

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
МІСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА імені О. М. БЕКЕТОВА

О. М. Тарнопільська

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

*(для студентів денної та заочної форм навчання освітнього рівня
«бакалавр» за спеціальністю 206 – Садово-паркове господарство)*

Харків
ХНУМГ ім. О. М. Бекетова
2019

УДК 581.7(075)

Тарнопільська О. М. Фізіологія рослин : конспект лекцій (для студентів денної та заочної форм навчання освітнього рівня «бакалавр» за спеціальністю 206 – Садово-паркове господарство) / О. М. Тарнопільська ; Харків. нац. ун-т міськ. госп-ва ім. О. М. Бекетова. – Харків : ХНУМГ ім. О. М. Бекетова, 2019. – 159 с.

Автор

канд. с.-г. наук, доц. О. М. Тарнопільська

Рецензенти:

С. А. Лось, кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник, завідувач лабораторії селекції (Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації імені Г. М. Висоцького);

Л. О. Торосова, кандидат сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник (Український науково-дослідний інститут лісового господарства та агролісомеліорації імені Г. М. Висоцького)

Рекомендовано кафедрою лісового та садово-паркового господарства, протокол № 1 від 29.08.2017.

Конспект лекцій складено з метою допомоги студентам спеціальності 206 – Садово-паркове господарство під час підготовки до занять, заліків та іспитів з дисципліни «Фізіологія рослин».

© О. М. Тарнопільська, 2019

© ХНУМГ ім. О. М. Бекетова, 2019

ЗМІСТ

Вступ.....	6
1 Засади фізіології рослин.....	7
1.1 Поняття про фізіологію рослин та її зв'язок з іншими науками....	7
1.2 Предмет, мета та завдання фізіології рослин.....	10
1.3 Сучасні напрями фізіології рослин.....	11
1.4 Методи фізіології рослин.....	13
1.5 Історія становлення фізіології рослин як науки.....	16
1.5.1 Головні періоди розвитку фізіології рослин.....	16
1.5.2 Історія розвитку фізіології рослин в Україні.....	19
2 Структурні компоненти рослинної клітини.....	22
2.1 Структурна та функціональна організація рослинної клітини.....	22
2.2 Симбіотична теорія походження мітохондрій і хлоропластів.....	23
2.3 Загальні поняття про мікроскопічну і субмікроскопічну будову клітини.....	24
2.4 Клітинна оболонка, її структура та функції.....	24
2.5 Цитоплазма, її структура й головні властивості: в'язкість, еластичність, ізоелектрична точка, подразливість, рух та вибіркова проникність.....	26
2.6 Структура та функції мембран у рослинній клітині.....	31
2.7 Органели.....	34
2.8 Біохімічний склад рослинного організму.....	38
2.9 Загальна характеристика білків, вуглеводнів, жирів, нуклеїнових кислот.....	39
2.10 Значення ферментів у життєдіяльності клітини.....	46
3 Водний обмін рослин. Дифузія, осмос, хімічний і водний потенціали, осмотичний тиск.....	49
3.1 Значення води для життєдіяльності рослини.....	49
3.2 Форми ґрунтової вологи	50
3.3 Форми води у рослині.....	51
3.4 Рослинна клітина як осмотична система. Плазмоліз, деплазмоліз, тургор, циториз.....	52
3.5 Механізми транспорту води в рослині. Нижній кінцевий двигун. Поглинання води коренем.....	56
3.6 Верхній кінцевий двигун. Механізми відкриття продихів. Види транспірації.....	60
3.7 Рух води по судинній системі.....	64

3.8 Фізіологічні особливості водного режиму різних екологічних груп рослин.....	66
4 Фотосинтез.....	69
4.1 Загальне рівняння фотосинтезу.....	69
4.2 Пластидні пігменти – хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни.....	71
4.3. Світлова фаза фотосинтезу.....	75
4.4 Поглинання світла та збудження хлорофілу.....	75
4.5 Нециклічне й циклічне фотосинтетичне фосфоритування.....	77
4.6 Темнова фаза фотосинтезу. С3-шлях фотосинтезу (Цикл Кальвіна).	80
4.7 С4-шлях фотосинтезу (цикл Хетча-Слека).....	83
4.8 Фотосинтез за типом товстянкових (сукулентів).....	85
4.9 Фотодихання.....	86
4.10 Вплив внутрішніх і зовнішніх чинників на фотосинтез.....	87
4.11 Показники фотосинтезу.....	91
4.12 Значення фотосинтезувальних організмів для біосфери.....	92
5 Дихання рослин.....	93
5.1. Головні шляхи окислення дихальних субстратів.....	93
5.2 I етап дихання. Гліколіз.....	94
5.3. II етап дихання. Цикл ди- і трикарбонових кислот (цикл Кребса)....	96
5.4 Гліюксилатний цикл.....	98
5.5 Апотомічний шлях.....	99
5.6 Пряме окислення цукрів.....	99
5.7 III етап дихання. Дихальний електронтранспортний ланцюг (ДЕЛ) і окисне фосфорилювання.....	101
5.8 Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на дихання.....	102
5.9 Взаємозв'язок дихання з іншими процесами обміну.....	104
6 Мінеральне живлення рослин.....	105
6.1 Класифікація мінеральних елементів.....	105
6.2 Макроелементи.....	106
6.3 Мікроелементи.....	111
7 Ріст і розвиток рослин.....	117
7.1 Ембріональний етап.....	118
7.2 Ювенільний етап.....	120
7.3 Етап старості та відмирання.....	121
7.4 Морфогенез пагона.....	123
7.5 Ріст і розвиток листка.....	124
7.6 Періодичність росту.....	126
7.7 Регенерація у рослин.....	127

7.8 Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин.....	128
7.9 Використання синтетичних регуляторів росту в рослинництві.....	130
8 Пристосування і стійкість рослин до несприятливих факторів середовища.....	132
8.1 Поняття про стійкість (фізіологічну витривалість) рослин. Стійкість як процес пристосування рослин до середовища.....	132
8.2 Стійкість до посухи та високих температур.....	136
8.3 Стійкість рослин до низьких температур. Холодостійкість. Морозостійкість.....	141
8.4 Пристосування рослин до перенесення низьких температур.....	143
8.5 Солестійкість	145
8.6 Стійкість до нестачі кисню.....	147
8.7 Газостійкість.....	149
8.8 Радіостійкість.....	151
8.9 Стійкість до інфекційних хвороб. Механізми захисту.....	153
Список рекомендованої літератури.....	157

ВСТУП

Метою викладання навчальної дисципліни «Фізіологія рослин» є формування у студентів цілісної системи знань щодо сутності головних фізіологічних процесів зелених рослин, механізмів їхнього регулювання на різних рівнях організації рослинного організму та закономірностей взаємозв'язку з навколишнім середовищем.

Предметом вивчення навчальної дисципліни «Фізіологія рослин» є процеси життєдіяльності рослинного організму та способи їх регулювання; встановлення зв'язку структури й функції; взаємодія органів рослини; вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на фізіологічні процеси рослинного організму.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студенти повинні

– **знати:** фізіологічну характеристику рослинної клітини; взаємозв'язок водного режиму з фізіологічними процесами; мати сучасні уявлення про механізми фотосинтезу, дихання, мінерального живлення; володіти фізіологічними закономірностями ростових процесів.

– **уміти:** застосовувати отримані знання з фізіології рослин під час вирішення практичних питань; розробляти та проводити дослідження з фізіології рослин; розуміти фізіологічні процеси рослинного організму та мати науковий, професійний підхід до технологій вирощування культур для садово-паркового господарства.

1 ЗАСАДИ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

1.1 Поняття про фізіологію рослин та її зв'язок з іншими науками

Фізіологія рослин (від грецького *physis* – природа і *logos* – вчення) – це наука, яка вивчає процеси життєдіяльності та функції рослинного організму.

Сучасна фізіологія рослин – це міждисциплінарна інтегративна наука про функціональну активність рослинних організмів і механізми процесів рослинних систем різних рівнів їхньої організації – від цілісного рослинного організму до його окремих частин. Перетворення, обмін, транспортування речовин між окремими органами та між організмом загалом й навколишнім середовищем, засвоєння та виділення речовин, дихання, ріст і розвиток, функціональна й структурна диференціація, розмноження – кожна з цих функцій, логічно узгоджена з іншими, зумовлює індивідуальний розвиток організму, спричинює на кожному етапі онтогенезу певні зміни та порушення корелятивної цілісності організму. Усе це впливає на подальший розвиток цілісної системи, яка є самоорганізованою, саморегулюється та в якій усі процеси та явища взаємопов'язані.

Рослинному організму притаманні функції повітряного, фотосинтетичного та кореневого мінерального живлення, що тісно поєднані між собою.

Специфічною рисою рослинного організму є його *автотрофність*. Основою життєдіяльності живих організмів є постійний обмін із навколишнім середовищем, речовиною та енергією. Проте лише зелені рослини й деякі мікроорганізми здатні використовувати неорганічні речовини як вихідний матеріал для синтезу життєво важливих органічних сполук. Саме цю їхню властивість називають *автотрофністю*, а самі організми – *автотрофами*, на відміну від гетеротрофів, які включають в обмін речовин органічні сполуки, синтезовані автотрофами. До того ж рослини автотрофні не лише по відношенню до вуглецю, який вони поглинають у вигляді CO_2 і в процесі фотосинтезу перетворюють на органічну речовину, а й стосовно до інших

мінеральних елементів, таких як азот, фосфор, сірка. У результаті складної послідовності біохімічних реакцій та молекулярно-біологічних змін, поєднання продуктів фотосинтезу із продуктами метаболічних перетворень у корені, стеблі, пагонах світлова енергія витрачається на потреби всієї рослини, на нормальний розвиток її органів і одержання з ґрунту елементів, необхідних для функціонування цілісного організму.

Іншою важливою ознакою рослин є їхня відносна нерухомість. Тому вони цілеспрямовано реагують під час росту на зміну умов довкілля. Рослини формують значну листову поверхню для ефективнішого поглинання CO_2 і сонячних променів та розгалужену кореневу систему для поглинання води й мінеральних солей. Звідси ріст і новоутворення структур часто є основою їхнього функціонування. У зв'язку з цим великого значення набуває транспортування води й речовин по рослині – міжклітинне (безперервність мембран і плазмодесми) та за участю провідних судин між певними органами. Транспортні системи об'єднують органи й тканини в єдиний організм. Вони мають важливе значення для регуляції функції росту й розвитку рослин. Специфіка метаболізму в окремих органах і обмін речовин створюють основу взаємодії органів, обумовлюють цілісність рослинного організму. Ріст є основою формування всіх функцій, і кожна функція, у свою чергу, зазнає певних змін в онтогенезі рослин.

Однією з важливих функціональних властивостей рослин є здатність адаптуватися до зміни умов навколишнього середовища, що забезпечує стійкість рослин до абіотичних і біотичних стресів.

Фізіологія рослин вивчає перетворення речовини, енергії та форми у рослин, а також перетворення інформації. Адже всі особливості та потенційні можливості рослини, що формуються в процесі росту й розвитку, матеріалізуються генетичним апаратом лише внаслідок асиміляції речовини, енергії та інформації, що надходять із навколишнього середовища. Саме довкілля є фактором, який сприяє перетворенню потенційних можливостей геному в специфічні ознаки рослин. Упорядкованість у просторі й часі

величезної кількості можливих реакцій і становить основу здатності рослин до саморегуляції, самозбереження та самовідтворення. У цьому ми вбачаємо діалектичну єдність між вміщеною в геномі клітин інформацією та тією, що надходить ззовні.

Вивчаючи життєдіяльність рослин на всіх рівнях їхньої організації (молекулярному, субклітинному, клітинному, тканинному, органному, організмівому, видовому, популяційному й біоценотичному), потрібно пам'ятати, що фізіологія рослин базується на діалектичній єдності та взаємозв'язку структури й функції. Отже, пізнання фізіологічних функцій здійснюється через дослідження простих рівнів організації, з подальшою інтеграцією даних при розгляді фізіологічних систем зростаючої складності.

Живим системам, зокрема рослинному організму, притаманна вища форма цілісності, нерозривний зв'язок і взаємозумовленість його складників. Одним із проявів цілісності є те, що незважаючи на велике значення кожної окремої функції, життєдіяльність організму загалом залежить від того, як ці співвідношення змінюються залежно від умов довкілля.

Цілісність організму обумовлюється еволюційно сформованими взаємозв'язками між біохімічними процесами, що відбуваються в межах конкретного організму. Цілком зрозуміло, що розкриття глибинних механізмів і сутності функцій, притаманних окремим органам і цілісному організму, можна з'ясувати, поглиблюючи наукові пошуки на молекулярному, генному та субклітинному рівнях. У недалекому майбутньому це можна буде зробити, спираючись на вміння розпізнавати гени й розшифровувати геноми кожного конкретного виду рослин. Однак, важливе значення в розкритті сутності й змісту головних життєвих функцій саме цілісного рослинного організму належить фізіології рослин як науці, що інтегрує найсучасніші досягнення біохімії, генетики, молекулярної біології.

Встановлення сутності корелятивних зв'язків, фізіолого-біохімічні основи цілісності можна з'ясувати лише зрозумівши всю складність процесів росту й розвитку органів рослин, зумовлену різноманіттям метаболізму, що

проявляється через взаємозалежність й спряженість багато чисельних індивідуальних реакцій. Тому до таких понять, як «структура», «функція», «орган», «клітина», «органела», «молекула», сучасна фітофізіологія додає такі поняття, як «система», «цілісність», «організація», «інформація», «моделювання».

Фізіологія рослин, безсумнівно, посідає чільне місце в системі біологічних знань. За останні десятиріччя фізіологи успішно асимілювали методи біофізики, цитології, молекулярної біології. Одночасно вони зберегли й свій інтегральний підхід до вивчення складних фізіологічних явищ, які відбуваються на клітинному, органному, фітоценотичному рівнях. Як багатогалузева наука, фізіологія рослин є посередником між екологією, загальною й фізико-хімічною біологією. Входячи до циклу ботанічних дисциплін, фізіологія рослин має тісні взаємозв'язки з біохімією, біофізикою, імунологією, цитологією, гістологією, генетикою, математичним моделюванням, проте найтісніше вона пов'язана з фізіологією тварин. Адже якщо рослини і тварини, як і все живе, походять від одного кореня, то все живе повинно володіти певними спільними рисами, як наприклад, дихання, живлення, подразливість, самовідтворення тощо.

Отже, фізіологія рослин пов'язана з біохімією, біофізикою, імунологією, цитологією, гістологією, генетикою, математичним моделюванням, фізіологією тварин і є посередником між екологією, загальною й фізико-хімічною біологією.

1.2 Предмет, мета та завдання фізіології рослин

Предмет фізіології рослин – це функції живих рослинних організмів, їхніх органів, тканин, клітин і клітинних компонентів, їхні взаємозв'язки, регуляція та пристосування до навколишнього середовища, їхнє становлення в процесі еволюції й індивідуального розвитку, а також пізнання механізмів інтеграції фізіологічних функцій на рівні цілісного рослинного організму.

Метою фізіології рослин є пізнання закономірностей життєвих функцій рослин, розкриття їхніх механізмів, формування уявлення про структурно-функціональну організацію рослинних систем різних рівнів та вироблення шляхів керування рослинним організмом.

Завдання фізіології рослин полягають у пізнанні закономірностей життєвих функцій, розкритті їхніх механізмів, формуванні уявлення про структурно-функціональну організацію рослинних систем різних рівнів; одержанні й узагальненні нових знань про фізіологічні функції рослинного організму та можливості керування продукційним процесом фітоценозів із метою створення теоретичної бази раціонального використання й захисту рослинного світу.

1.3 Сучасні напрями фізіології рослин

У класичній фізіології рослин розрізняють шість принципово важливих напрямків:

1. Біохімічний напрям:

– розглядає функціональне значення різноманітних органічних речовин, які утворюються в рослинах у процесі фотосинтезу, дихання;

– виявляє закономірності мінерального живлення рослин, шляхи біосинтезу органічних сполук з найпростіших мінеральних речовин (вуглекислий газ, вода, аміак, нітрати, сірчана і фосфорна кислоти, магній, кальцій, калій, мікроелементи);

– розглядає роль мінеральних речовин як регуляторів стану колоїдів і каталізаторів та їхню участь у синтезі органічних сполук і як центрів електричних явищ у клітині.

2. Біофізичний напрям:

– вивчає питання енергетики клітини, електрофізіології рослини, фізико-хімічні закономірності її функцій (водного режиму, кореневого живлення, росту, подразнення, фотосинтезу й дихання рослин).

3. *Онтогенетичний напрям:*

– досліджує вікові закономірні зміни розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних і біофізичних процесів, морфогенез і можливі способи керування розвитком рослин (фотоперіодизм, яровизація, світлокультура, загартування рослин тощо).

4. *Еволюційний, або порівняльний напрям:*

– виявляє особливості філогенезу виду чи окремих осіб;
– встановлює особливості індивідуального розвитку рослин за певних зовнішніх умов;
– досліджує онтогенез, як функцію генотипу, яка склалася в філогенезі, вікові зміни рослин, які залежать від спадкової конституції та зовнішніх умов.

5. *Екологічний напрям:*

– досліджує внутрішні процеси рослинного організму залежно від зовнішнього середовища;
– досліджує застосування добрив у вигляді збалансованих туків, створення найкращого світлового й оптимального водного режимів шляхом раціонального розміщення рослин на площі, підвищення білковості, цукристості продуктів, стійкості рослин до несприятливих зовнішніх умов;
– завдання цього напрямку: розробити такі заходи впливу на рослини, які б були ефективні в сільськогосподарському виробництві.

6. *Синтетичний, або кібернетичний напрям:*

– виявляє загальні закономірності росту рослин, енергетики й кінетики, взаємопов'язаних процесів: фотосинтезу, дихання, живлення та органоутворення. Складні процеси життєдіяльності можна зрозуміти, лише беручи до уваги цілісність всього організму. Рослина, як і тварина, є надзвичайно складною, цілісною, саморегулювальною кібернетичною системою;

– кібернетика досліджує конкретні біофізичні й біохімічні пристосувальні процеси та реакції організму й розробляє способи регуляції та керування процесами в біологічних системах.

На сучасному етапі розвитку фізіології рослин, крім шести головних, відокремились ще й такі напрями досліджень:

1. Функції рослинної клітини й біогенез її органел.
2. Системи регуляції та інтеграції процесів у рослинному організмі.
3. Фотосинтез, його організація й продуктивність.
4. Дихання та його зв'язок із фізіологічними процесами рослинного організму.
5. Транспортування речовин у рослинах.
6. Водний обмін рослин.
7. Мінеральне живлення рослин, роль макро- й мікроелементів.
8. Фізіологія симбіотичної азотфіксації.
9. Ріст і розвиток рослин, фізіологія розмноження, механізми старіння.
10. Фітогормони, гальмувачі росту та їхні синтетичні аналоги.
11. Фізіологія стійкості рослин, фізіологічна адаптація, стресові стани рослин.
12. Патологія рослин, алелопатичні явища.
13. Фізіологічні основи продукційного процесу.
14. Еволюційна фізіологія рослин.

1.4 Методи фізіології рослин

Методологія фізіології рослин заснована на уявленнях про рослинний організм як складну саморегульовальну систему, з ієрархією різних структурних рівнів – від субклітинних (макромолекул) до цілісної рослини.

Проблеми та завдання фізіології рослин настільки складні, що для їхнього вирішення необхідно застосовувати комплекс найсучасніших фізико-хімічних

методів, різноманітних експериментальних і теоретичних підходів. Саме тому ця дисципліна належить до точних фундаментальних наук.

Методи фізіології рослин: аналітичний, синтетичний, історичний, експериментальний.

Для пізнання закономірностей життєвих функцій рослини необхідно насамперед проаналізувати окремі прояви її життєдіяльності, детально вивчити фізичні й хімічні явища, що лежать в їхній основі. Розкрити їх можна за допомогою аналітичного методу. Дослідивши окремі складники, фізіолог має відновити картину життєдіяльності рослинного організму як єдиного цілого. Для цього потрібно застосовувати також синтетичний метод, який враховує особливості перебігу життєвих процесів у різних конкретних видів і сортів рослин, їхню залежність від умов навколишнього середовища.

Упровадження синтетичного методу обумовило розвиток фізіології окремих культур – прикладної фізіології. Однак для експериментального або логічного синтезу фізіолог має знати історію розвитку організмів. Тому разом з іншими методами він має використовувати й історичний метод.

Розвиток фітофізіології, як і будь-якої іншої науки, залежить не лише від нових ідей, а й від нових методологій. Як відомо, більшу частину знань у галузі біології рослин здобуто з використанням методів, які давали змогу одержувати лише дискретну інформацію про їхню життєдіяльність. Однак фізіологічні функції та біохімічні реакції метаболізму здійснюються переважно в нелінійному, осцилювальному режимі. Тому для з'ясування їхнього механізму застосовують сучасні методи (інфрачервону спектроскопію, радіоактивні та стабільні ізотопи, ЯМР- та позитрон-емісійні томографи, флуоресцентні зонди тощо), за допомогою яких можливо реєструвати просторово-часові параметри метаболічних процесів без руйнування цілісності організму. Останнім часом нові знання про механізми процесів, що відбуваються в рослині, накопичуються дуже швидко завдяки впровадженню сучасних методів молекулярної біології, генної та клітинної інженерії у комбінації з класичними й фізіологічними. Такі методи дають змогу досліджувати динаміку

метаболічних циклів рослинного організму в реальному часі без ушкодження клітини.

У різних напрямках біології рослин широко запроваджуються новітні молекулярно-біологічні методи вивчення експресії значної кількості індивідуальних генів, фізіології генетично модифікованих організмів. Розроблено технології одержання трансгенних рослин із заданими властивостями – наприклад, «золотий рис», у якому синтезується та накопичується провітамін А. У зв'язку з появою нового типу – генетично модифікованих організмів значно розширилися методичні можливості для проведення фундаментальних досліджень із трансгенними рослинами. Тому значну увагу звернуто на фізіологію трансгенних рослин, їх одержання та практичне застосування генетично модифікованих форм. Трансгенні рослини вже займають десятки мільйонів гектарів, замінюючи своїх натуральних попередників, тому необхідне детальне вивчення всіх особливостей метаболізму таких організмів.

Крім методів генної інженерії, великі можливості для створення нових різноманітних форм рослин відкриває використання клітинних технологій. Уже розроблено методи, які дають змогу керувати властивостями унікальної експериментально створеної біологічної системи – популяції рослинних соматичних клітин *in vitro* (наприклад, шляхом внесення до культурального живильного середовища регуляторів росту). Система *in vitro* дає змогу вивчати клітинні та молекулярні основи морфогенезу. Дослідження генетичного контролю морфогенезу *in vitro* має надзвичайно велике значення для розвитку та вдосконалення різноманітних фітобіотехнологій. Біологічні системи *in vitro* є дуже перспективними для збереження генофонду цінних біоресурсів, зокрема кріобанків для депонування найцінніших культурних і дикорослих видів.

1.5 Історія становлення фізіології рослин як науки

1.5.1 Головні періоди розвитку фізіології рослин

Сучасний стан фізіології рослин є результатом понад 200-річного терміну її розвитку. Зародилася фітофізіологія в XVII–XVIII ст. як відгалуження ботаніки. Початок наукового підходу до фізіології рослин заложив Ян Батіст ван Гельмонт (1579–1644 рр.), який провів перший кількісний вегетаційний дослід з метою вивчення шляхів живлення рослин. На підставі своїх дослідів він дійшов помилкового висновку про те, що вода є єдиним поживним середовищем для рослин. І тільки пізніше було встановлено важливу роль ґрунту та повітря як джерела живлення рослин. Можна без перебільшення стверджувати, що своє існування як самостійна гілка ботаніки фізіологія рослин розпочала з науки про живлення.

Один з основоположників мікроскопічної анатомії рослин Марчелло Мальпігі (1628–1694 рр.) свої анатомічні відкриття певних мікроструктур поєднував з їхніми функціями, що мало важливе значення для майбутньої фізіології рослин.

У 1727 році англійський ботанік і хімік Стівен Гейлс у своїй книзі «Статика рослин» висловив припущення щодо можливості живлення рослин за допомогою листя із повітря. Його, без сумніву, потрібно вважати одним із засновників фізіології рослин – науки, яка сформувалась значно пізніше, коли в 1771–1782 рр. Джозеф Прістлі, Йоханнес Інгенхауз та Жан Сенеб'є виявили ті компоненти, за допомогою яких відбувається повітряне живлення рослин. Пізніше Ніколя Теодор де Соссюр (1767–1845 рр.) шляхом точного хімічного аналізу показав участь води у повітряному живленні. Так поступово складалось уявлення про фотосинтетичну функцію рослин, хоча сам термін «фотосинтез» Вільгельм Пфєффер запропонував лише 1887 р. Після відкриття фотосинтезу, а також законів збереження матерії та енергії, фізіологія рослин все більше

включала в поле зору повітряне середовище та сонячне світло як головні матеріальні і енергетичні джерела існування зеленої рослини.

Однак як самостійна галузь науки фізіологія рослин остаточно відокремилась від ботаніки у 1800 р., коли Жан Сенеб'є (1742–1803 рр.) увів термін «фізіологія рослин» та написав перший підручник із цієї дисципліни, де висвітлив сутність предмета, методи й завдання цієї науки. у царській Росії фізіологія рослин довго не відокремлювалась у самостійну дисципліну, і лише в 1863 р. новим університетським статутом були створені кафедри фізіології рослин. Першим російським ботаніком-фізіологом прийнято вважати Сергія Олександровича Рачинського (1833–1902 рр.) – професора кафедри фізіології рослин Московського університету, де з 1872 р. широку діяльність розгорнув Климент Аркадійович Тімірязєв (1843–1920 рр.). У Петербурзькому університеті з 1861 р. курс фізіології рослин викладав професор Андрій Сергійович Фамінцин (1835–1918 рр.). На першому етапі розвитку фізіологія рослин була наукою університетською. Перший російський підручник з фізіології рослин написав у 1887 р. проф. А. С. Фамінцин, на його зміну вийшов у світ підручник Олександра Володимировича Палладіна, що перевидавався дев'ять разів.

На початку ХХ ст. відбулась остаточно диференціація фізіології рослин на головні її розділи, до того ж деякі з них набули такого великого значення, що в перші десятиріччя перетворились на самостійні дисципліни з власними теоретичними основами та широким виходом у практику: 1902 р. – вірусологія, 1910 р. – агрохімія, 1930 р. – мікробіологія, біохімія.

У 1934 р. було створено Інститут фізіології рослин АН СРСР, який координував усі дослідження у цій галузі науки та в якому плідно працювали Курсанов Андрій Львович, Нічипоровіч Анатолій Олександрович, Чайлахян Михайло Христофорович, Генкель Павло Олександрович, Туманов Іван Іванович та інші.

Однак починаючи з 30-х і до 50-х років ХХ ст. настав важкий час для розвитку фізіології рослин, насамперед через відділення від неї біохімії.

Розвиток фізіології рослин у цей період було спрямовано не стільки на вирішення її власних проблем, скільки на дослідження прикладної фізіології.

У середині 50-х років ХХ ст. фізіологія рослин в усьому світі піднялась на новий рівень. Наступником її традиції на цьому етапі став академік Курсанов Андрій Львович, який створив відому курсанівську школу (представники: Мокроносів Адольф Трохимович, Кулаєва Ольга Миколаївна, Бутенко, Семененко Віктор Юхимович, Молотковський Юліан Георгійович, Верещагін Андрій Глібович, Тарчевський Ігор Анатолійович, Польовий Всеволод Володимирович тощо).

З'явилися нові вектори наукових пошуків: кисневий обмін і транспортування кисню (Б. Б. Вартапетян), цитокініни і роль їхньої регуляції метаболізму (О. М. Кулаєва), донорно-акцепторні системи рослин (Мокроносів А. Т.), організація рослинних мембран (Ю. Г. Молотковський.), йонний гомеостаз рослинної клітини (Д. Б. Вахмістров), метаболізм рослинних ліпідів (А. Г. Верещагін).

Водночас значно виріс інтерес до проблем екологічної фізіології. Класичні концепції стійкості, розроблені М. О. Максимовим, І. І. Тумановим, П. О. Генкелем, Б. П. Строгоновим значно поглиблені за допомогою нових підходів і теоретичних концепцій, заснованих на сучасному розумінні молекулярної біології рослин та субклітинної організації адаптативних систем (В. М. Жолкевич, Т. І. Трунова).

На зміну періоду деякої самоізоляції фізіології рослин настав період модернізації та інтеграції її з іншими науками, час упровадження в фізіологічний експеримент високочутливих методів біофізики, молекулярної та клітинної біології, який продовжується й тепер. Змінилася сама техніка фізіологічних експериментів, проводяться фундаментальні дослідження, на підставі яких народжуються принципово нові біотехнології застосування рослин. Настав новий етап розвитку фізіології рослин, який характеризується процесом асиміляції та інтеграції цією наукою досягнень інших експериментальних біологічних наук.

1.5.2 Історія розвитку фізіології рослин в Україні

Одним з основоположників фізіології рослин в Україні є учень засновника цієї науки в Росії Фамініцина А. С., проф. Київського університету Баранецький Осип Васильович (1843–1905 рр.). Його найважливіші наукові праці присвячені вивченню проблем росту, водного режиму, анатомії рослин. Вагомий внесок у розвиток фізіології рослин в Україні вніс Вотчал Євген Пилипович (1864–1937 рр.), який з 1890 р. очолив кафедру фізіології рослин та мікробіології Київського політехнічного інституту, куди він запросив відомих вчених Навашина Сергія Гавриловича, Фінна Володимира Васильовича, Левітського Григорія Андрійовича.

Вотчал Є. П. створив відому школу фізіологів, представники якої сприяли розвитку різних галузей фізіології рослин. Так, Заленський В'ячеслав Рафаїлович (1875–1923 рр.) – один з основоположників екологічної фізіології рослин, відкрив залежність анатомічної будови листків від їхнього місця розташування на стеблі, яка пізніше дістала назву закону Заленського.

Світове визнання українській фізіології рослин принесли роботи Холодного Миколи Григоровича (1882–1953 рр.) із фітогормонології. Загалом фундаментальні й теоретичні уявлення щодо проблем росту та розвитку рослин пов'язані з його іменем. Він уніс вагомий вклад не лише у фізіологію, а й в анатомію, екологію рослин та ґрунтову мікробіологію. М. Г. Холодному належить розробка філософських проблем природознавства, його правомірно вважають продовжувачем ідей Чарльза Дарвіна та К. А. Тімірязєва.

У становленні фізіології рослин велика заслуга належить Палладіну Володимиру Івановичу (1859–1922 рр.), який працював професором фізіології та анатомії рослин Харківського університету з 1889 р., був директором Нікітського ботанічного саду, читав лекції у Таврійському університеті (м. Сімферополь). Основні наукові праці присвячені вивченню процесів дихання рослин та участі в них ферментів.

Становленню фізіології рослин в Україні сприяли також роботи Гаморака Нестора Теодоровича (1892–1937 рр.), про наукову спадщину якого стає відомо лише тепер. Працюючи в Кам'янець-Подільському державному українському університеті, який став другим після заснованого восени 1918 р. Українського народного університету в м. Києві, де викладання проводилось українською мовою, Н. Т. Гаморак провів оригінальні дослідження продихового апарату й транспірації рослин, запропонував низку нових приладів та методів для фізіологічних досліджень. Він викладав не тільки фізіологію рослин, а й інші ботанічні дисципліни. Ще в 1920 р. він видав два підручники з анатомії та морфології рослин, які були першими українськими підручниками у цій галузі.

Колискою фізіології рослин в Україні фактично став Інститут ботаніки, де успішно працювали корифеї цієї науки: М. Г. Холодний, Є. П. Вотчал, В. М. Любименко.

Загальне визнання в світовій науці мають праці академіка Гродзинського Андрія Михайловича – основоположника сучасної *алелопатії*. Він створив нову схему алелопатії як кругообігу фізіологічно активних речовин у біогеоценозі, що відіграє роль регулятора внутрішніх та зовнішніх взаємозв'язків і є причиною рівноваги, стійкості та зміни рослинних угруповань. Академік А. М. Гродзинський вперше розглянув алелопатію як самостійну біологічну проблему, розробка якої надзвичайно важлива для фізіології та біохімії рослин, геоботаніки, рослинництва, агротехніки багатьох культур. Ним досліджена роль алелопатичної взаємодії рослин у природних та штучних ценозах на фоні інших форм взаємодії, роль в алелопатії вищих рослин, грибів, бактерій, розроблено методи регулювання польової токсичності. Цей напрям успішно розвивають вчені Національного ботанічного саду ім. М. М. Гришка НАН України.

Коло наукових інтересів А. М. Гродзинського не обмежувалось створенням наукової школи з алелопатії. Ним започатковано низку нових наукових напрямів із використання рослин в ергономічних системах – фітодизайні, медицині, космічній біології. Він активно займався теоретичними

та методичними питаннями інтродукції та акліматизації рослин, був одним із головних координаторів розвитку фізіології та біохімії рослин в Україні.

У 60-ті роки ХХ ст. розпочато дослідження взаємовідносин рослин і мікроорганізмів (С. Ф. Негруцький) та проблеми симбіотичної азотфіксації (А. В. Манорик, Ю. П. Старченков).

Розкриттю природи фізіологічної стійкості рослин присвятили свої фундаментальні дослідження Д. П. Проценко, М. А. Соловйова, І. Г. Шматько та інші наприкінці ХХ ст. На той час стало можливим значно поглибити пізнання в цій галузі за допомогою нових підходів та теоретичних концепцій, що базуються на сучасному розумінні молекулярної біології рослин, субклітинної організації адаптативних систем.

У 1962 р. створюється відділ біофізики та радіобіології Інституту фізіології рослин АН України, де вивчаються радіобіологічні реакції рослинних організмів, механізми захисної дії радіопротекторів. Академік А. М. Гродзінський розробив теорію надійності рослинних систем, вперше, на різних рівнях організації – від молекулярного до рівня організму та фітоценотичного, проаналізував загальні та специфічні реакції рослин на іонізуючу радіацію. Він започаткував в Україні дослідження з проблеми позиційної інформації та клітинної взаємодії в морфогенезі рослин.

На сучасному етапі в розробці проблем фізіології та біохімії рослин бере участь понад 50 науково-дослідних закладів і вузів України. Серед них: Інститут фізіології рослин і генетики, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Національний ботанічний сад ім. М. М. Гришка НАН України та інші ботанічні сади, Інститут гідробіології, Інститут клітинної біології; кафедри фізіології рослин та ботаніки університетів, сільськогосподарських та педагогічних інститутів, а також низка лабораторій галузевих науково-дослідних закладів НААН України.

2 СТРУКТУРНІ КОМПОНЕНТИ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

2.1 Структурна та функціональна організація рослинної клітини

Клітина – це елементарна структурна та функціональна одиниця життя, якій притаманні всі властивості живої системи: обмін речовин і енергії, ріст і розвиток, подразливість, здатність до самовідтворення та саморегуляції. У природі клітина може існувати як самостійний організм, і як складник багатоклітинних. Не дивлячись на різноманітність форм і функцій, які вони виконують, клітини всіх живих організмів мають подібну будову.

Відкриття клітинної будови організмів було обумовлено винайденням мікроскопа в 1665 р. голландським дослідником Робертом Гуком. Він розглядав зріз корка та побачив у ньому комірочки, які назвав *клітинами*. Термін «клітина» походить від грецького слова «*cytos*» – клітина, або лат. «*cellula*» – порожнина. У вигляді загальнобіологічної концепції клітинна теорія була вперше сформульована німецькими вченими: зоологом – Т. Шванном, і ботаніком – М. Шлейденем (1837–1838 рр.). М. Шлейден, досліджуючи рослини, довів, що їхні тканини складаються з клітин. М. Шванн встановив, що тваринні тканини представлені також клітинами. Клітинна теорія відіграла важливу роль в утвердженні ідеї єдності життя, спільності походження рослинних і тваринних організмів. Вона послужила теоретичною основою для створення еволюційного вчення Ч. Дарвіна.

Розрізняють два головні ступені організації клітини: *прокаріотичний* і *еукаріотичний*.

Прокаріотичний тип клітин – це такі клітини, які не мають оформленого ядра, а їхній генетичний матеріал представлений нуклеоїдом – замкненою в кільце молекулою ДНК, не відокремленою від цитоплазми оболонкою. Еукаріотичний тип або еукаріоти – це клітини одноклітинних і багатоклітинних організмів, які мають каріолему (оболонку ядра) і молекули ДНК, упаковані за допомогою комплексу білків у хромосоми, які володіють мультиреплікативним

типом реплікації ДНК. Розмір рослинних клітин – від 10 до 600 мкм. За формою клітини поділяються на паренхімні та прозенхімні (довжина перевищує ширину в 5–10 разів).

Рослинній клітині властиві такі особливості:

1. Наявність полісахаридної (целюлозної) оболонки;
2. Наявність пластид у зв'язку з фототрофним способом живлення рослин;
3. Наявність вакуолі, яка відіграє роль у підтриманні тургору;
4. Відсутність центріолей під час поділу клітини.

2.2 Симбіотична теорія походження мітохондрій і хлоропластів

Під час вивчення онтогенезу органел, а саме, мітохондрій і хлоропластів у 1912 р. російський ботанік Б. М. Козо-Полянський висловив думку, що клітина – це симбіотрофна система, у якій у симбіозі живуть кілька організмів. Згідно з гіпотезою симбіогенезу мітохондрії та хлоропласти – це у минулому самостійні організми. Ця гіпотеза має багато прихильників, таких як Л. Маргуліс, А. А. Тахтаджян, Д. Кірк, М. Руттен. І мітохондріям, і хлоропластам властива певна автономія, і вони здатні до саморедуплікації. Обидва органоїди містять РНК, специфічну ДНК, здатні до синтезу протеїнів, мають рибосоми, фосфоліпіди, подібні за будовою. У прокариот мітохондрій немає, а в еукаріот спостерігається велика різноманітність форм і розмірів цих органел.

Симбіотична теорія ґрунтується на тому, що в процесі гліколітичного шляху як «відходи» залишаються трикарбовані кислоти, які могли бути джерелом їжі для якихось аеробних мікроорганізмів. Можливо, такі мікроорганізми, проникнувши в прокариотичну клітину, вступали з нею в симбіоз і стали виконувати роль мітохондрій. Це припущення підтверджується також подібністю мітохондрій із мікроорганізмами (кільцева ДНК, дрібні рибосоми, чутливість до бактеріальних антибіотиків). У примітивних еукаріот

геноми мітохондрій довші, ніж у вищих. Згідно з гіпотезою симбіогенетичного виникнення мітохондрій перехід до аеробного дихання – результат проникнення первинної аеробної прокаріотної форми у вільноживучу автотрофну, але анаеробну істоту. Згідно з цією теорією хлоропласти виникли внаслідок симбіозу якогось автотрофного мікроорганізму, здатного трансформувати енергію сонячного світла, з гетеротрофною клітиною господаря. Хлоропласти включають тільки декілька десятків молекул ДНК, ідентичних між собою. Тому хлоропласти автономні обмежений час.

