

**ЗАКЛАД ВИЩОЇ ОСВІТИ «ПОДІЛЬСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»
ФАКУЛЬТЕТ АГРОТЕХНОЛОГІЙ І ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ
КАФЕДРА ЕКОЛОГІЇ І ЗАГАЛЬНОБІОЛОГІЧНИХ ДИСЦИПЛІН**

ФІЗІОЛОГІЯ

КУРС ЛЕКЦІЙ

для здобувачів вищої освіти першого (бакалаврського) рівня спеціальності

Н1 Агронімія, Н3 Садово-паркове господарство



м. Кам'янець-Подільський

2025

УДК 581.1(075.8)

Укладач:

Уляна НЕДІЛЬСЬКА, кандидат сільськогосподарських наук, доцент, завідувач кафедри екології і загальнобіологічних дисциплін Закладу вищої освіти «Подільський державний університет»,

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою
Закладу вищої освіти «Подільський державний університет»
(протокол № 11 від 25 листопада 2025 р.)*

Рецензенти:

Василь ГРИГОР'ЄВ, кандидат сільськогосподарських наук, доцент кафедри землеробства, ґрунтознавства та захисту рослин Закладу вищої освіти «Подільський державний університет»

Наталія КАЗАНІШЕНА, кандидат педагогічних наук, доцент кафедри біології та екології Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка

Курс лекцій з дисципліни «Фізіологія» для освітнього ступеня «бакалавр» спеціальності Н1 Агронія, Н3 Садово-паркове господарство / У.І. Недільська.
– Кам'янець-Подільський, 2025. – 162 с.

Курс лекцій з дисципліни «**Фізіологія**» розроблений для здобувачів вищої освіти має на меті формування теоретичних знань і практичних умінь з основ життєдіяльності рослинних організмів. У навчальному матеріалі розглянуто закономірності росту, розвитку, живлення, фотосинтезу, дихання, водного обміну, транспорту речовин, впливу зовнішніх факторів на фізіологічні процеси. Особлива увага приділена сучасним уявленням про регуляцію обміну речовин, дію фітогормонів, фізіологічні механізми стійкості рослин до стресових умов середовища, а також підходів у підвищенні продуктивності рослин. Курс забезпечує наукове розуміння процесів, що відбуваються в рослинах у різні періоди онтогенезу, та сприяє формуванню професійної компетентності майбутніх фахівців у сфері управління ростом і розвитком рослин.

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА

ТЕМА 1. Фізіологія як наука про закономірності життя організмів.....	6
ТЕМА 2. Фізіологія рослинної клітини.	13
ТЕМА 3. Ферменти як біокаталізатори і регулятори метаболізму	26
ТЕМА 4. Фізіологічний склад і функції біомакромолекул	35
ТЕМА 5. Водобмін рослин	44
ТЕМА 6. Транспірація.....	57
ТЕМА 7. Фотосинтез як основа біоенергетики	63
ТЕМА 8. Фотосинтез і продуктивність рослин.....	87
ТЕМА 9. Дихання.....	94
ТЕМА 10. Мінеральне живлення	112
ТЕМА 11. Ріст рослин.....	123
ТЕМА 12. Основні закономірності розвитку рослин.....	134
ТЕМА 13. Пристосування та стійкість рослин до несприятливих зовнішніх умов.....	144
Список використаної літератури	161

Дисципліна «Фізіологія» є однією з фундаментальних складових підготовки майбутніх фахівців агрономічного профілю. Вона формує наукове розуміння життєвих процесів, що відбуваються в рослинних організмах, та є базою для засвоєння спеціальних дисциплін агрономічного циклу - таких як рослинництво, землеробство, агрохімія, генетика, селекція, біотехнологія.

У сучасних умовах інтенсифікації сільськогосподарського виробництва, зміни клімату, зростання техногенного навантаження на агроєкосистеми особливого значення набуває глибоке розуміння фізіологічних основ росту, розвитку та продуктивності рослин. Саме фізіологія дає змогу пояснити закономірності обміну речовин і енергії, механізми регуляції життєвих функцій, взаємодію рослинного організму з навколишнім середовищем, а також роль людини у спрямованому керуванні цими процесами.

Курс лекцій побудований на сучасних наукових досягненнях у галузі загальнобіологічних дисциплін. Він направлений не лише сформувати у здобувачів вищої освіти систему знань про основні фізіологічні процеси, але й розвинути вміння аналізувати взаємозв'язки між ними, оцінювати стан рослинного організму, виявляти причини його стресових реакцій і пропонувати ефективні шляхи їх корекції.

У курсі висвітлюються питання клітинної фізіології, фотосинтезу, дихання, водного та мінерального живлення, транспорту речовин, регуляції росту й розвитку, дії фітогормонів, адаптаційних механізмів рослин до несприятливих умов середовища. Значну увагу приділено фізіологічним основам формування врожаю та підвищення його якості, що має безпосереднє практичне значення для майбутньої діяльності агронома.

Окремі розділи курсу присвячені вивченню сучасних методів дослідження фізіологічних процесів - від класичних експериментальних до новітніх молекулярно-біологічних підходів у підвищенні стійкості культур до стресових факторів. Такий підхід дозволяє поєднати теоретичні знання з практичними потребами сільського господарства.

Курс лекцій має не лише навчальне, а й виховне значення. Його засвоєння сприяє формуванню наукового світогляду, екологічного мислення, усвідомлення закономірностей розвитку природи та ролі людини у збереженні біорізноманіття. Знання з фізіології допомагають майбутньому агроному приймати екологічно обґрунтовані рішення, спрямовані на підвищення ефективності агровиробництва без порушення природної рівноваги.

Матеріал курсу структуровано логічно - від вивчення клітинних процесів і функцій окремих органів до розгляду фізіології цілісної рослини та її взаємодії з довкіллям. Кожна тема супроводжується поясненням основних понять, прикладами практичного застосування та сучасними науковими підходами до вивчення рослинних процесів.

Поданий матеріал стане корисним для здобувачів вищої освіти агрономічних спеціальностей, викладачів, а також усіх, хто цікавиться питаннями функціонування та розвитку рослинного світу.

Лекція 1

ФІЗІОЛОГІЯ ЯК НАУКА ПРО ЗАКОНОМІРНОСТІ

ЖИТТЯ РОСЛИННИХ ОРГАНІЗМІВ

1. Предмет, завдання фізіології.
2. Фізіологія у системі біологічних наук.
3. Сучасні напрями фітофізіології.
4. Методи фізіології

1. Предмет, завдання фізіології

Фізіологія - це наука, яка вивчає процеси життєдіяльності і функції рослинного організму. Слово "фізіологія" грецького походження; воно складається з двох слів: **physis** - природа і **logos** - поняття, вчення. Фізіологія рослин є найбільш розвиненою галуззю експериментальної ботаніки, яка в XIX ст. виділилася в самостійну науку. Вона тісно пов'язана з хімією, фізикою, біохімією, біофізикою, мікробіологією, молекулярною біологією.

Всі функції зеленої автотрофної рослини: живлення, дихання, ріст, розвиток, розмноження, а також безмежна різноманітність процесів - можна звести до явищ перетворення речовин і енергії, зміни і розвитку форм рослинних організмів. Функції кожного органу рослини безпосередньо впливають на діяльність організму в цілому, залежать від інших органів і взаємозв'язані між собою.

Рослинні організми, як і інші живі системи, підкорюються законам перетворення речовин і енергії, а особливості їх життя полягають в специфіці будови і способах їх взаємодії з середовищем.

Створення і накопичення рослиною органічних речовин є результатом взаємозв'язаних фізіологічних процесів, інтенсивність яких визначається особливостями самої рослини і умовами, в яких вона вирощується.

Головним завданням фізіології є пізнання закономірностей життєдіяльності рослинного організму в онтогенезі за всіх можливих умов середовища.

Надаючи велике значення науці в подальшому розвитку сільського господарства відмічено основні теоретичні проблеми і завдання біологічної

науки.

Перед науковцями, фізіологами рослин, поставлені такі завдання:

- вивчити обмін речовин і енергії в рослинному організмі, фотосинтез, хемосинтез, біологічну фіксацію азоту з атмосфери і кореневе живлення рослин;

- розробити методи підвищення використання рослинами сонячної енергії і поживних речовин ґрунту, збагачення ґрунту азотом;

- створити нові, ефективніші форми добрив і розробити методи їх застосування;

- досліджувати дію біологічно активних речовин з метою використання їх в рослинництві; розробити методи продуктивнішого використання води рослиною.

Без вирішення цих питань неможливе рішення і ряду інших проблем землеробства і рослинництва, направлених на підвищення врожайності.

Інтенсивне застосування мінеральних добрив, гербіцидів, фізіологічно активних речовин, хімічних препаратів для захисту рослин від хвороб і шкідників вимагає глибокого і всебічного вивчення їх впливу на зростання і обмін речовин рослинних організмів з метою значного підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин.

Вирішення поставлених перед фізіологією рослин задач має важливе значення для розробки проблем прискорення науково-технічного прогресу в рослинництві і подальшого розвитку сільського господарства в Україні і світі загалом.

Основним методом пізнання процесів, явищ у фізіології є експеримент, дослід. Отже, фізіологія рослин є наукою експериментальною.

Для вивчення фізико-хімічної суті функцій, процесів у фізіології рослин широко застосовуються такі методи: лабораторно-аналітичний, вегетаційний, польовий, мічених атомів, електронної мікроскопії, електрофорезу, хроматографічного аналізу, ультрафіолетової і люмінесцентної мікроскопії. Крім того, використовуються фітотрони і лабораторії штучного клімату, в

яких вирощують рослини і проводять досліди в умовах певного складу повітря, потрібної температури і освітлення. Застосовуючи ці методи, фізіологи досліджують рослини на молекулярному, субклітинному, клітинному рівнях а також на рівні рослини.

2. Фізіологія у системі біологічних наук

У XIX і початку XX ст. роль науки полягала в тому, що вона відкривала закони природи і шляхи їх використання на практиці. Натепер роль науки значно зросла - вона повинна безпосередньо визначати і вести технологічні процеси виробництва. Подальший розвиток галузей сучасного виробництва став можливим на основі наукового експерименту і відповідних досліджень. Зараз інститут, лабораторія, ферма, поле, завод складають єдиний науково-виробничий комплекс.

Успіхи хімії, фізики і математики значною мірою впливають на подальший розвиток фізіології рослин. Міцний контакт біохімії, біофізики з фізіологією рослин сприяє модернізації її методів досліджень, завдяки чому фізіологія рослин стає самостійною наукою.

Бурхливий розвиток біохімії, завданням якої є вивчення різних хімічних перетворень, що відбуваються в процесі життєдіяльності організмів, великою мірою допомагає вивченню обміну речовин і енергії автотрофної зеленої рослини на субклітинному і молекулярному рівнях.

Певний вплив на розвиток фізіології рослин надає кібернетика, яка вивчає процеси управління в різних системах (техніці, економіці і живій природі).

Рослина, як і тварина, є надзвичайно складною, цілісною, саморегульованою системою. Тому, складні процеси життєдіяльності можна зрозуміти, лише зважаючи на цілісність всього організму. Для фундаментальних досліджень процесів життєдіяльності рослин всі напрями у фізіології рослин однаковою мірою є важливими і тісно пов'язані між собою.

3. Сучасні напрями фізіології рослин

У класичній фізіології рослин виділяють шість основних напрямів досліджень:

Біохімічний напрям розглядає функціональне значення різноманітних органічних речовин, що утворюються в рослинах в процесі фотосинтезу, дихання; виявляє закономірності мінерального (грунтового) живлення рослин, шляхи біосинтезу органічних сполук з простих мінеральних речовин; визначає роль мінеральних речовин як регуляторів стану колоїдів і каталізаторів і участь їх в синтезі органічних сполук і як центрів електричних явищ в клітині. Біохімічний напрям вивчає функціональну роль органічних речовин, що утворюються в процесах фотосинтезу й дихання. Аналізує закономірності мінерального живлення рослин, шляхи синтезу органічних сполук із простих неорганічних речовин (вуглекислого газу, води, аміаку, нітратів, кислот, макро- та мікроелементів). Досліджує значення мінеральних речовин як каталізаторів, регуляторів колоїдного стану клітин і складників електричних процесів у клітині.

Біофізичний напрям вивчає питання енергетики клітини, електрофізіології рослини, фізико-хімічні закономірності водного режиму, кореневого живлення, росту, фотосинтезу і дихання рослин. Охоплює вивчення енергетики клітини, електрофізіології рослин, а також фізико-хімічних закономірностей, що визначають такі процеси, як водний режим, живлення, ріст, подразнення, фотосинтез і дихання.

Онтогенетичний напрям досліджує вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних і біофізичних процесів, морфогенез і можливі шляхи управління розвитком рослин. Зосереджується на вивченні вікових змін і закономірностей розвитку рослин, які зумовлені внутрішніми біохімічними та біофізичними процесами. Досліджує морфогенез і способи регулювання розвитку рослин - фотоперіодизм, яровізацію, світлокультуру, загартування.

Еволюційний, або порівняльний, напрям розкриває особливості філогенезу вигляду, особин, індивідуального розвитку рослин за певних

зовнішніх умов; веде дослідження онтогенезу як функції генотипу, яка склалася у філогенезі, вікових змін рослин і залежить від спадкової конституції і зовнішніх умов. Вивчає особливості філогенезу окремих видів, їхній індивідуальний розвиток під впливом зовнішніх умов, розглядає онтогенез як прояв генотипу, сформований у процесі еволюції. Аналізує вікові зміни рослин у контексті спадкових властивостей та екологічних факторів.

Екологічний напрям глибоко досліджує залежність внутрішніх процесів рослинного організму від зовнішнього середовища. Завдання цього напрямку - розробити такі прийоми дії на рослини, які були б ефективними в сільськогосподарському виробництві. Це застосування добрив у вигляді збалансованих туків, створення якнайкращого світлового і оптимального водного режимів раціональним розміщенням рослин на площі, підвищення вмісту білку, цукристості продуктів, стійкості рослин до несприятливих зовнішніх умов. Досліджує внутрішні фізіологічні процеси рослин у залежності від умов навколишнього середовища. Розробляє методи підвищення ефективності живлення та продуктивності рослин через раціональне використання добрив, оптимізацію водного та світлового режимів, підвищення стійкості до стресових факторів. Основна мета - створення дієвих екологічно обґрунтованих заходів для сільського господарства.

Синтетичний (кібернетичний) напрям вивчає загальні закономірності росту рослин, енергетики і кінетики взаємозв'язаних процесів: фотосинтезу, дихання, живлення і органоутворення. Розглядає рослину як складну саморегульовану кібернетичну систему. Кібернетика у фізіології рослин вивчає біофізичні та біохімічні адаптаційні реакції, розробляє методи керування фізіологічними процесами.

На сучасному етапі розвитку науки виділяють також низку нових напрямів фізіологічних досліджень:

- функції клітини та біогенез органел;
- системи регуляції й інтеграції процесів у рослинному організмі;

- фотосинтез і його ефективність;
- дихання та його взаємозв'язок з іншими фізіологічними процесами;
- транспортування речовин і водний обмін;
- мінеральне живлення, роль макро- та мікроелементів;
- фізіологія симбіотичної азотфіксації;
- механізми росту, розвитку, розмноження та старіння;
- дія фітогормонів, інгібіторів росту та їх синтетичних аналогів;
- фізіологічна адаптація та стійкість рослин;
- патофізіологія та алелопатичні явища;
- фізіологічні основи продуктивності;
- еволюційна фізіологія рослин.

4. Методи фізіології рослин

Фізіологія рослин базується на уявленні про рослину як складну саморегульовальну систему з багаторівневою організацією - від субклітинних структур до цілісного організму.

Складність досліджуваних процесів вимагає використання широкого комплексу методів: фізико-хімічних, експериментальних і теоретичних. Тому фізіологія рослин належить до точних фундаментальних наук.

Основними методами є **аналітичний, синтетичний, історичний та експериментальний.**

Аналітичний метод дозволяє детально вивчити окремі прояви життєдіяльності, фізичні й хімічні явища, що лежать в їхній основі.

Синтетичний метод допомагає відтворити цілісну картину функціонування рослинного організму, враховуючи видові особливості та вплив середовища.

Історичний метод використовується для аналізу еволюційного розвитку рослин і становлення фізіологічних процесів.

Сучасна фізіологія активно використовує інноваційні технології, які дають змогу досліджувати процеси без порушення цілісності організму -

зокрема, інфрачервону спектроскопію, радіоактивні й стабільні ізотопи, позитрон-емісійну томографію, флуоресцентні зонди тощо. Ці методи дозволяють відстежувати просторово-часову динаміку метаболізму в реальному часі.

Швидкий розвиток галузі пов'язаний із впровадженням **молекулярної біології, генної та клітинної інженерії**, що дають змогу досліджувати фізіологію генетично модифікованих рослин. Прикладом є створення «золотого рису», який синтезує провітамін А. Трансгенні рослини відкрили нові можливості для фундаментальних досліджень і практичного використання в агробіотехнологіях.

Не менш важливе значення мають **клітинні технології** - зокрема системи *in vitro*, що дозволяють керувати властивостями рослинних клітин шляхом регуляції ростових процесів у культуральних середовищах. Такі системи є ключовими для вивчення морфогенезу, розробки нових фітобіотехнологій і збереження генофонду цінних біоресурсів у кріобанках.

Питання для самоконтролю

1. Охарактеризуйте предмет, завдання фізіології?
2. Обґрунтуйте фізіологію у системі біологічних наук, напрями сучасної фітофізіології?
3. Які характерні особливості живої матерії.
4. Чому клітина як основна структурно-функціональна одиниця живого організму, який її хімічний склад?
5. Охарактеризуйте методи фізіології?
6. Обґрунтуйте зв'язок фізіології з іншими біологічними дисциплінами?

Лекція 2

ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

1. Клітина як основна структурно-функціональна одиниця живого організму, хімічний склад клітини.
2. Мембрани. Пасивні і активні механізми руху речовин через мембрани.
3. Клітинна оболонка та її функції. Симпласт. Поняття про вільний простір (апопласт) клітини та його функції.
4. Клітина як осмотична система.

1. Клітина як основна структурно-функціональна одиниця живого організму, хімічний склад клітини

Життя - це особлива, вища, в порівнянні з фізичною і хімічною, форма руху матерії, яка виникла на певному етапі історичного розвитку матерії і представлена на нашій планеті великою кількістю індивідуальних систем.

Життя є способом існування білкових тіл, і цей спосіб існування полягає по своїй суті в постійному самооновленні хімічних складових частин цих тіл. Таким чином, "білкові тіла" це матеріальний субстрат життя, а обмін речовин - істотний момент його існування.

Поняття про білкові тіла близьке до сучасних уявлень про протоплазму, що складається з білків, нуклеїнових кислот, ліпідів, складних вуглеводів і інших органічних речовин. Воно не співпадає з поняттям про хімічно індивідуальний білок, який можна виділити й добути з живих організмів. Усюди, де виникало життя, були знайдені білки. Вони складають структурну основу протоплазми клітини, біокатализаторів (ферментів), запасних речовин, відіграють вирішальну роль у всіх життєвих процесах і виконують найрізноманітніші функції. Протоплазмі, як полімолекулярній системі, властива форма руху. Біологічний обмін речовин, який є суттю життєвих процесів в організмі, є сукупністю великої кількості біохімічних і біофізичних реакцій в клітках, пов'язаних між собою в єдине ціле.

Обмін речовин складається з асиміляції і дисиміляції, тобто становлення і розпаду. З допомогою і за рахунок вказаного обміну речовин здійснюється і

підтримується взаємодія організму з навколишнім середовищем.

Кожному організму властива спадковість, вона забезпечує певний порядок обміну речовин, який історично склався під безпосереднім впливом зовнішніх умов і неоднаковий у різних рослин. Крім того, організму також властива вибірковість. Вона характерна для живого і цим відрізняє його від неживого. Вибірковість визначається потребою в певних умовах, необхідних для процесів росту і розвитку рослинного організму.

Одним з найбільших досягнень XIX ст. є вчення про клітинну будову організмів.

Створення клітинної теорії є не менш великим завоюванням людських знань, чим відкриття закону перетворення енергії і створення еволюційної теорії. Клітинна теорія дає наочне уявлення і доказ єдності будови і розвитку всіх живих істот. Тіла різноманітних організмів складаються з елементарних клітин.

Відкриття і вивчення клітини тісно пов'язане з винаходом мікроскопа, який дає можливість бачити невидиме.

Відкриття клітин і розробка клітинної теорії будови живих організмів мали величезний прогресивний вплив на розвиток біології і медицини.

Пізнання ультраструктури клітини і інтеграція явищ обміну речовин в клітині дало можливість глибоко проникнути в суть біохімічних процесів і перетворення енергії в клітині на молекулярному рівні.

Клітина є елементарною одиницею повноцінної живої системи. Клітину слід вважати найважливішим етапом в розвитку живого з неживого. Клітина є морфологічною і фізіологічною структурою, елементарною одиницею рослинних і тваринних організмів. Виникнення багатоклітинності в процесі філогенезу і онтогенезу супроводжується поступовою обмеженістю і навіть втратою клітинами їх фізіологічної активності, тобто, залишаючись гомологічними структурами, клітини перестають бути аналогічними. На сучасному етапі розвитку науки можна вважати, що комплекси клітин - це своєрідні, повною мірою індивідуалізовані системи.

В онтогенезі поступово створюються системи клітин певної архітектоніки (структури). Клітини в цих системах втрачають свою індивідуальність, тобто втрачають здатність до незалежної життєдіяльності. Це явище називають клітинною інтеграцією.

Функції зеленої рослини - ріст, дихання, фотосинтез, поглинання і виділення речовин, розмноження - обумовлюються процесами, що відбуваються в клітинах.

Органи рослин складаються з клітин, форма, величина і функції яких дуже різноманітні і залежать від взаємозв'язків з іншими клітинами організму, стадії їх розвитку, а також від виду організму. У природі не існує якоїсь типової клітини. Всі клітини відрізняються одна від одної своєю будовою і функціями.

Зазвичай клітини вимірюють мікрометрами ($1 \text{ мкм} = 0,001 \text{ мм}$). Рослинні клітини більші, ніж клітини тваринних організмів; у різних випадках розміри клітин коливаються від одного до декількох сот мікрометрів.

Ці відмінності є проявом біологічних процесів живого тіла і типу обміну речовин.

Кількість клітин в тілі складних організмів зазвичай дуже велика. Але разом з тим відомі організми, тіла яких складаються з однієї клітини. Більшість водоростей і простих є одноклітинними організмами.

Зазвичай форма клітини буває куляста, еліпсоїдна або призматична. Кожна клітина, як правило, складається з двох основних частин — вмісту і оболонки. Вміст - **протопласт**, або **протоплазма** – складається з ядра і цитоплазми, яка містить в собі органели: мітохондрії, пластиди, частинки диктіосоми, лізосоми. Але існують організми, які не мають окремої оболонки, наприклад плазмодії слизовиків.

Цитоплазма не може довго існувати без ядра - каріоплазми. Ядро у свою чергу швидко гине, якщо його видалити з клітини.

Як показали досліди з розділенням клітини на без'ядерні ділянки і на ділянки, що містять ядро, перші втрачають здатність створювати білок,

клітинну оболонку і через деякий час гинуть.

У клітині відбувається безперервний обмін речовин, процеси самооновлення, без яких життя неможливе.

Ріст окремих органів і цілих рослин обумовлюється ростом клітин, з яких вони складаються. У тканинах конуса наростання і взагалі в ембріональних тканинах знаходяться клітини малих розмірів, з тонкою оболонкою і повністю заповнені протоплазмою з великим ядром посередині.

Наростання ембріональних тканин відбувається коли кількість протопласта в окремих клітинах поступово зростає, збільшуються розміри клітин, потім ділиться ядро і цитоплазма, новоутворені клітини відмежовуються одна від одної перегородками, і в них знову накопичується жива речовина.

У нижній частині конуса наростання ембріональні клітини переходять в наступну стадію росту яка називається розтягуванням. На цій стадії з'являються вакуолі, збільшується об'єм клітин і дуже розростається оболонка. Спочатку з'являється ряд дрібних вакуолей, а в кінці стадії розтягування утворюється одна загальна вакуоль, яка заповнює весь вміст клітин і притискує протопласт до клітинної оболонки.

Протопласт і клітинна оболонка не відокремлені один від одного. Існують такі утворення, як плазмодесми, які пронизують оболонку клітини і таким чином зв'язують окремі клітини організму в одну систему.

Плазмодесми - цитоплазматичні нитки, що сполучають сусідні клітини, розташовуються в каналах, що проходять через первинну клітинну оболонку по первинних порах. Порожнина каналів встелена зовнішньою мембраною - плазмолемою.

Хімічний склад клітини. Найбільш специфічними речовинами живої рослинної клітини є біополімери: білки, нуклеїнові кислоти, полісахариди і складові частини цих молекул (амінокислоти, нуклеотиди, прості вуглеводи, жирні кислоти).

Відносна кількість молекул різного типу в клітині наступна: води - 85%,

білку-10%, ДНК - 0,4%, РНК - 0,7%, ліпідів - 2%, Інших органічних речовин - 0,4%, неорганічних речовин (Mg, Ca, Mn, Na, K, Fe, Zn, Cu, Mo) - 1,5%.

На одну молекулу ДНК припадає 44 молекули РНК, 700 молекул білку і 7000 молекул ліпідів.

Вода в клітинах знаходиться в двох формах: вільною і зв'язаною.

Вільна вода складає 95% всієї води в клітині, яка використовується як розчинник і як дисперсійне середовище колоїдної системи протоплазми.

Зв'язана вода складає 4-5% - це молекули води, які зв'язані водневими зв'язками і іншими типами зв'язків з білками.

Кожна аміногрупа в білковій молекулі здатна зв'язати 2,6 молекули води, а на одну молекулу білка приходиться 18 000 молекул води.

Фізіологічна відмінність між двома формами води виявляється в тому, що при негативних температурах вода, зв'язана білками, замерзає повільніше.

Білкові речовини, які входять до складу цитоплазми, вважають основними носіями життєвих явищ, проте ізольовані в чистому вигляді вони ніколи не проявляють ознак життєдіяльності. Білки, що виділені з організму і втратили властиву їм структуру, стають такими ж позбавленими життя, як цукри, жири клітин.

Білкові речовини знаходяться в тісних комплексних зв'язках з іншими з'єднаннями, на перше місце серед них необхідно поставити нуклеїнові кислоти, жири і жироподібні речовини - ліпіди. Тільки у присутності ліпідів і інших речовин, хоч би в самих незначних кількостях в порівнянні з білками, можлива підтримка необхідної для життя структури протоплазми. Багато з цих речовин містять в своєму складі фосфор.

Елементарний аналіз білкових речовин завжди характеризується такою кількістю елементів %: С - 55-56; N - 15-18; H - 6,5-7,5; S - 0,3-2,5; O - 20-25. Таким чином, до складу білків карбон, нітроген і оксиген входять в найбільшій кількості.

Молекулярна маса білків досить висока - від 12 000 до 10 000 000.

Білкові речовини є високомолекулярними з'єднаннями, розчини яких

мають колоїдні властивості. Розщеплювання білкових молекул на складові частини з приєднанням води називається гідролізом. Гідроліз білкових речовин можна здійснити за допомогою ферментів або кип'ятінням у присутності розбавлених мінеральних кислот. При гідролізі білки розпадаються на порівняно прості з'єднання - амінокислоти.

Оскільки амінокислоти є одночасно кислотами і основами, вони належать до групи амфотерних електролітів. Певна концентрація водневих іонів в рослинному організмі створює буферність для амінокислот. З білкових речовин виділено 20 амінокислот. Прості з них - глікокол і аланін.

Загальна кількість амінокислотних радикалів в кожній білковій молекулі складає сотні і навіть тисячі.

Таким чином, білки складаються з амінокислот, сполучених між собою ковалентними пептидними зв'язками.

Крім того, в білковій молекулі існують ще нековалентні водневі зв'язки, які можуть виникати між пептидними групами, між карбоксильною і гідроксильною групами.

У білках існують ще так звані гідрофобні зв'язки, що виникають при взаємодії і зближенні неполярних частин поліпептидних ланцюжків, що супроводжуються зменшенням числа молекул води, які оточують білкову молекулу.

Нарешті, в молекулі білка існують ще електростатичні взаємодії між групами, які несуть електричні заряди.

2. Мембрани. Пасивні і активні механізми руху речовин через мембрани.

Поняття про клітину як надто складну відкриту біологічну систему продовжує формуватися і в наші дні.

Найбільш поширеною і обґрунтованою є думка Лебедева. Він поділяє клітину на дві основні частини – вміст та оболонку. Перший (протопласт) включає ядро та цитоплазму в якій знаходяться органели.

Мембрана - погранична цитоплазматична структура, що володіє властивістю вибіркової проникності. До мембранної системи належать ультратонкі структури, що оточують протопласт (плазмалема), вакуолі (тонопласт), ядро, пластиди, мітохондрії, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, мікросоми.

Найважливішими функціями мембран є:

1. Мембрани - суміжні структури, що забезпечують діалектичну єдність розподілу та зв'язку клітинних компонентів;
2. За їх допомогою підтримується гомеостаз - постійність середовища в кожному компоненті клітини;
3. Через мембрани відбувається обмін речовин, енергії та інформації між клітиною та навколишнім середовищем;
4. Мембрани пов'язані з найважливішими біохімічними процесами клітини, оскільки в них локалізовані ферменти, що здійснюють синтез, гідроліз, окислення;
5. На мембранах хлоропластів та мітохондрій відбуваються складні процеси біоенергетики (фотосинтетичне та окислювальне фосфорилування), які постачають клітині енергію;
6. Мембрани виконують також рецепторно-регуляторну функцію, сприймаючи зовнішні та внутрішні подразнення і передаючи сигнали про них, забезпечують адаптивні відповіді клітин.

Основні компоненти мембран – ліпіди та білки. Їх співвідношення залежить від функціональної активності мембран. Якщо вони виконують захисно-ізолюючу роль то вони складаються головним чином з ліпідів, а крісти мітохондрій характеризуються високим вмістом білків (ферментів).

Мембранні білки поділяють на три групи:

1. Структурні білки зв'язані з іншими компонентами мембран. Вони значною мірою гідрофобні, хімічно малоактивні;
2. Скорочувальні білки, що здатні у присутності АТФ змінювати густину, в'язкість, світлорозсіювання. Вважають, що вони здатні здійснювати активне

транспортування речовин через мембрану;

3. Білки-ферменти, зв'язані з мембраною достатньо лабільно, що зумовлює зміни її ферментативної активності у широкому діапазоні.

Відомо, що у мембранах, крім білків та ліпідів, містяться й інші хімічні компоненти - полісахариди (переважно на поверхні мінеральні речовини (особливо кальцій, без якого мембрана не може утворюватися) та, вода (30%). Остання відіграє важливу роль у структурній орієнтації окремих компонентів, а також полегшує транспортування через мембрану речовин.

Хімічний склад мембран визначає їх структурно-функціональні властивості.

Механізми руху речовин через мембрану поділяються на дві категорії – **пасивне та активне транспортування** (рис 1.).

Пасивне транспортування - це рух речовин за фізико-хімічними градієнтами без витрати клітиною метаболічної енергії. Ці процеси відбуваються за законами термодинаміки, загальними як для живої, так і неживої природи. Процеси пасивного транспортування в клітині - дифузія, осмос та електрофорез. Гази, наприклад кисень та вуглекислий газ, в розчині швидко дифундують через мембрану, рухаючись по дифузійному градієнту, тобто з ділянок високої концентрації в ділянку низької. Іони та малі полярні молекули (глюкоза, амінокислоти, жирні кислоти та гліцерин) дифузують через мембрани повільно. Через мембрану значно швидше проникають незаряджені та ліпофільні молекули. Модифікацією цього механізму є полегшена дифузія, яка відбувається за допомогою іонофорів.

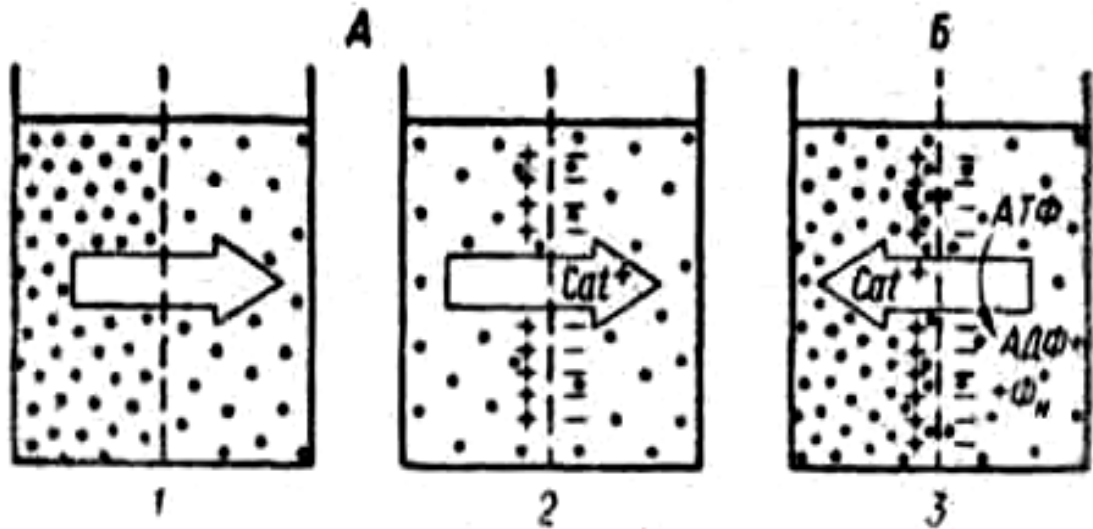


Рис. 1. Механізми руху речовин через мембрану:

А – пасивне транспортування; Б – активне транспортування

1- дифузія та осмос; 2 - електрофорез; 3 - іонний насос

Осмотичний механізм - основна рушійна сила води у системі ґрунт – рослина – повітря. Оскільки концентрація речовин у ґрунті завжди значно нижча, ніж у клітині, то вода неодмінно надходить у рослину з ґрунту за законами осмосу. Недо насиченість повітря паром води в свою чергу сприяє відсмоктуванню води із судин ксилеми (листка) за таким же принципом.

Однією із форм пасивного транспортування є електрофорез - рух заряджених часток за рахунок електричної енергії за градієнтом електричного потенціалу.

Активне транспортування - рух речовин проти хімічного та електричного градієнтів, який відбувається із затратою метаболічної енергії, що нагромаджена головним чином в молекулах АТФ.

Усі мембрани клітини мають мембранний потенціал (МП) із знаком мінус, тому що живий протопласт та його структури заряджені негативно щодо навколишнього середовища.

Механізми активного транспортування досить складні й до цього часу ще до кінця не визначені. Вважають, що у живій клітині функціонують насоси

двох типів - **електронеутральні** та **електрогенні**.

Принцип роботи **електронеутрального** полягає в тому, що він переноситься через мембрану в протилежних напрямках два іони одноіменного заряду. При цьому заряд на мембрані не змінюється.

Електрогенний насос переносить іон певного заряду тільки в один бік, тому за рахунок його роботи відбувається розподіл зарядів та зростає електричний потенціал на мембрані. Електрорушійна сила що при цьому генерується, викликає рух через мембрану іонів шляхом електрофорезу.

3. Клітинна оболонка та її функції. Поняття про вільний простір (апопласт) клітини та його функції

Рослинна клітина оточена жорсткою клітинною оболонкою. Хімічну основу оболонки складають полісахариди. У структурному відношенні клітинна оболонка має собою в'язку структуру, в якій знаходяться арматурні елементи. Особливу роль відіграє кальцій: він підтримує в'язку консистенцію та забезпечує його зв'язок з арматурними елементами. Останні складаються з молекул целюлози, утворюючи мікрофібрили та фібрили, які перебувають у рихлому та хаотичному стані. Така структура не тільки міцна, а й еластична, здатна розтягуватися.

Клітинна оболонка має пори діаметром 1 мкм. Через них проходять цитоплазматичні тяжі - **плазмодесми**, завдяки яким відбувається міжклітинний обмін. Кожна плазмодесма являє собою канал з плазмалеми, який переходить з однієї клітини в іншу. Таким чином, плазмодесми з'єднують протопласти окремих клітин в єдину систему - **симпласт**.

Найважливіші **функції клітинних оболонок** такі:

1. Забезпечують окремим клітинам та рослині в цілому механічну міцність та опору;
2. Відносна жорсткість та протидія розтягання зумовлюють тургосцентність клітин, коли до них осмотичним шляхом надходить вода;.
3. Клітинна оболонка – перший бар'єр на шляху руху речовин у клітину,

її фізико-хімічні властивості забезпечують рух води, розчинених у ній речовин та іонів;

4. Усі клітинні оболонки рослинного організму з'єднані між собою і разом з міжклітинними просторами, що заповнені розчином, утворюють **апопласт**. Він становить 5-10 % об'єму рослинної тканини і є тією гідростатичною системою, в якій здійснюється вільна дифузія водорозчинних речовин;

5. Клітинні оболонки здатні адсорбувати молекули різних речовин та іони. Відомо, що 90-95 % адсорбції в рослинній клітині відбувається за рахунок оболонки.

Виходячи із вищесказаного можна зробити висновок, що життєдіяльність організму, функціонування всіх його органів і систем можливі лише при постійному обміні речовин. Клітина поглинає речовини із сусідніх клітин чи з навколишнього середовища й одночасно передає метаболіти, що утворюються в ній, сусіднім клітинам чи виділяє їх у зовнішнє середовище. Транспорт речовин повинен забезпечувати підтримку в клітині відповідного рівня рН і певної концентрації іонів, що сприяють ефективній роботі ферментів.

У результаті транспорту всі тканини організму забезпечуються поживними речовинами, що є джерелом енергії, а також будівельним матеріалом для утворення клітинних компонентів. Від характеру транспорту залежать виведення з клітини токсичних відходів, секреція різних речовин і створення градієнтів, необхідних для протікання ряду найважливіших хімічних реакцій фотосинтезу і дихання.

Здатність клітин протистояти змінам середовища і зберігати динамічну відносну сталість складу називають **гомеостазом**. У рослин основну роль у підтримці гомеостазу відіграє транспорт речовин через плазмалему і тонопласт. Перша регулює приплив у клітину іонів і води з зовнішнього середовища і виділення баластових і надлишкових іонів, другий - надходження в протоплазму запасних субстратів із вакуоль при їх нестачі і видалення у вакуолю – при надлишку. Робота цих двох мембран також забезпечує стабілізацію осмотичного потенціалу клітини.

4. Клітина як осмотична система

Поглинання води із навколишнього середовища - обов'язкова умова існування живого. Вода може проникати у клітину завдяки набухання колоїдів цитоплазми (набухання сухого насіння). Однак основним є осмотичне її поглинання.

