

**Міністерство освіти і науки України
Рівненський державний гуманітарний університет
Кафедра біології**

Ф І З І О Л О Г І Я ТА БІОХІМІЯ РОСЛИН

Курс лекцій

Навчальний посібник
для студентів напряму підготовки
6.040102 «Біологія»

Рівне, 2016

УДК 581.1 + 58:577 (07)

ББК 28.57 р.

Фізіологія та біохімія рослин. Курс лекцій.

Навчальний посібник для студентів напряму підготовки 6.040102 «Біологія» / В.В.Демчук. – Рівне: РДГУ, 2016. – 253 с.

Укладач:

В.В.Демчук, кандидат сільськогосподарських наук,
доцент кафедри біології

Рецензент:

Й.В.Гриб, доктор біологічних наук, професор кафедри
водних біоресурсів НУВГП

Л.В.Ойцюзь, кандидат біологічних наук, доцент
кафедри екології, географії та туризму РДГУ

В.О.Володимирець, кандидат біологічних наук, доцент
кафедри агрохімії, ґрунтознавства та землеробства
НУВГП.

Навчальний посібник складено у відповідності з програмою навчального курсу «**Фізіологія та біохімія рослин**» для студентів спеціальності «Біологія» денної та заочної форми навчання. В ньому наведено найголовніші теоретичні відомості та інформація за основними темами, що об'єднує навчальна дисципліна.

Затверджено на засіданні кафедри біології РДГУ
(Протокол № 5 від 8 червня 2016р.)

Друкуються за рішенням Вченої Ради Рівненського державного
гуманітарного університету (Протокол № ___ від _____ 2016р.)

Відповідальний за випуск: В.П.Марциновський, кандидат
біологічних наук, професор, завідувач кафедри біології РДГУ

©РДГУ, 2016

ЗМІСТ

ТЕМА 1. ВСТУПНА ЛЕКЦІЯ	7
1.1. Предмет і завдання фізіології рослин на сучасному етапі.....	7
1.2. Основні напрямки розвитку сучасної фізіології рослин.....	10
1.3. Роль фізіології рослин в програмуванні продуктивності рослин, прогнозуванні стану екологічних систем та охороні природи.....	11
1.4. Короткий нарис з історії розвитку фізіології рослин.....	11
1.5. Розвиток фізіології рослин в Україні.....	14
ТЕМА 2. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ	16
2.1. Клітина – основна структурна одиниця живого організму.....	16
2.2. Фізіологічна роль мембран.....	17
2.3. Функції тонопласту та вакуолі.....	19
2.4. Роль ендоплазматичного ретикулуму. Біогенез мембран.....	20
2.5. Фізіологічна роль гіалоплазми (цитозолі). Мікротрубочки та мікрофіламенти.....	20
2.6. Призначення і функції клітинної оболонки.....	21
2.7. Клітинне ядро.....	22
2.8. Пластиди і їх взаємоперетворення.....	23
2.9. Апарат Гольджі.....	24
2.10. Рибосоми.....	24
2.11. Лізосоми, пероксисоми, гліоксисоми.....	24
2.12. Мітохондрії.....	25
2.13. Хімічний та молекулярний склад рослинної клітини.....	25
2.14. Вуглеводи.....	25
2.15. Ліпіди.....	27
2.16. Амінокислоти. Білки.....	28
2.17. Ферменти. Вплив концентрації ферменту і субстрату на швидкість ферментативної реакції.....	30
2.18. Механізм дії ферментів.....	30
2.19. Нуклеїнові кислоти. Їх роль в біосинтезі білка.....	32
ТЕМА 3. ВОДНИЙ РЕЖИМ РОСЛИН	33
3.1. Роль води в життєдіяльності рослин.....	33
3.2. Молекулярна структура та фізичні властивості води.....	38
3.4. Осмос. Осмотичний тиск.....	38
3.5. Тургор та плазмоліз.....	39
3.6. Методи визначення осмотичного потенціалу.....	40
3.7. Поняття про хімічний і водний потенціал.....	40
3.8. Ґрунт – основне джерело води для рослини. Стан та форми ґрунтової води. Транспортування води рослиною.....	41
3.9. Сила висхідного потоку води в рослині.....	42
3.10. Підйом води в стовбурах дерев.....	45
3.11. Транспірація.....	45
3.12. Особливості водного режиму рослин різних екологічних груп.....	47
3.13. Водний дефіцит.....	48
3.14. Фізіологічні основи зрошення.....	49
ТЕМА 4. ФОТОСИНТЕЗ	51
4.1. Суть та значення фотосинтезу.....	51
4.2. Загальне рівняння фотосинтезу. Походження кисню.....	54
4.3. Докази поділу фотосинтезу на світлову і темнову фази.....	56
4.4. Листок як орган фотосинтезу.....	58

4.5. Хлоропласти	61
4.6. Фотосинтетичні пігменти	62
4.7. Первинні процеси фотосинтезу	73
4.8. Фотосинтетичне фосфорилування	82
4.9. Перша і друга фотосистеми	82
4.10. Фотоокислення	83
4.11. Темнова стадія фотосинтезу. Відновлювальний пентозо-фосфатний цикл.....	84
4.12. Фотодихання	91
4.13. Утворення білків при фотосинтезі	92
4.14. Шлях С – 4 карбоксильних кислот	92
4.15. Фотосинтез і врожай. Шляхи підвищення інтенсивності фотосинтезу та продуктивності рослин	93
<u>ТЕМА 5. СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ ТА ІНТЕГРАЦІЇ РОСТУ ТА МОРФОГЕНЕЗУ У РОСЛИН. НАДІЙНІСТЬ ІХ ФУНКЦІОНУВАННЯ</u>	94
5.1. Фізіологічні основи морфогенезу. Системи регуляції росту і розвитку.....	94
5.2. Метаболічна регуляція	94
5.3. Мембранна регуляція	95
5.4. Генетична регуляція	96
5.5. Трофічна регуляція	96
5.6. Фітогормональна регуляція	97
5.7. Молекулярні механізми дії фітогормонів	98
5.8. Електрофізіологічна регуляція	99
5.9. Регуляція росту світлом. Фотоперіодизм	99
5.10. Фітохромна система	100
5.11. Холод і реакція цвітіння. Яровізація	101
5.12. Інтеграція регуляторних механізмів на рівні організму	101
<u>ТЕМА 6. ДИХАННЯ</u>	103
6.1. Поняття про дихання. Його значення в житті рослин	103
6.2. Розвиток уявлень щодо природи механізмів і шляхів окисно-відновних перетворень у клітині	104
6.3. Теорії механізмів біологічного окислення	105
6.4. Дихання та бродіння	108
6.5. Субстрати дихання. Дихальний коефіцієнт	110
6.6. Каталітичні системи дихання	112
6.7. Шляхи окислення	113
6.8. Анаеробна фаза дихання. Гліколіз	114
6.9. Зв'язок дихання з бродінням за С.П. Костичевим	116
6.10. Основні шляхи дисиміляції вуглеводів	116
6.11. Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса) – другий етап дихання.....	116
6.12. Дихальний ланцюг. Окислювальне фосфорилування	123
6.13. Енергетичний баланс процесів дихання	133
6.14. Дихання – центральна ланка обміну речовин. Дихання і фотосинтез	133
6.15. Залежність дихання від умов навколишнього середовища	134
6.16. Залежність дихання від внутрішніх факторів	135
6.17. Механізм регуляції дихання на різних рівнях організації рослинного організму	136
<u>ТЕМА 7. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН</u>	138
7.1. Мінеральне живлення – один з основних етапів живлення. Методи вивчення мінерального живлення рослин	138
7.2. Макро-, мікро і ультрамікроелементи. Хелати	138
7.3. Явище антагонізму іонів	139

7.4.Фізіологічна роль макро-, мікро і ультрамікроелементів.....	141
7.5.Симптоми дефіциту елементів мінерального живлення.....	141
7.6.Мінеральні солі – основна форма мінерального живлення рослин.....	141
7.7.Коренева система, як орган поглинання та обміну речовин.....	142
7.8.Пасивне транспортування мінеральних солей в клітину.....	142
7.9.Роль адсорбції в поглинанні солей.....	144
7.10.Транспортування іонів через плазматичну мембрану. Активне транспортування іонів.....	144
7.11.Іонні насоси.....	145
7.12.Роль азоту в житті рослин. Кругообіг азоту в природі.....	146
7.13.Особливості азотного живлення бобових рослин. Біологічна фіксація азоту.....	147
7.14.Живлення азотом комахоїдних рослин, сапрофітів, паразитів та напівпаразитів.....	151
7.15. Грунт – середовище кореневого живлення рослин.....	151
7.16. Методи визначення поживної вартості (цінності) ґрунту.....	154
7.17. Фізіологічні основи застосування добрив.....	155
7.18. Зрівноваженість розчину і явище антагонізму іонів.....	155
7.19. Позакореневе підживлення.....	156
7.20. Основні види мінеральних добрив.....	156
7.21. Органічні добрива.....	157
7.22. Бактеріальні добрива.....	157
7.23. Використання культурами поживних речовин з мінеральних добрив.....	158
<u>ТЕМА 8. ГЕТЕРОТРОФНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН</u>	159
8.1. Сапрофіти.....	161
8.2. Паразити і напівпаразити.....	164
8.3. Мікотрофний тип живлення.....	166
8.4. Комахоїдні рослини.....	166
8.5. Гетеротрофне живлення за рахунок власних запасних речовин.....	168
<u>Тема 9. ФІЗІОЛОГІЯ ВИДІЛЕННЯ РЕЧОВИН</u>	169
9.1. Класифікація рослинних виділень. Екскреція. Секреція.....	169
9.2. Механізми виділення речовин.....	171
9.3. Секреція на клітинному рівні.....	173
9.4. Спеціалізовані секреторні структури та їхні функції.....	175
9.5. Зовнішні структури: трихоми, волоски, нектарники, осмофори, гідатоди.....	177
9.6. Внутрішні секреторні структури.....	180
9.7. Видільна функція кореневої системи.....	182
9.8. Леткі виділення рослин.....	185
<u>ТЕМА 10. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН</u>	188
10.1. Поняття „рiст” та „розвиток” рослин.....	188
10.2. Тип росту рослин, що визначається положенням меристем.....	189
10.3. Гетерогенність клітин в меристемі. Меристема спокою. Меристема чекання. Їх фізіологічне значення.....	190
10.4. Фізіолого – біохімічні особливості перших етапів проростання насіння. Послідовність росту різних частин зародка.....	190
10.5. Штучна культура ізольованих клітин, тканин і органів, практичне значення. Метод меристемних культур і його застосування в біотехнології.....	192
10.6. Залежність ростових процесів від температури, світла (синього, червоного), водозабезпечення, мінерального живлення, аерації.....	193
10.7. Подразливість і реакція рослин. Фітохром. Хімічна природа і фізіологічна роль.....	194

10.8. Рухи рослин. Способи рухів у рослин: внутрішньоклітинні, таксиси, верхівковий ріст, ростові рухи. Тургорні рухи. Фізіологічна природа ростових рухів.....	195
10.9. Розвиток рослин. Етапи органогенезу вищих рослин.....	196
10.10. Фізіологія запилення і запліднення.....	197
10.11. Цвітіння рослин і методи його регуляції за допомогою факторів зовнішнього середовища. Система внутрішньоклітинної регуляції цвітіння.....	198
<u>ТЕМА 11. ФІЗІОЛОГІЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ФАКТОРІВ ЗОВНІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА</u>	199
11.1. Стійкість рослин – адаптивне пристосування до конкретних умов існування.....	199
11.2. Поняття про стреси, їх різноманітність.....	200
11.3. Холодостійкість. Морозостійкість.....	200
11.4. Загартування рослин.....	202
11.5. Зимостійкість. Причини загибелі рослин при випріванні, випиранні, під льодовою кіркою, вимоканні.....	202
11.6. Підвищення зимостійкості рослин.....	203
11.7. Методи визначення морозостійкості.....	204
11.8. Посухостійкість та жаростійкість рослин. Вплив зневоднювання та перегріву на фізіологічні процеси.....	205
11.9. Солестійкість рослин. Галофіти. Заходи, спрямовані на підвищення солестійкості рослин.....	206
11.10. Газостійкість рослин. Основні види шкідливих інгредієнтів. Методи підвищення газостійкості.....	207
11.11. Стійкість рослин до радіації. Механізм підвищення радіостійкості.....	208
11.12. Стійкість рослин до інфекційних захворювань. Фізіологія хворої рослини. Фітоімунітет.....	209
<u>ТЕМА 12. ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН</u>	211
12.1. Способи розмноження рослин.....	211
12.2. Життєвий цикл різних видів рослин, зв'язок його з процесами цвітіння.....	213
12.3. Гормональна теорія цвітіння.....	214
12.4. Розповсюдження та збереження фактора, що спричинює цвітіння.....	215
12.5. Утворення квітки.....	221
12.6. Запилення та запліднення.....	229
12.7. Фізіологія дозрівання насіння, соковитих плодів та інших продуктивних частин рослин.....	233
12.8. Вегетативне розмноження.....	237
<u>ТЕМА 13. РОСЛИНИ ТА БІОСФЕРА</u>	243
13.1. Біологічний кругообіг. Екологічні цикли речовини в біосфері.....	243
13.2. Цикл вуглецю та кисню.....	245
13.3. Цикл азоту.....	247
13.4. Потік енергії.....	250

ТЕМА 1. ВСТУПНА ЛЕКЦІЯ

План.

- 1.1. Предмет і завдання фізіології рослин на сучасному етапі.
- 1.2. Основні напрямки розвитку сучасної фізіології рослин.
- 1.3. Роль фізіології рослин в програмуванні продуктивності рослин, прогнозуванні стану екологічних систем та охороні природи.
- 1.4. Короткий нарис з історії розвитку фізіології рослин.
- 1.5. Розвиток фізіології рослин в Україні.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусяченко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 13 – 25.
2. С.И. Лебедев. Физиология растений. Ст. 4 – 14.
3. П.А. Генкель. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1975. - ст. 5 – 10.
4. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 5 – 8.

1.1. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН НА СУЧАСНОМУ ЕТАПІ

Фізіологія рослин – це наука, яка вивчає функціональну активність рослинних організмів та механізми окремих функцій рослинних систем різних рівнів організації – від субклітинних структур до багатоклітинних цілісних рослин. Тому **предметом фізіології рослин є функції живих рослинних організмів, їхніх органів, тканин, клітин та надклітинних компонентів, а також причини тих або інших проявів їхньої життєдіяльності.**

Метою фізіології рослин є пізнання закономірностей життєвих функцій рослин та розкриття їхніх механізмів; формування уявлення про структурно – функціональну організацію рослинних систем різних рівнів.

Основні функції рослин, що вивчаються фізіологією – це дихання, фотосинтез, кореневе живлення, транспірація, ріст та розвиток, адаптація до зовнішніх умов та механізм стійкості рослин і ряд інших процесів.

Важливим аспектом фізіології рослин є практична направленість її досліджень, завдяки чому ця наука цілком обґрунтовано вважається теоретичною основою раціонального землеробства та біотехнології рослин.

Входячи до циклу ботанічних дисциплін, фізіологія рослин має тісні взаємозв'язки з біохімією, біофізикою, імунологією, генетикою, математичним моделюванням, найтісніше пов'язана з фізіологією тварин. Адже якщо рослини та тварини, як і все живе походять від одного кореня, то все живе повинно володіти певними

спеціальними рисами, як наприклад дихання, живлення, подразливість, само відтворення тощо. У зв'язку з цим ми будемо, по можливості, постійно підкреслювати загальнобіологічні закономірності та шукати взаємозв'язки між окремими фізіологічними явищами.

Щоб пізнати життя рослини, слід насамперед проаналізувати всі окремі прояви її життєдіяльності, детально вивчити ті фізичні та хімічні явища, які лежать в основі життєвих процесів. Цьому служить **аналітичний метод** дослідження. Однак, пізнавши окремі складові частини, фізіолог повинен відновити картину життєдіяльності рослинного організму як єдиного цілого. Тому за аналітичним методом слід застосовувати **синтетичний метод**. Використовуючи цей метод, потрібно враховувати особливості перебігу різних життєвих процесів у різних конкретних видів та сортів рослин, їх залежність від умов навколишнього середовища.

Для цього синтезу (експериментального або логічного) фізіолог не може задовольнитися лише аналізом життєвих явищ; повинен знати історію розвитку організмів. Тому, поряд з експериментальним порівняльним методом фізіолог повинен використати як доповнення **історичний метод**.

Причину завершеності (досконалості) органічних форм пояснює еволюційна теорія. Тому в даний час ми стаємо свідками посилення зв'язків з еволюційним вченням та виділенням перспективного розділу – еволюційної фізіології. Вона вивчає розвиток пристосувальних реакцій в онтогенезі при зміні умов навколишнього середовища, а також історичний розвиток самого онтогенезу, тобто функції і структуру загального метаболізму та окремих його ланок в рослині. Іншими словами, **вивчення функціональних пристосувань в онтогенезі та філогенезі є найбільш загальним завданням еволюційної фізіології**.

Інтенсифікація рослинництва, розвиток аграрного сектора України стає провідним фактором негативного впливу на біосферу, хімічного та біогенного, включаючи генетичне забруднення середовища. Тому слід **створити екологічно чисті системи і технології на основі вивчення тонкої фармакології та біохімії рослин. На цій основі слід створити різноманітні регулятори росту рослин та добрива, антистресові препарати нових поколінь та, насамперед, навчитися керувати власними ендегенними регуляторними системами рослин, уникаючи застосування зовнішніх (екзогенних) хімічних регуляторів**.