2.3 Загальні поняття про мікроскопічну та субмікроскопічну будову клітини

Рослинна клітина складається з оболонки, протопласту (вміст клітини) і вакуолі (порожнини, заповненої клітинним соком).

Протопласт складається із цитоплазми та включених у неї великих органел: ядро, пластиди і мітохондрії.

Цитоплазма є складною системою, яка включає численні субмікроскопічні структури (апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, рибосоми, мікротрубочки та мікрофіламенти), структурні компоненти містяться в матриксі цитоплазми – гіалоплазмі. Клітинна оболонка властива практично всім рослинним клітинам за винятком зооспор і гамет водоростей, а також сперміїв вищих рослин. У цитоплазмі утворюються речовини і відкладаються на її поверхні.

2.4 Клітинна оболонка, її структура та функції

Оболонка формується на стадії телофази під час мітотичного поділу клітини з серединної пластинки, яка утворюється на межі сусідніх клітин унаслідок злиття пектинових вакуолей. При цьому в її пектиновий матрикс занурюються або накладаються на нього мікрофібрили целюлози, які

утворюються також внаслідок секреторної діяльності апарату Гольджі. Так формується первинна оболонка. Більшу частину її становить пектиновий матрикс з вкрапленням особливого білка екстенсину. Екстенсин складається з глікопротеїдів, де 20 % припадає на L-оксипролін. Мікрофібрили целюлози розміщені в ній рихло й неупорядковано. Завдяки цьому первинна оболонка є еластичною відповідно до росту клітини, добре розтягується та також росте й тому не перешкоджає росту клітини. Її пектиновий матрикс легко насичується водою, яка є необхідною для росту її на ранніх фазах розвитку клітини. Матрикс разом з водою поглинає різні іони й утримує їх за допомогою сил електростатичного притягання (залишки галактуронових кислот, із яких утворюється пектин, мають негативний заряд, а амінокислоти екстенсин – позитивний і негативний). Ступінь цього притягання і визначає швидкість надходження іонів у клітину. Первинна оболонка створює певну міцність клітини та здатна захистити її від механічних пошкоджень. У процесі росту клітини мікрофібрили целюлози продовжують пошарово відкладатися, так що щільність їх упаковки значно зростає. При цьому площа, яку займає пектиновий матрикс у матриксі первинної оболонки, істотно скорочується і внаслідок цього утворюється вторинна оболонка. Пектини та геліцелюлоза переносяться до оболонки диктіосомами. Через обмежений об'єм пектинового матриксу вона втрачає здатність до росту. Нитки целюлози в різних клітинах розміщені по-різному: упоперек довжини клітини, кільцями – такі клітини можуть розтягуватись в довжину (наприклад, клітини судин стебла), повздовж, косо, утворюючи спіраль. Усе це нагадує залізобетонні конструкції, при цьому нитки целюлози виконують роль залізних прутів, а пектинові речовини – роль цементу.

Залежно від спеціалізації клітин вторинна оболонка піддається різним хімічним видозмінам – кутинізації (кутин), здерев'янінню (лігнін), окорковується (суберин). Оболонки, які просочені кутином можуть пропускати воду, оскільки в них зберігається сітка пектинових каналів – дендритів. У разі здерев'яніння оболонка стає мало проникною для води, а коли окорковується,

то повністю втрачає цю здатність і у такий спосіб втрачає фізіологічну активність. При цьому вона є дуже міцною та переважно виконує механічну функцію: обмежує розтяг плазмолемі й перешкоджає її розвитку у разі збільшення гідростатичного тиску, служить зовнішнім цитоскелетом, який захищає клітину від пошкоджень і попадання інфекції, створює опору органам рослини, бере участь у поглинанні та транспортуванні та виділенні речовин. Зовнішні оболонки клітин епідермісу просочуються, або покриваються кутином і воском і це захищає клітину від надмірного випаровування та проникнення інфекції. Оболонка може просочуватися і мінеральними речовинами, переважно солями кальцію. Внутрішній, досить тонкий останній шар вторинної оболонки внаслідок особливостей структури та складу прийнято називати третинною оболонкою.

В оболонці є непотовщені місця (у первинній оболонці вони називаються поровими полями), через які здійснюється зв'язок із сусідніми клітинами. Через порові поля та пори проходять тонкі тяжі цитоплазми. Це плазмодесми, які зв'язують цитоплазми сусідніх клітин – канали діаметром 100-200 нм. Внутрішня їх поверхня вистлана плазмолемою. Через кожну плазмодесму проходить трубчастий тяж ендоплазматичної сітки – десмотрубочка. Кількість плазмодесм у клітині коливається від 100 тисяч до 500 млн на 1 кв. мм поверхні цитоплазматичної мембрани. Таким чином, зв'язок між клітинами може здійснюватись через цитоплазму, плазмолему, ендоплазматичну сітку та клітинні оболонки. Система цитоплазми клітин, тканин і органів називається симпластом.

2.5 Цитоплазма, її структура і основні властивості: в'язкість, еластичність, ізоелектрична точка, подразливість, рух та вибіркова проникність

Цитоплазма – напіврідка, прозора та в'язка гомогенна маса, розташована під клітинною оболонкою (сукупність пограничних мембран – плазмалемі,

тонопласту та мезоплазми). Хімічний склад цитоплазми: вода – 80–90 %, білки – 10–12 %, ліпіди – 2–3 %, цукри – 1–2 %, мінеральні речовини – 1–1,5%.

Плазмалема – цитоплазматична мембрана, яка відділяє цитоплазму від зовнішнього середовища, а тонопласт оточує вакуолю. Плазмалема товстіша (7,5 нм) від тонопласта (6 нм), оскільки має складнішу будову та виконує бар'єрну, ферментативну, акцепторну й регуляторну функції. Тонoplast містить специфічні транспортні білки та є менш проникним, ніж плазмалема.

Мезоплазма складається з безструктурованої частини цитоплазматичного матрикса (гіалоплазми) і занурених у нього структурних елементів. За хімічним походженням гіалоплазма є колоїдним розчином білків. За даними Н. І. Якушніної вона складається з 80–85 % води. Суха речовина цитоплазми приблизно на 75 % складається з білків. Крім цього, у цитоплазмі містяться жири й жироподібні речовини 15–20 %, незначна кількість вуглеводів 1–2 % і мінеральних солей 1 %. Цитоплазматичний матрикс володіє властивостями колоїдної системи й під дією зовнішніх і внутрішніх факторів легко змінює свій фізико-хімічний стан: від рідкого (стан золю) до майже твердого, студнеподібного (стан гелю). Уважають, що міксотропні властивості цитоплазматичного матрикса зумовлюються наявністю в ньому ниткоподібних утворів – мікрофіламентів. Кожний мікрофіламент складається з двох спірально закручених одна навколо одної ниток глобулярного білка – актину.

Мікрофіламенти можуть утворювати складну молекулярну сітку, надаючи у такий спосіб матриксу властивості твердого тіла або розпадатись, зумовлюючи властивості рідини. Це проходить тоді, коли білки перебувають у високодисперсному стані, тобто, коли вони заряджаються одноіменними зарядами й оточуються водними оболонками – гідратною та дифузною, які перешкоджають їх злипанню. Мікротрубочки разом з мікрофіламентами формують структуру цитоскелету.

Значення та знак заряду залежить від рН клітинного вмісту. Зворотні переходи із золю в гель визначаються величиною рН. Відомо, що для кожного білка є одне значення рН (ізоелектрична точка), при якому його частинка стає

нейтральною. Ізоелектрична точка більшості білків рослинних тканин перебуває в межах слабких значень рН, а рН всередині клітини близька до нейтральної (6,3–7,0). Тому білки цитоплазматичного матриксу зазвичай заряджаються негативно. У разі відхилення рН клітинного соку в той чи інший бік від рН відповідної ізоелектричної точки, білкові молекули сумарно заряджаються позитивно, або негативно, відштовхуються одна від одної та у такий спосіб сприяють утримувannya високодисперсного стану колоїдів цитоплазми.

Ступінь дисперсності колоїдів цитоплазматичного матриксу змінюється під впливом факторів, які руйнують водні оболонки білкових молекул (кислоти, луги, висока температура). Унаслідок обезводнення молекули білків втрачають природну просторову структуру та коагулюють. При цьому цитоплазма втрачає свої життєво важливі властивості.

В'язкість – це здатність цитоплазми виявляти опір переміщенню одних частин (іони, молекули, органели) відносно інших. В'язкість цитоплазми зумовлюється її фізико-хімічним станом (золю і гелю), в основі якого лежить взаємодія між мікрофіламентами. Тому цитоплазма володіє так званою структурною в'язкістю, ступінь якої визначається за допомогою її обводнення та специфіки будови мікрофіламентів.

На різних етапах розвитку рослини ступінь в'язкості цитоплазми їхніх клітин змінюється. У фазі поділу клітини в'язкість висока, у фазі розтягу вона знижується внаслідок сильного оводнення цитоплазматичного матрикса, а під час диференціації клітини знову зростає, внаслідок відведення води з колоїдів цитоплазми у вакуолю. Ступінь в'язкості цитоплазми клітин різних органів залежить і від їхнього віку. Зміна ступеня в'язкості цитоплазми в онтогенезі органу відображає зміни її в онтогенезі клітини. В онтогенезі рослини в'язкість цитоплазми зростає до фази бутонізації, потім у фазі цвітіння знижується, а після закінчення цвітіння знову збільшується. Висока в'язкість цитоплазми властива клітинам органів, які перебувають у стані спокою (насіння, бульби, цибулини). Зниження в'язкості цитоплазми відповідає більш інтенсивному

обміну, тоді, як підвищена в'язкість, але не дуже висока, корелює з більшою стійкістю організму проти несприятливих умов навколишнього середовища.

Ступінь в'язкості цитоплазми залежить і від генотипу рослини, який визначає специфіку структури білків мікрофіламентів.

В'язкість цитоплазми зумовлюється також особливостями екоотипу рослини. У видів степів і пустинь – вона висока, у мезофітів – дещо менша, а у водяних рослин – лише дещо перевищує в'язкість води.

На в'язкість цитоплазми впливають не тільки внутрішні, але й зовнішні фактори. При низькій температурі тепловий рух мікрофіламентів загальмовується. Це сприяє стабілізації їхньої молекулярної сітки та підвищує в'язкість. У разі зростання температури сітка мікрофіламентів руйнується та цитоплазма переходить у рідкий стан. В'язкість цитоплазми залежить і від наявності в середовищі тих чи інших катіонів: одновалентні катіони (K^+ , Na^+ , Li^+) понижують її, а дво- й тривалентні (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+}) – підвищують.

Еластичність – це здатність цитоплазми відновити свою форму після деформувальної дії. Вона зумовлюється пружністю мікрофіламентів, а також здатністю клітинної мембрани змінювати розміри своєї поверхні шляхом швидкого руйнування (при плазмолізі) і подальшого утворення (у разі деплазмолізу) окремих ділянок. Еластичність має пристосувальне значення. Рослини з більш високою еластичністю цитоплазми краще витримують умови недостатньої зволоженості. У ксерофітів вона приблизно у три рази вища, ніж у мезофітів, що дає змогу першим переносити тривале обезводнення без істотних пошкоджень цитоплазми.

Еластичність цитоплазми змінюється протягом онтогенезу рослини. Зокрема, під час цвітіння, у більшості рослин, вона дещо знижується. Чим вища еластичність цитоплазми, тим важче її плазмолізувати.

Рух – властивий практично всім живим клітинам, що активно функціонують. У одних рослин цитоплазма рухається з великою швидкістю (клітини листків водних рослин, епідермальні волоски гарбузових і

гліоксиневих, волоски тичинкових ниток традесканції), в інших рух ледве помітний.

Залежно від будови клітин розрізняють декілька видів руху цитоплазми.

Коливальні рухи найпоширеніші. При цьому одні частинки цитоплазми перебувають у спокої, інші рухають у напрямку до периферії, а деякі – у напрямку до центра клітини. Ці рухи непостійні й випадкові, вони забезпечуються енергією, яка звільняється внаслідок обміну речовин.

Ротаційні рухи (циклоз або колові) – властиві клітинам, у яких цитоплазма розміщується лише по периферії, бо клітини мають велику центральну вакуолю. Разом з потоком цитоплазми переміщуються органели, зокрема й добре видимі під світловим мікроскопом хлоропласти.

Циркуляційні рухи притаманні цитоплазмам клітин, які мають декілька великих вакуолей (наприклад, у волосках тичинкових ниток традесканції). Цей рух зводиться до переміщення цитоплазми в різних напрямках по цитоплазматичних тяжках, які розділяють вакуолі. Фонтануючі рухи займають проміжне місце між циркуляційними та ротаційними. Їх можна спостерігати в корневих волосках, у пилкових трубках багатьох рослин. В основі рухів цитоплазми лежить хвилеподібне скорочення мікрофіламентів, яке проходить унаслідок хімічної взаємодії їхніх білків – актину й міозину. Витягнуті молекули міозину або вільно розміщуються в цитоплазмі, або зв'язуються з мембранами, або з актиновими нитками. Скорочення мікрофіламентів проходить під час утворення актиноміозинового комплексу. Завдяки міозину, який володіє АТФ-азною активністю, хімічна енергія АТФ перетворюється в механічну енергію ковзання ниток цих двох білків відносно один одного.

Рух цитоплазми активізує перетворення метаболітів і у такий спосіб прискорює обмін речовин і енергії в клітині.

Рух цитоплазми – активний процес, який супроводжується затратою енергії АТФ. Тому він протікає при певному температурному оптимумі відповідному значенні рН середовища (4,5–5,0). Швидкість руху цитоплазми

збільшується під дією факторів, які сприяють утворенню АТФ у процесі фотосинтезу або дихання, а саме – освітлення та кисень.

Вибіркова проникність – це здатність цитоплазми пропускати різні речовини з неоднаковою швидкістю. Вибіркова проникність зумовлена наявністю граничних мембранних шарів і властива тільки живій цитоплазмі.

Проникність цитоплазми збільшується при підвищенні температури і освітлення, при водному дефіциті, а також при старінні клітини – в результаті порушення природної структури мембран.

Подразливість – це здатність клітини адекватно реагувати на дію факторів зовнішнього та внутрішнього середовища. За відсутності подразника цитоплазматична мембрана володіє так званим потенціалом спокою. Він виникає внаслідок асиметричного розподілу по обидва боки сторони мембрани певних іонів через її неоднакову проникність. На зовнішній стороні зосереджуються іони Ca^{2+} , Na^+ , а на внутрішній – іони K^+ , Cl^- , унаслідок чого остання заряджається негативно відносно зовнішньої та на деякий час стає навіть позитивним. Потенціал протилежного знаку, який виникає в мембрані внаслідок подразнення, називається потенціалом дії (ПД). Тривалість існування ПД – декілька секунд. Після короткочасного підвищення проникності мембран для іонів Ca^{2+} і Cl^- зростає її проникність для іонів K^+ . Вони пересуваються за градієнтом концентрації із клітини в довкілля й нагромаджуються на зовнішній стороні мембрани, так що її позитивний заряд відносно внутрішньої сторони поступово збільшується. Починається відновлення потенціалу спокою.

Подразливість має велике пристосувальне значення. Вона обумовлюється затратою енергії АТФ.

Тому фактори, які гальмують синтез АТФ (пониження температури, недостача кисню) знижують здатність цитоплазми до сприйняття подразнення.

2.6 Структура та функції мембран у рослинній клітині

До елементів протопласта належать *мембрани*. Вони ділять клітину на компартменти. Мембрани мають симетричну, лінійну, трьохшарову структуру. Основу цієї структури становить бімолекулярний шар ліпідів, розміщений між двома моношарами білків. Загальна товщина мембран становить 6–10 нм. Згідно даних у мембранах є пори (каналці). В утворенні стінок каналців беруть участь тільки білкові речовини.

У 1972 р. С. Сінгер та Г. Ніколсон запропонували рідинно-мозаїчну модель мембрани. На сьогодні найбільшим визнанням користується рідинно-мозаїчна модель біологічних мембран.

Мембрани – це ліпопротеїдні комплекси, які складаються приблизно з 60 % білків і 40 % ліпідів, серед яких переважають фосфоліпіди, (зустрічаються також галактоліпіди, стерини, жирні кислоти). Ліпіди повернуті один до одного своїми гідрофобними кінцями. У фосфоліпідів дві гідроксильні групи в молекулі гліцерину заміщені жирними кислотами, а третя – фосфорною кислотою. До фосфорної кислоти можуть бути приєднані різні сполуки, зазвичай аміноспирти – етаноламін, або холін. Молекула фосфоліпідів полярна, вона містить гідрофільну головку (фосфорна кислота, аміноспирт) і два гідрофобних вуглеводних хвості. Ненасичені жирні кислоти полярних ліпідів забезпечують дещо рихлий (рідкий) стан біошару при фізіологічних температурах. Цьому сприяють і стерини. Ліпіди не закріплені міцно, а безперервно міняються місцями. Переміщення ліпідів буває двох типів: у межах свого моношару та шляхом переміщення двох ліпідних молекул у двох моношарах («фліп-флоп»). У разі матеріальної дифузії молекули ліпідів міняються місцями за секунду мільйон разів. Переміщення молекул ліпідів із одного моношару в інший проходить значно рідше. Ліпідний шар стабілізується гідрофобними взаємодіями (вандервальсові сили, зчеплення молекул), тоді як між ліпідами й білками розвиваються взаємодії гідрофільного характеру. У рідких шарах ліпідних мембран містяться спеціалізовані протеїнові комплекси. Ліпопротеїни занурені в ліпідну фазу і утримуються гідрофобними зв'язками (інтегральні білки).

Гідрофільні білки (периферичні) утримуються на внутрішній і зовнішній поверхнях мембран електростатичними зв'язками, що взаємодіють із гідрофільними головками полярних ліпідів. Важливу роль у формуванні мембран відіграють гідрофобні зв'язки: ліпід – ліпід, ліпід – білок, білок – білок. До складу мембран входять білки, які виконують різноманітні функції: ферментів, насосів, переносників, іонних каналів, структурні білки й білки-регулятори.

Залежно від складу ліпідів і білків, які входять до складу мембрани, особливості її структури різні.

Мембрани виконують такі функції:

1. *Бар'єрна.* Мембрани розділяють клітину на окремі компартменти (відсіки). Вони оточують цитоплазму й органоїди та у такий спосіб дають можливість утримувати в невеликих об'ємах необхідні ферменти і метаболіти, створювати на різних сторонах мембрани різноманітні, іноді протилежні за напрямком біохімічні реакції.

2. *Транспортна.* Через мембрани здійснюється трансмембранне перенесення іонів, субстратів, метаболітів. Розрізняють пасивну, полегшену дифузію та активне перенесення іонів через мембрани. Завдяки мембранам організм функціонує як відкрита динамічна система.

3. *Осмотична.* Осмотичне надходження води в рослину не призводить до розриву клітин, оскільки гідростатичному тургорному тиску протидіє тиск еластично розтягнутих клітинних стінок. Регулюючи концентрацію осмотично активних речовин, рослинні клітини всмоктують воду із довкілля, навіть якщо вміст води в середовищі є низьким.

4. *Структурна.* Мембрани упорядковують розміщення поліферментних комплексів, висока ефективність яких здійснюється внаслідок зближення каталітичних центрів.

5. *Акумуляція та трансформація енергії.* На мембранах хлоропластів енергія світла трансформується в енергію хімічних зв'язків НАД⁺ і АТФ, а в кінцевому підсумку – в енергію хімічних зв'язків цукрів, органічних кислот,

амінокислот. На мембранах мітохондрій у процесі дихання утворюється та акумулюється в макроергічних зв'язках АТФ.

6. *Рецепторно-регуляторна.* До складу мембран входять хемо-, фото- й механорецептори білкової природи, які чутливі до дії хімічних і фізичних факторів. Ці рецептори приймають сигнали, які поступають із зовнішнього та внутрішнього середовища та забезпечують відповідь клітини на зміну цих умов. Через рецепторні системи здійснюється функціональний взаємозв'язок і між окремими компонентами протопласту клітини.

7. На мембранах концентруються й адсорбуються різні речовини.

8. Мембрани мають здатність самозбиратися. Якщо мембрани обробити спиртом або хлороформом (вимити з них ліпіди), а потім знову їх додати, то структура мембран відновлюється.

2.7 Органели

Ядро має форму округлу, овальну, видовжену. У клітині може бути одне або кілька ядер. Ядро має діаметр приблизно 10 мкм. У різних клітин розміри ядер різні. Великі ядра бувають у молодих, меристематичних клітинах, вони можуть займати до $\frac{3}{4}$ об'єму всієї клітини.

Зовні ядро покрите оболонкою, яка складається із двох мембран, між якими є перенуклеарний простір. Зовнішня мембрана має вирости, які безпосередньо переходять у стінки ендоплазматичної сітки. Це забезпечує постійний контакт між ядром і цитоплазмою. У середині ядра є зерниста основна речовина (ядерний сік, або нуклеоплазма), у якій розміщені хромосоми та ядерце. Хроматин складається із ДНК та гістонових і негістонових білків, незначної кількості РНК і ліпідів. У ядерці відбувається синтез матеріалу рибосом і утворення ядерних білків. Хромосоми побудовані з ДНК, які з'єднані з молекулами білків-гістонів. Форма хромосом різноманітна і специфічна для даного виду організмів. Довжина хромосом становить до 20 мкм, і в ній компактно вкладена молекула ДНК завдовжки до 2 см. В окремих ділянках

хромосом (локусах) розташовані певні гени, які несуть інформацію для синтезу білків. Ядерний геном містить генетичну інформацію (записану послідовністю нуклеотидів у молекулі ДНК) про будову всіх ферментів (їх близько 10 000): структурних білків РНК клітини, в також про регуляторні механізми їх синтезу.

Ядерна оболонка пронизана порами, діаметром 10–20 нм, через які транспортуються нуклеїнові кислоти й білки. Кількість хромосом для кожного виду є сталою. У нуклеоплазмі ядра перебувають ферменти й кофактори, які необхідні для забезпечення процесів реплікації та транскрипції ДНК, молекули різних РНК, ферменти.

Ядро є носієм спадкової інформації клітини.

Пластиди – органоїди, які властиві тільки рослинним клітинам. Розрізняють три типи пластид: безколірні – лейкопласти, зелені – хлоропласти, забарвлені в жовті й червоні кольори – хромопласти.

Можливий перехід одних пластид у другі (позеленіння картоплі).

Хлоропласти мають форму двобічно-опуклої лінзи, розмір їх близько 4–6 мк. У клітині їх може бути 25–50. Зовні хлоропласт покритий оболонкою, яка складається із двох ліпопротеїнових мембран. Між ними є перепластидний простір. Внутрішня мембрана утворює потовщені інвагінації – тилакоїди, які можуть мати форму дисків і називаються тилакоїдами гран. Декілька таких тилакоїдів розміщуються один над одним і формують стопку – грану. Інші тилакоїди, які зв'язують між собою грані, називаються тилакоїдами строми, ще є пригранні тилакоїди. До складу мембран, які утворюють грані, входять зелений пігмент хлорофіл.

Саме тут проходять світлові реакції фотосинтезу – поглинання хлорофілом світлових променів і перетворення енергії світла в енергію збуджених електронів.

Хімічний склад хлоропластів у відсотках на суху масу: білок – 35–55 %, ліпіди – 20–30 %, вуглеводи – 10 %, РНК – 2–3 %, ДНК – 0,5 %, хлорофіл – 9 %, каротиноїди – 4,5 %, Fe – 80 %, Zn – 70 %, Cu – 50 % (Fe, Zn, Cu – від загального вмісту в клітині).

Хлоропласти в клітині рухаються, їм властивий фототаксис. Хлоропласти володіють певною автономією в системі клітини. У них є власні рибосоми, ДНК, ферменти, які беруть участь у синтезі білка.

Мітохондрії – дрібні тільця округлої та продовгуватої форми, розміром 0,5–1,5 мк. У клітині їх може бути від 100 до 3 000. Мітохондрії оточені оболонкою, яка складається з двох ліпопротеїнових мембран. Між ними є проміжок. Внутрішня мембрана має вирости, які називаються *критами*. Між кристами міститься *матрикс*. Внутрішня мембрана оболонки мітохондрій і утворювані нею кристи побудовані з упорядковано розміщених ферментів. Завдяки кристам робоча поверхня мембран усередині мітохондрій дуже велика. Ряд ферментів міститься в матриксі. За допомогою ферментів мітохондрій здійснюється внутріклітинне дихання та запасання енергії, яка при цьому звільняється у формі АТФ. У мітохондріях проходить розчеплення піровиноградної кислоти до CO_2 і H_2O . *Мітохондрії* – це силові станції клітини. Мітохондрії, як і хлоропласти, є напівавтономними генетичними центрами клітини. У них є рибосоми, ДНК і ферменти, які здатні синтезувати білок. Завдяки цьому мітохондрії можуть розмножуватися.

Ендоплазматична сітка (ендоплазматичний ретикулум) – це система каналів, цистерн, оточених мембраною, завтовшки 5–6 мкм. *Ендоплазматичний ретикулум* (ЕР) може бути гладкий (агранулярний) і гранулярний. На зовнішній поверхні каналів гранулярного ретикулуму розміщуються рибосоми. На мембранах ЕР розміщені ферменти, і тому він є конвеєром для ферментативного перетворення та синтезу речовин, а також є магістралями для транспорту речовин по клітині. Починається ретикулум від зовнішньої мембрани оболонки ядра, розгалужується та підходить до різних органоїдів цитоплазми, а також до плазмолем. Отже, він зв'язує між собою всі частини клітини. Крім того, канали ендоплазматичного ретикулуму проходять через плазмодесми, з'єднуючи ретикулум сусідніх клітин. Мембрани ендоплазматичної сітки розділяють клітину на компартменти, а також по них

поширюються біоструми, які є сигналами, що змінюють вибірккову проникність мембран і активність ферментів.

Апарат Гольджі представлений диктіосомами. Кожна диктіосома становить систему мембран, складених стопкою. Порожнини між мембранами мають вигляд то вузьких щілин та плоских мішечків – цистерн, то міхурців. Їхня форма змінюється в процесі роботи органоїда та залежить від ступеня наповнення міжмембранного простору речовинами, які виділяються та нагромаджуються. Очевидно, численні клітинні вакуолі, оточені тонопластом є продуктом діяльності апарату Гольджі. Вони є пухирцями, які відірвались від нього, а потім збільшились у розмірах. Апарат Гольджі особливо розвинутий у секреторних клітинах, у яких відкладаються, або виводяться назовні різні речовини. Він синтезує та виділяє речовини, які утворюють клітинну оболонку.

Пероксисоми та гліоксисоми – округлі органоїди діаметром 0,2–1,5 мкм, оточені мембраною та містять гранулярний матрикс. Пероксисоми виконують функцію окислення гліколевої кислоти, яка синтезується в хлоропластах у процесі фотосинтезу та утворюється амінокислота гліцин, яка в мітохондріях перетворюється в серин.

У листках вищих рослин пероксисоми беруть участь у фотодиханні. Гліоксисоми перетворюють жирні кислоти в цукри за допомогою відповідних ферментів. Під час ферментативних перетворень у пероксисомах і гліоксисомах утворюється пероксид водню, який розщеплюється за допомогою ферменту каталази.

Рибосоми – це округлі частинки діаметром 20–30 нм. Частина їх прикріплена до зовнішньої поверхні мембран ендоплазматичної сітки, частина перебуває у вільному стані в гіалоплазмі. У клітині міститься до 5 млн рибосом. Вони є апаратами для синтезу білка. Рибосоми є в ядрі, мітохондріях і хлоропластах, де вони синтезують білки, із яких побудовані органоїди. Кожна рибосома складається із двох нуклеопротеїнових субодиниць. Субодиниці рибосом утворюються в ядерці, а потім надходять у цитоплазму, де й відбувається утворення рибосом на молекулі мРНК.

Мікротрубочки – це трубочки з каналами всередині. Їхній зовнішній діаметр 250 А. Іноді це подвійні трубочки. Стінки мікротрубочок побудовані з білкових молекул. Уважають, що мікротрубочки пов'язані зі скоротливою активністю цитоплазми та її утворень. Із мікротрубочок під час поділу клітини утворюються нитки веретена. У клітинах, які не мають щільної оболонки мікротрубочки виконують опорну функцію, утворюючи внутрішній скелет клітини.

Сферосоми – це сферичні тільця, які добре заломлюють світло, діаметром 0,5 мкм. Вони містять ліпіди, і тому їх часто називають ліпідними каплями (олеосомами). У них виявлені такі ферменти, як ліпаза й естераза. При проростанні насіння олійних культур вони функціонують разом із гліоксисомами й розщеплюють складні жири.

Вакуоля – порожнина, заповнена клітинним соком і оточена мембраною (тонопластом), це утворення, типове для рослинної клітини. Вакуолю формують цистерни ендоплазматичної сітки, які зливаються. Вакуоля містить клітинний сік, у якому розчинені мінеральні солі, органічні кислоти, цукри, амінокислоти, білки. Окрім цих речовин, клітинний сік вакуолей містить феноли, таніни, алкалоїди, антоціани. У вакуолях є багато ферментів (переважно гідролази). Вакуоля – це місце, де накопичуються та зберігаються поживні речовини клітини, а також шкідливі речовини, які за допомогою ферментів знешкоджуються.

До *плазматичних включень* належать жирові краплі, крохмальні і алейронові зерна. Зазвичай плазматичні включення виконують роль запасних поживних речовин.

2.8 Біохімічний склад рослинного організму

На підставі численних досліджень у рослинах виявлені різноманітні органічні сполуки. У протоплазмі рослин вміст води становить 75–90 %. Клітинний сік вакуолі містить до 98 % води. Структурною основою

протоплазми рослин є білкові речовини та їхні сполуки. На їхню частку припадає 2/3 сухих речовин. Багато білків протоплазми зв'язані з іншими органічними сполуками, утворюючи ліпопротеїди, нуклеопро-теїди, глікопротеїди, хромопротеїди. Близько 1/5 складають сухі речовини (ліпіди, фосфатиди, рослинні стероли).

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

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

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

Оболонка рослинної клітини складається переважно з вуглеводів.

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

2.9 Загальна характеристика білків, вуглеводнів, жирів, нуклеїнових кислот

Білки. Особливості регуляції синтезу білка. *Білки* є головними компонентами всіх структурних елементів клітини. *Білки* – це макромолекули з молекулярною масою від 10 тисяч до декількох мільйонів. Білкові молекули побудовані з амінокислот. Хоча в рослинах виявлено понад 100 різних амінокислот, лише 20 із них використовується для будови білка – це є протеїногенні амінокислоти.

Амінокислоти є амфотерні сполуки, містять карбоксильну й аміногрупи. Вони з'єднуються між собою у молекулу білка за допомогою пептидного зв'язку. При цьому аміногрупа однієї кислоти сполучається з карбоксильною іншою. Утворення пептидного зв'язку проходить із затратою енергії. Для кожного виду білка існує певний порядок розміщення амінокислот у поліпептидному ланцюгу. Послідовність амінокислотних залишків у білковій молекулі називають *первинною структурою білка*. *Первинна структура закріплена генетично*.

Вторинна структура білків утворюється внаслідок додаткових зв'язків, а саме водневих. Водневі зв'язки утворюються між водневим атомом аміногрупи одного пептидного зв'язку й атомом кисню карбоксильної групи другого зв'язку. Якщо утворення водневих мостиків проходить у межах одного пептидного ланцюга, виникають спіральні структури; у разі утворення водневих мостиків між двома пептидними ланцюгами – створюються структури складчастого типу.

Третинна структура білкової молекули виникає тоді, коли спіралізовані поліпептидні ланцюги приймають певну, специфічну для кожного білка просторову структуру (конформацію). Третинна структура білків стабілізується 4 типом білкових зв'язків між боковими залишками поліпептидних ланцюгів: взаємодія між неполярними вуглеводневими залишками (гомеополярні взаємодії, вандервальсові сили, водневі мостики між полярними групами, іонні зв'язки між дисоціювальними кислотними й основними групами; дисульфідні мостики між двома залишками цистеїну, які утворені за допомогою SH-груп з виникненням S-S-групи.

Четвертинна структура утворюється тоді, коли декілька просторово організованих поліпептидних ланцюгів об'єднуються, утворюючи велику біологічно активну білкову молекулу. У стабілізації четвертинної будови білкової молекули беруть участь ті самі типи зв'язків, що й в стабілізації *третинної*, за винятком дисульфідних мостиків.

Усі білки розподіляють на *прості* (складаються із залишків амінокислот) і *складні – протеїди*.

Протеїди залежно від їхньої здатності розчинятися у різних розчинниках поділяються на шість груп:

1. *Альбуміни* – розчиняються у воді, кислотах і лугах (лейкозин у зародках пшениці, жита, ячменю; легумеліни – у насінні сої, гороху; рицин – у насінні рицини).

2. *Глобуліни* – у воді не розчиняються, розчинні в слабких розчинах нейтральних солей (едестин – у насінні конопель; фазеолін – у насінні квасолі, гліцинін – сої; віцилін – гороху; конглютин – люпину).

3. *Проламіни* – розчиняються в 70 % розчині спирту, властиві злакам (глідін – в зерні пшениці і жита; гардеїн – ячменю; зеїн – кукурудзі; авенін – вівсі).

4. *Глютеліни* – розчиняються в слабких розчинах лугів (глютенін – у насінні пшениці; оризин – рису.)

5. *Протаміни* – білки найпростішої будови, вони є у спермі риб, у пилку різних рослин.

6. *Гістони* – білки зі слабколужними властивостями.

До протеїдів (білкова й небілкова частина або простетична група) належать *фосфопротеїди, ліпопротеїди, глікопротеїди, металопротеїди, хромопротеїди, нуклеопротеїди*.

За конформацією поліпептидного ланцюга розрізняють *фібрилярні* (витягнуті) і *глобулярні* (округлі).

Нуклеїнові кислоти та синтез білка. План побудови білка зашифрований у ДНК, а синтез їх проходить на рибосомах. Передача інформації від ДНК здійснюється за допомогою іРНК. У певні моменти життя клітини подвійна спіраль ДНК розкручується і на ній як на матриці будується молекула іРНК – транскрипція, або переписування. Утворення РНК на ДНК-матриці йде за допомогою спеціального ферменту ДНК залежної РНК-полімерази. З'єднуючись з білком (інформосома), іРНК через пори ядра поступає в

цитоплазму та переносить інформацію для синтезу білка. Потім іРНК звільняється з інформосоми, і одноланцюгова неспіралізована молекула прикріплюється до малої субодиниці рибосоми, до тієї її ділянки, яка сполучається з великою субодиницею. Перший етап синтезу полягає в утворенні комплексу між іРНК і рибосоною.

Амінокислоти до рибосом переносяться за допомогою тРНК. Кожній амінокислоті відповідає своя тРНК. Вона має форму листка конюшини та подвійну специфічність. Вона несе специфічний триплет (антикодон), який відповідає за прикріплення до певного місця іРНК (кодону). Водночас тРНК специфічна стосовно ферментів. Для утворення поліпептидного ланцюга потрібна енергія. Ця енергія звільняється у разі взаємодії АК з АТФ, а потім її перенесення на молекулу тРНК. тРНК з амінокислотою за допомогою антикодона приєднується до кодону іРНК на малій субодиниці рибосоми.

Трансляція – це переведення нуклеотидної послідовності молекули РНК у послідовність АК білка.

Синтез білка починається з процесу *ініціації*. Ініціаторна амінокислота входить у малу субодиницю, потім до малої приєднується велика субодиниця, іРНК переміщується на один кодон, а в малу субодиницю входить наступний кодон, який кодує наступну амінокислоту.

Приєднання амінокислотних залишків називається *елонгацією*, а закінчення утворення поліпептидного ланцюга – *термінацією*.

Ділянка ДНК, у якій записана інформація для побудови одного білка, називається *геном*.

Нуклеїнові кислоти (ДНК і РНК) беруть участь у синтезі білка та несуть спадкову інформацію клітини. *ДНК* – дволанцюгова, складається з азотистої основи (пуринові основи – аденін і гуанін; піридинові основи – цитозин, тимін, метилцитозин), вуглеводу пентози (дезоксирибози) і залишку фосфорної кислоти. *РНК* – одноланцюгова, складається з азотистої основи (аденін, гуанін, цитозин і урацил), вуглеводу пентози (рибози) і залишку фосфорної кислоти.

Вуглеводи. Суха маса рослини майже на 90 % складається з вуглеводів. Вони входять до складу протоплазми та становлять основу оболонки. Окрім того, рослини відкладають вуглеводи про запас (у бульбах, коренеплодах, плодах, насінні).

Вуглеводи складаються з вуглецю, водню та кисню. Вони поділяються на дві групи: 1) прості – *моносахариди*, 2) складні – *полісахариди*.

Прості вуглеводи – це похідні багатоатомних спиртів, які містять альдегідні, або кетонні групи (альдози й кетози). Прості вуглеводи класифікують за кількістю атомів вуглецю, які входять до складу їхньої молекули: тріози – діоксіацетон; тетрози – еритроза; пентози – рибоза, дезоксирибоза; гексози – глюкоза.

Моносахариди – білі кристалічні речовини, добре розчиняються у воді, мають солодкий смак.

Завдяки вільній альдегідній, або кетонній групі проявляють відновні властивості у лужному середовищі. У кислому середовищі під час окислення альдегідної групи з моноцукрів утворюються альдонові кислоти. З моносахаридів можна добути багатоатомні спирти: з глюкози або фруктози – сорбіт, із манози – маніт. Моносахариди у разі взаємодії з кислотами утворюють складні ефіри. Ці ефіри беруть участь у процесах обміну речовин у рослинах. Моносахариди у разі взаємодії зі спиртами утворюють глікозиди, які відіграють специфічну роль в обміні речовин у рослинах.

Складні вуглеводи поділяються на *дисахариди* (олігосахариди) і *полісахариди*. Молекули є полімерами. Олігосахариди розчиняються у воді й мають солодкий смак, здатні кристалізуватися. Представниками цієї групи є такі: *сахароза* (найбільше в коренях цукрового буряка 14–20 %, у стеблах цукрової тростини 14–25 %), складається з глюкози і фруктози; *мальтоза* (солодовий цукор), складається з двох молекул глюкози; *трегалоза* (грибний цукор), під час гідролізу дає галактозу; *лактоза* (молочний цукор), складається з глюкози й галактози; *целобіоза* складається з двох молекул глюкози, входить до складу целюлози.