Осмос (від грецьк. *osmos* - поштовх, тиск) - однобічний рух розчинника через напівпроникну мембрану за градієнтом концентрації.

Рослинна клітина це осмотична система, в якій протопласт відіграє роль напівпроникної оболонки, а осмотично діючим розчином є клітинний сік.

З осмосом пов'язані такі явища в клітині, як тургор, циториз, плазмоліз, деплазмоліз, осмотичний тиск та всмоктуюча сила.

Тургор - напружений стан клітинної оболонки, створений тиском внутрішньоклітинної рідини. У рослинних клітинах внутрішній тиск на клітинну оболонку завжди перевищує тиск на неї зовнішнього розчину. У більшості рослин тургорний тиск становить 5-10 атм, грибів - 50-100 атм. Протягом доби тиск змінюється, що пов'язано з динамікою транспірації - максимальний в передранкові години та мінімальний в після полуденні.

Завдяки тургору клітини мають пружність, необхідну для виконання фізіологічних функцій на всіх рівнях організації живої матерії.

При значному висиханні ґрунту або при сильній транспірації тургор може знизитися до негативної величини. Протопласт при цьому скорочується і тягне за собою клітинну оболонку. Таке явище назвали **циторизом**. При цьому спостерігається стиснення всієї клітини, а не відходження цитоплазми від стінок, як при плазмолізі.

Плазмоліз - відокремлення пристінного шару цитоплазми від твердої оболонки рослинної клітини.

При повільному плазмолізі клітини досить довго можуть залишатися живими, і якщо їх помістити у звичайну воду, то відбувається **деплазмоліз**, тобто повернення клітин до нормального стану. Тривалий плазмоліз

призводить їх до загибелі.

Осмотичний тиск - надлишковий зовнішній тиск, який необхідно прикласти до розчину для того, щоб протидіяти надходженню до нього розчинника через розділяючу їх напівпроникну мембрану.

За величиною осмотичного тиску розрізняють ізотонічні розчини, що мають однаковий осмотичний тиск; гіпертонічні – з високим осмотичним тиском та гіпотонічні – з низьким.

Сила з якою клітина всмоктує воду називається всмоктуючою. Всмоктуюча сила (S) - різниця між осмотичним (O) та тургорним (T) тиском:

$$S=O-T.$$

Всмоктуюча сила не є постійною величиною і весь час змінюється. При повному насиченні клітини водою осмотичний тиск дорівнюватиме тургорному і всмоктуюча сила буде рівна нулю. При плазмолізі тургорний тиск дорівнює нулю, а всмоктуюча сила - всьому осмотичному тиску. Чим більша величина всмоктуючої сили, тим легше рослина поглинає воду.

Питання для самоконтролю

1. Які основні складові клітини як основної структурно-функціональна одиниці живого організму, хімічний склад клітини?
2. Що таке мембрани. Які пасивні і активні механізми руху речовин через мембрани?.
3. Що таке клітинна оболонка та її функції. Симпласт.
4. Що таке вільний простір (апопласт) клітини та його функції?
5. Чому клітина як осмотична система?
6. Що таке тургор, плазмоліз?
7. Проаналізуйте гіпертонічний і гіпотонічний розчин.
8. Обґрунтуйте формулу визначення сісної сили?

ФЕРМЕНТИ ЯК БІОКАТАЛІЗАТОРИ І РЕГУЛЯТОРИ МЕТАБОЛІЗМУ

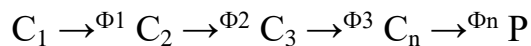
1. Ферменти і їх роль в житті рослин.
2. Хімічна природа і будова ферментів.
3. Механізм ферментативного каталізу.
4. Регуляція ферментного апарату клітини.

1. Ферменти і їх роль в житті рослин

Особливістю обміну речовин у живих організмах є прискорення хімічних реакцій за допомогою каталізаторів білкової природи - **ферментів**, або **ензимів**, які створюють самі організми. Вперше ферменти досліджували у процесах бродіння, звідки і походить їх назва. Завдяки ефективному і специфічному впливу на швидкість реакцій ферменти регулюють динаміку усіх процесів живої клітини. Одна клітина їх містить приблизно 100 тис; вони каталізують 1000-2000 хімічних реакцій клітинного метаболізму, тобто на кожен процес припадає 50-100 молекул фермента. Функціонально біологічні каталізатори-ферменти мають багато спільного з хімічними каталізаторами, але білкова природа надає їм також специфічні властивості. Спільним є те, що ферменти прискорюють різноманітні реакції, але не витрачаються у процесі каталізу. Ферменти не каталізують реакції, неможливі за законами термодинаміки, а прискорюють лише ті, які відбуваються і без них. Так, гідроліз крохмалю при нагріванні у кислоті триває кілька годин, фермент амілаза гідролізує крохмаль за кілька хвилин. Іони заліза прискорюють розклад перекису водню (H_2O_2) на воду і кисень, але у складі фермента каталази, іони заліза діють до 10 млрд. разів енергійніше. У цілому в присутності ферментів реакції відбуваються в 10^6 — 10^{12} разів швидше.

Особливістю дії ферментів, пов'язаної з білковою їх природою, є специфічність як щодо субстрата (речовини), перетворення якої вони каталізують, так і до самої реакції. При ферментативних реакціях

спостерігаються незначні побічні процеси, тому вихід продуктів становить майже 100 %. На відміну від хімічних каталізаторів ферменти працюють у дуже м'яких умовах: при помірній температурі (25-40 °С), невисокій концентрації водневих іонів (рН), нормальному тиску. Багато ферментів утворюють у клітині так звані мультиферментні системи різної складності. Сам процес перетворення речовини з участю ферментів складається із серії послідовних реакцій. Кожну з них каталізує певний фермент, при цьому продукт першої реакції є субстратом (С) для наступної реакції:



Однією з найважливіших властивостей ферментативних реакцій є регуляція їх дії. У результаті регуляції дії ферментів здійснюється організація усіх метаболічних процесів у часі і просторі, підтримання **гомеостазу** (постійності внутрішньоклітинного середовища), пристосування до незначних і значних змін у навколишньому середовищі.

2. Хімічна природа і будова ферментів

Раніше вважалося, що ферменти це каталізатори невідомої природи. В 1926 р. в США вперше було отримано фермент **уреазу** у вигляді кристалічного білка з бобів. Пізніше у 1931 р. отримано і вивчено кристалічний **пепсин**. Роботами вчених та їх послідовників була остаточно доведена білкова природа більшості ферментів. Дослідження рибонуклеїнових кислот, проведені у 80-і роки ХХ ст., показали, що деякі малі РНК мають властивості ферментів і здатні каталізувати власні структурні перетворення, а рибосомні РНК імовірно беруть участь у каталізі білкового синтезу. Ці дослідження розширили уявлення про сполуки живих клітин з каталітичними властивостями, але одночасно підтвердили, що головна роль у метаболізмі клітин належить ферментам-білкам.

Фермент - білкова глобула з відносною молекулярною масою від 12 тис. до кількох мільйонів. Імовірно, що ферменти з молекулярною масою понад 50 тис. складаються з кількох поліпептидних ланцюгів.

Ферменти - амфотерні електроліти, тобто існують у розчинах у формі аніонів і катіонів.

Ферменти бувають одно- і двокомпонентними. Перші складаються тільки з білкової частини (**апоферменту**), при їх кислотному гідролізі виявляються лише амінокислоти. Двокомпонентні, крім білкової частини, містять також небілковий компонент. Якщо небілковий компонент легко відокремлюється від білка, то це **кофермент**. Молекула фермента в цілому називається **холоферментом**. Останній розпадається за схемою:



Для білків-ферментів і білків, які не мають такої функції, характерні ті самі фізико-хімічні властивості. Ферментативні білки розчинні у воді, але утворюють колоїдні розчини і не проникають через напівпроникні мембрани. У клітині більшість ферментів вибірково пов'язана з певними клітинними органоїдами – ядрами, пластидами, мітохондріями. Так майже усі ферменти гліколізу виявляються у цитоплазмі, а ферменти циклу трикарбонових кислот у мітохондріях.

Ферменти, особливо олігомери, мають стійку просторову будову. Ферменти, які виконують регуляторні функції, тобто впливають на швидкість реакцій, належать до олігомерних білків. Зміна їх просторової будови супроводжується зміною каталітичної активності, а іноді впливає і на субстратну специфічність.

3. Механізм ферментативного каталізу

Ферментні білки каталізують реакції з участю відносно малих молекул. Самі ферменти мають молекули великих розмірів і тому в процесі ферментативної реакції з молекулою субстрата взаємодіє лише невелика ділянка молекули фермента – його активний центр. **Активний центр** – сукупність функціональних груп, пептидних зв'язків і гідрофобних ділянок у молекулі фермента, які безпосередньо беруть участь в утворенні ферментсубстратного комплексу.

У однокомпонентних ферментів активний центр залежить від певних амінокислот, які знаходяться в самому центрі або біля нього. Якщо фермент двокомпонентний, то його активний центр формується після взаємодії апофермента з небілковою частиною (кофакторами).

Активний центр умовно поділяють на кілька зон. У **субстратній** (якірній) зоні закріплюється частина субстрату, забезпечуючи специфічність дії ферменту з субстратом. У **каталітичній зоні** відбувається перетворення субстрату в продукт реакції. Амінокислотні залишки, що утворюють активний центр, здебільшого розташовані на поліпептидному ланцюгу далеко один від одного, тому каталітична зона формується тоді, коли білкова молекула набуває специфічну просторову будову.

Слід розрізняти специфічність щодо **типу ферментативної реакції**, яку каталізує фермент, і специфічність щодо **субстрату**. Ці два види специфічності є у кожного ферменту.

Специфічність щодо типу реакції полягає в тому, що кожен фермент каталізує якусь певну реакцію або групу реакцій одного типу. **Субстратна специфічність** полягає в тому, що фермент атакує субстрат тільки певної хімічної будови. Специфічність ферментів може бути **абсолютною**, коли фермент каталізує перетворення тільки однієї речовини, і **відносною**, якщо перетворюється група речовин, які мають подібні будову і властивості.

Спонтанні реакції відбуваються дуже повільно, оскільки для переходу всіх реагуючих речовин в активний стан необхідний певний запас кінетичної енергії - енергії активації. **Суттєвість ферментативного каталізу** полягає у зниженні енергії активації за рахунок утворення проміжних комплексів ферменту з субстратом. При цьому швидкість реакції може бути збільшена у тисячі мільярдів разів. Утворення ферментсубстратного комплексу (ФСК) і перетворення субстрату в продукт складається з кількох фаз:

- приєднання ферменту до субстрату, останній підпадає змінам, стає придатним до реакції.
- далі відбувається сама реакція

– і, нарешті, ФСК розпадається, кінцеві продукти відокремлюються від ферменту, а сам фермент може знову реагувати з новою молекулою субстрату (рис. 2).

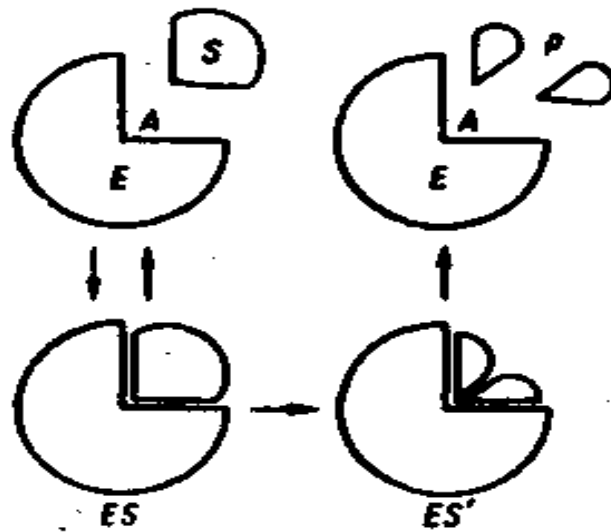


Рис. 2. Схема взаємодії ферменту з субстратом:

E – фермент; S – субстрат; ES – ферментсубстратний комплекс;
ES' – активований комплекс; P – продукти реакції

Існує ряд гіпотез, які пояснюють причини зниження енергії активації молекул після утворення ФСК. Ще німецький хімік Е. Фішер висловив припущення, що у ферментативній реакції повинна бути сувора геометрична відповідність між субстратом і ферментом, та порівняв їх з ключем і замком. За уявленням Д. Кошланда, позитивний ефект утворення ФСК пояснюється як «ефектом зближення», так і «ефектом орієнтації». Відповідність між ферментом і субстратом створюється тільки після входження субстрату в активний центр, що викликає просторову орієнтацію функціональних груп ферменту, оптимальну для каталітичного процесу (теорія індукованої відповідності).

Утворення зв'язків між субстратом і ферментом у результаті створює ефект поляризації, відбувається деформація зв'язків. Усі вищевказані ефекти взаємопов'язані і саме їх спільна дія забезпечує ефективність ферментативного

каталізу.

Швидкість (V) ферментативної реакції, як і будь-якої хімічної реакції, визначається кількістю речовини (S) (рис. 3), яка прореагувала за одиницю часу (t) при стандартних умовах:

$$V = \frac{S}{t}$$

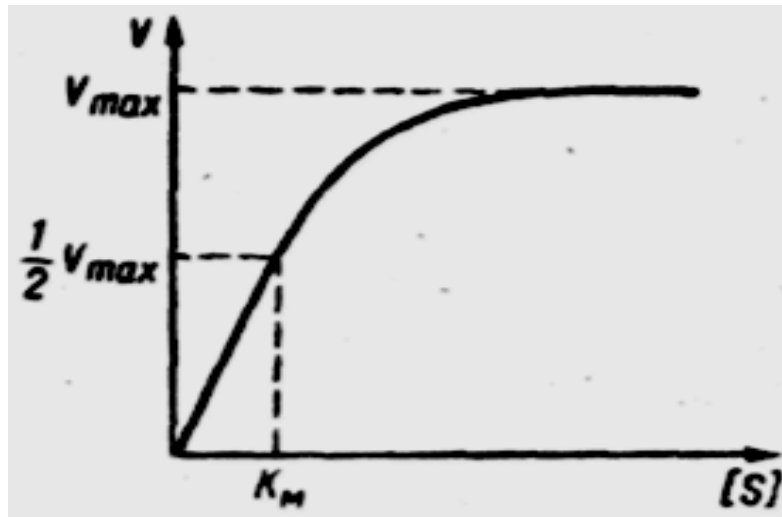


Рис. 3. Залежність швидкості ферментативних реакцій від концентрацій субстрату

Найзручніше визначити швидкість ферментативної реакції для її початкового моменту, коли точно відомі концентрації ферменту і субстрату, взяті для досліду. **Швидкість ферментативної реакції** прямо пропорційна концентрації ферменту. При даній концентрації ферменту швидкість зростає із збільшенням концентрації субстрату. Для більшості ферментів характерна **гіперболічна залежність** швидкості реакції від концентрації субстрату. При дуже низькій його концентрації швидкість реакції мала, але поступово зростає з її збільшенням. Поступово швидкість реакції наближається до плато, яке відповідає максимальній її швидкості і насиченню ферменту субстратом (V_{max}).

Рівняння швидкості ферментативної реакції має наступний вигляд:

$$V = \frac{V_{\max}[S]}{K_m + [S]}$$

де V - початкова швидкість при концентрації субстрату (S);

V_{\max} - максимальна швидкість;

K_m - константа Міхаеліса.

Концентрація субстрату, при якій досягається початкова швидкість ферментативної реакції, що дорівнює половині максимальної, називається **константою Міхаеліса (K_m)**. Константа Міхаеліса характеризує спорідненість ферменту до субстрату: вона обернено пропорційна їх спорідненості.

Важливим фактором, від якого залежить швидкість ферментативної реакції, є вплив рН. Кожен фермент має своє оптимальне значення рН, відхилення в лужну або в кислу зону від рН - оптимуму уповільнюють або зовсім припиняють дію фермента. Чутливість ферментативних реакцій до зміни рН пояснюється тим, що і фермент і субстрат, а також ФСК для участі в реакції повинні бути в іонізованому стані, а в деяких реакціях, наприклад окислювально-відновних, безпосередню участь беруть водневі й гідроксильні іони.

Швидкість ферментативних реакцій, як і усіх хімічних реакцій, зростає при підвищенні температури. Для більшості ферментів залежність їх від дії температури графічно описується дзвіноподібною кривою, за якою визначають їх температурний оптимум (**рис. 4**). Для рослинних ферментів температурний оптимум перебуває в межах 50-60 °С. При зростанні температури швидкість ферментативної реакції зростає до певного максимального значення, після якого зменшується внаслідок теплової денатурації білка.

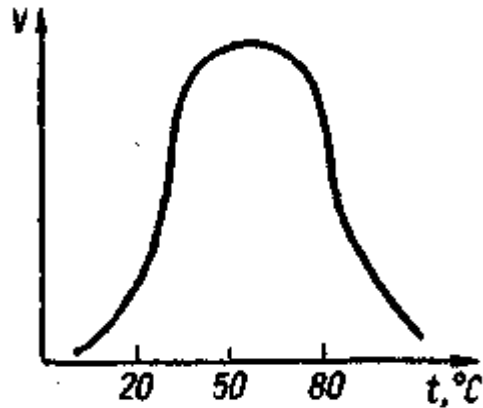


Рис. 4. Залежність швидкості ферментативних реакцій від температури

Інгібітори ферментів - речовини, які викликають зменшення або повне припинення дії ферментів. Дію концентрованих кислот, лугів, високої температури, які викликають неспецифічну, необоротну денатурацію ферментів, звичайно не розглядають як уповільнення. Для інгібіторів характерна специфічність дії і невелика доза. За її механізмом розрізняють інгібітори **необоротної і оборотної дії**. **Необоротно** діють речовини неприродного походження. Інгібітори **оборотної дії** - клітинні метаболіти та їх аналоги.

4. Регуляція ферментного апарату клітини

Чудо живої клітини полягає в тому, що усі реакції в ній суворо влагоджені і регулюються. У середині клітини індивідуальні ферменти розташовані і діють у певних її органелах згідно з виконуваною функцією. Чітке просторове розміщення ферментів у клітині забезпечує узгодженість їх дії. В цілому обмін речовин у клітині визначається набором генетично визначених ферментів і співвідношенням швидкостей дії окремих ферментів.

Регуляція ферментного апарату клітини здійснюється двома шляхами - регуляцією біосинтезу ферментних білків і зміною їх активності. Регуляція синтезу ферментних білків відбувається на рівні генів, так само, як і регуляція біосинтезу білків взагалі.

Регуляція активності ферментів є більш швидкою і чутливою, ніж регуляція їх біосинтезу, і залежить від багатьох зовнішніх і внутрішніх факторів. Активність ферментів залежить від водного, газового, світлового, температурного режимів середовища. На дію ферментів впливають також наявність субстратів, проміжних акцепторів і донорів, активаторів та інгібіторів.

Особливим типом регуляції ключових ферментів, які знаходяться на початку біохімічних шляхів синтезу або розпаду сполук, у точках розгалуження метаболічних шляхів є регуляція алостеричного типу. В таких ланцюгах реакцій у багатьох ферментів сформувалися особливі регуляторні центри - алостеричні. До таких центрів можуть оборотно приєднуватися сполуки-регулятори (ефектори), після чого змінюється просторова будова ферменту і, як наслідок, зростає або зменшується його активність.

Один із шляхів регуляції алостеричних ферментів є пригнічення кінцевим продуктом реакції. Наприклад, сигнали для припинення синтезу білкових молекул надходять від кінцевих продуктів. В останні роки одержано дані про регуляцію світлом ферментів хлоропластів.

Залежно від наявного комплексу ферментів у різних видів організмів і в різних органах обмін речовин відбувається по різному. Для функціонування кожного ферменту необхідні оптимальні температури і реакція середовища, оскільки одні активні в нейтральному, інші в кислому або лужному середовищі при нагріванні вище 60 градусів багато ферментів інактивуються.

Дослідження ферментів почалось у 19 столітті. Пізніше було введено термін «ензим» вченим В. Кюне. Ферменти за хімічною природою є білками. Ферменти є каталізаторами усіх хімічних реакцій в рослинній клітині. Ферменти широко використовуються і в народному господарстві - харчовій, текстильній промисловості, у фармакології. Одна з найбільш характерних властивостей ферментів – це їх специфічність, в міру якої кожен фермент діє тільки на одну речовину або дуже невелику кількість споріднених речовин. Специфічність дії

ферментів – найважливіше біологічне явище, без якого неможливий впорядкований обмін у живій природі, відповідно і саме життя.

Сьогодні наука стрімко розвивається. Вчені виявляють нові ферменти, які досі були невідомі. Для того, щоб не розгубитися у великій кількості назв ферментів, потрібно знати принципи їх класифікації. Подано сучасну систему класифікації ферментів. Усі ферменти поділяють на шість головних класів.

Рослинна клітина багата на ферменти. Вони локалізовані в органелах рослинної клітини і каталізують життєво важливі процеси. Проте вчені пішли далі і створили штучні ферменти, які каталізують реакції, для яких в природі не існує каталізаторів.

Питання для самоконтролю

1. Що таке ферменти і їх роль в житті рослин?
2. Яка хімічна природа і будова ферментів?
3. Який механізм ферментативного каталізу?
4. Яка регуляція ферментного апарату клітини?

Лекція 4

ФІЗІОЛОГІЧНИЙ СКЛАД І ФУНКЦІЇ БІОМАКРОМОЛЕКУЛ

1. Макромолекули та їх особливості
2. Вуглеводи їх функції.
3. Білки їх функції і структура.
4. Ліпіди їх особливості та функції.
5. Вітаміни.

1. Макромолекули та їх особливості

Макромолекули - це високе/молекулярні органічні сполуки, молекули яких, зазвичай, складаються з великої кількості ланок-мономерів. Вони можуть постійно або тимчасово поєднуватися з іншими макромолекулами або малими молекулами й утворювати складні біополімери, тому розташовуються в цитоплазмі у фіксованому стані і дифундують відносно повільно. Поєднання

макромолекул та їх взаємодія відбуваються на основі принципу структурної комплементарності, який є основою багатьох важливих комплексів (наприклад, фермент/субстрат). Утворюються макромолекули завдяки реакціям полімеризації та матричного синтезу з малих молекул, які поєднуються ковалентними зв'язками: амінокислоти білків - пептидними зв'язками, моносахариди полісахаридів - глікозидними, нуклеотиди нуклеїнових кислот - *фосфодіефірними*, спирти поєднуються з вищими жирними кислотами в складі ліпідів складно ефірними зв'язки. Розпад макромолекул здійснюється за рахунок руйнування зв'язків між мономерами в разі приєднання молекул води під час реакцій гідролізу. Макромолекули можуть певним чином «укладатися» в просторі й набувати певної конформації, яка залежить від взаємодії малих молекул і властивостей середовища, де знаходяться ці молекули.

Основними типами макромолекул є ліпіди, оліго- і полісахариди, пептиди і білки, нуклеїнові кислоти. Біологічне значення цих макромолекул у складі живих систем визначається такими функціями як:

- 1) *інформаційна* - містять інформацію про ознаки організму (напр., ДНК);
- 2) *будівельна* - є структурною основою клітин (наприклад, білки);
- 3) *енергетична* - при їх розпаді вивільняється енергія (наприклад, жири);
- 4) *регуляторна* - мають високу активність з регуляторною дією (наприклад, білки-ферменти);
- 5) *запасаюча* - відкладаються про запас (наприклад, такі полісахариди як крохмаль і глікоген);
- б) *захисна* - запобігають ушкодженням клітин та організму.

Реакції утворення полімерів із мономерів, які можуть супроводжуватися виділенням молекул води і витратами енергії, **реакції полімеризації**.

Реакції розпаду полімерів до мономерів, які супроводжуються зв'язуванням води і виділенням енергії - **реакції гідролізу**.

Певне розташування макромолекули в просторі внаслідок взаємодій між окремими ділянками - конформація.

2. Вуглеводи їх функції

Вуглеводи (цукри) - органічні сполуки, до складу яких входять Карбон, Гідроген та Оксиген. Вміст у тваринних клітинах - близько 1-5%, у рослинних - 70-90%, що пов'язано з фотосинтезом. Вуглеводи є найпоширенішими (за масою) органічними сполуками клітин. Вуглеводи поділяють на три класи: моносахариди, олігосахариди та полісахариди.

Олігосахариди - полімерні вуглеводи, у яких залишки моносахаридів з'єднані глікозидним зв'язком. Серед них виділяють ди-, три- і тетрасахариди. Найбільше значення в живій природі мають *дисахариди*, які утворюються завдяки сполученню двох молекул моносахаридів. Наприклад, буряковий цукор - *сахароза*, молочний цукор - *лактоза*, солодовий цукор - *мальтоза*. Дисахариди, як і моносахариди, мають приємний солодкий смак, добре розчиняються у воді та кристалізуються.

Полісахариди - полімерні вуглеводи, які побудовані з багатьох залишків моносахаридів. Можуть утворювати лінійні (наприклад, целюлоза) та розгалужені (наприклад, глікоген) ланцюги. Полісахариди не кристалізуються, несолодкі на смак, серед них є нерозчинні у воді (целюлоза), деякі здатні утворювати гелі (пектини), а деякі є гідрофільними речовинами.

Утворюються полісахариди шляхом полімеризації з моносахаридів, які поєднуються глікозидними зв'язками. Розщеплюються з утворенням моносахаридів завдяки реакціям гідролізу.

Можуть утворюватися полімерні комплекси з білками- глікопротеїди, з ліпідами – гліколіпіди.

Залежно від функцій полісахариди поділяють на:

Структурні – (клітинні стінки целюлоза)

Резервні – відкладаються про запас і споживаються в процесі обміну,

Захисні для загоювання і захисту ран

Специфічні для тканинної сумісності.

3. Білки, їх властивості, структура

Білки - це високомолекулярні біополімерні органічні сполуки, мономерами яких є амінокислоти. Білки були виділені в окремий клас біологічних молекул у результаті робіт французького хіміка А. де Фуркруа. Вперше описав білки і запропонував назву *протеїни*, що в сучасному розумінні означає білок, голандський хімік Є. Я. Берцеліус. Перше виділення білка (у вигляді клейковини) з пшеничного борошна було здійснено Я. Беккарі.

Хімічний склад. Складаються білки з С, Н, О, N; у деяких білках є S, частин білків утворює комплекси з іншими молекулами, які містять P, Fe, Zn, Си. Білки є біополімерами з 20 різних мономерів — природніх *основних амінокислот*.

Фізико-хімічні властивості. Завдяки наявності вільних аміногруп і карбоксильних груп білки характеризуються всіма властивостями кислот і основ (*амфотерні властивості*). Дисоціація аміно- і карбоксильних білкових груп обумовлює електрофоретичну рухливість білків. При низьких значеннях рН білкового розчину) переважають позитивно заряджені аміногрупи, тому білки перебувають в катіонній формі. При високих значеннях рН переважають негативно заряджені СООН-групи білки будуть перебувати в аніонній формі. При деякому проміжному значенні рН аміногрупи і карбоксильні групи можуть взаємодіяти між собою, тоді сума зарядів дорівнює нулю, і білки залишаються нерухомими в електричному полі (*електричні властивості*).

Структура білків. Молекули білків є лінійними полімерами, що складаються з амінокислот. Крім послідовності амінокислот поліпептидного ланцюга (первинна структура), для функціонування білків у край важлива тривимірна структура (вторинна, третинна і четвертинна), яка утримується в результаті взаємодії структур нижчих рівнів і формується в процесі згортання білків.

Білки поділяють за властивостями (кислі, нейтральні, основні, гідрофільні, гідрофобні, амфіфільні), походженням (рослинні, тваринні,

бактеріальні, вірусні), структурою (глобулярні, фібрилярні, проміжні), функціями (структурні, захисні та ін.), будовою (прості й складні).

За структурою білки поділяють на:

Глобулярні білки - білки з третинною структурою, розчинні у воді, легко утворюють колоїдні суспензії (є ферментами, антитілами, гормонами, утримують воду в цитоплазмі).

Проміжні білки - це фібрилярні білки, але розчинні у воді (наприклад, фібриноген).

Фібрилярні - білки з вторинною структурою, утворюють волокна (фібрили), нерозчинні у воді, стійкі до впливів (виконують структурні функції, наприклад, колаген, міозин, фіброїн, кератин).

За хімічним складом

1. *Прості білки - протейни* (складаються з амінокислот).

Альбуміни - глобулярні гідрофільні білки з підвищеним вмістом лейцину; входять до складу цитоплазми клітин, рідин організму (наприклад, овальбумін, легумелін у рослин).

Глобуліни - глобулярні гідрофобні рослинні й тваринні білки; з них утворюються антитіла, вони здійснюють перенесення йонів у плазмі.

Гістони - глобулярні гідрофільні основні білки з підвищеним вмістом аргініну й лізину; беруть участь у забезпеченні організації ДНК у хромосомах.

Складні білки - протейди (складаються з білкової та небілкової частин),

Фосфопротейди - небілкова група містять H_3PO_4 (казеїн молока)

Глікопротейди - білкова частина поєднується з вуглеводом (слина).

Нуклеопротейди - білок з нуклеїновою кислотою (наприклад, рибосоми, хромосоми).

Хромопротейди - простетичною групою виступає пігмент (хлорофіл).

Ліпопротейди - білкова частина поєднується з ліпідами (транспортна форма ліпідів в крові).

Головна характеристика білків, що дозволяє їм виконувати різноманітний набір функцій - здатність специфічно та щільно зв'язуватися з

іншими молекулами. Ділянки білків, що відповідають за таке зв'язування, називаються *ділянками зв'язування*.

Функції білків у клітині різноманітніші, ніж функції інших макромолекул. Основними з них є:

1) **будівельна** - білки є будівельним матеріалом для багатьох структур (наприклад колаген є компонентом сполучних тканин, кісток, еластин - зв'язки);

2) **каталітична** - білки-ферменти прискорюють хімічні реакції (наприклад, трипсин каталізує гідроліз білків);

3) **рухова** - скоротливі білки забезпечують рухи, зміну форми структур організму

4) **транспортна** - білки можуть зв'язувати і транспортувати неорганічні та органічні сполуки (наприклад, гемоглобін переносить O_2 в крові хребетних):

5) **захисна** - білки здійснюють захист від ушкоджень, антигенів (наприклад антитіла зв'язують чужорідні білки);

6) **регуляторна** - білки регулюють активність обміну речовин (наприклад, гормон інсулін регулюють обмін глюкози)

7) **енергетична** - при розщепленні білків у клітинах вивільняється енергії ($1\text{г} = 17,2\text{ кДж}$);

8) **сигнальна** - є білки, які можуть змінювати свою структуру при дії на них певних чинників, і передавати сигнали, що при цьому виникають (наприклад зоровий пігмент);

9) **запасаюча** - білки можуть відкладатися про запас і слугувати джерелом важливих сполук (наприклад, яєчний альбумін як джерело води, казеїн білок молока);

10) **поживна** - є білки, які споживаються організмами (наприклад, казеїн -білок молока для живлення)

4. Ліпіди, їх особливості, та функції

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

Ліпіди - це неpolімерні, неполярні, гідрофобні сполуки, які утворюють *емульсії*, завдяки чому й відбувається їх надходження в організм гетерерофів. Розчиняються ліпіди в органічних розчинниках: ефірі, ацетоні.

Молекули ліпідів мають різну хімічну будову, але спільним у них є наявність у складі вищих жирних кислот (насичених та ненасичених) та одно-, дво-, і триатомних спиртів. Ліпіди здатні утворювати складні комплекси з білками, вуглеводами, фосфорною кислотою.

Справжні ліпіди - це складні ефіри жирних кислот і спирту, які утворюються в результаті *реакцій етерифікації* (*кислота* + спирт = складний ефір + вода) При поєднанні вищих жирних кислот і спиртів виникають *складноєфірні зв'язки*. *Властивості* залежать від хімічного складу, тобто наявності певних жирних кислот та спирт

Класифікувати ліпіди дуже важко через їх величезну хімічну різноманітність.

1. *Прості ліпіди* (є похідними вищих жирних кислот і спиртів).

1. *Воски* (складні ефіри жирних кислот і одноатомних довголанцюжкових спиртів). Вони використовуються в організмах рослин і тварин, здебільшого, як вода відштовхувальне покриття: утворюють захисний шар на кутикулі епідерми листків, плодів, насіння.

2. *Діольні ліпіди* (складні ефіри жирних кислот і двоатомних спиртів).

3. *Тригліцериди* (складні ефіри жирних кислот і триатомних спиртів). Їх поділяють на *тваринні жири* (насичені жирні кислоти і триатомні спирти) та *рослинні олії* (ненасичені жирні кислоти і триатомні спирти). Властивості жирів залежать від вмісту вищих жирних кислот:

а) якщо в складі переважають насичені жирні кислоти, то жири мають тверду консистенцію і високу температуру плавлення;

б) при переважанні в складі жирів ненасичених жирних кислот вони матимуть низьку температуру плавлення і рідку консистенцію.

Жири легші за воду, практично в ній не розчиняються, можуть утворювати стійкі емульсії.

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

1. *Ліпопротеїди* (ліпідна частина поєднана з білком) є транспортною формою ліпідів у крові та лімфі, з них будуються мембрани.

2. *Фосфоліпіди* (ліпідна частина і залишок фосфорної кислоти) входять до складу клітинних мембран.

3. *Гліколіпіди* (ліпідна частина і вуглеводи) є компонентами мембран хлоропластів.

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

1. *Стероїди* є важливим компонентом гормонів, вітаміну D.

2. *Терпени* об'єднують каротиноїди (фотосинтезуючі пігменти) та гібереліни (гормони рослин).

Функції ліпідів є:

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

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

3) *запасаюча* (у рослин відкладаються про запас олії, у тварин - жири, а також надлишок вуглеводів і білків може перетворюватися в жири та відкладатися про запас);

4) *теплоізоляційна* (завдяки низькій теплопровідності жири, запобігають втратам тепла);

5) *водоутворююча* (при окисненні 1 г жирів утворюється 1,1 г метаболічної води, яка дуже важлива для мешканців пустелі, тварин, які впадають у сплячку);

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

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

5. Вітаміни, їх різноманітність та значення

Вітаміни (лат. vitae - життя) - біологічно активні речовини різної хімічної природи, необхідні в невеликих кількостях для нормального обміну речовин і життєдіяльності живих організмів. Нині відомо понад 20 вітамінів. Наука про вітаміни називається *вітамінологією*. Відкрито вітаміни в 1880 році ученим М. І. Луніним.

Установлено, що для життя організму потрібні вітаміни

Доведено, що хвороба бері-бері обумовлена нестачею вітамінів

Синтезовано водорозчинний аналог вітаміну К - вікасол.

Тепер відомо, що до вітамінів належать не тільки аміни і що це різні за хімічною природою низькомолекулярні органічні сполуки: кислоти (вітамін С), вищі жирні кислоти (вітамін F), стерини (вітамін D), циклічні спирти (вітамін А). Основними їх властивостями є *висока біологічна активність, розчинність у жирах або воді, руйнування під час нагрівання, нетривалість існування*. Переважна більшість має рослинне походження (вітамін А), окремі вітаміни синтезуються в організмі тварин і людини (Вітамін D) та мікроорганізмами (вітамін В). Окремих вітамінів у рослин немає, у них містяться їх попередники - *провітаміни*, які перетворюються у вітаміни в організмі тварин (А). Добова потреба у вітамінах значною мірою залежить від віку, статі, маси тіла, стану організму; при захворюваннях потреба у вітамінах збільшується. Вітаміни є попередниками різних кофакторів в організмі: наприклад, такий важливий кофактор як тіамініпрофосфат, містить вітамін В₁, ФАД (флавінаденіндинуклеотид) - В₂, НАДФ (нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат) - В₃.

За фізичними властивостями вітаміни поділяють на 2 групи:

а) *жиророзчинні* - ретинол (А), кальцифероли (D), токофероли (E), аргінін, філохінон (K);

б) *водорозчинні* - тіамін (B₁), рибофлавін (B₂), пантотенова кислота (B₃), нікотинова кислота (B₅), піридоксин (B₆), біотин (B₇), інозитол (B₈), фолієва кислота (B₉), параамінобензойна кислота (B₁₀), холін (B), ціанокобаламін (B₁₂), аскорбінова кислота (C) та ін.

За фізіологічною дією вітаміни поділяють на кілька груп: а) вітаміни, що підвищують загальну реактивність організму (B, B₂, A, C); б) антигеморагічні (C, K) (речовини з кровоспинними властивостями); в) антианемічні (B₁₂, C); г) антиінфекційні (C, A).

Вітаміни є складовою кофакторів великої кількості складних ферментів, тому визначають майже усі процеси обміну речовин. Вони беруть участь у процесах фоторецепції (A), зсідання крові (K), всмоктування кальцію (D), підвищення імунної опірності (C). Таким чином, основною функцією вітамінів є регуляторна. Їх відсутність або нестача в продуктах харчування є причиною виникнення порушень:

Питання для самоконтролю

1. Які макромолекули Вам відомі та які їх особливості?
2. Що таке вуглеводи яка їх класифікація?
3. Що таке білки їх функції і структура?
4. Що таке ліпіди їх особливості та функції?
5. Які вітаміни Вам відомі?

Лекція 5

ВОДООБМІН РОСЛИН

1. Розподіл води в організмі, її форми і фізіологічна роль.
2. Загальна характеристика водообміну рослинного організму.
3. Коренева система як орган поглинання води.
4. Кореневий тиск, його прояви (плач, гутація). Залежність від внутрішніх і зовнішніх умов.

1. Розподіл води в організмі, її форми і фізіологічна роль

Серед хімічних сполук, що входять до складу живих організмів, у кількісному співвідношенні вода займає домінуюче положення її вміст у тканинах рослин доходить до 70-99 %. Володіючи унікальними властивостями, вода відіграє першорядну роль у всіх процесах життєдіяльності.

Виділяють наступні її **функції** на рівні цілісного рослинного організму:

1. Водне середовище поєднує всі частини організму, починаючи від молекул у клітинах і завершуючи тканинами й органами, у єдине ціле. В тілі рослини водна фаза являє собою безперервне середовище на всьому від вологи, що поглинається коренями з ґрунту, до поверхні поділу "рідина – газ" у листку, де вона випаровується.

2. Вода - універсальний розчинник для всіх полярних речовин. Такі речовини називають **гідрофільними**. Сполуки, що погано чи зовсім не розчиняються у воді, називають **гідрофобними**. Однак у водному середовищі їх молекули зливаються, набуваючи упорядкованої структури і певної форми.

3. Вода бере участь в упорядкуванні структур у клітині. Саме вона визначає конформацію білків, укладання фосфоліпідів у біологічних мембранах.

4. Вода - метаболіт і безпосередній компонент біохімічних процесів. Так, при фотосинтезі вода є донором електронів. При диханні, наприклад, у циклі Кребса, вода бере участь в окислювально-відновних процесах. Вода необхідна для гідролізу і багатьох реакцій біосинтезу.