Спостерігається справжній переворот вчення про процеси росту й розвитку рослин. Фітогормонологія ставить питання про можливість управління процесами онтогенезу рослин, створюючи шляхом спрямованого синтезу препарати, які впливають на ростову реакцію. Пізнання ендогенних механізмів гормональної регуляції має не лише теоретичне, а й практичне значення, що тісно прилягає до вирішення проблеми продукційного процесу, стійкості рослинних організмів.

Зростання врожайності сільськогосподарської продукції супроводжується погіршенням її якості (знижується білковість пшениць, цукристість коренів цукрових буряків, зростає забрудненість продукції пестицидами). Тому слід розробити фізіологічні основи управління якістю врожаю шляхом оптимізації та збалансованості процесів кореневого живлення та росту, фотосинтезу й накопичення господарсько – цінних продуктів, в тому числі вторинних біосинтезів.

В даний час, коли під впливом антропогенного стресу катастрофічно руйнуються природні екосистеми, еколого – фізіологічні дослідження, в тому числі дикоростучих рослин, набувають вагомого теоретичного й практичного значення . порівняно зі штучними екосистемами (агрофітоценозами) фізіологію рослин природних екосистем вивчено дуже мало. Разом з тим, ці екосистеми, їхній рослинний світ характеризується рядом унікальних особливостей. До них належать величезний еволюційно зумовлений генетичний потенціал, різноманітність шляхів адаптації в широкому діапазоні умов існування, дещо інші, аніж у культурних рослин принципи регулювання процесів життєдіяльності.

Вивчення корисних для людини властивостей у конкретних дикорослих видів (висока стійкість, конкурентоспроможність, типи життєвих стратегій) може відкрити шляхи впровадження їх в генотип культурних рослин, а також допомогти підібрати види для проведення природовідновних заходів.

Як відомо, приблизно з чверті мільйона існуючих видів покритонасінних економічне значення мають всього лише декілька сотень видів, а кількість основних сільськогосподарських культур не перевищує декількох десятків. Тому дослідження в даному напрямку в перспективі дозволять ввести нові види як для одержання продуктів харчування, так і як джерела різноманітної сировини.

Глибоких досліджень потребує проблема фізіології хворої рослини, фізіологія грибів – патогенів, а також проблема взаємодії між рослинами (алелопатія), її чинники і фізіологічні механізми.

Нарешті, ми стоїмо на порозі того, щоб порушити рівновагу земної атмосфери. Через всезростаючі потреби в енергії людство змушене брати участь в сумнівному експерименті, адже на відміну від рослин людина не навчилась безпосередньо використовувати енергію Сонця. Вирішення цієї проблеми рослинним організмом на голову вище технічних рішень, відомих людству. Притаманний рослині процес фотосинтезу продовжує зберігати таємницю того, як в зеленому листку завдяки сонячній енергії утворюються продукти харчування всього живого на Землі. Розкриття природи фотосинтезу наблизить нас до розуміння походження живого, приборкання сонячної енергії, штучного синтезу вуглеводів, жирів та білків.

1.2. ОСНОВНІ НАПРЯМКИ РОЗВИТКУ СУЧАСНОЇ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

В розвитку фізіології рослин на сучасному етапі виділяють наступні напрямки:

- **Біохімічний.** Характерний тим, що для виявлення шляхів проходження реакцій органічного синтезу в клітинах, процесу мінерального живлення і інших поєднуються зусилля фізіологів і біохіміків. Знаючи хімізм процесу, участь в ньому ферментів і факторів навколишнього середовища можна виявити його сутність.
- **Біофізичний.** Характерний використанням в проведенні фізіологічних експериментів досягнень фізики як науки про природу. Йдеться, зокрема, про вплив на фізіологічні процеси температури повітря, атмосферного тиску, вологості повітря і ґрунту та інших явищ, а також про використання високоточних приладів для проведення досліджень.
- **Онтогенетичний.** Охоплює ту частину фізіологічних досліджень, де вивчається вплив тих чи інших процесів на рослину в процесі її розвитку.
- **Еволюційний.** Вивчає фізіологічні процеси в рослині в напрямку її історичного розвитку.

- **Математичний.** Передбачає використання у вивченні фізіологічних процесів методів математичного прогнозування, статистики та ін.
- **Екологічний.** Вивчає вплив умов навколишнього середовища на проходження в рослинах фізіологічних процесів.
- **Синтетичний (кібернетичний).** Передбачає використання всього комплексу наявних знань для прогнозування фізіологічних процесів, програмування врожаю сільськогосподарських культур та інше.

1.3. РОЛЬ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН В ПРОГРАМУВАННІ ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН, ПРОГНОЗУВАННІ СТАНУ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ ТА ОХОРОНІ ПРИРОДИ

Знаючи агрохімічну характеристику ґрунту, винос поживних речовин рослинами на одиницю продукції, коефіцієнт транспірації і прогноз погоди на вегетаційний період можна достатньо достовірно програмувати врожай сільськогосподарських культур.

Спеціалісти з питань фізіології рослин, розуміючи суть і природу фізіологічних процесів можуть впливати на їх проходження в екологічних системах, прогнозувати їх стан на найближчий час, давати рекомендації по охороні природи і раціональному використанню природних ресурсів. Наприклад, під керівництвом спеціалістів сільського господарства проводиться догляд і рекультивация заплавл річок, луків і пасовищ, вирощування врожаю польових культур, спеціалісти лісового господарства проводять заходи по прочистці і догляду лісів, рибного господарства – по охороні і раціональному використанню водойм, не допускаючи їх забруднення і зменшення рибних ресурсів.

1.4. КОРОТКИЙ НАРИС З ІСТОРІЇ РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

Серед інших біологічних дисциплін фізіологія рослин займає особливе місце в зв'язку з тим, що її вік досягнув уже більше як двох століть. Зародилася вона в XVII – XVIII століттях в лоні ботаніки.

Початок науковому підходу до фізіології зробив Ян – Батіст ван – Гельмонт (1579 – 1644 рр.), який провів перший кількісний вегетаційний дослід з метою вивчення шляхів живлення рослин. Одержаний результат вчений пояснив виключно поглинанням води.

Так виникла помилкова теорія водного живлення рослин, яка протрималася майже до XIX ст.

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

У 1727 р. англійський ботанік і хімік С. Гейс у своїй книзі „Статика растений” висловлює здогади про можливість живлення рослин за допомогою листків із повітря. Його, без сумніву, слід віднести до засновників фізіології рослин – науки, яка сформувалася майже на пів століття пізніше, коли в 1771 – 1782 рр. Д. Прістлі, Я. Ингенхауз та Ж. Сенеб’є виявили ті компоненти, за рахунок яких відбувається повітряне живлення рослин.

Пізніше Н. Соссюр (1767 – 1845 рр.) шляхом точного хімічного аналізу довів, що рослини на світлі засвоюють вуглець із CO₂, виділяючи при цьому кисень. Так поступово складалось уявлення про фотосинтетичну функцію рослин, хоча саме термін фотосинтез В. Пфеффер запропонував лише в 1877 р.

Однак, як самостійна галузь науки фізіологія рослин остаточно сформувалася у 1800 р., коли Ж. Сенеб’є (1742 – 1803 рр.) ввів термін „фізіологія рослин” та написав перший підручник з цієї дисципліни, де сформував суть предмета, його методи і завдання.

В Росії фізіологія рослин довго не відокремлювалася в самостійну науку і лише в 1863 р. новим університетським статутом були створені кафедри фізіології рослин. Першим російським ботаніком – фізіологом треба вважати С.О. Рачинського (1833 – 1902 рр.), професора фізіології рослин в Московському університеті, де з 1872 р. широку діяльність розгорнув **К.А. Тімірязєв**. У Петербурзькому університеті з 1861 р. курс фізіології рослин викладав професор **А.С. Фамінцин** (1835 – 1918 рр.). На першому етапі розвитку фізіологія рослин була наукою університетською. Перший російський підручник з фізіології рослин написав у 1887 р. професор А.С. Фамінцин, на зміну йому в 1891 р. вийшов у світ підручник В.І. Палладіна, який перевидавався дев’ять разів.

Вагомий внесок в розвиток різних напрямків фізіології рослин в XIX ст. внесли Ж. Буссенго, А.С. Фамінцин, К.А. Тімірязєв, М.С. Цвет, (фотосинтез), І.П. Бородін, О.М. Бах, Г. Бертран, В.І. Палладін, Л. Пастер (дихання), Г. Дютроше, Г. де Фріз, Ю. Сакс (водний режим), Ю. Лібіх, Г. Гельрігель, Й. Кноп,

С.М. Виноградський, М. Бейерінк, Д.М. Прянішніков (мінеральне живлення), Й.В. Баранецький, Г. Фехтінг, Г. Клебс (ріст та розвиток рослин) і інші.

На початку ХХ ст. відбулась остаточна диференціація фізіології рослин на основні її розділи, причому деякі з них набули такого великого значення, що в перші десятиріччя вони перетворилися на самостійні дисципліни з власними теоретичними основами та широким виходом в практичну: 1902 р. – вірусологія, 1910 – агрохімія, 1930 – мікробіологія, біохімія.

В цей період значного успіху досягнуто в розкритті біохімічних механізмів дихання (В.І. Палладін, Г.В. Віланд, С.П. Костичев та ін.), фотосинтезу (Р. Вільштеттер, К. Ван – Ніль, Р. Хілл, М. Кальвін, Д. Арнон), дослідженні ендогенних регуляторів росту (М.Г. Холодний, Ф. Вент, Ф. Кегль, Й. Куросава та ін.), вивчені механізми стійкості рослин (М.О. Максимов).

З 30^х до 50^х років ХХ ст. розвиток фізіології рослин було направлено на прикладні дослідження. Фізіологія рослин перетворилася на фізіологічну службу рослинництва.

На зміну періоду деякої самоізоляції фізіології рослин настав період модернізації та її інтеграції з іншими науками, час впровадження в фізіологічний експеримент високочутливих методів біофізики, молекулярної та клітинної біології, який продовжується і тепер. Змінилась сама техніка фізіологічних експериментів, проводяться фундаментальні дослідження, на основі яких народжуються принципово нові біотехнології рослин. Новий етап розвитку фізіології рослин характеризується процесом асиміляції та інтеграції даною наукою досягнень інших експериментальних біологічних наук.

Наступником і продовжувачем традицій фізіології рослин став академік А.Л. Курсанов, який дав нову орієнтацію розвитку фізіології рослин, створивши відому курсанівську школу.

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

Інтенсивно досліджуються механізми регуляторної дії фітогормонів (О.М. Кулаєва, В.В.Польовий), метаболізм

фітогормонів і регуляція росту (В.І. Кефелі), розпочались дослідження імунохімії рослин (О.Д. Володарський).

Поряд з фундаментальними дослідженнями на сучасному етапі головного значення набувають проблеми розкриття механізмів саморегуляції та інтеграції, стійкість організму до умов навколишнього середовища, високу продуктивність та ін.

1.5. РОЗВИТОК ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН В УКРАЇНІ

Одним із основоположників фізіології рослин в Україні є учень засновника даної науки в Росії А.С. Фамінцина, професор Київського університету Й.В. Баранець кий (1843 – 1905 рр.). Його основні наукові праці присвячені вивченню проблем росту, водного режиму, анатомії рослин.

Вагомий внесок в розвиток прикладної фізіології рослин в Україні вніс Є.П. Вотчал (1864 – 1937 рр.), який з 1890 р. очолював кафедру фізіології рослин та мікробіології Київського політехнічного інституту.

Фотосинтез і хлорофіл, явище фотоперіодизму, закономірності біосинтезу вторинних метаболітів, адаптація організмів до умов довкілля, оригінальні уявлення відносно процесів росту та розвитку рослин – далеко не повний перелік проблем, у вирішенні яких брав участь В.М. Любименко (1873 – 1937 рр.), один з найбільш видатних ботаніків – фізіологів, який організував фітофізіологічні лабораторії в Харкові, Києві, Криму.

Світове визнання українській фізіології рослин принесли роботи М.Г. Холодного (1882 – 1953 рр.) з фітогормонології. Він вніс вагомий внесок у фізіологію, анатомію, екологію рослин та ґрунтову мікробіологію.

У становленні фізіології рослин велика заслуга належить В.І. Палладіну (1859 – 1922 рр.), який працював професором фізіології та анатомії рослин Харківського університету з 1889 р., був директором Нікітського Ботанічного Саду, читав лекції у Тавричному університеті (Сімферополь). Основні праці Палладіна присвячені процесам дихання рослин та участі в них ферментів.

У вивченні продихового апарату і транспірації рослин значна заслуга належить Н.Т. Гамораку (1892 – 1937 рр.), який працював у Кам'янець – Подільському університеті.

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

У 30-і роки значний вклад в розвиток фізіології рослин внесли О.О. Табенецький, І.М. Толмачов, А.С. Оканенко, Ф.Ф. Мацков, М.Г. Молотковський, В.К. Залеський, Ф.М. Порождко та ін.

В 1946 р. на базі відділу фізіології живлення та агрохімії Інституту ботаніки було створено Інститут фізіології рослин та агрохімії АН України під керівництвом О.І. Душечкіна (1874 – 1956 рр.), який став координатором всіх науково – дослідних робіт в закладах республіки.

Для українських фізіологів традиційною стала розробка проблем росту та розвитку рослин (С.О. Гребінський, Т.Т. Демиденко, Ф.Л. Калінін, Г.Х. Молотковський та ін.)

Проведено фундаментальні дослідження фізіології окремих органів рослин, зокрема фізіології кореня та листка (К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, Т.М. Богданов та ін). Загальнонаукове значення мають проведені в Україні фундаментальні дослідження з фізіології цукрового буряка (О.І. Душечкін, А.С. Оканенко, І.М. Толмачов, І.Ф. Бузанов), винограду (І.І. Бубряк, С.Я. Мінінберг).

Загальне визнання в світовій науці мають праці академіка А.М. Гродзинського – основоположника сучасної алелопатії.

В 60-і роки розпочаті дослідження взаємовідносин рослин і мікроорганізмів та проблеми симбіотичної азотофікації (А.В. Манорик, Ю.П. Старченков).

Розкриттю проблеми фізіологічної стійкості рослин присвятили свої праці Д.П. Проценко, М.О. Соловійов, О.І. Колоша, І.Г. Шматько, Р.Ф. Процко, В.П. Тарабрін і інші).

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. Холодного, Центральний ботанічний сад АН України та інші ботанічні сади, Інститут гідробіології, Інститут клітинної біології, кафедри фізіології рослин і ботаніки університетів сільськогосподарських та педагогічних вузів, лабораторії галузевих НДУ УААН.

Тема 2. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

План.

- 2.1. Клітина – основна структурна одиниця живого організму.
- 2.2. Фізіологічна роль мембран.
- 2.3. Функції тонопласту та вакуолі.
- 2.4. Роль ендоплазматичного ретикулуму. Біогенез мембран.
- 2.5. Фізіологічна роль гіалоплазми (цитозолі). Мікротрубочки та мікрофіламенти.
- 2.6. Призначення і функції клітинної оболонки.
- 2.7. Клітинне ядро.
- 2.8. Пластиди і їх взаємоперетворення.
- 2.9. Апарат Гольджі.
- 2.10. Рибосоми.
- 2.11. Лізосоми, пероксисоми, гліоксисоми.
- 2.12. Мітохондрії.
- 2.13. Хімічний та молекулярний склад рослинної клітини.
- 2.14. Вуглеводи.
- 2.15. Ліпіди.
- 2.16. Амінокислоти. Білки.
- 2.17. Ферменти. Вплив концентрації ферменту і субстрату на швидкість ферментативної реакції.
- 2.18. Механізм дії ферментів.
- 2.19. Нуклеїнові кислоти. Їх роль в біосинтезі білка.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусяченко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 26 – 59, 66 – 71, 242 – 252.
2. С.И. Лебедев. Физиология растений. Ст. 15 – 88.
3. П.А. Генкель. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1975. - ст. 11 – 44.
4. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 9 – 61.

2.1. КЛІТИНА – ОСНОВНА СТРУКТУРНА ОДИНИЦЯ ЖИВОГО ОРГАНІЗМУ

За сучасними уявленнями, клітина – це елементарна одиниця живої системи, логічний вихідний пункт, з якого розпочинається вивчення організму. Всю різноманітність клітин можна розділити на 2 групи: клітини, які забезпечують метаболізм та ті, в яких немає метаболічної активності. Найактивнішими є клітини паренхіми, на долю яких припадає 80 % всіх клітин рослинного організму. Кожна жива клітина по суті само відтворююча хімічна система, оточена плазматичною мембраною (плезмолемою), яка контролює транспортування речовин та забезпечує структурну і біохімічну відособленість

клітин. Регулюючи обмін між внутрішнім та навколишнім середовищем, вона забезпечує стабільність (гомеостаз) системи. Для визначення живого вмісту клітин Р. Браун ввів поняття ядро (1831 р.), Я. Пуркінє (1840 р.) – протоплазма, а Е. Страсбургер (1882 р.) – цитоплазма. Цитоплазма, яка в більшості клітин заповнює весь внутрішній простір, містить ряд органел та різноманітні розчинені речовини. Кожна клітина має ДНК, в якій закодована генетична інформація. Генетичний код однаковий для всіх організмів, які розділяють на прокаріоти (деядерні) та еукаріоти, в яких ДНК зв'язані з білком, організована в хромосоми, що містяться в ядрі. Еукаріотичні клітини з допомогою мембран розділені на компартаменти. Поява електронного мікроскопу дала змогу з'ясувати ультраструктурну організацію клітини. **Характерною рисою структури рослинної клітини є наявність клітинної оболонки, пластид, центральної вакуолі та відсутність центріоли в процесі їх ділення. Як і всі еукаріоти, вона також має ядро з ядерцями, ендоплазматичний ретикулум, мікро тільця, апарат Гольджі, рибосоми, цитоскелет – мікротрубочки та мікрофіламенти.** В рослинній клітині можна виділити 3 важливі зони: клітинна оболонка, протопласт, вакуоля. **Органели і всі включення в живій рослинній клітині знаходяться в постійному русі в цитоплазмі – циклозі.**

Цитоплазма – напіврідка, прозора і в'язка гомогенна маса, розташована під клітинною оболонкою у вигляді відносно тонкого пристінного шару. Зрідка її може пронизувати вакуолярний простір клітини.