Серед *поліоз* найпоширеніші крохмаль, целюлоза, інουλін, глікоген.

Полісахариди поділяються на дві групи: *гомopolісахариди* та *гетерopolісахариди*. Молекули перших складаються з залишків лише одного моносахару (крохмаль, глікоген, ліхенін, целюлоза – із залишків глюкози; інулін, поліфруктозиди – фруктози; манани – манози). До гетерopolісахаридів належить геміцелюлоза, камеді, слизі. Їхні молекули складаються із залишків молекул різних моносахарів.

У насінні рису – 60–80 %, у зерні пшениці – 60–75 %, у бульбах картоплі – 12–24 % крохмалю.

Крохмаль відкладається у вигляді *крохмальних зерен* (прості та складні). Вуглеводнева частина крохмалю складається з амілози (від йоду синіє) і амілопектину (від йоду стає фіолетово-бурым). Амілоза розчиняється у теплій воді, а амілопектин не розчиняється, утворюючи клейстер. Амілоза має лінійну будову, а амілопектин – розгалужену. Крохмаль під дією ферменту амілази гідролізує на декстрини: амілодекстрини під дією розчину Люголя забарвлюються у синьо-фіолетовий колір, еритродекстрини – червоно-бурий, ахродекстрини – бурий, мальтодекстрини; мальтоза – жовтий.

Найбільша частка *инуліну* міститься в бульбах жоржини (12 %) та у коренях цикорію (до 10 %), а також у топінамбурі та кульбабі. Під час гідролізу дає фруктофуранозу. *Ірисин* входить до складу кореневищ півників; *аспарагозин* – корінців спаржі (заячий холодок), *грамінін* – достиглих зернівок жита; *секалін* – молодих рослин жита; *ліхенін* – лишайників.

Целюлоза – (C₆H₁₀O₅). Волокна бавовни складаються на 95–98 % із целюлози; льону – 80–90 %; а деревина різних рослин містить 40–50 % целюлози. Під час кислотного гідролізу із целюлози утворюється глюкоза, а під час ферментативного (фермент целюлаза) – целобіоза. У воді целюлоза не розчиняється, а набрякає в концентрованих кислотах під час нагрівання.

Геміцелюлоза – не розчиняється у воді, але розчиняється в лугах. Виявлена в різних частинах рослин (у висівках, соломі, насінні, горіхах, деревині, кукурудзяних качанах).

Пектинові речовини – високомолекулярні сполуки вуглеводневої природи, особливо їх багато у плодах і коренеплодах. Із пектинових речовин складається міжклітинна пластинка, що сполучає між собою стінки сусідніх клітин. Пектинові речовини входять до складу оболонки рослинної клітини та відіграють важливу роль для досягання плодів, а також для їх зберігання та переробки. У разі досягання плодів протопектин (попередник пектинової речовини) перетворюється в розчинний пектин. Відокремлення луб'яних волокон під час вимочування ґрунтується на гідролізі пектинових речовин спеціальними мікроорганізмами.

Камеді та слизі містяться в насінні (льон, жито), утворюються в різних органах рослин у разі їхнього пошкодження (вишневий клей), у воді набрякають і стають в'язкими.

Отже, вуглеводи виконують будівельну (структурну), енергетичну й запасну функції.

Ліпіди. Жири та жироподібні речовини, сполуки, які не розчиняються у воді, а розчиняються в органічних розчинниках (ефір, ацетон, бензол, хлороформ) належать до групи ліпідів. Ліпіди поділяються на *жири* та *жироподібні сполуки*, або *ліпоїди*. До ліпоїдів належать фосфатиди, віск, розчинні в жирах пігменти (хлорофіли, каротиноїди), стериди, жиророзчинні вітаміни (А, Е, Д, К). За хімічною природою жири є сумішшю складних ефірів гліцерину та високомолекулярних жирних кислот. *Жирні кислоти ненасичені* – олеїнова, лінолева, ліноленова, і насичені – пальмітинова та стеаринова. Лінолева й ліноленова кислоти синтезуються лише рослинами, для тварин вони є незамінні та інколи їх називають вітаміном F.

Рослинні жири можуть бути *однокислотними* й *різнокислотними*.

Жири та ліпоїди входять до складу мембран, цитоплазми, різних органоїдів і відкладаються про запас, є високоякісним енергетичним матеріалом. Під час окислення жиру виділяється у два рази більше енергії, ніж під час окислення вуглеводів.

Фосфатиди – це гліцериди, до складу яких входить фосфорна кислота та інші речовини, які часто містять азот. Найбільше їх у насінні олійних та бобових. Холінфосфатиди, або лецитини містять холін; коламінфосфатиди, або кефаліни – коламін; серинфосфатиди – серин.

Віск за хімічним походженням є складним ефіром жирних кислот; високомолекулярних одноатомних спиртів жирного або ароматичного ряду. Віск покриває листки, плоди, молоді стебла рослин і у такий спосіб виконує захисну функцію – затримує випаровування води, проникнення патогенних мікроорганізмів. *Кутин і суберин* – нерозчинні ліпідні полімери, просочують оболонку клітини. Суберин міститься в поясах Каспарі клітин ендодерми.

Стериди – складні ефіри жирних кислот і високомолекулярних циклічних спиртів – стеролів. Вони у цитоплазмі клітини з білками утворюють складні комплекси, є речовинами, які спричиняють утворення злоякісних пухлин.

Стероїди та терпени не містять жирних кислот і побудовані з ізопренових п'ятивуглецевих блоків. Стероїди входять до складу деяких глікозидів, а терпени до складу ефірних олій – ментолу, камфори, натурального каучуку.

2.10 Значення ферментів у життєдіяльності клітини

Під обміном речовин розуміють обмін між організмом і середовищем, а також транспорт і перетворення речовин в організмі (внутрішній і проміжний обміни). Структура живої клітини є дуже складною та нестійкою. Для підтримання її стабільності необхідна безперервна затрата енергії. Окрім цього, енергія необхідна і для здійснення більшості функцій живої клітини. Джерелом енергії слугує розщеплення органічних речовин клітини – *дисиміляція*. Під час дисиміляції відбуваються переважно реакції розщеплення та вони є *екзергонічними* (ті, що виділяють енергію). Органічні речовини, які розщеплюються, мають постійно або надходити ззовні (у тварин), або синтезуватися з неорганічних із використанням зовнішніх джерел енергії

(світло) – у рослин. Для відтворення живої матерії також необхідні органічні речовини.

Асиміляція – це здатність живого сприймати речовини з довкілля, змінювати їх і перетворювати в сполуки, специфічні для певного організму. Асиміляція включає переважно біосинтетичні реакції (анаболітичні) і є *ендергонічним* процесом, який проходить із затратою енергії. Асиміляція створює матеріальну основу для дисиміляції та водночас сама не може здійснюватися без неї. Асиміляція та дисиміляція є тією основою, на якій підтримується безперервна взаємодія організму й середовища. У цьому обміні, насамперед, бере участь вода і розчинені в ній речовини, а також гази (кисень, CO₂, водяна пара).

Обмін речовин є основною функцією живої матерії, оскільки завдяки цьому процесу організм забезпечується необхідними речовинами й енергією. Обмін речовин включає фізичні та хімічні реакції, які об'єднані в просторі та часі в єдине упорядковане ціле. Ця упорядкованість може досягатися лише за допомогою ефективних механізмів регуляції. Істотну роль у цій регуляції відіграють *ферменти* – специфічні сполуки для клітини – *біокаталізатори*, які визначають швидкість окремих хімічних реакцій обміну речовин.

Ферменти відкрив К. С. Кірхгоф у 1914 р. Ферменти за хімічною природою є білками. Вони утворюються на рибосомах і піддаються в процесі функціонування поступовій денатурації. Ферменти є дуже активними у малих концентраціях і не входять до складу кінцевих продуктів реакцій, які вони каталізують. Ферментам властива *специфічність* як до субстратів (субстратна специфічність), так і до певних хімічних реакцій (специфічність дії). За висловлюванням німецького хіміка Е. Фішера в 1911 р., фермент підходить до субстрату, як ключ до замка. За субстратною специфічністю ферменти істотно відрізняються. Розрізняють ферменти з «груповою специфічністю», які можуть, хоч і з різною швидкістю, перетворювати субстрати близькі за будовою.

Назва ферментів закінчується суфіксом «аза», за винятком декількох тривіальних назв (пепсин, папаїн). Назва зазвичай відбиває сутність субстрату,

або функцію ферменту (амілаза розщеплює крохмаль; амінотрансфераза переносить аміногрупи). У систематичних назвах ферментів, які рекомендується для номенклатури, характеризується і субстрат, і функція.

Ферменти розподіляються на *прості* та *складні*. Прості складаються тільки з молекул білка; складні – з колоїдної білкової частини (апоферменту) і небілкового компоненту (простетичної групи).

Апоферменти зумовлюють специфічність того чи іншого ферменту. У складних ферментах білок ще має назву *ферон*, а простетична група – *агон*. Назви «агон» і «ферон» запропонував німецький дослідник Р. Вільштеттер.

Розміри простетичної групи є меншими, ніж апоферменту. Простетичними групами можуть бути іони металів або низькомолекулярні органічні речовини. Активні групи органічного походження, які легко відокремлюються від білкової частини, французький вчений Г. Бертран назвав *коферментами* (НАД, ФАД, КоА).

Міжнародним біохімічним союзом у Нью-Йорку в 1961 р. прийнята нова стандартна класифікація ферментів, згідно з якою ферменти поділяються на шість класів:

1. *Оксидоредуктази* – каталізують перенесення атому водню і e^- від одного субстрату до іншого, окислюючи при цьому перший і відновлюючи другий (дегідрогенази, оксидази, пероксидази, каталаза, цитохромна система).

2. *Трансферази* – ферменти, які каналізують перенесення цілих груп, наприклад метил-, глікозил-, аміно-, фосфотрансфераза. Фосфотрансферази, для яких донором фосфатних груп слугує АТФ, називаються *кіназами*.

3. *Гідролази* каталізують реакцію гідролізу за участю води. Розчиняють складні ефіри – естерази, ліпази, карбогідрази, атефази.

4. *Ліази* каталізують реакції не гідролітичного розщеплення будь-яких груп від субстрату, з утворенням подвійного зв'язку, або приєднують групи до подвійного зв'язку (декарбоксилаза, альдолаза).

5. *Ізомерази* – реакції ізомеризації.

6. *Лігази (синтетази)* – каталізують ендергонічні реакції з'єднання двох молекул субстрату під час енергетичного сполучення з реакцією розщеплення АТФ.

Кінетика каталітичної дії ферменту визначається за допомогою частини молекули – активного центру.

Активний центр простих ферментів визначається шляхом специфічного просторового угруповання кількох амінокислотних залишків. У складних ферментах до активних центрів входять, крім того, коферменти, простетичні групи, атоми металів. Ферментативна реакція характеризується певною початковою швидкістю, яка залежно від концентрації субстрату зберігається різний час і зменшується зі зменшенням кількості субстрату. Концентрація субстратів відіграє роль в утворенні фермент-субстратних комплексів.

3 ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН. ДИФУЗІЯ, ОСМОС, ХІМІЧНИЙ І ВОДНИЙ ПОТЕНЦІАЛИ, ОСМОТИЧНИЙ ТИСК

3.1 Значення води для життєдіяльності рослини

Вода є головним складником рослин. Її вміст є неоднаковим у різних органах рослини (так, у листі салату вона становить 95 %, а в сухому насінні – не більше 10 % від маси тканини) і залежить від умов зовнішнього середовища, виду та віку рослини. Для свого нормального існування рослина має містити певну кількість води. Два процеси – надходження та випаровування води – називають *водним балансом*.

Вода – це середовище, у якому відбуваються процеси обміну речовин. Усі реакції гідролізу, окислювально-відновні реакції відбуваються за участю води. Вода слугує джерелом кисню, який виділяється під час фотосинтезу, і водню, який використовується для відновлення вуглекислого газу. Вода підтримує конформацію (певна форма мікро- й макромолекул, що виникає без розриву хімічних зв'язків унаслідок поворотів окремих ланцюгів молекули) молекул

білка, стійкість структур цитоплазми й оболонки клітин в пружному стані. Зі зміною тургорного тиску пов'язані деякі рухи частин рослин.

Заряди в молекулі води розподілені нерівномірно, оскільки атом кисню води відтягує електрони від атомів водню. Тому молекула води становить *диполь*: один полюс молекули заряджений позитивно, а другий – негативно. Завдяки цьому молекули води можуть асоціювати одна з одною, іонами й білковими молекулами. Вода бере участь у поглинанні та транспортуванні речовин, оскільки є добрим розчинником. Гідратні оболонки, що оточують іони, обмежують їхню взаємодію.

Вода має високу теплоємність – 1 кал/град, що дає змогу рослині сприймати зміни температури навколишнього середовища в пом'якшеному вигляді. Випаровування води рослинами – *транспірація* слугує основним засобом терморегуляції у рослин. Рослини випаровують дуже багато води. Велика витрата води обумовлена тим, що рослини мають значну листову поверхню, необхідну для поглинання вуглекислого газу, вміст якого у повітрі є незначним (0,032 %).

3.2 Форми ґрунтової вологи

За ступенем доступності для рослини розрізняють такі форми ґрунтової вологи. *Гравітаційна вода* заповнює проміжки між частинками ґрунту та добре доступна рослинам. Проте вона швидко випаровується й легко стікає в нижні горизонти ґрунту під дією сили тяжіння, унаслідок чого буває в ґрунті лише після дощів. *Капілярна вода* заповнює капіляри в ґрунтових частках. Ця вода добре доступна для рослин. Вона утримується в капілярах силами поверхневого натягу й тому не тільки не стікає вниз, але й піднімається вгору від ґрунтових вод. *Плівкова вода* оточує колоїдні частинки ґрунту. Вода з периферичних шарів гідратаційних оболонок може поглинатися за допомогою коріння. *Гігроскопічна вода* адсорбується за допомогою сухого ґрунту у разі вміщення її в атмосферу з 95%-ною відносною вологістю. Цей тонкий шар молекул води

утримується з такою силою, що їхній водний потенціал становить 1 000 бар і вона недоступна для рослин.

Кількість ґрунтової води у відсотках, при якій рослина впадає в стійке в'янення, називають *коефіцієнтом* або *вологістю зав'ядання*. В'янення рослин різних видів може починатися при одній і тій самій вологості, але проміжок часу від зав'ядання рослини до його загибелі (інтервал зав'ядання) у рослин може бути різним. Так, для рослин бобів він становить кілька діб, а для рослин проса – кілька тижнів. Зав'ядання починається пізніше у рослин з більш негативним осмотичним потенціалом і меншою швидкістю транспірації.

«Мертвий запас» вологи в ґрунті – це кількість води повністю недоступної рослині. Він залежить від механічного складу ґрунту. Чим більше глинистих часток у ґрунті, тим більше «мертвий запас» вологи. Кількість доступної для рослини води становить різницю між польовою вологоємкістю (максимальна кількість води, що утримується ґрунтом) і «мертвим запасом».

3.3 Форми води у рослині

Вода в рослині складається з фракцій, що різняться за своєю рухливістю внаслідок зв'язку з різними сполуками. 85–90 % води припадає на більш рухливу фракцію. У цю фракцію входить *резервна вода*, що заповнює вакуолі й інші компартменти клітини. Вона осмотично пов'язана з цукрами, органічними кислотами, мінеральними солями та іншими розчиненими в ній речовинами. *Осмотично зв'язаною водою* називають воду, що утворює периферичні шари гідратаційних оболонок навколо іонів і молекул. До рухомої фракції належить і *інтерстиціальна вода*, що виконує транспортну функцію та перебуває у клітинних стінках, міжклітинниках і судинах рослини.

Фракція *малорухомої води* становить 10–15 % усієї води клітини. Це *конституційна вода*, хімічно зв'язана та входить до складу неорганічних сполук, а також *гідратаційна вода*, що утворює оболонки навколо молекул речовин. Воду, що гідратує міцели, називають *колоїднозв'язаною*. Молекули

води розташовуються навколо міцели кількома шарами. Найближчий до поверхні міцели шар води дуже міцно зв'язаний. За цим шаром йдуть все менш міцно зв'язані шари, молекули яких можуть обмінюватися з молекулами вільної води. Колоїднозв'язана вода необхідна для нормального функціонування клітини та її стійкості при потраплянні в несприятливі умови. Колоїдні міцели можуть гідратуватися не лише шляхом приєднання молекул води до гідрофільних груп, розташованих на поверхні – це так звана міцелярна гідратація, а й шляхом впровадження молекул води всередину міцели та приєднання до наявних тут активних гідрофільних радикалів. Така гідратація називається *пермутаїдною*.

3.4 Рослинна клітина як осмотична система.

Плазмоліз, деплазмоліз, тургор, циториз

Обмін речовин є основою життєдіяльності організму, всіх його органів і клітин. Клітина поглинає речовини із сусідніх клітин або з довкілля та одночасно віддає речовини, які в ній утворюються, іншим клітинам або в довкілля. У явищах поглинання й виділення речовин клітиною відіграють важливу роль процеси *дифузії* та *осмосу*. Пересування речовин з однієї частини системи в іншу називається *дифузією* (від латинського слова *diffusio* – поширення, розтікання). Як відомо, частинки речовин, із яких розтікається протоплазма, володіють певною кінетичною енергією, що і є причиною їхнього безперервного руху. Дифузія залежить від активності молекул, що дифузують, та градієнта концентрації розчинів. Дифузія завжди спрямована від більшої концентрації певної речовини до меншої, від системи, яка володіє більшою вільною енергією до системи з меншою вільною енергією. Швидкість дифузії визначається величиною та масою молекул, їхнім хімічним походженням, а також в'язкістю середовища, температурою, електростатичними показниками системи та іншими умовами.

Складна гетерогенна будова протоплазми зумовлює неоднакову швидкість дифузії в різних частинах однієї клітини.

Вільна енергія 1 моля речовини дістала назву *хімічного потенціалу* (або енергетичний рівень молекул певної речовини, який виражається в швидкості їхньої дифузії). Хімічний потенціал чистої води називають *водним потенціалом*. Оскільки вода є універсальним розчинником для більшості речовин, то будь-який водний розчин характеризується двома величинами – хімічним і водним потенціалом. Вони визначаються за допомогою енергетичного рівня молекул відповідно розчиненої речовини й води та є взаємооберненими величинами: чим меншою є концентрація розчину, тим нижчий його хімічний і вищий водний потенціал. Найвищим водним потенціалом володіє *дистильована вода*.

Якщо на межі двох розчинів однакової концентрації розмістити напівпроникну мембрану, пори якої є меншими, ніж молекули розчинених речовин і пропускають лише воду, то молекули води внаслідок однакових водних потенціалів з обох боків мембрани починають дифундувати (пересуватися) через неї з однаковою швидкістю в обох напрямках. Дифузія молекул води через напівпроникну мембрану називається *осмосом*.

Сила, з якою молекули води долають мембрану, рухаючись по градієнту водного потенціалу, називається *осмотичним тиском*. За величиною вона еквівалентна тому зовнішньому тиску, який перешкоджав би проникненню частинок розчинника у розчині через напівпроникну мембрану. Отже, осмотичний тиск виникає тільки в системі розчин – напівпроникна мембрана – розчинник. Поза такою системою осмотичний тиск не розвивається, а лише володіє певним осмотичним потенціалом.

Осмотичний тиск розчину дорівнює тому тиску, який потрібно прикладати до системи, щоб перешкодити надходженню до неї води.

Поглинання води із зовнішнього середовища є обов'язковою умовою існування будь-якого живого організму. Вона може надходити в клітини рослин

шляхом набухання біолоїдів (проростання насіння) або шляхом осмотичного поглинання.

Осмоз – це проходження розчинника в розчин, відділений від нього напівпроникною мембраною (яка пропускає лише розчинник).

Потенціальний осмотичний тиск (P) визначається за формулою:

$$P = i \cdot C \cdot R \cdot T \quad (3.1)$$

де C – концентрація розчину в молях;

T – абсолютна температура;

R – газова стала;

i – ізотонічний коефіцієнт (залежить від електролітичної дисоціації).

Отже, для розведених розчинів осмотичний тиск при постійній температурі визначається рівнем концентрації частинок (молекул, іонів) розчиненої речовини. Потенціальний осмотичний тиск виражається в Паскалях і відбиває максимально можливий тиск, який має розчин певної концентрації, або максимальну здатність розчину в мішечку (клітині) поглинати воду.

Осмотичними показниками рослинної клітини є осмотичний тиск (P), тургорний тиск (T) і сисна сила (S).

Плазмоліз (від грец. *plasma* – виліплене, оформлене та *lysis* – розкладання, розчинення, розпад) – відділення пристінкового шару цитоплазми від твердої оболонки рослинної клітини. *Плазмоліз* – явище, зворотне *тургору*. Відбувається лише в живих клітинах внаслідок стиснення протопласта під дією плазмолітика – розчину, гіпертонічного відносно клітинного соку. При повільному плазмолізі клітини досить довго можуть залишатися живими і у разі перенесення в звичайну воду, швидко відтворюють стан тургору. Тривалий плазмоліз призводить клітини до загибелі. Явище плазмолізу використовується в експериментальній цитології та фізіології рослин для визначення осмотичного потенціалу, в'язкості цитоплазми, вивчення клітинної проникності тощо.

Деплазмоліз – процес зникнення плазмолізу й відновлення протопластом клітини стану тургору, що відбувається під час всмоктування води плазмолізованою клітиною (рис. 3.1). Спостерігається під час занурення

плазмолізованої клітини у воду або слабкого розчину плазмолітика, але може відбуватися і спонтанно завдяки явищу анатозу, а також унаслідок поступового проникнення молекул плазмолітика у клітину.

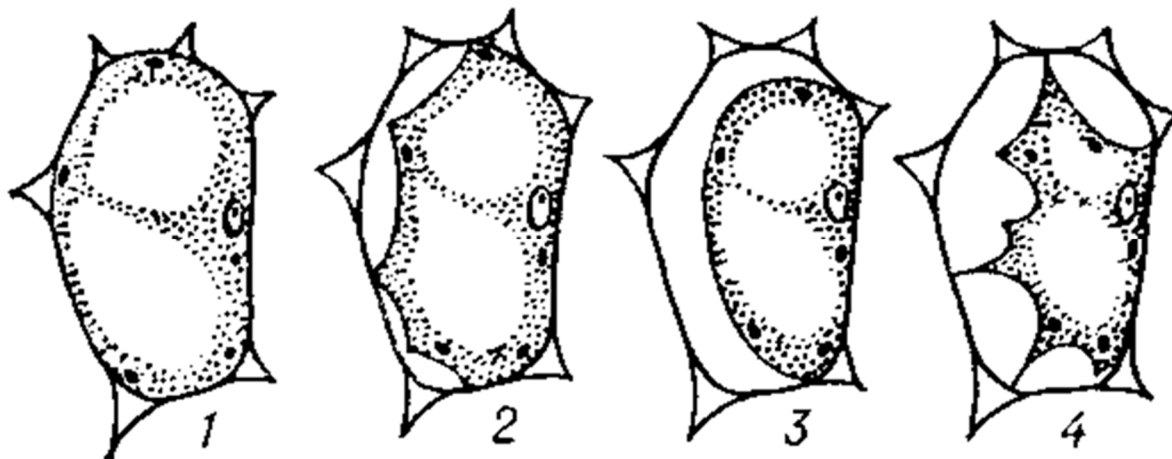


Рисунок 3.1 – Головні форми плазмолізу (схема):

1 – початкова стадія; 2 – увігнутий; 3 – опуклий (час переходу від увігнутого плазмолізу до опуклого служить показником в'язкості цитоплазми); 4 – судомний (під час швидкої дії концентрованого плазмолітика та високого ступеня в'язкості цитоплазми)

Тургор – напружений стан клітинної стінки, що створюється гідростатичним тиском внутрішньоклітинної рідини. У стані тургору перебувають клітини, насичені водою. Клітинний тургор забезпечує, зі свого боку, напружений стан тканин і органів рослини.

Циториз – деформування рослинної клітини у разі її зневоднення. На відміну від плазмолізу, у разі циторизу клітина зменшується вся цілком разом з оболонкою. Циториз супроводжується зниженням тургору (напруженого стану) клітин і в'яненням листя. Циторизні клітини володіють підвищеною водовбирною здатністю.

Сисна сила (S) визначає надходження води в клітину. Лише у стані плазмолізу клітина всмоктує воду з силою, яка дорівнює величині осмотичного тиску $S = P$. Це відбувається тому, що в стані плазмолізу, або в'янення, вода не

тисне на клітинну оболонку $T = 0$. У процесі надходження води в клітину з'являється тургорний тиск, а відповідно, розвивається і протитиск клітинної оболонки. У цьому разі сисна сила клітини дорівнюватиме $S = P - T$. Чим більше надходить води у клітину, тим більше зростає тургорний тиск і настає такий момент, коли клітинна оболонка розтягнута повністю. Тоді осмотичний тиск дорівнює тургорному тиску, а сисна сила $= 0$. Отже, клітина рослини є саморегулювальною системою.

У стані плазмолізу об'єм клітини найменший $P = S$; $T = 0$, у стані повного насичення клітини водою, її об'єм найбільший, осмотичний тиск дещо менший, оскільки в клітинний сік надходить вода та зменшує його концентрацію, і він дорівнює тургорному тиску, а сисна сила $S = 0$.

3.5 Механізми транспорту води в рослині. Нижній кінцевий двигун.

Поглинання води коренем

Наземні рослини, переважно, поглинають воду з ґрунту. Однак деяка кількість води може потрапляти в листя з повітря. Існують навіть рослини, для яких атмосфера є головним джерелом вологи. Це епіфіти, що оселяються на поверхні інших рослин, але не є паразитами. Вони володіють повітряним корінням з порожніми тонкостінними клітинами і вбирають пароподібну вологу й воду опадів подібно до губки. У деяких епіфітів дощова вода збирається листям і потім всмоктується за допомогою листкових волосків.

Коренева система є органом поглинання води з ґрунту. *Сформована коренева система* – це складний орган із добре диференційованою структурою. Установлено, що загальна поверхня кореневої системи може перевищувати поверхню надземних органів приблизно в 150 разів. Ріст кореня та його розгалуження тривають протягом усього життя рослини.

Поглинання води й поживних речовин здійснюється за допомогою корневих волосків *ризодерми*. *Ризодерма* – це одношарова тканина, що покриває корінь зовні. В одних видів рослин кожна клітина ризодерми формує

кореневий волосок, у інших вона складається з двох типів клітин: *трихобластів*, що утворюють кореневі волоски, та *атрихобластів*, нездатних до утворення волосків.

З ризодерми вода потрапляє в клітини кори. У трав'янистих рослин кора кореня зазвичай становить кілька шарів живих паренхімних клітин. Між клітинами є великі *міжклітинники*, що забезпечують аерацію кореня. Через клітини кори можливі два шляхи транспорту води й розчинів мінеральних солей: по *симпласту* й *апопласту*. Швидший транспорт води відбувається по апопласту, оскільки у цитоплазмі вода використовується на потреби клітини.

Потім вода потрапляє в клітини *ендодерми*. *Ендодерма* – це внутрішній шар клітин кори, що межує з центральним циліндром. Їхні клітинні стінки водонепроникні через відкладення суберину й лігніну (пояски Каспарі). Тому вода та солі проходять через клітини ендодерми по симпласту й транспорт води в ендодермі сповільнюється (рис. 3.2). Це необхідно, оскільки діаметр *стели* (*центрального циліндра*), куди потрапляє вода з ендодерми, менше всмоктувальної поверхні кореня.

Центральний циліндр кореня містить *перицикл* і дві системи провідних елементів: ксилему та флоему. Клітини перициклу є одно- або багат шаровою обкладкою провідних судин. Його клітини регулюють транспорт речовин як з зовнішніх шарів у ксилему, так і з флоєми в кору. Окрім того, клітини перициклу виконують функцію утворювальної тканини, здатної продукувати бічні корені. Паренхімні клітини перициклу активно транспортують іони в провідні елементи ксилеми. Контакт здійснюється через пори у вторинних клітинних стінках судин і клітин. Між ними немає *плазмодесм*. Потім вода й розчинені речовини дифундують у порожнину судини через первинну клітинну стінку.

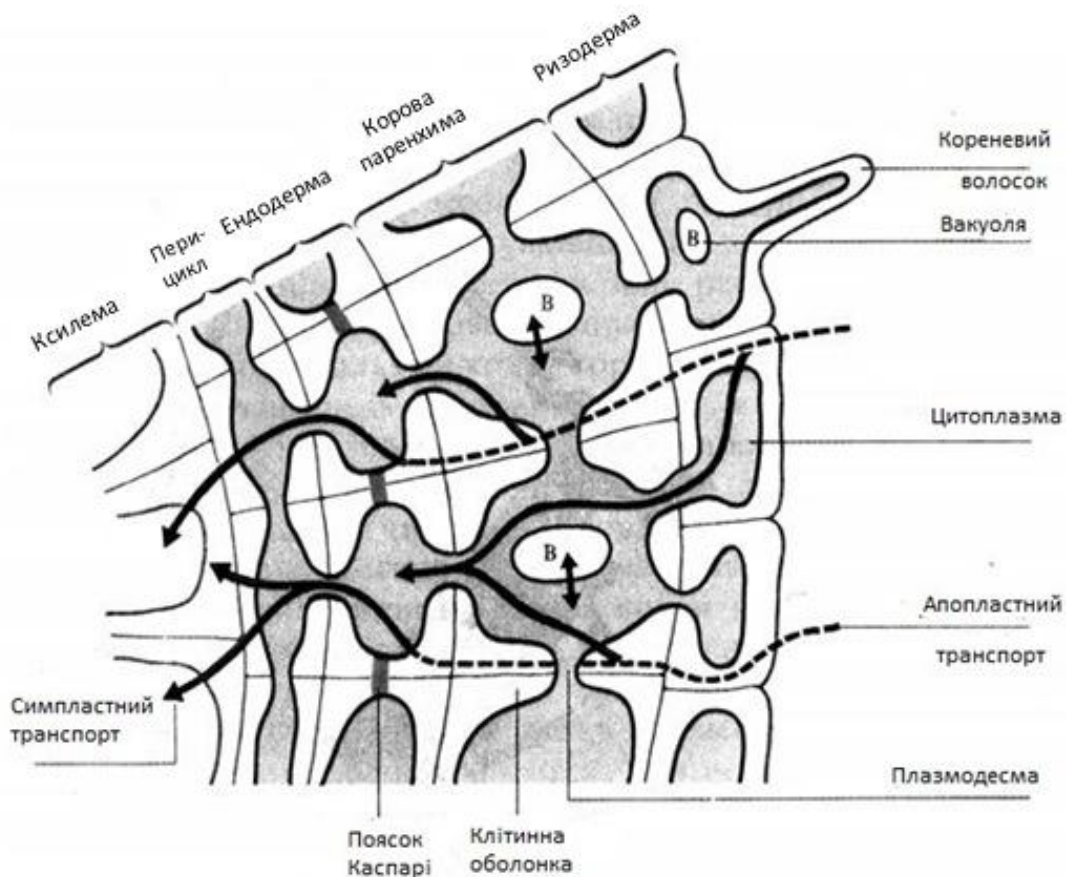


Рисунок 3.2 – Схема шляхів радіального транспорту води й іонів через корінь до судин ксилеми (за J. Moorby, 1981 – цит. за В. В. Польовим)

Деяким паренхімним клітинам судинного пучка властиві вирости – *лабіринти стінок*, вистелені плазмалемою (плазматичною мембраною), що значно збільшує її площу. Ці клітини беруть активну участь у транспортуванні речовин у судини й назад і називаються *передавальними* або *перехідними*. Вони можуть межувати одночасно з судинами ксилеми й ситоподібними трубками флоєми. По судинах флоєми транспортуються органічні речовини з надземної частини рослини в корені.

Вода пасивно дифундує в судини ксилеми завдяки осмотичному механізму. Осмотично активними речовинами в судинах є мінеральні іони й метаболіти, що виділяються насосами плазмалемі паренхімних клітин, що оточують судини. Сисна сила судин вище, ніж у навколишніх клітин, унаслідок концентрації ксилемного соку, що підвищується, і відсутності значного

протитиску з боку малоеластичних клітинних стінок. Унаслідок надходження води в судинах ксилеми розвивається гідростатичний тиск, який отримав назву *кореневий тиск*. Він бере участь у піднятті ксилемного розчину по судинах ксилеми з кореня в надземну частину рослини. Підняття води по рослині внаслідок кореневого тиску, що розвивається, називають *нижнім кінцевим двигуном*.

Прикладом діяльності нижнього кінцевого двигуна є *плач рослин* – виділення пасоки (ксилемного соку) зі зрізаного або пошкодженого стебла під дією кореневого тиску. У деревних рослин проявляється у разі весняного сокоруху (наприклад, виділення березового соку), у трав'янистих – протягом всієї вегетації. Максимум плачу рослин спостерігається в полуденний, мінімум – у передранкові години, триває від кількох діб до кількох місяців. За плачем рослин судять про фізіологічну активність коренів. Ранньою весною можна спостерігати інтенсивний тік рідини знизу вгору через пошкодження стовбурів або гілок. У цей період кореневий тиск в основі стовбура може досягати 10 атм.

Іншим прикладом роботи нижнього кінцевого двигуна є *гутація*. *Гутація* (від лат. *gutta* – крапля) – виділення листками рослин зайвих крапель води через спеціальні утворення – *гідатоди*. Гутацію можна спостерігати у рослин при високій вологості повітря, коли процес транспірації ускладнений, а поступання води в кореневу систему є достатнім. У наших широтах це явище можна спостерігати зранку та перед дощем. Гутаційне виділення вологи властиве тропічним рослинам, які ростуть при підвищеній вологості – під такими деревами в тропічному лісі постійно падає дощ. Добре гутують фуксія, картопля, примула, приворотень, суниця, яглиця, кімнатні рослини – арум, філодендрон, монстера. У водяних рослин гутація відбувається безперервно – це єдиний шлях виділення вологи. Значення гутації полягає, можливо, у тому, що рослина звільняється від надлишків води і солей.

3.6 Верхній кінцевий двигун. Механізми відкриття продихів.

Види транспірації

Транспірація – це фізіологічний процес випаровування води рослинами. Головний орган транспірації – *листок*.

Рослини мають велику листову поверхню. Вона полегшує поглинання CO₂, уловлювання світла та створює поверхню випаровування. Вода випаровується з поверхні листя через клітинні стінки епідермальних клітин і покривні шари (кутикулярна транспірація) і через продихи (продихова транспірація). Унаслідок втрати води під час транспірації в клітинах листя зростає *всисна сила*. Це призводить до посилення поглинання клітинами листка води з судин ксилеми й пересуванню води по ксилемі з коренів в листя. Отже, верхній кінцевий двигун, який бере участь у транспортуванні води вгору по рослині, обумовлений *транспірацією листя*. Верхній кінцевий двигун може працювати при повному відключенні нижнього кінцевого двигуна, до того ж для його роботи використовується не тільки метаболічна енергія як в корені, а й енергія зовнішнього середовища – температура та рух повітря.

Транспірація рятує рослину від перегріву. Температура листка, що сильно транспірує, може приблизно на 7 °C бути нижчою, ніж температура зів'ялого листа, що не транспірує. Крім того, транспірація бере участь у створенні безперервного струму води з розчиненими мінеральними й органічними сполуками з кореневої системи до надземним органам рослини.

Транспірацію зазвичай виражають у таких одиницях. *Інтенсивність транспірації* – це кількість води (у г), що випаровується рослиною за одиницю часу (в годинах) одиницею поверхні (у дм²). Ця величина коливається від 0,15 до 1,5. *Транспіраційний коефіцієнт* – це кількість води в *p*, що випаровується рослиною при накопиченні їм 1 г сухої речовини. *Продуктивність транспірації* – це величина, зворотна транспіраційному коефіцієнту й дорівнює кількості сухої речовини в г, накопиченого рослиною за період, коли воно випаровує 1 кг води. *Відносна транспірація* – це відношення

води, що випаровується листком, до води, що випаровується з вільної водної поверхні тієї самої площі за той самий період часу. *Економність транспірації* – це кількість води (у мг), що випаровується, на 1 кг води, що міститься в рослині.

Листок як орган транспірації. Зі стебла вода рухається в листок через черешок по жилках. У міру розгалуження жилок кількість провідних елементів зменшується і дрібні жилки складаються з окремих трахеїд. Сітка їх дуже густа. У C_4 -рослин наявна обкладка пучків. Трахеїди закінчуються між клітинами мезофілу. Зовні одношаровий епідерміс із кутикулою (а часом волоски й лусочки) створюють бар'єр на шляху пересування води. Між клітинами паренхіми площа внутрішньої поверхні листка зазвичай на порядок більша його зовнішньої поверхні. Вода в міжклітинниках випаровується з усіх відкритих ділянок мезофілу.

Продихова транспірація. Продихи становлять щілину в підпродихову порожнину, облямовану двома замикальними клітинами серпоподібної форми. Кількість їх та розміщення різне у різних рослин. Продихи грають важливу роль у газообміні між листком і атмосферою, оскільки є головним шляхом для водяної пари, вуглекислого газу й кисню. У середньому кількість продихів коливається від 50 до 500 шт. на 1 мм^2 . Продихи переважно розташовані на обох сторонах листка. У деяких видів рослин продихи розташовуються лише на нижній стороні листка. Транспірація через продихи йде майже з такою швидкістю, як з поверхні чистої води згідно із законом І. Стефана: швидкість дифузії газів пропорційна не площі отвору, а діаметру або довжини окружності. Тому, хоча площа продихових отворів мала відносно площі всього листка (0,5–2 %), випаровування води через продихи відбувається дуже інтенсивно.

Транспірація складається з двох процесів:

- 1) руху води по жилках до клітинних стінок мезофілу;
- 2) випаровування води в міжклітинні простори з подальшою дифузією через продихи, або випаровування води із клітинних стінок в атмосферу шляхом кутикулярної транспірації. Вода рухається до поверхонь

випаровування по клітинних стінках, де зустрічає меншу протидію, ніж по симпласту. Молекули води залишають рослину, переміщуючись (як і всередині рослини) у напрямку більш низького водного потенціалу (який тим нижчий, чим менша відносна вологість). Якщо водний потенціал повітря менше водного потенціалу підпродихових порожнин, то молекули води випаровуються назовні.