5. Вода - головний компонент у транспортній системі вищих рослин: у судинах ксилеми й у ситоподібних трубках флоєми, при переміщенні речовин по симпласту й апопласту.

6. Вода - терморегулятор рослинного організму. Маючи високу теплоємність і низьку теплопровідність, вона захищає клітини від різких температурних коливань зовнішнього середовища, що сприяє протіканню

біохімічних процесів і знижує небезпеку їх порушення.

7. Вода - надійний амортизатор при механічних впливах на організм.

8. Завдяки явищам осмосу і тургору вода забезпечує пружний стан клітин, забезпечуючи певну форму не тільки їм, але й органам усєї рослини.

9. Вода є середовищем для життя багатьох, у тому числі і рослинних, організмів. Для спорових рослин вона є необхідним середовищем при статевому розмноженні.

10. Нестача води є чинником природного добору. Так, зміни морфології ксерофітів, спрямовані на ощадливу витрату води, часто здаються "чудом винахідливості" природи.

Фізичні властивості води

Щільність. Вода прийнята за еталон щільності й об'єму для інших речовин.

Температура кипіння і замерзання. Вода - гідрид кисню і за своєю молекулярною будовою подібна гідридам елементів VI групи періодичної системи Менделєєва, наприклад, гідриду сірки - H_2S , селену H_2Se і телуру - H_2Te .

У цьому ряді зі збільшенням відносної молекулярної маси точки кипіння і замерзання речовин підвищуються. Таким чином, вода повинна була б мати точку замерзання $-90\text{ }^{\circ}C$, а кипіння $-70\text{ }^{\circ}C$. Насправді ж параметри води зовсім інші: у звичайних умовах вода замерзає при $0\text{ }^{\circ}C$ и закипає при $100\text{ }^{\circ}C$. Таке рідкісне відхилення від установлених закономірностей пояснюється тим, що вода є асоційованою рідиною. **Величина взаємодії молекул води настільки велика, що для руйнування її структури потрібний інтенсивний тепловий імпульс.**

Теплота плавлення. Прихована теплота плавлення льоду складає $332,43\text{ Дж/г}$. Це найбільш високий показник серед усіх речовин, за винятком аміаку і водню, тобто і за цими властивостями вода виступає як унікальна субстанція.

Щоб випарувати воду, необхідна величезна кількість тепла -

2258,5 Дж/М, що потрібно для руйнування її міжмолекулярної структури. При зворотних переходах - перетворення пари у воду і води в лід - з кожного грама води виділяється еквівалентна кількість тепла. **Саме тому для захисту плодових рослин від весняних заморозків використовують дощові крапельки води, що, осідаючи на органах рослин, перетворюються в лід, передаючи їм тепло.**

Теплоємність. Величина теплоємності води (тобто кількість теплоти, необхідна для підвищення температури на 1 °С у 5-30 разів вища, ніж в інших речовин. Це надає воді чудову особливість: у порівнянні з іншими речовинами вона здатна **сприймати набагато більше тепла**, істотно не нагріваючись. Однак теплоємність води аномальна не тільки за величиною, незвичайна і її температурна зміна: в інтервалі від 0° до 37 °С вона падає і тільки після цього вже починає підвищуватися.

Поверхневий натяг, когезія і адгезія. Молекули, що знаходяться усередині маси води, зазнають притягання сусідніх молекул у всіх напрямках. Сила цього зчеплення (**когезія**) досягає 300-350 атм. Якщо ж молекула розташована на поверхні, то таке зчеплення можливе тільки в нижній півсфері навколо молекули. Таким некомпенсованим притяганням **створюється плівка поверхневого натягу**, сила зчеплення молекул у якому складає 0,72 мН/см (вище тільки у ртуті - 5 мН/см). Вода має також високу здатність **змочувати тверді тіла**, тобто прилипати до них при зіткненні. **Таке явище називають адгезією.** При вивченні його було встановлено, що всі численні речовини, що легко змочуються водою, мають у своєму складі молекули з атомами кисню. Цей варіант пояснює природу адгезії: енергетично неврівноважені молекули поверхневого шару води одержують можливість утворювати додаткові водневі зв'язки з "чужими" атомами кисню.

Адгезія і поверхневий натяг лежать в основі явища капілярності. Завдяки йому вода змочує землю, піднімаючись в ґрунті по тонких порах - капілярах на 10-12 м, і постачає кореням рослин розчини поживних солей. Таке ж спостерігається при підніманні води по судинах.

Стан води у клітині

Стан води у рослинній клітині характеризується рухомістю її молекул, числом та енергією водневих зв'язків. Вода у клітині існує за таких умов, які поки що неможливо вірно й повністю відтворити поза клітиною.

Пропонується зміну стану води у клітині розглядати на різних рівнях: **молекулярному, мембранному, клітинному та цілісної рослини.**

Рівень взаємодії молекул води з іонами. При цьому відбувається орієнтування диполів води в електричному полі іонів. Встановлено, що одні іони знижують рух води, інші, навпаки, його підсилюють.

Катіони взаємодіють з негативно зарядженими атомами кисню молекул води, тоді як аніони - з позитивними зарядами її диполя. Електростатичну взаємодію між іонами й молекулами води екранують локальні електричні поля, що утворюються іонами й дозволяють їм залишатися в розчині. **Воду, зв'язану іонами та низькомолекулярними сполуками, називають осмотично зв'язаною.**

Рівень макромолекул. На цьому рівні взаємодія води з високополімерними речовинами характеризується такими явищами: гідратацією іонізованих та полярних груп; стабілізацією структури води навколо неполярних груп (гідрофобна гідратація); іммобілізацією.

Гідратація іонізованих та полярних груп полягає в електростатичному притяганні молекул води. Між вказаними видами гідратації існують лише кількісні відміни. Ступінь гідратації залежить від кількості цих груп на поверхні макромолекул, характеру їх розташування й відповідності структури води. В основі полімолекулярної гідратації лежить кооперативний характер утворення водневих зв'язків.

Іммобілізація води - механічний захват води при конформаційних змінах макромолекул чи їх комплексів. При цьому вона опиняється поміщеною у замкненому просторі усередині макромолекули чи між макромолекулами. Частина такої води може брати участь у гідратації. Фізичні властивості останньої (більшої) частини майже не відрізняються від

властивостей вільної води. Отже, з фізичної точки зору ця частина іммобілізованої води **вважається водою з незмінними властивостями**, тобто вільною. Оскільки така вода замкнена в якомусь малому просторі, вона не може вийти з нього, а тому **не бере участі в загальному водообміні клітин**. Показано, що при висушуванні насіння ця вода зберігалася навіть після випаровування гідратної води крохмалю. **Вважається, що наявність іммобілізованої води зумовлює збереження життєздатності зародків насіння.**

Рівень мембран. При переході до складніших структур можливості взаємодії води з неводними компонентами розширюються. Мембрани містять 25-30 % води, причому вона зв'язана не лише з білками, а й з полярними частинами ліпідів. У формуванні мембран вода відіграє **структурутворюючу роль.**

Клітинний рівень. У рослинних клітинах та тканинах існує дві форми води зв'язана та вільна. Перша поділяється на **три види: зв'язану осмотично, зв'язану колоїдно та зв'язану капілярно.** Перша з них гідратує розчинені речовини - іони, молекули, а друга включає інтрамолекулярну воду, що знаходиться всередині колоїдної системи, та інтерміцелярну, що перебуває на поверхні колоїдів та між ними. Капілярно зв'язана вода міститься у клітинних стінках та судинах провідної системи.

Вільна вода характеризується достатньою рухомістю, проникність плазмалеми клітин для цієї води досить висока.

Вода у клітинах утримується за рахунок осмосу та набухання біоколоїдів. **Питома вага** внутрішньоклітинної води, що перебуває у зв'язаному стані, дуже мінлива й залежить від виду, місцеположення та органу рослин, загального вмісту води у рослинних тканинах. Об'єм води у клітинних стінках становить до 10 % об'єму. У ядрі міститься 20-30 %, в хлоропластах - 14-20, у мітохондріях - 5-7 % води протопласта.

Водообмін органел клітин має автономний характер. Так, хлоропласти також мають здатність набухати при зневодненні клітин листка.

Відомо, що мембрани у живих і мертвих клітинах суттєво різняться за проникністю для води. Мембрани живих клітин контролюють її потік, при їх пошкодженні ця функція порушується й проникність підвищується.

Існує тісний зв'язок між інтенсивністю і направленістю фізіологічних процесів та обводненістю рослинних тканин. Встановлена залежність активності дихальних ферментів, фотосинтезу, азотного та фосфорного обміну від вмісту та стану води. З обводненістю тканин пов'язана також стійкість рослин до несприятливих факторів навколишнього середовища: морозу, спеки, посухи, засоленості тощо.

Існує поняття про протоплазму **як цілісну систему**, структура якої визначається взаємодією води та білків, що в ній містяться. Ці протоплазматичні компоненти взаємопов'язані й взаємозумовлені. Отже, порушення одного з них викликає порушення усєї системи. Гідратна вода впливає на активність ферментів, стан мембран, а також їх структуру та функціональну стабільність. Але, незважаючи на важливу роль гідратної води для організму, кількість її невелика- 10-15 % водного запасу листка.

Рівень цілісної рослини. Вода в рослині існує у **трьох формах: конституційна**, тобто хімічно зв'язана; **гідратаційна, або резервна**, яка виповнює порожнини у вакуолях та інших клітинних компартментах; **інтерстиціальна**, що виконує транспортні функції в апопласті та провідних шляхах.

2. Характеристика водообміну рослинного організму

Поглинання води з зовнішнього середовища – обов'язкова умова існування рослинного організму. Щоб зрозуміти, як підтримується водний режим рослини, потрібно насамперед розібратися в таких фізичних процесах, як **осмос і дифузія.**

Дифузію можна визначити як рух молекул чи іонів з області з високої концентрації в область із нижчою концентрацією, - іншими словами, як рух по градієнту концентрації. **Вона зв'язана з хаотичним і спонтанним тепловим**

рухом окремих молекул чи іонів і може йти одночасно в різних напрямках.

Наявність у клітинах мембран з вибіркою проникністю, є **перешкодою для деяких речовин**, ускладнює процеси дифузії. Стосовно води, у цьому випадку, аналізують **про особливий вид дифузії - осмос**. **Осмос** - це однобічна дифузія молекул води через напівпроникну мембрану з ділянки з низькою концентрацією розчиненої речовини в ділянки з більшою концентрацією. Осмос обумовлений прагненням системи до термодинамічної рівноваги і вирівнювання концентрацій розчину з обох сторін мембрани. Таким чином, будь-яка осмотична система припускає наявність мембрани, проникної у першу чергу для молекул води (розчинника і двох розчинів різної концентрації, розділених цією мембраною). Розчин з більшою концентрацією стосовно розчину з меншою концентрацією є гіпертонічним, а розчин з меншою концентрацією стосовно розчину з більшою концентрацією розчиненої речовини - гіпотонічним. У цих умовах буде спостерігатися реальне переміщення молекул води через мембрану з гіпотонічного розчину в гіпертонічний шляхом осмосу. Це відбувається доти, доки не наступить рівновага, і розчини стануть ізотонічними (рівними за концентрацією).

Осмос характеризується осмотичним тиском (P) - це такий гідростатичний тиск, який потрібно прикласти до розчину з більшою концентрацією, щоб запобігти осмотичному надходженню в нього води. Чим вища концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск. Виміряти його як реальний тиск можна тільки у приладі, який називають **осмометром**.

У наш час фізіологи рослин для опису тенденцій молекул води до переміщення з однієї ділянки в іншу часто користуються поняттям **водяний потенціал**. Він виражає здатність води в даній системі виконати роботу, у порівнянні з тією ж роботою, яку за тих самих умов виконала б чиста вода. Здатність виконувати роботу у води знижується в міру збільшення концентрації розчину, тому що при гідратації іонів чи молекул ступінь свободи молекул води і їх активність зменшуються.

Це дозволяє оцінити не тільки переміщення води з однієї клітини в іншу,

але, наприклад, і з ґрунту в корінь, з листка в атмосферу чи з ґрунту в атмосферу. В результаті через рослини вода просувається по безупинному градієнту водяного потенціалу від ґрунту до атмосфери.

3. Коренева система як орган поглинання води

Морфологічні та анатомічні особливості будови кореня пов'язані з важливішою його функцією - вбирати з ґрунту воду та мінеральні речовини.

Найінтенсивніше вода поглинається коренем у **зоні корневих волосків**. Як було вже зазначено, сумарна всмоктувальна поверхня їх величезна. Але слід відзначити, що й епідермальні клітини, що не утворюють волосків, вбирають воду з такою ж швидкістю на одиницю поверхні, як і клітини, що утворюють волоски. Зрозуміло, що останні дуже динамічні, вони щільно прилягають до часток ґрунту, а тому й всмоктують основну масу води, що надходить у рослину.

У ділянці кореня вище зони корневих волосків, де клітини вже опробковуються, інтенсивність усмоктування води знижується. З початком вторинного росту кореня вбирання вологи ще більш уповільнюється.

Від поверхні кореня через клітини кори, ендодерму та перицикл вода надходить до судин ксилеми. Через клітини кори є два можливих шляхи транспортування води: **симпластний** через цитоплазму по плазмодесмах і **апопластний** через клітинні стінки згідно з законами осмосу.

Більш активне радіальне транспортування води у корені відбувається по апопласту, оскільки опір клітинних стінок для неї значно нижчий, ніж опір цитоплазми. На рівні ж ендодерми апопластне транспортування неможливе через непроникність поясків Каспарі. Отже, вода може потрапити в ендодерму лише через оболонку та цитоплазму проникних клітин.

Регулювання току води на рівні ендодерми відбувається внаслідок зміни швидкого апопластного транспортування на повільний симпластний, а також тому, що діаметр центрального циліндра, куди вона надходить через ендодерму, в 5-6 разів менший діаметра поверхні кори й сисної поверхні

кореня.

Обсяг кореневої системи і кількість води, поглинутої коренями

Кількість води, яку перепускає через себе рослина, дуже велика. Так, протягом вегетаційного періоду одна рослина кукурудзи чи соняшнику засвоює до 200 кг води. Однак у хімічних реакціях під час синтезу вуглеводів бере участь лише невелика її частка, яку засвоює рослина - до 0,2 % використовується на живлення, а 99,8 % проходить через рослину для підтримання тканин у тургорному стані та компенсації тієї води, що випаровується.

Таке інтенсивне витрачання потребує й не менш енергійного добування води рослиною. Для цього існує коренева система, об'єми якої набагато більші, ніж ми собі уявляємо, закладаючи на рештках тієї частини, яку одержуємо при викопуванні коренів із ґрунту. Відомо, що коренева система навіть у хлібних злаків не обмежується орним шаром, а проникає на глибину 1,5-2 м й широко розгалужується в усі боки.

У посухостійкої люцерни коріння проникає до 15 м у глибину. На одній рослині жита у фазі колосіння виявилось 143 корені першого порядку, 35 тис. - другого, 2,3 млн - третього та 11,5 млн коренів четвертого порядку. Загальна довжина усіх коренів 600 км, а загальна їх поверхня - близько 225 м². На цих коренях знаходилося до 15 млрд кореневих волосків загальною довжиною близько 10 тис. км та загальною площею 400 м². Надземна частина таких рослин мала загальну поверхню 4,5 м². Отже, загальна поверхня кореневої системи перевищує таку надземних органів у 130 разів. За одну добу загальна довжина коренів у жита приростає на 5 км, а кореневих волосків - на 80 км.

Завдяки такому співвідношенню розвитку кореневої системи та надземної частини рослина навіть при нестачі води у ґрунті забезпечується вологою у більш-менш оптимальному режимі.

4. Кореневий тиск, його прояви (плач, гутація). Залежність від внутрішніх і зовнішніх умов.

Органом водопоглинання є коренева система. Значна частина води поглинається всмоктувальними ділянками коренів, тобто в зоні розташування корневих волосків. Кореневі системи не тільки поглинають воду, але й активно нагнітають її в надземну частину рослин. Це виявляється у формі плачу і гутації рослин.

Вода з ґрунту надходить у судини ксилеми. Цей процес відбувається за рахунок **кореневого тиску**, який являє собою силу, що зумовлює направлений рух водного розчину в живих клітинах і виділення його у судини. Механізм підняття води по рослині внаслідок дії кореневого тиску називається **нижнім кінцевим рушієм**.

Дослідженнями встановлено, що кореневий тиск складається з двох компонентів: **осмотичного (пасивного) та неосмотичного (активного)**. Перший діє за рахунок різниці концентрації клітинного соку та розчину, що оточує клітину. Другий - енергозалежне явище. Активний тиск підвищується під впливом речовин, що стимулюють утворення АТФ (наприклад, аденіну), й знижується під дією динітрофенолу (ДНФ) – роз'єднувача окислення та фосфорилування. Одним з неосмотичних компонентів кореневого тиску вважаються актоміозиноподібні білки - актин, актоміозин, міозин. Вони беруть участь у мембранному перенесенні речовин у клітині при конформаційних перебудовах структурних компонентів мембран. Такі білки виявлено в коренях соняшнику, гарбуза, квасолі та інших рослин.

Наявність у рослин кореневого тиску, який зумовлює активне поглинання води коренями, добре **ілюструється явищами плачу рослин та гутації. Плач рослин** - виділення рідини із зрізаної поверхні стебла. Ця рідина називається **пасокою**. Спочатку виділення її вважали процесом, пов'язаним з пораненням рослин, і що спостерігається він лише у деяких рослин у певні пори року. Згодом встановили, що це явище спостерігається у всіх рослин й відбувається у будь-якій фазі вегетації, послаблюючись і навіть зникаючи у

кінці вегетаційного періоду. Це положення доведено дослідями, у результаті яких встановлено, що об'єм виділеної пасоки значно перевищує об'єм кореневої системи. Отже, пасока не може бути рідиною, що витікає внаслідок поранення тканин, а результат вбирання кореневою системою навколишнього розчину.

У різні фази вегетації і у різних видів рослин **інтенсивність плачу неоднакова**. Найактивніше у дерев цей процес відбувається навесні. Спостерігається й добова періодичність плачу. Мінімум виділень пасоки припадає на день, максимум - на ніч.

У цілому трав'янисті рослини виділяють пасоки менше, ніж деревні та чагарникові. Плач у різних рослин триває від кількох днів до 5-6 міс. Найінтенсивніше пасока виділяється у пальми (10 л за добу), берези (5), винограду лози (1). За період плачу у агави (5-6 міс.) виділяється до 1000 л пас.

Як уже відзначалося, плач спостерігається протягом усього періоду активної вегетації рослин. Але у різні фази вегетації цей процес відбувається з неоднаковою інтенсивністю, а пасока має різний хімічний склад. Плач рослин **поділяють на весняний та літній**. Перший відбувається до розпускання листя, другий - після. Весняний плач відрізняється від літнього більшою кількістю соку, що виділяється. Улітку при сильному випаровуванні пасока взагалі не виділяється, а, навпаки, спостерігається **від'ємний плач**: коли на зрізане стебло налити води, то вона всмоктується пеньком.

Пасока як розчин має певний хімічний склад. Весняний сік містить більше цукрів, головним чином глюкозу, фруктозу, деякі органічні кислоти, у більшості яблучну, а також невелику частину амінокислот, амідів. Крім того, у весняній пасоці є ряд ферментів - амілаза, каталаза, пероксидаза. Загальна кількість цукрів може бути досить високою: в пасоці берези - до 2 %, клена - 3,5, агави - до 9 %. Березовий сік беруть при весняному сокорусі - з квітня до середини травня. Одне дерево за цей період може виділити до 60 л пасоки. У літній пасоці органічних речовин значно менше, цукрів може зовсім не бути, але вона містить велику кількість органічних кислот, амінокислот,

мінеральних речовин.

Активна діяльність кореня проявляється у вигляді так званої гутації. Це явище можна спостерігати як у природних, так і в штучних умовах. В похмурий день восени або навесні, коли випаровування незначне, а надходження води достатнє, на проростках злаків і листках дорослих рослин утворюються краплинки води з розчиненими у ній солями. Явище гутації можна штучно відтворити у лабораторних умовах. Для цього проростки злаків добре поливають водою й накривають склянкою.

Активність плачу рослин та гутації, а отже і кількість виділеної пасоки, залежить від багатьох факторів. Насамперед кількість пасоки залежить від стану кореневої системи: відзначена висока ($r = 0,979$) додатня кореляція між масою коренів й кількістю пасоки. На виділення пасоки значно впливають вологість, аерація, температура ґрунту та концентрація ґрунтового розчину.

Установлено, що плач у рослин припиняється внаслідок висушування ґрунту, коли його водоутримуюча сила стане рівною силі кореневого тиску. Однак висока вологість ґрунту може виявляти від'ємний вплив на плач внаслідок погіршення аерації коренів.

Низька температура ґрунту гальмує швидкість вбирання води коренями, особливо теплолюбних рослин. Зниження швидкості всмоктування води коренями при зниженні температури ґрунту залежить від збільшення опору руху води через живі клітини кореня. Підвищення температури сприяє збільшенню вбирання води коренем, але лише до певної межі (до 20-25 °C), після чого відбувається негативний вплив. Така закономірність пояснюється зменшенням всмоктуючої поверхні внаслідок пошкодження одної частини коренів та швидкого старіння іншої.

Питання для самоконтролю

1. Який розподіл води в організмі, її форми і фізіологічна роль.
2. Яка загальна характеристика водообміну рослинного організму.
3. Які особливості кореневої системи як органу поглинання води?
4. Що таке кореневий тиск, його прояви (плач, гутація)?

ТРАНСPIРАЦIЯ

1. Біологічне значення транспірації.
2. Фізіологія руху продихів, види транспірації.
3. Залежність транспірації від зовнішніх і внутрішніх умов.
4. Показники транспірації і їх значення в рослинництві.

1. Біологічне значення транспірації

Здається, було б логічним при вивченні водообміну рослини зразу за рухом води по кореню розглядати її подальший шлях по судинній системі, а потім випаровування через листову поверхню, але без знань закономірностей транспірації важко зрозуміти механізми пересування води по ксилемі.

Крім нижнього кінцевого рушія водяної течії (кореневий тиск) існує і **верхній кінцевий рушій**. Дія останнього ґрунтується на випаровуванні води рослинами (транспірації) та силах зчеплення між її молекулами.

Отже, транспірація - важливий компонент верхнього кінцевого рушія і **являє собою фізіологічний процес випаровування води рослиною**. За рахунок високої сисної сили клітин листової паренхіми забезпечується пересування води уверх по рослині. Таким чином, сила верхнього кінцевого рушія буде тим більша, чим активніша транспірація. Він може працювати **при повному відключенні нижнього рушія**, причому для його роботи використовується не енергія, що вивільняється у процесі метаболізму, а енергія, що надходить із навколишнього середовища - **температура та рухи повітря**.

2. Фізіологія руху продихів, види транспірації

Механізми транспірації. Органом, що випаровує основну кількість води, яка надходить до рослини через кореневу систему, є **листок**. Вода із стебла проникає у листок через черешок чи листову піхву, а потім по жилках листка. Кількість провідних елементів у кожній жилці в міру їх галуження

поступово зменшується. Найдрібніші жилки складаються з поодиноких трахеїд. Система їх розподілу настільки ефективна, що рідко трапляється таке, щоб клітини листка були відокремлені від судин більше ніж двома іншими клітинами.

Зовні листок має одношаровий епідерміс, зовнішні стінки якого **вкриті кутикулою**. Епідерміс разом з кутикулою утворює ефективну **перепону на шляху руху води**. Крім того, поверхня епідермісу часто вкрита волосинками чи лусочками, що є адаптивними до посухи елементами, оскільки вони **розсіюють світло** й тим самим знижують втрати води рослиною за рахунок транспірації.

Процес транспірації має **три фази**:

1 - пересування води із листкових жилок у верхні шари стінок клітин мезофілу;

2 - випаровування води з клітинних стінок у міжклітинні простори та порожнини навколо продихів;

3 - наступна дифузія в навколишнє середовище, через продихи (продихова транспірація) або випаровування з клітинних стінок епідермісу в атмосферу (кутикулярна транспірація).

Продихова транспірація. Продиховий апарат рослин можна розглянути на прикладі кукурудзи. Кількість продихів на 1 см^2 епідермісу нижньої частини листка цієї культури становить 7684, а верхньої - 9300. Загальна листкова поверхня однієї рослини дорівнює у середньому близько 6000 см^2 . Отже, загальна кількість продихів на одну рослину досягає **приблизно 100000000**. Середня площа однієї продихової щілини до 90 мк^2 , а площа, яку вони займають, становить **76 % усієї площі листкової поверхні**.

У більшості рослин щілина продиху утворюється двома замикаючими клітинами **бобоподібної форми**, у яких внутрішні стінки значно потовщені, а зовнішні тонші (рис. 5.). У злаків замикаючі клітини **гантелеподібні**.

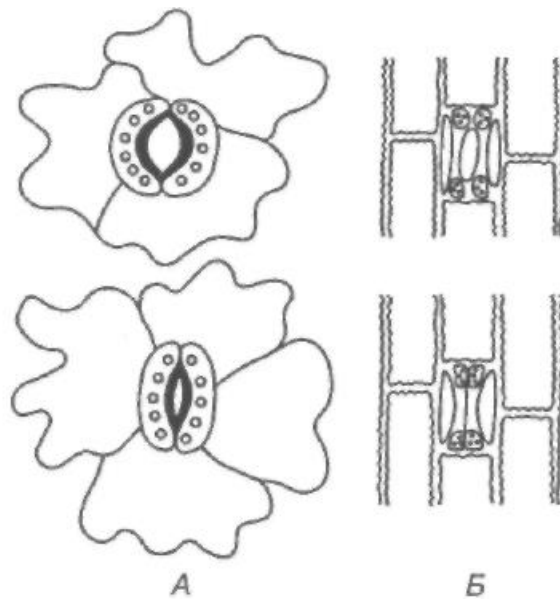


Рис. 5. Продихи у відкритому та закритому стані:

А – бобоподібні дводольних рослин; Б – гантелеподібні у злаків

Продихи можуть відкриватися й закриватися, що **регулюється кількома взаємодіючими механізмами.**

Перший механізм регулювання роботи продихів - **зміна тургору** замикаючих клітин - гідроактивне відкривання продихів. У міру того, як ці клітини осмотично вбирають воду, більш тонка й еластична зовнішня частина їх клітинної стінки сильно розтягується, а товстіша внутрішня частина, що утворює щілину, розтягується слабкіше, у результаті замикаючі клітини набувають напівкруглої форми й продих відкривається. При втраті води щілина продиху закривається.

Відомо, що на відміну від інших клітин епідермісу замикаючі **клітини продихів містять хлорофіл**. На світлі при доброму водопостачанні діє механізм фотоактивного відкривання продихів. Підсилення синтезу цукру на світлі замикаючими клітинами **збільшує їх сисну силу** й викликає вбирання води, що зумовлює відкриття продихів. У темноті цукор перетворюється у крохмаль, який осмотично малоактивний, отже, вбирання води не відбувається й продихи закриваються.

Добова періодичність продихової транспірації. Протягом доби

транспірація у рослин відбувається з різною інтенсивністю. В ясну, але не дуже суху погоду в більшості рослин продиhi відкриваються на світанку й продихові щілини досягають максимуму в ранковій годині. Відкривання продихів у цей період регулюється фотоактивним механізмом. Опівдні вони поступово звужуються й закриваються під час заходу сонця. У полуденній годині закривання продихів відбувається у результаті дії гідроактивного механізму регулювання.

У хмарну погоду продиhi звичайно відкриті, але не так широко, як в ясну. В суху ж вони відкриваються зранку і вже о 10-11-й годині закриваються.

Продиховий апарат у різних рослин працює неоднаково. У злаків продиhi закриваються увечері й протягом ночі не відкриваються. У таких рослин, як капуста, картопля, кормовий буряк, при достатній водозабезпеченості вони не закриваються ні вдень, ні вночі. У рослин, що мають продиhi з обох боків листка, на верхньому боці вони закриваються пізніше й на коротший строк, ніж на нижньому. Біля верхівки листка продиhi відкриваються раніше й закриваються пізніше, ніж біля його основи.

Позапродихова транспірація. Довгий час вважали, що основним і майже єдиним механізмом, що регулює транспірацію, є рух продихового апарату. Але встановлено, що в багатьох випадках зміни величини транспірації значно перевищують дифузійну здатність продихів. Наприклад, що при підвищенні інтенсивності транспірації в 5,5 разу дифузійна здатність зросла лише у 1,3 разу.

Продиhi соняшнику залишаються відкритими протягом усього дня і лише надвечір закриваються. Продиhi ж люцерни, навпаки, починають закриватися уже з 11-ї години. Але, незважаючи на таку різну поведінку продихового апарату, добовий хід транспірації обох рослин суттєво не відрізняється. Отже, крім продихової, існує ще позапродихова транспірація, прикладом якої є кутикулярна транспірація.

Кутикула - шар жирової речовини, що утворюється кутином, який виділяється клітинами епідермісу. Товщину кутикули пронизує мережа

гідрофільних капілярів, через які відбувається дифузія водяних парів.

Інтенсивність кутикулярної транспірації у різних видів рослин дуже коливається - від незначних величин до 50 % загальної транспірації. У молодих листків, що мають тонку кутикулу, кутикулярна транспірація становить близько половини усього випаровування води; у зрілого листя, яке має міцну кутикулу, така транспірація становить лише 1/10 загального випаровування. При старінні листків кутикула руйнується, що призводить до підвищення інтенсивності кутикулярної транспірації.

Кутикулярна транспірація регулюється в основному товщиною кутикули, але вона залежить також і від роботи продихового апарату.

Деяка кількість води випаровується також у результаті транспірації бруньок, гілок, стовбурів, а також репродуктивних органів. Транспірація відбувається не лише під час активної вегетації рослин, а й взимку. Внаслідок випаровування гілок дерев узимку часто виникає дефіцит води й рослини гинуть від зневоднення.

3. Залежність транспірації від зовнішніх і внутрішніх умов

Умови вирощування рослин дуже впливають на величину транспіраційного коефіцієнта.

Так, на ґрунтах, бідних мінеральними речовинами, рослини витрачають воду менш продуктивно. При цьому кількість води, необхідна для створення одиниці сухої речовини, може зростати в 2-3 рази. Отже, при забезпеченні рослин поживними речовинами вони продуктивніше витрачають воду.

Світло також може впливати на величину транспіраційного коефіцієнта. При прямому сонячному світлі на створення одиниці сухої маси рослиною витрачається менша кількість води, а при затіненні - набагато більше, що пояснюється слабкою інтенсивністю фотосинтезу.

4. Показники транспірації і їх значення в рослинництві

Параметри, що характеризують транспірацію. Однією з важливих характеристик випаровування є її **інтенсивність транспірації (ІТ)**, що показує кількість води, яка випаровується рослинами з одиниці листової поверхні в одиницю часу. Звичайно для більшості рослин вона в середньому за 1 годину складає 15-250 м³ на 1 м² вдень і 1-20 м³ на 1 м² у ночі.

Кількість синтезованої сухої речовини на 1 кг транспірованої води є параметром **продуктивності транспірації (ПТ)**. Великою, зворотною продуктивності транспірації, є транспіраційний коефіцієнт, що показує кількість води, витраченої на нагромадження одиниці сухої речовини в грамах, кілограмах чи тоннах.

Транспіраційний коефіцієнт коливається від 125 до 1000, а в середньому 300, тобто для нагромадження 1 тонни сухої речовини рослини повинні транспірувати 300 т води. Приблизні транспіраційні коефіцієнти показані в таблиці 1.

Величини транспіраційних коефіцієнтів різних культурних рослин

Озима пшениця	Озимий ячмінь	Яриця	Овес	Кукурудза	Просо	Сорго	Рис
400-500	340-200	400	470	200-250	200-250	200	500-800
Гречка	Цукровий буряк	Картопля	Конюшина	Соняшник	Бавовник	Льон	Тютюн
500-600	350-100	400-550	400-600	470-570	500-600	400^130	500-600

Питання для самоконтролю

1. Що таке біологічне значення транспірації?
2. Яка фізіологія руху продохів. За продохова транспірація.
3. Яка залежність транспірації від зовнішніх і внутрішніх умов.
4. Які показники транспірації і їх значення в рослинництві.

ФОТОСИНТЕЗ ЯК ОСНОВА БІОЕНЕРГЕТИКИ

1. Листок як орган фотосинтезу. Хлоропласти.
2. Пігменти фотосинтезуючих систем.
3. Хлорофіл його фізико-хімічні і оптичні властивості.
4. Характеристика світлових і темнових реакцій.

1. Листок як орган фотосинтезу. Хлоропласти

Фотосинтез (від грец. Photos – світло, synthesis – сполучення) – процес утворення зеленими рослинами, синьо-зеленими водоростями та деякими бактеріями органічних речовин з CO_2 і H_2O за допомогою енергії світла. Для фотосинтезуючих організмів характерна наявність хлорофілу або хлорофілоподібних пігментів, які поглинають світлову енергію Сонця і перетворюють її в хімічну енергію. Процес фотосинтезу – основний шлях надходження енергії Сонця в нашу біосферу, основа самого існування життя на Землі. Щорічно при фотосинтезі нагромаджується $5 \cdot 10^{17}$ ккал енергії, набагато більше, ніж використовує людство - $1 \cdot 10^{17}$ ккал.

Видатний фізіолог рослин К.А. Тімірязєв писав, що зелений листок, або вірніше – зелене зерно хлорофілу, є тим фокусом, точкою в світовому просторі, в яку з одного кінця притікає енергія Сонця, а з другого беруть початок усі прояви життя на Землі.

Вважають, що в глобальному масштабі у процесі фотосинтезу засвоюється $75 \cdot 10^{12}$ кг вуглецю, що відповідає щорічному утворенню $5 \cdot 10^{10}$ т органічної речовини, головним чином вуглеводів.

Не менш значним є вивільнення кисню, необхідного для життя усіх аеробних організмів: щорічно, продукується кисню приблизно 10^{11} т. Якщо врахувати гігантське переміщення енергії, вуглецю, органічної речовини та кисню, стає зрозумілим космічне значення фотосинтезу.

Рослини для утворення біомаси використовують приблизно 0,4–0,5 % сонячної енергії, придатної для фотосинтезу. Існує багато можливостей

підвищення засвоєння сонячної енергії як засобу зростання продуктивності сільськогосподарських культур, що надає важливого значення вивченню фотосинтезу.

Фотосинтез відбувається в зелених органах рослин і насамперед у листку. За особливостями будови листок найбільш пристосований до фотосинтезу. Зверху і знизу він вкритий епідермісом, який має кутикулу. А вуглекислота, яка засвоюється в процесі фотосинтезу, надходить в листок через продиhi.

До верхнього боку листка прилягають клітини головної фотосинтезуючої тканини - палисадної паренхіми. Ці клітини щільно змикаються одна з одною і багаті на хлоропласти. До нижнього епідермісу прилягає пухка губчаста паренхіма з великими міжклітинниками. Клітини губчастої паренхіми містять менше хлоропластів, ніж палисадної. Міжклітинники заповнені повітрям і разом з продиhами та іншими вивідними отворами у покривних тканинах становлять особливі системи провітрювання, що має велике значення для газообміну листків і рослин.

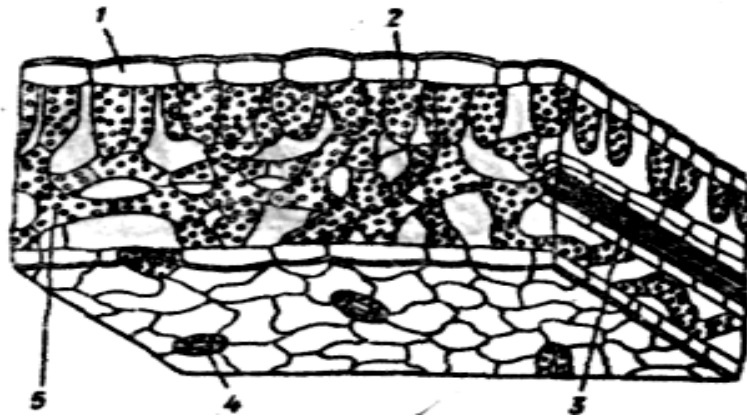


Рис. 6. Поперечний розріз листка

1 – епідерміс, 2 – стовпчаста паренхіма, 3 – жилка, 4 – продиh, 5 – губчаста паренхіма

Листок має розгалужену мережу судинно-волокнистих пучків. По ксилемі до нього надходять вода і мінеральні солі, по флоемі відтікають продукти фотосинтезу (головним чином сахароза). При переповненні клітин

листка асимілятами інтенсивність фотосинтезу зменшується.

Листки розташовуються на рослині так, щоб мінімально перекривати один, одного, тобто утворюють листову мозаїку.

У еукаріотів фотосинтез відбувається в особливих органоїдах листка – **хлоропластах**. Останні мають звичайно форму дисків завдовжки 3-10 мкм (у середньому 5 мкм) і діаметром 2-3 мкм (рис. 7). Кожний хлоропласт відокремлений від цитоплазми подвійною мембраною. У середині хлоропластів міститься система внутрішніх фотосинтетичних мембран, занурених у багатоконпонентну основну речовину - **строму**. В фотосинтетичних мембранах відбуваються світлові реакції фотосинтезу, в стромі - темнові.

Фотосинтетичні мембрани (ламелярна система) утворені складками внутрішньої мембрани і складаються з невеликих плоских ліпідно-білкових мішечків, заповнених рідиною, які називаються **тилакоїдами**. Останні, розташовуючись один над другим, утворюють **грані**, які з'єднані між собою одиночними тилакоїдами, або одношаровими мембранами - **ламелами стромі**. **Грана** розвинутого хлоропласта складається з 10–30 тилакоїдів, а число гран у хлоропласті коливається від 100 до 150. У хлоропластах деяких фотосинтезуючих клітин або зовсім відсутні грані, або вони мають дуже малі розміри. Поверхня фотосинтетичних мембран тилакоїдів гран і стромі у 10 разів більша, ніж у хлоропластів.