Хімічний склад цитоплазми досить складний. Основну її масу становить вода (80 – 90 %), білки (10 – 12 %), ліпіди (2 – 3 %), цукри (1 – 2%), мінеральні речовини (1 – 1,5 %). Цитоплазма – біологічний колоїд і знаходиться в тісній взаємодії з органелами, які вона оточує.

У рослинній клітині цитоплазма – обов'язкова складова частина, в якій відбуваються життєві процеси – синтез і дихання, проникність і ріст, подразливість і рух та ін.

2.2. ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ МЕМБРАН

Протопласт зовні та з середини обмежений відповідними мембранами – плазмалема відокремлює його від клітинної стіни, а тонопласт – від вакуолі. Розрізняють також мембрани

ядра, мітохондрії, пластид, субодиниць апарата Гольджі, а також внутрішні мембрани цитоплазми (ендоплазматичний ретикулум), мітохондрії і хлоропластів. Мембрани – високоорганізовані структури клітини. Їх склад залежить від типу і функцій, але в усіх випадках в них є ліпіди та білки.

В 1959 р. Робертсон висунув гіпотезу будови „елементарної” мембрани, в якій він постулював структуру – спільну для всіх біологічних мембран: всі мембрани являють собою 3 – шарову структуру, в якій центральний ліпідний подвійний шар, розташований між двома шарами білка, загальною товщиною 7,5 нм. Завдяки сучасним методам (рентгеноструктурний аналіз, електронний парамагнітний резонанс – ЕПР, ядерний магнітний резонанс – ЯМР) можна виявити деталі структури мембрани на молекулярному рівні. Важливі деталі були одержані завдяки застосуванню методу замороження – сколювання. Було виявлено білкові молекули, занурені в ліпідний шар. В 1972 р. С. Сінгер та Г. Ніколсон запропонували рідинно – мозаїчну модель мембрани, згідно якої молекули білків в ліпідах утворюють щось подібне до мозаїки. **Ліпіди в мембранах представлені фосфоліпідами, гліколіпідами та стеролами.**

Ліпіди з різних мембран досить схожі. Що ж стосується білків, то кожному типу мембран властивий свій тип білка, відповідно до тих фізіологічних функцій, які дана мембрана виконує в клітині. Білки мембран виконують різноманітні функції: ферментів, іонних каналів, насосів, переносників, рецепторів, структурних білків.

Лабільна структура мембран дає змогу їм виконувати найрізноманітніші функції: бар’єрну, транспортну, осматичну, електричну, структурну, енергетичну, біосинтетичну, секреторну, рецепторно – регуляторну тощо. Кожна органела теж має свої власні функції. Ці функції здійснюються в унікальному внутрішньому середовищі, яке створюється завдяки вибірковій проникності та іншим специфічним властивостям мембран, що оточують органелу та відокремлюють її від решти компартиментів протопласта.

Білки і ліпіди як складові частини здатні до само збирання, наприклад, гідрофобні мембранні білки швидко асоціюють один з одним. Припускають, що структурні білки мембрани визначають орієнтацію інших мембранних білків. Ліпідний шар мембран формується за рахунок ліпідів, які синтезуються в ендоплазматичному ретикулумі, хлоропластах,

сферосомах. Крім того, гліколіпіди, а також глікопротеїни, які синтезуються в апараті Гольджі з допомогою везикул транспортуються до місць їхнього збирання. Сам процес збирання відбувається в декілька етапів за принципом пізнання складових частин.

Досліди з міченими попередниками окремих мембранних компонентів показали, що **швидкість метаболічного оновлення мембрани досить висока, тобто її ділянки постійно руйнуються та ресинтезуються**. Мічені попередники залишаються в мембрані кілька годин, а далі вони зникають з мембрани та з'являються в інших ділянках клітини.

Отже, мембранний принцип організації поверхні цитоплазми та органолів клітини – основа її біологічної активності та функціонування як єдиної живої системи.

Плазмалема оточує зовнішню поверхню протопласта, плазмодесмами вона переходить з однієї клітини до іншої. Зовнішня поверхня плазмалеми вкрита зануреними в глибокі гранулами до 15 нм. діаметром. Їх вважають за ферментні комплекси, що відповідають за синтез целюлозних мікрофібрил клітинної стінки. Крім того, вона породжує обмін речовин між клітиною та зовнішнім середовищем, передає гормональні та зовнішні сигнали, які контролюють ріст та диференціювання клітини.

2.3. ФУНКЦІ ТОНОПЛАСТУ ТА ВАКУОЛІ

Вакуоля – компартамент всередині протопласта, що заповнений водним розчином (клітинний сік) та відокремлений від цитоплазми мембраною, що називається тонопластом. Меристелитичні клітини мають безліч вакуолей, тоді як паренхімні – одну або кілька, які займають 90 % її об'єму. **Вакуолярний сік відрізняється не лише у різних рослин, а і в клітин різних тканин.** Спільне між ними – вода. Концентрація розчинених речовин досягає 0,4 – 0,6 м. Сюди входять неорганічні солі: (натрій, калій, кальцій, магній, хлор, залишки SO_4^{2-} , PO_4^{3-}), вуглеводи, органічні кислоти, фенольні сполуки, азотисті сполуки, білки, в тому числі деякі ферменти, таніни, алкалоїди. В деяких вакуолях можуть бути нерозчинні сполуки (кристали, аморфні відклади). Тонoplast накопичує ці речовини активним транспортуванням, що здійснюється за допомогою пермеаз або за рахунок злиття з пухирцями, які рухаються від апарата Гольджі.

Вакуолі виконують опорну функцію, створюючи тургор, функцію запасання або накопичення відходів роботи

цитоплазми. Прикладом запасного органа є вакуолі зернівок, які запасують білки, перетворюючись на алейронові зерна. В них є також ферменти, завдяки яким виконується 3 функція – лізосомна. Доведено, що ці ферменти розщеплюють матеріал, який надходить у вакуолі з пухирцями апарата Гольджі, тому вакуолі здатні діяти як лізосоми.

Вважають, що вакуолі утворюються з ендоплазматичного ретикулуму.

2.4. РОЛЬ ЕНДОПЛАЗМАТИЧНОГО РЕТИКУЛУМУ БІОГЕНЕЗ МЕМБРАН

Ендоплазматичний ретикулум – це складна тримірна мембранна система, форма і протяжність якої визначаються типом клітини, стадією її диференціювання. В 3 вимірах вона має пластинчасту будову і складається мембранних мішечків – цистерн. На їх поверхні з допомогою електронного мікроскопа можна бачити численні рибосоми, де відбувається синтез білка клітини, ліпідів; мають досить розгалужений гладенький трубчастий ендоплазматичний ретикулум. Обидва типи ендоплазматичного ретикулуму мембран одночасно і в одній клітині, причому між ними існують взаємозв'язок. Функції шорсткуватого ендоплазматичного ретикулуму пов'язані з транспортуванням білків, синтезованих на його поверхні. Ендоплазматичний ретикулум відіграє провідну роль в біогенезі клітинних мембран, тому що він є основним місцем синтезу як мембранних білків, так і ліпідів клітин. В ендоплазматичному ретикулумі локалізовані кінцеві етапи синтезу мембранних ліпідів, зокрема гліколіпідів та фосфоліпідів. Останні забезпечують процес формування мембран, мітохондрій і хлоропластів. Окрім того, в ендоплазматичному ретикулумі відбувається біосинтез стероїдів, синтез всіх ненасичених кислот: саме тут синтезуються властиві лише рослинам жирні кислоти – лінолева, ліноленова, арахідонова. Похідними мембран ендоплазматичного ретикулуму є мембрани вакуолі, сферосом, мікрогілець та ін.

2.5. ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ ГІАЛОПЛАЗМИ (ЦИТОЗОЛ) МІКРОТРУБОЧКИ ТА МІКРОФІЛАМЕНТИ

Середній шар, що становить основну масу цитоплазми, називають гіалоплазмою (мезоплазмою). Гіалоплазма є матриксом для органел, забезпечуючи просторове розташування і їх взаємодію. Вона здатна до активного руху і

бере участь у внутрішньоклітинному транспортуванні речовин. За властивостями основна біоплазма є колоїдом, здатним переходити з стану гелю в стан золю і навпаки. Її функції пов'язані з явищами росту, морфогенезу, цитоплазматичної спадковості, передаючи подразнення тощо.

Гіалоплазма відіграє важливу роль в життєдіяльності клітини завдяки вмісту розчинних білків – ферментів, вуглеводного, ліпідного та азотного обміну. Частина білків гіалоплазми формує специфічні ультраструктури – мікротрубочки і мікрофіламенти.

Мікротрубочки виявлено майже у всіх еукаріот. Це циліндричні структури діаметром 24 нм. Мікротрубочки виконують найрізноманітніші функції. Разом з мікрофіламентами, які являють собою довгі нитки швидкопливного білка актину товщиною 5 – 7 нм., вони формують гнучку структуру цитоскелету. Вони контролюють також упаковку целюлозних мікрофібрил в клітинній оболонці, направляють пухирці диктіосом в процесі їхнього руху до новостворюваної клітинної оболонки тощо.

2.6. ПРИЗНАЧЕННЯ І ФУНКЦІЇ КЛІТИННОЇ ОБОЛОНКИ

В більшості рослинних клітин плазмалема оточена жорсткою клітинною оболонкою, яка обмежує розміри протопласта, визначає морфологію, а значить і функцію клітини, бере безпосередню участь в регуляції росту на фазі розтягування. Клітинну оболонку, яка формується під час поділу клітини, називають **первинною** оболонкою. Пізніше в результаті потовщення формується **вторинна** оболонка. Первинна оболонка складається з целюлозних мікрофібрил, які занурені в матрикс з складних поліцукрів некристалічної форми (структура нагадує залізобетон).

Компоненти матриксу - геміцелюлоза та глікопротеїни. Відомості про біосинтез білків клітинної оболонки досить незначні. Припускають наявність в ній як структурних білків, так і ферментів. Структурний білок – екстенсин складається в основному з глікопротеїнів, де 20 % припадає на амінокислоту **Z** – оксипролін. За даною ознакою цей білок нагадує білок тваринних клітин – колаген. Передбачають, що екстенсин бере участь в розтягуванні клітинної оболонки.

У вищих рослин клітинна оболонка має 3 шари: серединна пластинка, первинна та вторинна оболонки.

Серединна пластинка утворює аморфний шар з пектинових речовин між первинними оболонками сусідніх клітин. Вона є першим шаром, який утворюється при діленні клітини. Потім на середній пластинці з обох боків дочірні клітини формують первинну оболонку. Ці первинні оболонки немовби розтягуються в процесі росту. Під кінець росту дочірніх клітин розпочинається формування вторинної оболонки, яка продовжується навіть після закінчення росту. **Первинні оболонки різні за товщиною**, тонкі їх ділянки утворюють так звані первинні порові кола, крізь які проходять плазмодесми, що з'єднують сусідні протопласти.

Вторинна оболонка не відкладається на первинних порових полях. Відповідно в них теж утворюються пори.

Складові компоненти матриксу – пектин та геміцелюлози, як і глікопротеїни переносяться до оболонки диктіосомами. Целюлозні мікрофібрили синтезуються на поверхні клітини з допомогою ферментного комплексу, зв'язаного з плазмалемою, а їх орієнтація контролюється мікро трубочками.

Система зв'язаних між собою клітинних оболонок – анопласт є головним шляхом для пересування води і мінеральних речовин. Протопласти сусідніх клітин з'єднуються між собою тонкими шарами цитоплазми, які разом з мікротрубочками називають плазмодесмами. Це вузькі канали, діаметром 30 – 60 нм, які вистилаються плазматичною мембраною. По осі цих каналів з однієї клітини в іншу проходить ще тонкий канал – десмотрубочка, яка з'єднується з ендоплазматичним ретикуломом сусідніх клітин. **Плазмодесми об'єднують всі протопласти в єдину систему – симпласт. Клітинні оболонки судин ксилеми, флоєми пристосовані для дальнього транспортування води і мінеральних речовин по рослині.**

2.7. КЛІТИННЕ ЯДРО

Ядро – одне з найважливіших органел клітини, являє собою сферичне тіло діаметром 5 – 10 МКМ. і містить в собі більшу частину генетичної інформації у вигляді довгих ниток ДНК.

Ця органела присутня в усіх рослинних клітинах. Основна функція ядра – контроль за життєдіяльністю клітини, збереження та передача спадкової генетичної інформації дочірнім клітинам в процесі їх поділу.

Поділ у клітини завжди передуює поділ ядра, завдяки чому всі дочірні клітини мають ядра. **Ядро оточене подвійною ядерною мембраною і має в своєму складі хроматин, ядерця та нуклеоплазму. Хроматин – досить складана речовина, куди**

входять ДНК та білки – гістони, які об'єднуються в нуклеосоми. Зовнішня мембрана ядерної оболонки безпосередньо переходить в ендоплазматичний ретикулум. На ній можуть бути численні рибосоми, в яких відбувається синтез білка. Ядерна оболонка пронизана порами діаметром 39 – 100 нм., які мають складну власну структуру. В кожному ядрі можна розрізнити ядереця, де синтезується рибосомальна РНК. В ядрах диплоїдних організмів їх, як правило, два, тобто по одному на кожен гаплоїдний набір хромосом.

2.8. ПЛАСТИДИ І ЇХ ВЗАЄМОПЕРЕТВОРЕННЯ

Пластиди – це типові органели рослинних клітин, які утворюються з пропластид - ініціальних тілець меристем. Кожна пластида має власну оболонку. Всередині пластиди мають свою мембранну систему, яка занурена в строту. З пропластид, залежно від місцезнаходження їх в рослині, можуть утворюватися різні типи пластид. Пропластиди – недиференційовані пластиди, що зустрічаються в меристемних клітинах коренів і пагонів, є попередниками хлоропластів, хромопластів та амінопластів або лейкопластів. Якщо світла немає, то в пропластиді з'являються проламеральні тільця і такі пластиди називають етіопластами. На світлі вони легко перетворюються на хлоропласти.

Основна функція хлоропластів – забезпечення автофототрофного живлення рослин або фотосинтезу. Кожен хлоропласт має подвійну мембрану з вибірковою проникливою здатністю. Внутрішня структура всіх хлоропластів характеризується наявністю мембран, які називають **ламелами хлоропластів**. Вони занурені в гідрофільний білковий матрикс або **stromu**. Основна структурна одиниця хлоропластів – **тилакоїд** – плоский диск, оточений одинарною мембраною. В ньому знаходяться пігменти, ферменти, що беруть участь у фотосинтетичних реакціях. Тилакоїди зібрані в щось подібне до купки монет, які називають **гранами**. В гранях виявлено перфорації, крізь які мембрани гран поєднуються, а значить і їх внутрішньотилакоїдний простір сполучається за допомогою вузьких трубочок – **фрет**. Тому тилакоїдна система являє собою єдиний компартамент, відокремлений відstromи тилакоїдною мембранною системою. Тилакоїди, які зв'язують між собою грани, називають **тилакоїдамиstromи**.

Хромопласти, як правило розвиваються з хлоропластів, мають приблизно такі ж розміри та форми, схожі за структурою.

Однак, замість системи фото синтезуючих мембран в них знаходяться структури, багаті на каротиноїди. За внутрішньою структурою хромопласти поділяють на 5 типів: глобулярний – характерний для більшості пелюсток квітки; мембранний – має до 25 різних типів мембран; трубчастий – характеризується наявністю волокон 15 – 80 нм., які містять білково – каротиноїдні комплекси; ретикулотрубчастий – густа мережа розгалужених непаралельних трубочок; кристалічний – містить каротиноїди в формі кристалів.

Фізіологічна роль хромопластів не відома, однак їх наявність в плодах свідчить про швидке завершення рослиною життєвого циклу.

Амілопласти – це зрілі пластиди, вміст яких складається майже повністю з крохмальних зерен. Зустрічається в запасних тканинах – сім'ядолях, ендоспермі, бульбах і кореневому чохлаку.

Функція амілопластів – синтезувати крохмаль із цукрози, яка надходить сюди з фото синтезуючих органів, а також запасати його з наступними витратами в разі потреби, наприклад, при проростанні насіння.

Для пластид характерні відносно легкі перетворення одного типу в інший. Етіопласти на світлі перетворюються на хлоропласти. Амінопласти утворюються як проміжні форми на шляху розвитку етіопластів та хлоропластів. Так, навіть в таких типових амінопластах бульб картоплі на світлі розвивається тилакоїдна система. Обернений цьому процес спостерігається в апельсинах та коренеплодах моркви.

2.9. АПАРАТ ГОЛЬДЖІ

Цей термін вживають для визначення всіх диктіосом або мембранних тілець Гольджі в клітині. Звичайно, в диктіосомі містяться кілька (4 – 8) мембранних плоских мішечків або цистерн, між якими розташована гіалоплазма.

Основна функція апарату Гольджі – перенесення різних речовин та їх хімічна модифікація. Інколи він безпосередньо бере участь в секреції вуглеводів, зокрема при синтезі компонентів клітинної оболонки.