Регуляція продихової транспірації. Головним фактором, що впливає на відкривання та закривання продихів, є вміст води в листку, зокрема й в замикальних клітинах продихів. Клітинні стінки замикальних клітин мають неоднакову товщину. Внутрішня частина стінки, що прилягає до продихової щілини, товстіша, а зовнішня – більш тонша. У процесі того як замикальна клітина осмотично поглинає воду, тонша й еластична частина її клітинної стінки розтягується та відтягує внутрішню частину стінки. Замикальні клітини приймають напівкруглу форму та продихи розкриваються. У разі нестачі води замикальні клітини випрямляються та продихова щілина закривається (рис. 3.3). Крім того, зі збільшенням водного дефіциту в тканинах рослини підвищується концентрація інгібітора росту абсцизової кислоти. Вона пригнічує діяльність H^+ -насосів у плазмалемі замикальних клітин, унаслідок чого знижується їх тургор і продихи закриваються. Абсцизова кислота також пригнічує синтез ферменту α -амілази, що призводить до зниження гідролізу крохмалю. Порівняно з низькомолекулярними вуглеводами крохмаль не є осмотично активною речовиною, тому всисна сила замикаючих клітин зменшується і продихи закриваються. На відміну від інших клітин епідермісу, замикальні клітини містять хлорофіл.

На стан продихів впливають вік листків і фаза розвитку рослин, а також ендогенні добові ритми.

Дуже сильно впливає на рух продихів ступінь забезпечення клітин водою. У разі доброго водопостачання на світлі продихи відкриваються тим ширше, чим більша інтенсивність освітлення. Фотосинтез також впливає на рух продихів. Унаслідок інтенсивного утворення вуглеводів зростає всисна сила клітин і продихи відкриваються.

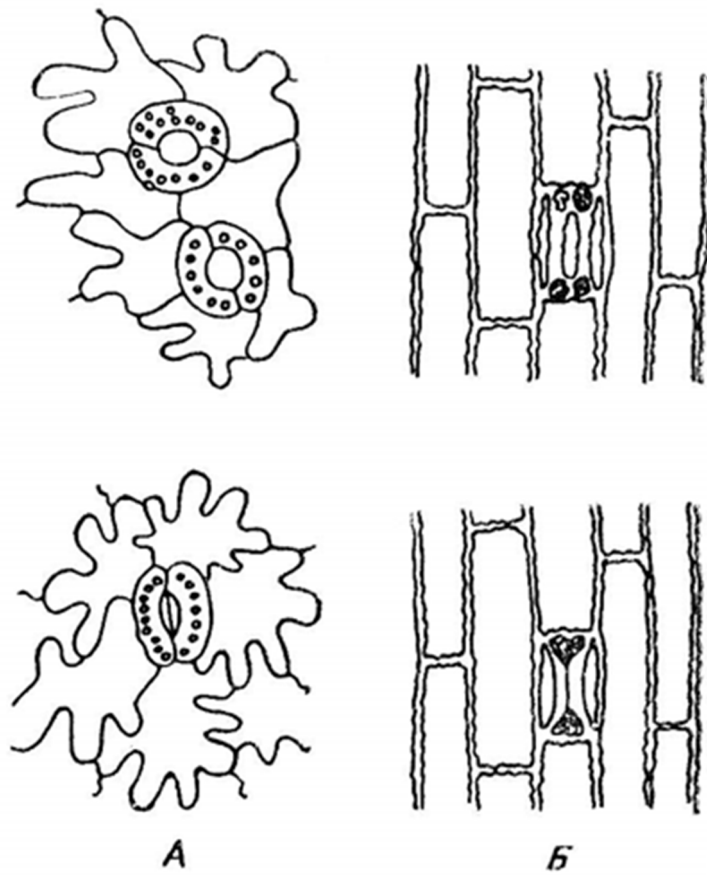


Рисунок 3.3 – Продихи у відкритому (угорі) і закритому (унизу) стані.

А – дводольної рослини, Б – злаку (за С. І. Лебедевим)

Стан продихів залежить і від CO_2 . Якщо концентрація CO_2 у передпродиховій порожнині падає нижче 0,03 %, тургор замикаючих клітин збільшується та продихи відкриваються. Частково з цим пов'язане ранкове відкривання продихів (зменшується кількість CO_2 унаслідок посилення фотосинтезу). Уночі в міжклітинниках концентрація CO_2 збільшується наслідок дихання у разі зменшення або відсутності фотосинтезу – тому продихи закриваються.

У сукулентів зі специфічним добовим ритмом обміну органічних кислот продихи відкриваються вночі, коли парціальний тиск CO_2 у міжклітинниках зменшується внаслідок інтенсивного утворення малату та закриваються вдень, коли у разі декарбоксилювання малату вивільняється CO_2 .

Отже, у регуляції функціональної активності продохів беруть участь безліч факторів шляхом прямих і зворотних зв'язків. Унаслідок одночасної дії цих зв'язків відбуваються незначні осциляції відкритості продохів.

Кутикулярна транспірація. Зовні листя мають одношаровий епідерміс, зовнішні стінки клітин якого покриті кутикулою та воском, що утворюють ефективний бар'єр на шляху руху води. На поверхні листя часто розвинені волоски, які також впливають на водний режим листка, оскільки знижують швидкість руху повітря над його поверхнею та розсіюють світло і у такий спосіб зменшують втрати води за рахунок транспірації. Інтенсивність кутикулярної транспірації варіює у різних видів рослин. У молодого листя з тонкою кутикулою вона може становити близько половини всієї транспірації. У зрілого листя з потужнішою кутикулою кутикулярна транспірація дорівнює 1/10 загальної транспірації. У старіючих листках через пошкодження кутикули вона може зростати.

Отже, кутикулярна транспірація регулюється переважно товщиною та цілісністю кутикули й інших захисних покривних шарів на поверхні листя.

Інтенсивність кутикулярної транспірації значно відрізняється у різних видів: від незначних втрат до 50 %. Види хвойних і магнолієвих мають товстий шар кутикули і гублять мало води через епідерміс.

Деяка частина води втрачається через бруньки та репродуктивні органи. Деколи ці втрати можуть бути дуже значними (кошики соняшника, коробочки маку, плоди перцю). Унаслідок транспірації гілок у зимовий час часто виникає водний дефіцит і рослини гинуть через зневоднення.

3.7 Рух води по судинній системі

Методи вимірювання та показники транспірації. Інтенсивність транспірації зазвичай виражають у грамах випаруваної води за одну годину на одиницю площі або на 1 грам сухої маси (удень – 15–250 г/м² за годину; уночі – 1–20 г/м² за годину).

Продуктивність транспірації – кількість грам сухої речовини, яка утворюється внаслідок втрати 1 000 грам води (1–8 г на 1 000 г води).

Транспіраційний коефіцієнт – число грамів води, яка витрачається на утворення одного грама сухої речовини (120–150 г на 1 г сухої речовини).

Висхідний тік води йде переважно по *ксилемі* – розподільній системі, яка постачає всі тканини й органи рослини водою. Ксилема формується з прокамбіальних клітин кореня та стебла, спочатку містить цитоплазму, а в стиглому стані – лише здерев'янілі клітинні стінки. 1–10 % води висхідного току здійснюється по клітинних стінках живих клітин і також підтримується градієнтом водного потенціалу, створеного транспірацією. Одночасно з рухом води ввєрх відбувається обмін молекулами води із усіма клітинами стебла. Існує декілька теорій, які пояснюють механізм висхідного потоку води.

Рушійною силою висхідного току води в провідних елементах ксилеми є *градієнт водного потенціалу* через рослину від ґрунту до атмосфери. Він підтримується:

1) градієнтом осмотичного потенціалу в клітинах кореня (від ґрунту до судин ксилеми) унаслідок активного транспорту іонів у живих клітинах, включаючи молоді живі елементи ксилеми;

2) транспірацією.

Підтримання першого градієнту потребує затрати метаболічної енергії, на транспірацію використовується енергія сонячної радіації.

Перше забезпечує поглинання води коренем; друге – головна рушійна сила висхідного потоку води. Ця сила створює великий від'ємний градієнт гідростатичного тиску в ксилемі, який реалізується у натягу води, що виникає у судинах ксилеми.

Згідно з теорією зчеплення (когезійної теорії, XIX ст.) вода в капілярних трубках судин ксилеми піднімається ввєрх у відповідь на присмоктувальну дію транспірації внаслідок дії сил зчеплення (*когезії*) молекул води одна з одною та дії сил прилипання (*адгезії*) стовпа води до гідрофільних стінок судин. Ці сили також перешкоджають утворенню порожнин із повітрям, здатних закупорити

судини. У разі закупорювання (*емболії*) завжди є достатня кількість інтактних ниток води в інших судинах. Крім того, існує механізм відновлення безперервності водних ниток. Показано, що опір води розриву становить 30 МПа. Цього достатньо, щоб забезпечити підйом води на 120–130 метрів.

Абсолютна швидкість руху води по ксилемі невелика: для листяних порід – $20 \text{ см}^3/\text{год}$ на 1 см^2 ; для хвойних – $5 \text{ см}^3/\text{год}$ на 1 см^2 (швидкість руху крові по артеріях – $40\text{--}50 \text{ см}^3/\text{с}$). Проте, така швидкість зменшує опір руху води.

Значення висхідного потоку для рослини:

1. Висхідний потік від кореневої системи до надземних частин слугує засобом транспортування та накопичення в надземних органах мінеральних речовин і хімічних сполук кореня.

2. Транспірація, пов'язана із засвоєнням CO_2 . Щоб отримати CO_2 , рослина мусить віддавати воду, а зменшення втрат H_2O (закривання продихів) зменшує і притік CO_2 . У сільському й лісовому господарствах для отримання максимальних урожаїв важливо знати співвідношення між продукцією фотосинтезу і втратами води у рослині з метою їх регулювання.

3. Висхідний потік необхідний для нормального водопостачання всіх клітин і підтримання тургору. У разі нестачі води у клітинах відбуваються різноманітні порушення. Тому для отримання високих врожаїв у посушливих районах необхідно розвивати зрошувальне землеробство.

4. Транспірація може бути способом захисту від перегріву.

3.8 Фізіологічні особливості водного режиму різних екологічних груп рослин

Дефіцит вологи в рослинах діє на такі процеси як: поглинання води, транспірацію, кореневий тиск, проростання насіння, фотосинтез, дихання, ферментативна активність, ріст і розвиток, співвідношення мінеральних речовин.

Змінюючи обмін речовин, нестача вологи впливає на продуктивність рослин, смак плодів, щільність деревини, довжину й міцність волокна тощо. Вміст вологи, необхідної для проростання, різний для різних видів. Вплив водного дефіциту на метаболічні процеси залежить від його тривалості. У разі тривалого в'янення збільшується швидкість розпаду білків, нуклеїнових кислот. При цьому вміст білка у листках падає, а в насінні – збільшується. За умови водного дефіциту вміст цукру спочатку зменшується через зниження інтенсивності фотосинтезу, потім дещо зростає внаслідок гідролізу полісахаридів листків нижніх ярусів і далі знову зменшується (усі форми).

Водний дефіцит знижує інтенсивність фотосинтезу й утворення АТФ, а також гальмує відтік продуктів фотосинтезу з листків.

У разі водного дефіциту знижується дихальний коефіцієнт, інтенсивність дихання різко падає, особливо у молодих листків.

В умовах водного дефіциту верхні листки збільшують вміст осмотично активних речовин, відтягують воду від нижніх листків і довше зберігають синтетичні процеси в нормі.

В аридних зонах важливо знати всі фізіологічні особливості рослин та їхні зміни у разі водного дефіциту, щоб правильно визначити строки поливу та їхню тривалість.

Рослини, які живуть у воді, регулюють постійність складу внутрішнього середовища за допомогою механізмів захисту від надлишкового постійного надходження води, яку вони поглинають всією поверхнею.

У наземних рослин механізми регуляції водного балансу направлені на захист від значних втрат води. Вони різні у рослин різних екологічних груп. За здатністю пристосовувати водний обмін до коливань водопостачання розрізняють дві групи рослин.

Розрізняють дві екологічні групи рослин залежно від їхніх пристосувань до перенесення нестачі води в середовищі існування:

Пойкілогідричні рослини (бактерії, синьо-зелені водорості, зелені водорості порядку *Protococcales*, гриби, лишайники, злаки сухих степів,

пилкові зерна та насіння покритонасінних) пристосувалися переносити значну нестачу води без втрати життєздатності. При цьому у них знижується інтенсивність обміну речовин. За сукупністю змін усіх показників водного режиму (осмотичний тиск, інтенсивність транспірації, вміст води) упродовж доби вони належать до гідролабільних рослин.

Гомойогідричні рослини (наземні папоротеподібні, голонасінні, квіткові) мають тонкі механізми регуляції продигової та кутикулярної транспірації, а також діяльності кореневої системи. У їхніх клітинах розвинена вакуольна система та вони не здатні до зворотного висихання. Показники водного режиму характеризують гідростабільний тип.

Усі рослини *відносно до вологи* поділяють на такі екологічні групи – *ксерофіти, мезофіти, гігрофіти й гідрофіти*.

Ксерофіти – рослини посушливих місцезростань, здатні витримувати тривалу атмосферну і ґрунтову посуху, зберігаючи фізіологічну активність.

Для них характерні тверді й жорсткі листки з товстою кутикулою, багат шаровим товстостінним епідермісом. Часто листки сильно опушені, вкриті восковим нальотом і відзначаються здатністю до редукції. Коренева система добре розвинена, що дає змогу їм використовувати вологу глибинних шарів ґрунту. До ксерофітів належать молочаї, алое, кактуси, полин, ковила та інші.

Мезофіти – рослини, які ростуть на середньозволожених добре аерованих ґрунтах і за вимогливістю до вологи займають проміжне становище між ксерофітами та гігрофітами. За своєю морфологією та фізіологією мезофіти поєднують різні ксероморфні і гігроморфні риси. Тканини листків диференційовані на палісадну та губчасту паренхіму, клітини й міжклітинники середніх розмірів. До мезофітів належать листові дерева, лісові та лугові трави, більшість культурних рослин.

Гігрофіти – рослини, що ростуть в умовах високої вологості повітря та значного зволоження ґрунту. Властиві болотам і заболоченим землям, приозерним і прирічковим місцезростанням. Листки мають гігроморфну

структуру: великі листкові пластинки, клітини та міжклітинники. Вони складаються з рихлої губчатої паренхіми, палисадна паренхіма розвинена слабо або взагалі відсутня, зовнішні покривні тканини (епідерміс і кутикула) також слаборозвинені. Осмотичний тиск у клітинах низький. Коренева система розташована у поверхневих горизонтах ґрунту, розвинена слабо. Їм притаманні відкриті продихи, гідатоци для видалення води, погано переносять будь-яку засуху. Представниками гігрофітів є тонколисті папороті, деякі фіалки, калюжниця та інші – рослини високої вологості і/або затінення.

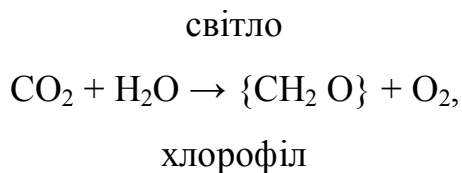
Гідрофіти – рослини, що живуть у воді, занурені у воду повністю або частково. Вони регулюють сталість складу внутрішнього середовища за допомогою механізмів захисту від надлишкового надходження води. У монадних форм зелених водоростей, що заселяють переважно прісні води, клітинні стінки замкнуті не повністю через наявність виростів цитоплазми – джгутиків, за допомогою яких вони пересуваються. У всіх монадних форм є пульсувальні вакуолі, за допомогою яких з клітин видаляються надлишок води та відходи життєдіяльності. У гідрофітів із замкнутою клітинною стінкою її протитиску достатньо для запобігання надходження надлишків води в клітину. Первинними гідрофітами є водорості. Водні квіткові рослини – це вторинні гідрофіти, що походять від наземних форм.

4 ФОТОСИНТЕЗ

4.1 Загальне рівняння фотосинтезу

Фотосинтез – це процес трансформації поглиненої енергії світла в хімічну енергію органічних сполук. До того ж у процесі фотосинтезу відновлюються не тільки CO₂, але й нітрати або сульфати, а енергія може бути спрямована на різні ендергонічні процеси, зокрема на транспорт речовин.

Процес фотосинтезу виражають сумарним рівнянням:



у якому виражена сутність явища, що полягає в тому, що на світлі в зеленій рослині із гранично окислених речовин – діоксиду вуглецю й води утворюються органічні речовини й вивільняється молекулярний кисень.

У процесі еволюції рослин сформувався спеціалізований орган фотосинтезу – листок. У середньому листки поглинають 80–85 % енергії фотосинтетично активної радіації (ФАР), що є видимою частиною спектру електромагнітного випромінювання з довжиною хвилі 400–700 нм і 25 % енергії інфрачервоних променів, що становить близько 55 % енергії загальної радіації.

Листок відбиває 10 % ФАР і 45 % інфрачервоних променів і пропускає відповідно 5 % і 30 %. На фотосинтез використовується 1,5–2 % поглиненої синтетично активної радіації, інша поглинена енергія витрачається переважно на випаровування води – транспірацію (95–98 %), можливий також і теплообмін з атмосферою.

Листкова поверхня досягає значних розмірів і перевершує площу ґрунту, що займає рослина. Для характеристики розмірів фотосинтетичного апарата використовують *індекс листової поверхні* (L) – площа листя (м²), що припадає на 1 м² ґрунту. Для сільськогосподарських рослин помірної зони середні значення листового індексу варіює у межах 3–5, у південних широтах з вологим кліматом – до 8–10. Наприклад, поверхня листя 1 га посівів зернових культур у фазі цвітіння досягає 20–40 тис. м², у низькорослих яблунь під час вегетації площа листя становить 25–30 тис. м²/га.

Фотосинтез обумовлюється вибіркоvim поглинанням пігментами світла у видимій частині сонячного спектра. Частка фотосинтетичних пігментів

становить 10–15 % сухої маси хлоропластів. За хімічним походженням фотосинтетичні пігменти поділяються на дві групи – *хлорофіли* та *каротиноїди*.

4.2 Пластидні пігменти – хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни

Хлорофіли. Хлоропласти вищих рослин містять хлорофіл *a* й хлорофіл *b*. Вони були ідентифіковані російським вченим М. С. Цветом (1906 р.) за допомогою розробленого ним методу хроматографії. Структурна формула хлорофілу, запропонована Г. Фішером (1939 р.), одержала остаточне підтвердження в 1960 р. у результаті двох незалежно проведених робіт у США і ФРН зі штучного синтезу хлорофілу *a*.

Хлорофіл – складний ефір дикарбонової кислоти хлорофіліна, у якої одна карбоксильна група етерифікована залишком метилового спирту (CH_3OH), а інша – залишком одноатомного неорганічного спирту фітолу ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$).

У всіх вищих рослин, водоростей і ціанобактерій міститься хлорофіл *a*, хлорофіл *b* є у вищих рослин і зелених водоростей. Хлорофіл *c*, позбавлений фітолу, міститься в бурих і діатомових водоростях, хлорофіл *d* – у червоних водоростях. Фотосинтезуючі зелені бактерії мають бактеріохлорофіл *c* і *d*, пурпурні бактерії – бактеріохлорофіл *a* і *b*.

У хлорофіла *a* чотири пірольних кільця з'єднані між собою метиновими містками (= CH -), утворюючи порфіринове кільце. Крім того, атоми азоту пірольних кілець пов'язані з атомом магнію. З порфіриновим ядром пов'язане циклопентанове кільце, утворене залишком кетопропіонової кислоти й містить активні карбонільну ($\text{C} = \text{O}$) і метильовану карбоксильну ($\text{O} = \text{C}-\text{O}-\text{CH}_3$) групи. Структура, що складається з порфіринового ядра та циклопентанового кільця, називається *форбіном*. Бічний ланцюг, що складається з пропіонової кислоти й ненасиченого спирту фітолу, пов'язаний з атомом вуглецю IV пірольного кільця (рис. 4.1). Хлорофіл, позбавлений фітолу, називається *хлорофілід*. Якщо атом магнію заміщений протоном, то таке з'єднання називається *феофітин*.

Активність хлорофілів, також як й інших пігментів, обумовлена наявністю великої кількості подвійних зв'язків з делокалізованими електронами.

Хлорофіли добре розчинні в органічних розчинниках (етиловому ефірі, бензолі, хлороформі, ацетоні, етиловому спирті) і нерозчинні у воді. Хлорофіли мають максимуми поглинання світла в червоній і синій частинах спектра.

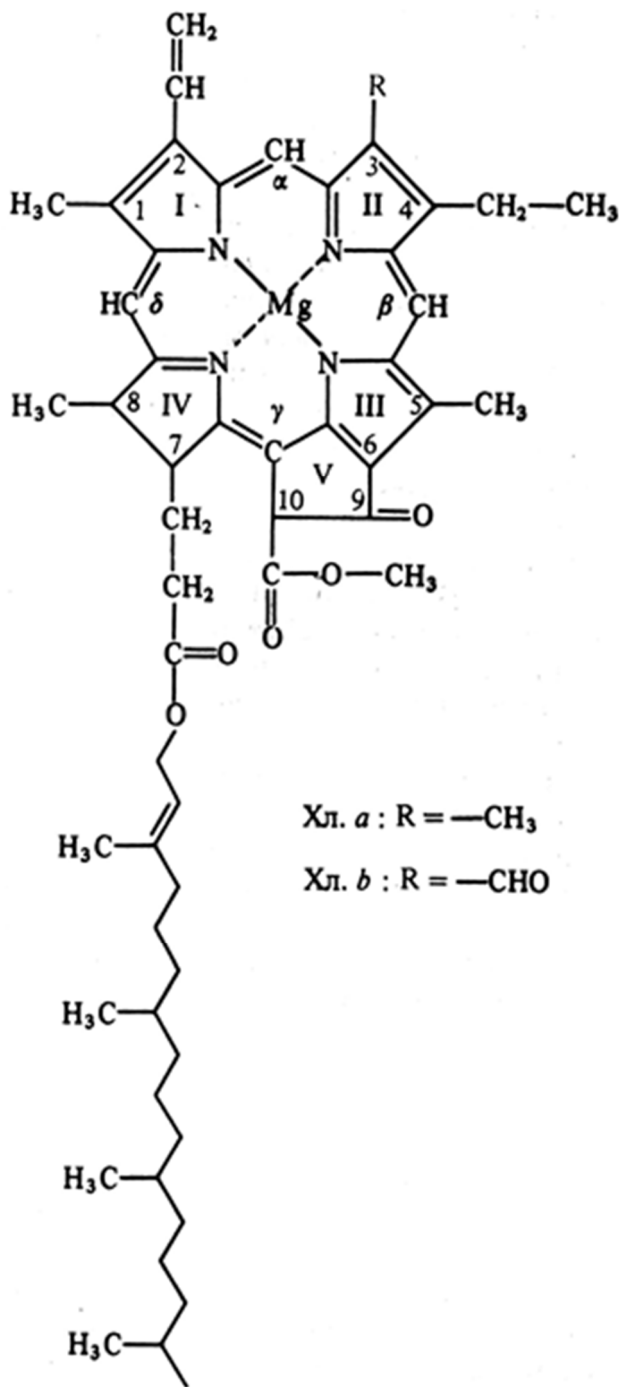


Рисунок 4.1 – Структурні формули хлорофілів *a* і *b* (за В. В. Польовим)

Розчини хлорофілів володіють флуоресценцією та фосфоресценцією.

Каротиноїди. Це жиророзчинні пігменти жовтого, яскраво жовтого й червоного кольорів. Вони входять до складу хлоропластів і хромопластів зелених частин рослин (квіток, плодів, коренеплодів). У не зелених листках їхній колір маскується хлорофілом.

До каротиноїдів належать три групи сполук: 1) помаранчеві або червоні каротини, 2) жовті ксантофіли, 3) каротиноїдні кислоти. Каротин і ксантофіл складаються з восьми залишків ізопрену, які утворюють ланцюг кон'югованих подвійних зв'язків (рис. 4.2). Основні каротиноїди – β -каротин, лютеїн, віолаксантін і неоксантін.

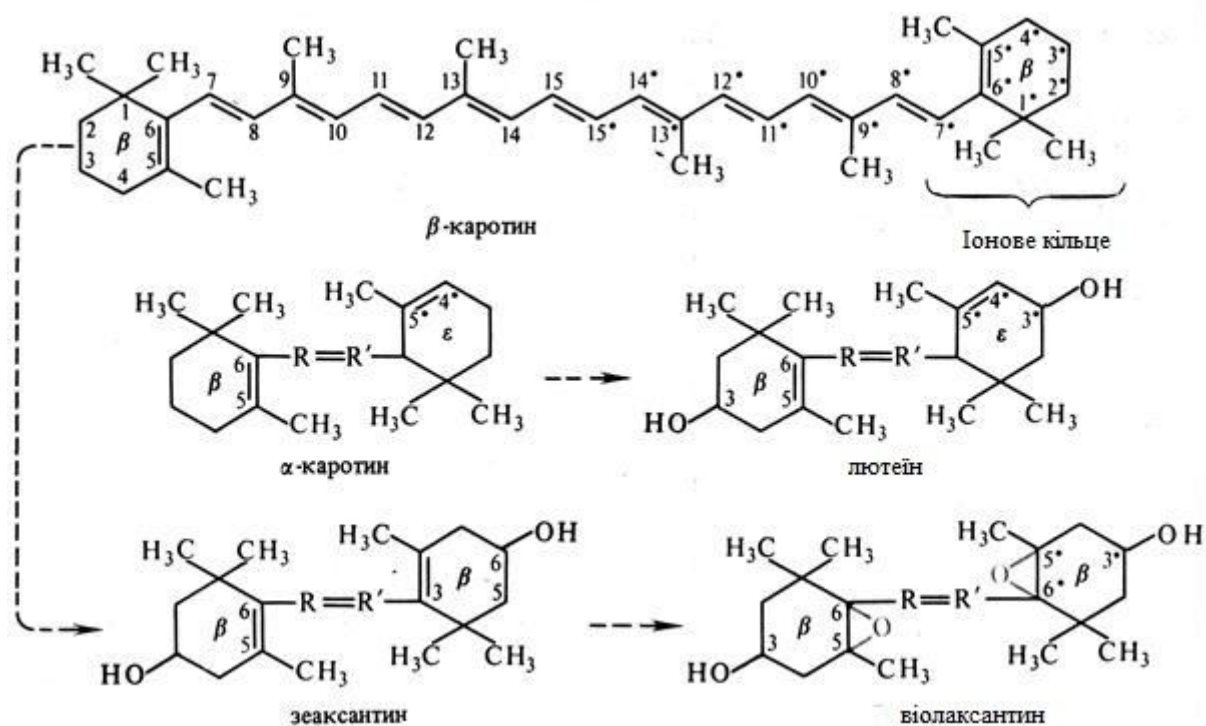


Рисунок 4.2 – Структурні формули каротиноїдів і послідовність їх перетворень (за В. В. Польовим)

Каротин і ксантофіл розчинні в хлороформі, бензолі, сірковуглецю, ацетоні. Каротини добре розчиняються в ефірах, але погано в спиртах, а ксантофіли – навпаки. Каротиноїди мають максимуми поглинання в фіолетово-синьій та синьій частинах спектра світла. Вони не здатні до флуоресценції.

Головні функції каротиноїдів: поглинання світла як додаткові пігменти, захист молекул хлорофілів від незворотного фотоокислення, гасіння активних радикалів, участь у фототропізмі, оскільки сприяють визначенню напрямку росту пагону.

Фікобіліни. Синьо-зелені та червоні водорості, окрім хлорофілу *a* і каротиноїдів, містять пігменти фікобіліни. Їхня молекула складається з чотирьох послідовних пірольних кілець (рис. 4.3).

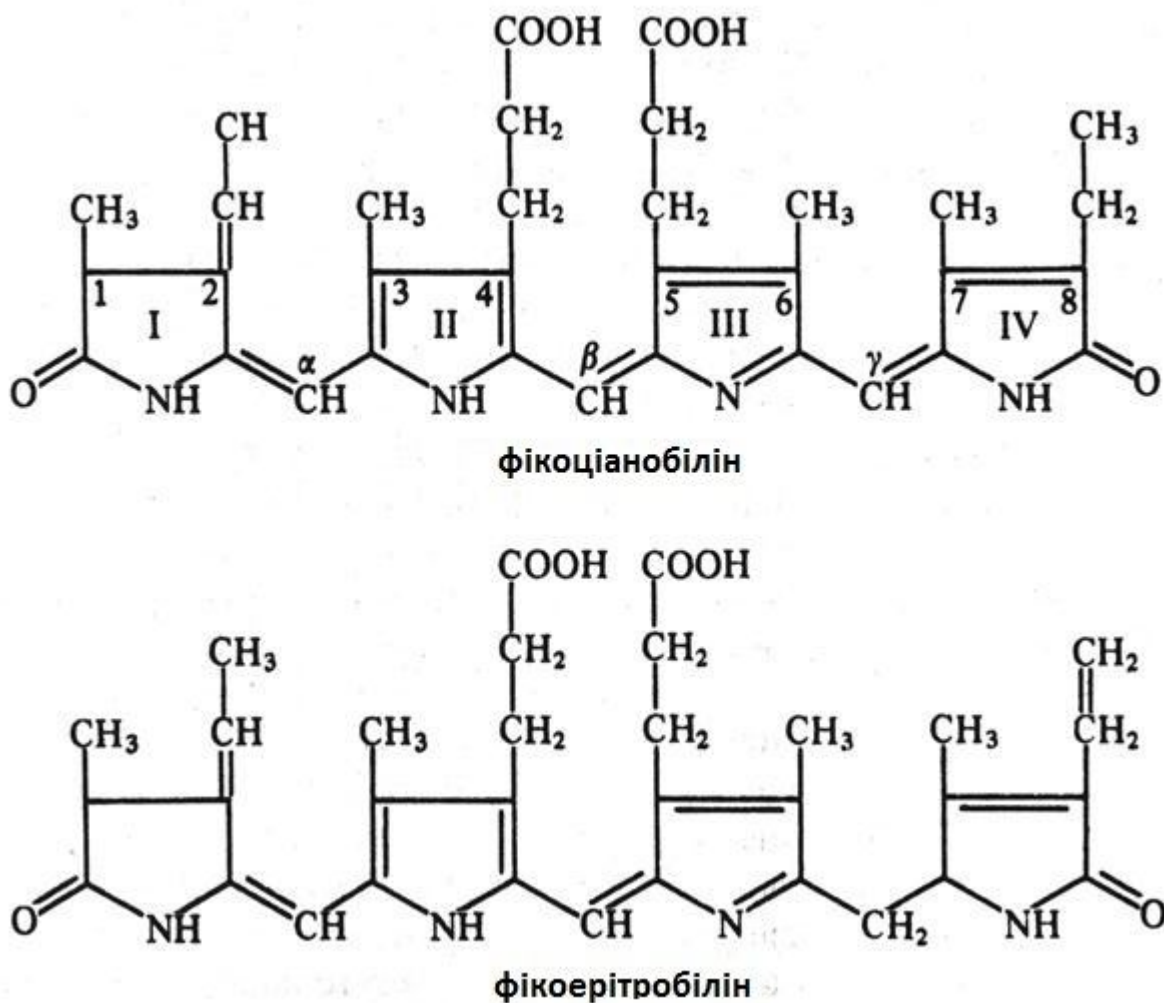


Рисунок 4.3 – Структурні формули фікобілінів (за В. В. Польовим)

Фікобіліни є хромофорними групами глобулінових білків фікобіліпротейнів. Вони поділяються на три групи: 1) фікоеритрини – білки

червоного кольору; 2) фікоціаніни – синьо-блакитні білки; 3) алофікоціаніни – сині білки. Усі вони володіють флуоресценцією і розчинні у воді.

Фікобіліни мають максимуми поглинання в помаранчевій, жовтій і зеленій частинах спектра світла. Це дає змогу водоростям повніше використовувати світло, що проникає у воду.

Вода володіє світлопоглинальною здатністю. На глибині близько 30 м повністю зникають червоні промені, близько 180 м – жовті, 320 м – зелені, а на глибину понад 500 м не проникають сині й фіолетові промені. *Фікобіліни* – це додаткові пігменти, які беруть участь у світлозбиральному комплексі. Близько 90 % енергії світла, поглиненого фікобілінами, передається на хлорофіл *a*.

У рослин є фікобілін фітохром. Він не бере участь у фотосинтезі, але є фоторецептором червоного та далекого червоного світла й виконує регуляторні функції в клітинах рослин.

4.3 Світлова фаза фотосинтезу

Фотосинтез має дві фази – *світлову* та *темнову*. У світловій фазі молекули пігментів поглинають фотони, передають поглинену енергію молекулам хлорофілу *a*, відбувається трансформація енергії світла в хімічну енергію АТФ і відновленого НАДФН, виділяється кисень унаслідок фоторозкладання води. Усі ці процеси відбуваються на мембранах хлоропластів. Під час темної фази фотосинтезу в стромі хлоропластів відновлюється поглинений CO_2 з утворенням вуглеводів та інших органічних сполук.

4.4 Поглинання світла та збудження хлорофілу

Електрон є зарядженою частинкою, яка рухається по орбіті навколо ядра атома. Електрон володіє вектором магнітного моменту – *спіном*, який відображає напрямок обертання електрона навколо своєї осі. У стабільному

стані валентні електрони займають найнижчі енергетичні рівні й розподілені по ним згідно з принципом Паулі: два електрона з антипаралельними спінами на кожній орбіталі. Такий стан молекули називають головним синглетним станом S_0 . Під час поглинання молекулою пігменту фотона електрон переходить на більш високу орбіталь за допомогою енергії фотона. Якщо у збудженого електрона зберігається напрямок спіна, то вважають, що молекула перебуває в синглетному збудженому стані S^* . Якщо збуджений електрон змінює спін, то такий збуджений стан називається триплетним T^* .

Поглинання молекулою хлорофілу кванта червоного світла призводить до синглетного збудженого стану S^*_1 . Під час поглинання кванта синього кольору з більш високим рівнем енергії електрон переходить на більш високу орбіталь S^*_2 . Час життя електрона на S^*_2 становить не більше 10^{-12} секунд. За такий короткий час енергія електронного збудження не може бути використана, і електрон повертається на S^*_1 , дещо втративши енергію у вигляді тепла. Час життя електрона в стані S^*_1 становить 10^{-9} . Якщо молекула пігменту не бере участі у фотохімічній реакції, то електрон повертається в стабільний стан. При цьому частина енергії втрачається у вигляді тепла та випромінюється квант світла з більшою порівняно з поглинутим фотоном довжиною хвилі – явище *флуоресценції*.

Час життя електрона в стані T^* становить 10^{-4} – 10^{-2} секунди. З триплетного збудженого стану молекула може повернутися в стабільний стан, випромінюючи крім тепла ще більш довгохвильовий, ніж під час флуоресценції, квант світла. Це слабке світіння називають *фосфоресценцією*. Якщо молекула у збудженому стані бере участь у фотохімічних реакціях із передачею електрона акцептору, то флуоресценції та фосфоресценції не відбувається.

Для повнішого використання падаючого на листя світла енергія фотонів уловлюється 200–400 молекулами пігментів світлозбирального (антенного) комплексу та передається до однієї молекулі хлорофілу *a*, що є реакційним центром, яка й бере участь у фотохімічних реакціях. Передача енергії

молекулами пігментів відбувається за принципом індуктивного резонансу. Молекула пігменту, що поглинула фотон, створює змінне електричне поле, яке підсилює коливання електрона в сусідній молекулі. Це відбувається через перекриття частот коливань і дуже маленької відстані між молекулами пігментів. Крім того, під час освітлення листя тилакоїди та грани зсуваються й ущільнюються, тому хлоропласти зменшуються в об'ємі. Передача енергії молекулами пігментів іде з великою ефективністю. Так, від хлорофілу *b* до хлорофілу *a* передається приблизно 90 %, а від каротиноїдів до хлорофілу *a* – 40 % поглиненої енергії.

Сукупність молекул світлозбирального комплексу та реакційного центру утворює *фотосистему*. Припущення щодо існування в хлоропластах двох фотосистем висловив Р. Емерсон у 1957 р., вивчаючи вплив світла на квантовий вихід фотосинтезу у водорості хлорели. *Квантовий вихід фотосинтезу* – це кількість кисню, що виділився, або зв'язаного вуглекислого газу на один квант поглиненої енергії. Він встановив, що при одночасному освітленні хлорели короткохвильовим (650 нм) і довгохвильовим (700 нм) червоним світлом ефект більший, ніж сумарний квантовий вихід під дією червоного світла цих довжин, взятих окремо. Це явище отримало назву ефекту посилення Емерсона. Пізніше припущення Р. Емерсона про наявність двох фотосистем отримало експериментальне підтвердження.

4.5 Нециклічне й циклічне фотосинтетичне фосфорилування

Фотосинтетичне фосфорилування, тобто утворення АТФ у хлоропластах у процесі реакцій, що активуються світлом, може здійснюватися циклічним і нециклічним шляхами.

Циклічне фотофосфорилування є простішим й еволюційно більш древнім. У разі циклічного фотофосфорилування функціонує тільки ФСІ та її єдиним продуктом є АТФ.

Циклічне фотофосфорилування було відкрито в 1954 р. Даніелем Арноном, Дж. М. Алленом і Альбертом Френкелем на ізольованих хлоропластах шпинату.

У фотосистемі II реакційний центр, що складається з димеру хлорофілу *a* з максимумом поглинання при 680 нм (P_{680}), послідовно поглинувши енергію, що дорівнює двом квантам короткохвильового червоного світла, і перейшовши в синглетний збуджений стан, передає два електрони феофітину. Від феофітину електрони послідовно передаються на пластохинони QA і QB, розташовані на іншому боці мембрани тилакоїду, потім на дві ліпідорозчинні молекули пластохінона PQ. Він є переносником протонів і електронів, що виконує в мембрані роль човника. Беручи два електрони й захоплюючи зі стріми $2 H^+$, дві молекули PQH_2 дифундують через ліпідну фазу мембрани. Електрони від $2 PQH_2$ надходять у ланцюг:

– заліzosірчаний білок FeS_r → цитохром f → білок, що містить Cu, пластоціанін → P_{700} , а протони потрапляють у порожнину тилакоїда.

Вакантні місця в P_{680}^+ заповнюються двома електронами з переносника електронів, що містить Mn, який відновлюється за участю білкового комплексу S. Окислений комплекс S зв'язує воду та відновлюється за рахунок електронів води. Під час фотоокислення води комплексом S друга пара протонів звільняється в порожнину тилакоїда, а атом кисню дифундує з хлоропласта.

Після збудження реакційного центру фотосистеми I – молекули хлорофілу *a* з максимумом поглинання при 700 нм (P_{700}) двома квантами довгохвильового червоного світла два електрони передаються мономерній формі хлорофілу *a* – A_1 і потім переносникам електронів заліzosірчаним білкам A_2 і A_B , фероксидіну на зовнішньому боці мембрани тилакоїду, НАДФ-редуктази. Цей фермент відновлює НАДФ у НАДФН. На вакантні місця в P_{700}^+ переходять електрони з пластоціаніну, і нециклічний ланцюг транспорту електронів замикається.