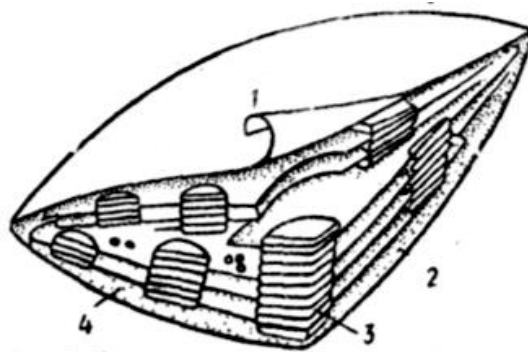


Рис. 7. Модель внутрішньої будови хлоропласта:

1 – подвійна ліпопротеїдна мембрана; 2 – тилакоїди стромі; 3 – тилакоїди гран; 5 - строма

Хімічний склад хлоропластів вивчений досить добре. Мембрани тилакоїдів – подвійні шари, які складаються з однакової кількості білків і ліпідів. До **ліпідної фракції** входять галактоліпіди, фосфо-ліпіди, пігменти, АТФ, вітаміни Е та К, пластохінон, ферредоксин, цитохроми, метали Mg, Fe, Cu, Zn та ін. Білки не утворюють суцільний шар, а знаходяться у вигляді глобул або пронизують ліпідний шар мембрани у певних місцях. Хлоропласти містять досить багато нуклеїнових кислот: у рибосомах хлоропластів міститься 20-30 % загальної РНК клітини. ДНК незв'язана з гістонами, існує у формі кільця та забезпечує хлоропластам напівавтономність. Мембрани тилакоїдів – носії пігментів і усіх тих комплексів, які беруть участь у світлових реакціях фотосинтезу. Структура мембран асиметрична і динамічна: в ліпідний матрикс занурено багато білкових часток, що перемішуються, наприклад, при транспортуванні електронів. Особливості будови мембран тилакоїдів забезпечують просторову ізоляцію окремих етапів фотосинтезу.

Строма - безколірна розчинна фаза хлоропластів, або багатокomпонентний біоколоїд, який містить білки, різноманітні ферменти, у тому числі усі ферменти циклу Кальвіна, усі види РНК, а також цукри, органічні кислоти та інші хімічні сполуки. У стромі відбувається незалежний від ядра синтез білка.

Зовнішня мембрана - оболонка хлоропластів теж складається з суміші білків і ліпідів, серед яких переважають фосфоліпіди. У цій мембрані немає хлорофілів, але є каротиноїди, які відіграють роль світлофільтрів: поглинають синє світло і захищають хлорофіл тилакоїдів від фотоокислення.

У хлоропластах відбувається не тільки фотосинтез. Вони беруть участь у синтезі амінокислот, жирних кислот, у них тимчасово зберігається крохмаль. Хлоропласти є місцем утворення або нагромадження гормонів - гіберелінів, абсцизової кислоти, деяких поліфенолів.

Зміна тонкої будови хлоропластів відбувається в посуху, при високих та низьких температурах, зміні умов освітлення. Відсутність окремих макро- та мікроелементів призводить до деструкції пластид. У клітині хлоропласти

постійно переміщуються, орієнтуючись щодо світла (**явище фототаксису**).

2. Пігменти фотосинтезуючих систем

Усі пігменти рослин поділяються на чотири групи: **хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни та флавоноїдні пігменти**. З перелічених пігментів у вищих рослин у фотосинтезі беруть участь хлорофіли та каротиноїди, у синьозелених і червоних водоростей - фікобіліни. Усі фотосинтетичні пігменти входять до складу фотосинтетичних пігментних систем у вигляді хромопротеїнів, тобто пігментобілкових комплексів.

Хлорофіли – основні фотосинтезуючі пігменти.

Каротиноїди - найбільш поширені природні пігменти жовті, оранжеві, червоні. Вони містяться у всіх представників рослинного світу як у фотосинтезуючих, так і нефотосинтезуючих. Каротиноїди та їх похідні мають велике значення для тварин: вони є основою зорових пігментів. Від них залежить забарвлення багатьох птахів, риб, комах.

В основу структури каротиноїдів входять довгі поліізопренові ланцюги (тетратерпени) або їх похідні. Основна структура може бути модифікована: на одному або на обох кінцях молекули можуть перебувати шестичленні кільця β -іону. **Каротиноїди поділяють на каротини і ксантофіли.**

Каротини - безкисневі вуглеводні: каротин, лікопін, їх хімічна формула $C_{40}H_{56}$. Вони містяться в усіх зелених частинах рослин, а також в коренеплодах моркви, брукви та в плодах абрикоса, персика, шипшини. Усі хребетні тварини здатні розщеплювати в процесі травлення β -каротин з утворенням двох молекул вітаміну А. При окисненні вітаміну А утворюється ретиналь - пігмент, який бере участь у зоровому акті.

Ксантофіли - окислені вуглеводні **лютеїн** - постійний супутник і похідне α -каротину, **криптоксантин**, який міститься в жовтих зернах кукурудзи, у шкірочці мандаринів, зародках пшениці, **зеаксантин** - теж пігмент жовтих зерен кукурудзи, **фукоксантин** - пігмент бурих водоростей. У пластидах вищих рослин поширений також **віолаксантин**, який містить на два

атоми кисню більше, ніж зеаксантин.

Усі автотрофні рослини можуть синтезувати жовті пігменти у темряві. Під впливом світла інтенсивність їх синтезу набагато зростає.

Каротиноїди поглинають світло у синьо-фіолетовій частині спектра (від 400 до 500 нм) і передають енергію на хлорофіл, тобто у процесі фотосинтезу їх роль допоміжна. Вони захищають хлорофіл, клітини і тканини від шкідливого впливу надлишку світла, окислення киснем, який виділяється при фотосинтезі, беруть участь в окисно-відновних реакціях, а також відіграють важливу роль у генеративних процесах рослин. Каротиноїди пов'язані з білками і ліпідами у фотосинтетичній мембрані.

Фікобіліни характерні для червоних і синьозелених водоростей. У клітинах існують у вигляді фікобіліпротеїнів, які складаються з двох різних білкових субодиниць. Кожна субодиниця може нести від однієї до чотирьох молекул фікобіліну. Залежно від кольору фікобіліни поділяють на **червоні - фікоеритрини і сині - фікоціаніни**. Фікобіліни поглинають енергію у зеленій і жовтій частинах спектра (500-650 нм) і передають її хлорофілу (тобто вони є допоміжними пігментами). Таке збагачення хлорофілу додатковою енергією має велике значення для водоростей, оскільки на глибину водойми проникає світло, збіднене на червоні промені.

Завдяки допоміжним пігментам (каротиноїдам або фікобілінам) рослини повніше використовують ту частину спектра, яку не поглинає хлорофіл.

Флаваноїдні пігменти синтезуються майже виключно рослинами. Усі вони не входять у структуру хлоропластів і є водорозчинними фенольними глікозидами їх загальна структурна основа - трициклічна молекула флавона або флавану (так званий аглікон). За ступенем окислення їх поділяють на **антоціани, флавони та флаваноли**. Головна функція флаваноїдів - пігментація тканин, в яких вони синтезуються і нагромаджуються.

Антоціани - пігменти вакуолі зумовлюють оранжеве, червоне, синє забарвлення майже усіх червоно-синіх квіток. Більшість «чорних» плодів (ожина, чорний виноград) насправді забарвлені у глибокий червоний колір

через наявність антоціанів у надмірній кількості. У антоціанів забарвлений аглікон-антоціанідин пов'язаний глікозидним зв'язком із залишком глюкози, галактози або рамнози. У плодах вишні, сливи ціанідин перебуває у вільному стані. Антоціани є також в клітинній стінці і в клітинному соку. Антоціанове забарвлення змінюється залежно від температури, освітлення, кореневого живлення, кислотності клітинного соку. Забарвлення квіток може залежати від того, в комплекс з яким металом вступив антоціан: в комплексі з К виникає пурпурний колір, з Са і Mg - синій.

Антоціани поглинають промені, які мало поглинаються хлорофілом, їх найвищий вміст спостерігається навесні та восени, тобто в холодні періоди вегетації. Поглинена ними енергія перетворюється на тепло, що підвищує температуру листків. Рослини, більш багаті на антоціани, стійкіші до несприятливих факторів, це пов'язано з тим, що антоціани активують ферменти класу оксидаз. Антоціани використовують і як харчові барвники.

Флаволи також зосереджені переважно у вакуолях епідермальних клітин. На флаволи багаті тропічні й альпійські рослини, у яких вони захищають хлорофіл і цитоплазму від ультрафіолетових променів, поглинаючи їх.

Флаваноли за хімічним складом близькі до флавонів. Найпоширеніший з них - кверцетин знайдено у листках винограду, хмелю, чаю, груші, сливи. Флаволи і флаваноли поглинають ультрафіолетове світло. У комплексі з антоціанами вони поглинають світло інтенсивніше і при більших довжинах хвиль, що робить забарвлення квіток яскравішим. Припускають, що поглинена ними променева енергія використовується у метаболічних процесах адаптивного характеру. Разом з іншими рослинними фенолами флавоноїди можливо беруть участь у формуванні стійкості рослин до хвороб або інфекцій. Більшість пігментів цієї групи токсичні для паразитичних організмів.

3. Хлорофіл як основний пігмент фотосинтезу. Фізико-хімічні і оптичні властивості

Як було відзначено найголовнішу роль у фотосинтезі відіграють **хлорофіли**. Це одна з найскладніших сполук, над вивченням якої працювали і працюють видатні вчені багатьох країн світу. Хоча хлорофіл як речовина був відкритий ще у 1817 р., хімічний склад його детально вивчили лише у 1913 р.

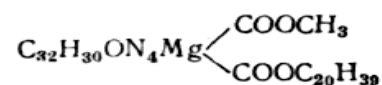
Група хлорофілів включає понад 10 пігментів, які різняться деякими структурними особливостями. Найбільш поширені чотири типи хлорофілів: **a, b, c, d**.

Хлорофіл а ($C_{56}H_{72}O_5N_4Mg$) - синьо-зелений з молекулярною масою 893 міститься в усіх фото-синтезуючих організмах, за винятком фотосинтезуючих бактерій.

Зелено-жовтий хлорофіл b ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$) з молекулярною масою 907 становить близько 1/3 загального вмісту хлорофілу у вищих рослин і зелених водоростей, але відсутній у всіх інших водоростей і бактерій.

Бурі й деякі одноклітинні водорості містять **хлорофіл c**, а деякі червоні - **хлорофіл d**, фотосинтезуючі бактерії - **бактеріохлорофіл** ($C_{55}H_{74}O_6N_4Mg$) з молекулярною масою 911. Загальний вміст хлорофілу у рослин становить 0,6-1,2 % сухої речовини.

За хімічною природою хлорофіл - складний ефір хлорофілінової кислоти з двома спиртами (метанолом і фітолом):



Спирт фітол - похідний ненасиченого вуглеводню ізопрену, так само як каротиноїди, каучук. Молекула хлорофілу схожа на пуголовка: у неї плоска квадратна голова (тетрапірольний макроцикл) і довжелезний хвіст (спирт фітол). Така структура сприяє певному розташуванню хлорофілу в мембрані тилакоїду - фітольний хвіст гідрофобний, легко заглиблюється у ліпиди і утримує молекулу в мембрані, а порфіринова голова гідрофільна, тому звичайно лежить на поверхні мембрани і обернена до водного середовища

строми. Для кращого поглинання світла площина голови розташована паралельно площині мембрани.

Mg у хлорофілі зумовлює зелений колір пігменту. Він зв'язаний з чотирма атомами азоту двома координаційними і двома електровалентними зв'язками. Mg впливає на електронну систему, але прямої участі в переносі електронів не бере. Через Mg здійснюється зв'язок між молекулами хлорофілу в агрегованих комплексах. У присутності кислот іон магнію заміщається на протони (H^+) і утворюється **феофетин** буро-зеленого кольору.

Хлорофіли - складні ефіри, які не розчиняються у воді, але з рослинних тканин легко екстрагуються полярними органічними розчинниками, наприклад ацетоном або спиртом. Хлорофіли нестабільні й легко руйнуються при дії світла, O_2 , тепла, лугів і кислот.

Кількість хлорофілу в рослині змінюється у процесі вегетації, поступово зростаючи до фази цвітіння, а від цвітіння до кінця вегетації - зменшуючись. **Синтез хлорофілу** здійснюється у спеціальних структурних локусах мембрани тилакоїдів з ацетату і амінокислоти гліцину. Утворення і розпад хлорофілу в живій клітині пов'язані з комплексом обмінних реакцій та залежать від навколишнього середовища.

Рослини, вирощені в темряві (етиоляти), завжди блідо-жовті або зовсім білі через відсутність хлорофілу. **Етиоляція** у проростків, які виносять листя до світла, це нормальне явище. На пізніших фазах росту рослин етиоляція викликає морфологічні зміни у будові стебла і листків і є однією з причин їх вилягання в загущених посівах. У зелених рослинах внаслідок захворювань або недостатнього мінерального живлення відбувається руйнування хлорофілу - **хлороз**. Він викликається відсутністю у поживному середовищі азоту, калію, сірки, марганцю, міді. Особливе значення має забезпечення рослин залізом, оскільки воно бере участь в окислювальних процесах при синтезі хлорофілу і його попередників.

Хлорофіли - сполуки, які вибірково поглинають світло у видимій частині сонячного спектра (**рис. 8**). Максимуми його поглинання знаходяться

у синьо-фіолетовій і червоній частині спектра. В розчині хлорофілу положення максимумів поглинання залежить від розчинника, а в листку - від взаємодії молекул хлорофілу між собою, з іншими пігментами листка, з білками, ліпідами. У етиловому спирті максимуми поглинання хлорофілів групи *a* в червоній частині спектра перебувають у межах 660-663 нм, у синій – 428-430, хлорофілу *b* - відповідно 642-644 та 452-455 нм. У мембранах тилакоїдів існує кілька його форм, які різняться між собою по положенню максимуму поглинання у червоній частині спектра. Хлорофіли слабо поглинають оранжеві й жовті промені, зовсім не поглинають в зеленій та інфрачервоній частині спектра.

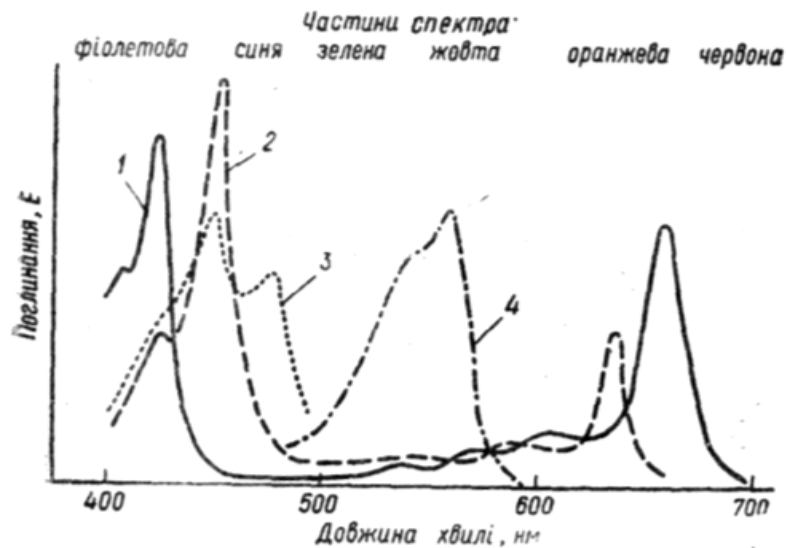


Рис. 8. Спектри поглинання фотосинтетичних пігментів:

1 – хлорофіл а, 2 -хлорофіл – b, 3 – каротин, 4 – фікоеритрин

Якщо опромінити ізольовані молекули хлорофілів (розчини хлорофілів), то можна побачити явище **флуоресценції**, тобто більшу частину поглиненої енергії випромінюють у вигляді світла. Лише хлорофіл в комплексі з певними білками, що знаходяться у мембранах тилакоїдів, здатний перетворювати енергію світла в хімічну енергію.

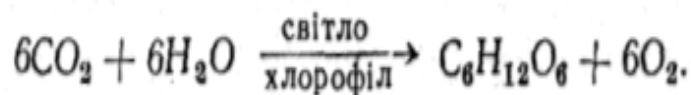
4. Характеристика світлових і темнових реакцій фотосинтезу

АДФ – аденозин-ди-фосфат, **АТФ** – аденозин-три-фосфат – пов'язані енергетичні процеси.

НАД – нікотин-амід-аденін-ди-нуклеотид, **НАДФ** – нікотин-амід-аденін-ди-нуклеотид-фосфат – коферменти, участь в окислювально-відновних реакціях.

Всі вони відносяться до групи фосфорних ефірів – нуклеотидів – утворюються після приєднання до нуклеозиду фосфорної кислоти. Сильні кислоти, оскільки залишок фосфорної кислоти легко дисоціює.

Загальне рівняння фотосинтезу:



Гексоза (моно-)

Згідно з цим рівнянням, від світла залежить як утворення органічних речовин при фотосинтезі, так і виділення кисню. Вивчаючи вплив світла і температури на швидкість фотосинтезу було встановлено, що при фотосинтезі є група реакцій, яка **залежить від світла і не залежать від температури**. Є також друга група реакцій, яка **залежить від температури, а не від світла**. Тобто, що фотосинтез відбувається у дві стадії, але лише для однієї стадії необхідне світло. **Першу світлозалежну стадію назвали світловою фазою фотосинтезу**. Залежні від температури ферментативні реакції фотосинтезу назвали **темновими**, хоча вони відбуваються також і на світлі.

Встановлено, що стромі хлоропластів можливе відновлення CO_2 до вуглеводів у темряві, якщо в середовищі присутні АТФ і НАДФ- H_2 - кінцеві продукти світлової фази фотосинтезу. Отже, світлові й темнові реакції поділені в часі: спочатку відбуваються світлові реакції, а потім їх продукти - АТФ і НАДФ- H_2 використовуються в світлoneзалежних біохімічних реакціях перетворення CO_2 у вуглеводи.

Світлові й темнові реакції поділені також і в просторі: перші відбуваються у мембранах хлоропластів, а другі - у стромі хлоропластів.

Світлові реакції фотосинтезу. Рослини поглинають енергію, яка надходить від Сонця у вигляді світла, і перетворюють її в енергію хімічних зв'язків органічних сполук. Джерелом енергії Сонця є термоядерні реакції, що відбуваються в його надрах.

Поглинання світла пігментами визначається розташуванням електронів у молекулі даного пігменту. В молекулі хлорофілу, як і у інших органічних молекул з переважанням подвійних зв'язків, за поглинання світла відповідні π -електрони, які рухаються по зовнішній орбіті порфіринового кільця.

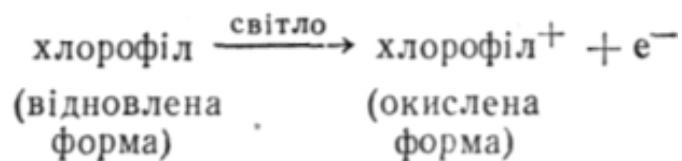
Для електрона у збудженому стані можливі три види поведінки:

1. Електрон повертається в основний стан, а раніше поглинена променева енергія виділяється у вигляді **світла (флуоресценції)**. У хлорофіла флуоресценція завжди червона.

2. Електрон повертається в основний стан, а енергія **виділяється у вигляді тепла**.

3. Найважливіший для фотохімічних процесів, електрон змінює свій напрямок обертання, втрачаючи при цьому частину енергії, та **переходить у більш тривало живучий збуджений стан**, а його енергія використовується у первинних процесах фотосинтезу.

Під дією світла збуджені пігменти стають донорами електронів, втрачають електрони, а на тому місці в молекулах, де був втрачений електрон, залишається названий **"отвір"** з додатнім зарядом. Втрачений електрон приймає інша молекула, так званий **акцептор електрона**. **Хлорофіл**, віддаючи електрон, окислюється, акцептор електрона відновлюється, тобто в цілому це **окисно-відновний процес**:



Фотосистеми - фотосинтетичні пігменти і пов'язані з ними молекули зібрані в тилакоїдах хлоропластів у функціональні одиниці. Іноді їх називають

також фотосинтетичними одиницями.

Уявлення про фотосистеми сформувалось при вивченні впливу світла на квантовий вихід фотосинтезу. **Квантовий вихід** - кількість зв'язаного CO_2 або виділеного O_2 на квант поглинутої енергії.

Більшість сучасних експериментальних даних свідчить про те, що фотосинтетичні пігменти організовані у дві пігментні фотосистеми I та II (ФС I та ФС II). Доведено також, що для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб рослини одночасно поглинали промені з різною довжиною хвилі, які б збуджували обидві пігментні системи і забезпечували фотохімічні реакції, що у них відбуваються.

Хоча усі пігменти фотосистеми поглинають фотони, але лише молекула хлорофілу даної фотосистеми здатна енергію світла використовувати у фотохімічних реакціях - **реакційний центр** (РЦ I та РЦ II) фотосистеми. Інші пігменти називаються **антенами, або допоміжними**. Подібно до антен вони ловлять світло і передають його енергію на молекулу головного пігмента у реакційний центр. Таким чином, фотосистеми - комплекс реакційного центру та пігментів-антен, які сенсibiliзують світлову енергію і перетворюють її в хімічну.

Фотосистема I складається з блоків, кожний з них містить одну молекулу головного пігменту у складі реакційного центра. В ФС I головний пігмент - специфічна молекула хлорофілу а, яка має оптимум поглинання при 700 нм і позначається Р700 (пігмент).

Вивчення супрамолекулярного комплексу ФС II показало, що до нього входить приблизно 600 молекул пігментів. Реакційний центр цієї фотосистеми - комплекс білків з молекулою хлорофілу а з максимумом поглинання при 680 нм, тобто Р680. Електронтранспортний ланцюг ФС II включає **феофетин** - безмагнієвий аналог хлорофілу. Феофетин є первинним акцептором електронів від Р680.

Апарат фотосинтезу працює ефективно лише тоді, коли інтенсивність потоку електронів майже не змінюється, незважаючи на зміну умов

освітлення. У процесі еволюції у різних рослин з'явилися додаткові світлозбиральні системи з таких додаткових пігментів, як каротиноїди, фікобіліни. Вони об'єднуються в пігментбілкові **світлозбиральні комплекси (СЗК)**. Ці комплекси можуть зміщуватися в мембрані тилакоїдів, адаптуючись до освітлення, і забезпечують електронами ФС I або ФС II. **Особливо велика роль належить СЗК при низькій інтенсивності світла.**

Компоненти окислювально-відновних систем хлоропластів. Багато органічних сполук, які беруть участь у фотосинтезі, здатні віддавати або приймати електрони, тобто брати участь в окислювально-відновних процесах. У деяких окислювально-відновних реакціях перенесення електронів здійснюється шляхом передачі **атомів водню**.

Донор електронів (відновлювач) і **акцептор електронів** (окислювач) утворюють **окислювально-відновні пари**. Здатність відновлювача віддавати електрони окислювачу характеризують величиною **окислювально-відновного потенціалу** (E_0).

У процесі фотосинтезу електрони переносяться від води ($E_0 = 0,82 \text{ В}$) на рівень з достатньо від'ємним потенціалом, щоб вони могли відновити НАДФ⁺ ($E_0 = -0,32 \text{ В}$). Таке перенесення електронів потребує значної затрати енергії, і цю енергію дає сонячне світло. Однак енергії одного фотона видимого світла (у межах довжини хвиль 400-700 нм) недостатньо. Тому підняття електрона від води до НАДФ⁺ відбувається при участі двох фотосистем.

При фотосинтезі електрони від пігментів передаються в **електрон-транспортні ланцюги** (окислювально-відновні системи). Найбільш вивчені компоненти цих систем - пластоціаніни, пластохінони, цитохроми, ферредоксини.

Пластоціанін (ПЦ) - це білок, в кожній молекулі якого є два атоми міді. Окислений пластоціанін має синій колір. $E_0 +0,37 \text{ В}$.

Пластохінони є похідними бензохінону. До бензохінону у них приєднаний поліпреновий ланцюг, побудований із залишків ізопрену

Пластохінонів міститься у хлоропластах в кількості значно більшій, ніж в усіх інших окислювально-відновних системах. Окислювально-відновна система пластохінон має $E_0 +0,113$. Ця система переносить два електрони і два протони. Ці протони мають дуже важливе значення для синтезу АТФ.

Цитохроми - білки, які, як і гемоглобін, мають залізовмісну порфіринову групу – **гем**. У цитохромах атом заліза змінює валентність від **2+** у **відновленому** стані до **3+** в **окисленому** стані. Ці дві форми - цитохромів переносять електрони в окислювально-відновних реакціях. У хлоропластах рослин поширені різні форми цитохромів: цитохром $E_0 -0,18 \rightarrow +0,36$

Фередоксини - низькомолекулярні білки, які містять **негемінне** залізо, здатні змінювати валентність (2+ на 3+). Крім заліза фередоксини містять сірку. Хлоропласти містять як розчинний фередоксин так і фередоксини, зв'язані з мембранами. У структурному центрі фередоксину атоми заліза розташовані лінійно і прикріплені до залишків амінокислоти цистеїну. Неорганічна сірка також зв'язана з атомами заліза і утворює характерну структуру. Фередоксини мають дуже низький окислювально-відновний потенціал $E_0 - 0,59 \rightarrow -0,43$ і займають ключову позицію у фотосинтетичній-окислювально-відновній системі.

Виконують такі функції:

- беруть участь у відновленні НАДФ.
- беруть участь у відновленні сульфатів, нітратів та інших сполук хлоропластів.
- переносять електрони, але не переносять протони разом з електронами.
- віддають електрон флавопротеїновому ферменту **фередоксин-НАДФ-оксидоредуктазі**. Цей фермент бере два електрони від двох відновлених фередоксинів, а також два протони з водного середовища. Відновлений флавопротеїн відновлює НАДФ з утворенням НАДФ- H_2 , так званої **"відновлювальної сили"**, в якій зосереджена енергія фотонів світла.

Фотосинтетичне фосфорилування.

Роль світлових реакцій полягає у синтезі АТФ і НАДФ- H_2 за рахунок

енергії світла. Побічним продуктом світлових реакцій є молекулярний кисень. Шлях електронів від води до НАДФ у мембранах хлоропластів - **нециклічний потік електронів**, або нециклічне **фотофосфорилування**. Назва **"нециклічне"** вказує на те, що перенесення електронів відбувається нециклічним (незамкненим) шляхом. Назва **"фото"** вказує на те, що рух їх забезпечується енергією світла, а **"фосфорилування"** пов'язане з тим, що перенесення електронів супроводжується синтезом АТФ із АДФ і ортофосфату. Нециклічне фотофосфорилування здійснюється за рахунок спільної роботи **ФС I і ФС II**. На відновлення однієї молекули НАДФ у процесі фотосинтезу необхідно два електрони і два протони. Донором електронів є вода. Фотозалежне окиснення води (фотоліз) пов'язане з **ФС II**, відновлення НАДФ⁺ - з **ФС I**.

*Схематичне зображення нециклічного потоку електронів називається - **Z-схемою**.*

Щоб збільшити енергію електронів з рівня води до рівня, необхідного для відновлення НАДФ, вони повинні двічі звільнитися під дією фотонів світла, яке поглинають фотосистеми I та II.

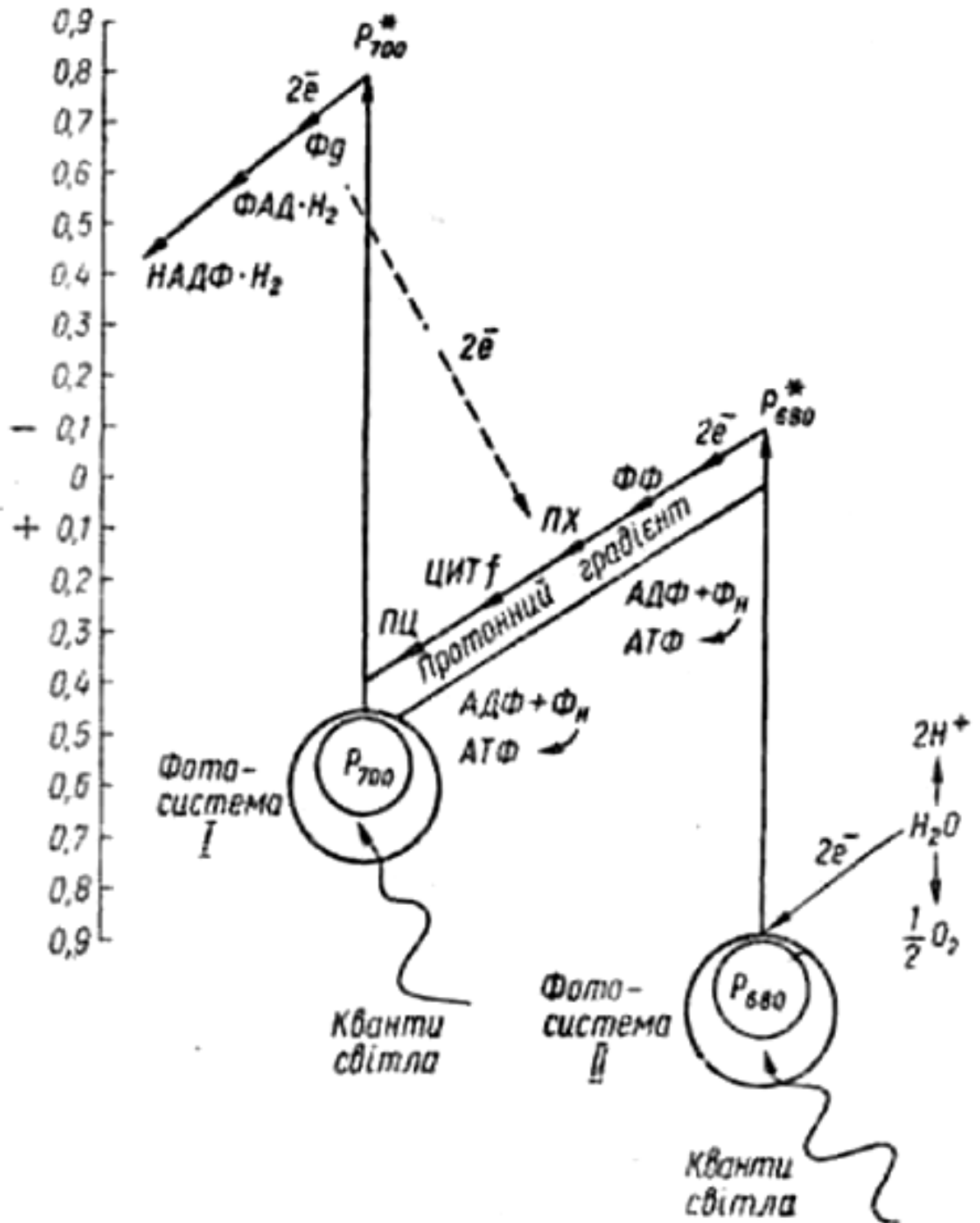


Рис. 9. Z – схема перенесення електронів при циклічному і нециклічному фотофосфорилуванні.

Фф – феофетин; Пх – пластихіном; Цит f – цитохром; Пц – пластоцианін

Нециклічне фотофосфорилування зручніше починати розглядати від подій, які відбуваються у ФС II (**рис. 9**). Після поглинання енергії двох квантів P680 переходить у збуджений стан, піднімає електрони від низькоенергетичного до високоенергетичного стану. Після чого електрони починають по ЕТЛ рухатися за градієнтом окислювально-відновного потенціалу донизу. При цьому виділяється енергія, яка забезпечує синтез АТФ.

Первинним акцептором електронів від P680 імовірно є безмагнієвий аналог хлорофілу - **феофетин**, який віддає електрон **цитохрому**. Від **цитохрому** електрони потрапляють у систему **пластохінон**, ця система переносить два електрони, які їй віддають дві молекули **цитохромів**. Крім того, ця система переносить два протони, які бере зі стромы хлоропласта. Коли електрони передаються через систему **цитохромів** через мембрану тилакоїдів **на зовні**, два протони переносяться через мембрану тилакоїда **до середини**. Як наслідок, виникає градієнт концентрації протонів (висока концентрація H^+ і низька концентрація OH^- у середині тилакоїда і, навпаки, низька концентрація H^+ і висока концентрація OH^- зовні його). Цей градієнт концентрації протонів є рушійною силою процесу синтезу АТФ з АДФ.

Цитохром, який відбирає електрони від **пластохінонів**, в свою чергу віддає його **пластоціаніну**. Таким чином, в цьому ЕТЛ електрони скочуються **з вищого рівня на нижчий рівень**. У результаті виділяється енергія. Такої енергії вистачає на синтез двох молей АТФ із АДФ і ортофосфату (H_3PO_4). Після того як електрони спустилися донизу по градієнту окислювально-відновного потенціалу і забезпечили синтез АТФ, їх треба **знову підняти на рівень**, щоб вони могли відновити НАДФ. Саме цю роботу виконує ФС I.

Після того як P680 віддав електрон у ЕТЛ, він залишився з електронною вакансією (діркою). Ці вакантні місця заповнюються електронами, які виділяються з води.

У фотосистемі I перепад енергії ще більший. Вона збуджується енергією, еквівалентною двом квантам довгохвильового червоного світла, і стає сильним відновником. Первинний акцептор електронів від P700 **це особлива**

мономерна форма хлорофілу, який в свою чергу віддає електрони **ферредоксином**. Спочатку **ферредоксину**, зв'язаному з мембраною, а далі **розчинному ферредоксину**. Розчинний ферредоксин реагує з ферментом **флавопротейном (ферредоксин-НАДФ-оксиδο-редуктазою)**. Для відновлення цього ферменту необхідні два електрони і два протони, які відповідно надходять від двох молекул відновленого розчинного **ферредоксину** і з водного середовища. **Відновлений флавопротейн** відновлює НАДФ.

Таким чином, основними кінцевими продуктами нециклічного фотофосфорилування є АТФ, НАДФ, а побічним продуктом кисень.

Циклічне перенесення електронів. У 1955 р. Арнон довів, що навколо ФС I можна штучно викликати циклічне перенесення електронів, за допомогою доданих ззовні окислювально-відновних систем. Пізніше встановлено, що ФС I може працювати незалежно від ФС II і що циклічне перенесення електронів відбувається і в звичайних умовах. Працюючи у режимі циклічного перенесення електронів, P700 **одержує енергію від пігментів-антен** ФС I, переходить у збуджений стан і піднімає електрони на високий енергетичний рівень.

Таким чином, циклічний замкнений перенос електронів ФС I супроводжується лише синтезом АТФ, але не приводить до відновлення НАДФ. Не відбувається також розкладання H_2O з виділенням кисню. Само по собі циклічне фотофосфорилування не здатне підтримати реакції темної фази фотосинтезу. Вважають, що циклічне фотофосфорилування є стародавнім механізмом збереження світлової енергії, який здійснювався ще в анаеробних умовах існування життя.

Продукти нециклічного фотофосфорилування утворюються в таких співвідношеннях: два моля АТФ, два моля НАДФ і один моль O_2 .

При циклічному фотофосфорилуванні утворюється ще моль АТФ, тобто разом три АТФ, два НАДФ, якраз стільки, скільки потрібно для відновлення однієї молекули діоксиду вуглецю до рівня вуглеводів у темній фазі

фотосинтезу.

Виділення кисню з води пов'язано з діяльністю ФС II.

Після того як реакційний центр ФС II - P680 перейшов у збуджений стан, його треба знову відновити (передати електрони), щоб процес нециклічного перенесення електронів тривав. Таким донором електронів для P680 є вода. Компоненти системи, яка бере участь у перенесенні електронів від H₂O до P680 остаточно не з'ясовані. Після поглинання фотонів реакційним центром пігментна система реагує з двома молекулами води, забирає у них чотири електрони для заміщення електронних вакансій в P680, разом з тим вивільняється одна молекула кисню і чотири протони, які залишаються в середині тилакоїда: $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{H}^+ + 4\text{e}^-$.

Темнова фаза фотосинтезу

Після світлової фази її продукти - АТФ і НАДФ використовуються у реакціях **темної фази** фотосинтезу для перетворення CO₂ у вуглеводи. Назва темнова фаза не відповідає дійсності і має більше історичний характер, оскільки світло і в цій фазі використовується для активізації ряду ферментів. Цю фазу називають також біохімічною, чи ферментативною, бо темнові реакції контролюються ферментами.

У вищих рослин відомо три різних механізми темнових реакцій або доцільніше приймати, що є один основний процес і два його варіанти.

Основний процес - фіксація вуглецю у **циклі Кальвіна**, названого так на честь вченого М. Кальвіна. Інакше цей процес називають - шлях **C3**.

Інші варіанти цього процесу - **C4-шлях** і процес, який називають **метаболізм органічних кислот за типом товстянкових**.

Цикл Кальвіна (C₃-шлях фотосинтезу)

Ключова реакція циклу Кальвіна та, в якій бере участь CO₂. Вихідна (а також кінцева) сполука циклу Кальвіна – п'ятивуглецевий цукор з двома фосфатними групами - рибулозо-1,5-бісфосфат (РБФ).

Процес карбоксилювання починається, коли CO₂ входить у цикл і фіксується на РБФ. У результаті утворюється нестійкий проміжний продукт -

цукор з шістьма атомами вуглецю, який відразу розкладається на дві молекули 3-фосфогліцеринової кислоти (ФГК). ФГК і є першим продуктом фотосинтезу: 3-фосфогліцерінова кислота далі фосфорилується з утворенням 1,3-бісфосфогліцеринової кислоти (1,3-БФГК). Фосфорилування відбувається за рахунок АТФ, синтезованого у світловій фазі фотосинтезу.

Далі відбувається етап відновлення: 1,3-БФГК відновлюється до 3-фосфогліцеринового альдегіду (3-ФГА) за участю НАДФ – продукту світлової фази фотосинтезу. 3-ФГА – це перший цукор, який утворюється при фотосинтезі.

Як тільки утворюється 3-ФГА, фотосинтез закінчується. Утворені молекули 3-ФГА у циклі Кальвіна використовуються різними способами:

–1/6 їх частина витрачається на синтез вуглеводів, серед яких переважають сахароза і крохмаль,

–5/6 – на регенерацію рибулозобісфосфату - первинного акцептора CO_2 .

Для безперебійної фіксації CO_2 необхідна постійна регенерація акцептора CO_2 - рибулозобісфосфату (РБФ). Тому цикл Кальвіна замикає фаза **регенерації**. Регенерація - складний цикл. На його фосфорилування витрачається решта АТФ, синтезованого у світловій фазі фотосинтезу.

Дослідження останнього десятиріччя показали, що у циклі Кальвіна світло також необхідне, воно активує ряд ферментів.

До C_3 -рослин належать такі економічно важливі рослини, як пшениця, жито, овес, ячмінь, рис, цукрові буряки, тютюн, картопля, бобові.

C_4 шлях фотосинтезу

C_4 -шлях фотосинтезу виявлено у рослин жаркого клімату.

У протилежність циклу Кальвіна акцептором CO_2 виступає тривуглецева сполука - **фосфоенолпіровиноградна кислота** (фосфоенолпіруват - **ФЕП**). Тому першим продуктом асиміляції є щавлевооцтова кислота (ЩОК), яка має чотири вуглецевих атоми. Звідси і назва циклу - C_4 .

Утворена щавлевооцтова кислота проникає у хлоропласти клітин

мезофілу, де відновлюється в **яблучну кислоту** за рахунок НАДФ, утвореного в світловій фазі фотосинтезу

На утворенні яблучної кислоти закінчується перша стадія **карбоксилювання**.

