, тобто здатністю поглинати асиміляти із флоєми.

У плазмалемі клітин акцепторної зони функціонує H^+ -помпа. Вона, з однієї сторони, закислює апопласт і змушує транспортні системи віддавати K^+ і сахарозу в фазу клітинних стінок; а з іншої сторони – створює умови для надходження цукрів і K^+ в симпласт акцепторних тканин. Сахароза поглинається з участю мембранних переносників у симпорті з протонами, а іони K^+ - по електричному градієнту. В клітинах запасуючих органів сахароза часто накопичується у вакуолях (цукровий буряк).

4. ПОГЛИНАННЯ МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН ЛИСТЯМ. ПЕРЕРОЗПОДІЛ І РЕУТИЛІЗАЦІЯ МІНЕРАЛЬНИХ РЕЧОВИН У РОСЛИНИ

Рослини здатні поглинати мінеральні елементи не лише через кореневу систему, але й через листки.

Позакореневе живлення не відіграє важливої ролі в мінеральному живленні, але має позитивне значення:

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

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

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

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

Механізм позакореневого живлення аналогічний кореневому.

Контрольні запитання:

1. Коренева система як орган поглинання і засвоєння мінеральних елементів.
2. Пасивне та активне поглинання мінеральних речовин.
3. Іонний транспорт у цілій рослині, переміщення ксилемою і флоемою.