У мембранах хлоропластів може функціонувати циклічний транспорт електронів, коли функціонує тільки фотосистема I. Збуджені молекули P_{700} передають електрони на A_1 , залізо-сірчані білки A_2 і A_3 , які переносять електрони на іншу сторону мембрани, ферредоксин, пластохінон, цитохром b_6 , залізо-сірчані білок FeS₂, цитохром f , пластоціанін і P_{700} (рис. 4.4). Енергія, що звільняється під час транспортування електронів, використовується для фосфорилування АДФ.

Синтез АТФ. Передача електрону по ЕТЛ проходить за градієнтом окисно-відновного потенціалу й супроводжується вивільненням енергії, яка використовується для синтезу АТФ. Синтез АТФ відбувається за допомогою електрохімічного градієнта протонів, що накопичуються у порожнині тилакоїду.

Існує декілька теорій, що пояснюють механізм фосфорилування АДФ, поєднаний із транспортом електронів. Найвизнаннішою є хеміосмотична теорія англійського біохіміка П. Мітчела (1961). За цією теорією, пластохінон, приєднавши два електрони від P_{680} , приєднує ще два протони зі стромы хлоропласта та переносить їх крізь мембрану до внутрішньотилакоїдного простору. Протони накопичуються всередині тилакоїда і внаслідок цього відбувається фотоокиснення води.

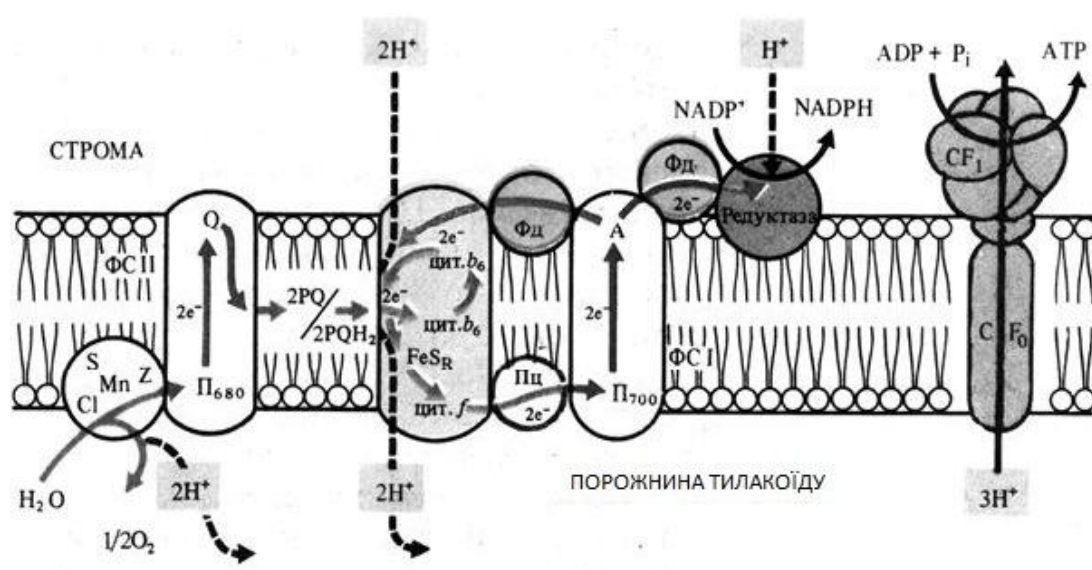


Рисунок 4.4 – Локалізація електрон- і протонтранспортних реакцій у тилакоїдній мембрані хлоропласта (за В. В. Польовим)

Завдяки нерівномірному розподілу протонів по обидва боки мембрани утворюється різниця хімічних потенціалів протонів, і виникає електрохімічний мембранний потенціал іонів водню ($\Delta\mu\text{H}^+$). $\Delta\mu\text{H}^+$ включає два складники: концентраційний ($\Delta p\text{H}$), що виникає внаслідок нерівномірного розподілу протонів по обидва боки мембрани, і електричний ($\Delta\psi$), що обумовлений виникненням протилежного заряду на поверхні мембран, тобто утворенням мембранного потенціалу. Енергія $\Delta p\text{H}$ і $\Delta\psi$ використовується для зворотного транспорту протонів із внутрішньотилакоїдного простору в строму хлоропласта по особливим каналам. Зі зворотним транспортом протонів спряжено фосфорилування АДФ.

Спряження зворотного транспорту протонів і фосфорилування АДФ забезпечує H^+ -АТФ-синтетаза, що розташована в тилакоїдних мембранах і складається з двох частин: водорозчинної каталітичної частини (F_1), зверненої до стромы хлоропласта, і мембранної частини (F_0), що пронизує подвійний шар ліпідів. Остання становить протонний канал, по якому протони можуть повертатись у строму хлоропласта. АДФ і фосфат з'єднуються з ферментом у його каталітичній частині F_1 . Два протона переміщуються по градієнту електрохімічного потенціалу по протонному каналу (F_0), з'єднуються з киснем фосфату, утворюючи воду. Втрата кисню активує фосфатну групу, і вона приєднується до АДФ з утворенням АТФ.

Фермент H^+ -АТФ-синтетаза активний, поки транспортуються протони. Протони пересуваються, якщо їхня концентрація у внутрішньотилакоїдному просторі більше. На кожні два електрони, переданих по електронтранспортному ланцюгу, усередині тилакоїду накопичується 4H^+ . У разі повернення назад у строму хлоропласта двох протонів синтезується одна молекула АТФ.

4.6 Темнова фаза фотосинтезу. C_3 -шлях фотосинтезу (Цикл Кальвіна)

Продукти світлової фази фотосинтезу АТФ і НАДФ · H_2 використовуються в темновій фазі для відновлення CO_2 до рівня

вуглеводів. Нині відомі C_3 - і C_4 -шляхи фіксації CO_2 , фотосинтез за типом товстянкових (СAM-метаболізм) і фотодихання.

C_3 -шлях фотосинтезу або цикл Кальвіна шлях асиміляції CO_2 виявлений у всіх фотосинтезувальних рослин. Він був названий циклом Кальвіна на честь американського біохіміка М. Кальвіна, який зі співробітниками відкрив і вивчив його в 1946–1956 роках за допомогою методу мічених атомів і хроматографії. Рослини різний час підживлювали $^{14}CO_2$ і хроматографували екстракти. Радіоактивні ізотопи за хімічними властивостями не відрізняються від стабільних. Беручи участь у реакціях, вони позначають ті сполуки, у які входять. Цикл складається з трьох етапів: *карбоксилювання*, *відновлення*, *регенерації* первинного акцептора CO_2 і *синтезу* кінцевого продукту фотосинтезу (рис. 4.5).

1. *Карбоксилювання*. Фосфорибулокіназа фосфорилує за участю АТФ рибулозо-5-фосфат з утворенням АДФ і рибулозо-1,5-дифосфата. Останній є акцептором CO_2 і під дією рибулозодифосфаткарбоксилази приєднує CO_2 . Унаслідок цього утворюються дві молекули 3-фосфоглицеринової кислоти (3-ФГК).

2. *Відновлення*. Фосфогліцераткіназа за участю АТФ фосфорилує 3-ФГК і утворена 1,3-дифосфогліцерина кислота відновлюється за допомогою НАДФН і дегідрогенази фосфогліцеринового альдегіду до 3-фосфогліцеринового альдегіду (3-ФГА).

3. *Регенерація*. Після фіксації трьох молекул CO_2 і освіти шести молекул 3-ФГА п'ять із них використовуються для синтезу рибулозо-5-фосфату, а одна молекула 3-ФГА – для утворення глюкози.

Тріозофосфатізомерази перетворює 3-ФГА у фосфодіоксиацетон. Потім альдолаза утворює з 3-ФГА і фосфодіоксиацетон фруктозо-1,6-дифосфат. Він втрачає один залишок фосфорної кислоти під дією фруктозо-1,6-дифосфатази та перетворюється у фруктозо-6-фосфат. Транскетолаза переносить гліколевий альдегід від фруктозо-6-фосфату на 3-ФГА з утворенням еритроза-4-фосфату та ксилулозо-5-фосфату. Альдолаза приєднує фосфодіоксиацетон до еритроза-4-

фосфату з утворенням седогептулозо-1,7-дифосфату. Він дефосфорилується фосфатазою та під дією транскетолази з'єднується з 3-ФГА.

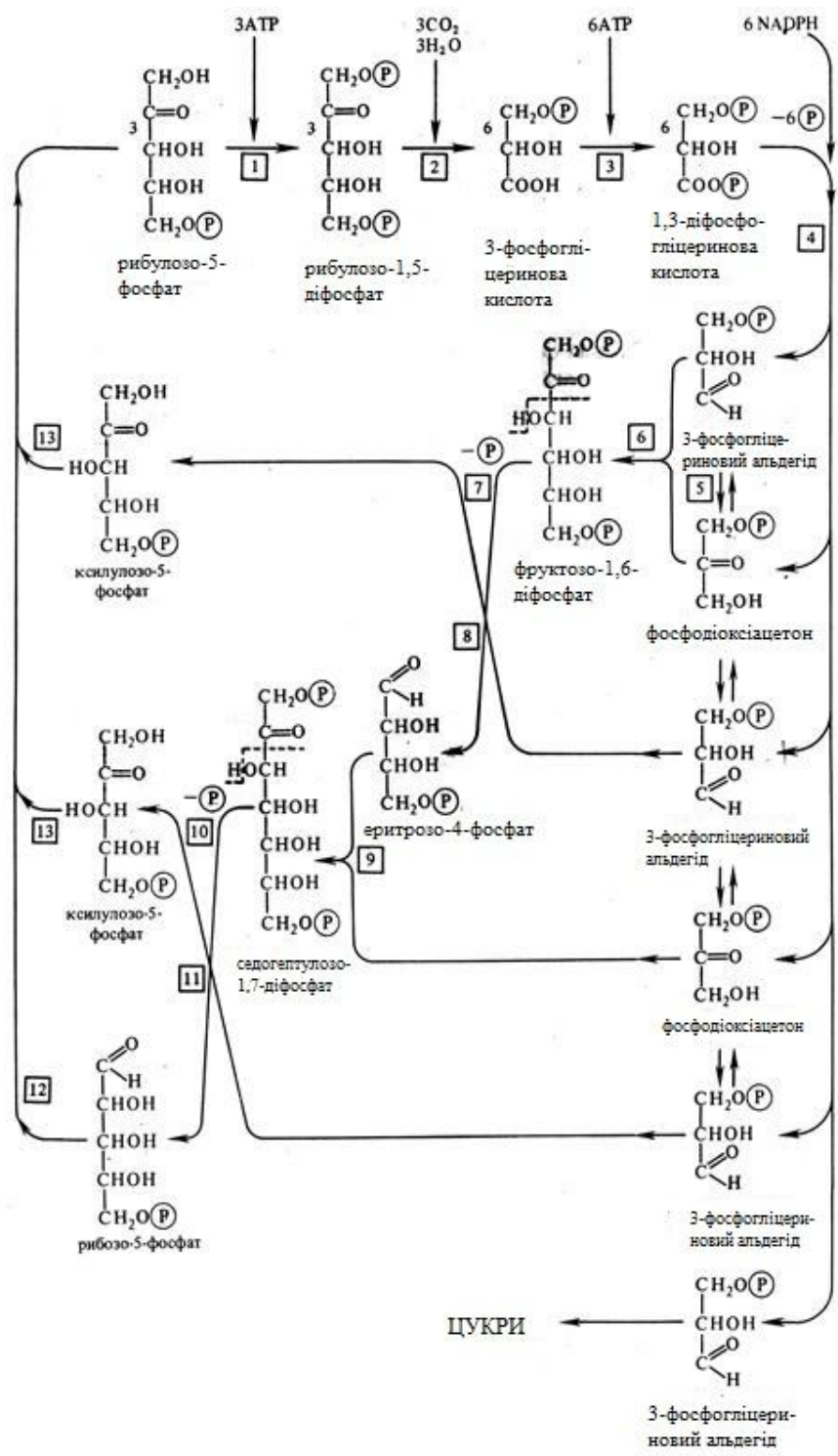


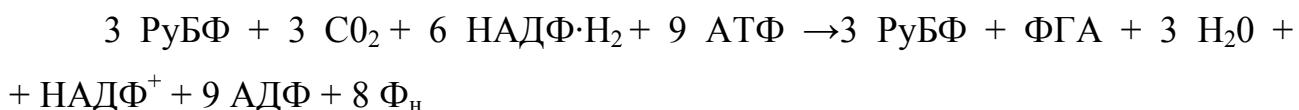
Рисунок 4.5 – Цикл Кальвіна (C₃-шлях фотосинтезу): 1 – фосфорибулокіназа, 2 – рибулозодифосфаткарбоксилаза, 3 – фосфогліцераткіназа, 4 – тріозофосфатдегідрогеназа, 5 – тріозофосфатізомерази, 6 – альдолаза, 7 – фосфатаза, 8 – транскетолаза, 9 – альдолаза, 10 – фосфатаза, 11 – транскетолаза, 12 – рибозофосфатізомераза, 13 – фосфокетопентоепімераза (за В. В. Польовим)

Продуктами цієї реакції є ксилулозо-5-фосфат і рибоза-5-фосфат. Дві молекули ксилулозо-5-фосфату за участі рибулозофосфатепімерази й одна молекула рибоза-5-фосфату під дією рибозофосфатізомерази перетворюються в три молекули рибулозо-5-фосфату.

Шоста молекула 3-ФГА використовується для синтезу фруктозо-1,6-дифосфата при повторенні циклу. З двох молекул фруктозо-1,6-дифосфата утворюються фруктозо-6-фосфат і глюкозо-1-фосфат. Останній, взаємодіючи з уридинтрифосфатом, дає уридинфосфоглюкозу. Вона та фруктозо-6-фосфат утворюють сахарозофосфат, який після дефосфорилювання перетворюється в сахарозу. Отже, для утворення однієї молекули сахарози необхідно проходження чотирьох циклів Кальвіна. Крохмаль синтезується з уридинфосфоглюкози під дією амілосинтетази.

Серед продуктів фотосинтезу виявлено амінокислоти. За нестачі НАДФН 3-ФГК перетворюється не в 3-ФГА, а в *піровиноградну кислоту*. Вона, приєднуючи аміак, утворює аланін. З піровиноградної кислоти в циклі Кребса утворюються органічні кислоти, які в процесі реакцій амінування та переамінування дають амінокислоти.

Сумарне рівняння циклу Кальвіна:



Отже, на кожні три молекули CO_2 , що надходять у цикл, утворюється одна молекула ФГА.

4.7 C_4 -шлях фотосинтезу (цикл Хетча-Слека)

Шлях засвоєння CO_2 , встановлений М. Кальвінім, є основним. Проте існує велика група рослин, що включає більше 500 видів покритонасінневих, у яких первинними продуктами фіксації CO_2 і відновлення є чотирьохвуглецеві сполуки. Їх називають C_4 -рослинами. В 1966 р. австралійські вчені Хетч і Слек

запропонували закінчену схему циклу темнових реакцій у C_4 -рослин, що одержала назву циклу Хетча-Слека.

До C_4 -рослин належить низка культурних рослин переважно тропічного й субтропічного походження – кукурудза, просо, сорго, цукрова тростина і багато злісних бур'янів – свинорий, просо куряче, просо велике, гумай (сорго алепське), щириця тощо. Як правило, це високопродуктивні рослини, що стійко здійснюють фотосинтез при значних підвищеннях температури і у посушливих умовах. Листя цих рослин містять хлоропласти двох типів: *звичайні* в клітинах мезофілу та *великі* хлоропласти, що не мають гран, і фотосистеми II у клітинах обкладки, що оточують провідні пучки.

C_4 -цикл можна розподілити на дві стадії: карбоксилювання, що відбувається в клітинах мезофілу, та декарбоксилювання й синтез вуглеводів, що відбуваються у клітинах обкладки провідних пучків. Загальним для всіх C_4 -рослин є те, що карбоксилюванню піддається фосфоенолпіровиноградна кислота (ФЕП) за участі ФЕП-карбоксилази й утворюється щавлево-оцтова кислота (ЩОК), що відновлюється до яблучної кислоти або амінується з утворенням аспарагінової кислоти.

У цитоплазмі клітин мезофіла фосфоенолпіруваткарбоксилаза приєднує CO_2 до фосфоенолпіровиноградної кислоти, утворюючи щавлевооцтову кислоту. Вона транспортується в хлоропласти, де відновлюється до яблучної кислоти за участю НАДФН. У присутності іонів амонію щавлевооцтова кислота перетворюється в аспарагінову кислоту. Яблучна та (або) аспарагінова кислоти переходять у хлоропласти клітин обкладки, декарбоксилюються до піровиноградної кислоти й CO_2 . CO_2 включається в цикл Кальвіна, а піровиноградна кислота переноситься в клітини мезофілу, де перетворюється у фосфоенолпіровиноградну кислоту (рис. 4.6). Такий механізм дозволяє рослинам фотосинтезувати при закритих через високу температуру продихах. Крім того, продукти циклу Кальвіна утворюються в хлоропластах клітин обкладки, що оточують провідні пучки. Це сприяє

швидкому відтоку фотоасимілятів і у такий спосіб підвищує інтенсивність фотосинтезу.

4.8 Фотосинтез за типом товстянкових (сукулентів)

У сукулентів (кактусів і рослин сем. Толстянкових (*Crassulaceae*)) процеси фотосинтезу розділені не в просторі, як у інших C_4 -рослин, а у часі. Цей тип фотосинтезу отримав назву САМ (crassulacion acid metabolism)-шлях.

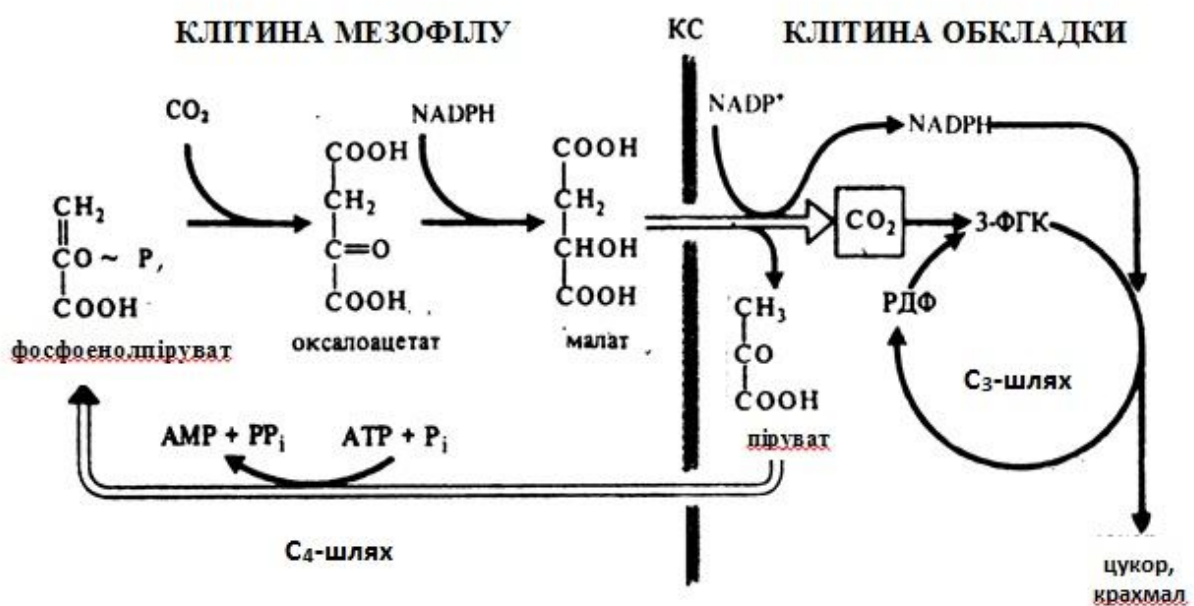


Рисунок 4.6 – Цикл Хетча-Слека (C4-шлях фотосинтезу).

КС – клітинна стінка (за В. В. Польовим)

Продихи вдень зазвичай закриті, що запобігає втраті води в ході транспірації, і відкриті вночі. У темряві CO_2 надходить у листя, де фосфоенолпіруваткарбоксилаза приєднує його до фосфоенолпіровиноградної кислоти, утворюючи щавлевооцтову кислоту. Вона відновлюється НАДФН-залежною малатдегідрогеназою до яблучної кислоти, яка накопичується у вакуолях. Удень яблучна кислота переходить із вакуолі в цитоплазму, де декарбоксилюється з утворенням CO_2 і піровиноградної кислоти. CO_2 дифундує в хлоропласти та включається в цикл Кальвіна (рис. 4.7).

4.9 Фотодихання

Фотодихання – це процес виділення CO_2 і поглинання O_2 , що активується світлом. Оскільки первинним продуктом фотодихання є гліколева кислота, воно ще називається гліколатним шляхом. Фотодихання посилюється при низькому вмісті CO_2 і високій концентрації O_2 у повітрі.

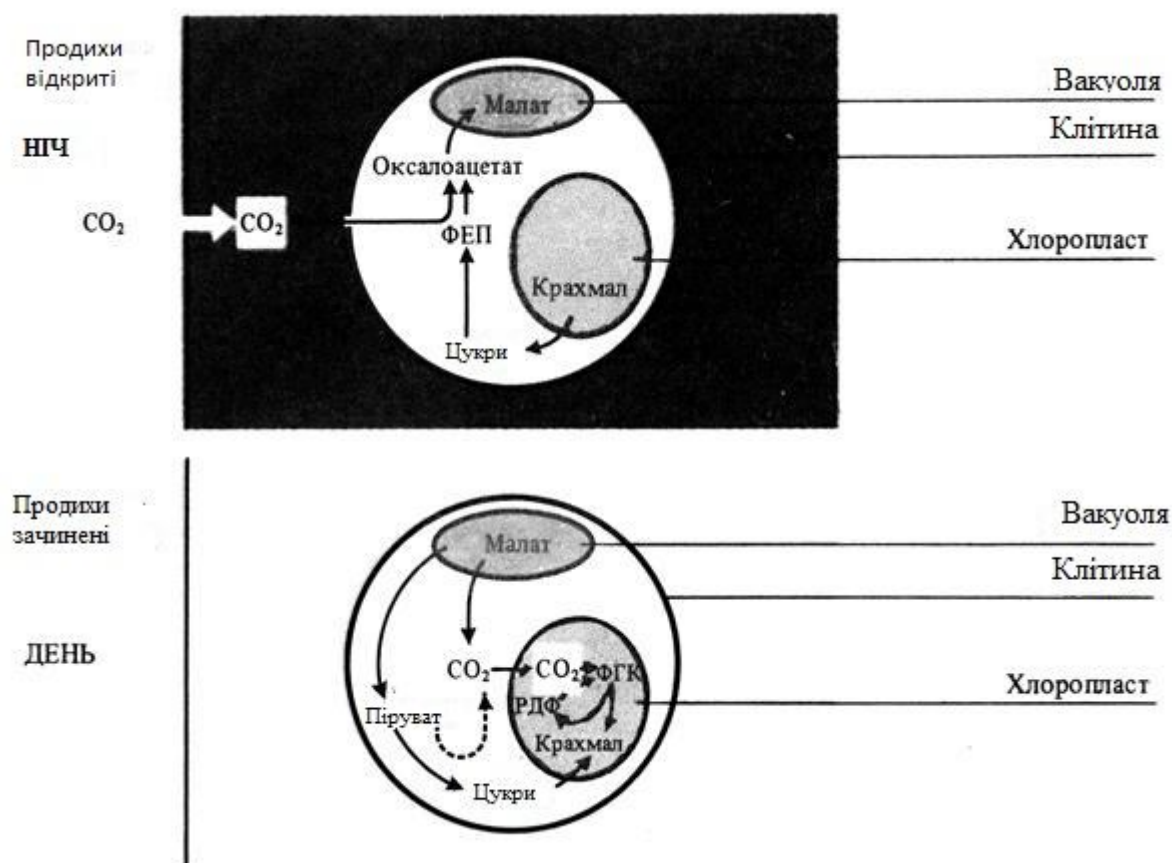


Рисунок 4.7 – Метаболізм органічних кислот під час фотосинтезу за типом товстянкових (С4-метаболізм) (за В. В. Польовим)

У цих умовах рибулозодисфаткарбоксилаза хлоропластів каталізує не карбоксилювання рибулозо-1,5-дифосфата, а його розщеплення на 3-фосфогліцеринову і 2-фосфогліколеву кислоти. Остання дефосфорилується з утворенням гліколевої кислоти.

Гліколева кислота з хлоропласта переходить у пероксисом, де окислюється гліколатоксидазою до гліоксилової кислоти. Перекис водню, що утворюється при цьому, розкладається каталазою, присутньої в пероксисомах.

Гліоксилова кислота амінується, перетворюючись у гліцин. Гліцин транспортується в мітохондрії, де з двох молекул гліцину синтезується серин і звільняється CO_2 .

Серин може надходити в пероксисому й під дією амінотрансферази. Він передає аміногрупу на піровиноградну кислоту з утворенням аланіну, а сам перетворюється в гідроксипіровиноградну кислоту. Остання за участю НАДФН відновлюється в гліцеринову кислоту. Вона переходить у хлоропласти, де включається в цикл Кальвіна (рис. 4.8).

У рослин C4-типу вуглекислий газ, що виділяється під час фотодихання, вступає у реакцію в клітинах мезофілу з фосфоенолпіровиноградною кислотою з утворенням шавлево-оцтовою та яблучною кислотою. Яблучна кислота переходить в клітини обкладки, де служить донором CO_2 .

4.10 Вплив внутрішніх і зовнішніх чинників на фотосинтез

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

Відтік асимілятів. Накопичення фотоасимілятів у хлоропластах і в навколопластидному просторі призводить до пригнічення ферментів, які беруть участь у фотосинтезі.

Вміст хлорофілу. Зі збільшенням вмісту в клітині хлорофілу збільшується інтенсивність фотосинтезу.

Вік листка та рослини. У процесі росту листка інтенсивність фотосинтезу збільшується. Після закінчення росту листка вона поступово знижується. У багатьох однорічних рослин інтенсивність фотосинтезу досягає максимуму в фазу бутонізації та цвітіння, а потім знижується.

Світло. Існує нижній поріг освітленості, при якому рослини починають фотосинтезувати. Надалі залежність інтенсивності фотосинтезу від освітленості набуває логарифмічного характеру з подальшим виходом на плато. Кут нахилу

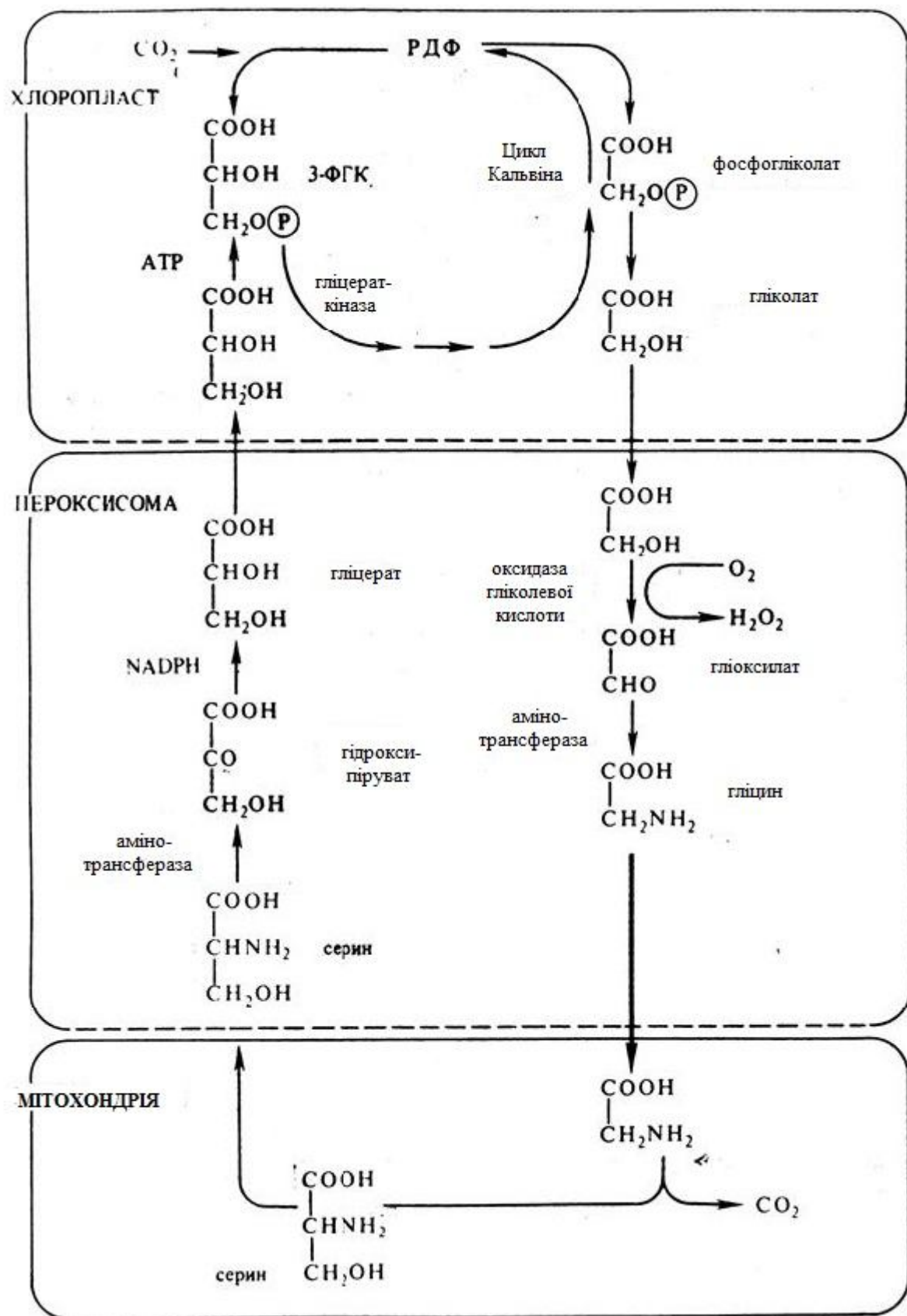


Рисунок 4.8 – Фотодихання (за В. В. Польовим)

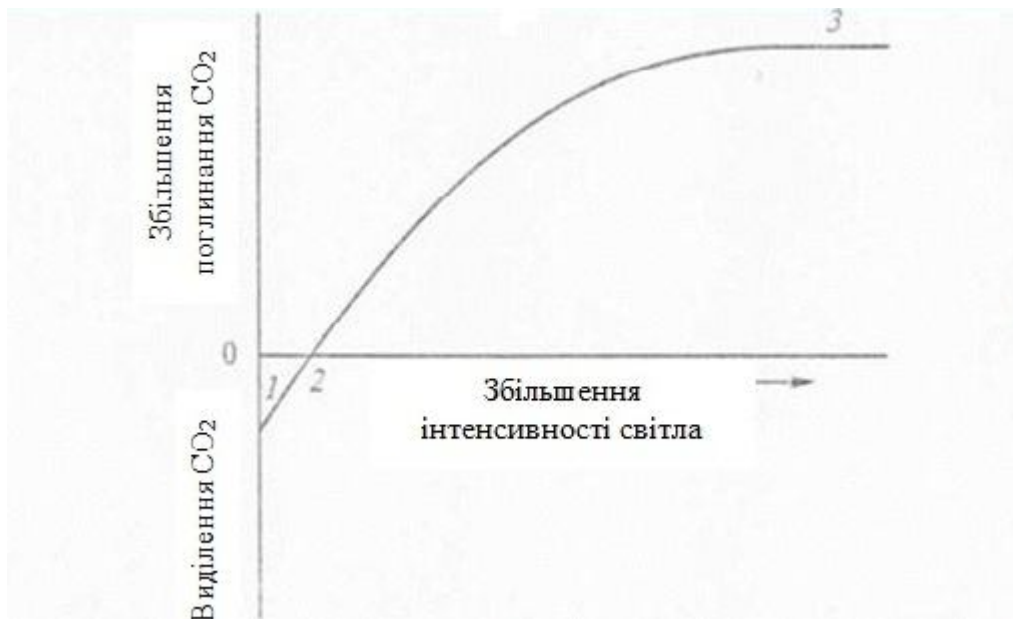


Рисунок 4.9 – Залежність інтенсивності від освітленості: 1 – швидкість виділення CO₂ у темноті (швидкість дихання); 2 – компенсаційна точка фотосинтезу; 3 – стан світлового насичення

кривої залежності інтенсивності фотосинтезу від освітленості залежить від впливу інших факторів. Так, у світлолюбних рослин вона виходить на плато при значно вищій освітленості, ніж у тіньовитривалих рослин. Рівень освітлення, при якому поглинання CO₂ у процесі фотосинтезу дорівнює виділенню CO₂ у процесі дихання, називається *компенсаційним пунктом*.

Для фотосинтезу важливий і спектральний склад світла. У разі освітлення червоним світлом утворюються переважно вуглеводи, синім – аміно- й органічні кислоти.

Температура. При низькій освітленості фотосинтез відбувається з однаковою швидкістю при 15 і 25 °С. Це пояснюється тим, що при низькій освітленості інтенсивність фотосинтезу залежить від швидкості світлових реакцій. При високій освітленості інтенсивність фотосинтезу лімітується швидкістю темнових реакцій і Q₁₀ приблизно дорівнює 2. Для більшості рослин C₃-типу оптимальна температура становить 20–25 °С, для рослин

C₄-типу – 25–40 °C. При температурі вище оптимальної інтенсивність фотосинтезу знижується через інактивації хлоропластів і закриття продихів.

Вміст CO₂ у повітрі. Підвищення вмісту CO₂ із 0,03 % до 0,3 % викликає збільшення інтенсивності фотосинтезу. Подальше зростання концентрації CO₂ до 1 % не позначається на фотосинтезі, але більш високий рівень CO₂ у повітрі призводить до депресії фотосинтезу. Високі концентрації CO₂ особливо несприятливі при високій освітленості, оскільки відбувається інгібування темної реакції. Вплив вмісту вуглекислого газу на фотосинтез залежить від виду рослини.

Постачання водою. У разі великого водного дефіциту інтенсивність фотосинтезу знижується через закриття продихів, що зменшує надходження CO₂ у листя, знижує транспірацію і призводить до підвищення температури листа. Окрім того, зневоднення змінює конформацію і, отже, активність ферментів.

Вміст кисню в повітрі у середньому становить 21 %. Підвищення концентрації або відсутність кисню для фотосинтезу є несприятливими. Кисень знижує активність рибулозодифосфаткарбоксилази.

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

4.11 Показники фотосинтезу

Фотосинтез характеризується *швидкістю* або *інтенсивністю*. *Інтенсивність фотосинтезу* вимірюється кількістю міліграмів CO₂, який поглинений одним квадратним дециметром листової поверхні за 1 годину. Для її вимірювання визначають зменшення кількості вуглекислого газу в замкнутій камері, у якій розміщено листок. Одночасно разом із визначенням інтенсивності фотосинтезу визначають у темноті інтенсивність дихання цих клітин. Кількість CO₂, що вивільняється під час дихання, додають до його кількості, що поглинена при освітленні. При цьому вважають, що інтенсивність дихання клітин на світлі та в темноті однакова. Однак, ці поправки не можуть точно оцінити дійсний фотосинтез, оскільки при затіненні листка виключається не тільки фотосинтез, але й гліколатний цикл, а також тому, що дихання в дійсності трохи залежить від світла.

Інтенсивність фотосинтезу можна виміряти і за кількістю кисню, що виділяється з квадратного дециметра листової поверхні за 1 годину. Величини інтенсивності фотосинтезу, що розраховані за кількістю поглиненого вуглекислого газу та за кількістю виділеного кисню, можуть не співпадати, оскільки CO₂ бере участь у темновій, а кисень утворюється в світловій фазі фотосинтезу. Співвідношення об'єму виділеного кисню до об'єму поглиненого вуглекислого газу називається фотосинтетичним коефіцієнтом. Під час утворення вуглеводів, фотосинтетичний коефіцієнт дорівнює одиниці (6O₂ : 6CO₂ = 1). Під час утворення білків він дорівнює 1,25, а у разі утворенні ліпідів – 1,44. Середня величина фотосинтетичного коефіцієнта у різних рослин дорівнює 1,04.

Величина фотосинтетичного коефіцієнта залежить від умов освітлення та мінерального живлення. Освітлення рослин синім світлом і гарне постачання азоту збільшує синтез білків, отже, фотосинтетичний коефіцієнт збільшується.

Для характеристики фотосинтезу використовують такі показники: квантова витрата, квантовий вихід і асиміляційне число. Квантова витрата

фотосинтезу – це співвідношення числа поглинутих квантів світла до числа асимільованих молекул двоокису вуглецю. Обернена величина отримала назву квантового виходу. *Асиміляційне число* – кількість асимільованої листом за 1 годину вуглекислоти, що припадає на одиницю хлорофілу, що міститься в листку.

Кількість грамів сухої речовини, яка накопичена в рослині за добу в перерахунку на 1 м² листкової поверхні, характеризує *чисту продуктивність фотосинтезу* (ЧПФ).

4.12 Значення фотосинтезувальних організмів для біосфери

Виокремлюють п'ять головних аспектів планетарної ролі фотосинтезувальних організмів.

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

Забезпечення сталості вмісту CO₂ в повітрі. Зв'язування CO₂ у процесі фотосинтезу значною мірою компенсує його виділення внаслідок інших процесів (дихання, бродіння, діяльність вулканів, виробнича діяльність людства).

Перешкода розвитку парникового ефекту. Частина сонячного світла відбивається від поверхні Землі у вигляді теплових інфрачервоних променів. CO₂ поглинає інфрачервоне випромінювання й у такий спосіб зберігає тепло на Землі. Підвищення вмісту CO₂ в атмосфері може сприяти збільшенню температури, тобто створювати парниковий ефект. Це призведе до затоплення прибережних зон унаслідок підняття рівня світового океану внаслідок танення льодовиків у горах і на полюсах. Однак високий вміст CO₂ у повітрі активує фотосинтез, і тому концентрація CO₂ у повітрі знову зменшиться.

Накопичення кисню в атмосфері. Спочатку в атмосфері Землі кисню було дуже мало. Нині його вміст становить 21 % за обсягом повітря. Цей кисень, переважно, є продуктом фотосинтезу. Щорічно рослини та інші фотосинтезуювальні організми постачають в атмосферу приблизно 120 млрд тон кисню.

Озоновий екран. Озон (O_3) утворюється внаслідок фотодисоціації молекул кисню під дією сонячної радіації на висоті близько 25 км. Озон затримує велику частину ультрафіолетових променів, згубних для всього живого.

5 ДИХАННЯ РОСЛИН

5.1 Головні шляхи окислення дихальних субстратів

Дихання – це окислювальний розпад органічних речовин за участю кисню з утворенням води, вуглекислого газу та макроергічних сполук, які використовуються клітинами.