Наступна стадія **декарбоксилювання** є дуже важливою: яблучна кислота розкладається на пірвіноградну кислоту і CO_2 - відбувається декарбоксилювання, а потім утворений CO_2 знову вступає в карбоксилювання, але вже у циклі Кальвіна.

Пірвіноградна кислота реагує з АТФ з утворенням фосфоенолпірвіноградної кислоти (ФЕП).

У свою чергу ФЕП карбоксилюється з утворенням ЩОК і цикл замикається.

До групи C_4 -рослин належить кукурудза, різні види проса, цукрова тростина. Багато злісних бур'янів – щиріця, куряче просо, річковий гіацинт, свинорий.

Фотосинтез за типом товстянкових

Рослини, які здійснюють метаболізм органічних кислот за типом товстянкових, є сукулентами. Вони ростуть в умовах різко посушливого і жаркого клімату. Одним із пристосувань цих рослин до життя в таких умовах є те, що їх продихи звичайно відкриті вночі (тобто у темряві) і закриті протягом дня. Рухи продихів у сукулентів протилежні до тих, які спостерігаються у інших рослин. Особливості їх руху у рослин цього типу призвели до того, що фіксація CO_2 в їх клітинах роз'єднана в часі.

Вночі CO_2 надходить в фотосинтезуючі клітини листя або стебла і взаємодіє з фосфоенолпірвіноградною кислотою (ФЕП) з утворенням значної кількості щавлевооцтової кислоти (ЩОК). Потім ЩОК відновлюється до яблучної кислоти, яка нагромаджується у великих вакуолях, що характерні для рослин-сукулентів: тобто вночі відбувається фіксація CO_2 подібно до C_4 -шляху фотосинтезу.

Вдень, коли температура повітря висока, продихи закриті, CO_2 в клітину

зовні не надходить. Яблучна кислота з вакуолей переміщується назад у цитоплазму, там декарбоксилується з утворенням CO_2 і піровиноградної кислоти. Вивільнена CO_2 бере участь у реакціях C_3 -шляху фотосинтезу, який відбувається за рахунок енергії світла. Як кінцевий продукт у хлоропластах вдень може нагромаджуватися крохмаль, а на наступну ніч він використовується як джерело фосфоенолпіровиноградної кислоти, необхідної для темної реакції карбоксилювання.

Таким чином, у рослин вночі спостерігається темнова фіксація CO_2 шляхом карбоксилювання ФЕП (фосфоенолпірувату) з утворенням C_4 -кислот. Вдень фотосинтез відбувається за рахунок внутрішніх запасів CO_2 , які утворюються при декарбоксилюванні C_4 -кислот. При достатній кількості вологи ряд рослин з метаболізмом за типом товстянкових можуть поводити себе як C_3 -рослини, а коли запаси її зменшуються, спостерігається зворотний перехід. Такі переходи C_3 -типу фотосинтезу до САМ-шляху (**метаболізм органічних кислот за типом товстянкових**) можуть викликатися також добовими коливаннями температури, скороченням тривалості дня, підвищенням засоленості ґрунтів.

Отже, метаболізм за типом товстянкових є адаптацією, завдяки якій рослини можуть вижити у дуже посушливих та інших несприятливих умовах.

Питання для самоконтролю

1. Яка суть і значення фотосинтезу?
2. Охарактеризуйте листок як орган фотосинтезу?
3. Які основні складові хлоропласту?
4. Які пігменти фотосинтезуючих систем?
5. Що таке хлорофіл як основний пігмент фотосинтезу?
6. Як фізико-хімічні і оптичні властивості?

ФОТОСИНТЕЗ І ПРОДУКТИВНІСТЬ РОСЛИН

1. Залежність показників фотосинтезу від зовнішніх факторів і внутрішніх особливостей рослин.
2. Фотосинтез як фактор врожаю. Чиста і господарська продуктивність фотосинтезу в посівах.
3. Шляхи підвищення продуктивності фотосинтезу. Світлокультура.
4. Використання параметрів фотосинтетичної діяльності рослин та посівів під час програмування врожаїв.

1. Залежність показників фотосинтезу від зовнішніх факторів і внутрішніх особливостей рослин

Фактори фотосинтезу на рівні листка.

Фотосинтез - одна з основних функцій зеленого листка. Останній, як правило, має плоску форму. Це зумовлює велику площу його поверхні з розрахунку на одиницю об'єму і найкращі умови для повітряного живлення.

Найважливішою тканиною листка, в якій відбувається фотосинтез, є **мезофіл**. Епідерміс листка захищає його тканини і регулює газообмін і транспірацію. Система розгалужених провідних пучків забезпечує постачання тканин водою, мінеральними і деякими органічними речовинами і відтікання асимілятів із листка в інші частини рослини.

Листки, що виростили при інтенсивному освітленні, мають більш **розвинений стовпчастий мезофіл**. При освітленні хлоропласти уже через кілька хвилин зменшуються в об'ємі і стають більш плоскими (дископодібними). Певна їх стислість сприяє ефективній роботі ЕТЛ і утворенню АТФ.

Зміна рН впливає на фотосинтетичне засвоєння CO_2 в стромі. Найбільша інтенсивність фіксації CO_2 відбувається при рН близькій 8. Це зумовлене тим, що більшість ферментів максимально активні у слаболужних умовах. Підвищення рН стромі при освітленні хлоропласта значно підвищує

інтенсивність зв'язування CO₂.

Процес фіксації CO₂ регулюється насамперед світлом, яке активує ряд ферментів циклу Кальвіна. Найбільш різноманітній регуляції підпадає ключовий фермент цього циклу - **РБФ-карбоксилаза**. Цей фермент активується також фруктозо-6-фосфатом. Нарешті, продукт фіксації CO₂ (3-фосфо гліцеринава кислота) **позитивно впливає** на синтез крохмалю. Підвищення концентрації O₂ у стромі може призвести до зниження інтенсивності фіксації CO₂, за рахунок посилення фотодихання.

Хлоропласти більшості рослин при зміні освітлення пересуваються в клітині. На освітленій ділянці листа тимчасово виникає позитивний електричний заряд. Висока інтенсивність освітлення викликає **негативний**, а низька - **позитивний** фототаксис хлоропластів. Від сильного світла вони відходять і концентруються на бокових стінках клітин палисадної паренхіми. Альбіносні рослини світлозалежної біоелектричної реакції не виявляють.

Поява у цитоплазмі при освітленні АТФ і НАДФ активує синтез жирних кислот і відновлення нітратів та сульфатів. Вважають, що основним місцем синтезу сахарози у клітині є не хлоропласт, а цитоплазма.

Листки більшості рослин здатні повільно повертатися до світла так, щоб забезпечити найкращі умови для фотосинтезу – **фототропізм**. За рахунок росту розтягненням клітин у черешку або роботи тургорних механізмів у листкових з'єднаннях виникає листкова мозаїка.

Вміст хлорофілу в листках у природних умовах не лімітує фотосинтез, його зниження не позначається на інтенсивності цього процесу. Хлорофілу в листках нагромаджується більше, ніж потрібно.

Фактори фотосинтезу на рівні рослини.

У цілій рослині реалізація фотосинтезу зумовлена значною генетичною і біохімічною автономністю хлоропластів, клітин та інших структур, а також складною системою кооперативних зв'язків фотосинтезу з усіма іншими функціями рослинного організму. Протягом життя у рослин постійно проявляються **атрагуючі зони**, тобто зони притягання поживних речовин. У

атрагуючих центрах відбуваються новоутворення і ріст структур або інтенсивний односпрямований синтез запасних речовин. В обох випадках стан атрагуючих центрів визначає **величину запиту** на продукти фотосинтезу. **Фотосинтез як донор фото-асимілятів, процес росту і відкладання речовин про запас як акцептор** цих продуктів являють собою взаємозв'язані системи.

Якщо навколишні умови не обмежують фотосинтез, то поява і ріст нових органів відіграють провідну роль у регуляції його інтенсивності. Так, при видаленні значної частини листя у рослин і збереженні попередньої активності атрагуючих центрів фотосинтетична активність листків, що залишилися, значно зростає. Видалення ж атрагуючих центрів, наприклад, качанів у кукурудзи, плодів у інших культур, призводить до значного зниження інтенсивності фотосинтезу.

Механізм цих взаємовідносин має **метаболический характер**. Чим сильніші атрагуючі центри, тим ефективніше фотосинтезуючі листки звільняються від асимілятів, що є необхідною умовою інтенсивного фотосинтезу.

У всіх цих процесах важливу роль відіграють фітогормони і інгібітори росту та метаболізму. Фітогормони утворюються в різних частинах рослин. Вони діють на фотосинтез як **дистанційно, так і безпосередньо**. **Дистанційну дію фітогормони** здійснюють шляхом впливу їх на формування і активність атрагуючих центрів. **Пряма дія фітогормонів** на функціональну активність хлоропластів відбувається шляхом впливу їх на синтез хлорофілу, стан мембран, синтез і активність ферментів, на трансмембранний потенціал.

Генотипічні фактори фотосинтезу.

Фотосинтез, як і інші фізіолого-біохімічні процеси, залежить від адаптивності **генотипу рослин**, тобто від спадково зумовленої пристосованості її до умов навколишнього середовища.

Так, у **світлолюбних рослин при сильному освітленні фотосинтез відбувається інтенсивніше**, ніж у затінкових, а у останніх при низькому

освітленні інтенсивність його вища, ніж у перших. Аналогічно цьому у теплолюбних рослин, наприклад, у кукурудзи, сорго, сої, в жаркі літні дні інтенсивність фотосинтезу вища, ніж у холодостійких, наприклад у вівса, пшениці, бобів та гірчиці. У прохолодні весняні дні у рослин другої групи фотосинтез відбувається інтенсивніше, ніж у першої.

Важливе значення для фотосинтезу має також пристосованість рослин до **тривалості дня**. До умов довгого дня середніх і північних широт більше пристосовані культури довгого дня (пшениця, ячмінь, горох, боби), ніж культури короткого дня (просо, кукурудза, соя та ін.). У **короткоденних** культур у цих районах інтенсивність фотосинтезу нижча, ніж у довгоденних, а продукти асиміляції, оскільки вони представлені переважно нерухомими при освітленні полісахаридами, відтікають із листя неповністю. Все це негативно позначається на інтенсивності фотосинтезу і забезпеченні точок росту асимілятами, як будівельним, так і енергетичним матеріалом. Це призводить до затримки строків утворення генеративних органів, визрівання рослин і до зниження урожаю.

2. Фотосинтез як фактор врожаю. Чиста і господарська продуктивність фотосинтезу в посівах

Суша маса рослин на 90-95 % складається із органічних речовин, джерелом яких є фотосинтез. Зв'язок між фотосинтезом і урожаєм дуже складний і разом з тим мінливий. **Загальна кількість нагромадженої органічної речовини залежить від співвідношення між процесами їх синтезу і розкладання.** На дихання рослина витрачає 15-25 %, а то й більше усіх продуктів фотосинтезу. До 25 % органічної речовини може втрачатися при відмиранні й опаданні листя, квіток, корневих волосків, а також з корневими виділеннями у ґрунт.

Біологічний урожай ($Y_{\text{біол.}}$) усієї біосфери становить приблизно 400 млрд т сухої органічної речовини за рік, що дорівнює в середньому 4 т/га. **Коефіцієнт корисної дії рослин** біосфери у цілому невеликий. У біологічному

урожаї запасається лише 0,2 % енергії фотосинтетично активної радіації (ФАР).

Агроценози Землі займають близько 3 млрд га площі, або понад 1/20 частину її поверхні. Однак біологічний урожай посівів різних рослин дуже відрізняється: у C_3 -рослин він становить близько 25 т/га сухої речовини за рік, у C_4 -рослин - 55 т/га.

Господарський урожай ($U_{\text{госп.}}$) усіх агрофітоценозів, тобто та частина урожаю, яку може використати людина, в середньому становить 660 млн т за рік. Населення земної кулі використовує весь господарський урожай і при цьому ще не повністю задовольняє свої потреби. Великий інтерес являє коефіцієнт господарської ефективності (**Кгосп.**), або співвідношення **УГосп/Убіол.** Можна вважати, що в майбутньому врожаї рослин будуть підвищуватись в основному за рахунок зростання Кгосп., тобто за рахунок раціональнішого використання вегетативної маси на побудову зерна або інших господарсько цінних органів.

Вважається, що найвищі врожаї рослин забезпечують такі умови: збільшення листової поверхні в посівах; подовження часу активної роботи фотосинтетичного апарату протягом кожної доби і всього вегетаційного періоду; висока інтенсивність і продуктивність фотосинтезу і максимальні добові прирости сухої речовини; максимальний приток продуктів фотосинтезу із всіх фотосинтезуючих органів у господарсько важливі органи і високий рівень використання асимілятів у процесі біосинтетичних реакцій.

Площу листя крім абсолютних одиниць виражають **індексом листової поверхні, або листовим індексом (Л)**, який являє собою співвідношення площі листя до площі ґрунту, зайнятого посівом. Листкові індекси, що дорівнюють 1,0-1,5, вважають низькими, а 3-5 - середніми. У деяких випадках, наприклад у пшениці і кукурудзи, їх величина досягає 5-6. Потужність листового апарату виражають також **фотосинтетичним потенціалом**, який являє собою суму щоденних показників площі листя в посіві за весь

вегетаційний період або за його частинну. Найвищий урожай рослини дають при найвищих значеннях фотосинтетичних потенціалів.

Інтенсивність фотосинтезу - кількість вуглекислоти, яка засвоюється одиницею листової поверхні за одиницю часу. Вона коливається у межах від 5 до 25 мг CO₂ на 1 дм² за 1 год. **Чиста добова продуктивність фотосинтезу** (Фч.пр) визначається співвідношенням добового приросту маси усієї рослини до площі її листя. В більшості випадків вона досягає 5-12 г сухої речовини на 1 м² листя за добу.

Продуктивність рослин залежить не тільки від площі листя, а й від перевищення інтенсивності фотосинтезу над інтенсивністю дихання рослин. Чим більша ця різниця, тим вищий показник чистої продуктивності фотосинтезу.

3. Шляхи підвищення продуктивності фотосинтезу.

Світлокультура

Підвищення продуктивності фотосинтезу.

Продуктивність фотосинтезу залежить від величини коефіцієнта використання рослинами сонячної радіації. Тому рослини у посівах необхідно правильно розміщувати, у результаті чого збільшується маса листя і тривалість його функціонування.

Величезна роль належить створенню умов, від яких залежить продуктивна робота фотосинтетичного апарату рослин: забезпечення потреб рослин у воді і елементах ґрунтового живлення, а також забезпечення достатньою кількістю вуглекислоти в повітрі.

Весь комплекс агротехніки **повинен забезпечувати** також швидке наростання площі листя, але так, щоб воно не викликало самозатінення рослин, яке супроводжується зниженням інтенсивності фотосинтезу. Із цих міркувань слід виходити при визначенні норм висіву насіння, від яких залежить густина стеблостою. При цьому необхідно враховувати, що від умов освітлення залежить не тільки інтенсивність фотосинтезу, а й усі процеси та

утворення репродуктивних органів. Правильний вибір густоти стояння рослин і способу їх розміщення дає змогу запобігти втратам сонячної енергії на нагрівання ґрунту, який викликає порушення водообміну у рослин. Для ефективнішого використання променевої енергії рядки розміщують **із сходу на захід або з північного сходу на південний захід**. Оптимальна інтенсивність освітлення - необхідна умова високого фотосинтетичного потенціалу, продуктивної кущистості й формування багатоколоскового колосся, успішного наливання зерна і чутливості на азотне добриво. В умовах недостатнього освітлення у злаків зростає кількість недорозвинених колосків, стерильних квіток, затримується досягання зерна.

Крім умов освітлення на **інтенсивність фотосинтезу**, а отже й продуктивність рослин впливають такі важливі фактори, як температура, волога і забезпечення їх поживними речовинами. У регулюванні цих факторів важливу роль відіграє технологія вирощування сільськогосподарських культур і особливо система удобрення рослин та зрошення.

Велику роль у підвищенні ефективності використання рослиною **сонячної енергії відіграє селекція**, яка направлена створювати нові сорти рослин з високою інтенсивністю ростових процесів.

Вирощування рослин при штучному освітленні.

У високих широтах, де не вистачає тепла і світла, для вирощування рослин, переважно овочевих культур, досить широко застосовують електричне світло. У процесі розвитку світлокультури вирішено чимало важливих питань - підібрано джерела штучного освітлення, оптимізована їх потужність та спектральний склад світла, розроблені прийоми ефективного використання елементів живлення, у тому числі вуглекислоти.

Ще раніше розроблено технологію вирощування пшениці, ячменю і гороху при застосуванні 500- і 1000-ватних ламп розжарювання. При цьому рослини досягали повної стиглості за 40-60 днів. Тоді ж електричне освітлення було рекомендоване для практичного використання у селекційних установах.

У спектрі ламп розжарювання **бракує синьо-фіолетових променів**. Це

призводить до надмірного витягування стебел, недостатнього розвитку листя і зниження продуктивності рослин. На зміну цим джерелам освітлення були запропоновані інші. Серед них **важливе місце займали люмінесцентні лампи** білого світла, які мають ряд переваг перед лампами розжарювання, ртутними та іншими. Вони дають світло, за спектральним складом близьке до природного. За дією на фізіологічні процеси до люмінесцентних близькі **ксенонові лампи з водяним охолодженням**. Вони мають широку ділянку випромінювання (від 300 до 1200 нм) і дають найвищу освітленість порівняно з усіма іншими типами ламп.

До інтенсивності освітлення найбільш вимогливі томати, квасоля, огірки, які добре розвиваються при освітленні близько 8 тис. лк. Редис, шпинат, кріп пристосовані до освітлення приблизно в 4 тис. лк, а цибуля на зелень добре росте при 1-2 тис. лк.

При вирощуванні рослин в умовах світлокультури використовують не тільки ґрунт, а й керамзит, гранульований поліетилен, лігнін та інші штучні матеріали. Їх перевага полягає в тому, що вони не зв'язують мінеральні поживні речовини і дають змогу регулювати водно-повітряний режим кореневої зони.

Для селекційних установ створено станції штучного клімату - **фітотрони**. Ці споруди дають можливість значно прискорювати селекційний процес і виконувати важливі фізіологічні та генетичні дослідження, результати яких теж необхідні для цілей селекції. В фітотронах застосовують як ґрунтові теплиці, так і заповнені штучними матеріалами.

4. Використання параметрів фотосинтетичної діяльності рослин та посівів під час програмування врожаїв

Важливим досягненням сільськогосподарських і біологічних наук, у тому числі фізіології рослин, є **програмування урожаїв**. Цей метод передбачає визначення величини **потенційно можливого урожаю**, розрахунок норм внесення мінеральних і органічних добрив з урахуванням

природної родючості ґрунту і біологічних особливостей культури, складання технологічних карт, що включають усі необхідні агротехнічні прийоми, способи і строки їх виконання. За допомогою цього методу можна заздалегідь розрахувати норму висіву, густоту рослин, площу листя, фотосинтетичний потенціал для посівів заданої продуктивності з урахуванням кліматичних умов, потенціалу сорту, природної родючості ґрунту і рівня забезпеченості господарства матеріальними ресурсами.

Потенційний врожай – це найбільш можливий врожай, який визначається біологічними можливостями культури і який можна одержати при ідеальних кліматичних та агротехнічних умовах.

Величину потенційного врожаю за кількістю ФАР можна розрахувати за формулою:

$$\dot{O} = \frac{Q * K_o}{100 * C}$$

ПУ – потенційна врожайність **абсолютно сухої речовини**, т/га.

Q – сума ФАР, що надходить за вегетаційний період (сходи-дозрівання), кДж/га.

K_o – коефіцієнт використання ФАР (3–5%).

C – кількість енергії, яка накопичується одиницею сухої речовини (табл).

Питання для самоконтролю

1. Яка залежність показників фотосинтезу від зовнішніх факторів і внутрішніх особливостей рослин?
2. Чому називають фотосинтез як фактор врожаю?
3. Що таке чиста і господарська продуктивність фотосинтезу в посівах?
4. Які шляхи підвищення продуктивності фотосинтезу?
5. Що таке світлокультура?
6. Яке використання параметрів фотосинтетичної діяльності рослин та посівів під час програмування врожаїв?

ДИХАННЯ

1. Значення дихання в житті рослини.
2. Субстрати дихання. Дихальний коефіцієнт.
3. Ферменти дихального циклу.
4. Хімізм дихання.

1. Значення дихання в житті рослини

Дихання - універсальний процес, який є невід'ємною властивістю усіх організмів, що населяють нашу планету. Воно пов'язано із життям, а припинення його загрожує смертю.

Життя організмів пов'язане з **витрачанням енергії і речовин**: поділ клітин, ріст, розвиток, розмноження, поглинання і пересування води та поживних речовин, різноманітні біосинтези й інші процеси можливі лише при задоволенні їх потреби в енергії і речовинах - **субстратах (будівельних матеріалах)**. Дихання - система окислювально-відновних процесів, у яких складні молекули (у більшості вуглеводи і жири) розщеплюються на дрібніші й простіші, а значна кількість вивільненої енергії передається на АТФ-універсальні молекули, що несуть енергію, і таким чином може бути використана для усіх життєвих потреб організму. Енергія надходить у різні ділянки клітини і може перетворюватися з однієї форми в іншу. Кожна форма енергії використовується для виконання у клітині певної роботи. Це може бути біосинтез, транспортування, осмос, рухи. **Найпридатніша для використання** у живій клітині хімічна енергія, бо вона швидко переміщується з однієї частини клітини в іншу, а також з клітини у клітину і витрачається певними порціями там і тоді, де і коли це необхідно.

Крім **енергетичної (біофізичної)** функції дихання має і **біохімічну функцію** - переробку запасних речовин у конституційні. Першоджерелом органічних речовин у рослині є процес фотосинтезу, але утворені під час цього процесу органічні речовини - це хімічна енергія у вигляді хімічно інертних

сполук (сахароза, крохмаль). **Дихання - сукупність реакцій** розпаду органічних речовин, які нагромадилися при фотосинтезі. Проміжні продукти цього розпаду є активними метаболітами і мають виняткове значення як вихідні будівельні матеріали у синтезі нових клітинних компонентів або заміні відпрацьованих. Завдяки диханню неспецифічні продукти фотосинтезу переробляються у специфічні сполуки організму.

Отже, **дихання - біфункціональний процес**, завданням якого є виробництво енергії і одночасно перетворення запасних речовин у конституційні.

Ще з XVIII ст., склалося уявлення про дихання як **повільне горіння** органічних речовин з участю кисню повітря. Продуктом дихання, як було відомо давно, є вуглекислий газ, що виділяється в атмосферу. Оскільки у рослин немає органів дихання таких як легені або зябра, тому вважалося, що рослини не дихають, а той вуглекислий газ, який вони виділяють вночі, це решта поглиненого вдень, але не використаного при фотосинтезі.

У кінці XIX-на початку XX ст. були удосконалені методи дослідження газообміну і одержані експериментальні дані, які дозволили зробити дуже важливі загальнотеоретичні висновки про дихання рослин.

Тоді було припущено, що дихання - процес, який має дві фази. **Перша фаза - анаеробна** і відбувається без участі кисню, **друга - аеробна**, для якої потрібен кисень. Теорія про двофазність дихання збіглася в часі з відкриттям двофазності фотосинтезу (світлова й темнова фази). Одні вважали, що окислення органічних речовин відбувається шляхом приєднання до них молекулярного кисню, інші, що окислення - це відщеплення водню, **дегідрування**. У рослині є спеціальні **речовини-акцептори** водню які отримали назву **дихальні пігменти**, тепер їх називають **ферментами дегідрогеназами**. А кисень потрібний лише для окислення дегідрогеназ, щоб зробити їх придатними для нового приєднання водню.

Дихання аеробне - окисне, за участю кисню розкладання органічних речовин з утворенням хімічно активних метаболітів та вивільненням енергії, яка використовується клітинами для процесів життєдіяльності.

За сучасними даними, дихання у всіх аеробів (рослин, тварин, грибів) - **однаковий ланцюг ферментативних окислювально-відновних реакцій, які завершуються використанням кисню повітря як акцептора електронів.**

Багато мікроорганізмів, які живуть в умовах без доступу кисню або такі, що можуть існувати як без кисню, так і в його присутності одержують енергію за рахунок різних **видів бродінь**. Видатний французький вчений Л. Пастер визначив бродіння як **"життя без повітря"**.

Бродіння - анаеробний ферментативний окислювально-відновний процес перетворення органічних сполук, внаслідок якого організми одержують енергію, необхідну для життєдіяльності. Залежно від кінцевого продукту **буває - спиртове, оцтове, молочнокисне тощо**. Органічні речовини які утворюються у процесі бродіння - кінцеві акцептори електронів.

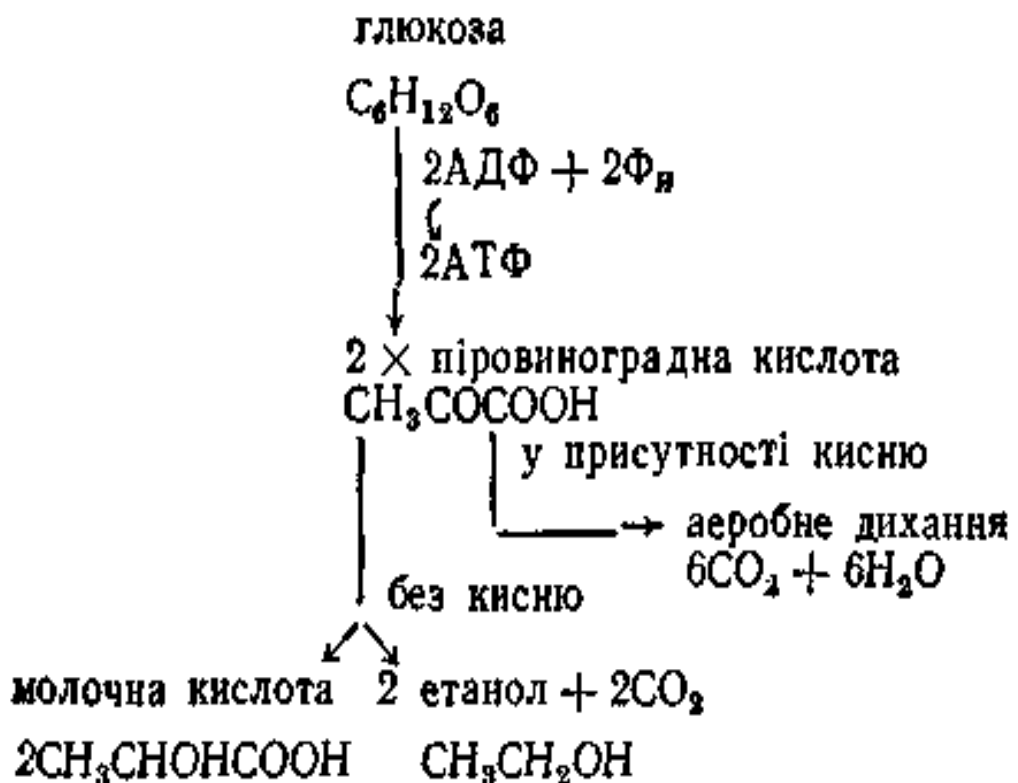
У більшості організмів субстратом дихання або бродіння є глюкоза. Перший етап її розпаду називається гліколізом, кінцевим продуктом якого є піровиноградна кислота. Реакції гліколізу не потребують присутності кисню і відбуваються у цитоплазмі клітин однаково у аеробних і анаеробних організмів. Кінцеве перетворення піровиноградної кислоти залежить від присутності кисню у клітині.

Якщо кисень є, то піровиноградна кислота переміщується в мітохондрії, де окислюється до CO_2 і води (аеробне дихання). Якщо кисень відсутній, то піровиноградна кислота перетворюється в етиловий спирт і CO_2 (спиртове бродіння) або в молочну кислоту (молочнокисле бродіння). Найбільш відомими збудниками спиртового бродіння є дріжджі. Вони, як усі живі організми, мають поріг стійкості до алкоголю, і коли його концентрація у середовищі досягає критичного значення (понад 12 %) дріжджі перестають рости. Спиртове бродіння застосовують у виноробстві, пивоварінні,

хлібопеченні. У багатьох рослинних клітинах в анаеробних умовах, наприклад при вимоканні посівів, також може відбуватися спиртове бродіння. Нагромадження спирту в тканинах є однією з причин загибелі рослин при вимоканні. Спирт можна виявити навіть у воді біля рослин.

Внаслідок анаеробного процесу в клітинах багатьох бактерій, грибів і в тваринних клітинах утворюється молочна кислота, тобто відбувається молочнокисле бродіння. Практичне використання молочнокислого бродіння пов'язано з молочною промисловістю, силосуванням кормів, квашенням овочів, випіканням житнього хліба. Молочнокисле бродіння застосовують у консервній і кондитерській промисловостях, при обробці хутрових шкір. Молочна кислота утворюється у м'язах людини і тварин при їх інтенсивній роботі і викликає відчуття втоми, а також у бульбах картоплі при зберіганні в анаеробних умовах.

Схема взаємозв'язку аеробного і анаеробного процесів дихання така:



Енергетичний вихід бродіння набагато нижчий порівняно з тією енергією, яку можна одержати при повному окисленні глюкози під час дихання, бо значна кількість енергії залишається в кінцевих продуктах

бродиння - етанолі й молочній кислоті. Наприклад, при анаеробному перетворенні глюкози в молочну кислоту утворюється: 47 ккал, а при повному окисленні – 686 ккал (в 15 разів).

2. Субстрати дихання. Дихальний коефіцієнт

В якості головного субстрату дихання рослини використовують **вуглеводи**. В першу чергу окислюються вільні цукри. Якщо в них є нестача, тоді субстратами дихання можуть бути запасні речовини – **полісахариди, ліпіди (жири) та білки**, але тільки після їх гідролізу. Полісахаридів до моносахаридів. Ліпідів до гліцерину і жирних кислот. Білків до амінокислот.

Найбільш поширеними **запасними полісахаридами є – крохмаль, інулін, геміцелюлоза**.

Запасні жири використовуються головним чином при проростанні насіння, що багаті на жири. Використання їх розпочинається із гідролізу на гліцерин і жирні кислоти. Розчепленні жири використовуються як субстрат для синтезу моносахаридів. Процес утворення моносахаридів із не вуглецевих попередників називається – глюконеогеназа. Встановлено, що по мірі витрачання жирів при проростанні насіння збільшується кількість цукрів.

Запасні білки використовуються для дихання в результаті гідролізу до амінокислот і подальшій деградації до кетокислот (цикл Кребса).

Повне окислення субстратів відбувається до CO_2 і H_2O з виділенням енергії речовин, що окислюються. При гідролізі полімерів до мономерів виділяється біля 1 % енергії, тоді як решта виділяється при окисленні (диханні).

Дихальний коефіцієнт

Дихання можна характеризувати за кількістю виділеного CO_2 або поглинутого O_2 . Якщо виміряти кількість O_2 , яку поглинає за 1 год 1 г сухої або сирої рослинної маси, то одержимо величину, що характеризує **інтенсивність (швидкість) дихання**. Інтенсивність дихання виміряють також за кількістю CO_2 , яке виділяється за 1 год 1 г рослинної маси.

Інтенсивність дихання коливається у дуже широких межах - від 0,1 до 1750 мг CO₂ на 1 г сухої рослинної маси за 1 год.

Згідно з рівнянням дихання, об'єми газів, які обмінюються при диханні, однакові: C₆H₁₂O₆ + 6O₂ → 6CO₂ + 6H₂O. Але це не завжди відповідає дійсності. Якщо одночасно визначати кількість виділеного CO₂ і поглинутого O₂ та розрахувати їх співвідношення, то одержимо показник, який називають **дихальним коефіцієнтом (ДК)**:

$$\text{ДК} = \text{CO}_2 / \text{O}_2$$

Якщо інтенсивність дихання - його **кількісний показник**, то дихальний коефіцієнт - **показник якісний**. Дихальний коефіцієнт насамперед залежить від субстрату дихання. Основним дихальним субстратом у рослин є вуглеводи, а саме глюкоза. Згідно з вищенаведеним рівнянням дихання, у випадку, коли субстратом дихання є моноцукор, дихальний коефіцієнт дорівнює одиниці: ДК = 6/6 = 1.

Дихальний коефіцієнт дорівнюватиме одиниці, коли клітина повністю забезпечена киснем, а процес дихання відбувається до утворення кінцевих продуктів CO₂ і H₂O.

Дихальний коефіцієнт **буде більшим за одиницю** при диханні за рахунок органічних речовин, які містять більше кисню, ніж вуглеводи. Такими сполуками є, наприклад, органічні кислоти. При диханні за рахунок лимонної кислоти ДК буде більшим за одиницю.

Якщо на дихання використовуються речовини, які багатші на водень, ніж вуглеводи, наприклад жири, білки, то дихальний коефіцієнт буде меншим за одиницю, бо на окислення "зайвого" водню необхідно більше кисню повітря.

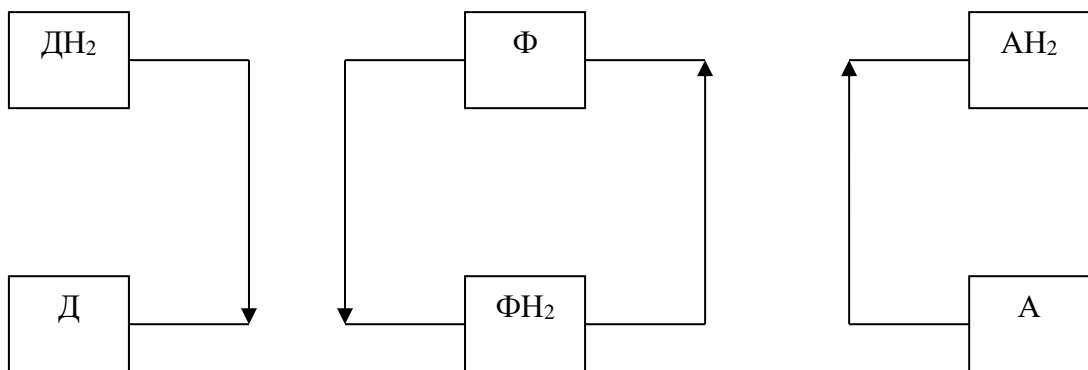
Дихальний коефіцієнт залежить також від ферментативного апарату клітини, його здатності використовувати кисень. **Чим нижчий дихальний коефіцієнт, тим більший вихід енергії** при диханні.

Таким чином, дихання як фізіологічний процес можна охарактеризувати показниками: **інтенсивністю дихання та величиною дихального**

коефіцієнта. Різні зовнішні й внутрішні фактори викликають зміни дихання і його показників.

3. Ферменти дихального циклу

Оскільки окислення однієї речовини (донора) зв'язане з відновленням іншої (акцептора). Відповідно ферменти, які каналізують дані реакції отримали назву **оксидоредуктази**. Всі вони відносяться до I класу ферментів.



Донор D віддає електрони і протони, **акцептор A** приймає, а **фермент Φ** здійснює реакцію переносу.

Існує 3 групи оксидоредуктаз:

1. **анаеробні дегідрогенази** – передають електрони проміжним акцепторам окрім O_2 .
2. **аеробні дегідрогенази** – передають електрони різним акцепторам в тому числі і O_2 .
3. **оксидази** – здатні передавати електрони лише O_2 .

Анаеробні дегідрогенази – це двухкомпонентні ферменти, коферментом яких є **нікотин-амід-аденін-ди-нуклеотид**. Субстратна специфічність залежить від його білкової частини. Потребують присутності іонів двухвалентних металів (наприклад цинку). Анаеробні дегідрогенази передають водень, тобто електрони і протони, проміжним переносникам і аеробним дегідрогеназам.

Аеробні дегідрогенази – також двухкомпонентні ферменти, коферментом яких є **рибофлавін (B_2)**. Донорами електронів для аеробних

дегідрогеназ є – анаеробні дегідрогенази, а акцепторами – хінон, цитохром, кисень.

Оксидази – це аеробні дегідрогенази здатні передавати електрони від донора лише до кисню. При цьому утворюється вода або перекис водню (H_2O_2). Перекис водню сильно токсичний тому в клітинах швидко трансформується під дією спеціальних ферментів у воду і кисень.

Поряд із оксидазами, які використовують в якості акцептора молекулярний кисень, в клітинах широко представлені **оксигенази**. Їхня роль полягає в активації кисню, внаслідок чого він може приєднуватись до органічних сполук. Вони присутні у всіх типах клітин, приймають участь в гідроксилюванні амінокислот, фенолів, стеринів, а також в детоксикації сторонніх токсичних речовин.

4 Хімізм дихання

Життя організмів пов'язане з витрачанням енергії і речовин: поділ клітин ріст, розвиток, розмноження, поглинання і пересування води та поживних речовин, різноманітні біосинтези й інші процеси можливі лише при задоволенні їх потреби в енергії і речовинах - **будівельних матеріалах**. **Дихання - система окислювально-відновних процесів**, у яких складні молекули (у більшості вуглеводи і жири) розщеплюються на дрібніші й простіші, а значна кількість вивільненої енергії передається на АТФ-універсальні молекули, що несуть енергію, і таким чином може бути використана для усіх життєвих потреб організму.

Типи окисно-відновних реакцій.

Існує 4 способи окислення і всі вони пов'язані з відтягуванням електронів:

- безпосереднє віддавання електронів (зміна валентності Fe^{+2} на Fe^{+3})
- віддаванням водню
- приєднання кисню
- утворення проміжної гідратованої сполуки з наступним віддаванням

водню.

Гліколітичний шлях окислення. Глікоіз і цикл три карбонових кислот (цикл Кребса).

Гліколіз

Дихання - процес складний і його можна поділити на кілька стадій: гліколіз, цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса) та електротранспортний ланцюг.

Гліколіз - ферментативний анаеробний процес негідролітичного розкладання вуглеводів (глюкози) до піровиноградної кислоти. Ці реакції відбуваються у цитоплазмі клітин і для них не потрібен кисень. Однак гліколіз може відбуватися і в його присутності. Оскільки у вищих рослин стан анаеробіозу спостерігається рідко, гліколіз у їх клітинах в нормі відбувається в присутності кисню. У клітинах, де відсутній фотосинтез (проростаюче насіння, нефотосинтезуючі клітини дозрілих рослин), гліколіз - основний шлях утворення АТФ.

У клітинах рослин **головні субстрати гліколізу** - моносахариди Д-глюкоза та Д-фруктоза. Перша утворюється з крохмалю або із сахарози, Д-фруктоза - із сахарози. Крохмаль при цьому витрачається той, що відкладається в насінні або тимчасово зберігається у хлоропластах рослин. Сахароза надходить у клітини через флоему з фотосинтезуючих або із запасних тканин. Кожна з реакцій гліколізу каталізується специфічним ферментом.