2.10. РИБОСОМИ

Рибосоми – це дрібні сферичні частинки діаметром 0,2 мкм., які складаються в основному з високомолекулярної РНК та білка. Вони можуть бути прикріплені до ендоплазматичного ретикулуму, а також лежати вільно в цитоплазмі. Є вони і в ядрі, пластидах, мітохондріях. Рибосоми – активні учасники синтезу білків, вони досить часто утворюють комплекси –

полірибосоми. Полірибосоми формуються поетапно з окремих субодиниць.

2.11. ЛІЗОСОМИ, ПЕРОКСИСОМИ, ГЛЮКСИСОМИ

В багатьох клітинах зустрічаються дрібні, сферичні, оточені власною мембраною тільца, де знаходяться ті або інші набори ферментів. Лізосоми містять ферменти групи гідролаз, здатні розщеплювати білки, нуклеїнові кислоти, полі цукри, ліпіди. Відповідно вони виконують травну, захисну та видільну функції.

Лізосоми залишаються доки ці ферменти не можуть вступити в контакт із вмістом клітини. Однак, будь – яке ушкодження, яке зумовлює їхній розрив, вивільняє ферменти. В результаті в рослинній клітині відбуваються біохімічні процеси за участі лізосом, які інколи шкодять, а інколи є корисними для рослинної клітини. Наприклад, вони можуть бути використані для боротьби з патогенами, зокрема, вірусами, бактеріями чи грибами, які інфікують клітину.

В пероксисомах та гліоксисомах знаходяться ферменти, які каналізують певні біохімічні реакції, що не є головними в клітинному метаболізмі, але можуть бути важливими на певних етапах онтогенезу чи за певних умов.

2.12. МИТОХОНДРІЇ

Мітохондрії розсіяні по всій цитоплазмі. Їх довжина сягає кількох мкм., а ширина – 0,5 мкм. Кожна мітохондрія має власну подвійну мембрану, причому внутрішня мембрана утворює чисельні вирости – кристи. Більшість рослинних клітин налічує сотні і навіть тисячі мітохондрій. Їх кількість в клітині визначається потребами в енергії, адже мітохондрії – енергетичне депо клітин, де здійснюються процеси розщеплення органічних молекул в процесі дихання з вивільненням енергії та її запасом в формі АТФ.

2.13. ХІМІЧНИЙ ТА МОЛЕКУЛЯРНИЙ СКЛАД РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

Висока активність органодів рослинної клітини пояснюється як структурними особливостями, так і їхнім хімічним складом. З відомих в земній корі та атмосфері більше 100 елементів лише обмежену кількість відібрала природа в процесі еволюції. 90 % маси живих тканин становить вода, а 99 % маси протоплазми

становлять всього 6 елементів: вуглець, водень, азот, кисень, сірка, фосфор. Всі ці елементи входять до складу найважливіших типів органічних сполук клітини – вуглеводів, ліпідів, білків, нуклеїнових кислот та складових частин цих молекул – амінокислот, нуклеотидів, моноцукрів та жирних кислот.

2.14. ВУГЛЕВОДИ

Всі вуглеводи – це альдегіди або кетони, в складі яких завжди є гідроксильні групи, які і визначають хімічні властивості цих сполук. Це найбільш поширена в рослинному світі група органічних речовин. Поліцукри складаються з ідентичних субодиниць моноцукрів. Біологічно важливі п'ятивуглецеві (пентози) та шестивуглецеві (гексози) цукри можуть існувати як в лінійних, так і в циклічних формах, наприклад глюкоза, рибоза, фруктоза.

Сахароза – звичайний цукор, складається з глюкози та фруктози, первинним джерелом яких є фотосинтез.

Більш довгий ланцюг моноцукрів створюють поліцукри - крохмаль, целюлоза, пектин, лігнін тощо. Найчастіше цукри запасуються в рослинах у вигляді крохмалю, що складається з двох поліцукрів – амілози та амілопектину. Кожна молекула амілози містить більше тисячі залишків глюкози. Вони утворюють нерозгалужений ланцюг, що закручується у вигляді спіралі. Молекула амілопектину має молекулярну масу до 6 млн. в. о. і галузиться через кожні 20 – 25 залишків глюкози. Ймовірно, що саме через свою спіральну структуру крохмаль і відкладається про запас у вигляді крохмальних зерен. **Поліцукри у вигляді геміцелюлози, целюлози, пектинових речовин входять до складу клітинної оболонки. Целюлоза складається з мономерів В – глюкози, тоді як пектинові речовини – із залишків £ - галактуронової кислоти, яка є похідною від глюкози і з'єднуються 1,4 – глюкозидними зв'язками.**

Всі поліцукри досить зручні для запасання, адже великі розміри їхніх молекул роблять їх практично нерозчинними у воді, тому вони не можуть проявляти на клітину ні осмотичного, ні хімічного впливу. В той же час вони легко гідролізуються до моноцукрів.

У відповідь на поранення чи вплив несприятливих факторів рослинний організм часто продукує калозу – аморфний полімер глюкози, який зустрічається в різних частинах рослинного організму. Особливо важлива її роль в ситовидних трубках провідних пучків.

Деякі рослини відкладають про запас інулін ($C_6H_{10}O_5$) n, який являє собою полімер фруктози (наприклад в коренях та бульбах жоржини).

Вміст різних вуглеводів в рослинній клітині та органах досить різноманітний. Так, вміст крохмалю в зернівках пшениці досягає 75 %, кукурудзи – 72 %, рису – 80 %, в бульбах картоплі – 12 – 24 %. Пектинові речовини в значній кількості накопичуються в плодах, коренеплодах, клітинному соці.

Геміцелюлози зустрічаються в здерев'янілих частинах рослин, соломі злаків (до 30 %) та інших частинах разом із целюлозою.

Вуглеводи беруть безпосередню участь в процесах росту, фотосинтезу, транспірації, тургосцентності, транспортуванні неорганічних іонів та органічних молекул, проростанні насіння і інших.

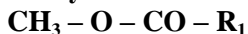
Гліколіпіди та глікопротеїни – ще одна важлива група біологічних сполук, до складу яких обов'язково входять залишки тих або інших вуглеводів.

Велике різноманіття вуглеводів з різною структурою лежить в основі притаманного їм різноманіття функцій.

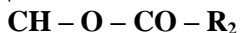
2.15. ЛІПІДИ

Ліпіди – це жироподібні речовини, які входять до складу всіх живих клітин і відіграють важливу роль в їхній мембранній організації та обміні речовин.

До складу жирів входять як вільні жирні кислоти, так і дигліцериди, фосфатиди, стерини, вітаміни тощо. Рослинні жири (олії) багаті на ненасичені жирні кислоти, які мають подвійні ненасичені зв'язки. Плинність мембран залежить від співвідношення жирних ненасичених та насичених кислот. Молекула жирів складається з трьох жирних кислот, сполучених молекулою гліцеролу:



|



|

$CH_2 - O - CO - R_3$, де R_1, R_2, R_3 – радикали жирних карбонових кислот.

Жирні кислоти, наприклад стеаринова $CH_2 (CH_2)_{16} COOH$, у якої кожен атом вуглецю сполучений з граничним числом атомів водню, називають **насиченими**. Ті ж кислоти, наприклад олеїнова $CH_3 (CH_2)_7 CH=CH (CH_2)_7 - COOH$, що мають нерозгалужена будову, парну кількість вуглецевих атомів, причому деякі з них

сполучені лише з одним атомом водню, називають **ненасиченими**. До ненасичених кислот належать також лінолева та ліноленова кислоти.

Близькі до жирів фосфоліпіди – різноманітні сполуки, в яких гліцерил з'єднується з двома жирними кислотами та молекулою, що містить фосфор. Фосфорне закінчення молекули забезпечує її гідрофільність.

Гліколіпіди є основним ліпідним компонентом клітин листка, серед яких найпоширеніші моногалактозилдіацигліцерид МГДГ та дигалактозилдіацигліцерид. В хлоропластах виявлено також **сульфоліпіди**. Жири є запасними речовинами і в значній кількості нагромаджуються в насінні та плодах багатьох рослин.

Вміст жиру, % (за В.Г. Кретовичем)

Соя – 20	Гірчиця – 29 – 36
Арахіс – 49	Редиска – 60
Соняшник – 24 – 38	Мак – 45
Льон – 29	Злакові – 2
Конопля – 30	Кукурудза – 5
Бавовник - 28	Горох, квасоля - 2

Кутин та суберин – це унікальні нерозчинні ліпідні полімери, які просочують клітинну оболонку багатьох клітин. Вони утворюють основу, в яку занурені воски. Воски рослин – складні ефіри високомолекулярних спиртів та жирних кислот, які формують довгий ланцюг ліпідних сполук. Воски, ймовірно, утворюються в клітинах епідермісу, а потім через тонкі капіляри каналів виходять на поверхню, де і відкладаються, кристалізуючись у вигляді тонких паличок та пластинок. **Кутин, разом із зануреними в нього восками утворює кутикулу**. Між кутикулою та клітинною оболонкою може бути ще шар пектину. **Кутин – основний полімер кутикули**, що складається із складної суміші жирних гідроксикислот.

Суберин, основний компонент клітинних оболонок корка, знаходиться також в поясах Каспарі клітин ендодерму, в листках злаків, в клітинних стінках провідних пучків. Від кутину він відрізняється природою жирних кислот.

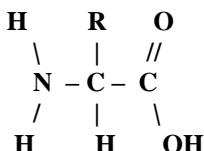
Стероїди та терпени. Хоча молекули цих сполук і не містять жирних кислот, але їх все – таки можна віднести до ліпідів, бо вони побудовані з ізопренових п'ятиуглецевих блоків (C₅H₈). **Стероїди входять до складу деяких глікозидів, а терпени – до**

складу ефірних олій – ментолу, камфори, натурального каучуку тощо.

2.16. АМІНОКИСЛОТИ БІЛКИ

Для кожного виду білків існує певний склад та послідовність амінокислот в поліпептидному ланцюзі, що і визначає не лише структуру, а і функцію білка. Якщо в цілому в клітинах та тканинах налічується понад 170 різних амінокислот, то в складі білків їх виявлено лише 26. Звичайними ж компонентами білків вважають лише 20, в тому числі незамінні, які синтезуються лише рослиною: аргінін, ізолейцин, гістидин, лейцин, лізин, метіонін, фенілаланін, треонін, триптофан, валін.

Загальна формула амінокислот:



R – залишок молекули, структура якого змінюється у різних амінокислот, саме він і визначає їх індивідуальність, тобто будь – яка амінокислота складається з аміногрупи, карбоксильної групи та певного залишку. Якщо амінокислоти мають по одній карбоксильній групі (-COOH) та аміногрупі (-NH₂), то їх називають нейтральними, якщо аміногруп більше однієї – основними, а коли карбоксильних груп більше однієї – кислими.

Білкові молекули - високомолекулярні сполуки, розчини яких характеризуються колоїдними властивостями. При електролітичній дисоціації вони дають іони, які несуть одночасно позитивний та негативний заряди. Тому в нейтральних водних розчинах амінокислоти проявляють властивості як лугів, так і кислот. Для кожної амінокислоти характерне власне значення рН, яке відповідає даному електрично – нейтральному стану називають ізоелектричною точкою для даної амінокислоти.

В електричному полі вона не буде рухатися ні в напрямку катода, ні в напрямку анода. Це досить важлива біологічна риса, бо вона означає, що амінокислоти здатні забезпечити буферність розчинів, тобто протистояти зміні концентрації водневих іонів в рослинному організмі. Адже при підвищеному рН вони виступають в ролі донорів H⁺, тоді як при пониженому – в ролі акцепторів цих іонів. Оскільки амфотерні іони мають одночасно властивості як катіонів, так і аніонів,

амінокислоти здатні вступати в сполуки одна з одною, причому група COOH однієї реагує з групою NH_2 іншої, утворюючи пептидний зв'язок – $\text{CO} - \text{NH}_2$. Одержана сполука здатна і надалі присднувати до себе одну молекулу за іншою, утворюючи поліпептидний ланцюг. Пептиди, що складаються із залишків двох амінокислот, дістали назву дипептид, а трьох – трипептид, з багатьох – поліпептид.

Послідовність амінокислот в поліпептидному ланцюгу визначає первинну структуру білка. Взаємодіючи між собою білки можуть утворювати вторинну, третинну і четвертинну структуру.

Всі білки поділяють на протеїни – прості білки, які складаються лише з амінокислот, і протеїди – складні білки, до складу яких входять окрім амінокислот і інші сполуки. Складні білки мають таку назву виходячи зі свого складу – ліпопротеїди, глікопротеїди, нуклеопротеїди та інші.

2.17. ФЕРМЕНТИ

ВПЛИВ КОНЦЕНТРАЦІЇ ФЕРМЕНТУ І СУБСТРАТУ НА ШВИДКІСТЬ ФЕРМЕНТАТИВНОЇ РЕАКЦІЇ

В кожній рослинній клітині синтезуються білкові молекули, які діють як каталізатори. Сотні різних ферментів, які діють в кожній клітині, прискорюють численні ферментативні реакції, послідовність яких становить так звані метаболічні шляхи. Ферментативні реакції поділяють на реакції синтезу (анаболічні) та реакції розпаду (катоболічні). Ферменти характеризуються специфічністю, з'єднуючись із субстратом вони утворюють короткоживучий фермент – субстратний комплекс, який по закінченні реакції розпадається на продукти реакції та фермент. Фермент в реакції не змінюється.

Концентрація ферменту і субстрату за певних умов значно впливають на швидкість ферментативної реакції. Концентрація ферменту помітно позначається на швидкості ферментативної реакції тоді, коли спостерігається значний надлишок субстрату. Як правило, згадану залежність на графіку можна показати прямою лінією. Лише в разі порушення нормального перебігу реакції (під впливом інгібіторів або активаторів, при затримці пересування молекул субстрату до молекул ферменту) спостерігаються відхилення від загальної закономірності.

Концентрація субстратів у ферментативній реакції відіграє роль в утворенні фермент – субстратних комплексів. Це вперше

відзначив В.Анрі при вивченні ферментативного гідролізу сахарози. Його твердження розвинули в своїх дослідженнях Л. Міхаеліс, та М. Мептен.

2.18. МЕХАНІЗМ ДІЇ ФЕРМЕНТІВ

Характерно, що в контакт з субстратом в фермент – субстратному комплексі вступає лише невелика доля молекули ферменту – її активний центр. Кожен фермент діє лише на певний зв'язок і каталізує лише певну реакцію. Е.Фішер ще в 1894 р. висловив припущення, що така специфічність обумовлена особливою формою молекули ферменту, яка відповідає формі молекули субстрату (принцип ключа та замка), де субстрат – ключ, а замок – фермент. Продукти реакції за формою уже не відповідають активному центру, тому звільняються в оточуюче середовище. Пізніше виявилось, що активні центри більш фізично гнучкі, тому була висловлена гіпотеза, згідно якої субстрат, з'єднуючись з ферментом, спричиняє певні зміни в структурі останнього. Цю гіпотезу називають гіпотезою індукованої відповідності. Є дані, що молекули субстрату дійсно в деяких випадках змінюють свою форму ще до появи фермент – субстратного комплексу.

Небілкові компоненти, які потрібні для ефективної роботи ферментів, називають кофакторами. Комплекс ферменту з кофактором називають голоферментом, сама ж ферментна частина без кофактора – апоферментом. В ролі кофакторів можуть бути неорганічні іони, простетичні групи та коферменти. Функцію кофакторів виконують найрізноманітніші органічні молекули. Якщо вони тісно пов'язані з ферментом, то їх називають простетичними групами, якщо слабо – кофактором. Прикладом простетичних груп є флавінаденіндинуклеотид (ФАД), флавінаденінмононуклеотид (ФМН), біотин, а коферментів – нікотинамідаденіндануклеотид фосфат (НАДФ), кофермент А та інші.

Ферменти, активність яких регулюється не їх субстратами, а іншими речовинами, що приєднуються до ферментів в специфічних ділянках, які відділені від їх активного центру називають **аллостеричними**. Ті самі речовини, які впливають на активність ферменту, зумовлюючи обернені зміни в структурі його активного центру називають аллостеричними ефекторами, якщо вони

прискорюють реакцію – аллостеричним активатором, гальмують – аллостеричним інгібітором.

Залежно від типу реакції, яку вони каналізують, всі ферменти ділять на 6 груп: оксидоредуктази, трансферази, гідролази, ліази, ізомерази та лігази.

Оксидоредуктази – забезпечують перенесення атомів водню, кисню або електронів; **трансферази** – переносять певні групи атомів – ацильні, фосфатні або аміногрупи; **гідролази** – забезпечують реакції гідролізу; **ліази** – каталізують негідралітичне приєднання або відщеплення від продуктів реакції групи атомів шляхом розриву C – C, C – N, C – O або C – S зв'язків; **ізомерази** – забезпечують внутрішньомолекулярні перебудови; **лігази** – забезпечують сполучення двох молекул за рахунок утворення нових зв'язків, що потребує затрат АТФ.

Типова клітина налічує понад 500 ферментів. Специфічність їхньої дії, особливості просторової організації, функціональні взаємодії з іншими компонентами клітини забезпечують їх регуляцію та узгодженість в різних метаболічних циклах організму.