Субстрати дихання. *Дихальний коефіцієнт* – це об'ємне або молярне відношення CO_2 , що виділився в процесі дихання, до поглиненого за цей самий час O_2 . При нормальному доступі кисню величина коефіцієнта залежить від субстрату дихання. Якщо використовуються вуглеводи, то коефіцієнт дорівнює 1. Якщо розкладанню піддаються більш окислені сполуки, наприклад, органічні кислоти, то поглинання кисню зменшується і коефіцієнт стає більше 1. Так, під час використання яблучної кислоти він дорівнює 1,33. Для окислення більш відновлених сполук (жири, білки) потрібно більше кисню, і коефіцієнт стає менше 1. Наприклад, під час використання жирів коефіцієнт становить 0,7.

За нестачі вуглеводів використовуються інші субстрати. Особливо це проявляється під час проростання насіння, у яких запасними поживними речовинами є білки та жири. Білки попередньо розщеплюються до амінокислот. Потім амінокислоти окислюються до ацетилкоензиму А і кетокислот, які беруть участь в циклі Кребса. Жири гідролізуються ліпазою до гліцерину й жирних кислот.

Гліцерин фосфорилується та потім окислюється до 3-фосфогліцеринового альдегіду, який включається в обмін вуглеводів. Жирні кислоти окислюються з утворенням ацетилкоензиму А.

Оксиредуктази. Окислення дихальних субстратів у процесі дихання здійснюється за участю ферментів. Вони називаються оксиредуктази, оскільки окислення однієї речовини (донора електронів і протонів) обумовлюється відновленням іншої речовини (акцептора). Розрізняють такі групи ферментів.

Анаеробні або піридинові дегідрогенази. Це двокомпонентні ферменти, коферментом яких є НАД або НАДФ. Вони передають електрони різним акцепторам, але не кисню та віднімають два протона від субстрату. Один протон приєднується до коферменту, а інший виділяється в середовище. Залежно від білкової частини розрізняють понад 150 ферментів.

Аеробні або флавінові дегідрогенази. Вони каталізують відібрання двох протонів від субстратів і передають електрони від анаеробних дегідрогеназ різним акцепторам (хінони, цитохроми), зокрема й кисню. Простетичною групою слугують похідні вітаміну В₂ – флавінаденіндинуклеотид і флавінмононуклеотид.

Оксидази. Ці ферменти передають електрони від субстрату тільки на кисень. При цьому утворюються вода (переносяться на О₂ 4 електрони), перекис водню (Н₂О₂) або супероксидний аніон кисню (О₂⁻). Н₂О₂ і О₂ дуже токсичні й тому швидко перетворюються у воду та кисень під дією каталази й супероксиддисмутази, відповідно.

Оксигенази. Вони активують кисень і каталізують його приєднання до різних органічних сполук (амінокислоти, феноли, ненасичені жирні кислоти, ксенобіотики – чужорідні токсичні речовини).

5.2 I етап дихання. Гліколіз

Гліколітичний шлях дихального обміну складається з двох фаз – анаеробної (гліколіз) і аеробної (цикл Кребса).

Реакції гліколізу йдуть у цитоплазмі та у хлоропластах. Унаслідок гліколізу з однієї молекули глюкози утворюється дві молекули пірвіноградної кислоти та чотири молекули АТФ (рис. 5.1).

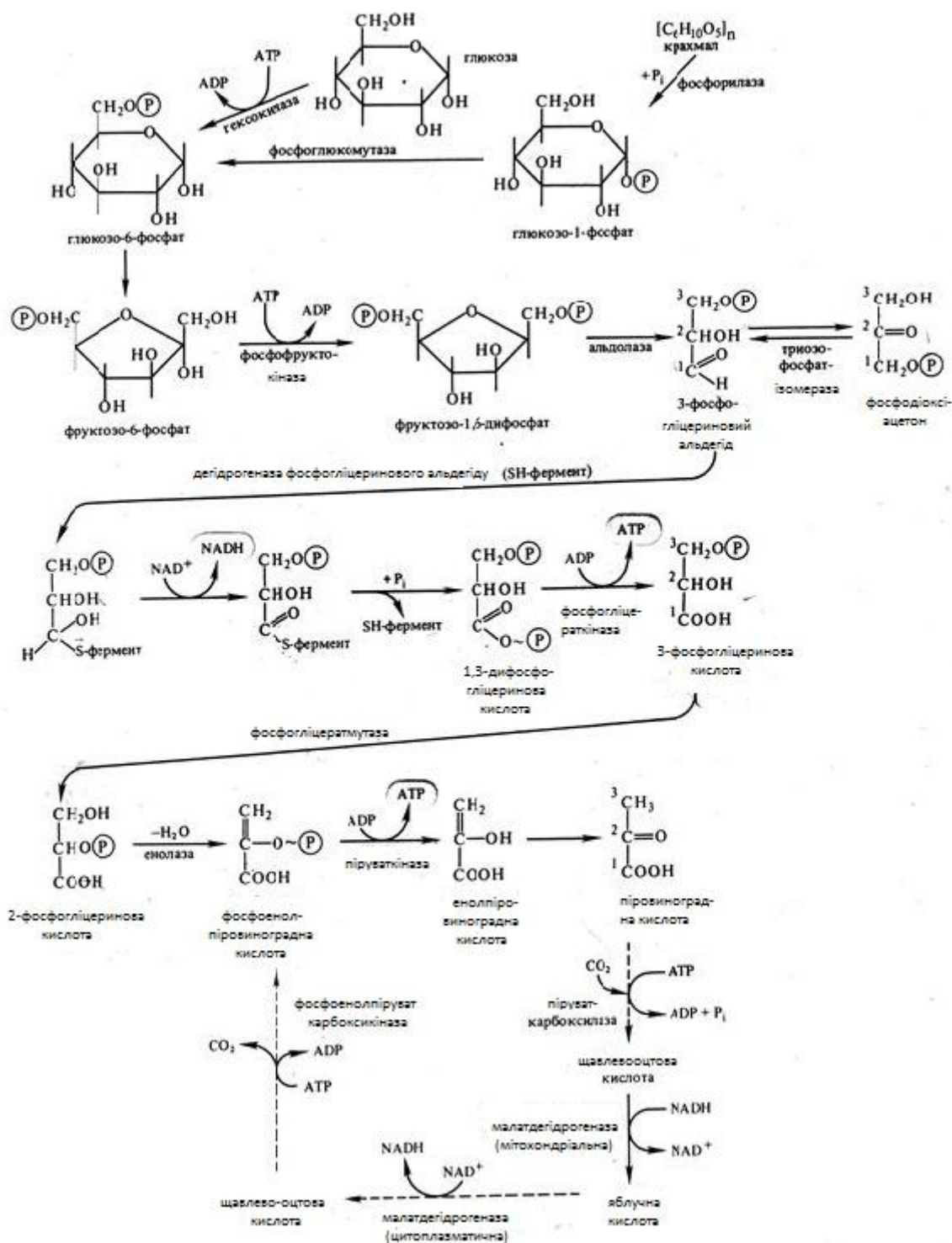


Рисунок 5.1 – Етапи гліколізу (пунктиром позначені обхідні шляхи під час обертання гліколізу (за В. В. Польовим))

Оскільки макроергічний зв'язок формується безпосередньо на окислювальному субстраті, такий процес утворення АТФ отримав назву субстратного фосфорилювання. Дві молекули АТФ покривають витрати на початкове активування субстрату шляхом фосфорилювання. Отже, накопичуються дві молекули АТФ. Крім того, у процесі гліколізу відновлюються дві молекули НАД до НАДН, окислення яких в електронтранспортному ланцюзі мітохондрій призводить до синтезу шести молекул АТФ. Разом утворюються вісім молекул АТФ. Утворені дві молекули піровиноградної кислоти вступають в аеробну фазу дихання.

Функції гліколізу в клітині:

- здійснює зв'язок між субстратами дихання й циклом Кребса;
- постачає на потреби клітини АТФ і НАДН;
- продукує інтермедіати, необхідні для синтетичних процесів у клітині.

5.3 II етап дихання. Цикл ди- й трикарбонових кислот (цикл Кребса)

Аеробна фаза дихання локалізована в мітохондріях. Піровиноградна кислота окислюється до води й вуглекислого газу в дихальному циклі, який отримав назву циклу ди- й трикарбонових кислот або циклу Кребса на честь англійського біохіміка Г. Кребса, який описав цей шлях (рис. 5.2). У цьому циклі окислюється не як піровиноградна кислота, а її похідне – ацетилкоензیم А. Він утворюється внаслідок окисного декарбоксілювання піровиноградної кислоти. Процес цей складається з низки реакцій і каталізується складною мультиферментною системою, що складається з трьох ферментів і п'яти коферментів, і названої піруваткарбоксілази.

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

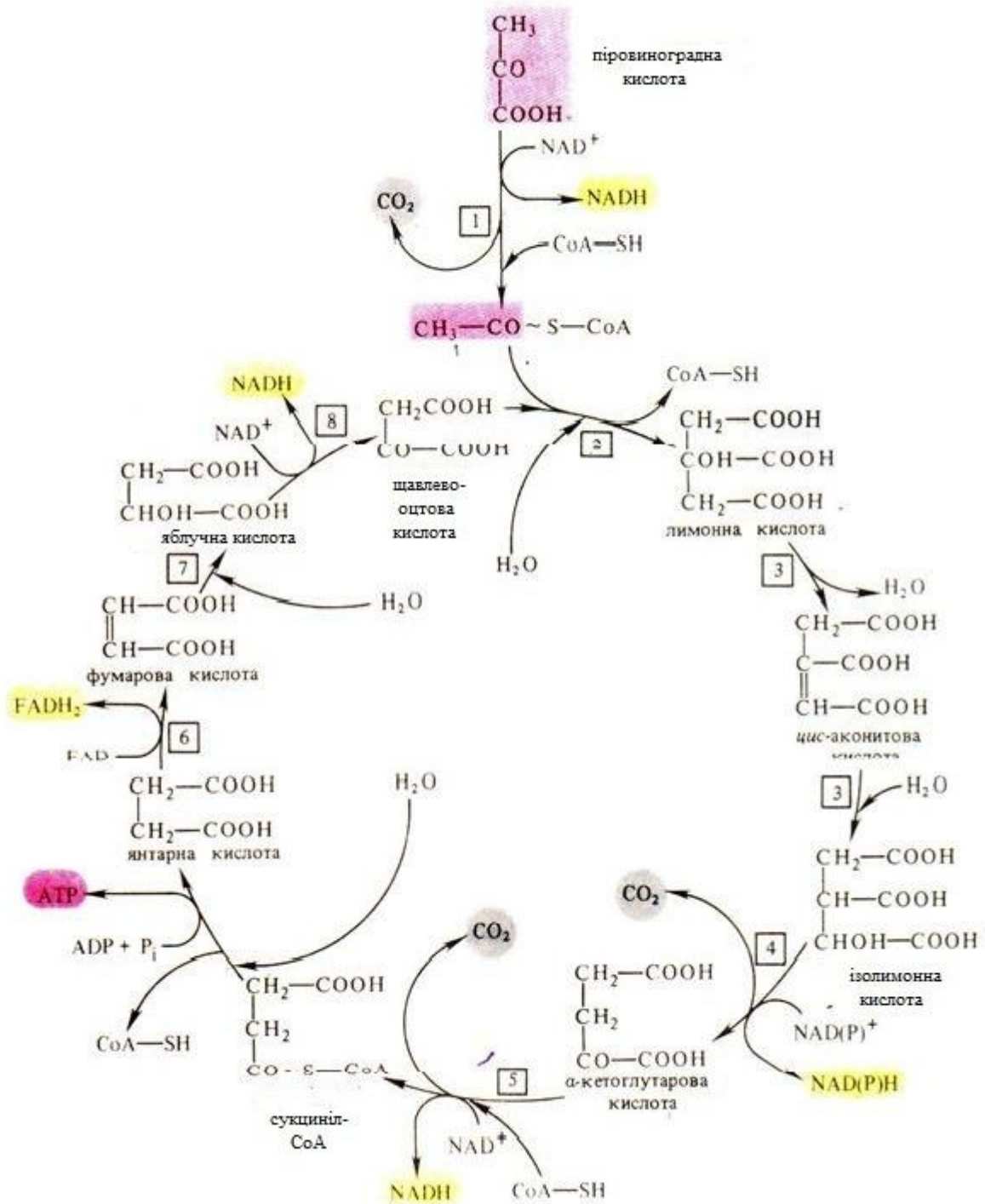


Рисунок 5.2 – Цикл Кребса (цикл ди- й трикарбонових кислот):
 1 – мультиензимний комплекс окислювального декарбоксілювання пірвіноградної кислоти, 2 – цитратсинтаза, 3 – аконітатгідратаза, 4 – ізоцитратдегідрогеназа, 5 – мультиензимний комплекс окисного декарбоксілювання α -кетоглутарової кислоти, 6 – сукцинатдегідрогеназа, 7 – фумаратгідратаза, 8 – малатдегідрогеназа (за В. В. Польовим)

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

5.4 Гліоксилатний цикл

Він є модифікацією циклу Кребса та локалізований не в мітохондріях, а в гліоксисомах. У цих органелах утворюється ізолимонна кислота, як і в циклі Кребса. Потім вона під дією ізоцитратліази розпадається на гліоксилу й янтарну кислоти. Гліоксилу кислота реагує з другою молекулою ацетилкоензіма А з утворенням яблучної кислоти, яка потім окислюється до щавлево-оцтової кислоти. Янтарна кислота виходить із гліоксисоми та перетворюється в щавлево-оцтову кислоту (рис. 5.3).

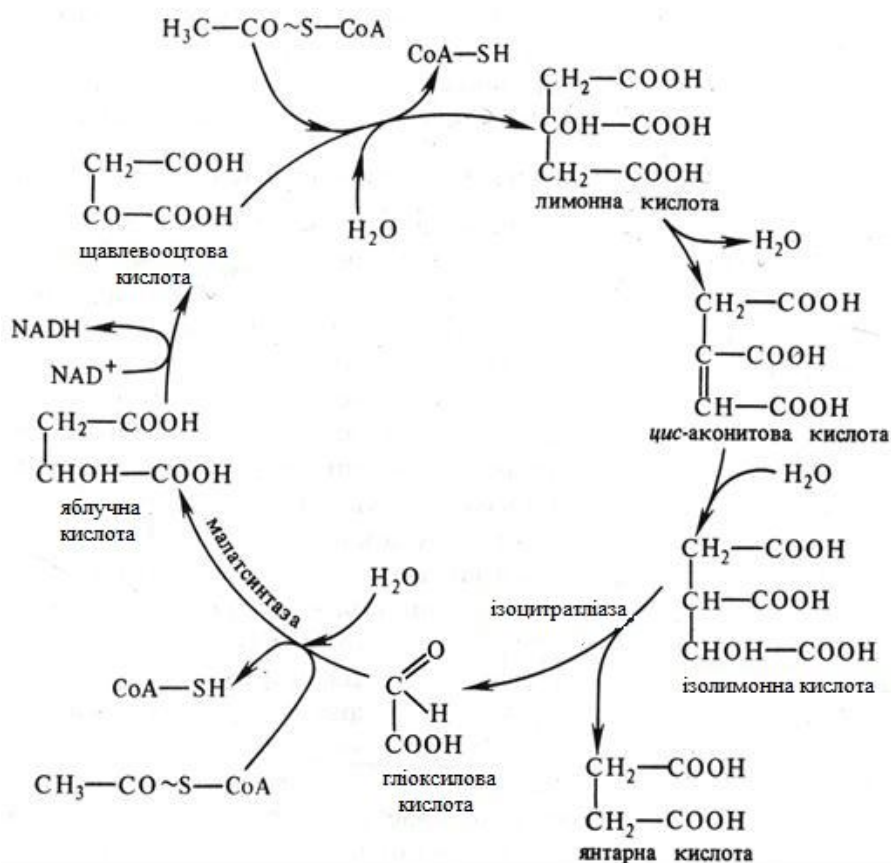


Рисунок 5.3 – Схема гліоксилатного циклу (за В. В. Польовим)

У процесі гліюксилатного циклу утилізуються дві молекули ацетилкоензиму А, що утворився під час розпаду запасних жирів, і утворюється одна молекула НАДН.

5.5 Апотомічний шлях

Апотомічний шлях катаболізму гексоз (пентозофосфатний шлях окислення глюкози, гексозомонофосфатний цикл, пентозний шунт) відбувається в цитоплазмі й за відсутності світла в хлоропластах. Глюкоза фосфорилюється за участю гексокінази до глюкозо-6-фосфату. Він окислюється глюкозо-6-фосфатдегідрогеназою. При цьому утворюються відновлений НАДФН і лактон фосфоглюконової кислоти. Лактон довільно або за участю глюконолактози гідролізується до 6-фосфоглюконової кислоти. Вона під дією фосфоглюконатдегідрогенази з коферментом НАДФ декарбоксілюється з утворенням відновленого НАДФН і п'ятивуглецевого цукру рибулозо-5-фосфату. Звідси й назва апотомічний шлях (апотомія – усікновення). Наступні реакції становлять цикл регенерації вихідного субстрату – глюкозо-6-фосфату. Для проходження повного циклу необхідні три молекули глюкозо-6-фосфату. Як видно з рисунка 5.4, із шести молекул глюкозо-6-фосфату утворюються шість молекул CO_2 і шість молекул рибулозо-5-фосфату, із яких відновлюється п'ять молекул глюкозо-6-фосфату. При цьому також утворюється дванадцять молекул НАДФН, які під час окислення в дихальному електронтранспортному ланцюзі можуть дати тридцять шість молекул АТФ, що не поступається енергетичному виходу гліколітичного шляху. Продукти апотомічного шляху також беруть участь в обміні речовин.

5.6 Пряме окислення цукрів

Деякі бактерії, гриби й морські водорості здатні окисляти нефосфорильовану глюкозу. Спочатку α -глюкоза перетворюється в β -форму за участю мутаротази.

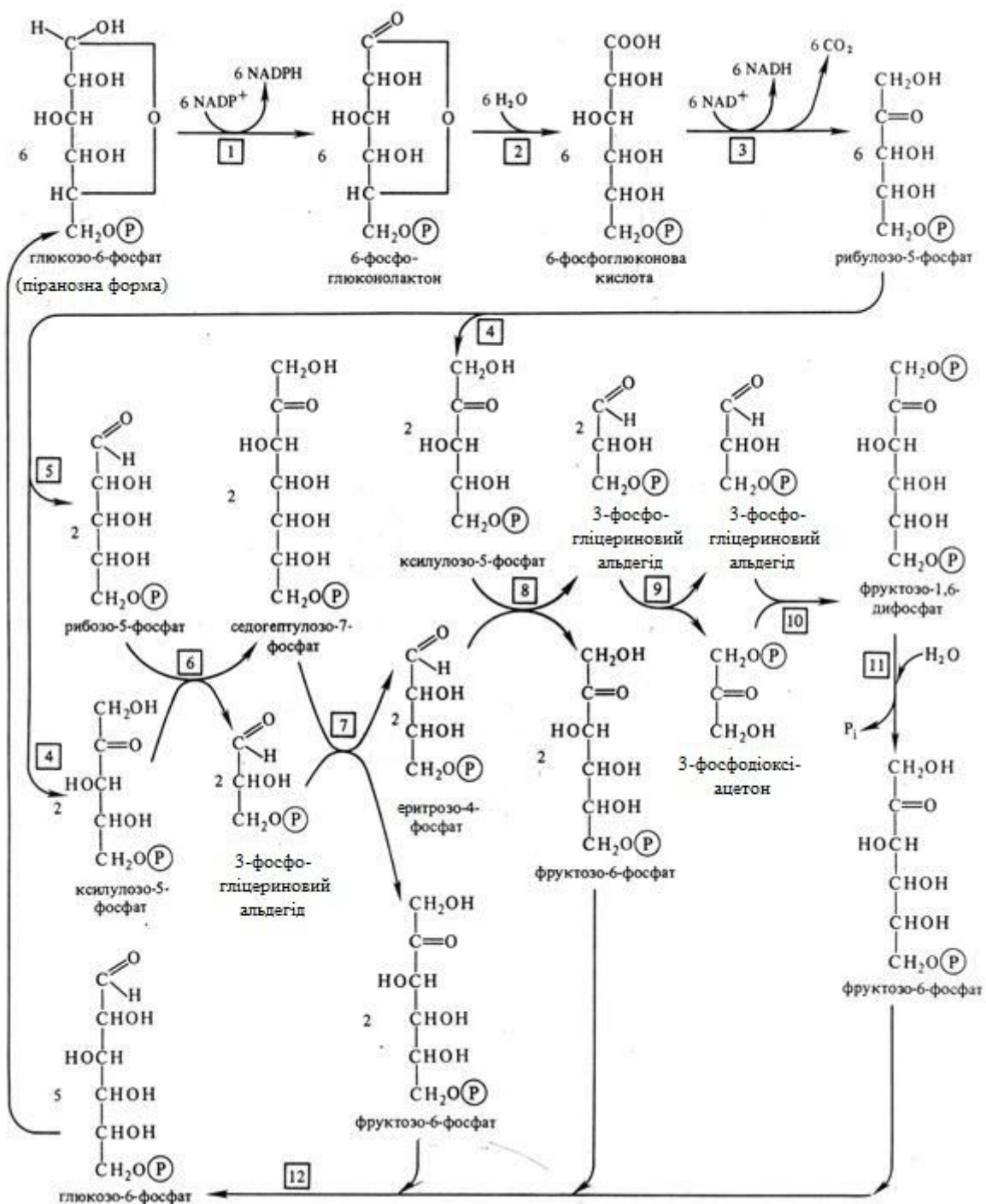


Рисунок 5.4 – Пентозофосфатний цикл: 1 – глюкозо-6-фосфатдегідрогенази, 2 – глюконолактоназа, 3 – фосфоглюканатдегідрогеназа (декарбоксілююча), 4 – фосфопентоепімераза, 5 – фосфопентоізомераза, 6 – транскетолаза, 7 – трансальдолаза, 8 – транскетолаза, 9 – тріозофосфатізомерази, 10 – альдолаза, 11 – фосфатаза, 12 – гексозофосфатізомераза (за В. В. Польовим)

Потім флавінзалежна глюкооксидаза забирає два атоми водню від угруповання СНОН одного атома вуглецю глюкози й переносить їх на молекулярний кисень, утворюючи перекис водню. Вона розкладається за допомогою каталази і пероксидази. Глюкоза при цьому перетворюється в лактон глюконової кислоти, який неферментативно гідратується з утворенням глюконової кислоти. Глюконова кислота після фосфорилювання розпадається на піровиноградну кислоту і 3-фосфогліцеріновий альдегід.

5.7 III етап дихання. Дихальний електронтранспортний ланцюг (ДЕЛ) і окисне фосфорилювання

Дихальний електронтранспортний ланцюг складається з переносників електронів, які передають електрони від субстратів на кисень. Розташування переносників визначається величиною їхнього окислювально-відновного потенціалу. Ланцюг починається з НАДН, що має потенціал $-0,32$ В, і закінчується киснем із потенціалом $+0,82$ В. Переносники розташовані по обидва боки внутрішньої мембрани мітохондрій і перетинають її. На внутрішній стороні мембрани, розташованої до матриксу мітохондрії, два протони та два електрони від НАДН переходять на флавінмононуклеотид і заліzosіркові білки. Флавінмононуклеотид, отримавши протони, відбудовується та переносить їх на зовнішню сторону мембрани, де віддає протони у міжмембранний простір. Заліzosіркові білки, що знаходяться всередині мембрани, передають електрони від НАДН окисленому убіхінону Q. Він, приєднавши ще два протона, дифундує у мембрані до цитохромів. Цитохром b_{560} віддає два електрони убіхінону, який, приєднавши ще два протона з матриксу, передає два електрона цитохрому b_{556} і два електрона цитохрому c_1 , а протони виходять у міжмембранний простір. На зовнішній стороні мембрани цитохром c, отримавши два електрони від цитохрому c_1 , передає їх цитохрому a, який переносить їх через мембрану на цитохром a_3 . Цитохром a_3 , зв'язуючи

кисень, віддає йому електрони. Кисень приєднує два протони з утворенням води (рис. 5.5).

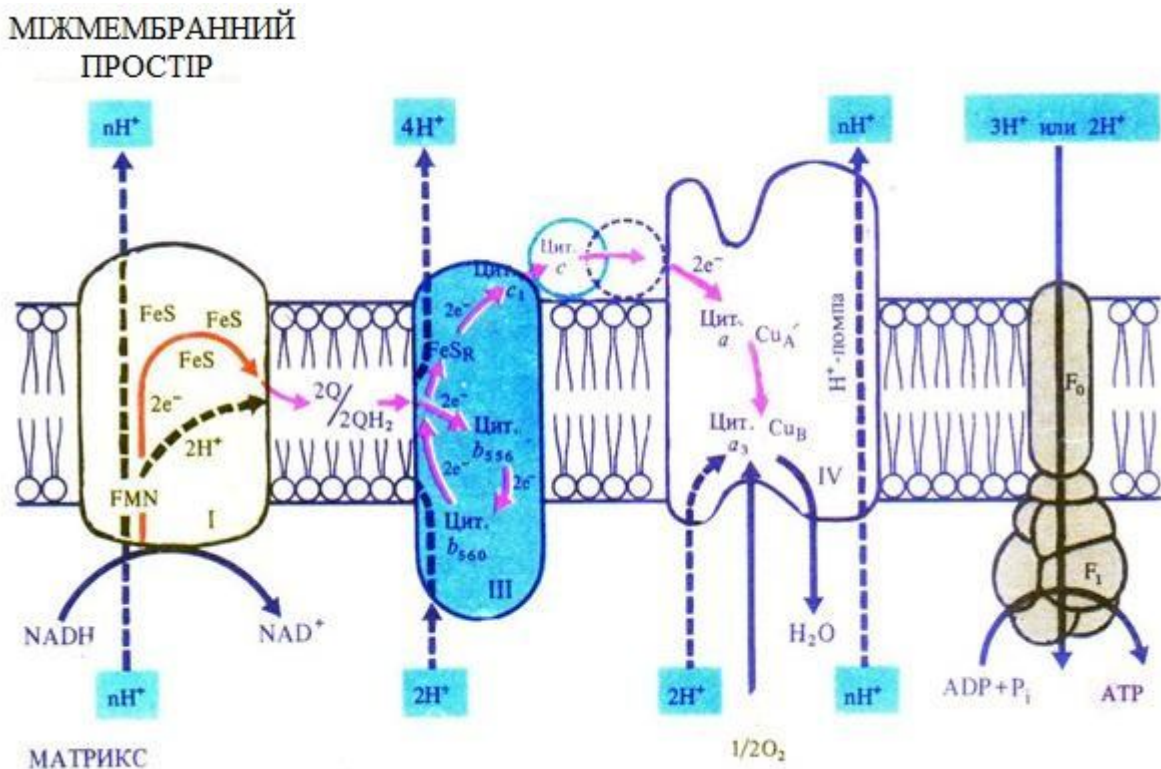


Рисунок 5.5 – Локалізація електрон- і протонтранспортних реакцій у внутрішній мембрані мітохондрій (за В. В. Польовим)

Отже, транспорт електронів у дихальній електронтранспортного ланцюга супроводжується трансмембранним перенесенням протонів. Різниця потенціалів, що виникає по обидва боки внутрішньої мембрані мітохондрій, використовується для синтезу АТФ (окисне фосфорилування), як це було показано в розділі 4.3. Унаслідок проходження двох електронів по ланцюгу утворюється 3 молекули АТФ.

5.8 Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на дихання

Температура. Дихання у деяких рослин відбувається і при температурі нижче 0 °С. Так, хвоя ялини дихає при 25 °С. Інтенсивність дихання, як

будь-якої ферментативної реакції, зростає у разі підвищення температури до певної межі (35–40 °C).

Кисень необхідний для здійснення дихання, оскільки він є кінцевим акцептором електронів у дихальному електронтранспортному ланцюзі. Збільшення вмісту кисню в повітрі до 8–10 % супроводжується підвищенням інтенсивності дихання. Подальше збільшення концентрації кисню істотно не впливає на дихання. Однак в атмосфері чистого кисню дихання рослин знижується, а при тривалій його дії рослина гине. Загибель рослини обумовлена посиленням у клітинах вільнорадикальних реакцій і пошкодженням мембран внаслідок окислення їхніх ліпідів.

Вуглекислий газ є кінцевим продуктом дихання. При високій концентрації газу дихання рослин знижується з таких причин: 1) інгібуються дихальні ферменти; 2) закриваються продихи, що перешкоджає доступу кисню до клітин.

Вміст води. Водний дефіцит ростучих тканин збільшує інтенсивність дихання внаслідок активації розпаду складних вуглеводів (наприклад, крохмалю) на простіші, які є субстратом дихання. Однак при цьому порушується сполучення окислення та фосфорилування. Дихання в цьому разі є марною тратою речовини. Інша закономірність властива органам, що перебувають у стані спокою. Підвищення вмісту води у насінні призводить до різкого збільшення інтенсивності дихання.

Світло. Важко виявити вплив світла на дихання зелених рослин, оскільки одночасно з диханням здійснюється протилежний процес – фотосинтез. Освітленість, при якій інтенсивність фотосинтезу дорівнює інтенсивності дихання за рівнем поглиненого й виділеного вуглекислого газу, називають *компенсаційним пунктом*. Дихання незелених тканин активується світлом короткохвильової частини спектра, оскільки максимуми поглинання флавінів і цитохромів розташовані в області 380–600 нм.

Мінеральні речовини. Такі елементи, як фосфор, сірка, залізо, мідь, марганець необхідні для дихання, що є складником ферментів або, як фосфор,

проміжним продуктом. При підвищенні концентрації солей у живильному розчині, на якому вирощують проростки, їхнє дихання активується (ефект «сольового дихання»).

Механічне пошкодження посилює дихання внаслідок швидкого окислення фенольних та інших сполук, які виходять із пошкоджених вакуолей і стають доступними для оксидаз.

Зміна інтенсивності дихання в онтогенезі. У світлолюбних рослин більш висока інтенсивність дихання порівняно з тіньовитривалими. Рослини північних широт дихають інтенсивніше, ніж південні, особливо при низькій температурі. Найвища інтенсивність дихання у молодих активно ростучих тканин і органів. Після закінчення росту дихання листя знижується до рівня, який дорівнює половині максимального й потім довго не змінюється. У разі пожовтіння листя та в період, що передує повному дозріванню плодів, у цих органів спостерігається активація синтезу етилену з подальшим короткочасним посиленням дихання, яке називають *клімактеричним підйомом дихання*. Етилен збільшує проникність мембран і гідроліз білків, що призводить до підвищення вмісту субстратів дихання. Проте це дихання не супроводжується утворенням АТФ.

5.9 Взаємозв'язок дихання з іншими процесами обміну

Для дихання потрібні в якості субстратів вуглеводи, які утворюються в процесі фотосинтезу. Багато проміжних продуктів дихання необхідно для біосинтезу найважливіших сполук. Тріозофосфат, перетворюючись у гліцерин, може використовуватися під час синтезу жирів. Пірвіноградна, кетоглутарова й щавелево-оцтова кислоти шляхом амінування перетворюються в аланін, глютамінову й аспарагінову амінокислоти. Вони використовуються під час синтезу білків. Янтарна кислота дає основу для формування порфіринового ядра хлорофілу. Ацетилкоензим А є вихідним матеріалом для утворення жирних кислот. Пентози, що утворюються в процесі апопомічного шляху

окислення, входять до складу нуклеотидів, нуклеїнових кислот, нікотинамідних і флавінових коферментів. Еритроза-4-фосфат, реагуючи з фосфоенолпіровиноградною кислотою, утворює шикімову кислоту, яка необхідна для утворення ароматичних амінокислот, наприклад, триптофану. Триптофан бере участь у синтезі білків і є попередником фітогормону 3-індолилцетової кислоти.

6 МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

6.1 Класифікація мінеральних елементів

Джерелом необхідного набору органічних сполук для рослин служать первинні продукти фотосинтезу. Вони утворюються з CO_2 та H_2O у процесі повітряного живлення рослин. В основі їх хімічної структури лежать С, O_2 і H_2 . У результаті обміну речовин первинні продукти фотосинтезу перетворюються на амінокислоти, макроергічні сполуки, нуклеїнові кислоти, органічні речовини вторинного походження. Для їх утворення необхідні інші неметали та метали (N, P, S, K, Ca, Fe, Cu, Mg та ін.), тобто фактично всі елементи таблиці Менделєєва. Ці елементи рослини отримують із ґрунту, тому інтенсивність росту рослин, зокрема врожайність сільськогосподарських культур, залежить, головним чином, від умов ґрунтового живлення. Ось чому таке велике значення приділяють заходам щодо збільшення родючості ґрунтів, дотримання режиму внесення добрив, виконання всіх вимог агротехніки тощо.

У рослинах виявлено близько 68 хімічних елементів, до того ж 47 із них наявні постійно. Виноградов Олександр Павлович у 1935 році встановив, що якісний склад елементів живих організмів загалом аналогічний (відповідає) такому самому складові земної кори. Уміст їх у рослині залежить від її виду, ґрунтових та кліматичних умов. Найбільше в рослині органогенних елементів (С, Н, О, N, S). Під час спалювання рослинних решток вони виділяються у вигляді газоподібних сполук, а мінеральні речовини залишаються у вигляді

золи. Кількість золи в рослині залежить від її здатності концентрувати мінеральні елементи, їх вмісту в ґрунті, вологозабезпеченості тощо. Особливо багато зольних елементів у активно функціонуючих живих тканинах.

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

Якісний склад золи залежить від особливостей процесів обміну речовин, які відбуваються в тканинах та органах. Наприклад, у насінні більше К, Р, Mg, які необхідні для нормального розвитку зародка; у запасуючих органах – К, який активує синтез крохмалю; у стеблах – Са і Si; у листках – Р, Mg, К (у молодих), Са (у старих). До того ж елементи, що переважають у ґрунті, накопичуються більше. Окремі види здатні акумулювати певні елементи. Наприклад, морські водорості нагромаджують бром і йод; деякі злаки (кукурудза та інші) – золото тощо. Залежно від умісту мінеральних елементів в організмі розрізняють макроелементи (С, О, Н, N, S, К, Р, Са, Mg, Cl, Na, Si, Al), мікроелементи (Fe, Cu, Mn, В, Zn, Со, Мо та інші) й ультрамікроелементи (Cs, Se, Cd, Hg, Ag, Au, Ra), фізіологічна роль яких фактично не вивчена. Перші становлять $10\text{--}10^{-2}$ % від сирової маси рослини; другі – $10^{-5}\text{--}10^{-6}$ %; треті – $10^{-6}\text{--}10^{-12}$ %.

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

6.2 Макроелементи

Ці елементи виконують в організмі дві основні функції – структурну й регуляторну. Першу забезпечують, головним чином, органогенні елементи (С, О, Н, N, S), які беруть участь в утворенні нуклеїнових кислот, білків, ліпідів та інших складників клітини, а також Са, Mg, які входять до складу клітинної

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

Азот засвоюється рослиною у вигляді аніонів (NO_2^- , NO_3^-), катіона (NH_4^+) і органічних сполук. Значення азоту в житті рослини дуже велике. У разі його нестачі в ґрунті порушуються всі найважливіші функції, ріст і розвиток рослин. Це важливий органогенний елемент, що є складником білків, нуклеїнових кислот, амінокислот, хлорофілу (без нього неможливий фотосинтез), гормонів, багатьох вітамінів, алкалоїдів, глікозидів. Водночас це дуже дефіцитний елемент. Він не виводиться з організму, а використовується багаторазово (реутилізується), тобто під час старіння листків звільняється в процесі розпаду цитоплазматичних білків та інших азотовмісних сполук і відтікає в молоді частини рослини. Зовні це виявляється в зміні забарвлення старіючих листків – від зеленого до жовтого, починаючи з верхньої, більш старої частини. Подібні явища спостерігаються і в разі нестачі азоту в ґрунті. Листки набувають жовтого відтінку із червонуватими прожилками. Крім того, сповільнюється ріст рослин, значно зменшуються розміри листків і плодів.

Фосфор засвоюється рослинами, головним чином, у формі аніона ортофосфорної кислоти (PO_4^{4-}), а також у вигляді фосфорних ефірів цукру і спиртів. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати фосфор із фосфоритної муки й інших важкорозчинних фосфорних сполук – $Ca_3(PO_4)_2$, $AlPO_4$, $FePO_4$. До таких рослин відносять люпин, боби, гречку та інші. Позитивний вплив фосфорного добрива сильніше виявляється в присутності достатньої кількості N і K. Фосфор, як і N, володіючи значною рухливістю, багаторазово реутилізується в рослині. Входячи до складу нуклеїнових кислот і ліпідів, він виконує структурну функцію. Крім того, він являється необхідним компонентом нуклеопротейдів (ФАД, НАД, НАДФ), макроергічних сполук (АТФ), фосфорних ефірів – тріоз, пентоз, гексоз.

Унаслідок цього фосфор бере активну участь у синтезі й перетворенні органічних речовин, зокрема вуглеводів. У разі нестачі фосфору порушуються процеси фотосинтезу та дихання, посилюється розпад складних органічних сполук. Зовні це виявляється в зміні зеленого забарвлення листків на блакитно- й фіолетово-зелене з наступним засиханням. Листя жовтіє, чорніє по краях і опадає. Окрім того, затримуються ріст надземної та підземної частин рослини. Перетворення фосфору в рослині активно відбувається під час росту органів та збільшення живої цитоплазми, під час проростання насіння, що особливо важливо, та під час його досягання, коли Р запасається у вигляді фітину – кальцій-магнієвої солі інозитгексафосфорної кислоти – $C_6H_6(OH_2PO_3)_6$.

Калій – засвоюється рослинами з розчинних солей – хлоридів, сульфатів, нітратів. Він також легко реутилізується, відтікаючи в молоді органи і тканини. У рослинах калій міститься, головним чином, у вільній, іонній формі. Лише незначна його частина німічно зв'язується з білками цитоплазми. Калій підвищує гідратацію колоїдів цитоплазми, її водоутримуючу здатність і проникливість. Таким чином він створює умови для активного синтезу білків і інших органічних сполук. Крім того, калій активує близько 60 ферментів, зокрема й синтетазу крохмалю та фосфокіназу, чим впливає на метаболізм АТФ. Водночас калій регулює відкривання й закривання продихів і активує рух асимілятів по рослині. Очевидно, без К неможливі такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, синтез складних органічних речовин (вуглеводів), транспорт органічних речовин. У разі нестачі К ріст молодих рослин припиняється, листя жовтіє, потім буріє, засихає по краях або закручуються й зморщуються.