Хоча призначення гліколізу, як частини дихального процесу, генерувати АТФ, початкові підготовчі стадії відбуваються з використанням АТФ (**рис. 10**). Спочатку кінцева фосфатна група АТФ переноситься на глюкозу з утворенням глюкозо-6-фосфату. Частина енергії, яка утворюється при розкладанні АТФ, запасється у формі хімічного зв'язку фосфату з глюкозою. Це перетворення каталізується **ферментом гексокіназою**, яка використовує АТФ як фосфорилуючий агент. Потім глюкозо-6-фосфат ізомеризується у фруктозо-6-фосфат при участі ферменту глюкозофосфат-ізомерази.

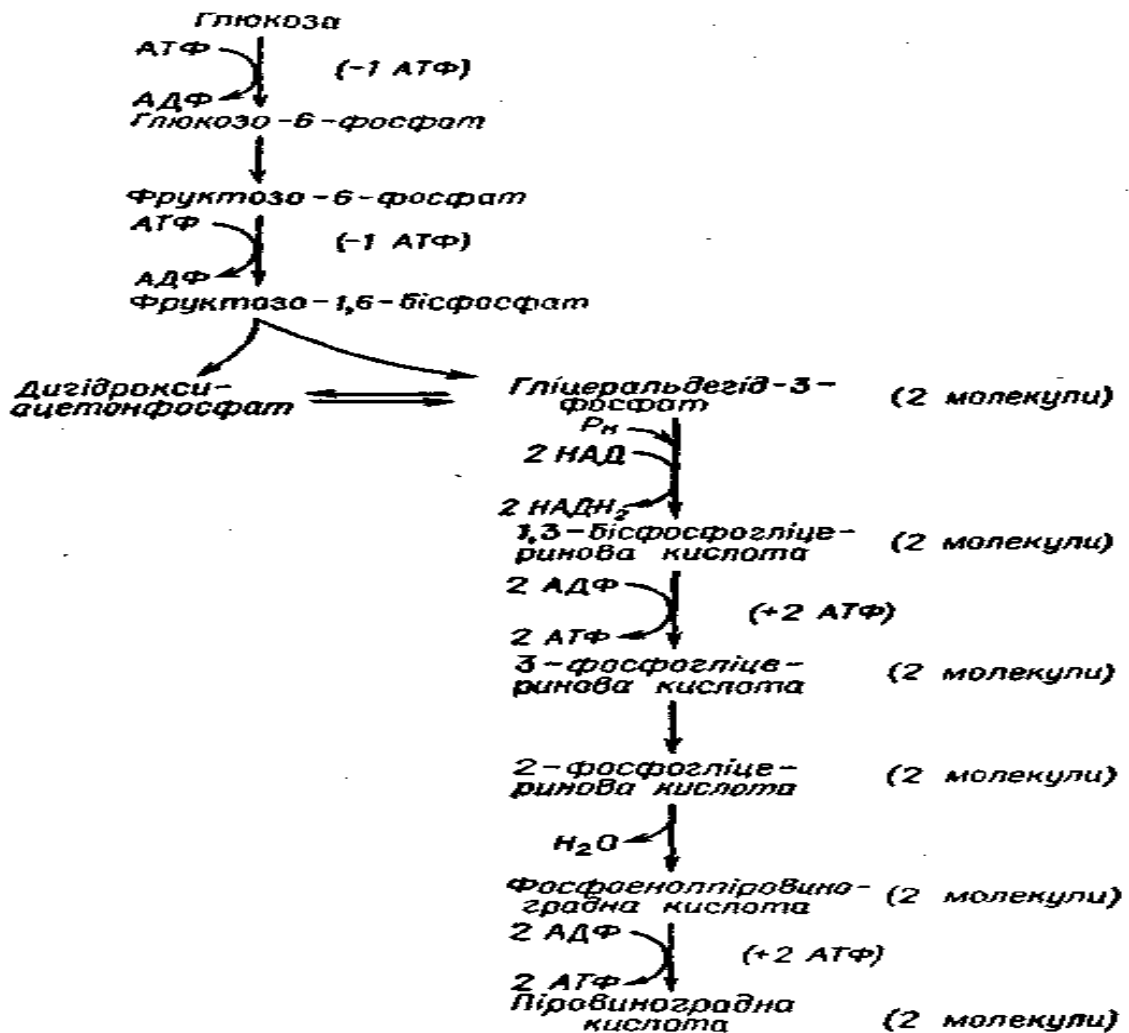


Рис. 10. Гліколіз

У наступній реакції АТФ використовується для перетворення **фруктозо-6-фосфату** у **фруктозо-1,6-бісфосфат**. Таким чином, утворення високоенергетичної сполуки фруктозо-1,6-бісфосфат супроводжується використанням двох молекул АТФ. Це найбільш повільна реакція гліколізу, вона визначає швидкість процесу, на її рівні здійснюється регуляція. Фермент фосфоглюкокіназа, який каталізує цю реакцію, належить до регуляторних ферментів. Його активність пригнічується (інгібується) при підвищенні концентрації АТФ та лимонної кислоти, зростає - при підвищенні вмісту АДФ.

Фруктозо-1,6-бісфосфат розщеплюється на дві молекули **триозо-фосфатів**: **дигідроксиацетонфосфату** і **3-фосфогліцеринового альдегіду**. Каталізує реакцію **фермент фруктозобісфосфатальдолаза**. Утворений

дигідроксиацетонфосфат відразу також перетворюється у **ФГА** під дією ферменту **триозофосфат-ізомерази**. На цьому завершується підготовча стадія гліколізу, на яку витрачається енергія двох молекул АТФ. Отже, з кожної молекули глюкози утворюється дві молекули ФГА.

Наступна **центральна реакція гліколізу** є окислювально-відновним процесом, у результаті якого відбувається нагромадження енергії. Дві молекули **ФГА** окислюються внаслідок дії ферменту **гліцеральдегідфосфат-дегідрогенази**. Альдегідна група ФГА окислюється у карбоксильну, віддаючи атоми водню з їх електронами, а молекула НАД відновлюється до НАД-Н₂. Енергія окислення використовується для приєднання додаткової фосфатної групи в **1,3-бісфосфогліцеринової кислоти**.

У наступній реакції **1,3-бісфосфогліцерінова кислота** використовується для утворення АТФ. Каталізує реакцію фермент **фосфогліцерат-кіназа**. Високоенергетичний фосфат від 1,3-бісфосфогліцерінової кислоти переміщується на АДФ, що приводить до утворення АТФ та 3-фосфогліцерінової кислоти.

3-фосфогліцерінова кислота ізомеризується у **2-фосфогліцерінову кислоту**, від якої відщеплюється вода під дією **ферменту енолази**.

Фосфоенолпіруват використовується для утворення АТФ. Його фосфатна група переноситься на АДФ з утворенням АТФ і **піровиноградної кислоти**. У цій реакції фосфорилування знову відбувається на субстратному рівні. Перенесення фосфатної групи каталізує фермент **піруваткіназа**. Ця реакція і завершує гліколіз

Таким чином, у результаті гліколізу з кожної молекули глюкози утворюються дві молекули піровиноградної кислоти, дві молекули НАД-Н₂ та дві молекули АТФ. Ще дві молекули АТФ, які утворюються при гліколізі, компенсують витрату двох молекул АТФ на початкових стадіях гліколізу.

З біологічної точки зору гліколіз вважають досить примітивним процесом, який виник ще до появи кисню в атмосфері Землі і до формування клітинних органел. **Значення гліколізу** полягає в тому, що він здійснює

зв'язок між дихальними субстратами і наступною стадією - **циклом Кребса**. Гліколіз постачає клітині дві молекули АТФ і дві молекули НАД-Н₂ для клітинних синтезів, а в анаеробних умовах - єдиний постачальник цих сполук. У процесі гліколізу утворюються проміжні метаболіти для синтезу білків, жирів, вуглеводів, нуклеїнових кислот.

Цикл трикарбонних кислот (цикл Кребса)

Цикл Кребса - ланцюг дихання, при якому циклічні перетворення ди- і трикарбонних кислот приводять до розпаду продуктів метаболізму вуглеводів, жирів та амінокислот до CO₂ і H₂O. **Це друга стадія аеробного дихання**, під час якої завершується окислення продукту катаболізму вуглеводів, жирів та деяких амінокислот. Названий цей цикл на честь англійського дослідника Г. Кребса. Цикл Кребса **відбувається** у стромі мітохондрій і здійснюється однаково у тварин і рослин, що є ще одним підтвердженням єдності розвитку всього живого.

Цикл трикарбонних кислот складається з ряду послідовних реакцій (рис. 11). **Перша реакція циклу** - конденсація двовуглецевого залишку **ацетил-КоА** з чотиривуглецевою **щавлевооцтовою кислотою** з утворенням 6-вуглецевої лимонної кислоти. Каталізує реакцію **фермент цитратсинтаза**.

Далі відбувається перетворення лимонної кислоти в ізолимонну. Ця реакція відбувається за участю води і по суті є внутрішньомолекулярною перебудовою лимонної кислоти. Проміжним продуктом цієї перебудови є **цис-аконітова кислота**.

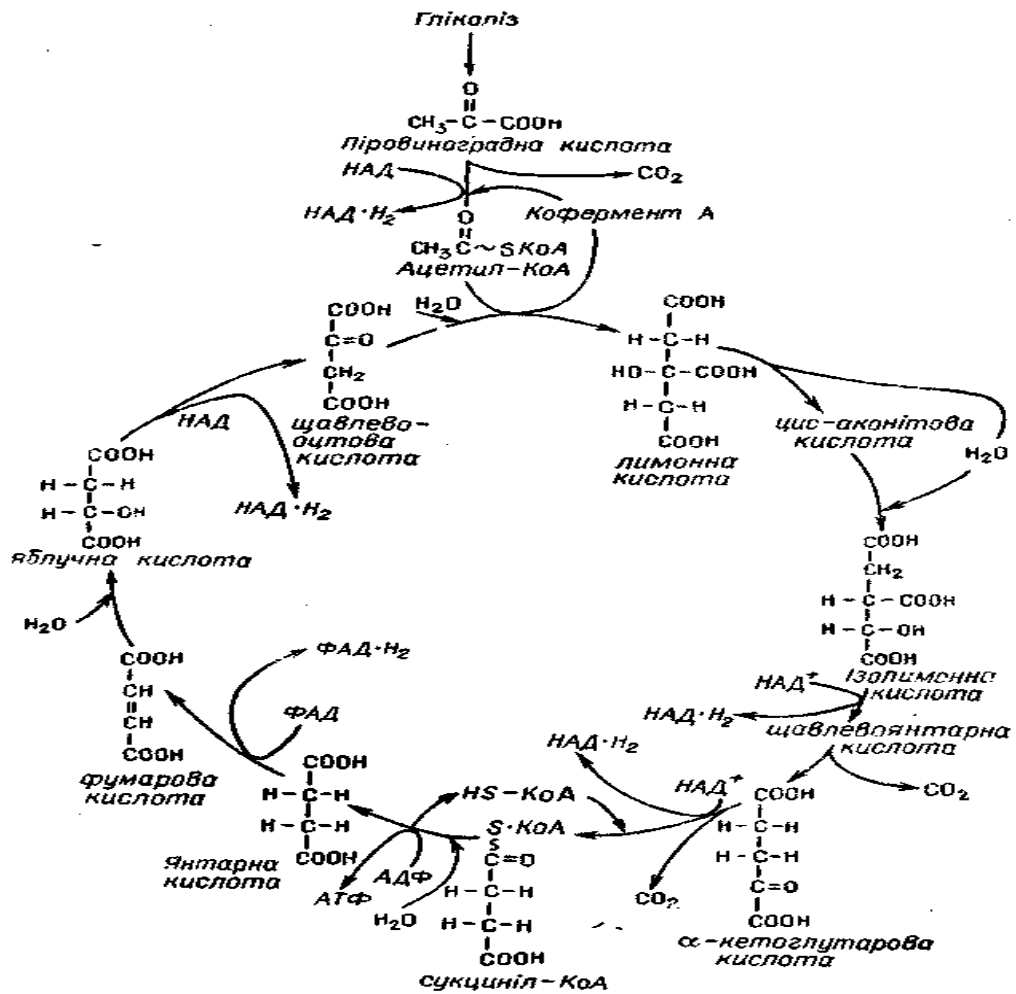


Рис. 11. Загальна схем циклу трикарбонових кислот

Потім ізолимонна кислота підпадає окисному декарбоксілюванню з участю ізоцитратдегідрогенази, коферментом якої є НАД⁺. Імовірним проміжним продуктом цієї реакції є щавлевоаянтарна кислота, кінцевим - α-кетоглутарова кислота. У результаті цієї реакції втрачається молекула CO₂ і генерується НАД·Н₂.

Кетоглутарова кислота також підпадає окисному декарбоксілюванню. Реакція каталізується α-кетоглутаратдегідрогеназним мультиферментним комплексом. При цій реакції вивільняється CO₂, утворюється НАД·Н₂ та сукциніл-КоА.

У наступній реакції сукциніл-КоА перетворюється в янтарну кислоту під дією фермента сукциніл-КоА-синтетази. Енергія, яка вивільняється при розщепленні нагромаджується в АТФ шляхом приєднання фосфатного

залишку до АДФ.

На наступному етапі янтарна кислота окислюється з утворенням **фумарової**. Каталізує відняття двох атомів водню від янтарної кислоти **фермент сукцинатдегідрогеназа**.

Фумарова кислота під впливом **фермента фумарази** приєднує водень і перетворюється в **яблучну кислоту (малат)**.

ЦТК завершується окисненням яблучної кислоти у **щавлевооцтову**. Цю реакцію каталізує **малатдегідрогеназа**. Утворена щавлевооцтова кислота знову реагує в ацетил-КоА, що приводить до повторення циклу. **Єдина умова безперервності циклу** - надходження нових порцій **ацетил-КоА**. Шлях утворення ацетил-КоА з піровиноградної кислоти є основним, але не єдиним. Ацетил-КоА може також утворюватися при окисненні жирних кислот, деяких амінокислот. Таким чином, у вищих рослин **дихальним субстратом** можуть бути усі основні запасні речовини: вуглеводи, жири, білки.

3. Гліоксилатний цикл і його значення для насіння олійних культур.

Гліоксилатний цикл - циклічний ферментативний процес, в якому відбувається послідовне перетворення активної форми оцтової кислоти через стадію утворення гліоксилової кислоти. **Відбувається** він у гліоксисомах.

Гліоксилатний цикл є видозміненим циклом трикарбонових кислот. Лише два ферменти інакші, ніж у циклі трикарбонових кислот - **ізоцитратліаза і малатсинтаза**, але саме вони забезпечують специфічність роботи циклу.

Початкові реакції гліоксилатного циклу і ЦТК, ідентичні (**рис. 10**).

У пусковій реакції циклу ацетил-КоА конденсується з **щавлевооцтовою кислотою**, утворюючи **лимонну кислоту**, яка потім перетворюється у **цис-аконітову**, а потім в **ізолимонну кислоту**.

У наступній реакції специфічний для гліоксилатного циклу **фермент ізоцитратліаза** розщеплює ізолимонну кислоту до янтарної і гліоксилової кислот.

Другий специфічний для гліоксилатного циклу **фермент малат-**

синтаза каталізує реакцію конденсації **глюксілової кислоти** з другою молекулою **ацетил-КоА** з утворенням **яблучної кислоти**.

Яблучна кислота окислюється малатдегідрогеназою, для діяльності якої необхідний НАД, внаслідок цієї реакції регенерує **щавлевоцтова кислота**, і **цикл замикається**. Пара водневих атомів, які відокремилися від яблучної кислоти передаються в **електрон-транспортний ланцюг**, внаслідок чого синтезуються **три молекули АТФ**.

Таким чином, при кожному оберті циклу в нього залучаються **дві молекули ацетил-КоА**, які постачаються запасними жирами. У кожному оберті циклу утворюються **янтарна і яблучна кислоти**, які можуть поповнювати ЦТК, або використовуватися як будівельні блоки у інших біосинтезах, наприклад при побудові полісахаридів клітинної стінки та інших вуглеводів, необхідних для росту проростка.

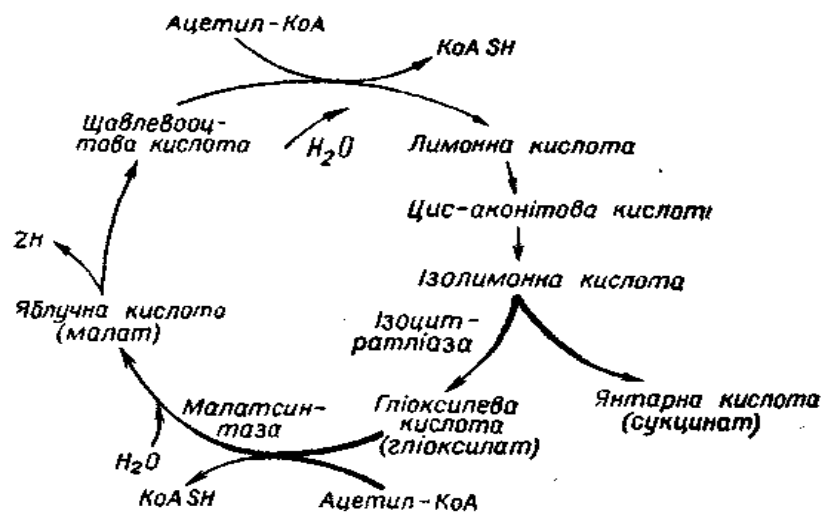


Рис. 12. Гліюксилатний цикл

Гліюксилатний цикл має особливе значення для насіння олійних культур. Під час проростання цього насіння жир підтримує ріст проростка, поки він повністю не перейде до фотосинтезу. Гліюксилатний цикл дає можливість перетворювати запасний жир у вуглеводи. Крім того, на один оборот циклу **відновлюється одна молекула НАД**, енергія якої може бути використана на синтез АТФ або на інші процеси. Гліюксилатний цикл у проростаючому

насінні олійних культур відбувається в **органелах - гліоксисомах**. У гліоксисомах відбувається перетворення вільних жирних кислот до **ацетил-КоА**, який залучається в гліоксилатний цикл.

Пентозофосфатний шлях окислення глюкози, його енергетика і значення

Крім гліколізу в рослинних клітинах існує інший прямиий і коротший шлях окислення глюкози (усього 12 реакцій, в той час як гліколіз і цикл Кребса включають понад 30). Ключову роль у цьому циклі відіграють **пентозофосфати**, у зв'язку з цим його називають **окисним пентозофосфатним шляхом (ПФШ)**.

Отже, **пентозофосфатний шлях дихання** - спосіб катаболізму гексоз, в якому беруть участь п'ятивуглеводні - пентози. Окислення глюкози при цьому шляху пов'язано з відщепленням першого атома вуглецю у вигляді CO_2 .

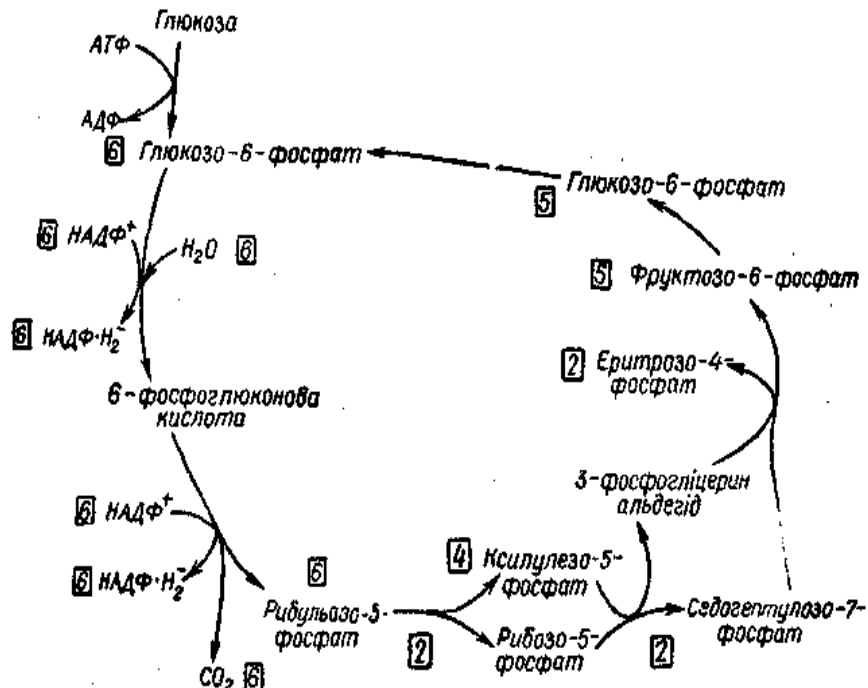
Пентозофосфатний шлях дихання (ПФШ) відбувається в розчинній частині цитоплазми і **має дві фази**.

Перша фаза окисна: глюкозо-6-фосфат окислюється до рибулозо-5-фосфату, в фізіологічних умовах вона є незворотною.

Друга фаза неокисна, це взаємоперетворення трьох-, чотирьох-, п'яти-, шести-, семивуглецевих цукрів, що приводить до регенерації глюкозо-6-фосфату. Таким чином, як і ЦТК, пентозофосфатний шлях є циклічним, бо в кінці регенерується вихідний субстрат - глюкозо-6-фосфат (**рис. 11**).

Вихідним субстратом циклу є глюкозо-6-фосфат, який може виникати у різних реакціях. Якщо ж у цикл вступає **нефосфорильована глюкоза**, то спочатку вона фосфорильовується за допомогою АТФ, перетворюючись у глюкозо-6-фосфат, який окислюється шляхом дегідрування **глюкозо-6-фосфатдегідрогеназою**. У результаті реакції утворюється **6-фосфоглюконова кислота і НАДФ-Н₂**. В наступній реакції 6-фосфоглюконова кислота під дією **НАДФ+-залежної 6-фосфоглюконатдегідрогенази** підпадає окисному декарбоксілюванню. У результаті утворюється п'ятивуглецевий цукор **рибулозо-5-фосфат**, виділяється CO_2 і

виникає ще одна молекула НАДФ-Н₂. На цьому закінчується перша фаза пентозофосфатного шляху.



45. Спрощена схема пентозофосфатного циклу. Цифрами у квадратах позначено кількість молекул, що беруть участь у циклі

Друга фаза складається з реакцій, що відбуваються за участю ферментів **транскетолаз і трансальдолаз**. Внаслідок рекомбінацій утворюються **3-фосфогліцеринувий альдегід**, цукор з сімома вуглецевими атомами - **седогентулозо-7-фосфат**, цукор з чотирма вуглецевими атомами - **еритрозо-4-фосфат**, а також **фруктозо-6-фосфат**, який може ізомеризуватися у **глюкозо-6-фосфат**. У разі потреби 3-фосфогліцеринувий альдегід і фруктозо-6-фосфат можуть бути метаболізовані за гліколітичним шляхом. За шість обертів ПФШ може відбутися повне окислення глюкозо-6-фосфату до CO₂. При цьому з шести молекул глюкозо-6-фосфату регенерують п'ять молекул глюкозо-6-фосфату і виділяється шість молекул CO₂.

Велике значення **пентозофосфатного шляху** полягає ще в тому, що в циклі утворюються пентози, необхідні для біосинтезу різних нуклеотидів і нуклеїнових кислот. У ПФШ також утворюються цукри з різною кількістю вуглецевих атомів (C₃-C₇), серед них еритрозо-4-фосфат, необхідний для синтезу шикимової кислоти, яка є попередником ароматичних амінокислот,

вітамінів, фітогормонів та інших фізіологічно активних сполук.

Пентозофосфатний окисний шлях дихання по суті є оберненим до фотосинтетичного (відновного) циклу Кальвіна, тому його проміжні продукти можуть брати участь у темновій фазі фотосинтезу.

Завершуючи розгляд різних дихальних циклів, слід відзначити, що гліколіз, цикл трикарбонових кислот, пентозофосфатний окисний шлях, гліюксилатний цикл - система взаємопов'язаних процесів. Вони мають загальні субстрати і проміжні продукти, які здатні переміщатися з одного циклу в інший і там використовуватись. Який з циклів переважатиме у клітині, залежить від функціонального її стану і умов існування. Наприклад, в анаеробних умовах переважає гліколіз. Активність пентозофосфатного шляху зростає при несприятливих умовах: посуші, засоленні ґрунту, калійному голодуванні, затіненні, інфекції, старінні.

Питання для самоконтролю

1. Яке значення дихання в житті рослини?
2. Який взаємозв'язок між диханням і бродінням?
3. Які субстрати дихання?
4. Що таке дихальний коефіцієнт?
4. Які ферменти дихального циклу Вам відомі?

Лекція 10

МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ

1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.
2. Фізіологічна і біохімічна роль макро- і мікроелементів у житті рослин.
3. Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм і адитивність.
4. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин.

1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин

Багатовікова практика землеробства стверджує, що рослина живиться з ґрунту. Рослина утворює в ґрунті потужну кореневу систему, але якщо її

втягти з коренем із землі, дуже швидко гине. Хлібороби дуже давно виявили, що є добрі родючі ґрунти, з яких збирають великі урожаї, і є ґрунти неродючі. Не відразу зрозуміли люди, що родючість ґрунтів є не дією якихось надприродних сил, а проблемою забезпечення рослин поживою.

В середині XIX ст. Ю. Сакс та В. Кноп у водних поживних сумішах, Сальм-Гарстмар на прожареному піску з додаванням мінеральних елементів вирощували рослини від насіння до насіння, встановлювали необхідність окремих елементів для росту і метаболізму рослин, їх оптимальні концентрації і співвідношення. До початку XX ст. була доведена необхідність для рослин **C, H, O, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe**, які містяться в рослинах у кількості, вищій від 0,01 %. Ці елементи одержали назву **макроелементи**. В ті ж роки вивчали вплив на рослини **Mn, Cu, Zn**, але в досліджах їх використовували в тих же концентраціях, що і макроелементи, тому виявили лише їх токсичну дію. У 20-30 роках XX ст. у зв'язку з інтенсивним вивченням металоферментів була доведена необхідність для рослин **Cu, Zn, Mn, Mo**, але в дуже малій концентрації (0,001-0,00001 %), за що їм дали назву **мікроелементи**. До 50-х років XX ст. було виявлено, що до складу рослин входить до 40 мікро- і ультрамікроелементів (10^{-6} - 10^{-12} %). До ультрамікроелементів - **Ag, Au, Li, Pb** та інші. Варто зауважити, що використовувати лише концентрацію як доказ необхідності елементів недоцільно, бо рослини можуть нагромаджувати елементи, які не тільки непотрібні, але й можуть бути токсичними (**Al, Ni, Se, F**).

Поділ хімічних елементів на макро- і мікроелементи досить умовний, бо хоча потреба вищих рослин у калії в тисячу разів більша, ніж в борі, потреба в залізі і марганці досить часто однакова. Тому багато дослідників відносять залізо до мікроелементів.

Елементи **C, O, H, N** називають **органогенами**, бо з них будуються органічні речовини. На них припадає 95 %, а на зольні елементи - 5 % сухої маси рослин. Назва "зольні елементи" пов'язана з тим, що їх визначають в золі, яка лишається після спалювання рослин.

Деякі, але не всі, рослини потребують **натрію, або кремнію, або кобальту, або нікелю.**

2. Фізіологічна і біохімічна роль макро- і мікроелементів у житті рослин

Мінеральні речовини розподілені в рослинах нерівномірно. Найбільший вміст мінеральних речовин в тканинах і органах, побудованих переважно з живих клітин: у листках - 10-15 %, в коренях, стеблах - 4-5 %, в насінні - 3 % на суху масу, а в деревині, де рівень життєдіяльності досить низький, всього біля 1 %. Для рослинних тканин характерний високий вміст калію (25-35 % від загальної маси золи), багато фосфору (7-10 %) кальцію (3-30 %). Солома злаків збагачена калієм (більше 40 % маси всієї золи), зерно злаків - фосфором (до 50 %), головним чином, у вигляді фітину.

Мінеральні речовини присутні в рослинному організмі в різних формах:

1) у міцних з'єднаннях з органічними речовинами (сірка - в складі білків, фосфор - в нуклеїнових кислотах, магній - у хлорофілі, мідь, цинк - у складі деяких ферментів);

2) в розчинному стані у тканинних рідинах, в цитозолі (катиони K, Na, Mg, Ca, аніони Cl, S, P);

3) у формі нерозчинних відкладень (Ca у вакуолярному соку).

Значення мінеральних речовин в житті рослин велике і багатостороннє.

Функції, які виконують мінеральні речовини, поділяють на **структурну, каталітичну, електрохімічну.**

Структурну функцію виконують ті елементи, які вбудовуються в хімічні структури біологічних молекул або використовуються для побудови полімерів. Взаємодіючи з молекулами найважливіших біополімерів - білків, нуклеїнових кислот - мінеральні речовини впливають на формування їх просторової будови. До елементів, у яких переважає структурна функція, відносяться **C, O, H, N**; саме з них будуються різноманітні органічні молекули. Структурну роль виконують також **сірка, фосфор, кальцій** та інші

макроелементи. Так фосфор є компонентом ДНК, РНК, фосфоліпідів мембран. Кальцій, з'єднуючись з пектиновою кислотою, зміцнює стінки клітин.

Каталітичну роль відіграють неорганічні іони, включені в активні центри ферментів, та іони, які активують або регулюють роботу ферментів. Так, **залізо** входить в активні центри ферментів, які беруть безпосередню участь в окисно-відновних реакціях фотосинтезу і дихання. **Калій** впливає на активність більше ніж 60 ферментів, регулює просторову будову деяких з них. До елементів, які активують багато ферментативних реакцій, відносяться **Fe, Cu, Mo, Zn, Mn, Ca, K** та інші.

Електрохімічна роль елементів включає зрівноваження концентрацій іонів, стабілізацію макромолекул, стабілізацію колоїдів, нейтралізацію зарядів, участь у процесах проникності мембран, у створенні осмотичного потенціалу клітин та інші. В електрохімічних процесах приймають участь **K, Na, Ca, Mg, H, Cl** та інші.

Більшість елементів виконують в живому організмі **декілька функцій**. Наприклад, **магній** є необхідним структурним компонентом молекули хлорофілу, а також він є кофактором багатьох ферментів, **Mg** також впливає на функціонування клітинних органелів рибосом.

Більшість елементів мають у клітині чітку локалізацію, певну концентрацію. Елементи взаємодіють між собою в біохімічних процесах, забезпечуючи нормальне функціонування рослинного організму.

Мінеральні речовини неметали надходять в рослини у вигляді аніонів (фосфор, сірка, хлор, силіцій, бор) метали - у вигляді катіонів (калій, натрій, кальцій, магній) або металохелатів (залізо, мідь та інші).

Азот рослини поглинають як у вигляді катіона, так і у вигляді аніона.

3. Антагонізм іонів і врівноважені розчини. Синергізм і адитивність

Між елементами мінерального живлення існують певні співвідношення: внесення в поживну суміш надміру одного з елементів може вплинути на поглинання, розподіл і функціонування інших елементів. **Явище, коли іон,**

присутній у поживному середовищі в надлишку, пригнічує поглинання іншого виду іонів, одержало назву **антагонізм іонів**. Ще Остергаут спостерігав, що проростки пшениці, які росли на односольових розчинах CaCl_2 або KCl , відчували їх отруйну дію і утворювали лише ослаблені корінці. На розчині з суміші цих двох солей розвиток коренів був кращим, а на зрівноваженому розчині з суміші $\text{KCl} + \text{CaCl}_2$ - найкращим. Антагонізм звичайно виявляється між одновалентними і двовалентними катіонами, наприклад, K^+ і Ca^{2+} , однак його спостерігають і між іонами однакової валентності: **Na і K, Ca і Mg**.

Існує загальне правило, що збільшення постачання одного катіона веде до зменшення надходження в рослину катіонів інших видів і навпаки. Це явище добре вивчене на прикладі **калію**, поглинання якого регулюється активною системою. В досліджах Форстера і Менгеля ячмінь вирощували на повному поживному розчині. У дослідному варіанті з розчину на 8 днів видалили калій, а потім визначали концентрацію катіонів у коренях і стеблі.

Перерва в постачанні **K** призвела до зменшення доз вмісту калію в коренях і стеблі. При відсутності **K** в поживному середовищі в рослинах зросла концентрація **Ca, Mg і Na**. В цілому перерва в постачанні калію істотно не вплинула на загальний вміст 4-х катіонів, тобто нестача еквівалентів **K** покривалась за рахунок інших катіонів.

Однак ці катіони були неспроможні виконувати функції калію, що призвело до значного зменшення урожаю.

Антагоністичний взаємовплив відомий і у аніонів, особливо між **Cl** (хлоридів) і **NO₃** (нітратів) Високий вміст хлоридів у середовищі пригнічує поглинання нітратів і навпаки. **Однак антагонізм аніонів виявлений значно слабше, ніж катіонів.**

Розчини, в яких шкідлива дія іонів виявляється в найменшій мірі, називаються зрівноваженими. Прикладом природних зрівноважених розчинів є морська вода, плазма крові. Незрівноважені розчини містяться в

засолених ґрунтах, виникають вони і при невмілому використанні мінеральних добрив. Щоб рослини добре росли, розчини природних ґрунтів, а також розчини штучних поживних сумішей повинні бути зрівноваженими.

Вважають, що сольові розчини для рослин зрівноважені, якщо відношення концентрацій одно- і двовалентних катіонів приблизно дорівнює 10:1.

Поширеною взаємодією іонів є адитивність (додавання): дія суміші компонентів розчину дорівнює сумі дій окремих солей.

Адитивність дії суміші елементів має місце, наприклад, в явищах осмосу, бо осмотичний потенціал сольової суміші поживного розчину дорівнює сумі парціальних осмотичних потенціалів солей, які входять в суміш. При використанні мінеральних добрив на засолених ґрунтах можна одержати негативний результат, бо, як наслідок адитивної взаємодії іонів, може погіршитись поглинання води.

Явище взаємного підсилення фізіологічної дії одного елемента іншим носить назву синергізм. Можливе взаємне підсилення як позитивного, так і негативного впливу солей. Наприклад, при одночасному використанні азотних і фосфорних добрив збільшення урожаю, як правило, перевищує суму збільшення, одержаного від використання кожного з добрив окремо.

4. Особливості нітратного і амонійного живлення рослин

Кругообіг азоту в природі

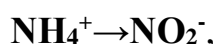
Як хімічний елемент азот було відкрито у 1772 р. Його назва "азот" (від грец. *a* - частка заперечення, *зоон* - життя, тобто непридатний для життя) вказувала на те, що ні зелені рослини, ні представники тваринного світу не пристосовані до споживання чи дихання газоподібним азотом. Однак пройшло трохи більше ста років після відкриття азоту, і були відкриті деякі прокаріоти - бактерії і ціанобактерії, які асимілювали газоподібний азот. У XIX ст. було

встановлено, що азот - найважливіший елемент-органоген, без якого життя неможливе.

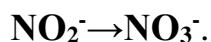
Цикл перетворень, завдяки яким азот з атмосфери переходить в біосферу, постійно циркулює між різними живими організмами, ґрунтом, водоймами і знову повертається в атмосферу, називають кругообігом азоту.

Білки, нуклеїнові кислоти, сечовина, сечова кислота, хітин, гумусові кислоти, інші азотовмісні органічні сполуки ґрунту мінералізуються різними гнильними бактеріями, грибами, актиноміцетами. Кінцевий продукт мінералізації - NH_3 , або частіше розчинений у воді іон амонію NH_4^+ , тому процес звать **амоніфікацією**, а його збудників - **амоніфікаторами**.

Частина аміаку окислюється специфічними бактеріями. Встановлено, що одна група мікроорганізмів окислює **аміак до азотистої кислоти**



а друга окислює **азотисту кислоту до азотної**



Процес мікробіологічного окислення аміаку до азотистої, а потім до азотної кислоти називають нітрифікацією, а його збудників - нітрифікаторами.

Процес, внаслідок якого окислені форми азоту (нітрати, нітрити) відновлюються до газоподібних азотних сполук, називають денітрифікацією, а мікроорганізми - збудники процесу - денітрифікаторами. Денітрифікація у ґрунті веде до великих втрат цінних для рослин мінеральних азотних сполук. Приблизно до 15 % азотних добрив, які вносять в ґрунт, втрачаються через їх денітрифікацію.

Азот в доступній формі у всіх ґрунтах є лімітуючим елементом живлення для рослин. У зв'язку з кругообігом азоту необхідно вирішувати також питання охорони навколишнього середовища, оптимізації поживних режимів рослин, збереження і підвищення потенційної родючості ґрунтів, створення нових способів підвищення ефективності біологічної фіксації азоту.

Функції азоту в рослині. Форми азоту, які споживає рослина

У сухій масі рослин міститься від 1 до 5 % азоту. Азот входить до складу найважливіших біологічних сполук у рослині: **амінокислот, білків, пуринових та піримідинових основ, нуклеотидів, нуклеїнових кислот**. Багато вітамінів містять азот. Всі вони синтезуються рослинами, а тварини їх одержують з рослинною їжею. Азот входить до складу хлорофілу та інших органічних молекул з порфіриновими кільцями, а також до рослинних гормонів, алкалоїдів, аміноцукрів.

В більшості сільськогосподарських районів врожаї рослин визначаються запасом азоту в ґрунті, якого зазвичай дуже мало. В ґрунті азот майже цілком зв'язаний з гумусом, невелику частину містять свіжі рослинні рештки або внесені органічні залишки, **які досить швидко мінералізуються з вивільненням аміаку**. Амонійний азот NH_4 може бути як в ґрунтовому розчині, так і в поглиненому стані (приблизно 2/3 від загальної кількості). В ґрунтовому розчині присутні іони NH_3 (**аміак**), які легко рухомі і швидко вимиваються. В ґрунті, заселеному кореннями, більше іонів NH_3 , в погано провітрюваному і кислому переважають іони NH_4 .

Основні джерела азоту для рослин - це мінеральні сполуки. На відміну від інших поживних елементів, рослини здатні поглинати азот ґрунту як у формі **катіона NH_4^+** , так і **аніона NH_3^-** .

Кількість доступних форм азоту в ґрунті непостійна і залежить від багатьох причин: механічного складу ґрунту, його фізичних і хімічних властивостей, мікробіологічних процесів, вирощуваних рослин та інше.

Перевага NH_4^+ і NH_3^- як джерел азоту залежить від реакції ґрунтового середовища, вмісту запасних вуглеводів в насінні і проростках, від біологічних особливостей рослин.

Нітрати поглинаються головним чином як NO_3^- – **котранспорт**: з клітини через плазмалему протонним насосом викидається H^+ , а коли він повертається назад в цитозоль, разом з ним заходить іон NO_3^- . Цей процес пов'язаний із зростанням рН у зовнішньому середовищі.