2.19. НУКЛЕЙНОВІ КИСЛОТИ **ЇХ РОЛЬ В БІОСИНТЕЗІ БІЛКА**

Як і білки, нуклеїнові кислоти – життєво важливі компоненти клітини, які являють собою генетичний матеріал всього живого. Вони складаються з мономерних одиниць – нуклеотидів. Молекула нуклеотиду складається з трьох субодиниць – п'ятиуглецевого цукру (пентоза), азотистої основи та фосфатної групи. Залежно від типу пентози розрізняють 2 типи нуклеїнових кислот – рибонуклеїнову кислоту (РНК), яка містить рибозу та дезоксирибонуклеїнову кислоту (ДНК), яка містить дезоксирибозу. В обох типах нуклеїнових кислот містяться пуринові – аденін (А), гуанін (Г) та піримідинові – цитозин (Ц), тимін (Т) або урацил (У), азотисті основи. В РНК замість тиміну, що є в ДНК міститься урацил. Назву „кислота” вони одержали завдяки наявності в них фосфорної кислоти. **Цукри, основи та фосфорна кислота, об'єднуючись, формують нуклеотиду, якщо об'єднані лише цукор та основи – нуклеозид.** Нуклеотиди та їхні похідні можуть виступати також в ролі коферментів. **Д. Уотсон та Ф. Крік (1953 р.) показали, що ДНК – не одинока спіраль, як це характерно для багатьох білків, а гігантська, тісно переплетена подвійна спіраль. За їхньою схемою, молекула ДНК складена з полінуклеотидних ланцюгів, які закручені в правосторонні**

спіралі і переплетені таким чином, що формують подвійну спіраль. Два ланцюги спіралі складені з нуклеотидів, які містять залишки дезоксирибози. Цукор кожного нуклеотиду пов'язаний через фосфатний залишок з цукром сусіднього нуклеотиду. Правильне чергування цукрів та фосфатів утворює скелет молекул, причому цукри направлені всередину циліндра. Відповідні пари азотистих основ займають центральну область циліндра і з'єднуються між собою водневими зв'язками. Всього розташовується 10 пар основ на кожен виток спіралі. Оскільки довжина ДНК може складатися з кількох тисяч нуклеотидів, то можлива необмежена різноманітність в порядку їх чергування. Найважливішим в такій моделі ДНК є той факт, що обидва ланцюжки комплементарні, тобто кожен містить таку послідовність основ, яка доповнює інший. Тому, коли молекула ДНК „відтворює” себе, вона просто розплітається, ланцюжки розходяться і вздовж кожного утворюються нові. Отже, кожен материнський ланцюг є матрицею, на якій з нуклеотидів формується певний комплементарний ланцюг.

РНК на відміну від ДНК в більшості одноланцюгові, цукор в їхній молекулі – рибоза, а замість тиміну вони мають основу урацил. Розрізняють транспортну (т – РНК), рибосомальну (р – РНК) та інформаційну або матричну (м – РНК). Послідовність основ в ДНК визначає послідовність амінокислот в синтезованій молекулі білка. Кожна молекула т – РНК складається приблизно з 80 нуклеотидів, об'єднаних в один ланцюг, які утворюють петлі.

Інформаційна РНК налічує до 10 тис. нуклеотидів, вона утворюється на одному ланцюжку ДНК за тим самим принципом комплементарності. **Кожна послідовність трьох основ м – РНК відповідає одній амінокислоті і має назву кодон.**

Специфічність окремих т – РНК певною мірою визначається її антикодоном або послідовністю трьох основ, завдяки яким вона пізнає певний триплетний кодон на м – РНК.

Рибосомальну РНК виявлено в рибосомах разом із специфічними білками, у еукаріот вона утворюється на ДНК ядерець.

В клітинах усіх еукаріот виявлені ферменти РНК – полімерази для транскрипції (копіювання) т – РНК, р – РНК, м – РНК. З некодуєчих зон генів еукаріот (інтронів) транскрибуються ділянки РНК, які ніколи не залишають ядра. **Послідовність генів**

еукаріот, які кодуєть амінокислотну послідовність білків називають ексонами.

На рибосомах м – РНК взаємодіють з транспортними РНК, які пов’язані з певними амінокислотами. Кожна т – РНК має послідовність із трьох основ (антикодон), що комплементарна кодонк м – РНК. Молекула т – РНК за допомогою комплементарного антикодону зв’язується з матричною РНК, тоді як доставлена нею амінокислота з’єднується з кінцем поліпептидного ланцюга, що синтезується. Амінокислота приєднується до нього пептидним зв’язком, який утворюється за допомогою спеціальних ферментів. Процес синтезу білка називається трансляцією. Кожна з 20 амінокислот кодується триплетом основ (кодоном) в матричній РНК. Послідовність амінокислот в білку визначається послідовністю кодонів в молекулі м – РНК, яка і керує синтезом конкретного білка. В свою чергу, послідовність кодонів м – РНК залежить від послідовності основ ДНК, з яких м – РНК була потім транскрибована. Більшості амінокислот відповідає 3 – 4 альтернативні кодони, а кожному з них відповідає своя т – РНК. Так, як не увесь генетичний матеріал несе інформацію про амінокислотну послідовність білків, то частина ядерної м – РНК, транскрибована з фрагментів ДНК (інтронів) „вирізається” спеціальними ферментами (процесинг). Фрагменти ж попередників м – РНК, які транскрибовані з екзонів „зшиваються” (сплайсинг), утворюючи готову форму м – РНК, яка виводиться з ядра в цитоплазму.

Таким чином, м – РНК, на якій синтезується білок, „зшита” з фрагментів попередника м – РНК, який транскрибований безпосередньо з хромосомної ДНК. Кожна цитоплазматична м – РНК несе інформацію про синтез лише одного білка. В цілому форма і структура рослинного організму визначається програмою, закладеною в її генотипі. Однак, становленню ознак, характерних для певної клітини, тканини, організму передують процеси диференціювання та розвитку, які залежать також від умов навколишнього середовища. Г. Габерландт ще в 1902 р. висловив думку, що всі рослинні клітини тотипотентні, кожна з них має потенціальні можливості стати будь – якою рослинною клітиною.

ТЕМА 3. ВОДНИЙ РЕЖИМ РОСЛИН

План.

- 3.1. Роль води в життєдіяльності рослин.
- 3.2. Молекулярна структура та фізичні властивості води.
- 3.3. Стан і фракційний склад внутрішньоклітинної води. Гідратація.
- 3.4. Осмос. Осмотичний тиск.
- 3.5. Тургор та плазмоліз.
- 3.6. Методи визначення осмотичного потенціалу.
- 3.7. Поняття про хімічний і водний потенціал.
- 3.8. Грунт – основне джерело води для рослини. Стан та форми ґрунтової води. Транспортування води рослиною.
- 3.9. Сила висхідного потоку води в рослині.
- 3.10. Підйом води в стовбурах дерев.
- 3.11. Транспірація.
- 3.12. Особливості водного режиму рослин різних екологічних груп.
- 3.13. Водний дефіцит.
- 3.14. Фізіологічні основи зрошення.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусієнко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. – ст. 59 - 87.
2. П.А. Генкель. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1975. – ст. 122 - 170.
3. Д.П. Проценко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1978. – ст. 58 – 99.
4. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 61 - 95.
5. Х. Сухарева. Фізіологія рослин. – К., „Радянська школа”, 1972.

3.1. РОЛЬ ВОДИ В ЖИТТЄДІЯЛЬНОСТІ РОСЛИН

Вода – первинна ніша життя, лише в процесі еволюції суша та атмосфера стали вторинною екологічною нішею. Серед хімічних сполук живих організмів вода в кількісному відношенні займає домінуюче положення. Її вміст в листях рослин до 85 %, а в корені – до 99 % сирої маси. **Активний прояв життєдіяльності без води взагалі не можливий.** Що ж до стану сухого насіння спор, де вміст води 10 – 12%, то вони знаходяться в стані анабіозу, коли метаболізм зведений до мінімуму.

Висока оводненість характерна не лише рослинам, а й взагалі живим організмам, причому не лише наземним, а й водним. Зроблено спробу визначити те порогове, тобто мінімальне значення вмісту води в клітинах, нижче якого рослинний організм чи не гине. Ця вода дістала назву **гомеостатична**. Як виявилось, вміст такої води для різних представників не однаковий, але завжди

досить значний. Так для гідрофітів він становить 65 – 70 %, мезофітів – 45 – 60 %, ксерофітів – 25 – 27 %.

Значення води, насамперед, у тому, що саме вона через свої унікальні фізико – хімічні властивості становить те внутрішнє середовище, де відбуваються всі життєві процеси, за образним визначенням, Сент Дьєрді вода – „матриця життя”. Тільки у водному середовищі можливе виникнення специфічних для біології протоплазматичних структурних формувань (подібних структур не має в неживій природі), тільки в воді можливе їх функціонування, при чому саме вода є невід’ємною частиною таких структур. Характерно, що всі взаємодії з водою носять не біохімічний, а біофізичний характер, а можливо навіть фізико – хімічний, саме тому вода при цьому як така не зникає. Безперервно циркулюючи по організму вода постачає клітинам субстрати та метаболіти, а також одночасно виносить продукти їх життєдіяльності, в тому числі і токсичні відходи. Все це забезпечує гомеостаз та функціонування організму як єдиного цілого. Цілком очевидно, що ця об’єднуюча транспортна функція води має першочергове значення для життєдіяльності рослин. Саме тому механізм транспортування води в системі ґрунт – рослина – атмосфера не зводиться до простої ультрафільтрації води через рослину до атмосфери.

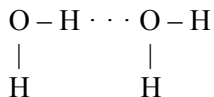
Підсумовуючи все сказане, можна зробити висновок, що вода – це специфічне середовище в якому лише і відбувається життєдіяльність рослинних організмів;

- зв’язуюча транспортна ланка між різними клітинами, тканинами, органами, яка забезпечує гомеостаз та функціонування організму як єдиного цілого;
- невід’ємний компонент протоплазматичних структур;
- обов’язковий компонент, учасник цілого ряду біохімічних процесів;
- фактор, який забезпечує тургор, а значить і форму тканин, органів, рослин;
- фактор, який стабілізує температуру тіла, стає перепоною для перегрівання.

І як підкреслював Антуан де Сент Екзюпері, не можна сказати, що вода необхідна для життя, адже вона – саме життя.

3.2. МОЛЕКУЛЯРНА СТРУКТУРА ТА ФІЗИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ВОДИ

В молекулі води на атомах водню зосереджено надлишковий позитивний заряд, тоді як на двох нерозділених атомах O_2 – від’ємний. Тому в цілому молекула води є диполем (диполь від грецького – два полюси). Отже, диполь – це сукупність двох точкових електричних зарядів однакових за величиною та протилежних за знаком. Притягання таких зарядів призводить до утворення водневих зв’язків між молекулами води:



Структурні властивості води як в рідкому, так і в твердому станах визначають її унікальні властивості.

Так, універсальність води як розчинника зумовлена полярністю її молекул та здатністю утворювати водневі зв’язки.

Фізіологічна роль воли визначається, насамперед, її фізичними властивостями: вона має найвищу серед рідин теплоємність (теплота пароутворення 2,3 кДж/моль). Ця риса води дає змогу рослині захищатися від швидкого підвищення температури, тоді як висока теплота пароутворення забезпечує стабілізацію тіла рослини.

Вода має також високу теплопровідність, що дає їй змогу випаровуватися навіть при 0^0 С. Їй властивий виключно великий поверхневий натяг (поступається лише ртуті), що відіграє важливу роль в процесах транспортування та адсорбції.

Якщо більшість речовин при плавленні розширюються, то вода – навпаки стискається, тоді як при замерзанні збільшується. Об’ємні зміни води – найважливіший фактор впливу на материнські породи в процесі формування ґрунту. Вода здатна розвивати тиск до 2400 атмосфер, чим руйнує гірську породу. Ще одна аномальна властивість – здатність максимально стискуватися при $+4^0$ С. Завдяки цьому взимку при охолодженні водою холодні шари води опускаються вниз, доки температура на всій глибині не досягне $+4^0$ С. Це межа щільності, а тому при подальшому зниженні температури вода залишається на поверхні, не переміщується вниз і при $+0^0$ С замерзає, захищаючи все живе водою. До розряду найважливіших належить також здатність води розчиняти гази.

Таким чином, вода в рослині знаходиться в усіх органах та тканинах організму, створюючи в них неперервну фазу.

3.3. СТАН І ФРАКЦІЙНИЙ СКЛАД ВНУТРІШНЬОКЛІТИННОЇ ВОДИ ГІДРАТАЦІЯ

При взаємодії іонів з молекулами води відбувається орієнтація диполів води в електричному полі іона. Причому, одні іони підвищують рухомість молекул води, а інші – знижують. Коли підвищується рухомість води – мова йде про від’ємну гідратацію, знижується – позитивну гідратацію. Від’ємну гідратацію спричинюють іони калію, цезію, аміаку, хлору, йоду та нітратів; позитивну гідратацію – іони магнію, кальцію, натрію, сульфатів. Причому енергія взаємодії іона з диполями води значно більша за енергію диполя води та водневих зв’язків. Катіони взаємодіють з від’ємно зарядженими атомами кисню води, тоді як аніони – з позитивно зарядженими H^+ диполя води. Таке екранування полів іонів зменшує взаємодію між ними та дозволяє залишатися в розчинні. На цьому і засновані молекулярні умови гідратації.

Воду, яка зв’язана з іонами та низькомолекулярними сполуками, називають **осматично зв’язаною водою**.

Крім того, слід розрізняти **імобілізовану або структурно зв’язану воду**. Імобілізація являє собою механічне захоплення води при конформаційних змінах молекул, в результаті яких молекули потрапляють в замкнутий простір. Вважають, що насіння довгий час зберігає свою життєздатність саме за рахунок імобілізованої води.

Воду, зв’язану як з внутрішніми, так і розташованими на поверхні групами називають **колоїдно зв’язаною водою**.

Отже, вода як складова частина протоплазми, в рослині знаходиться переважно в стабілізованому вигляді, тобто її активність знижена. Причина стабілізації – її зв’язування шляхом гідратації та за рахунок бар’єрної функції мембран. Так створюється фракція колоїдно зв’язаної води, найбільш стабільний запас організму, що забезпечує стійкість у стресових ситуаціях.

Частина води, яка належить до осматично зв’язаної та так званої вільної є найбільш активним учасником фізіологічних процесів – надходження води в клітину.

3.4. ОСМОС ОСМОТИЧНИЙ ТИСК

Осмос – це дифузія води через напівпроникну мембрану, тобто таку мембрану, яка добре є добре проникною для води та напів- або зовсім не проникна для розчинених у воді речовин.

Такою напівпроникною мембраною в рослинній клітині виступає плазмалема та тонопласт.

Під час осмосу дифундують лише молекули води, а молекули розчиненої речовини через напівпроникну мембрану не проходять.

Осмотичний тиск – це тиск, який створюється в розчині, розділеному перегородкою, після того як досягнута рівновага з чистою водою. Чим концентрованіший розчин, тим вищий осмотичний тиск.

З проникненням води у вакуоль її об'єм збільшується, вода розчиняє клітинний сік, в результаті клітинна стінка починає відчувати тиск вакуолі. Сама цитоплазма притискується до клітинної стінки і виникає **тургорний тиск**. Разом з тим виникає і однакова за величиною протидія клітинної стінки на цитоплазму. Це і є **потенціал тиску**. Коли величина даного потенціалу досягне відповідного значення, дальший приплив води у вакуоль припиняється. Встановлюється динамічна рівновага, при якій сумарний потенціал дорівнює 0, хоча молекули води продовжують швидко переміщатися крізь мембрану в обох напрямках.

$$P = T$$

Завдяки осмотичному притоку води у вакуоль виникає гідростатичний або тургорний тиск **дорівнює тиску клітинної стінки $T = W$** . Величина сили тиску, з яким вода осмотичним шляхом надходить до вакуолі, дорівнює таким чином різниці між осмотичним і тургорним тисками. Цю величину називають **всисною силою: $S = P - T$** .

3.5. ТУРГОР ТА ПЛАЗМОЛІЗ

В цілому рослинна клітина є осмотичною системою. Клітинна оболонка добре проникна як для води, так і для розчиненої речовини. Однак, плазмолели та тонопласт володіють вибірковою проникністю, тобто вони легко пропускають воду, але менш проникні, а то й не проникні для розчинених речовин. **В цьому легко переконатись розглянувши такі явища як тургор та плазмоліз.**

Якщо помістити клітину у розчин більш високої концентрації ніж в клітині, то під мікроскопом добре помітно, що протоплазма відстає від клітинної оболонки. Клітинний сік залишається в середині вакуолі, тоді як між протоплазмою та оболонкою утворюється простір, заповнений повітрям. **Явище відставання протоплазми від клітинної оболонки одержало назву плазмолізу.** Плазмоліз відбувається внаслідок того, що під

впливом більш концентрованого зовнішнього розчину вода виходить з клітини, тоді як розчинені речовини там залишаються. **Якщо ж помістити клітину у чисту воду або слабо концентрований розчин, вода надходитиме у клітину.** Її кількість в клітині поступово збільшується, об'єм вакуолі зростає, клітинний сік тисне на цитоплазму та притискає її до клітинної оболонки. Під впливом внутрішнього тиску клітинні оболонка розтягується, внаслідок чого клітина переходить в стан тургору.

3.6. МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ ОСМОТИЧНОГО ПОТЕНЦІАЛУ

Явище тургору і плазмолізу дає змогу визначити величину осмотичного потенціалу плазмолітичним методом. Розчин, який починає спричинювати в клітині плазмоліз має осмотичний потенціал, який дорівнює осмотичному потенціалу клітини. Знаючи концентрацію зовнішнього розчину в молях, можна розрахувати його осмотичний потенціал, а значить і осмотичний потенціал клітини. Осмотичний потенціал показує на скільки розчинена речовина знижує активність води.

Визначення осмотичного потенціалу можна проводити також шляхом визначення концентрації клітинного соку.

Осмотичний потенціал клітини коливається в межах від **0,5 до 20 МПа.**

У водних рослин він найменший і досягає 0,1 МПа. У багатьох галофітів – до 20 МПа. У мезофітів осмотичний потенціал коливається від 0,5 до 3 МПа.