Кальцій поглинається у вигляді катіона з його розчинних солей. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати кальцій з таких мінералів, як крейда й вапняк. Са малорухливий і не реутилізується в рослинах, а накопичується у вигляді малорозчинних солей (гіпс, оксалат кальцію) в старих листках. Він змінює кислотність ґрунтового розчину, впливаючи на

надходження в рослини інших елементів. Са бере участь у підтриманні структури клітинних мембран і хромосом та входить до складу клітинних стінок у вигляді пектату кальцію. Він впливає на клітинний метаболізм, активізуючи деякі ферменти дихання (сукцинатдегідрогеназу), фотосинтезу, а також фосфатази (α -амілазу й інші). На відміну від калію, кальцій збільшує в'язкість цитоплазми і зменшує її оводненість, пригнічуючи клітинний метаболізм. У разі надлишку в рослинах органічних та мінеральних кислот Са утворює з ними нерозчинні солі, які виводяться під час листопаду. Так нейтралізується їх шкідлива дія на рослини. Катіони кальцію послаблюють негативний вплив на рослину надмірної кількості інших катіонів, особливо це помітно на засолених ґрунтах. Нестача Са особливо сильно впливає на корені – вони не ростуть у довжину, а лише потовщуються й ослизнюються, а згодом відмирають верхівки стебел і ріст припиняється.

Магній поглинається з магнієвих солей ґрунту, а також із доломітового вапняку. Він виявляє достатню рухливість у рослині і тому легко реутилізується. У тканинах магній перебуває у зв'язаній та іонній формі. Він входить до складу хлорофілу й пектатів магнію, що містяться в клітинних стінках. Магній зв'язує велику й малу субодиниці рибосоми, підтримуючи її функціональну активність. В іонній формі він активує фосфокінази та ферменти циклу Кальвіна. У разі нестачі магнію в рослині порушується синтез білків, хлорофілу й вуглеводів, знижується інтенсивність гліколізу. Зовнішньою ознакою нестачі магнію є хлороз молодих листків. Зелені листки по краях і між жилками забарвлюються в жовтий, червоний чи фіолетовий кольори (мармуровоподібний хлороз). Спочатку це явище спостерігається на листках нижніх ярусів, а потім – і на верхніх.

Сірка засвоюється у вигляді сульфат-іонів із солей Na_2SO_4 , K_2SO_4 , CaSO_4 , MgSO_4 , $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$, а також із деяких органічних сполук (сірковмісні амінокислоти). Різниться значною рухливістю, добре реутилізується. Сірка входить до складу ферментів, де зв'язує коферменти (НАД, ФАД) і простетичні групи (наприклад Fe) із білковою частиною. Значна частина S рослин міститься

в сірковмісних амінокислотах у формі сульфгідрильних (R-SH) груп, які беруть участь у формуванні третинної й четвертинної структур білків, перетворюючись на сульфідні групи (дисульфідні мости, R-S-S-R R₁-S-S-R₂). Сульфгідрильну групу має цистеїн, дисульфідну – цистин та глютатіон – сильний відновник, що відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах. Група SH – складник коензиму А, який є початковою ланкою біосинтезу жирних кислот, лимоннокислого (циклу Кребса або циклу ди- й три-карбонових кислот) і гліоксилатного циклів. Сірка в тілі рослин входить до складу гірчичних та часникових олій (хрестоцвіті, лілейні). Ці олії відлякують багатьох листкогризучих комах і, таким чином, відіграють захисну роль. У разі нестачі сірки виникає хлороз – спочатку жовтіють жилки листків, згодом пластинки вкриваються червонуватими плямами, і листки відмирають.

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

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

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

Отже, кожний макроелемент виконує в організмі рослини специфічні функції, тому ні один із них не можна замінити іншим, тобто для нормального росту й розвитку організму необхідний повний набір макроелементів.

Співвідношення їх умісту визначається видом рослин, фазою розвитку, умовами вирощування тощо. Головні елементи живлення – N, P і K – помітно впливають на зовнішній вигляд, темпи росту й розвитку рослин, тобто формують роль. У разі надлишку N посилюється утворення й приріст вегетативних органів, але затримується цвітіння, а також дозрівання плодів і насіння. Калій, як і N, посилює вегетативний ріст, а фосфор, навпаки, прискорює розвиток рослин, цвітіння, плодоносіння. У зв'язку з цим потреба в цих елементах у процесі росту й розвитку рослин змінюється. На ранніх етапах онтогенезу для інтенсивного формування асимілюючих органів рослині необхідно більше N і K, а до початку закладки репродуктивних органів – більше P, оскільки до періоду цвітіння посилюється енергетичний обмін. Таким чином, за допомогою N, K і P можна або прискорювати строки цвітіння й плодоносіння, або віддаляти їх і активізувати утворення вегетативної маси (у посівах кормових трав, на окультурених луках, пасовищах). Змінюючи співвідношення N і K в ґрунті, можна регулювати утворення жіночих і чоловічих квіток у одно- та дводомних рослин.

6.3 Мікроелементи

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

Залізо потрібне рослині в більших кількостях, ніж інші мікроелементи, тому його деколи відносять до макроелементів. Джерелом заліза для рослин є його розчинні солі. Однак у лужному середовищі вони випадають в осад і стають недоступними для рослин. Гемінова форма заліза входить до складу цитохромів, каталази, пероксидази; негемінова – до складу ферредоксину,

нітратредуктази, білка-FeS, тобто тих сполук, без яких неможливий фотосинтез, дихання, відновлення нітратів. Очевидно, що у зв'язку з високою потребою заліза і його особливим значенням для рослин воно запасується в тканинах у вигляді феритину. У разі нестачі заліза в рослинах розвивається хлороз молодих листків, оскільки біосинтез хлорофілу відбувається за участю залізовмісного ферменту цитохромоксидази.

Мідь поглинається рослиною у вигляді катіонів із її розчинних солей, які утворюються неорганічними (сульфати, хлориди, нітрати) і органічними кислотами. Вона легко засвоюється й під час обприскування листків розчинами цих солей (0,02–0,05 %-й розчин CuSO_4). Мідь входить до складу фенолоксидази, аскорбінатоксидази і, як вважають, цитохромоксидази, а також пластоціаніну (переносник e^- в ЕТЛ фотосинтезу). Таким чином, вона бере участь в окисно-відновних процесах, при фотосинтезі, диханні. Крім того, мідь стабілізує зв'язок хлорофілу з білками хлоропластів і цим попереджає його розпад у разі несприятливих умов (засуха, зниження температури). Нестача міді особливо відчутна для рослин, які ростуть на висушених торф'яних ґрунтах. Характерною особливістю дефіциту міді у злаків є раптове побіління й засихання кінчиків листків («біла чума») та ненаповненість колоса (пустоколосся). В овочевих та плодкових культур мідне голодування спричиняє закручування, деформацію й зменшення розмірів листків, а також поступове змінювання забарвлення від темного до світло-зеленого (жилки не змінюють свого кольору). У дерев листя стає хлоротичним, верхівкові бруньки відмирають, а на корі пагонів з'являються пухирці. Такі пагони згодом засихають. Якщо в ґрунт вносять солі міді, то хворі дерева відростають добре.

Цинк засвоюється рослинами тільки в рухливій, розчинній формі – переважно це сульфат цинку, уміст якого зростає при низьких значеннях рН ґрунту і знижується у разі дефіциту вологи, тому на кислих дерново-підзолистих, сірих лісових і торф'яних ґрунтах рослини не потерпають від нестачі цинку, хоча в посушливі роки доступність його для рослин зменшується. Цинк засвоюється й листками під час позакореневого

підживлення (0,03–0,05 %-ий розчин $ZnSO_4$). Фізіологічна роль цинку різноманітна. Він входить до складу більш ніж 30 ферментів, дегідрогеназ ФГА, ЩОК, фосфатаз, карбоксилаз, а також карбоангідрази – ферменту, що здійснює зворотне розщеплення вугільної кислоти на воду й оксид вуглецю, який необхідний для темної фази фотосинтезу. Цинковмісні ферменти активують відновні процеси, а отже, створюють умови для інтенсивного біосинтезу білків і нуклеїнових кислот, тому рослини, оброблені розчинами солей цинку, більш стійкі до посухи, високих температур і інших несприятливих факторів. Важливою фізіологічною функцією цинку є його участь у синтезі гормону росту – ауксину, тому він не випадково накопичується в молодих тканинах та зародку. У разі нестачі цинку пригнічується процес росту, у плодівих дерев укорочується міжвузля, формуються розетки листків і дрібнопліддя; а у овочевих культур з'являється хлороз та плямистість листків.

Марганець засвоюється рослинами з його розчинних солей у вигляді двовалентного окису. У разі підвищеного вмісту кальцію в ґрунті, а також при тривалій сухій та жаркій погоді доступність його для рослин знижується. У разі позакореневого підживлення (0,06–0,1%-й розчин $KMnO_4$) марганець засвоюється листками. В рослинах марганець міститься у вигляді іонів різного ступеня окисленості (Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{4+}). Їхнє співвідношення змінюється залежно від особливостей окисно-відновних процесів у клітині. Mn позитивно впливає на біосинтез хлорофілу, стабілізує його зв'язок із білками, а отже, підвищує стійкість до руйнування у разі несприятливих умов. Крім того, марганець бере участь у фотоокисленні води при фотосинтезі й у відновних реакціях циклу Кальвіна. Він активує декарбоксилази циклу Кребса і відновлення нітратів. У разі надлишку в рослині марганець стає антагоністом заліза і вбудовується замість нього у функціональні групи залізовмісних ферментів. Ознаки марганцевої нестачі малотипові й виявляються, як різні види хлорозів. У плодівих, крім хлорозів, відмирають і засихають верхівки гілок.

Молібден засвоюється у вигляді аніону з легко рухливих солей – молібдатів натрію й амонію. Останній може використовуватися і для

позакореневого підживлення (0,06–0,1%-й розчин). Для рослин кислих ґрунтів молібден недоступний. Такі ґрунти треба вапнувати. У рослині молібден міститься в органічно зв'язаному вигляді. Він входить до складу нітратредуктази, яка відновлює нітратну форму азоту в амонійну. Остання безпосередньо витрачається на синтез амінокислот. Крім того, молібден пригнічує активність кислої фосфатази, що гідролізує фосфорні сполуки, а отже, підвищує вміст у рослині нуклеїнових кислот і органічних фосфатів (АТФ, фосфорних ефірів цукрів тощо). Молібден необхідний для білкового синтезу. Особливо потребують Мо вільноживучі й симбіотичні мікроорганізми – азотфіксатори, у яких він входить до складу ферментного комплексу, що відновлює молекулярний азот атмосфери в аміак. Нестача Мо в рослині порушує розвиток листкового апарату. До того ж черешки й листки подовжуються й звужуються, втрачають тургор, в'януть починаючи з країв. У окремих видів на поверхні листків, між жилками, з'являються жовто-зелені й блідо-помаранчеві плями.

Бор поглинається із ґрунту у формі аніонів борної кислоти (H_3BO_3), бури ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$) і борату магнію ($\text{MgB}_2\text{O}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$). Для позакореневого підживлення використовують 0,03–0,05%-й розчин борної кислоти. Бор, на відміну від інших елементів, не входить до складу ферментів і не впливає на їхню активність. Вважають, що в основі фізіологічної дії бору лежить здатність утворювати з іншими органічними сполуками клітини комплекси (вуглеводи, органічні кислоти, коензими, феноли тощо), що мають підвищену реакційну здатність. Цим і визначається позитивний вплив бору на обмін білків, нуклеїнових кислот, вуглеводів і ауксину. Крім того, цукри в комплексі з В легше переходять через мембранні бар'єри, що істотно прискорює їхній рух по судинній системі. Разом із тим В підвищує водоутримуючу здатність колоїдів цитоплазми і, таким чином, обумовлює стійкість рослин до посухи. Коли бору мало, насамперед потерпають меристематичні тканини й репродуктивні органи. У зв'язку з цим при борному дефіциті знижується кількість квітів і зав'язей, спостерігається недостатній розвиток і його різні порушення у плодів та

насіння. Школьник М. Я. та Власюк П. О. (1974–1976 рр.) пояснюють це формуванням неповноцінного пилку, унаслідок чого порушуються процеси запліднення й утворення зав'язей. У коренеплідних культур борна недостатність викликає побуріння й суху гниль серцевини коренеплідів, а в столового буряка – чорну плямистість. Від нестачі бору найбільше потерпають дводольні рослини. До того ж метаболізм вуглеводів у них зміщується в бік утворення фенольних сполук, зокрема інгібіторів росту, які пригнічують синтез білка, поділ клітин і ріст органів.

Кобальт рослина поглинає з його розчинних солей, а також із піритних недопалків (відходи металургійної промисловості, які вносяться в ґрунт). Позитивний ефект дає внесення кобальту у вапновані дерново-підзолисті й торф'яні ґрунти. В рослині кобальт входить до складу органічних сполук, наприклад вітаміну В₁₂, а також міститься в іонній формі. У зв'язаній формі він позитивно впливає на синтез хлорофілу й міцність пігмент-білкового комплексу, а в іонній – активізує роботу багатьох ферментів, а отже, прискорює ріст і розвиток рослин, підвищує в них вміст сухої речовини. Значну потребу кобальту мають бобові рослини, які живуть в симбіозі з азотфіксуючими бактеріями. Со подвійно впливає на процес симбіотичної азотфіксації. З одного боку, він, у складі вітаміну В₁₂, бере участь в утворенні рожевого пігменту – леоглобіну, необхідного для зв'язування атмосферного азоту, а з іншого – активує ферменти, які відновлюють молекулярний азот до аміаку, тому в разі нестачі Со (особливо, якщо в ґрунті відсутні доступні форми азоту) у бобових рослин припиняється ріст і накопичення біомаси. У більшості ж інших рослин потреба Со на декілька порядків менша, ніж потреба інших мікроелементів, тому ознак нестачі Со у них не спостерігається.

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

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

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

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

На сьогодні відомо понад 400 видів покритонасінних рослин, які ловлять дрібних комах і використовують їх як додаткове джерело живлення. Більшість із них ростуть на бідних на азот болотистих ґрунтах. За способом ловлення здобичі рослини поділяють на дві групи. У разі пасивного способу ловлення комахи прилипають до листя рослин, залозки яких виділяють липку суміш, або потрапляють в пастки у вигляді глечиків чи урн, забарвлених у яскраві кольори

й виділяючих солодкий ароматний секрет. У разі активного захоплення відбувається приклеювання комахи липким слизом і оточення його листком або волосками, а також комахи втягуються з водою в ловлячі пухирчики, внаслідок дії підтримуваного в них вакууму. Комаха, що потрапила в пухирчик, перетравлюється під дією секрету залозок, які містять кислоти, протеази, фосфатази, РНКазы, ліпазу. Усмоктуються продукти травлення тими самими залозками, що з'єднуються з провідною системою рослини.

У стиглих зернах злаків зародок безпосередньо не контактує з тканинами ендосперму, які містять запасні поживні речовини. Для перетравлення й поглинання запасних речовин служить видозмінена сім'ядоля – щиток. В епітеліальних клітинах щитка діє протонна помпа, що виділяє в ендосперм протони. Також із щитка в ендосперм транспортуються органічні кислоти й кислі гідролази: амілаза, протеаза, глюканаза та інші. На третю добу проростання насіння починає функціонувати шар живих клітин в ендоспермі – периферичний алейроновий шар. Ці клітини також виділяють в ендосперм органічні кислоти й кислі гідролази. Як наслідок, запасні речовини ендосперму розчиняються й усмоктуються щитком, а потім потрапляють в провідні пучки.

7 РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

Онтогенез – індивідуальний розвиток організму від зиготи (або вегетативного зачатка) до його природної смерті. У процесі онтогенезу реалізується спадкова інформація організму (*генотип*) за певних умов оточуючого середовища, унаслідок чого формується *фенотип* – сукупність усіх ознак і властивостей індивідуального організму.

Розвиток – це якісні зміни в структурі й функціональній активності рослин і їхніх частин у процесі онтогенезу. В поняття «розвиток» входять також і вікові зміни.

Якісні відмінності між клітинами, тканинами й органами називаються диференціюванням.

Ріст – незворотне збільшення розмірів і маси клітин, органу чи всього організму, що пов'язано з новоутворенням елементів їхніх структур. Поняття «ріст» відбиває кількісні зміни, які супроводжують розвиток організму чи його частин.

Етапи онтогенезу вищих рослин. Розвиток вищих рослин поділяються на чотири етапи: ембріональний, ювенільний, репродуктивний, старість.

7.1 Ембріональний етап

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

Після запліднення зигота деякий час (від 2–4 год до 1–3 діб) перебуває в латентному стані. У цей час збільшується синтез РНК і об'єм зиготи, починає ділитися триплоїдне ядро, утворюючи ендосперм, із нуцелуса й плаценти надходять індолілоцтова кислота і цитокініни, необхідні для розвитку ендосперму. Під час першого поділу зиготи, що відбувається перпендикулярно до осі її поляризації, дочірня клітина, повернена до мікропіле, значно більша й під час подальшого поділу утворює однорядну нитку клітин – суспензор (підвісок). Він виконує такі функції:

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

Частина клітин суспензора, що межує із зародком, у деяких видів пізніше входить до складу апікальної меристеми та кореневого чохла зародкового корінця. Дві синергіди, які прилягають до яйцеклітини, та антиподи, які

містяться поряд з ендоспермом, виконують функцію гаусторії, поглинаючи речовини із нуцелуса.

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

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

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

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

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

7.2 Ювенільний етап

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

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

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

Гетеротрофний ріст. Услід за ростом кореня росте пагін. Проростаючи в темноті, і корінь і пагін орієнтуються насамперед на гравітаційний вектор. Ріст

осьових частин зародка й проростка підтримується фітогормонами. Ріст зародкового корінця супроводжується появою у нього зон поділу, розтягування й диференціації клітин. Корінь сам починає синтезувати цитокініни й ГА, які спрямовуються в пагін. Пагін подовжується внаслідок розтягування гіпокотилія (дводольні) або мезокотилія (злаки). Гіпокотиль сильно згинається й утворюється гачок, що полегшує його рух у ґрунті. У бруньці дводольних та у верхівці колеоптиля (безбарвний піхвовий листок) злаків синтезується індолілоцтова кислота. Коли етиольований пагін досягає поверхні землі, виникають світлоростова та фотоморфогенетична реакції: ріст гіпокотилія чи мезокотилія різко гальмується, посилюється ріст епикотилія (перше справжнє міжвузля) і листків. Уміст етилену в зоні гачка зменшується й гачок випрямляється. Рослина зеленіє й переходить до фототрофного типу живлення. Унаслідок продовження росту головного, бокових та додаткових коренів і формування пагонів та потовщення стебла рослина до кінця ювенільного періоду накопичує значну вегетативну масу. Тривалість ювенільного періоду в різних рослин неоднакова: від декількох тижнів (однорічні трави) до десятків років (у деревних).

Етап молодості характеризується повною відсутністю цвітіння. Однак відсутність цвітіння ще не показник ювенільності, оскільки багато рослин у зрілому стані довго не цвітуть. Ювенільному росту властива більша здатність до коренеутворення, що використовується в садівництві. Ювенільний стан підтримується специфічним співвідношенням гормонів. Перехід від ювенільного типу росту до зрілого найбільше помітний у деревних порід. Для бука, наприклад, характерне співіснування всіх фаз розвитку – від ювенільності до зрілості.

7.3 Етап старості та відмирання

Етап старості та відмирання включає періоди від повної зупинки плодоносіння до природної смерті організму. Це період прогресуючого послаблення життєдіяльності. Його тривалість певною мірою визначається

загальною тривалістю життя рослин. Вона є різною у різних таксономічних груп рослин:

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

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

Для рослин характерні різні типи старіння:

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

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

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

Рослини, на відміну від тварин, протягом усього життя ростуть, утворюючи нові тканини й органи, які закладаються в ембріональних зонах – меристемах. Існування меристем підтримується ініціальними клітинами (ініціалами), які здатні до поділу необмежено довгий час. Апікальні меристеми

містяться на кінцях пагонів і кореня. Латеральні меристеми – уздовж пагона й кореня. До них належать первинні латеральні меристеми – прокамбій і перицикл та вторинні – камбій і фелоген. В основі молодих міжвузль і листків функціонують інтеркалярні (вставні) меристеми. Після закладання тканин і органів у меристемах вони ростуть унаслідок поділу й подальшого розтягування клітин. У процесі росту рослинні клітини, оточені клітинними стінками й зв'язані плазмодесмами, не переміщуються одна відносно одної (на відміну від тваринних).

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

7.4 Морфогенез пагона

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

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

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

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

7.5 Ріст і розвиток листка

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

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

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

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

Одна група ініціальних клітин дистального кінця апекса продукує клітини ризодерми й кореневого чохла. Друга ініціаль пов'язана з утворенням клітин первинної кори. Третя відповідає за підтримку меристематичної діяльності клітин, що диференціюють у клітини та тканини провідного пучка. В корені можна спостерігати утворення рядів спеціалізованих клітин від клітин-ініціалей. Таким чином, в апікальних меристемах продовжується тканино- й органотворююча діяльність, що почалися ще під час формування зародка.

Гормональна взаємодія домінуючих центрів пагона (індолілоцтова кислота) й кореня (цитокініни) служить, очевидно, важливим ендегенним механізмом росту й морфогенезу в усій рослині. До цього додається взаємодія домінуючих центрів із листками, які виробляють гібереліни та АБК.

Виникнення градієнтів кількості й певного співвідношення фітогормонів одночасно з появою чи зникненням компетентності різних тканин до певних фітогормонів є основою для просторової організації росту й морфогенезу.

7.6 Періодичність росту

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

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

рослини значно морозостійкіші, ніж у стані активного росту. З цією ж метою використовуються цибулини, бульби, кореневища. Ці органи можуть також адаптуватися до перегріву й посухи.

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

7.7 Регенерація у рослин

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

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

своєї генетичної інформації. Сигналами (ефекторами) для експресії тої чи іншої генетичної програми служать певні визначені поєднання фітогормонів, метаболітів і фізико-хімічних факторів.

7.8 Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин

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

Світло. Ріст рослин може відбуватися як на світлі, так і в темноті. Зелені органи вищих рослин у темноті набувають низки морфологічних особливостей, які відрізняють їх від рослин, що вирости на світлі. Такі рослини називаються етіолованими. У дводольних у темноті сильно видовжуються міжвузля, а листові пластинки недорозвинені, у проростків кукурудзи витягуються мезокотилі. У етіолованих рослин зазвичай недорозвинуті механічні тканини та продихи. Такі рослини безхлорофільні й мають блідо-жовте забарвлення внаслідок наявності каротиноїдів. Для уникнення етіоляції достатньо нетривалого (5–10 хв) щоденного освітлення, що не впливає на утворення хлорофілу. Цей процес (запобігання етіоляції) регулюється фітохромом (реакція на червоне – дальнє червоне світло) чи системою фітохром-флавопротеїнів (реакція на дальнє червоне – синє світло). Найсильніший морфогенетичний ефект має синьо-фіолетова частина спектру.

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

закладання наступних листків, ріст волосків) відбуваються лише через декілька годин.

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

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

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

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

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

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

7.9 Використання синтетичних регуляторів росту в рослинництві

Синтетичні регулятори росту для практичних цілей почали використовувати з 40-х років ХХ ст. Роль їх зростає, особливо в овочівництві й під час вирощування пшениці, вони дають значний економічний ефект.

Регулятори ауксинового типу. Деякі синтетичні сполуки впливають на рослини, як індолілоцтова кислота. Однак вони діють у менших концентраціях і дія їх триваліша:

- ІМК – індолілмасляна кислота;
- 2,4-Д – 2,4-дихлорфеноксоцтова кислота;
- 1-НОК – 1-нафтилоцтова кислота.

Зазначені регулятори росту застосовуються з такою метою:

1) стимуляція вкорінення живців

[ІМК (~15 мг/л, 10-20 год.), 1НОК];

2) отримання партенокарпічних (безнасінневих) плодів

[томати, огірки, особливо в теплицях];

3) зменшення опадання плодів (яблуні, груші),

[1-НОК, 2,4-Д сповільнюють дозрівання, що покращує зберігання];

4) проріджування квітів та зав'язей у плодкових

[1-НОК (15-50 мг/л) – обприскують крони дерев при цвітінні];

5) знищення бур'янів

[2,4-Д – 0,6-1,5 кг/га – знищують широколистяні бур'яни в посівах злаків].

Гібереліни. Для практичних цілей використовують препарати гіберелінової к-ти, отримані за допомогою культури гриба *Fuzarium*. Використовуються з такою метою:

1) підвищення виробництва безнасінних сортів винограду

[обробка гібереліном цінних киш-мишних сортів винограду сприяє формуванню великих грон із масивними ягодами];

2) виведення зі стану спокою

[обробка зібраних бульб картоплі розчином гіберелінової кислоти (1–2 мг/л) і тіосечовиною (20 мг/л) спричиняє їхнє швидке проростання];

3) стимуляції утворення солоду

[гіберелін активує амілази, що покращує якість солоду; використовується у виробництві пива].

Ретарданти. Синтетичні речовини, які гальмують видовження стебла. *Хлорхолінхлорид (XXX)*, *алар* та ін. Використовуються для запобігання вилягання злаків, для стримування витягування розсади овочів, а також для компактного формування кущів, крони дерев, зниження опадання плодів.

Етилен і його похідні: етрел, гідрел. Використовують для прискорення дозрівання зелених плодів перед продажем, для стимуляції одночасного дозрівання плодів, для проріджування квітів та зав'язей, для збільшення кількості жіночих квіток.

8 ПРИСТОСУВАННЯ І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА

8.1 Поняття про стійкість (фізіологічну витривалість) рослин. Стійкість як процес пристосування рослин до середовища

Надійність організму виявляється в ефективності його захисних пристосувань, у стійкості до дії несприятливих факторів зовнішнього середовища: високої і низької температур, нестачі кисню, дефіциту води, засолення й загазованості середовища, іонізуючого випромінювання, інфекцій тощо. Ці несприятливі фактори останнім часом зазвичай називають стресорами, а реакцію організму на будь-які відхилення від норми – стресом. Найрізноманітніші несприятливі фактори можуть діяти як тривалий час, так і здійснювати порівняно короткочасний, але сильний вплив. У першому випадку зазвичай більшою мірою виявляються специфічні механізми стійкості, у другому – неспецифічні. Учення про неспецифічні реакції-відповіді клітин на вплив різноманітних факторів зовнішнього середовища розробили Н. Е. Введенський, Д. Н. Насонов і В. Я. Александров. Проблема надійності у фізіології рослин у повному обсязі вивчена й розвинута Д. М. Гродзінським (1983).

Фізіологія стресу. Стрес – загальна неспецифічна адаптаційна реакція організму на дію будь-яких несприятливих факторів. Для рослин можливі такі три фази стресу: первинної стресової реакції; адаптації; виснаження ресурсів надійності. Фактори, здатні спричинити стрес рослинних організмів, можна розділити на три основні групи:

а) фізичні: недостатня чи надлишкова вологість, освітленість, температура, радіоактивне випромінювання, механічні впливи;

б) хімічні: солі, гази, ксенобіотики (гербициди, інсектициди, фунгіциди, промислові відходи тощо);

в) біологічні (ураження збудниками хвороб, пошкодження шкідниками, конкуренція з іншими рослинами, вплив тварин; цвітіння, дозрівання плодів).

Дія того самого фактору з тим самим рівнем інтенсивності може спричинити чи не спричиняти стрес у рослини залежно від її опірності. Наприклад, стосовно посухи рослини поділяються на дві групи: 1) пойкилогідричні, які не регулюють свій водний режим і допускають велику втрату води (до повітряно-сухого стану), не втрачаючи життєздатності; 2) гомойогідричні рослини, що регулюють водний обмін і відповідають стресом на водний дефіцит.

Стійкість рослини до стресового впливу залежить і від фази онтогенезу. Найстійкіші ті рослини, які перебувають у стані спокою (насіння, цибулини тощо). Найчутливіші – рослини в молодому віці, у період появи сходів, тому що в умовах стресу насамперед порушуються ті ланки метаболізму, що пов'язані з активним ростом. Далі, в процесі росту і розвитку, стійкість рослин до стресових впливів поступово зростає аж до дозрівання насіння. Період формування гамет також є критичним, оскільки рослини в цей час високочутливі до стресу й реагують на дію стресорів зниженням продуктивності.

Механізми стресу на клітинному рівні. До первинних неспецифічних процесів, що відбуваються у клітинах рослин у разі значної і швидко наростаючої дії стресора, належать такі:

- 1) підвищення проникності мембран, деполяризація мембранного потенціалу плазмалеми;
- 2) вхід Ca^{2+} у цитоплазму (із клітинних стінок і внутрішньоклітинних компартментів: вакуолей, ЕС, мітохондрій);
- 3) зміщення рН цитоплазми в кислий бік;
- 4) активація збирання актинових мікрофіламентів і сіток цитоскелету, унаслідок чого збільшується в'язкість і світлорозсіювання цитоплазми;
- 5) посилення поглинання O_2 , прискорення витрат АТР, розвиток вільнорадикальних реакцій;
- 6) зростання гідролітичних процесів;
- 7) активація і синтез стресових білків;

8) посилення активності H^+ -помп в плазмалемі (і, можливо, в тонопласті), що перешкоджає несприятливим змінам іонного гомеостазу;

9) збільшення синтезу етилену і АБК, гальмування поділу й росту, поглинаючої активності клітин та інших фізіологічних і метаболічних процесів, що здійснюються в звичайних умовах. Гальмування функціональної активності клітин відбувається внаслідок дії інгібіторів і витрати енергетичних ресурсів на подолання несприятливих змін.

Зазначені стресові реакції спостерігаються у разі дії будь-яких стресорів. Вони спрямовані на захист внутрішньоклітинних структур і усунення несприятливих змін у клітинах. Особливо зацікавлюють дані про активацію в клітинах в умовах стресу синтезу так званих стресових білків з одночасним ослабленням синтезу білків, що утворюються у звичайних умовах. Наприклад, у багатьох рослин виявлено білки теплового шоку. Доведено, що деякі з цих білків передіснують у цитоплазмі і в умовах стресу активуються шляхом фрагментування. У ядрі та ядерці білки теплового шоку утворюють гранули, зв'язуючи матриці хроматину, необхідні для сталого метаболізму. Після призупинення стресового стану ці матриці знову звільняються й починають функціонувати. Один з білків теплового шоку стабілізує плазмалему, проникність якої для внутрішньоклітинних речовин в умовах стресу зростає.

У несприятливих умовах у клітинах збільшується вміст вуглеводів, проліну, що беруть участь у захисних реакціях, стабілізуючи цитоплазму. При водному дефіциті й засоленні у деяких рослинах (ячмінь, шпинат, бавовник та ін.) концентрація проліну в цитоплазмі зростає в 100 разів і більше. Унаслідок наявності гідрофільних груп пролін може утворювати агрегати, подібні до гідрофільних колоїдів. Незвичайність взаємодії агрегатів проліну з білками підвищує розчинність білків і захищає їх від денатурації. Нагромадження проліну як осмотично активної органічної речовини сприяє утриманню води в клітині.

У невисоких дозах повторювані стреси сприяють загартуванню організму, до того ж у багатьох випадках доведено, що загартування стосовно

одного стресового фактора сприяє підвищенню стійкості організму і до деяких інших стресорів.

Механізми стресу й адаптації на організменному рівні. На різних рівнях організації пристосування рослин до екстремальних умов відбувається неоднаково: що вищий рівень біологічної організації (клітина, організм, популяція), то більша кількість механізмів одночасно бере участь в адаптації рослин до стресових впливів.

На організменному рівні зберігаються всі механізми адаптації, властиві клітині, але доповнюються новими, що відбивають взаємодію органів у всій рослині. Насамперед, це конкурентні відносини між органами щодо фізіологічно активних речовин і трофічних факторів. Ці відносини побудовані на силі атрагуючої (притягуючої) дії. Подібний механізм дає змогу рослинам в екстремальних умовах сформувати лише такий мінімум генеративних органів (атрагуючих центрів), який вони в стані забезпечити необхідними речовинами для нормального дозрівання.

Найважливіший і дуже характерний для рослин механізм захисту від наслідків дії екстремальних факторів – процес заміни ушкоджених чи втрачених органів шляхом регенерації й росту пазушних бруньок. При несприятливих умовах існування в рослинах різко зростає утворення етилену й АБК, які знижують обмін речовин, гальмують ростові процеси, сприяють старінню й опаданню органів, переходу рослинного організму в стан спокою. Одночасно в тканинах знижується вміст ауксину, цитокініну й гіберелінів. Ця стереотипна реакція гормональної системи на екстремальні умови дуже характерна для рослинних організмів.

Стрес на популяційному рівні. В умовах тривалого й сильного стресу в період виснаження гинуть ті індивідууми, у яких генетично норма реакції на цей екстремальний фактор обмежена. Ці рослини усуваються з популяції, а насінне потомство утворює лише генетично більш стійкі рослини. Як наслідок, загальний рівень стійкості в популяції зростає. Таким чином, на популяційному рівні в стресову реакцію включається додатковий фактор – добір, що спричиняє

появу більш пристосованих до нових умов організмів (генетична адаптація). Передумовою для цього механізму є внутрішньопопуляційна варіабельність рівня стійкості до того чи іншого фактора або групи факторів.

8.2 Стійкість до посухи та високих температур

Вплив нестачі води на рослину. Брак води в тканинах рослин настає, коли втрата води при транспірації перевищує її надходження. Водний дефіцит може виникнути в жарку сонячну погоду до середини дня, до того ж збільшується сисна сила листків, що активує надходження води з ґрунту. Зазвичай у разі в'янення листків водний дефіцит їх відновлюється у вечірні й нічні години (тимчасове в'янення). Глибоке в'янення спостерігається за відсутності в ґрунті доступної для рослини вологи. Здебільшого воно спричиняє загибель рослини.

Характерна ознака стійкого водного дефіциту – його збереження в тканинах ранком, а також припинення виділення пасоки із зрізаного стебла. У разі тривалого в'янення знижується активність ферментів синтезу й активуються гідролітичні процеси, зокрема протеоліз, що спричиняє збільшення вмісту в клітинах низькомолекулярних білків. У результаті гідролізу полісахаридів у тканинах накопичуються розчинні вуглеводи, відтік яких із листків сповільнюється. Під впливом посухи в листках знижується кількість РНК унаслідок зменшення її синтезу й активації рибонуклеаз. У цитоплазмі спостерігається розпад полірибосомних комплексів. Зміни, що стосуються ДНК, відбуваються лише у разі тривалої посухи. Унаслідок зменшення об'єму вільної води зростає концентрація вакуолярного соку. Змінюється іонний склад клітин, полегшуються процеси виходу з них іонів.

Сумарний фотосинтез у разі нестачі вологи переважно знижується, хоча іноді (на початкових етапах зневоднення) спостерігається деяке збільшення його інтенсивності. Зниження швидкості фотосинтезу може бути наслідком нестачі CO_2 через закривання продихів; порушення синтезу хлорофілів; роз'єднання транспорту електронів і фотофосфорилування; змін у

фотохімічних реакціях і реакціях відновлення CO_2 ; порушення структури хлоропластів; затримки відтоку асимілятів з листків у разі тривалого водного дефіциту.

У разі зневоднення в рослин, не пристосованих до посухи, значно посилюється інтенсивність дихання (можливо, через велику кількість субстратів дихання – цукрів), а потім поступово знижується. У засухостійких рослин у цих умовах істотних змін у диханні не спостерігається або відзначається його невелике посилення.

В умовах водного дефіциту швидко гальмуються клітинний поділ, особливо розтягування, що призводить до формування дрібних клітин. Унаслідок цього сповільнюється ріст самої рослини, особливо листків і стебел. Ріст коренів на початку посухи зазвичай пришвидчується і знижується лише в разі тривалої відсутності води в ґрунті. Корені реагують на посуху низкою захисних пристосувань: зкорковінням, суберинізацією екзодерми, прискоренням диференціації клітин, що виходять з меристеми, тощо.

Вплив перегрівання на фізіологічні процеси. Під час посухи, окрім зневоднення відбувається перегрівання рослин. У разі дії високих температур ($35\text{ }^\circ\text{C}$ і вище) спостерігається змінювання в'язкості цитоплазми: частіше збільшення, рідше зниження. Збільшення в'язкості цитоплазми сповільнює її рух. Висока температура збільшує концентрацію клітинного соку і проникність клітин для сечовини, гліцерину, еозину й інших сполук. Унаслідок екзоосмосу речовин, розчинених у клітинному соці, поступово знижується осмотичний тиск. Однак при температурах вище $35\text{ }^\circ\text{C}$ знову відзначається ріст осмотичного тиску внаслідок посилення гідролізу крохмалю й збільшення вмісту моносахаридів.

Процес фотосинтезу більш чутливий до дії високих температур, ніж дихання. При високотемпературному стресі значно активується гідроліз полімерів. Розпад білків супроводжується утворенням аміаку, що може спричинити отруєння клітин у нестійких до перегріву рослин. У жаростійких рослин спостерігається збільшення вмісту органічних кислот, що зв'язують

надлишковий аміак. Ще одним способом захисту від перегрівання вважається посилена транспірація, яку забезпечує потужна коренева система. В інших випадках (сукуленти) жаростійкість визначається високою в'язкістю цитоплазми й підвищеним вмістом міцно зв'язаної води.

У сільськогосподарській практиці для підвищення жаростійкості рослин застосовують позакореневу обробку 0,05 %-им розчином солей цинку.

Пристаосування рослин до посухи.

У рослин, що ростуть у посушливих місцях, – ксерофітів виникли пристосування, що дають змогу переносити періоди посухи.

Рослини використовують три головні способи захисту:

- 1) запобігання зайвої втрати води клітинами (уникнення висихання);
- 2) перенесення висихання;
- 3) уникнення періоду посухи.

Найзагальнішим є пристосування для збереження води в клітинах.

Група ксерофітів дуже різноманітна. За здатністю витримувати умови посухи їх розділяють на такі типи (за П. А. Генкелем):

1. *Сукуленти* (за Н. А. Максимовим – несправжні ксерофіти) – рослини, що запасують вологу (кактуси, алое, молодило, молочай). Вода концентрується в листках чи стеблах, укритих товстою кутикулою, волосками. Транспірація, фотосинтез і ріст відбуваються повільно. Вони погано витримують зневоднення. Коренева система розростається вшир, але не глибоко.