Газоподібний NH_3 може адсорбуватись через продихи, він більш токсичний, ніж NH_4^+ , бо викликає різке підвищення рН у цитозолі, що **пригнічує фермент глутамін-синтетазу** і блокує весь метаболізм азоту. Головна різниця між поглинанням NO_3^- і NH_4^+ - в їх **чутливості до рН** зовнішнього середовища:

1. NH_4^+ краще поглинається при нейтральному рН 7, а в кислому середовищі його поглинання спадає.

2. NO_3^- , навпаки, краще поглинається при кислому рН 5,5, бо потрібно багато протонів для протонного котранспорту нітратів.

На початкових фазах розвитку, коли більшість рослин ще бідні на вуглеводи, краще засвоюється нітратний азот, а засвоєнню амонію заважає відсутність органічних кислот, які утворюються з вуглеводів і необхідні для перетворення амонію в амінокислоти і аміді. Коли ж у рослини достатньо розвинеться асиміляційна поверхня, амонійні добрива стають ефективними.

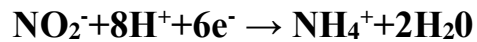
Нітрати перш ніж будуть використані для синтезу азотовмісних органічних речовин, мають бути відновлені до NH_4^+ . **Відновлення нітратів відбувається у два етапи.** Спочатку нітрати відновлюються до нітритів за допомогою **ферменту нітратредуктази (НР).**



Фермент одержує відновлюючі еквіваленти від НАД-Н (або НАДФН), які утворюються в анаеробній фазі дихання - гліколізі, а у рослин з C_4 - типом фотосинтезу - від окислення яблучної кислоти в щавлевооцтову. НР знаходиться в цитозолі клітин кореня і листя, після кількох годин роботи вона руйнується і повинна синтезуватись знову. Індукує синтез концентрація іонів NO_3^- , інтенсивність світла, концентрація вуглеводів.

Нітрити пересуваються в безколірні пластиди (в корені) або в хлоропласти (у листках), де швидко відновлюються до NH_4^+ з участю фермента нітритредуктази (НІР). В зелених пластидах листків донором електронів для НІР служить ферредоксин, який у свою чергу одержує електрони від фотосинтетичного електротранспортного ланцюга. В коренях

відновлення відбувається в безколірних пластидах, а донором електронів є НАД або НАДФ, які утворюються в процесі дихання.



Нітриредуктаза в 5-20 разів активніша від нітратредуктази, тому нітриту в клітинах не нагромаджуються. Вся послідовність реакцій вимагає великої витрати енергії - на атом азоту витрачається 12 АТФ-еквівалентів.

Якщо нітратів надходить мало, вони відновлюються в коренях, якщо багато, то більша їх частина рухається догори по стеблу і відновлюється в листках. Не всі рослини мають однакову здатність метаболізувати NO_3^- в листках. У більшості деревних порід, чагарників всі нітрати відновлюються в коренях, і в плодах їх уже немає. У більшості трав'янистих рослин відновлення нітратів може відбуватись і в коренях, і в листках, частіше в листках. У нормі концентрація нітратів в рослинних тканинах до 0,2 % від сухої ваги, що складає від 0 до 10 % загального азоту. Нагромадження нітратів навіть до 2,5 % малотоксичне для рослин. В організмі людини або тварин, які живляться продуктами рослинного походження, під впливом мікрофлори кишечника відбувається відновлення нітратів до нітритів, які набагато токсичніші. Нітриту взаємодіють з гемоглобіном, переводячи його двовалентне залізо у тривалентне, і тим блокують його здатність зв'язувати кисень. Особливо загрозове підвищення вмісту нітратів і нітритів у питній воді, їжі для дітей молодших 6 місяців, молодих тварин. Нагромадження нітратів загрозове в продуктах, які споживають сирими: зелена цибуля, салат, капуста, кавуни, дині. Нітрати нагромаджуються в рослинах як при їх надлишковому постачанні, так і при недостатньому освітленні і, як наслідок, відсутності відновлюючих еквівалентів.

Амоній у великих концентраціях токсичний як для рослин, так і для тварин, бо він руйнує протонний градієнт на мембранах, який використовується при транспорті електронів у процесах фотосинтезу, дихання, а також при транспорті метаболітів у вакуолю. Клітини рослин здатні швидко знижувати токсичний ефект амонію, утвореного як при відновленні

нітратів, так і при інших процесах, шляхом його швидкої асиміляції з утворенням глютаміну і глютамінової кислоти або швидкого перекидання у вакуолі.

Високий вміст азотних добрив у ґрунті негативно впливає на рослини: змінюється гормональний статус рослин, утворюється багато паренхімних та мало склеренхімних клітин, знижується проникність мембран, швидкість відтоку асимілятів з листка. Це відбивається на кількісному і якісному складі продуктів фотосинтезу. Досить підживлені азотом рослини менш стійкі проти бактеріальних і грибних хвороб, через недорозвинену склеренхіму легко вилягають.

Азот інтенсивно поглинається рослинами на ранніх фазах росту, а в репродуктивній фазі поглинання падає. Злакові беруть 90 % необхідного їм азоту до початку репродуктивного росту. Цей азот скеровується в молоді ростучі листки, а коли листки досягають максимальних розмірів, вони починають експортувати азот, але не припиняють його імпортувати. Особливо інтенсивно експортується азот у насіння. Пізнє внесення азотних добрив під зернові рослини викликає їх вилягання.

В ґрунті рослини конкурують з мікроорганізмами за джерела азоту, тому приблизно через 40 днів після внесення азотні добрива майже повністю використовуються. Однак частина азоту, яка була використана мікроорганізмами після їх відмирання і мінералізації, звільнюється і використовується рослинами частково в цьому, частково в наступному вегетаційному періоді. В умовах ґрунту азотні добрива в кращому випадку лише на 50 % використовуються на створення врожаю. Решта 50 % витрачається внаслідок вимивання, денітрифікації або через відсутність вологи, тому в помірному кліматі азотні добрива використовуються повніше, ніж в посушливому. У більшості ґрунтів врожаї лімітуються нестачею азоту, і тільки внесення азотних добрив забезпечує одержання високих і сталих врожаїв. У рослин мало лабільних запасів азоту, його дефіцит виявляється дуже швидко, рослини починають розкладати свої білки, щоб реутилізувати

азот. Першими розкладаються білки хлоропластів. Рослини з нестачею азоту низькорослі, корені не розгалужуються, листя дрібне, блідо-жовте; особливо помітне пожовтіння на старих листках, які передчасно опадають. Фази вегетації таких рослин скорочуються.

1. NO_2^- – нітрит (азотиста к-та)

2. NO_3^- – нітрат (азотна к-та)

3. NH_3 – аміак

4. NH_4^+ – амоній

Питання для самоконтролю

1. Який розвиток вчення про мінеральне живлення рослин?
2. Яка фізіологічна і біохімічна роль макро- і мікроелементів у житті рослин?
3. Що таке антагонізм іонів і врівноважені розчини?
4. Що таке синергізм і адитивність?
5. Яка фізіологічна роль Азоту?
6. Які особливості нітратного і амонійного живлення?

Лекція 11

РІСТ РОСЛИН

1. Онтогенез, ріст та розвиток їх поняття та взаємозв'язок.
2. Типи росту.
3. Взаємодія органів та кореляція.
4. Стан спокою рослин (фізіологічний та вимушений). Способи припинення та подовження спокою.

1. Зміст понять онтогенез, ріст та розвиток рослин

Спостереження за рослинами показують, що з часом вони змінюються. Ці зміни багатогранні і містять у собі зміни розмірів: висоти, ваги, кількості метамерів, тобто листків, пагонів та інших органів. Спостерігаються також зміни властивостей: у певні періоди часу рослина формує тільки пагони й листя і не здатна до цвітіння, а інші утворює органи

розмноження - квітки, а пізніше плоди і насіння.

Для того щоб створити фізіологічні основи технології вирощування, післязбиральної обробки та зберігання сільськогосподарської продукції, увесь метаболізм - складний комплекс фізіологічних та біохімічних явищ, необхідно вивчати у процесі розвитку рослин. Лише при такому підході можна теоретично обґрунтувати комплекс агротехнічних заходів, який забезпечить оптимальний режим живлення та водообміну рослин, раціональне використання сонячної енергії, систему захисту рослин від дії несприятливих факторів й дасть змогу отримувати високі й сталі врожаї сільськогосподарських рослин.

Уся сукупність цих змін складає індивідуальне життя рослини - онтогенез.

При вивченні життєдіяльності рослин слід правильно орієнтуватися в поняттях та термінах, що з нею пов'язані.

Онтогенез - індивідуальний розвиток організму від зиготи чи вегетативного зачатку до природної смерті. Онтогенез - наслідок реалізації спадкової програми розвитку в конкретних умовах навколишнього середовища, що закодовано у генотипі й виявляється у фенотипі.

У процесі онтогенезу відбувається синтез та перетворення речовин, поділ клітин та утворення нових структур організму. У зв'язку із цим розглядається два поняття: **розвиток та ріст.**

Розвиток - якісні зміни у структурі і функціональній активності рослин та його окремих частин у процесі онтогенезу. Виникнення якісних відмін між клітинами, тканинами та органами називається диференціюванням.

Ріст - зростання маси, лінійних розмірів рослини та її окремих органів за рахунок збільшення числа та маси клітин, а також неклітинних утворень у результаті переваги процесів анаболізму над катаболізмом.

Поняття розвиток та ріст суттєво розмежовувати не слід: вони відбивають єдиний біологічний процес відтворення організму, в основі

якого є обмін речовин.

В онтогенезі у результаті росту і розвитку утворюються й розвиваються вегетативні, репродуктивні органи рослин та статеві елементи, що прийнято називати органогенезом, або новоутворенням.

У сільськогосподарській практиці використовується два поняття "вегетаційний період" і "період вегетації", але чіткого їх визначення немає. Відомо, що як у теоретичному, так і практичному плані розмежування цих понять має принципове значення.

Вегетаційний період - час, протягом якого рослина росте, у однорічних - від накльовування насіння до збиральної стиглості, а у багаторічних - від пробудження їх повесні до переходу у стан спокою (літнього чи осіннього).

Період вегетації - пора року, коли можливі ріст і розвиток (вегетація) певних видів рослин у конкретних кліматичних умовах.

Щодо меж, які визначають початок і завершення онтогенезу існують різні погляди. Вчені, які вивчають біологію розвитку рослин онтогенез розглядають від зиготи й завершують природною смертю.

У рослинництві та насіннезнавстві онтогенез розглядається "від насіння до насіння", тобто від його проростання до досягання нових плодів. Але слід зазначити, що при такому підході перекручується істинна схема онтогенезу, не акцентується увага на початкове життя особини на материнській рослині, коли організм найбільш пластичний. При цьому із загального циклу розвитку рослин випадає його важливий ланцюг - спокій насіння. При такому трактуванні розвитку рослин поєднуються онтогенези двох організмів: материнського, починаючи від його ювенільного періоду до природної смерті, й дочірного - від утворення зиготи до досягання насіння, що становить ембріональний період. При цьому порушується послідовність процесів розвитку, і фактично онтогенез ототожнюється з вегетаційним періодом рослин, що невірно.

Ембріональний період онтогенезу триває від утворення зиготи до завершення досягання насіння. З огляду насіннезнавства - процес

формування насіння.

У ювенільний період онтогенезу насінних рослин спостерігаються два типи живлення - **гетеротрофне**, яке здійснюється за рахунок запасних речовин насіння (зародка, ендосперму, перисперму, сім'ядолей), і **автотрофне** - за рахунок енергетичного матеріалу, що утворюється в рослині у процесі фотосинтезу. Існує ще **мезотрофне**, змішане живлення.

Гетеротрофне живлення триває від перших процесів проростання насіння до повного переходу молодої рослини на автотрофне живлення.

Генеративний період онтогенезу відбувається у дві фази - статевої стиглості, яка настає за ювенільним періодом й включає споро та гаметогенез й триває до початку процесу запліднення та **фази розмноження**, що починається від запилення й становить основну частину процесу формування насіння.

Завершується онтогенез сенильним періодом (період старості), протягом якого відбувається досягання насіння нового покоління й відмирання материнської рослини.

2. Типи росту

Ріст рослини і її органів здійснюється **шляхом розмноження і росту клітин**. У початковій ембріональній фазі росту основним процесом є збільшення кількості клітин і загальної маси живої речовини за рахунок надходження та перетворення поживних речовин. Розміри ж клітин деякий час залишаються постійними, оскільки при досягненні дочірньою клітиною розмірів материнської вона тут же починає ділитися. Загальна кількість ембріональних клітин, що перебувають у стані поділу, в органах рослин, які безперервно ростуть, залишається постійною, оскільки частина клітин, яка утворилася раніше, переходить в **наступну фазу росту - розтягнення**.

Фаза розтягнення характеризується швидким утворенням і розростанням вакуолі, значним збільшенням клітинної оболонки і всього об'єму клітини.

Після набирання клітинною оболонкою певного розміру і нагромадження в ній клітковини розтягненість клітини гальмується і її збільшення припиняється. Причому в місцях, де затвердіння оболонки запізнюється, утворюються виступи, які, наприклад, перетворюються в кореневі волоски.

Наступною фазою росту клітини є внутрішня диференціація. Вона характеризується подальшим потовщенням клітинної оболонки за рахунок целюлози або лігніну. У цю фазу росту утворюються всі основні типи тканин - **фотосинтезуючі, запасуючі та механічні.**

Різним органам рослин властиві різні типи росту. Це багато в чому залежить від характеру розміщення конуса наростання. Так, у багатьох рослин він розташований на верхівці пагона і на кінчиках кореня. Тому вони характеризуються **верхівковим, або апікальним ростом.**

У злаків подовження стебла-соломини здійснюється за рахунок росту окремих міжвузлів, у основі яких розташована зона росту. Такий тип росту називається **вставним, або інтеркалярним.** Вставна меристема на нижніх кінцях міжвузлів злаків охоплена піхвою листка і тривалий час залишається активною. Це зумовлює здатність полеглих злаків підніматися, коли вилягання їх настає на пізніх етапах розвитку.

Ріст стебел та коренів у товщину відбувається на основі поділу вторинної меристеми-камбію, який розташований радіальними шарами. У результаті цього утворюються елементи ксилеми та флоєми. Такий тип росту органів рослин називають **радіальним.**

3. Взаємодія органів та кореляція

Окремі органи рослини мають значну самостійність, яка полягає у здатності окремих частин рослини продовжувати самостійне існування і після відокремлення від материнської рослини. Водночас кожна частина рослинного організму **розвивається в досить тісному зв'язку з іншими.** Так, на поглинання води коренями впливає транспірація листків, а на останню -

надходження її в корені. В тісній взаємодії перебуває асиміляційна діяльність листків і вбирання мінеральних речовин коренями. Взаємозумовленість ростових процесів спостерігається між верхівкою пагону і нижче розташованими бруньками. **При активному рості верхівки піхвові бруньки не розвиваються. Це явище називається апікальним домінуванням.** При пошкодженні або відокремленні цієї верхівки сплячі бруньки пробуджуються і розвиваються в бокові пагони.

Аналогічний взаємовплив спостерігається між різними частинами кореневої системи. Верхівка головного кореня затримує утворення і ріст бокових коренів. При обриві верхівки головного кореня він розгалужується. На цьому основана пікіровка розсади, при якій обриваються головні корені, що заглиблюються у менш родючі шари ґрунту. В результаті пікіровки корені розгалужуються ближче до поверхні ґрунту, що зумовлює краще забезпечення рослин вологою та поживними речовинами.

Взаємний вплив органів і тканин на характер росту і розвитку називається кореляцією (у перекладі з латинської мови - співвідношення).

Розрізняють кореляцію трофічну, яка регулюється поживними метаболітами, і гормональну, яка регулюється гормонами.

Важливу роль у кореляції росту рослинних **органів і тканин відіграють їх донорно-акцепторні стосунки. Акцепторами асимілятів, тобто органами, що їх сприймають, є гетеротрофні органи, зокрема корені.** Донорами органічних поживних речовин є листки та запасуючі органи і тканини, які постачають ці продукти. Бруньки, що розпускаються, ростуть за рахунок асимілятів, які надходять із старих фотосинтезуючих листків. **Коли листок досягає приблизно половини свого кінцевого розміру, продукти його фотосинтезу починають перевищувати свої потреби, і він стає донором асимілятів. Органи-акцептори щодо цих продуктів виявляють атрагуючі властивості.** Тобто вони, активно використовуючи ці продукти на ріст, посилюють їх надходження до місць використання. **Висока ростова**

активність органів-акцепторів зумовлена підвищеним вмістом у них індолілоцтової кислоти.

Конкуренція за поживні речовини у гетеротрофних органів рослини є одним із важливих механізмів корелятивного росту. Апікальна брунька головного пагону, в якій ІОК міститься в найбільшій концентрації, зумовлює утворення міцного провідного пучка і найбільшої атрагуючої сили, **завдяки перехопленню поживних речовин у бокових (півхових) бруньок.** Можливо, такий же конкурентний механізм лежить і в основі гальмування росту півхових бруньок листками у період, коли вони самі активно ростуть.

Цілісність рослини, що росте і розвивається, загальнобіологічне явище. Воно визначається його полярністю, тобто морфологічними, анатомічними, фізіологічними і біохімічними градієнтами, які виявляються у відмінах, що виникають на протилежних кінцях або сторонах клітин, тканин, органів і цілої рослини. **В онтогенезі полярність** виникає уже у зиготи. Перший поділ її призводить до утворення двох фізіологічно нерівноцінних клітин. **Одна з них (апикальна) дає початок стеблинці з сім'ядолями,** а друга **(базальна) - кореню.** Полярність клітин зумовлена полярністю білків, нуклеїнових кислот та інших макромолекул, які виникають завдяки різним зарядам, іонному складу, рН середовища, впливу електростатичного поля тощо.

4. Стан спокою рослин (фізіологічний та вимушений). Способи припинення та подовження спокою

В еволюції рослин насіння являє собою найважливіший, а у більшості випадків єдиний засіб збереження у природі видового різноманіття. У рослин у зв'язку із цим вироблялось **багато пристосувальних властивостей,** однією з яких є **здатність насіння перебувати у стані спокою,** який дає їм змогу тривалий час зберігати життєздатність при настанні сприятливих умов прорости й утворити нове покоління рослин.

Спокій насіння належить до завершальної фази ембріонального періоду онтогенезу. Найважливішим біологічним процесом, що спостерігається при органічному спокої насіння, є його фізіологічне досягання, внаслідок якого відбуваються структурні та функціональні перетворення і воно здатне до активного проростання. Цей процес може здійснюватися в дозбиральний період на материнській рослині (часто спостерігається у озимих), при зберіганні (у ярих) і навіть у ґрунті після висіву (у женьшеню).

Згідно з сучасною класифікацією, **спокій насіння поділяють на первинний і вторинний.**

Первинний спокій зумовлюється незрілістю зародка, непроникністю покривів насіння для води і газу, механічними перепонами розвитку зародка, спеціальними вимогами до температури та світла, присутністю інгібіторів. При первинному спокої насіння - не проростає відразу після збирання.

Вторинний спокій настає внаслідок втрати насінням здатності проростати під впливом певних факторів при зберіганні, хоча після збирання воно активно проростало.

Спокій може бути вимушеним і органічним. Перший настає внаслідок дії різних факторів навколишнього середовища, що перешкоджає проростанню, частіше несприятливої температури та нестачі вологи. При другому насіння у зрілому стані це здатне проростати навіть за сприятливих для цього умов. Затримка проростання при такому спокої викликається властивостями зародка чи тканин, що його оточують, а саме ендосперму, насінної шкірки, а також оплодня.

Усі прояви органічного спокою поділяють на **три групи: екзогенний, ендогенний і комбінований.**

Типи екзогенного спокою.

Фізичний екзогенний спокій зумовлюється водонепроникністю шкірки, яка має розвинену кутикулу й шар палісадних клітин. Таке насіння називається твердим.

Механічний екзогенний спокій пов'язується з механічними перепонами проростанню, що створюються оплоднем або його внутрішньою частиною (шкарлупа ліщини, кісточка багатьох плодів). Видалення шкарлупи прискорює проростання насіння.

Хімічний екзогенний спокій зумовлюється інгібіторами, що містяться в насінні й запобігають його проростанню при несприятливих умовах. Інгібітори оплодня такого насіння містять різні фенольні сполуки - саліцилову, оксибензойну, коричну, а також абсцизову кислоти. Видалення оплодня або промивання плодів забезпечують активне проростання насіння.

Типи ендогенного спокою.

Морфологічний ендогенний спокій зумовлюється недорозвиненістю зародка. Насіння може проростати лише після розвитку ембріона, чому сприяє тепла стратифікація, яка може тривати кілька місяців.

Фізіологічний ендогенний спокій зумовлений зниженою активністю зародка, яка в поєднанні з погіршенням газообміну покривів створює фізіологічний механізм гальмування проростання насіння. **Фізіологічний спокій** поділяють на три типи: **неглибокий, глибокий та проміжний**.

Неглибокий спокій проявляється у тимчасовому затримуванні проростання або в певному зниженні схожості. Він характерний для багатьох культурних рослин (пшениці, ячменю, соняшнику, салату тощо). Зберігання такого насіння, пророщування в умовах перемінних температур й дії світла при набуханні запобігає спокою. Активізують проростання також пошкодження покривів насіння й обробка цитокінінами, гіберелінами, тіосечовиною та іншими речовинами.

Глибокий спокій характеризується тим, що зародок хоча й зрушується в ріст, але проростання відбувається повільно й ненормально. Спокій знімається лише при тривалій холодній стратифікації насіння. Характерний для багатьох плодових та деяких трав'янистих рослин.

При **проміжному спокої**, на відміну від глибокого, вилучені з насіння зародки проростають активніше, однак з частими аномаліями. Активізується

проростання насіння при тривалій стратифікації, сухому зберіганні та обробці гіберелінами.

Припинення спокою насіння

У більшості культурних рослин **спокій насіння знімається у процесі післязбирального досягання**. Але у деяких видів природне фізіологічне досягання відбувається протягом тривалого часу, що утруднює вирощування рослин. З метою зняття спокою застосовуються структурні, фізичні та хімічні прийоми дії на насіння.

Структурні, або механічні прийоми стимулювання проростання.

До них належать **скарифікація, імпація, локальне пошкодження покривів насіння, препарування оболонок, відокремлення зародків**. При цьому полегшується доступ води та кисню до зародка, до того ж проростаючий зародок ізолюється від дії ендогенних факторів, насамперед інгібіторів.

Скарифікація - механічне пошкодження водонепроникних покривів насіння, здійснюють її вручну або за допомогою спеціальних механізмів. В останньому випадку внаслідок механічної дії знижуються біологічні властивості насіння, частина з них втрачає життєздатність.

Імпація полягає в ударах насіння одне об одне та в стінки посуду, куди його поміщають. При цьому порушується шкірка у важливій для проростання частині насінини - у ланці рубчика, травмування ж самого насіння не спостерігається.

Фізичні фактори порушення спокою насіння.

Температура впливає як на первинний, так і вторинний спокій. Виводити насіння із стану спокою можуть **як високі, так і низькі температури або їх перемінна дія**. Особливість насіння, яке потребує низьких температур, полягає в тому, що мобілізація запасних поживних речовин та проростання віддалені в часі: гідроліз білків та жирів передують початку росту зародків. Температурні ж оптимуми обох процесів у більшості випадків також різні.

Найбільш поширеною термічною обробкою насіння деревних і деяких овочевих та лікарських рослин є **холодна стратифікація**. Залежно від місця вирощування насіння умови стратифікації неоднакові. Так, стратифікація насіння північного походження найкраще відбувається при температурі 0-3°C; південного походження може вийти із стану спокою при температурі 5-7°C.

Ефективне **намочування твердого насіння в гарячій воді** при температурі 80-85 °C протягом 10 хв. Особливо тверде насіння рекомендується обробляти окропом від кілька секунд до кількох хвилин.

Вода - найважливіший фактор і в **більшості випадків лімітуючий** для проростання насіння. Однак надлишок вологи, як правило, негативно впливає на проростання насіння більшості великоплідних видів бобових. Надлишок води, що виявляється між сім'ядолями, стискає осьові органи зародка, крім того, пухирці повітря й кисень, що надходять з водою при замочуванні насіння, підсилюють ці пошкодження. Насіння різних рослин **мають певний оптимум вологи для набухання та проростання**.

Склад газового середовища також є активним фактором проростання насіння. Відомо, що кисень бере участь у всіх біологічних процесах. Для **початку проростання насіння він необхідний у дуже малих кількостях**. Погіршення аерації при перериванні стратифікації є перепорою індукування вторинного спокою насіння. Водночас підвищення концентрації CO₂ при достатньому вмісті в атмосфері кисню не перешкоджає виникненню в насінні вторинного спокою. Підвищені концентрації CO₂ можуть порушувати спокій насіння різних видів. Занадто ж високий вміст вуглекислого газу може сильно пригнічувати і навіть припинити ріст після накльовування зародка.

Світло також є одним, із факторів спокою та проростання насіння. Найбільш відомий зв'язок між фітохромною системою й світлом у процесі проростання насіння. Світло також регулює проростання насіння й цвітіння, прискорюючи катаболічний розпад полісахаридів, ліпідів та білків. Механізм дії світла полягає у впливі його на ендогенні процеси, які викликають чи пригнічують проростання.

Вплив хімічних факторів на проростання насіння. Проростання насіння **контролюється фітогормонами**, які, розглядаються не як рушійна сила, а як регулятори ростових процесів. Залежно від концентрації, об'єкта та умов той чи інший гормон може діяти як стимулятор і як інгібітор.

Із екзогенних хімічних речовин, що мають здатність порушувати спокій насіння, найчастіше застосовують калійну та аміачну селітри, сірчану кислоту, тіосечовину.

Питання для самоконтролю

1. Що таке онтогенез, ріст та розвиток їх поняття та взаємозв'язок?
2. Які типи росту?
3. Які закономірності росту органів?
4. Що таке взаємодія органів та кореляція?
5. Що таке стан спокою рослин (фізіологічний та вимушений)?
6. Які способи припинення та подовження спокою?

Лекція 12

ОСНОВНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗВИТКУ РОСЛИН

1. Фази росту та розвитку.
2. Цвітіння як фізіологічний процес. Ініціація і індукція цвітіння. Фотоперіодизм. Термоперіодизм. Яровизація.
3. Вплив зовнішніх умов на розвиток рослин.

1. Фази росту та розвитку

Розвиток рослин вище було визначено як сукупність якісних змін морфоструктурних, фізіологічних, і біохімічних особливостей рослини, що відбуваються протягом онтогенезу під впливом генотипу рослини і дією на нього екологічного середовища. У процесі розвитку рослини набувають нових якостей і властивостей, нових структур, які раніше в них були відсутні.

Розвиток як біологічний процес властивий усім рослинам, але сам по собі онтогенез у різних видів рослин істотно відрізняється. Ці розбіжності полягають насамперед у загальній тривалості життя, тобто в тривалості

повного онтогенезу рослини. За цією ознакою рослини поділяються на три групи: однорічники, у яких онтогенез укладається в один вегетаційний період, дворічники, у яких повний онтогенез від насіння до насіння - потребує двох вегетаційних періодів і багаторічники онтогенез яких охоплює три і більше років (іноді навіть кілька сторіч).

Одночасно виявляється, що незалежно від тривалості онтогенезу в одних видів рослин акт розмноження може відбуватися тільки один раз у житті - їх називають монокарпіки, а в інших - багато разів, тому вони одержали назву полікарпиків. При цьому прямого зв'язку між загальною тривалістю онтогенетичного циклу і кількістю розмножень немає. Звичайно, всі однорічники є монокарпіками, але серед багаторічних рослин є полікарпіки і монокарпіки. Наприклад, деякі багаторічні пальми виростають за кілька років у велике дерево, цвітуть і плодоносять і відразу після цього цілком відмирають, тобто є монокарпіками, тоді як багаторічні яблуня - це полікарпик, що цвіте і плодоносить багато разів протягом життя.

Органогенез являє собою утворення і розвиток нових органів рослини.

Органогенез Ф. М. Куперман розглядає на прикладі колосових-злаків і виділяє у ньому **12 етапів**. їх перелічення починається від диференціації конусу наростання в молодому пагоні, тобто від початку проростання насіння. Аналогічна точка зору і у Н. А. Ламана з співробітниками, але вони налічують **10 етапів** органогенезу. У ряді випадків вказані автори виділяють етапи органогенезу, під час яких нові органи рослин не утворюються - це колосіння, молочна, воскова стиглість та фізіологічне досягання.

Виходячи з цього М. М. Макрушин пропонує початок органогенезу, або процесу новоутворення, розглядати від зиготи, що виникла на материнській рослині. При цьому виділяється вісім етапів новоутворення, у межах яких утворюються, розвиваються статеві елементи та нові органи рослини у відповідні фази розвитку.

I - запліднення й утворення зиготи (зиготогенез) та первинної клітини

ендосперму; відбувається у фазі цвітіння материнської рослини.

II - формування насіння (ембріо-, ендоспермогенез, утворення покривів насіння, нагромадження запасних речовин, досягання) - триває від перших поділів зиготи до його повної стиглості.

III - вичленення на конусі наростання метамерів листостеблової частини пагона спостерігається у фазі проростання насіння.

IV - вичленення на конусі наростання члеників колосового стрижня, відбувається у фазі кущення.

V - диференціація зачатків колосків (колосових бугорків) у пазухах приквіток на колосовому стрижні; спостерігається у фазі кущення.

VI - диференціація зачатків квіток у колосках відповідає фазі виходу у трубку.

VII - формування пиляків (мікроспорогенез) та маточки (мегаспорогенез); відбувається у період від закінчення виходу у трубку до колосіння.

VIII - формування статевих клітин (мікрогаметогенез, мегагаметогенез), що супроводжується ростом члеників колосового стрижня, покривних органів квіток або колосків. Ці явища збігаються з часом колосіння.

Отже, окремі етапи органогенезу розмежовуються чіткими анатомоморфологічними відмінностями. Все це дає можливість успішно використовувати таку періодизацію органогенезу при впровадженні інтенсивних технологій вирощування колосових злаків.

2. Цвітіння як фізіологічний процес. Ініціація і індукція цвітіння. Фотоперіодизм. Термоперіодизм. Яровизація.

Система статевого розмноження у покритонасінних рослин включає чотири фізіологічних процеси: **цвітіння, запилення, запліднення та формування насіння.**

Цвітіння у ботанічному розумінні являє собою період у житті рослин від моменту розкриття бутону до засихання віночка та тичинок окремої

квітки. Цвітіння окремої особини рослин триває від початку розкриття перших квіток до відцвітання останніх.

У фізіологічному плані цвітіння розглядається як комплекс процесів, що відбувається у період від початку закладання квіткових зачатків до запліднення й утворення зиготи. Перехід покритонасінних рослин від вегетативного росту до генеративного розвитку пов'язаний з процесом **ініціації цвітіння**.

Ініціація цвітіння. Це явище пов'язане з утворенням апікальними меристемами квіткових зачатків та усі передуючі події, що викликають їх закладання.

Існує дві гіпотези щодо механізмів, які регулюють ініціацію цвітіння. **Перша** з них полягає в тому, що цвітіння контролюється спеціальними гіпотетичним гормоном **флоригеном** - бікомпонентним комплексом, що включає гібереліни та антезини. **Інша точка зору** полягає в тому, що в рослині виробляються інгібітори та стимулятори цвітіння, і баланс між цими двома фізіологічно активними речовинами регулює ініціацію цвітіння.

Ініціація цвітіння включає дві фази: індукцію та евокацію.

Індукція цвітіння. Ця фаза генеративного розвитку являє собою сприйняття рослиною зовнішніх та внутрішніх факторів, що зумовлюють закладання квіткових зачатків. **З найважливіших екзогенних факторів потрібно назвати чергування дня і ночі (фотоперіодизм) та температуру, яка зумовлює яровизацію.**

фотоперіодизмом називають сприйняття рослинами відносної тривалості дня і ночі протягом доби, необхідне для переходу в стан зрілості.

Фотоперіодизм був відкритий ще в 1920 р У. Гарнером і Х. Аллардом, а пізніше в роботах Т. Лисенка він дістав назву світлової стадії в розвитку рослин. для розуміння сутності фотоперіоду слід мати на увазі, що в тропічних широтах день і ніч приблизно однакові за тривалістю, складаючи кожний по 12 годин такий режим є короткоденним.

Ендогенні фактори індукції цвітіння виникають у зв'язку з віковими змінами рослин. Це вікова, або автономна, індукція.

Фотоперіод і цвітіння. Ефект фотоперіоду у розвитку рослин відкрито у 1910 р. **Встановлено, що вирішальним екзогенним фактором, що зумовлює швидкість переходу від вегетативного до генеративного розвитку рослин, є відносна довгота дня і ночі.**

Довгота дня на Землі залежить від географічної широти регіону. На екваторі день триває близько 12 год і майже не змінюється протягом року. У помірних широтах світловий день триває від 9 до 15 год.

Згідно з поширеною нині класифікацією, за реакцією цвітіння залежно від довготи дня і ночі рослини **поділяють на п'ять фотоперіодичних груп.**

1. **Нейтральні до довготи дня рослини (НД)** не мають фотоперіодичної чутливості. Вони зацвітають майже одночасно при будь-якій його довготі. Це рослини з широким ареалом (гречка, кормові боби та ін.), а також тропічні види.

2. **Довгоденні рослини (ДД)** зацвітають й плодоносять при тривалості дня не менше 12 год, поширені в основному у помірних та приполярних широтах. До них належать озимі та ярі злаки першої групи (пшениця, ячмінь, жито, овес), культури родини капустяних (капуста, редька, гірчиця, ріпак та ін.), бобові (горох, квасоля, різні види конюшини), макоцвітні, більшість сортів картоплі, цукрові буряки, соняшник, льон та ін.

3. **Короткоденні рослини (КД)** зацвітають при скороченні денного освітлення (до 12 год). До цієї групи належать просовидні злаки (кукурудза, просо, рис, сорго, суданка, могогар), усі гарбузові, соя, бавовник, хміль, південні сорти коноплі, перець червоний, батат та ін.

4. **Довго-короткоденні рослини (ДКД).** Для їх цвітіння спочатку необхідне перебування в умовах довгого дня, а потім - короткого.

5. **Коротко-довгоденні рослини (КДД)** - цвітіння прискорюється при вирощуванні спочатку при короткому, а потім - довгому світловому дні.

Хоча таку класифікацію використовують майже всюди як у науковій

літературі, так і на практиці, однак існує й інша теорія оцінки значення довготи дня й ночі у розвитку рослин (Мошков Б.С; Грін Н., Стаут). **Виявляється, що вирішальне значення має не довгота дня, а тривалість темного періоду.** Тому фактично рослини короткого дня є рослинами довгої ночі. Якщо їх вирощувати в умовах короткого дня і довгої ночі, але ніч переривати короткочасним періодом освітлення, рослини не зацвітають. А рослини довгого дня зацвітають в умовах короткого дня, коли переривати нічний період освітленням.

У зв'язку із цим запропоновано реакцію рослин на добові ритми променевої енергії називати актиноритмізмом, а не фотоперіодизмом. А замість рослин короткого і довгого дня прийняти термін **”рослини никтофільні”** та **”рослини никтофобні”**. Причому, никтофільними і никтофобними є не рослини, а фізіологічні процеси, що індукуються зміною дня та ночі. Усі основні фізіологічні процеси, які визначають характер реагування рослин на добові цикли зміни світла темрявою, відбуваються не на світлі, а в темряві. Отже, **темрява - не нейтральний фактор, який лише віддаляє початок цвітіння, а навпаки, є активним регулятором процесів репродуктивного розвитку.**

Термоперіодизм і цвітіння. Поряд з актиноперіодизмом важливим екзогенним фактором переходу рослин до репродуктивного розвитку є періодична зміна температурного режиму - **термоперіодизм.** Уперше цей ефект був відкритий у 1918 р. г. Геснером. Роль температури для різних видів рослин є неоднаковою і відносно термоперіоду виділяють чотири групи рослин:

- індукція цвітіння режимом підвищеної температури (соя, шпинат, айстра та інші)
- індукція цвітіння режимом знижених температур (буряк, капуста)
- прискорення цвітіння при режимі знижених температур (озимі зернові, салат, редис)
- нейтральні види, що не сприймають температурного режиму як

фактора переходу в стан репродукції.

Т.Д. Лисенко випадки 2 і 3 назвав яровизацією.

З цим явищем пов'язана **яровизація**. При цьому діючий фактор сприймається не листям, як при фотоперіодизмі, а точкою росту стиглого стебла або ж проростаючим зародком насінин.

Яровизація – це стимулювання цвітіння при дії знижених температур. Стосовно яровизації можна виділити **три групи рослин: озимі, дворучки, ярі.**

Озимі переходять до репродукції тільки при впливі на них протягом певного часу знижених температур. **Зимують у фазі кущення.** Яровизація забезпечує перезимівлю.

Дворучки прискорюють розвиток при впливі зниженими температурами, однак для них яровизація не обов'язкова. Дають врожай як при осінньому так і при весняному посіві.

Ярі рослини не вимагають для переходу до цвітіння стадії яровизації. При осінньому посіві гинуть.

У озимих культур яровизація відбувається при температурі від 0 до 3 °С, ярих - від 5 до 12 °С. Для успішної яровизації необхідна наявність кисню, надходження енергетичних речовин до клітин тканин, що утворюються при фотосинтезі. При оптимальних умовах у різних видів та сортів вона триває 1-3 міс.

Таким чином, актино- та термоперіодизм - важливі явища у розвитку рослин. Створення оптимальних умов для їх здійснення дозволяє забезпечити плодоносіння корисних рослин у необхідній кількості в різні сезони року.

Інші фактори цвітіння. У розвитку вегетативних та репродуктивних органів існує закономірне співвідношення - **принцип мінімальної кількості листя**, який полягає в тому, що при оптимальних для цвітіння умовах закладанню перших квіток обов'язково передує період вегетативного росту, який не може бути скороченим, й при цьому повинна утворитися певна (мінімальна) кількість листя. Мінімальне число листя утворюється навіть тоді,

коли рослини перебувають не лише в оптимальних умовах для цвітіння, а й у край несприятливих умовах живлення.

Для утворення репродуктивних органів й нормального цвітіння **необхідне оптимальне співвідношення вмісту вуглеводів й азотистих сполук**. Підвищений рівень азотного живлення викликає затримку репродуктивного розвитку й підсилення вегетативного росту. Отже, **цвітіння значною мірою контролюється співвідношенням поживних речовин**, які рослина одержує з повітря та ґрунту.

Евокація цвітіння. Це явище являє собою завершальну фазу ініціації цвітіння, під час якої в апексі відбуваються процеси, необхідні для закладання квіткових зачатків.

При евокації відбуваються зміни на різних рівнях.

На **субклітинному рівні** збільшується вміст дихальних субстратів і зростає інтенсивність дихання, підсилюється синтез РНК та білків, змінюється стан останніх, підвищується активність деяких ферментів.