В ксилемі та флоемі осмотичний потенціал 0,1 – 0,15 МПа, в листках – 1 – 1,8 МПа.

3.7. ПОНЯТТЯ ПРО ХІМІЧНИЙ І ВОДНИЙ ПОТЕНЦІАЛ

Енергетичний рівень молекул даної речовини, який визначається швидкістю їхньої дифузії (молекули дифундують у всіх напрямках) називають **хімічним потенціалом** даної речовини.

Водний потенціал – це термодинамічний показник стану води в системі. Його величина є похідною від інших двох показників – активність води та хімічний потенціал води.

Активність води – (a_w) характеризує ту активну (реальну) концентрацію, відповідно з якою вода бере участь у різних процесах.

Активність чистої води дорівнює 1. в розчинах клітинна активність води завжди менша 1.

$$a_w = \frac{P}{P_0}, \text{ де } P - \text{ тиск водяної пари над системою, } P_0 - \text{ тиск}$$

насиченої пари водою при тих самих умовах.

Хімічний потенціал води (μ_w) – величина похідна від активності. Він виражає максимальну кількість вільної енергії молекул води, яка може бути перетворена на роботу. Її розмірність – Дж * моль⁻¹, яка розраховується за рівнянням:

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT * \ln * a_w, \text{ де}$$

μ_w^0 – хімічний потенціал чистої води;

R – газова стала;

T – абсолютна температура;

a_w – активність води в системі.

Водний потенціал (φ) відбиває здатність води в даній системі здійснювати роботу порівняно з тією роботою, яку за тих самих умов здійснила б чиста вода.

Розраховується він за рівнянням:

$$\varphi = \mu_w - \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w}, \text{ де}$$

μ_w – хімічний потенціал води в системі;

μ_w^0 – хімічний потенціал чистої води;

V_w - парціальний мольний об'єм води (для чистої води і для розчинів $V_w = 18 \text{ см}^3 * \text{моль}^{-1}$).

φ_{H_2O} має розмірність енергії, поділеної на об'єм, що дозволяє виражати його в атмосферах, барах або паскалях (1 атм. = 1, 013 бар = 0,1 МПа).

3.8. ГРУНТ – ОСНОВНЕ ДЖЕРЕЛО ВОДИ ДЛЯ РОСЛИНИ СТАН ТА ФОРМИ ГРУНТОВОЇ ВОДИ ТРАНСПОРТУВАННЯ ВОДИ РОСЛИНОЮ

Рослинна вода безпосередньо контактує з водою ґрунту та парами води в оточуючій рослину атмосфері. Вода ґрунтового

розчину утримується з різною силою: легкодоступна – 0,5 МПа, середньо доступна – 1 – 1,2 МПа та важкодоступна – 2,5 – 3 МПа. Вона пересувається в ґрунті завдяки різниці водних потенціалів між різними частинами системи ґрунтового розчину.

Недоступна вода становить так званий мертвий запас, величина якого залежить від фізико – хімічних особливостей ґрунту, від його структури. Л. Брігс та Г. Шанс запропонували називати мертвий запас коефіцієнтом в'янення.

Майже вся вода в рослину надходить через кореневу систему. При повній польовій вологоємності ґрунту водний потенціал його близький до 0, тому вода легко добувається коренем. Коли є потенціал ґрунтової води нижчий, ніж потенціал води в клітинах кореня – рослина в'яне.

Два повні процеси забезпечують транспортування води та розчинених в ній речовин по рослині: транспіраційний потік та пересування асимілянтів. Для такого транспортування існують провідні тканини: судини та трахеїди в ксилемі для транспіраційного потоку і ситовидні трубки флоєми для проведення асимілянтів. Це шляхи дальнього транспортування. Між флоємою та ксилемою існують клітини – транслокатори, функція яких – переключати потоки флаємого та ксилемного транспортування. Ці клітини мають специфічні білки – транслокатори, молекулярний механізм дії яких поки що не відомий.

Вода пересувається по рослині із зони з високим водним потенціалом (ґрунт) в зону з більш низьким водним потенціалом (атмосфера). Відповідно з його градієнтом водний потенціал помірно зволоженого повітря на кілька десятків тисяч кілопаскалей нижчий, ніж в рослині, тому вода і прагне покинути тканину рослини.

3.9. СИЛА ВИСХІДНОГО ПОТОКУ ВОДИ В РОСЛИНІ

Загальновідомо, що поглинання води та її пересування вверх здійснюється в результаті спільної дії таких факторів як кореневий тиск або нижній кінцевий двигун та транспірація – верхній кінцевий двигун.

В нормі із рослини вода виходить у вигляді пари. Для переходу води з рідкого стану в пароподібний використовується сонячна енергія. Випаровується вода через продиhi, кутикулу або сочевички. Отже, **в природних умовах** у ксилемі існує потік води як результат транспірації. При слабкій транспірації концентрація солей в ксилемі зростає і за законом осмосу сприяє руху в середину

кореня. Вода, рухаючись через тканини кореня до центрального циліндра в клітинах ендодерми повинна проникнути крізь їхню мембрану та протопласти, оскільки їхні стінки непроникні для води. Тому циліндричний прошарок стіни ендодерми є немоєю єдиною мембраною, по один бік якої (в ксилемі) знаходиться концентрований розчин, а по інший (з боку ґрунту та тканин кореня) – розчин значно слабкої концентрації. Саме тому, вода дифундує з ґрунту в ксилему крізь цю так звану „мембрану” внаслідок різниці концентрації.

Непроникні клітини ендодерми виконують ще одну функцію: вони не дають змоги для солей, що надійшли в ксилему здійснити зворотній шлях, тобто вийти на зовні крізь анопласт. Ось в таких умовах в кореневій системі розвивається тиск в клітинах атмосфер – кореневий тиск. При основі стовбура дерев він досягає 1, 013 МПа. Якщо перерізати стебло трав'янистої рослини недалеко від ґрунту, то із зони надрізу починає виділятися пасока. Це явище називають „плачем” рослин.

Водночас в деяких рослин кореневий тиск спричинює виділення краплин води через гідатооди – особливі пори по краях листків в місцях закінчення листкових жилок. Цей процес називають **гутацією**, спостерігається він головним чином вночі, коли кореневий тиск зростає. Причому в рослин є спеціальне пристосування для захисту від можливих втрат мінеральних речовин при гутації. Справа в тому, що гідатооди виділяють воду в повітряну порожнину, вистелену дрібними клітинами паренхіми, так званою епитемою, фільтруючись крізь які вода залишає в ній всі мінеральні речовини.

Отже, „плач” рослин, як і гутація певним чином пов'язані з наявністю одностороннього потоку води через кореневу систему, який не залежить від транспірації **силу, яка спричиняє в рослині односторонній потік води з розчиненими речовинами не залежно від транспірації, називають кореневим тиском.** Його можна виміряти приєднавши манометр до кінця зрізу надземних органів рослин. **За Д.А. Сабініним „плач” рослин – це прижиттєвий односторонній потік води, пов'язаний із витратами енергії.** Механізм даного явища повністю не з'ясовано. Допускають, що вода пересувається пасивно осмотичним шляхом за градієнтом водного потенціалу. Більш від'ємний, тобто, низький водний потенціал створюється в системах ксилемі завдяки надходженню туди із ґрунту розчинних солей та через слабку протидію нееластичних її стінок. Солі надходять активно, для чого і

потрібна енергія. Тому кореневий тиск можна визначити як тиск, що розвивається в ксилемі завдяки метаболічній активності кореня. Так як енергія постачається за рахунок дихання, робота нижнього кінцевого двигуна – кореневого тиску корелює з наявністю кисню та залежить від присутності інгібіторів та активаторів процесу дихання. **За даними В.М Жолкевича кореневий тиск складається з двох складових частин – осмотичної та метаболічної, при чому остання потребує затрат АТФ. Передбачають, що при цьому значну роль відіграють актиноподібні білки, енергозалежне скорочення та розслаблення яких і спричиняє зміни гідростатичного тиску в клітинах.** внаслідок цього на шляху водного потоку в напрямку судин ксилеми виникають локальні градієнти водного потенціалу, які і сприяють надходженню води в судини. У деяких багаторічних рослин взимку судини ксилеми заповнені повітрям, тому весною надходження води здійснюється лише за рахунок нижнього кінцевого двигуна.

Таким чином, **вода, що надійшла** в клітини кореня, під впливом різних водних потенціалів рухається до провідних елементів ксилеми, щоб розпочати її висхідний рух до надземних органів. Приблизний розподіл водних потенціалів, які забезпечують пересування води, такий: водний потенціал ґрунту (0,05 МПа), кореня (0,2 МПа), стебла (0,5 МПа), листків (1,5 МПа), повітря при відносній вологості 50 % (100 МПа).

Швидкість пересування води по ксилемі визначається різницею водних потенціалів на початку і в кінці шляху, а також **опором**, який вона зустрічає. Запропоновано поширити на цей процес закон Ома, тоді швидкість можна розрахувати за рівнянням:

$$V = \frac{\Phi_{H_2O}^1 - \Phi_{H_2O}^2}{r_1 + r_2} \quad \text{де,}$$

V – швидкість руху води;

$\Phi_{H_2O}^1$ - водний потенціал на початку шляху;

$\Phi_{H_2O}^2$ - водний потенціал на кінці шляху;

r_1 і r_2 – опір на початку і на кінці шляху.

3.10. ПІДЙОМ ВОДИ В СТОВБУРАХ ДЕРЕВ

Під впливом атмосферного тиску стовп води може підніматись на висоту не вище 10 м., тоді як висота дерев може досягати кількох десятків метрів. Саме всисна сила атмосфери, яка виникає за рахунок надзвичайно високого її водного потенціалу і зумовлює цей підйом. Водний потенціал атмосферного повітря становить від'ємну величину порядку сотень бар, тому саме такий низький потенціал атмосфери забезпечує транспірацію та транспортування води до клітин за градієнтом водного потенціалу. **За рахунок транспірації водний потенціал у верхівці рослин нижчий, ніж при його основі. Окрім того, швидкість випаровування води більша швидкості її надходження. Тому у водних стовпчиках, які заповнюють ксилему високих дерев існує від'ємний тиск або натяг. Справа в тому, що у судинах ксилеми молекули води зв'язані не тільки одна з одною за рахунок сил зчеплення – когезії, а із стінками судин, які дуже гідрофільні, за рахунок сил присипання – адгезії. Опір стовпчика води до розривання становить 30 МПа, цього досить, щоб підняти воду на висоту 130 – 140 м.**

Ці сили не дають змоги розірвати водні тяжі й утворити пустоти – порожнини. **Саме спільність транспіраційного потоку, когезії та адгезії і зумовлює піднімання води в стовбурах дерев.**

3.11. ТРАНСПІРАЦІЯ

Листкові жили, що складаються із ксилеми і флоеми, утворюють на стільки густу сітку в листку, що будь – яка його клітина знаходиться близько від джерела води. Із ксилеми вода рухається в стінки клітин мезофілу. Отже, вода в рідкій фазі заповнює увесь шлях від ґрунту через тканини кореня та стебла до клітин мезофілу в листку. Потік води завжди направлений в бік меншого потенціалу, тобто від самого високого в ґрунті до самого низького в клітинах, які примикають до епідермісу листків. Мала величина потенціалу в цих клітинах пояснюється головним чином випаровуванням. В мезофілі листків є обширні міжклітинники, повітря їх насичене водяною парою, частина якої і виділяється на зовні. Оскільки у рослин дуже часто епідерміс вкритий кутикулою, то водяна пара виходить через продихи.

Процес випаровування води з поверхні листків називають транспірацією. Даний процес значною мірою обумовлюється особливостями будови листка, станом його клітин і тканини, а також гідрометеорологічними факторами. **Транспірація**

буває продихова і кутикулярна. Продихи – це пори в епідермісі, крізь які відбувається газообмін. Решта листової поверхні вкрита кутикулою, яка мало проникна для води і газів. Звичайно, основною є продихова транспірація, але у рослин різних екологічних груп значення обох видів транспірації не однакове і залежить від умов навколишнього середовища. **Загальна площа продихів коливається від 1 до 2 % усієї листової поверхні. Вважають, що продихова транспірація в 10 – 20 разів нижча, ніж кутикулярна.** Від інших клітин епідерміс клітин, замикаючи клітини продихового апарату, відрізняється тим, що мають у собі хлорофіл. Окрім того, їх стінки потовщені не однаково – зовнішні тоненькі, а ті, що обернені до продихової щілини – потовщені. Неоднакова будова клітинних оболонок зумовлює зміну об'єму продихів, а також їхньої форми. Недавно було виявлено, що вдень на світлі, в замикаючих клітинах накопичуються іони калію та супутні їм аніони, які осмотично активні, тобто забезпечують надходження води, тому зовнішні стінки розтягуються і пори відкриваються. В темряві іони калію виходять із замикаючих клітин до оточуючих клітин епідермісу, що відповідно супроводжується відтоком води і пора і закривається.

Транспірація спричиняє проходження крізь тіло рослини величезної кількості води і має пристосувальне значення, яке тісно пов'язане не лише з водообміном, а і з іншими метаболічними процесами, зокрема фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням. Тому при дослідженні водного режиму різних рослин надзвичайно важливе значення має вивчення величин транспірації таких як: інтенсивність транспірації, її продуктивність, транспіраційний коефіцієнт, швидкість витрат водного запасу тощо. **Інтенсивність транспірації – величина, що показує, яку кількість води в грамах випаровує рослина на 1 м^2 або 1 см^2 листової поверхні за годину.** У більшості рослин інтенсивність транспірації вдень становить від 15 до 250 г/м² за годину, а протягом ночі - 1-20 грам. **Величину, що показує, яку кількість води випаровує рослина протягом певного часу, наприклад, за місяць, або навіть протягом усього вегетаційного періоду, по відношенню до кількості утвореної за цей час сухої речовини, називають продуктивність транспірації.** Це співвідношення визначають у грамах сухої речовини на кілограм води, що витратилася на її утворення. За даними М.О. Максимова продуктивність транспірації становить від 1 до 8, а в середньому в умовах помірного клімату дорівнює 3. Отже, на синтез 1 граму

сухої речовини використовується в середньому близько 300 грам води або лише 0,2 % всієї води, що проходить крізь тіло рослини, решту – 99,8 % - вона випаровує.

Транспіраційний коефіцієнт показує, яка кількість води пішла на утворення 1 грама сухої речовини. Його величина для різних видів рослин становить від 125 до 1000, а найчастіша близько 300.

Швидкістю витрат водного запасу називають величину, яка показує співвідношення між кількістю води, яку витрачає рослина за одиницю часу, і загальною її кількістю, що міститься в рослині. Цю величину вимірюють у процентах. О.М. Максимов вважає, що швидкість витрат водного запасу у різних рослин становить від 10 до 80 %.

Використовують також показник відносної транспірації – відношення інтенсивності транспірації з одиниці площі листка до інтенсивності випаровування з такої самої площі вільної водної поверхні за одиницю часу.

На підставі знання показників транспірації створюється можливість простежити вимоги рослин до умов водопостачання в онтогенезі й обґрунтувати агротехнічні заходи, спрямовані на забезпечення рослин водою і створення для них сприятливих умов росту, розвитку і високої продуктивності.

3.12. ОСОБЛИВОСТІ ВОДНОГО РЕЖИМУ РОСЛИН РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП

Прийняття рослин до різних умов водопостачання позначилося на їхніх морфологічних, анатомо – фізіологічних та біохімічних особливостях. Залежно від екологічної ніші, яку вони займають слід виділити, насамперед, водні рослини (гідрофіти) та наземні. Їх в свою чергу поділяють на пойкилогідрові (бактерії, синьо – зелені та деякі інші нижчі водорості, лишайники), які пристосувалися витримувати дефіцит вологи без значних витрат життєдіяльності, та гомойогідрові – наземні папоротеподібні, голонасінні, квіткові, тобто більшість рослин суші. Для них характерна наявність тонких механізмів регуляції продишової та кутикулярної транспірації.

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

До першої групи належать переважно представники культурної флори, які здатні розвиватись в умовах достатнього водозабезпечення. Ця група рослин різноманітна, дуже поширена

на земній кулі і має величезне значення в житті людини. Рослини цієї групи широко використовують в сільському господарстві. Це хлібні злакові рослини, кормові трави, овочеві культури, технічні, олійні, плодові, волокнисті та інші.

До групи гідрофітних рослин належать ті, які розвиваються в умовах достатнього водозабезпечення і так званого надлишкового водозабезпечення – на низинних місцях з неглибоким заляганням ґрунтових вод, на узбережжі болід, озер тощо (осока, ситник).

Третю групу становлять так звані ксерофіти, які відрізняються від представників перших двох типів незвичайною формою і будовою. Сюди належать рослин пустель, напівпустель, сухих степів, де умови водопостачання ускладнені у зв'язку з нестачею вологи. Серед зазначених типів є дуже багато різноманітних форм, особливо серед ксерофітів. Умови нестачі води дуже позначилися на анатомо – фізіологічних особливостях рослин і сприяли виникненню рослин незвичайних форм і будови. **Загальна ознака всіх ксерофітів виявляється в максимальному скороченню випаровуючої поверхні, що призвело до незначного розвитку надземної частини. Це властиве таким рослинам як полин, люцерна степова, верблюжа колючка тощо.**

Ксерофітні рослини надзвичайно різноманітні, їх є кілька груп – кактуси, сукуленти, тонколисті ксерофіти, жорстколисті ксерофіти, ефемери.

До сукулентів належать агава, алое, заяча капуста та інші.