2. *Несукулентні види*. За рівнем транспірації поділяються на кілька груп:

а) справжні ксерофіти (евксерофіти – полин, вероніка, дивина, ведмеже вушко та ін.). Рослини з невеликими листками, часто опушеними, жаростійкі, транспірація невисока, здатні витримувати сильне зневоднення, у клітинах високий осмотичний тиск. Коренева система дуже розгалужена, але розміщується на невеликій глибині;

б) напівксерофіти (геміксерофіти – шавлія, різак, верблюжа колючка та ін.). Володіють інтенсивною транспірацією, яка підтримується діяльністю глибокої кореневої системи, що зазвичай досягає ґрунтових вод. Погано витримують зневоднення й атмосферну посуху. В'язкість цитоплазми невелика;

в) степоксерофіти – степові злаки (ковила й ін.). Пристосовані до перегрівання, швидко використовують вологу літніх дощів, але витримують лише короткочасний брак води в ґрунті;

г) пойкилоксерофіти (синьо-зелені водорості, лишайники й ін.) не можуть регулювати свій водний режим і в разі значного зневоднення впадають у стан спокою (анабіоз). Здатні витримувати пересихання;

3. *Ефемери* – рослини з коротким вегетаційним періодом, що припадає на період дощів (спосіб уникнення посухи в засушливих місцях проживання). Вивчаючи фізіологічну природу посухостійкості ксерофітів, Н. А. Максимов (1953) довів, що ці рослини не є посухолюбними: достатність води в ґрунті сприяє їх інтенсивному росту. Стійкість до посухи полягає в їхній можливості витримувати втрату води.

Рослини-мезофіти також можуть пристосовуватися до посухи. Вивчення способів пристосування листків до несприятливих умов водопостачання засвідчило, що анатомічна структура листків різних ярусів на одній рослині залежить від рівня водопостачання, освітленості тощо. Що вище по стеблу розташовані листки, то дрібніші їхні клітини, більше продихів на одиницю поверхні, а їхній розмір менший, густіша мережа провідних пучків, сильніше розвинута палісадна паренхіма і т. д. Такі закономірності змінювання листкового апарату відображені в законі Заленського. Оскільки подібні особливості будови властиві низці ксерофітів, така структура листків стала називатися ксероморфною.

Отже, виникнення ксероморфної структури листків – один з видів анатомічних пристосувань до браку води, як і занурення продихів у тканини листка, опушеність, товста кутикула, редукція листків тощо.

Біохімічні механізми захисту забезпечують клітини від зневоднення, забезпечують детоксикацію продуктів розпаду, сприяють відновленню порушених структур цитоплазми. Високу водоутримуючу здатність цитоплазми в умовах посухи забезпечує нагромадження низькомолекулярних гідрофільних білків, що зв'язують гідратними оболонками значний об'єм води. Цьому сприяє також взаємодія білків із проліном, концентрація якого значно зростає в умовах водного стресу, а також збільшення в цитоплазмі вмісту моносахаридів.

Цікаве пристосування, що зменшує втрату води через продихи, властиве сукулентам. Унаслідок особливостей процесу фотосинтезу (С₄-метаболізм) у денні години в умовах високої температури й сухого повітря пустелі їхні продихи закриті, оскільки С₄ фіксується вночі.

Посуха спричиняє істотні зміни в гормональній системі рослин: зменшується вміст гормонів-активаторів росту – ауксину, цитокініну, гіберелінів, стимуляторів росту фенольної групи і збільшується рівень абсцизової кислоти й етилену. В умовах посухи швидкість зупинки процесів росту зазвичай обумовлює виживання рослини. До того ж на ранніх етапах посухи головну роль відіграє переважно стрімке збільшення вмісту інгібіторів росту, оскільки навіть в умовах збалансованого водопостачання клітин термінові реакції закривання продихів у рослин відбуваються шляхом прискореного збільшення вмісту АБК. Крім того, АБК сприяє запасанню гідратної води в клітині, оскільки активує синтез проліну. АБК гальмує також синтез РНК і білків, а накопичуючись в коренях, затримує синтез цитокініну. Таким чином, збільшення вмісту АБК у разі водного дефіциту зменшує втрату води через продихи, сприяє запасанню гідратної води білками й змінює обмін речовин у клітинах на режим «спокою».

В умовах водного стресу відбувається значне виділення етилену. Наприклад, у листках пшениці в разі зменшення вмісту води на 9 % утворення етилену збільшується в 30 разів протягом чотирьох годин. У багатьох рослин під дією посухи (повітряної і ґрунтової) виявлено також нагромадження інгібіторів росту фенольної природи (хлорогенової кислоти, флавоноїдів,

фенолкарбонових кислот). Відзначені вище зміни вмісту фітогормонів-інгібіторів спостерігаються в рослин-мезофітів при посусі. У пойкилоксерофітів, що переходять при настанні посухи в стан анабіозу, припинення росту не пов'язано з нагромадженням інгібіторів росту.

Посухостійкість сільськогосподарських рослин підвищується в результаті передпосівного загартування. Адаптація до зневоднення відбувається в насінні, що перед посівом після одноразового намочування знову висушується. Для рослин, вирощених з такого насіння, характерні морфологічні ознаки ксероморфності, що корелюють з їхньою більшою посухостійкістю.

8.3 Стійкість рослин до низьких температур. Холодостійкість.

Морозостійкість

Рослини різних місць розповсюдження різняться й неоднаковими межами низьких пошкоджуючих температур. Наприклад, рослини Крайньої Півночі без особливих труднощів переносять охолодження взимку до $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$. Центральноевропейські види, які цвітуть узимку (стокротка (*Bellis perennis* L.) чи зірочник (*Stellaria media* (L.) Vill.)), можуть витримувати замерзання, а в разі підвищення температури продовжують свою життєдіяльність. Водночас більшість теплолюбних рослин південного походження погано витримують низькі позитивні температури (від $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ і нижче). Наприклад, рослини какао гинуть при $8\text{ }^{\circ}\text{C}$, бавовник – протягом доби при температурі від 1 до $3\text{ }^{\circ}\text{C}$, проростання зернівок і ріст проростка кукурудзи гальмуються температурами ґрунту нижче $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ тощо.

Отже, виокремлюють такі види стійкості рослин до низьких температур: холодостійкість, чи стійкість теплолюбних рослин до низьких позитивних температур і *морозостійкість* – здатність рослин витримувати температури нижче $0\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Холодостійкість. У разі потрапляння теплолюбних рослин в умови низьких позитивних температур відзначається поступова втрата тургору

клітинами надземної частини (листки огірка втрачають тургор при 3 °С на 3-й день, рослина в'яне і гине). Отже, при низьких температурах може порушуватися надходження води в транспіраційні органи. У деяких рослин спостерігається посилення розпаду білків і нагромадження в тканинах розчинних форм азоту. Головною причиною негативної дії низьких позитивних температур на теплолюбні рослини є порушення функціональної активності мембран. Відбувається перехід насичених жирних кислот, що входять до їхнього складу, із рідкокристалічного стану в стан гелю. Це призводить до несприятливого порушення обміну речовин, а в разі тривалої дії низьких температур – до загибелі рослини.

Холодостійкість теплолюбних сільськогосподарських рослин можна посилити шляхом передпосівного загартування насіння. Насіння теплолюбних культур (огірки, томати, диня тощо), що наклюнулося, протягом декількох діб витримують в умовах низьких позитивних (1–5 °С) і більш високих (10–20 °С) температур, що чергуються (через 12 год). За допомогою такого самого методу можна потім загартувати й розсаду. Холодостійкість підвищується також шляхом замочування насіння у 0,25 %-вих розчинах мікроелементів чи нітрату амонію (протягом 20 год для бавовнику).

На 42 % території Землі звичайними є морози із середнім річним мінімумом температури повітря нижче -20 °С, тому морозостійкість рослин для сільськогосподарського виробництва цих регіонів має дуже важливе значення. У нашій країні великий внесок у вивчення проблеми морозостійкості зробили Н. А. Максимов, І. І. Туманов та інші дослідники. Швидке зниження температури в експериментальних умовах супроводжується утворенням всередині клітин льоду і, здебільшого, їхньою загибеллю. Поступове зниження температури (0,5–1 °С/год), як це відбувається в природних умовах, спричиняє утворення льоду в міжклітинниках. До того ж кристали льоду, що утворюються, витісняють із міжклітинників повітря, і замерзла тканина стає прозорою. Під час відтавання міжклітинники заповнюються водою, що потім поглинається клітинами, якщо вони не загинули від морозу.

Головними причинами відмирання клітин при низьких негативних температурах є їхнє зневоднення і механічний тиск льоду, що ушкоджує клітинні структури. Зневоднення виникає внаслідок відтягування води з клітин в міжклітинний простір шляхом утворення кристалів льоду. Найбільш розповсюджені ознаки ушкодження внаслідок замерзання – втрата клітинами тургору, інфільтрація міжклітинників водою і вимивання іонів із клітин. При цьому значних порушень у ліпідній фазі мембран не спостерігається. Вихід цукрів і іонів K^+ із клітин вочевидь пов'язаний із ушкодженням мембранних систем, зокрема їхнього активного транспорту (на основі АТФаз).

8.4 Пристосування рослин до витримування низьких температур

Морозостійкі рослини здатні запобігати чи нейтралізувати дію низьких негативних температур. Ці рослини застосовують способи пристосування, що зменшують зневоднення клітини.

1. Для запобігання утворенню внутрішньоклітинного льоду під час заморозків першочергове значення має можливість швидкого транспортування вільної води з клітин до місць позаклітинного утворення льоду, тобто підтримання високої проникності мембран за цих умов. Така можливість забезпечується особливостями ліпідного складу мембран стійких рослин. Загальна реакція рослин на низькі температури – збільшення в складі мембран кількості ненасичених жирних кислот. Це обумовлює зниження температури фазового переходу ліпідів з рідкокристалічного стану в гель до величини, що розміщується нижче рівня замерзання.

2. Перенесенню морозів сприяє також посилення процесів синтезу речовин, що захищають тканини (кріопротекторів). До них належать насамперед полімери, здатні зв'язувати значні об'єми води, – гідрофільні білки, моно- й олігосахариди. Вода, що зв'язується у вигляді гідратних оболонок цими молекулами, не замерзає і не транспортується, залишаючись у клітині. У такий спосіб клітини захищаються від утворення внутрішньоклітинного льоду й

надмірного зневоднення. У морозостійких рослин під дією низьких температур посилюється гідроліз крохмалю, а в цитоплазмі накопичуються цукри; у багатьох рослин збільшується синтез водорозчинних білків. Що вищий їхній вміст, то більше клітина має можливостей для виживання в умовах низьких температур. Інший тип полімерів-кріопротекторів – молекули геміцелюлоз (ксилани, арабіноксилани), які виділяються в клітинну стінку. Вони обгортають кристали льоду й гальмують їхній ріст. Як наслідок, утворюються дрібніші кристали, що менше пошкоджують клітину.

3. У морозостійких рослин у період підготовки до зими накопичуються запасні речовини, що можуть використовуватися пізніше під час поновлення росту. Істотною є також їхня стійкість до хвороб, небезпека виникнення яких зростає в разі пошкодження тканин морозом.

Холодостійкість рослин можна збільшити за допомогою загартування.

Теорію загартування щодо низьких температур розробив І. І. Туманов. Відповідно до цієї теорії, рослини для набуття морозостійкості повинні пройти три етапи підготовки: перехід у стан спокою, першу й другу фази загартування. Перехід у стан спокою супроводжується зміщенням балансу фітогормонів у бік зменшення вмісту ауксину й гіберелінів і збільшення вмісту абсцизової кислоти. Обробка рослин у цей період інгібіторами росту (хлорхолінхлоридом чи трийодбензойною кислотою) підвищує стійкість рослин до низьких температур. Протягом першої фази загартування (озимі злаки проходять першу фазу на світлі при 0,5–2 °С за 6–9 днів, деревні – за 30 днів) при знижених позитивних температурах (до 0 °С) зупиняється ріст (якщо рослини не перебувають у стані спокою), у клітинах накопичуються сполуки, що виконують захисну функцію (цукри, розчинні білки тощо), у мембранах збільшується вміст ненасичених жирних кислот, знижується рівень замерзання цитоплазми, відзначається деяке зменшення внутрішньоклітинної води, що гальмує утворення внутрішньоклітинного льоду. У період проходження другої фази загартування (поступове зниження температури до -10, -20 °С і нижче зі швидкістю 2–3 °С за добу) у міжклітинниках утворюється лід і починають

функціонувати механізми захисту від зневоднення, підготовлені протягом першої фази.

На морозостійкість, як і на холодостійкість рослин, позитивно впливають мікроелементи. Наприклад, цинк підвищує вміст зв'язаної води й посилює нагромадження цукрів, а молібден сприяє збільшенню вмісту загального та білкового азоту. Подібний ефект мають кобальт, мідь, ванадій і інші.

8.5 Солестійкість

Вивчення солестійкості рослин має велике практичне значення, оскільки 25 % ґрунтів планети засолені, а третина іригаційних земель у світі вже змінилися у бік засолення внаслідок поганого дренажу. Згідно з роботами Б. П. Строгонова (1962), за рівнем засолення розрізняють практично незасолені, слабозасолені, середньозасолені ґрунти й солончаки. Тип засолення визначається за вмістом аніонів у ґрунті: хлоридне, сульфатне, сульфатно-хлоридне, хлоридно-сульфатне й карбонатне. Переважаючим катіоном у таких ґрунтах є натрій, але трапляються також карбонатно-магнієве й хлоридно-магнієве засолення.

Рослини, пристосовані до існування в умовах надлишкового засолення, називають галофітами (від гр. galos – сіль, phyton – рослина). Вони відрізняються від глікофітів – рослин незасолених водойм і ґрунтів – низкою анатомічних і фізіолого-біохімічних особливостей. Галофіти захищаються від надлишкової концентрації солей трьома способами: поглинанням великої кількості солей і концентруванням їх у вакуолярному соці, що призводить до виникнення високого осмотичного тиску; виведенням солей, що поглинаються, із клітин разом із водою за допомогою спеціалізованих сольових залоз і видаленням надлишку солей з опалим листям; обмеженим поглинанням солей клітинами коренів.

Усі галофіти можна розділити на три групи:

1. Справжні галофіти (евгалофіти) – найбільш солестійкі рослини, що накопичують у вакуолях значну концентрацію солей. Ростуть на вологих засоленних ґрунтах. Унаслідок високого осмотичного тиску в клітинах рослини мають велику всисну силу, що уможлиблює поглинання води із дуже засоленого ґрунту. Рослинам цієї групи властива м'ясистість листків, яка зникає в разі їх вирощування на незасоленних ґрунтах. Типові представники справжніх галофітів – солерос (*Salicornia herbacea* L.) і сведа (*Suaeda maritima* (L.) Dumort.).

2. Солесекретуючі галофіти (криногалофіти), поглинаючи солі, не накопичують їх усередині тканин, а виводять із клітин за допомогою секреторних залоз, розташованих на листках. Виділення солей залозами здійснюється за допомогою іонних насосів і супроводжується транспортом великого об'єму води. Солі осідають білим нальотом на листках. Частина солей видаляється з опалим листям. Ці особливості характерні для кермека (*Statice gmelini* Led.), тамариксу (*Tamarix speciosa*) та ін.

3. Соленепроникні галофіти (глікогалофіти) ростуть на менш засоленних ґрунтах. Високий осмотичний тиск у їхніх клітинах підтримується за допомогою продуктів фотосинтезу, а клітини малопроникні для солей. Типові представники цієї групи – полин (*Artemisia salina*), різні види кохії (*Kochia*).

Рослини-глікофіти в умовах засолення також виявляють певну здатність до перенесення надлишку солей. Із сільськогосподарських рослин відносно солестійкі ячмінь, цукровий буряк, бавовник; м'яка пшениця стійкіша за тверду. У разі тривалого вирощування в умовах засолення виявлено значне підвищення солестійкості ячменю, проса, томатів без втрати їхньої продуктивності.

У сільськогосподарському виробництві головним методом боротьби із засоленням є меліорація засоленних ґрунтів, створення надійного дренажу й промивання ґрунтів після збору врожаю. На солончаках (ґрунти, що містять багато натрію) меліорацію здійснюють за допомогою гіпсування, що спричиняє

витіснення натрію з ґрунтового поглинаючого комплексу і заміщення його кальцієм.

Унесення в ґрунт мікроелементів поліпшує іонний обмін рослин в умовах засолення. Солестійкість рослин збільшується після застосування передпосівного загартування насіння. Для насіння бавовнику, пшениці, цукрового буряка достатньою є обробка протягом години 3 %-им розчином NaCl з наступним промиванням їх водою (1,5 год).

8.6 Стійкість до нестачі кисню

Умови кисневої недостатності виникають у разі тимчасового чи постійного перезволоження, заболочування ґрунту, вимокання рослин, утворення крижаної кірки на озимих посівах, унаслідок асфальтування в містах, у процесі зрошувального землекористування, під час зберігання сільськогосподарської продукції тощо.

Незважаючи на низький вміст кисню в заболочених чи затоплюваних ґрунтах, багато видів рослин пристосувалися до цих умов. Пристосування до нестачі кисню має на меті збереження близького до сталого рівня вмісту кисню в тканинах і адаптацію до функціонування в разі зниженої концентрації кисню в середовищі.

У рослин, кореням яких постійно не вистачає кисню, у процесі тривалої еволюції відбулися різноманітні зміни в морфо-анатомічній будові тканин: розростання основи стебла, утворення додаткової поверхневої кореневої системи, вентиляційних систем міжклітинників, аеренхіми. У забезпеченні киснем кореневої системи істотну роль відіграють листки, а в деревних – і сочевички, галузки та стовбури. У деяких рослин частка кисню, що надходить у корені внаслідок його транспортування з надземної частини, становить 8–25 % .

Використання зовнішнього джерела кисню й доставка його в корені, що перебувають в умовах гіпоксії чи аноксії (нестачі чи відсутності кисню), не може забезпечити потреби рослини повністю, тому виникають фізіолого-

біохімічні (метаболічні) пристосування для існування рослин при зниженій концентрації кисню. Вони полягають у зниженні загальної інтенсивності дихання й використанні дихальних субстратів, хоча запаси субстратів достатні.

Інший тип пристосувань пов'язаний з перебудовою шляхів дихання, необхідних, насамперед, для підтримання синтезу АТФ, достатнього для збереження життєдіяльності рослин. У разі гіпоксії пристосувальну роль може виконувати збільшення активності пентозофосфатного шляху дихання за умови, що є можливість окислення утвореного під час нього НАДФН⁺. У разі посилення анаеробіозу переважаючим стає гліколітичний шлях катаболізму глюкози. Незважаючи на незначну енергетичну ефективність гліколізу, його значення для тимчасового перебування умов анаеробіозу дуже велике, особливо якщо функціонують і системи детоксикації продуктів анаеробного розпаду (етилового спирту, молочної кислоти). Детоксикація полягає як у видаленні цих речовин, так і у залученні їх до обміну.

У разі відсутності в анаеробних умовах кисню як кінцевого акцептора електронів пристосувальними виявляються процеси так званого аноксичного ендогенного окислення, у процесі якого електрони переносяться на такі речовини, як нітрати, подвійні зв'язки ненасичених сполук (жирні кислоти, каротиноїди). Перенесення електронів на подібні акцептори відіграє роль «запасного виходу» і сприяє продовженню життя рослин в цих умовах.

У наш час проблема підвищення стійкості рослин до нестачі кисню тільки починає розроблятися. Одним з агротехнічних заходів, що підвищують стійкість рослин до надлишкового водопостачання, є обробка рослин і замочування насіння в розчинах хлорхолінхлориду. Ослаблення гальмування росту і підвищення врожайності в разі затоплення ячменю спостерігається також у разі передпосівного намочування насіння у 0,001–0,000 1 %-ному розчині нікотинової кислоти.

8.7 Газостійкість

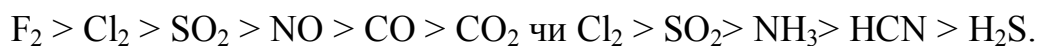
Газостійкість – це здатність рослин зберігати життєдіяльність під дією шкідливих газів. На ступінь газостійкості рослин впливають фізико-географічні й метеорологічні умови. Рослинам не властива сформована в процесі еволюції система адаптації до шкідливих газів, і тому властивість протистояти негативній дії газів ґрунтується на механізмах стійкості до інших несприятливих факторів. Це пов'язано з тим, що сучасна флора формувалася в умовах, за яких уміст шкідливих газів (унаслідок вулканічної діяльності, пожеж, хімічних процесів) в атмосферному повітрі був дуже незначний. Такий склад повітря сформувався близько 1 млрд років тому як наслідок життєдіяльності автотрофів. Очевидно, звільнення первинної атмосфери Землі від аміаку, сірководню, метану, оксиду вуглецю й інших речовин активно здійснювали рослини-автотрофи протерозойської і палеозойської ер, яким мали бути властиві механізми газостійкості. Однак у процесі збільшення кисню в атмосферному повітрі і зменшення в ньому шкідливих газів ці механізми було втрачено.

Забруднення атмосфери, пов'язане з розширенням виробничої діяльності людини, зростає в таких катастрофічних масштабах, що системи авторегулювання біосфери вже не справляються з його очищенням. Унаслідок діяльності людини (промисловість, автотранспорт тощо) у повітря потрапляє понад 200 різних компонентів. До них належать газоподібні сполуки: сірчистий газ (SO_2), оксиди азоту (NO , NO_2), чадний газ (CO), сполуки фтору й інші, вуглеводні, пари кислот (сірчаної, сірчистої, азотної, соляної), фенолу тощо, тверді частинки сажі, золи, пилу, що містять токсичні оксиди свинцю, селену, цинку і т. д. У промислово розвинутих країнах на 52,6 % повітря забруднене транспортними викидами, на 18,1 % – опалювальними системами, на 17,9 % – промисловими процесами та на 1,9 і 9,5 % – спалюванням сміття й інших процесів відповідно.

Забруднюючі атмосферне повітря компоненти (ексгалати) за величиною частинок, швидкістю осідання під дією сили тяжіння й електромагнітним спектром розподіляють на пил, пару, тумани й дим.

Гази і пара, легко потрапляючи в тканини рослин через продихи, можуть безпосередньо впливати на обмін речовин у клітинах, вступаючи в хімічну взаємодію вже на рівні клітинних стінок і мембран. Пил, осідаючи на поверхні рослини, закупорює продихи, унаслідок чого погіршується газообмін у листках, ускладнюється поглинання ними світла, порушується водний режим.

За ступенем зменшення токсичного впливу на рослини гази можна розташувати в такі ряди:



Процес дихання в умовах забруднення спочатку зазвичай пришвидшується, а потім сповільнюється зі збільшенням кількості пошкоджень. Усі ці зміни порушують ріст рослин, пришвидшують у них процеси старіння. Дуже потерпають від кислих газів хвойні породи.

За особливостями реакції (тобто швидкості й силі прояву патологічних процесів під впливом газів) у рослин розрізняють газочутливість і газостійкість. Істотна властивість газостійкості рослин є здатність регулювати надходження токсичних газів, підтримувати буферність цитоплазми і її іонний баланс, здійснювати детоксикацію отрут, що утворюються.

Газостійкість рослин підвищується під час оптимізації мінерального живлення й загартування насінневого матеріалу. Замочування насіння в слабких розчинах соляної і сірчаної кислот підвищує стійкість рослин до кислих газів. Хоча забруднення атмосферного повітря завдає великої шкоди рослинності, саме рослини, окрім регуляції водного, вітрового й іншого режимів середовища, становить могутній фактор, що очищає атмосферу.

8.8 Радіостійкість

Біологічний ефект іонізуючого випромінювання є результатом впливу радіації на багатьох рівнях — від молекулярного до організменного й популяційного. Їхньою загальною особливістю є те, що значний біологічний ефект спричиняє слабка енергія і невелика кількість первинних радіаційно-хімічних реакцій. Наприклад, при гамма-опроміненні дозою близько 10 Гр (1 000 p), летальною для ссавців, поглинається енергія, яка може підвищити температуру лише на 0,001 °С.

Розрізняють пряму й непряму дію радіації на живі організми. Пряма дія полягає в радіаційно-хімічних перетвореннях молекул у місці поглинання енергії випромінювання. Пряме потрапляння в молекулу спричиняє її збуджений чи іонізований стан. Уражаюча дія пов'язана з іонізацією молекули. Непряма дія радіації полягає в пошкодженні молекул, мембран, органоїдів, клітин, що зумовлюється продуктами радіолізу води, кількість яких у клітині при опроміненні дуже велика. Заряджена частинка випромінювання, взаємодіючи з молекулою води, спричиняє її іонізацію.

За наявності розчиненого у воді кисню утворюються також потужний окислювач HO_2 ($\text{H}^+ + \text{O}_2 \rightarrow \text{HO}_2$) і нові пероксиди ($\text{HO}_2 + \text{H} \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2$). Ці сильні окислювачі протягом існування $10^{-6} - 10^{-5}$ с можуть пошкодити (змінити) багато біологічно важливих молекул – нуклеїнових кислот, ферментів, ліпідів мембран тощо. Крім того, у разі взаємодії радикалів води з органічними речовинами за наявності кисню утворюються органічні пероксиди, що також сприяє променевому пошкодженню молекул і структур клітини.

У разі зниження концентрації кисню в середовищі (тканині) зменшується ефект променевого ураження. Цей «кисневий ефект» виявляється на всіх рівнях організації біологічних об'єктів – від молекулярного до тканинного.

Пошкодження, що виникли раніше, можуть підсилюватися (розвиватися) внаслідок виникнення під дією випромінювань радіотоксинів; при нагромадженні помилок у процесах реплікації ДНК, синтезу РНК і білків;

унаслідок ушкодження ферментів, що забезпечують синтез біологічно важливих сполук тощо.

Для клітини найбільш небезпечно порушення шляхом опромінення унікальної структури ДНК. Інші зміни стосуються радіаційних впливів на ядерну мембрану й хроматин. Опромінення може також інактивувати ферменти, що беруть участь у репарації пошкоджень молекули ДНК. Ці й інші пошкодження як на рівні ДНК, так і хроматину насамкінець виражаються в змінюванні білкового синтезу, проходженні фаз клітинного циклу, в утворенні хромосомних аберацій, збільшенні частоти мутацій у клітинах, порушенні систем регуляції й загибелі клітини.

Серед тканин рослинного організму найбільш чутливими до радіації є меристеми. Їх називають критичними тканинами рослини, оскільки променеве ураження меристем визначає променеву хворобу і загибель всього організму.

Типовою реакцією рослин на опромінення є змінювання ростових процесів, до того ж залежно від дози спостерігаються як стимулюючі, так і пригнічуючі ефекти. Наприклад, незначні дози радіації (0,35–0,5 Гр, чи 0,035–0,05 кр) стимулюють ріст проростків гороху й кукурудзи протягом 4–6 днів після опромінення, а потім посилення росту припиняється. Стимулюючий ефект невисоких доз (5 Гр, або 500 р) використовують у виробничих умовах для передпосівного опромінення насіння кукурудзи, що збільшує її врожайність на 10–12 %. Найменш радіостійкі вегетуючі рослини: летальні дози опромінення для проростків високочутливих до радіації кормових бобів (6–8 Гр, або 0,6–0,8 кр) і гороху (10–15 Гр, або 1,0–1,5 кр) прирівнюються до летальних доз опромінення для багатьох ссавців (близько 10 Гр, або 1 кр). Опромінення призводить до різноманітних морфологічних аномалій у рослин (змінювання розмірів, скручування й зморшкуватість листків, гіпертрофія органів, поява пухлиноподібних утворень на всіх органах).

Значно змінюється радіостійкість в онтогенезі рослин. Рослина найчутливіша до опромінення під час проростання насіння і в період споро- й гаметогенезу. Під час дозрівання радіостійкість насіння зростає до максимуму.

Одноклітинні рослини найбільш стійкі до опромінення відразу після закінчення поділу й наприкінці фази синтезу ДНК.

Розвиток рослин як у філогенезі, так і в онтогенезі відбувається в умовах природної радіоактивності. На ранніх етапах розвитку життя на Землі радіоактивний фон був набагато вищим за сучасний і поступово знижувався внаслідок розпаду радіоактивних елементів земної кори, можливо тому більш давнім за походженням організмам властива підвищена радіостійкість. Високі дози радіації здатні витримувати ціанобактерії, гриби й лишайники.

8.9 Стійкість до інфекційних хвороб. Механізми захисту

Крім стійкості до розглянутих вище факторів зовнішнього середовища, рослини повинні бути захищені від багатьох біотичних факторів, насамперед від мікроорганізмів. У дикоростучих форм унаслідок тривалої спільної еволюції з іншими організмами виробилися різноманітні захисні механізми, які не завжди виявляються в культурних рослин, тому з'ясувати природні механізми стійкості, крім загальнонаукового значення, важливо і для визначення способів боротьби з хворобами сільськогосподарських рослин.

Стійкість до хвороби – це здатність рослини запобігати, обмежувати чи затримувати її розвиток. Стійкість може бути неспецифічною, чи видовою (за Н. І. Вавиловим) і специфічною, чи сортовою.

Видова стійкість захищає рослину від величезної кількості сапрофітних мікроорганізмів. Цей тип стійкості пропонується також називати *фітоімунітетом*. Унаслідок видової стійкості кожен вид рослин уражається небагатьма збудниками. Специфічна (чи сортова) стійкість стосується паразитів, здатних переборювати видову стійкість рослини й уражати її в тій чи іншій мірі. Ця стійкість дуже важлива для культурних рослин, оскільки саме специфічні патогени обумовлюють понад 90 % втрат від хвороб сільськогосподарських культур.

Інфекційні хвороби рослин спричиняють паразитичні гриби й бактерії, віруси, рослинні ґрунтові нематоди (фітогельмінти), рослини-паразити (повилика, заразиха, омела). Найбільші втрати врожаїв зумовлюють грибкові захворювання.

Характеристика збудників хвороб. Розрізняють такі групи патогенів:

1. Факультативні (необов'язкові) паразити, що, як сапрофіти, живуть на мертвих залишках рослин і можуть уражати й живі, але ослаблені рослини. Ці патогени легко культивуються на поживних середовищах і уражають рослини багатьох видів і таксономічних груп. Типовий приклад паразитів цієї групи – збудник сірої гнилі *Botrytis cinerea*.

2. Факультативні сапрофіти ведуть переважно паразитичний спосіб життя на невеликій кількості видів, зрідка сапрофітний. До них належать, наприклад, *Phytophthora infestans* – збудник фітофторозу картоплі.

3. Облігатні (обов'язкові) паразити не можуть існувати без рослини-господаря одного чи близьких родів. До облігатних паразитів належать усі віруси, багато грибів-паразитів рослин (наприклад *Puccinia graminis tritici* – збудник бурої іржі пшениць), але не бактерії. У процесі спільної еволюції з рослинами-господарями паразити цього типу виробили здатність потрапляти в тканини рослини, оминаючи її захисні механізми.

За особливостями живлення ці типи паразитів поділяють на некротрофів і біотрофів. Некротрофи (усі факультативні паразити й деякі факультативні сапрофіти) поселяються на попередньо знищеній ними тканині. Клітини рослини-господаря гинуть від токсинів, виділених патогеном, а потім вміст клітин розкладається позаклітинними гідролітичними ферментами, які також виділяються паразитом. Біотрофи (облігатні паразити) певний час співіснують з живими клітинами рослини-господаря. Вони потрапляють туди, оминаючи системи захисту рослини й не виділяючи токсинів, шкідливих для неї. Зазвичай гриб-біотроф живе в міжклітинниках, а поживні речовини отримує за допомогою гаусторій-присосок, що врастають у клітину. Таке співіснування

продовжується до спороносіння гриба, після чого рослина починає пошкоджуватися.

Патогени діють на рослину-господаря за допомогою виділених гідролітичних ферментів і токсинів. Ферменти розчиняють компоненти клітинних стінок і серединні пластинки, полегшуючи потрапляння паразита в тканини рослини-господаря й одночасно забезпечуючи його живленням. Токсини, що виділяються некротрофами і вбивають тканини рослин, називають фітотоксинами.

Генетична детермінованість взаємин господаря й паразита. Необхідно зазначити, що стійкість рослин перебуває під генетичним контролем (генетично детермінована). Це означає, що в процесі спільної еволюції в рослини-господаря і його паразита виникають комплементарні (відповідні один одному) пари генів: ген стійкості R1 у рослини і ген вірулентності A1 у паразита. Їхня взаємодія й визначає тип інфекції, до того ж стійкість і авірулентність – явище більш поширене, ніж вірулентність і сприйнятливність. Ця теорія отримала назву «ген-на-ген». Виявлення генів стійкості в диких форм істотно для селекційного введення їх у культурні сорти. Однак згодом сорт рослини, що має ген стійкості, може пошкоджуватися вірулентною расою паразита, який виникає згодом. Це властиво новим сортам. Швидка поява нових рас патогена обумовлюється високою швидкістю його розмноження, а також процесами гібридизації. Раси менш спеціалізованих паразитів, що не мають генів вірулентності, відрізняються кількісно за ступенем агресивності. Кожен сорт рослини уражається тільки сумісною з ним расою спеціалізованого патогена, що володіє комплементарним до гена стійкості рослини геном вірулентності. Якщо сорт до одних рас патогена виявляє стійкість, а до інших ні, цю стійкість називають вертикальною.

Горизонтальна, чи польова стійкість сорту, контролюється багатьма генами. Вона забезпечує низький, середній чи високий рівень стійкості до всіх рас патогена. Обидва типи стійкості можуть також поєднуватися.

Отже, стійкість рослин – це здатність рослин протистояти впливу екстремальних факторів середовища (грунтова і повітряна посуха, засолення ґрунтів, низькі температури тощо). Ця властивість вироблена у процесі еволюції й генетично закріпилося. У районах з несприятливими умовами сформувалися стійкі дикорослі форми і місцеві сорти культурних рослин. Властивий рослинам той чи інший рівень стійкості виявляється лише під час дії екстремального фактора середовища. Внаслідок дії такого фактора настає фаза подразнення – різке відхилення від норми низки фізіологічних параметрів і швидке повернення їх до норми. Далі відбувається зміна інтенсивності обміну речовин і пошкодження внутрішньоклітинних структур. До того ж пригнічуються всі синтетичні, активізуються всі гідролітичні процеси і знижується загальна енергозабезпеченість організму. У разі перевищення летального для організму порогу рослина гине. Якщо дія несприятливого фактора не досягла граничного значення, настає фаза адаптації. Адаптовані рослини значно менше реагують на повторну або ту, що посилюється, дію екстремального фактора. На цьому ґрунтується процес загартовування рослин. На організмовому рівні до механізмів адаптації додається взаємодія між органами. Ослаблення пересування по рослині потоків води, мінеральних та органічних сполук загострює конкуренцію між органами, припиняється їх ріст, органи не повністю розвиваються, інколи відбувається їх скидання (наприклад, масове опадання плодів при посухи). На популяційному рівні діє також відбір, який базується на відмінності ступеня стійкості рослин. Біологічна стійкість рослин визначається максимальним значенням екстремального фактора, під дією якого рослини ще утворюють життєздатні насіння; агрономічна – ступенем зниження врожаю чи іншого показника господарської корисності оброблюваних рослин. Рівні стійкості одного і того ж виду або сорту рослин до впливу різних чинників часто не збігаються (наприклад, зимостійкий вид може бути слабостійким до посухи). Тому рослини характеризуються за їхньою стійкістю до конкретного типу екстремального фактора (зимостійкість, газостійкість, солестійкість, посухостійкість тощо).

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Брайон О. В. Анатомія рослин / О. В. Брайон. – Київ : Вища школа, 1992. – 272 с.
2. Власенко М. Ю. Фізіологія рослин / М. Ю. Власенко, Л. Д. Вельямінова-Зернова, В. В. Мацкевич. – Біла Церква : Білоцерківський державний аграрний університет, 2006. – 504 с.
3. Грицаєнко З. М. Методи біологічних та агрохімічних досліджень рослин і ґрунтів / З. М. Грицаєнко, А. О. Грицаєнко, В. П. Карпенко. – Київ : ЗАТ «Нічлава», 2003. – 316 с.
4. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин / Ю. А. Злобін. – Суми : Університетська книга, 2004. – 464 с.
5. Кузнецов В. В. Физиология растений : учебник для вузов / В. В. Кузнецов, Г. А. Дмитриева. – М. : Высш. шк., 2005. – 736 с.
6. Лебедев С. И. Физиология растений / С. И. Лебедев. – М. : Агропромиздат, 1988. – 544 с.
7. Медведев С. С. Физиология растений / С. С. Медведев. – М. : Высш. шк., 2004. – 336 с.
8. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин / М. М. Мусієнко. – Київ : Либідь, 2005. – 808 с.
9. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин / М. М. Мусієнко. – Київ : Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.
10. Мусієнко М. М. Фотосинтез / М. М. Мусієнко. – Київ : Вища шк., 1995. – 247 с.
11. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Колос, 1970. – 255 с.
12. Полевой В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М. : Высш. шк., 1989. – 464 с.

13. Полевой В. В. Физиология роста и развития растений / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова. – Л. : Изд-во Ленинградского ун-та, 1991.– 238 с.
14. Полевой В. В. Физиология роста и развития растений / В. В. Полевой, Т. С. Саламатова. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. – 240 с.
15. Терек О. І. Ріст і розвиток рослин : навч. посібник / О. І. Терек, О. І. Пацула. – Львів : ЛНУ ім. І. Франка, 2011. – 328 с.
16. Товстуха Є.С. Фітотерапія / Є. С. Товстуха. – 2-ге вид. – Київ : Здоров'я, 1995. – 368 с.
17. Якушкина Н. И. Физиология растений : учеб. для студентов вузов, обучающихся по специальности 032400 – Биология / Н. И. Якушкина, Е. Ю. Бахтенко. – М. : Гуманитар. изд. центр ВЛАДОС, 2005. – 463 с.
18. Физиология растений : учебник для студ. вузов / [Н. Д. Алехина, Ю. В. Балнокин, В. Ф. Гавриленко и др.] ; под ред. И. П. Ермакова. – 2-е изд., испр. – М. : Издательский центр «Академия», 2007. – 640 с.
19. Фізіологія рослин з основами біохімії / [М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина, Н. В. Петерсон, В. С. Цибулько] ; під ред. М. М. Макрушина. – Київ : Урожай, 2005. – 544 с.

Навчальне видання

ТАРНОПІЛЬСЬКА Оксана Михайлівна

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

*(для студентів денної та заочної форм навчання освітнього рівня
«бакалавр» за спеціальністю 206 – Садово-паркове господарство)*

Відповідальний за випуск *В. П. Ткач*

Редактори : *В. І. Шалда, О. А. Норик*

Комп'ютерний набір *О. М. Тарнопільська*

Комп'ютерне верстання *І. В. Волосожарова*

План 2018, поз. 70 Л

Підп. до друку 06.09.2018. Формат 60 × 84/16.

Друк на ризографі. Ум. друк. арк. 6,8.

Тираж 50 пр. Зам. №

Видавець і виготовлювач:

Харківський національний університет
міського господарства імені О. М. Бекетова,
вул. Маршала Бажанова, 17, Харків, 61002.
Електронна адреса: rectorat@kname.edu.ua

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:

ДК № 5328 від 11.04.2017.