На **клітинному рівні** відбувається синхронізація клітин, у результаті чого настає їх одночасний й прискорений поділ.

На **макроморфологічному рівні** спостерігається рання ініціація бокових меристем, збільшується швидкість формування бугорків, змінюється порядок розташування листя на стеблі.

У процесі ініціації цвітіння створюються цитологічні; генетичні та фізіолого-біохімічні передумови для подальшого розвитку квітки й виконання нею генеративних функцій. Внаслідок диференціації тканин утворюються структурні елементи квітки: **чашечка, віночок, андроцей та гінецей**.

3. Вплив зовнішніх умов на розвиток рослин.

Ріст рослин великою мірою залежить від факторів навколишнього середовища. Найбільші зміни його інтенсивності відбуваються під **впливом температури**. Кожна рослина має свої температурні межі пристосування. Так, для жита, пшениці і вівса мінімальною температурою росту є 0-5°,

оптимальною - 23, а максимальною - 31-37°, тоді як для кукурудзи ці інтервали становлять відповідно 5-10°, 37-44° і 44-50° С. Рослини альпійської зони ростуть при температурі близькій до 0 °С. Вимоги рослин до температурних умов змінюються залежно від віку.

Інтенсивність і характер ростових процесів змінюється також під впливом світла, хоча при постачанні рослин поживними речовинами вони значний час можуть рости і в темряві. **У фазі розтягнення світло гальмує ріст, а темрява сприяє його прискоренню.** Тому під впливом темряви рослини формують **тонке і витягнуте стебло.** Нестача світла призводить до витягування міжвузлів та зниження їх механічних властивостей. У практиці для одержання овочів підвищеної якості (спаржа, салати тощо) їх вирощують при пониженій інтенсивності освітлення. З її підвищенням гальмується ріст рослини. Тому темпи її росту вночі часто бувають вищими, ніж удень.

У процесі росту рослини використовують пластичні речовини, що утворюються в результаті фотосинтезу. Отже, з підвищенням інтенсивності освітлення і фотосинтезу приріст рослини збільшується. Але надмірне його підвищення призводить до значного **зниження обводненості** тканини і гальмує ріст. Тому інтенсивність росту вночі нерідко буває вищою, ніж удень.

Щодо інтенсивності освітлення рослини поділяють на світлолюбні та тіневитривалі.

На ріст рослин значно впливають **вологість ґрунту і повітря**, які **визначають насиченість клітин водою** (гідратуру). Це важливо тому, що складні процеси метаболізму, а також рухи хромосом при поділі клітин інтенсивно можуть відбуватися тільки у цитоплазмі, досить насиченій водою. Вологість вегетуючих рослин становить від 75 до 90 %.

Навесні, коли коренева система подає велику кількість води, а випаровування її незначне, пагони рослин ростуть дуже інтенсивно. Але з розвитком листя і зростанням транспірації інтенсивність росту значно знижується. І взагалі при нестачі води в ґрунті й низькій вологості повітря фаза розтягнення закінчується надто рано, а стадія диференціації припиняється ще

тоді, коли клітини не досягли певних розмірів. Як наслідок утворюються низькорослі й дрібноклітинні рослини. При зрошенні або при достатніх опадах вони досягають великих розмірів, збільшується площа листя і відповідно зростає урожайність.

Насіння рослин має низьку вологість -10-14 % і в ньому ростові процеси не відбуваються. Лише при набиранні певного рівня зволоження воно починає проростати.

Різні фізіологічні процеси, що зумовлюють ріст, неоднаково реагують на зміну факторів середовища. На нестачу води найсильніше реагує вегетативна маса рослин. Наприклад, **фотосинтез ще залишається досить інтенсивним при такій обводненості тканин, при якій ріст уже помітно загальмований.**

Для нормального проходження процесів метаболізму і росту рослин необхідний **вільний кисень**. У повітрі його вміст становить 21 %, що цілком забезпечує потреби надземних органів. Корені потребують більше кисню, ніж надземні органи. Причому у різних рослин ці потреби неоднакові. Наприклад, корені сої найінтенсивніше ростуть при концентрації кисню 6 %, вівса - 8, томату - 16 %. Недостатня аерація коренів негативно позначається на їх вбирній здатності та інтенсивності росту. У зв'язку із цим система обробітку ґрунту повинна включати прийоми, які забезпечують необхідну аерацію шару, заселеного коренями.

Інтенсивність росту рослини та її органів залежить від видової специфіки та умов зростання. За результатами вимірів приросту як цілих рослин, так і окремих їх органів встановлено так званий **закон великого періоду росту**. Згідно з цим законом рослини спочатку ростуть повільно, потім ріст їх значно прискорюється, досягаючи максимуму, а далі знову уповільнюється. Повна зупинка росту однорічної рослини збігається з періодом досягання насіння.

Питання для самоконтролю

1. Які фази росту та розвитку?
2. Що таке цвітіння як фізіологічний процес? Ініціація і індукція цвітіння.
3. Що таке фотоперіодизм, термоперіодизм, яровизація?
4. Який вплив зовнішніх умов на розвиток рослин?

Лекція 13

ПРИСТОСУВАННЯ ТА СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЗОВНІШНІХ УМОВ

1. Стійкість та адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний прийом.
2. Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення.
3. Вплив посухи на водообмін та інші фізіологічні процеси.
4. Фізіологічні основи зрошення.
5. Солестійкість рослин.

1. Стійкість та адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний прийом

На рослинні організми як сприятливі, так і несприятливі фактори діють у певному співвідношенні. Отже, **відзначаються різні форми взаємодії факторів навколишнього середовища.**

Синергічна дія факторів полягає у сумісному їх впливі, що **призводить до підсилення ефекту.** Наприклад, при одночасній дії на рослини озимих культур випрівання та снігової плісняви їх загальний згубний ефект підсилюється.

Антагоністична дія факторів виявляється у придушенні впливу одного агента дією іншого.

Індиферентна дія факторів полягає у незалежному впливі різних елементів навколишнього середовища на розвиток рослин.

У зв'язку із стійкістю та механізмами захисту рослин заслуговує на увагу теорія стресу.

Під стресом автор розуміє сукупність усіх неспецифічних змін, що

виникають в організмі під впливом будь-яких сильних факторів (стресорів), включаючи перебудову захисних сил організму. **Стресори бувають фізичні, хімічні та біологічні.**

Щодо рослин **стрес як реакція організму на несприятливі фактори має такі фази: первинна стресова реакція, адаптація, виснаження ресурсів надійності.**

Первинна стресова реакція може бути продемонстрована на прикладі впливу на листя проростків квасолі продувним повітрям при температурі 38 °С. Уже через 12-30 хв листки опускаються внаслідок в'янення. Потім при подальшому обдуванні теплим повітрям **настає фаза адаптації**, у результаті якої рослина повертається у нормальний стан. Адаптація, тобто пристосування організму до конкретних умов існування, досягається у індивідуумів за рахунок фізіологічних механізмів - **фізіологічної адаптації**, а в популяції організмів (виду) - завдяки механізмам генетичної мінливості й спадковості - **генетичної адаптації**. На відміну від тварин рослинні організми **при адаптації у більшості випадків реагують на стресор не активуванням обміну речовин, а, навпаки, зниженням своєї функціональної активності**. У зв'язку із цим при стресах у тканинах рослин **зростає концентрація гормонів (етилену і АБК)**, що гальмують метаболічні процеси.

З метою запобігання порушень, що викликаються дією стресорів, в організмі існує **система стабілізації**: принципи надмірності та гетерогенності рівнозначних компонентів, механізми гомеостазу.

Гомеостаз - здатність біологічних систем протистояти змінам і зберігати відносну незмінність будови та властивостей. На кожному рівні біологічної організації діють певні механізми. **Принцип надмірності** виявляється, наприклад, - в утворенні великої кількості гамет та насіння.

Для знешкодження стресових порушень існує система репарації (відновлення), яка теж діє на різних рівнях.

У рослин захист від стресорів забезпечується особливостями анатомічної будови, спеціальними органами захисту, рухливими та

фізіологічними реакціями, синтезом захисних речовин.

Ареал рослин визначається певним комплексом екологічних факторів, тривалістю періоду вегетації світлового дня, умовами температури та зволоження, інтенсивністю освітлення, властивостями ґрунтового покриву, поширенням хвороб і шкідників та іншими особливостями. У кожному з них у процесі еволюції чи селекції сформувався той чи інший видовий склад рослин, який відрізняється за своїм ставленням до умов навколишнього середовища. Землеробська діяльність людини, народна та наукова селекція відіграли важливу роль у формуванні пристосувальних функцій рослин до життєвих факторів та у підвищенні їх продуктивності.

Виходячи з біологічних особливостей рослин, що визначають їх стійкість до несприятливих факторів, а також потенціальної продуктивності в конкретних ґрунтово-кліматичних зонах в сільськогосподарській практиці впроваджується агрокліматичне районування сільськогосподарських культур і сортів.

Районовані сорти при тривалому, їх вирощуванні у виробництві за рахунок виродження, а також виникнення нових штамів збудників хвороб та більш агресивних форм шкідників втрачають комплексну стійкість до несприятливих кліматичних та біотичних факторів, що зумовлює зниження врожайності та погіршення якості продукції. **Отже, виникає необхідність шляхом селекції постійно поліпшувати існуючі та створювати нові сорти з комплексною стійкістю до екстремальних факторів, високою і стабільною урожайністю якісної продукції. Завдання ж агронома полягає у тому, щоб розробляти технології вирощування рослин, які б дозволили найповніше використати генетичний потенціал сорту.**

2. Холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення

При визначенні понять, пов'язаних із стійкістю рослин до тих чи інших несприятливих факторів, деякі автори цю властивість розглядають як здатність рослин переносити без шкоди для себе (чи без зниження урожаю)

несприятливий фактор. Такий підхід не зовсім правильний, оскільки стійкість рослин до екстремальних умов середовища може бути різною: високою, середньою чи низькою. Отже, при високій стійкості шкода для рослин буде невеликою або її зовсім не буде, а при низькій вона буде дуже значною. Таким чином, **стійкість рослин - їх здатність переносити дію конкретного фактора**. Шкода ж від цієї дії визначається ступенем стійкості.

Здатність рослин переносити різноманітні несприятливі умови навколишнього середовища у зимовий та ранньовесняний періоди вегетації називається зимостійкістю. Причини пошкодження й загибелі **озимих під час перезимівлі дуже різноманітні**. Вони можуть зумовлюватися сильними морозами, різким коливанням температури, занадто глибоким сніговим покривом, льодяними кірками, застоєм води, грибними хворобами, шкідниками та іншими факторами.

Стойкість рослин до вказаних несприятливих умов забезпечується насамперед генетичним потенціалом рослинних форм, а також підготовленістю до зимівлі, тобто загартуванням.

Загартування рослин зумовлюється комплексом фізіологічних і біохімічних процесів, що **відбуваються у озимих рослин восени**. Загартування озимих відбувається у **дві фази**. У **першій** при сонячній погоді та температурі вдень 8-15 °С й нічних прохолодах (близько 0 °С) **відбувається нагромадження цукрів у вузлах кущення та піхвах листка**. При таких умовах цукри, що синтезувалися за рахунок фотосинтезу вдень, повністю не витрачаються на дихання й нагромаджуються у рослині - це переважно моносахариди (глюкоза) та дисахариди (сахароза). Нагромаджені цукри виконують захисну функцію, а також є запасною поживою для підтримки життєдіяльності рослин узимку й вихідним матеріалом для синтезу складних органічних сполук на початку весняної вегетації. Причому моно- і дисахариди однаковою мірою виконують захисні і функції.

У вузлі кущення різних сортів озимої пшениці сумарних цукрів нагромаджується від 30,4 до 44,6 %, а в листках - від 9,3 до 15 % сухої

речовини.

Однак нагромадження цукрів **не єдиний фактор загартування озимих**. **Важливою є друга фаза загартування**, яка відбувається наприкінці осені в замерзлих рослинах при слабких морозах (0...-5 °С) як на світлі, так і у темряві. При цьому відбувається часткове зневоднювання тканин, перехід деякої частини води у зв'язаний стан, збільшення концентрації клітинного соку як за рахунок зневоднення, так і в результаті нагромадження цукрів, білків і ліпідів з підвищеною насиченістю їх жирних кислот. Крім того змінюються фізичні властивості протопласта: в ньому уповільнюється тепловий рух молекул.

У результаті першої фази загартування морозостійкість рослин зростає з мінус 5 °С до мінус 12 °С, а після другої фази - до мінус 18-20 °С у пшениці та мінус 20-25 °С у жита.

Морозостійкість

Здатність рослин витримувати дію негативних температур називається морозостійкістю.

Тривалий час існувало поняття, що причиною загибелі рослинних тканин від дії низьких температур є розрив клітинних стінок внаслідок утворення кристалів льоду. Потім було встановлено, що причина цього явища полягає не в розриві клітин, а у змінні стану протоплазми, тобто її коагуляції.

Сорти, у яких раніше уповільнюється ріст восени і не відновлюється під час зимових відлиг, більше нагромаджують захисних речовин, економніше витрачають цукор і виявляють вищу стійкість до морозів, ніж сорти, у яких пізніше припиняється осінній ріст і активніше він відновлюється при зимових потепліннях.

Перехід від спокою до активної життєдіяльності спостерігається навесні. Відновлення ростових процесів у цей час супроводжується різким зниженням морозостійкості. Тому **весняні заморозки ще небезпечніші для рослин, ніж сильніші зимові морози.**

Сільськогосподарські культури значно різняться за морозостійкістю.

Найбільші морози витримує озиме жито - до мінус 25-30 °С в зоні вузла кушення. Під покривом снігу в 20-35 см воно витримує до мінус 58-60 °С. Критичною температурою для сучасних сортів озимої пшениці є мінус 18-20 °С в зоні вузла кушення.

Найменш морозостійким серед колосових хлібів є ячмінь - температури мінус 12-15 °С для нього небезпечні. Озимий ріпак під снігом 35-50 см витримує морози до мінус 25 °С, але у безсніжну зиму при перезволоженому ґрунті температура мінус 7-10 °С для нього згубна. Конюшина червона в зоні коріння може витримувати до мінус 15 °С, а люцерна синя - до мінус 30 °С.

Вузли кушення у злаків стійкіші до морозу, ніж листя, оскільки вони мають вищу концентрацію клітинного соку й захищені шаром ґрунту. В них зосереджені меристематичні тканини, представлені зачатками стеблових вузлів, із яких формуються стеблові міжвузля, і точками росту (конусами наростання) головного пагону та пагонів кушення. Якщо листя вимерзло, а вузли кушення залишилися живими, то із них утворюються нові пагони, здатні сформувати задовільний урожай.

Велике значення має **генотипічний потенціал сорту.**

Підвищити морозостійкість рослин можна шляхом **агротехнічних заходів** - насамперед сівбою в оптимальні строки та збалансованим мінеральним живленням.

З дослідів та виробничої практики відомо, що внесення високих норм азоту восени, особливо в роки з вологою погодою, знижує морозостійкість рослин озимих культур. Передпосівне внесення фосфору і калію, а також осіннє підживлення цими елементами, навпаки, підвищує морозостійкість рослин.

На морозостійкість озимих зернових культур впливає глибина залягання вузла кушення.

Пошкодження рослин заморозками.

Під час активної вегетації рослин бувають випадки зниження температури до негативних величин - таке явище називається заморозками.

Вони бувають навесні, улітку і восени у різні періоди онтогенезу рослин.

Стійкість до заморозків зумовлена видом рослини, її фізіологічним станом, чутливістю до мінусових температур, умовами мінерального живлення. Коренеплоди, більшість олійних культур, льон, коноплі витримують зниження температури до мінус 5-8 °С, соя, картопля, сорго - до мінус 2-3°, рис, бавовник - до мінус 1,5-2 °С. Найменш стійкі баштанні культури: навіть температура мінус 0,5-1,5 °С викликає у них значні пошкодження.

Важливу роль у стійкості до заморозків **відіграє фаза розвитку рослин**. Особливо небезпечні заморозки у період цвітіння - початок плодоношення. Наприклад, ярі зернові у фазі сходів витримують до мінус - 8 °С, у фазі трубкування - мінус 3 °С, а при цвітінні - мінус 1-2 °С.

Для запобігання дії заморозків та зменшення пошкоджень рослин застосовують різноманітні способи захисту. Це посів в оптимальні строки, а також використання розсади як садивного матеріалу для овочевих та декоративних рослин, що дає змогу висаджувати рослини у відкритий ґрунт при настанні стійких сприятливих температур. Поширені способи захисту - димові завіси й накриття рослин паперовими ковпаками, солом'яними матами, прозорою плівкою. Своєчасне, димлено послаблює силу заморозку на 1-2 °С. Хороші результати дає **дощування рослин перед заморозками**. Маючи велику теплоємність, вода зменшує охолодження рослин. Крім того, швидше відбувається поновлення тургору клітин.

Випрівання відбувається при температурі близько 0° С, коли у рослин ріст та дихання уповільнюються, але не припиняються, а тому при відсутності фотосинтезу вони поступово витрачають запаси асимілятів і в результаті виснаження загибель настає лише через кілька місяців. Цей процес найінтенсивніше відбувається в темряві під шаром снігу 50 см і більше.

Під час випрівання вміст цукру у рослин знижується, і коли він доходить до рівня 3-5 %, вони гинуть. При цьому інтенсивно розпадаються білки, за рахунок чого підвищується вміст вільних амінокислот, небілкового

азоту, а також токсичного для організму аміаку. Внаслідок зменшення запасів енергетичних речовин і виснаження рослин їх дихання у процесі випрівання поступово уповільнюється.

З метою підвищення стійкості озимих культур до випрівання на виробництві **застосовується ряд заходів**. При випаданні раннього снігу на непромерзлий ґрунт його необхідно **ущільнити котками**, що сприятиме промерзанню ґрунту й гальмуванню росту рослин. У місцях де навесні сніг тане слабо, необхідно його поверхню посипати торфом, попелом, сажою чи ґрунтом.

Своєчасне **весняне боронування озимих** - важливий захід боротьби із сніговою пліснявою: при цьому видаляються органічні рештки, уражені інфекцією, та аерується поверхневий шар ґрунту.

Інші несприятливі фактори осінньої та зимово-весняної вегетації озимих культур

Вимокання. Великої шкоди рослинам озимих завдає вимокання, яке зумовлюється затопленням посівів під час зимових відлиг та внаслідок нагромадження талих вод ранньою весною. Звичайно, це явище у ряді випадків спостерігається і на посівах ранніх ярих культур.

Тривале перезволоження ґрунту та затоплення небезпечно для озимих в усі фази їх розвитку, але особливо у перший, період, коли формується вузол кущення і відбувається загартування рослин. При цьому послаблюється інтенсивність фотосинтезу, знижується вміст цукрів та інших захисних речовин, рослини погано зимують, а навесні утворюється менше озернених колосків. Не менш небезпечно затоплення й на початку весняної вегетації, коли рослини втратили ефект загартування.

Під час затоплення в умовах анаеробіоза **переважає безкисневе дихання**, внаслідок якого у клітинах утворюється спирт, який є отруйним для організму. Поряд з цим нагромаджуються токсичні сполуки алюмінію, заліза, марганцю, що завдає шкоди кореневій системі.

Випирання. Це явище спостерігається у тих випадках, коли рослини

уходять в зиму слабо розвиненими, тобто якщо вони не встигають розкущитися і сформувати вузлові корені, а рано навесні підпадають під тривалий вплив періодичного відтавання (вранці) та замерзання (увечері) ґрунту, насиченого талою водою.

Суть процесу випирання така. При зниженні температури повітря замерзання мокрого шару ґрунту починається з поверхні. Кірка льоду, яка утворюється, примерзає до рослини і потовщується за рахунок вологи шару ґрунту, що знаходиться під нею. При цьому рослини (недорозвинені корені яких практично не чинять опору) щодоби витягаються з ґрунту на висоту, яка дорівнює товщині кірки. У результаті багаторазового замерзання і відтавання рослини витягаються настільки, що можуть опинитися повністю на поверхні ґрунту.

Оскільки випирання є одним із **результатів низької агротехніки, насамперед пізньої оранки та сівби**, то і запобіжні міри боротьби з ним полягають у підвищенні рівня агротехніки. Щодо коткування рослин після випирання, яке зустрічається у рекомендаціях, то воно дуже рідко дає позитивний ефект.

Сорти озимих культур, що відзначаються глибшим заляганням вузла кушення, менше терплять від випирання.

Льодова кірка. Найбільш небезпечною є **притерта прозора льодова кірка**, яка утворюється, коли при відлигі сходить сніг, а вода на поверхні ґрунту замерзає, рослини ж виявляються умерзлими у лід. Відомо, що лід має у 5 разів вищу теплопровідність, ніж сніг, отже льодова кірка сприяє вимерзанню рослин навіть при незначних морозах.

Підвісна, або підперта льодова кірка утворюється таким чином, що між ґрунтом та нею існує повітряний простір. Вона менш небезпечна, ніж притерта. Підвісна кірка інколи може захищати озимі від морозів. Однак при утворенні такої кірки **на слабо промерзлом ґрунті рослини можуть страждати від випривання**. У такому випадку підвісну кірку руйнують, що сприяє охолодженню ґрунту. **Механічне ж руйнування притертої льодової**

кірки навіть **шкідливе**, бо разом з льодом пошкоджуються рослини. Кращий ефект дає посипання її золою, торфом, ґрунтом, сажею, що прискорює танення льоду.

Видування та пилові бурі спостерігаються у посушливу вітряну погоду при відсутності снігового покриву. При цьому вузли кушення оголюються й пошкоджуються механічно, а листя розсікається дрібними піщаними частинками. При пилових бурях спостерігаються також наноси пилу, від чого рослини гинуть.

Холодостійкість

Одним із явищ, пов'язаних з термічним впливом на рослини, є дія холоду та відповідна реакція організму на нього. **Здатність рослин переносити низькі позитивні температури називається холодостійкістю.**

Для оцінки холодостійкості рослин користуються поняттям **біологічний нуль** - температура, при якій припиняється активний ріст рослин. Причому цей показник для різних органів рослин неоднаковий.

Найбільш холодостійкими є рослини ранніх строків сівби. Про їх холодостійкість можна судити за показником **суми біологічних температур**, яка необхідна для росту і розвитку рослин, починаючи від проростання насіння до досягання врожаю. Цей показник для ранньостиглих рослин становить 1200-1600 °С, середньоранніх – 1600- 2200, середньостиглих – 2200-2800, середньопізніх – 2800-3400 та пізньостиглих -3400-4000 °С.

Для захисту теплолюбних рослин від пошкоджень холодом **застосовують термічне загартування** їх насіння або розсади. Для цього насіння, що наклюнулося, перед сівбою витримують при температурі 0-2 °С протягом доби і довше, а для розсади перед висаджуванням у ґрунт її поступово знижують або поперемінно піддають впливу пониженої й звичайної температури.

3. Вплив посухи на водообмін та інші фізіологічні процеси

Посухостійкість

На земній кулі є ґрунтово-кліматичні зони, де часто виявляється шкідлива дія на рослини нестачі вологи. Тривалий стан такого явища називається **посухою**. Вона буває **атмосферною і ґрунтовою**.

Атмосферна посуха характеризується високою температурою й низькою відносною вологістю повітря (10-20 %). Її згубна дія полягає в тому, що при підсиленні транспірації порушується співвідношення між надходженням й витратою води рослиною, внаслідок чого рослина починає в'янути.

Найчастіше **атмосферна посуха спостерігається навесні**, коли ґрунт ще насичений водою після танення снігу або ж при чистому зрошенні, яке застосовують в умовах посушливого клімату.

При відсутності опадів та тривалій атмосферній посусі ґрунт висихає, тобто настає ґрунтова посуха. Вона спостерігається переважно у другій половині літа, коли зимові запаси вологи вичерпані, а влітку випало мало опадів.

Така посуха значно небезпечніша, ніж атмосферна, оскільки сухий ґрунт не забезпечує рослини водою і вони входять у стан тривалого в'янення. При цьому рослинні тканини значно обезводнюються, ріст уповільнюється, а то й зовсім припиняється.

Здатність рослин витримувати сухість повітря та ґрунту називається **посухостійкістю**.

У процесі еволюції під впливом факторів генотипічної мінливості (мутагенів, гібридизації) та Природного добору, значною мірою зумовленого кліматичними і едафічними чинниками, виникли фітоценози, рослинні компоненти яких мають певний комплекс спільних властивостей. На основі такої спорідненості **рослинний світ розподіляється на окремі групи**.

Ксерофіти - рослини сухих місць зростання, які здатні завдяки ряду пристосувальних властивостей (**ксероморфізм**) -переносити перегрів і

обезводнення. *Ксероморфізм* виявляється у зменшенні розмірів листя та клітин.

У листі верхніх ярусів у зв'язку з утрудненістю водопостачання ксероморфізм виявляється більшою мірою, ніж у нижніх ярусах. Це явище називається законом ярусності Зеленського. Разом з цим різні форми ксерофітів мають ряд інших захисних функцій.

Мезофіти - рослини помірного клімату середніх широт, вони менш витривалі до посухи, ніж представники ксерофітів. Для них **характерна добре розвинена коренева система з достатньо високим кореневим тиском.** Тканини володіють значною водоутримуючою здатністю, зумовленою нагромадженням у вакуолях клітин осмотично активних речовин - вуглеводів, органічних кислот, розчинного азоту і мінеральних іонів. Рослини **здатні регулювати інтенсивність транспірації за рахунок роботи продохів, скидання листя, а то й плодів.**

До мезофітів входить більшість злакових та бобових лучних трав (пирій повзучий, лисохвіст лучний, тимофіївка лучна, люцерна синя та ін.), польові культури (пшениця, овес, ячмінь, кукурудза, горох, соя, цукрові буряки тощо); майже усі плодові (за винятком мигдалю і винограду), а також основна маса овочевих рослин.

Кожна рослина з групи мезофітів у певні періоди онтогенезу потребує особливо великої кількості води - ці періоди називаються **критичними щодо вологи.** Так, цей період у ярих та озимих злаків припадає на час від виходу у трубку до колосіння; у кукурудзи - від цвітіння до молочного стану; проса і сорго - у фазі викидання волоті й наливання зерна; у зернобобових - у період цвітіння; у картоплі - утворення кошика і цвітіння; баштанних-у період цвітіння та досягання; бавовника - у фазі цвітіння та утворення коробочок. Отже, рослини у критичний період росту повинні бути оптимально забезпечені вологою.

Гігрофіти. Рослини цієї групи не мають пристосувань, що обмежують витрату води. Їх клітини великі, з тонкостінною оболонкою, листя з тонкою

кутикулою й великими продихами, яких небагато на одиницю поверхні. Як продихова, так і кутикулярна транспірація досить інтенсивна. Осмотичний тиск клітинного соку невисокий. Це рослини, які живуть - на берегах водойм - лепешняк, багно, брусниця.

Гідрофіти за особливостями будови та умовами життя дуже близькі до гігрофітів. Листя у них частково чи повністю занурене у воду - або плаває на її поверхні.

При поступовому обезводнюванні у клітинах рослин пригнічуються **синтетичні процеси й підсилюється гідролітичний розпад**, чому сприяє зміна дії ферментів у бік гідролізу. При в'яненні у рослин відбувається гідроліз **крохмалю й нагромаджуються цукри, що призводить до підвищення осмотичного тиску і сисної сили клітин**. При цьому **поглинання води з ґрунту підсилюється, а транспірація гальмується**.

Різні органи рослини на посуху реагують неоднаково. Верхнє листя стійкіше, ніж нижнє, оскільки його продихи триваліший час лишаються відкритими й довше триває процес асиміляції.

Найчутливіші до посухи квіткові органи та насіння, що формується. Чим раніше під час утворення та **наливання зерна настає нестача води**, тим більше виявляється його щуплість, що автор називає "запалом".

У боротьбі з посухою рослин є два напрямки - оберігання їх від дії цього несприятливого фактора та зниження ступеня шкоди від впливу посухи. При цьому використовують селекційні, агротехнічні та меліоративні засоби. Фізіологічні основи цих заходів викладені К. А. Тімірязєвим в праці «Боротьба рослин з посухою». Він рекомендував для боротьби з цим явищем проводити правильний обробіток ґрунту, застосовувати добрива, висаджувати полезахисні лісосмуги, створювати штучні водойми, висівати посухостійкі сорти, зрошувати посіви.

Досить **ефективним заходом** знешкодження негативної дії посухи є **зниження інтенсивності транспірації рослин за допомогою анти-транспірантів**. Ці речовини поділяють на **дві групи**: ті, що викликають

закриття продихів, та ті, що утворюють на поверхні листків плівки, яка перешкоджає виходу водяних парів у атмосферу.

Плівкові антитранспіранти зменшують транспірацію більше ніж у 50%, не завдаючи шкоди радіаційному балансу листя та інтенсивності фотосинтезу. Відомі свідчення про те, що антитранспіранти ефективні лише на добре зволоженому ґрунті й не ефективні при нестачі вологи.

4. Фізіологічні основи зрошення

Мезофітні рослини, які являють собою більшість сільськогосподарських культур, мають велику кількість ознак посухостійкості. Оскільки ці рослини піддаються посусі не протягом усього вегетаційного періоду, як ксерофіти, то однією з найважливіших особливостей їх посухостійкості є **здатність витримувати тимчасове глибоке обезводнення тканин без помітного зниження врожаю**. Це зумовлюється тим, що у посухостійких рослин навіть у період найбільшої сухості не закриваються продихи й продовжується асиміляція. Отже, **добовий хід продихових рухів** є також важливою ознакою посухостійкості рослин.

Під впливом поливів у рослин розвиваються мезофітні ознаки: збільшуються розміри листя і густина провідних пучків, менше розвивається кутикула. При цьому змінюються і фізіологічні властивості рослин. Все це сприяє кращому нагромадженню органічної речовини, але знижує стійкість організму до нестачі вологи.

При **частих поливах норми повинні бути невеликими**, оскільки надлишок вологи призводить до ущільнення, заболочення та засолення ґрунту.

Створення оптимального водного режиму для рослин повинне відбуватися в комплексі з нормальним забезпеченням їх поживою. Отже, для безперервного постачання рослинам мінерального живлення при зрошуванні необхідно вносити достатню кількість добрив, вносячи їх не відразу перед посівом, а й у формі підживлення, розчиняючи у поливній воді.

Час поливу потрібно визначати як шляхом спостереження за

вологістю ґрунту, не доводячи зниження вологості до рівня коефіцієнта в'янення, так і на основі спостережень за фізіологічним станом рослин. Найважливішою ознакою при цьому є робота продихового апарату. Після поливу продихи відразу відкриваються дуже широко. В міру використання поливної води їх щілини відкриваються усе менше і менше, й при повному використанні доступної рослинам води вони перестають відкриватися. **Отже, полив потрібно розпочинати раніше, ніж настане тривале закривання продихів.**

Досить об'єктивним показником умов водозабезпечення є **величина сисної сили** у листі рослин, яка при нестачі вологи дуже швидко зростає. **Різка її підвищення у клітинах рослин свідчить про необхідність поливу.**

Відомо, що при втраті води підвищується концентрація клітинного соку та осмотичний тиск, що також є сигналом для поливу рослин.

Таким чином, вивчення характеру фізіологічних реакцій рослин на високі температури та нестачу вологи у ґрунті й повітрі дає в руки агронома теоретичну основу при створенні схеми штучного зрошення. Правильне визначення зрошувальних та поливних норм, частоти поливів, їх способів, а також поєднання зрошення з мінеральним підживленням забезпечує одержання високих і сталих врожаїв сільськогосподарських культур.

5. Солестійкість рослин

Великі масиви ґрунтів у різних районах, особливо в посушливих зонах, **містять підвищену концентрацію водорозчинних солей**. Це зумовлює **високий осмотичний тиск ґрунтового розчину, який досягає кількох десятків атмосфер**. В Україні засолені ґрунти зосереджуються в Автономній Республіці Крим та в південно-східних областях - Одеській, Миколаївській, Херсонській, Донецькій, Запорізькій, Луганській та в ряді інших районів, де застосовується зрошення. Усього в Україні в сільськогосподарському виробництві використовується близько 1200 тис. га солонцюватих ґрунтів та до 200 тис. га солонців.

Засоленість ґрунтів відбувається найчастіше у **районах недостатнього зволоження, коли вода у вигляді опадів не вимиває з ґрунту усіх утворених при вивітрюванні мінеральних солей, а тому він насичується ними все більше і більше.** Особливо часто засоленість ґрунтів спостерігається у низинах, куди стікають дощові води, збагачені на своєму шляху розчинними солями. Після випаровування води ці солі нагромаджуються у ґрунті. Значне засолення спостерігається також на зрошуваних площах, особливо там, де існує слабо проникливий підґрунтовий горизонт, та при порушенні нормального режиму поливу чи дощування.

Основні сполуки, що зумовлюють засолення ґрунтів, - **натрієва, кухонна сіль**, а також деякі магнієві та кальцієві солі.

Щодо засоленості ґрунтів рослини поділяють **на дві групи: галофіти**, які здатні витримувати високі концентрації солей, та **гликофіти** - рослини, що не можуть рости на засолених ґрунтах.

У свою чергу **галофіти** класифікуються **на три типи.**

Соленнагромаджуючі рослини (евгалофіти),- солерос, сведа та ряд інших рослин напівпустель та пустель. їх називають солянками.

З числа культурних рослин типових галофітів не існує. Але близькими до солянок можна вважати цукрові буряки.

Солевиділяючі рослини (криногалофіти) - цей тип рослин забезпечує себе водою із засоленого ґрунту також внаслідок високої концентрації солей усередині клітин. Вони володіють високою інтенсивністю транспірації. Разом з цим тканини солями не пересичуються. Рослини цієї групи мають **спеціальні секретуючі клітини** - пухирчасті волоски на листках, в яких і **нагромаджується сіль.** Коли волоски повністю заповнюються солями, вони тріскаються й сіль опиняється на поверхні листка й скидається з нього. На місці волосків, що зникли, виростають нові.

Соленепроникні рослини (глікогалофіти). До них належать полин та лутига, а серед культурних рослин - жито, кукурудза, бавовник та ін. **Коріння цих рослин мало проникні для мінеральних солей. Навіть в умовах**

сильного засолення ґрунту ці рослини не нагромаджують у своїх клітинах шкідливої кількості солей. Високий осмотичний тиск, який потрібний для подолання фізіологічної сухості ґрунту, забезпечується за рахунок наявності достатньої кількості органічних сполук - розчинних вуглеводів, органічних кислот тощо.

Основні культурні рослини слабо-стійкі або зовсім не стійкі до засолення. Високі концентрації іонів натрію чи хлору змінюють **осмотичні властивості** їх клітин, що призводить до руйнування мембранних систем, знижує активність ферментів, які пов'язані з функціями мембран. Усе це знижує фото- та окисне фосфорилування, що зумовлює порушення енергетичного, процесу.

Найбільш страждають від надлишку солей молоді рослини. З подальшим розвитком рослин їх солестійкість підвищується, хоча деякі рослини (кукурудза) у молодшому стані менше терплять від цієї негоди.

Для боротьби із засоленістю ґрунтів та зменшення шкоди рослинам від дії цього фактора застосовують такі заходи, як впровадження **солестійких сортів**, агротехнічні та меліоративні прийоми - **гіпсування солонців**, ефект якого полягає у заміщенні обмінного натрію кальцієм. Застосовують **промивання ґрунтів та дренаж**. Позитивний вплив має також **раціональна система удобрення** і особливо застосування позакореневого підживлення рослин.

Питання для самоконтролю

1. Що таке стійкість та адаптація. Фізіологія стресу, адаптаційний прийом.
2. Що таке холодо-, морозо-, зимостійкість та методи їх підвищення.
3. Який вплив посухи на водообмін та інші фізіологічні процеси.
4. Які фізіологічні основи зрошення.
5. Що таке солестійкість рослин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

Базова

1. Авксентьєва О.О., Жмурко В.В., Юхно Ю.Ю., Щоголев А.С. Фізіологія та біохімія рослин – Х.: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2013. - 96 с.
2. Власенко М.Ю., Вельямінова-Зернова Л.Д., Мацкевич В.В. Фізіологія рослин з основами біотехнології: підручник для студ. вищих аграрн. навч. закл. напряму «Агрономія». - Біла церква, 2006. - 504 с.
3. Злобін Ю.А. Курс фізіології і біохімії рослин: Підручник. - Суми: ВТД "Університетська книга", 2004. - 464 с.
4. Должицька А.Г., Панчук І.І. Фізіологія рослин: навч. посібник. - Чернівці: Чернівецький національний університет, 2010. - 167 с.
5. Красноштан І. В. Фізіологія рослин. - Умань: 2012. - 133 с.
6. Макрушин М.М., Макрушина Є.М., Петерсон Н.В., Мельников М.М. Фізіологія рослин / За ред. М.М. Макрушина. Підручник. – Вінниця: Нова Книга, 2006. - 416 с.
7. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин - К.: Либідь, 2005. - 306 с.
8. Фізіологія сільськогосподарських рослин з основами біохімії / М.М. Макрушин, Є.М. Макрушина, Н.В. Петерсон, В.С. Цибулько; за ред. М.М. Макрушина К: Урожай, 2000.- 352 с.

Допоміжна

1. Фізіологія рослин: практикум / О.В. Войцехівська, А.В. Капустян, О.І. Косик та ін.; за ред. Т.В. Паршикової. – Луцьк: Терен, 2010. - 420 с.
2. Брайон О.В. Фізіологія рослин для допитливих. - К.: Фітосоціоцентр, 2003. - 220 с.
3. Колупаєв Ю.Є. Основи фізіології стійкості рослин: Курс лекцій. - Харків, 2010. - 121 с.
4. Практикум з фізіології рослин. Навчальний посібник. / В.А. Гайченко, І.М. Гудков, В.О. Кошпаров, М.М. Лазарєв - К.: Кондрат, 2010. - 286 с.

5. Терек О.І. Ріст рослин: навчальний посібник. - Львів, Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка, 2007. - 248 с.
6. Безсонова В.П. Практикум з фізіології рослин. - Дніпропетровськ: РВВ ДДАУ, 2006. - 316 с.
7. Практикум з фізіології рослин: навчальний посібник / Т.Г. Самойленко, М. О. Самойленко, О.Ф. Рожок. - Миколаїв: МНАУ, 2013. - 431 с.

Інформаційні ресурси

1. ЕНК розміщений в системі дистанційного навчання Moodle «Фізіологія» ([http:// http://pdatu.net.ua/course](http://pdatu.net.ua/course)).
2. (Підручники і посібники з фізіології) <http://fizrast.ru/skachat.html>
3. <http://www.plantphysiol.org/content/by/year> (сайт журналу Plant Physiology).
4. База даних журналів, книг, довідкових матеріалів [Електронний ресурс].
Режим доступу до сайту: <http://www.springerlink.com/home/main.mpx>