Тонколисті ксерофіти представляють полин, степова люцерна, верблюжа колючка та інші.

Жорстколисті ксерофіти: ковила, типчак, деякі зонтичні, зокрема перекотиполе. Ефемери – зірочник.

3.13. ВОДНИЙ ДЕФІЦИТ

Водообмін рослин включає процеси поглинання, пересування та випаровування води. Співвідношення між надходженням і витратами води становить водний баланс рослини. В різний період доби і протягом вегетації співвідношення між надходження та витратами води часто не збігаються, тому в тканинах рослин виникає **водний дефіцит**. Він **розпочинається з моменту некомпенсованої витрати води рослиною, коли її поглинання кореневою системою відстає від інтенсивності транспірації**. В формуванні водного дефіциту більш інтенсивне значення має розподіл води між різними гідрофільними компонентами клітини, а не її загальний вміст, причому в умовах

дефіциту спостерігається перерозподіл води між органами. Водний дефіцит має істотний вплив на ряд фізіологічних процесів (фотосинтез, дихання, окислювально – відновну рівновагу в клітині, ферментативний каталіз тощо), що знижує в цілому продуктивність рослини. Теорія водного режиму рослин служить основою для зрошувального землеробства.

3.14. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗРОШЕННЯ

Для водного балансу конкретного регіону важлива не стільки абсолютна кількість опадів, скільки співвідношення опадів та випаровування. Якщо сума річних опадів не переважає випаровування, то це гумідна зона, а якщо навпаки – аридна.

Для третини поверхні суші характерне явище водного дефіциту, причому більше половини цієї площі є вкрай посушливою з річною кількістю опадів менше 250 мм., тоді як випаровування досягає 800 мм. Найбільш радикальним засобом боротьби з посухою в таких сільськогосподарських зонах є штучне зрошення. Воно створює оптимальні умови вологості в активному шарі ґрунту, сприяє розвитку багатой мікрофлори та мінералізації органічної речовини, що значно підвищує продуктивність рослин.

В основі зрошувального землеробства лежить науково обґрунтований раціональний режим поливу з врахуванням системи мінерального живлення для відповідних культур в конкретній ґрунтово – кліматичній зоні.

Досить часто із – за недоліків в розрахунку норми поливу вода проникає в глибокі шари ґрунту, багаті солями, розчиняє їх, викликаючи підйом до орного горизонту та засолення, внаслідок чого значні площі родючих земель виводяться з обороту.

Недостатній полив також має небажані наслідки.

Строки та норми поливу повинні бути науково обґрунтовані, тому розв'язання проблеми фізіологічної діагностики волого забезпечення рослин є надзвичайно актуальною для зрошувального землеробства. Розраховують норму поливу (М) за формулою:

$$M = E - P_0 - \Delta W, \text{ де}$$

E – загальне водовикористання;

P_0 – кількість опадів за вегетацію;

ΔW – використані внутрішні запаси вологи в ґрунту за вегетаційний період.

Та найкращі результати дає визначення строків і норм поливу за фізіологічним станом самого рослинного організму.

В арсеналі способів фізіологічного контролю є самі різноманітні показники: водопостачальна здатність листка, концентрація, осмотичний тиск та всисна сила клітинного соку, проникність і в'язкість цитоплазми, водозатримуюча здатність та водний дефіцит рослинних тканини, стан продихового апарату, вихід електролітів і електричний опір тканини, величина водного потенціалу, ростова реакція та інші.

У виробничих умовах широко поширений метод визначення всисної сили листків, яка корелює з такими показниками водного режиму, які ще не викликають порушень метаболізму. Так, величина всисної сили листків ярої пшениці в фазу кушіння – вихід в трубку складає 0,81 – 0,91 МПа; колосіння – 1 – 1,1 МПа, а в період дозрівання зерна – 1,1 – 1,21 МПа.

В умовах штучного зрошення формується свій власний мікроклімат, який сприяє оптимальному розвитку рослин. Цей фактор слід врахувати при застосуванні поливів малими нормами з використанням дошувальних установок.

Отже, фізіологічна діагностика водозабезпеченості рослин, встановлення раціонального поливного режиму та оптимізація мінерального живлення в різних ґрунтово – кліматичних зонах повинні бути в основі штучного зрошення.

ТЕМА 4. ФОТОСИНТЕЗ

План.

- 4.1. Суть та значення фотосинтезу.
- 4.2. Загальне рівняння фотосинтезу. Походження кисню.
- 4.3. Листок як орган фотосинтезу.
- 4.4. Хлоропласти.
- 4.5. Фотосинтетичні пігменти.
- 4.6. Первинний процес фотосинтезу.
- 4.7. Фотосинтетичне фосфорилування.
- 4.8. Перша і друга фотосистеми.
- 4.9. Фотоокислення.
- 4.10. Темнова стадія фотосинтезу. Відновлювальний пентозо-фосфатний цикл.
- 4.11. Фотодихання.
- 4.12. Утворення білків при фотосинтезі.
- 4.13. Шлях С – 4 карбоксильних кислот.
- 4.14. Фотосинтез і врожай. Шляхи підвищення інтенсивності фотосинтезу та продуктивності рослин.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусієнко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 87 - 164.
2. С.И. Лебедев. Физиология растений. – К., 1978 - ст. 121 - 193.
3. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 95 - 152.
4. П.А. Генкель. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1975. - ст. 69 - 103.
5. Д.П. Проценко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1978. – ст. 99 - 166.

4.1. СУТЬ ТА ЗНАЧЕННЯ ФОТОСИНТЕЗУ

Під поняттям фотосинтез розуміють процес синтезу органічних речовин в листку за участю світла. Вивчення процесу фотосинтезу повинно привести до розкриття кардинальної проблеми – з'ясування того, як виникло життя на Землі. Адже в процесі фотосинтезу щомиті неорганічна речовина CO_2 та H_2O перетворюється на органічну, а як відомо саме в цьому і полягає суть переходу від передбіологічної еволюції до біологічної.

Екологічне благополуччя біосфери, а значить і існування самої людини визначаються станом рослинного покриву нашої планети. Роль фотосинтезу в біосферних процесах землі настільки велика та різноманітна, а його природа настільки унікальна, що проблема фотосинтезу правомірно вважається однією з найважливіших проблем не лише науки, а й практики.

Еволюційний процес випробував різні варіанти енергозабезпечення життя. Перші прокаріоти типу бактерій були ферментуючими гетеротрофами, які добували їжу шляхом розщеплення органічних речовин абіотичного походження. Хемоавтотрофія також не змогла забезпечити поступальний темп еволюції. Ішов пошук надійного джерела енергії. Таким джерелом міг бути водень води, якої було в надлишку в океанах планети, але як розщепити її молекулу, де взяти енергію, щоб здійснити цей процес лише в архейську еру „пошуку” еволюційного процесу увінчались успіхом – життя придбало якісно нове, практично невичерпне джерело енергії – Сонце.

Прокаріоти – ціанобактерії, що дали початок розвитку рослинного світу, знайшли ключ до фотоавтотрофії. Вони виробили мініатюрний, чудово організований механізм уловлювання та хімічного запасання сонячної енергії. Центральне місце в цьому процесі зайняв зелений пігмент – хлорофіл. Один з основоположників фізіології рослин в Росії **К.А. Тімірязєв**, підкреслюючи космічну роль зеленої рослини, образно писав, що зелений листок, а вірніше хлорофіл, є фокусом у світовому просторі, в який з одного боку йде енергія Сонця, а з іншого – беруть початок всі прояви життя на Землі.

Фотосинтез – єдиний процес у біосфері, який веде до збільшення вільної енергії біосфери за рахунок зовнішнього джерела – Сонця і забезпечує існування як рослин, так і всіх гетеротрофних організмів, у тому числі і людини.

Основним джерелом енергії для фотосинтезу служить енергія Сонця. Рослини перехоплюють цю енергію, але використовують для фотосинтезу лише 2 – 5 %, решта витрачається на нагрівання рослин та навколишнього середовища, тому сонячна енергія визначає також температуру, при якій відбуваються фізіологічні процеси.

Фотосинтетично – активна радіація (ФАР) – це радіація в межах 400 – 700 нм., вона вимірюється в моль * м⁻² * с⁻¹. Кванти світла (фотони) в даній області спектра майже однаково ефективні в фотосинтетичних реакціях.

Фотосинтетично – активна радіація становить близько 50 % загальної (пряма + розсіяна) сонячної радіації і дещо змінюється залежно від часу доби чи пори року. Радіація, що падає на рослинний покрив може поглинатися, передаватися чи відбиватися. **В спектральній області фотосинтетично – активної радіації листок поглинає до 90 % падаючої радіації, тоді як в**

короткохвильовій інфрачервоній області більша частина її розсіюється. Роль цього явища полягає в тому, щоб зменшити теплове навантаження від хвиль тих довжин, які не використовуються у фотосинтезі.

За період еволюції протягом мільярдів років природа створила процеси та живі системи, які ідеально виконують завдання по використанню потоків енергії сонячної радіації. Саме рослинні організми на величезних площах суші та у товщі водойм створюють щільні живі зелені екрани, в яких відбуваються фізіологічно – біохімічні процеси.

Рослинний покрив Землі складає більш як 1800 млрд. т. сухої речовини, що в енергетичному еквіваленті = $30 * 10^{21}$ Дж. Ця цифра відповідає відомим запасам енергії корисних копалин. Ліси складають 68 % біомаси суші, трав'янисті екосистеми – 16 %, агрофітоценози – лише 8 %. В цілому на Землі за участі фотосинтезу створюється щороку 173 млрд. т. сухої речовини, що майже в 20 раз перевищує використану в 1980 роки енергію корисних копалин і в 200 разів енергію, яка знаходилась в продуктах харчування більше 4 млрд. жителів планети.

Річна продуктивність фотосинтезу містить приблизно в 10 разів більше енергії, ніж її потрібно тепер для задоволення потреб усього населення земної кулі.

Кругообіг O_2 , CO_2 та інших елементів, які включаються в процес життєдіяльності рослин, створив та підтримує сучасний склад атмосфери, потрібний для життя на Землі.

Якщо раніше фотосинтез асоціювався з біологією, правильніше з фізіологією рослин, то в останній час ним серйозно зацікавились технологи. Виявилось, що **рослинний організм здатний перетворювати світлову енергію на електричний струм, вилучає із води водень – це цінне, екологічно чисте, але поки що ще дороге паливо фіксує вільний азот повітря, та багато іншого привабливого для технології.**

Вивчення механізму фотосинтезу дасть змогу прийти до штучного фотосинтезу в промислових масштабах поза рослиною, що відіграє вирішальну роль в енергетиці майбутнього.

Уже досягнуто успіхів у створенні молекул, які ефективно перетворюють енергію сонячних квантів в електрохімічну за рахунок переміщення електронів з одного її кінця в інший. Проблема в тому, щоб забезпечити достатній період існування таких поляризованих молекул, щоб заряджені частинки могли реагувати з іншими молекулами.

Не менш важлива роль фотосинтезу, як основи одержання продовольства, кормів, технічної сировини. Глобально чиста продуктивність фотосинтезу за розрахунками становить $78 \cdot 10^9$ т. вуглецю в рік, з яких 7 % безпосередньо або через тваринні організми використовується як продукти харчування, паливо, сировина. Як повідомляє Роджер М. Джиффорд (1987 р.) використання корисних копалин, як палива в середньому зростає на 4, 3 % в рік протягом сторіччя і зараз приблизно зрівнялося з наростанням біомаси.

Незважаючи на високу ефективність початкових стадій фотосинтезу (95 %) в урожай переходить лише 1 – 2 % сонячної енергії; втрати обумовлені неповним поглинанням світлових променів, лімітуванням процесів на рівні біохімії та фізіології.

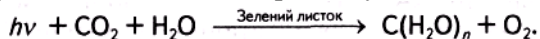
Рослини усіх континентів фіксує у вигляді енергії хімічних зв'язків лише 1 % фотосинтетично – активної радіації. Згідно з теоретичними розрахунками максимальна енергетична ефективність може бути до 28 % Фотосинтетичної – активної радіації. При коефіцієнті корисної дії 3 – 5 % фотосинтетичної – активної радіації може одержати до 60 т/га органічної маси. У зв'язку з цим особливо актуальними стають питання розробки теоретичних основ управління фотосинтезом, його дослідження як єдиного процесу, закономірностей його регулювання та адаптації до зовнішніх умов.

4.2. ЗАГАЛЬНЕ РІВНЯННЯ ФОТОСИНТЕЗУ ТА ПОХОДЖЕННЯ КИСНЮ

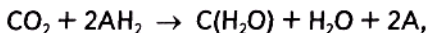
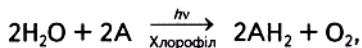
Датою відкриття процесу фотосинтезу вважають 1771 рік. Англійський вчений Д. Пристлі звернув увагу на зміну складу повітря внаслідок життєдіяльності тварин. У присутності зелених рослин повітря знову ставало придатним як для дихання, так і для горіння. В подальших роботах учених (Й. Інгенхауз, Ж. Сенеб'є, Н. Соссюр, Ж. Бусенго) було встановлено, що зелені рослини із повітря поглинають вуглекислий газ, із якого за участі води на світлі утворюється органічна речовина. Саме цей процес у 1877 р. німецький вчений В. Пфеффер назвав *фотосинтезом*. Величезне значення для розкриття суті фотосинтезу мав закон збереження енергії, сформульований Р. Майером (1845). Згідно з цим законом, енергія, яку використовують рослини, — це енергія Сонця, яку в процесі фотосинтезу рослини перетворюють на хімічну енергію.

Загальне рівняння фотосинтезу не досить точно передає суть цього процесу, адже, згідно з цим рівнянням, можна припустити,

що частина виділеного O_2 походить від CO_2 , тоді як насправді весь кисень утворюється з води в ході фотолізу:



Тому доцільніше розділити його на складові частини:



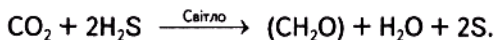
де А — акцептор електронів і протонів.

Згідно з цим рівнянням, в основі суті фотосинтезу лежить окисно-відновна реакція. За участі хлорофілу та енергії сонячних квантів вода фотоокиснюється, в результаті чого виділяються кисень та водень, останній і відновлює CO_2 до рівня вуглеводів. Ці реакції відбуваються відповідно в *світлову* та *темлову* стадії фотосинтезу.

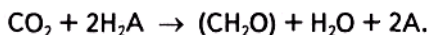
Впродовж сторіччя після відкриття Д. Прістлі (1771) фотосинтезу вчені з'ясовували його суть, встановили учасників і кінцеві продукти, що одержуються в результаті цього процесу.

Довгий час вважали загальноприйнятим, що вуглеводи утворюються з вуглецю та водню, а кисень виділяється з вуглекислоти. Ця гіпотеза, як виявилось пізніше, була абсолютно неправильною. Вперше в 1893 р. О. М. Бах передбачив, що асиміляція CO_2 в процесі фотосинтезу нічого спільного з відщепленням кисню від CO_2 не має, а пов'язана з окисно-відновним процесом, який відбувається з участю водню та гідроксилу води, причому кисень виділяється з води.

Теорію походження кисню з вуглекислого газу спростував Корнеліус Ван Ніль, який в Станфордському університеті (США) вивчав метаболізм різних фотосинтезуючих бактерій. Він з'ясував, що для фотосинтезу пурпурних сірчаних бактерій необхідний сірководень, а в результаті цього процесу всередині бактеріальних клітин нагромаджується сірка:

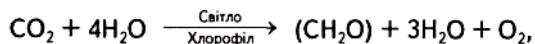


Після серії дослідів у 1937—1941 рр. учений зробив сміливе узагальнення: первинна фотохімічна реакція фотосинтезу полягає саме в фотодисоціації води, а не в розкладанні CO_2 , й запропонував сумарне рівняння фотосинтезу:

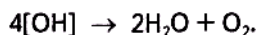
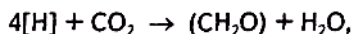


В цьому рівнянні H_2A може бути водою або іншим відновником. Отже, бактерії, здатні до фотосинтетичної асиміляції CO_2 , за винят-

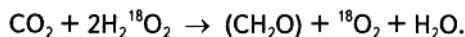
ком ціанел, використовують H_2S , H_2 , CH_3 , а тому в процесі фотосинтезу не виділяють кисень. Такий тип фототрофного живлення дістав назву *фоторедукції*. Для вищих рослин і водоростей H_2A — це вода. Інакше кажучи, Ван Ніль припустив, що саме вона, а не вуглекислий газ розкладається в процесі фотосинтезу. Отже, рівняння фотосинтезу тепер матиме такий вигляд:



або поетапно:



Уявлення Ван Ніля про походження кисню знайшло підтвердження в експериментах із міченим $^{18}\text{O}_2$, які незалежно в 1941 р. провели С. Рубен (США) та російські вчені О. П. Виноградов і Р. В. Тейс. За допомогою мас-спектрометричного аналізу було показано, що відношення $^{16}\text{O}_2$ до $^{18}\text{O}_2$ в кисні, який утворюється в процесі фотосинтезу, відповідає співвідношенню їх саме у воді, а не в CO_2 :



Коли ж ввести ізоотп $^{18}\text{O}_2$ у вуглекислий газ, то рівняння набуває іншого вигляду:



Це свідчить, що новоутворена молекула води відрізняється від тих двох молекул, що вступили в реакцію (рис. 4.2).

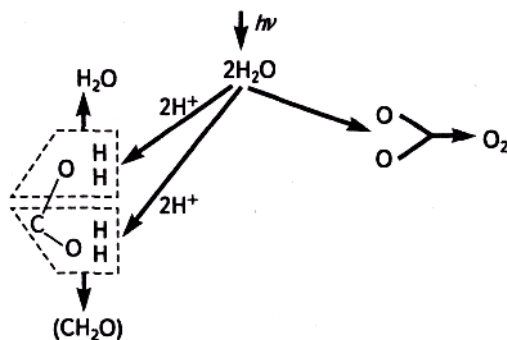
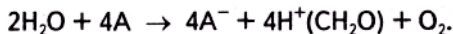


Рис. 4.2. Фотоліз води і виділення O_2

Отже, порівняльний аналіз ізотопного складу води, вуглекислого газу та O_2 , що виділяється під час фотосинтетичного

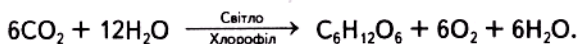
процесу рослиною, підтвердив спорідненість кисню фотосинтезу з водою.

Також Р. Хілл у 1939 р. продемонстрував, що ізольовані хлоропласти здатні під час освітлення розкладати воду з виділенням O_2 за наявності відповідних акцепторів електронів, але без участі вуглекислого газу:



Відсутність реакції, в якій були б використані електрони, компенсується, як видно з реакції, введенням у систему акцептора електронів (А), або «реагента Хілла». Це можуть бути солі заліза (калій феріоксалат, калій феріціанід), бензохінон або природний акцептор електронів НАДФ⁺.

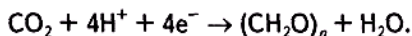
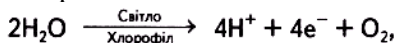
Отже, для водоростей, вищих рослин, у яких вода слугує донором електронів, підсумкове рівняння фотосинтезу матиме такий вигляд:



При цьому також запасується вільна енергія, величина якої для цього процесу приблизно 470 кДж/моль.

Під час фотосинтезу з простих неорганічних сполук (води та вуглекислого газу) синтезуються різноманітні органічні сполуки. В результаті відбувається перебудова хімічних зв'язків: замість С—О та Н—О виникають С—С та С—Н зв'язки, в яких електрони займають більш високий енергетичний рівень.

Дослідження свідчать також, що майже весь кисень атмосфери має фотосинтетичне походження. Отже, процеси дихання і горіння стали можливі лише після того, як виник фотосинтез. Все це й свідчить про космічне значення зеленої рослини. Підсумкова реакція фотосинтезу може мати вигляд окисно-відновних реакцій, одна з яких фотодисоціює воду, а інша — відновлює CO_2 до вуглеводів, але вже без участі квантів сонячних променів:



І дійсно, нині відомо, що фотосинтез відбувається в дві стадії — світлову та темнову.

4.3. Листок як орган фотосинтезу

Особливості морфології, анатомії та фізіології листка повною мірою забезпечують здійснення його основної функції — фотосинтезу (рис. 4.3).

Загальна листкова поверхня рослин помірної зони, розмічених на 1 га орної площі, майже в п'ять разів перевищує земельну ділянку, а в південних районах з нормальним зволоженням — у 10...15 разів. Різноманітна їхня форма, розташування на стеблі, фото-тропічна реакція забезпечують виконання найважливішої функції — поглинання світлових променів. Як і всі фізичні тіла, листок відбиває, поглинає та пропускає промені, що падають на нього (рис. 4.4).

Поверхня листка вкрита *енідермісом*. Клітини нижнього та верхнього епідермісу, за винятком тих, що створюють продиховий апарат, позбавлені хлоропластів. Вони лише пропускають світлові промені, отже, безпосередньої участі в фотосинтезі не беруть.

Характерною особливістю покривної тканини листка є наявність *продихів*, площа яких не перевищує 1 % його загальної поверхні. Для того щоб процес фотосинтезу протікав нормально, в клітини до зелених пластид має надходити вуглекислий газ. Кількість його в атмосферному повітрі становить близько 0,03 %. Впродовж дня рослина засвоює таку кількість CO₂, яка міститься приблизно в 30...60-метровому шарі повітря. Для утворення 1 г вуглеводів необхідно близько 1,47 г CO₂ (така кількість його міститься майже у 2500 л повітря). Це можливо завдяки неперервному турбулентному рухові повітряних мас навкруг листків, який спричинюється нерівномірним нагріванням їх сонячними променями та вітром.

Кількість води, що витрачається на фотосинтез, становить зовсім незначну частину тієї кількості, яку поглинає та випаровує рослинний організм. Дефіцит води знижує швидкість фотосинтезу, адже закриття продихів припиняє доступ вуглекислого газу до мезофілу листка. Крім того, кисень, що виділяється в процесі фотосинтетичних реакцій фотолізу води, теж потрапляє в навколишнє середовище крізь продихи. Тому закриття продихів припиняє газообмін з атмосферою, хоча при цьому ні фотосинтез, ні дихання не припиняються. Як невід'ємні структури листка, продихи взаємодоповнюють один одного, постачаючи відповідно кисень та вуглекислий газ для відповідних реакцій.

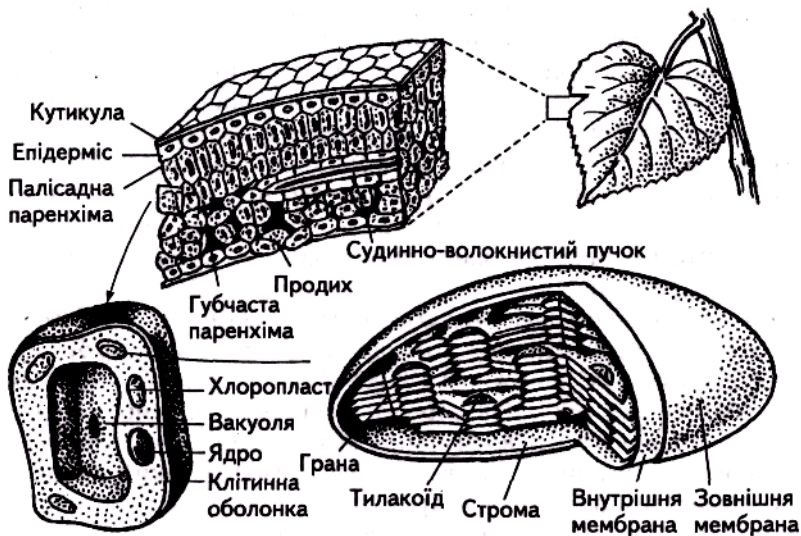


Рис. 4.3. Листок як орган фотосинтезу

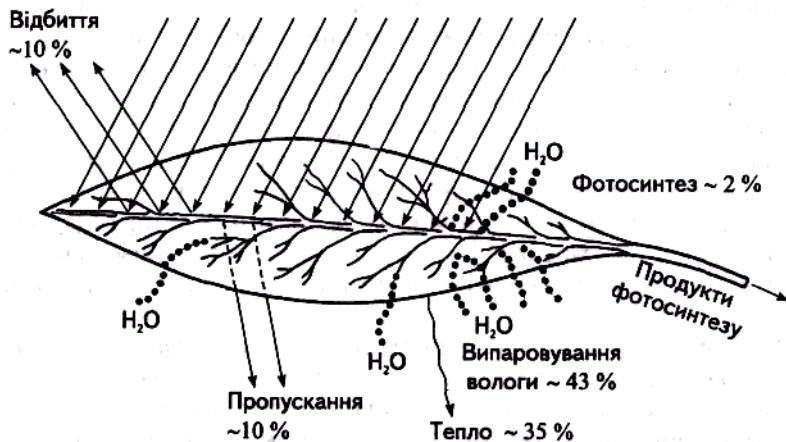


Рис. 4.4. Енергетичний баланс листка

Отже, функціонування продихів регулює газообмін — надходження вуглекислого газу, виділення кисню та випаровування води. Як правило, продихів більше з нижнього боку листка, куди не потрапляють прямі сонячні промені. На верхній частині їх значно

менше, що зменшує випаровування води під дією тих самих променів.

Основну ж тканину листка займає мезофіл, який буває двох типів: *губчастий* та *палісадний* (рис. 4.5).

Найбільше хлоропластів мають клітини *палісадної* або, як її ще називають, *стовбчастої паренхіми* (кілька десятків на одну клітину). Ці клітини щільно прилягають одна до одної, на відміну від пухко розміщених клітин губчастого мезофілу. Від 15 до 20 % загального об'єму листка становить міжклітинний простір, наявність якого характерна насамперед для губчастої паренхіми. Завдяки міжклітинникам значно зростає внутрішня поверхня листка (вона в 7... 10 разів більша за зовнішню поверхню), створюється відповідне співвідношення газового складу, яке відрізняється від атмосферного, хоча міжклітинний простір і поєднується з повітрям атмосфери через продири. Саме за рахунок міжклітинного простору CO_2 постійно надходить з атмосфери, бо губчаста тканина мезофілу розміщується поблизу нижнього епідермісу, де розташовані численні продири.

Мезофіл листка пронизаний густою сіткою *судинно-волокнистих пучків*, до складу яких входить *ксилема*, яка постачає воду та мінеральні речовини, і *флоема*, яка забезпечує відтік продуктів фотосинтезу.

Характерно, що прямого контакту між клітинами флоєми та кожною клітиною паренхіми немає. Це свідчить про те, що внутрішнє транспортування всього необхідного для фотосинтезу, як і відтік його продуктів на короткі відстані, здійснюється за участі симпласту й апопласту.

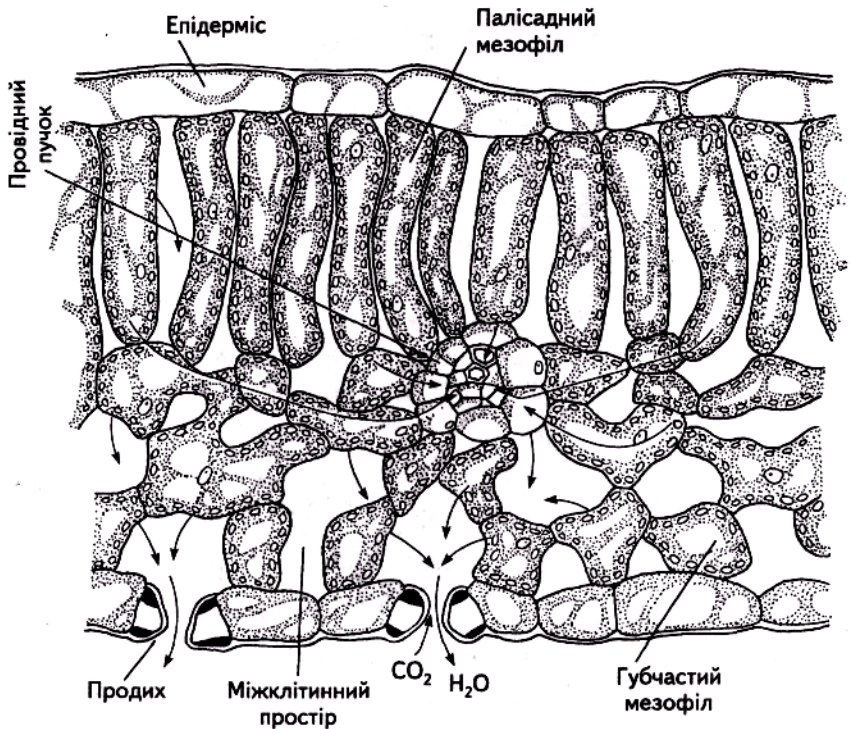


Рис. 4.5. Анатомічна структура листка

Для здійснення фотосинтезу в оптимальному режимі, листок має одержувати достатню кількість світлової енергії, води та вуглекислого газу.

4.4. ХЛОРОПЛАСТИ

Фотосинтез здійснюється при безперервному надходженні світлової енергії в значній кількості в строго певні ділянки клітини – хлоропласти. Кількість хлоропластів у клітині може коливатися від 1 до 100 і більше. Загальна сумарна їх поверхня перевищує площу поверхні листків в десятки, навіть сотні разів.

Хлоропласти – це напівавтономна, саморегулююча система рослинної клітини, яка для свого розвитку та функціонування використовує генетичну інформацію як свого власного, так і ядерного, а можливо і мітохондріального геномів. У 1960 р. японський біохімік Івамура виявив в одноклітинній водорості хлорелі два типи ДНК – ядерну та хлоропластну. Стало очевидним,

ще генетичний матеріал еукаріот локалізований не лише в ядрі, яке служить головною базою збереження спадкової інформації, а й розсіяний по клітині, в її субклітинних структурах.

Передбачають, що в ДНК хлоропластів знаходиться близько $2 \cdot 10^7$ пар нуклеотидів, що відповідає наявності кількох тисяч генів. Хлоропласти ДНК у вигляді подвійної спіралі має лінійну, кільцеподібну та петлеподібну форму. ДНК хлоропластів істотно відрізняється від ядерної як за змістом спадкової інформації, так і за фізико – хімічними властивостями. Вона належить до АТ – типу ДНК. Характерна особливість ДНК пластид – відсутність 5 – метилцитозину, що є в складі ядерної ДНК. Генетична інформація пластид обмежена. Тому багато компонентів пластид синтезуються під контролем як хлоропластної, так і ядерної ДНК.

В хлоропластах знаходиться своя власна рибосомальна р – РНК, а можливо і повний набір своїх т – РНК, які беруть участь у функціонуванні геному організму.

Маючи власний спадковий апарат, власну білоксинтезуючу систему, хлоропласт може контролювати синтез певних поліпептидів.

За хімічним складом основна маса хлоропластів складається з (% на суху речовину): білків – 30 – 60, ліпідів – 20 – 40, хлорофілів – 5 – 9, каротиноїдів – 4 – 5, ДНК – 0,01 – 0,02, РНК – 0,5 – 3,5, мінеральних речовин – 6 – 10 %.

В хлоропластах зосереджено до 80 % усього заліза рослинної клітини, 65 – 70 % цинку та близько 50 % міді. Хлоропласти містять різноманітні ферменти, які забезпечують функціонування різноманітних ензиматичних реакцій фотосинтезу.

4.5. ФОТОСИНТЕТИЧНІ ПІГМЕНТИ

Пігменти пластид відносять до трьох класів, а саме: *хлорофіли*, *каротиноїди* та *фікобіліни*. Найважливіше значення в процесі фотосинтезу належить зеленим пігментам — хлорофілам. Нині відомо близько десяти хлорофілів, які відрізняються хімічним складом, забарвленням і поширенням серед живих організмів (табл. 4.2). Основними пігментами, без яких фотосинтез не відбувається, є хлорофіл *a* для зелених рослин і бактеріохлорофіл для фототрофних бактерій. І *Пігменти* — це сполуки, які вибірково поглинають світло у видимій § (400...700 нм) частині спектра.

Непоглинені ділянки сонячного спектра відбиваються, що й зумовлює забарвлення пігменту. Зелений пігмент хлорофіл поглинає червоні та сині промені, тоді як зелені в основному відбиваються.

ХЛОРОФІЛИ

Хлорофіли - це складні ефіри дикарбонової кислоти *хлорофіліну*, в якій одна карбоксильна група етирфікована залишком *метилового спирту*, а і інша — залишком спирту *фітолу*.

Методом хроматографічного аналізу хлорофіли було розділено на хлорофіл *a* — $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ та хлорофіл *b* — $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

Основу молекули становить *порфіринове ядро*, що складається з чотирьох пірольних кілець, атоми азоту яких сполучені в центрі магнієм. По периферії пірольні кільця зв'язані між собою метино-вими містками ($=CH-$). Крім того, є додаткове п'яте циклопента-нове кільце, яке містить кетогрупу ($=C=O$).

Гідрофільні властивості хлорофілу пов'язані з його азотовмісним порфіриновим ядром — «головкою» молекули. Довгий вуглецевий ланцюг (фітольний «хвіст»), який приєднується до порфіринової частини молекули, надає хлорофілу *гідрофобних* властивостей. Здатність фітолу розчинятися в жирах має важливе значення для збереження структури хлоропластів. Саме завдяки наявності залишку фітолу хлорофіли добре розчинні в спирті, бензині, ацетоні, але нерозчинні у воді. Протилежні гідрофільні та гідрофобні властивості цих частин молекули мають важливе значення під час локалізації хлорофілу в ламелах хлоропласта між білками та ліпідами. Структурну формулу хлорофілів наведено на рис. 4.7.

Таблиця 4.2

Поширення основних фотосинтетичних пігментів у рослинному царстві

Організми	Хлорофіли					Фікобіліни		Каротиноїди	
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i> ₁	<i>c</i> ₂	<i>d</i>	фіко-еритрин	фіко-шанін	каротини	ксантофіли
Вищі рослини, папоротеподібні, мохоподібні	+	+	-	-	-	-	-	β, α-каротин	Лютеїн, віолоксантин, неоксантин
Водорості <i>Chlorophyceae</i> (зелені)	+	+	-	-	-	-	-	β-каротин	Віолоксантин, неоксантин
<i>Euglenophyceae</i> (евгленові)	+	+	-	-	-	-	-	«	Неоксантин, діаноксантин
<i>Phaeophyceae</i> (бурі)	+	-	+	+	-	-	-	«	Фукоксантин, віолоксантин
<i>Chrysophyceae</i> (золотисті)	+	-	+	+	-	-	-	«	Фукоксантин
<i>Xanthophyceae</i> (жовто-зелені)	+	-	-	-	-	-	-	«	Неоксантин, діадіноксантин
<i>Bacillariophyceae</i> (діатомові)	+	-	+	+	-	-	-	«	Те саме
<i>Cryptophyceae</i> (криптофітові)	+	-	-	+	-	+	+	β, α-каротин	Фукоксантин, алоксантин
<i>Rhodophyceae</i> (червоні)	+	-	-	-	+	+++	+	«	Лютеїн, зеаксантин
<i>Cyanophyceae</i> (синьозелені)	+	-	-	-	-	+	+++	β-каротин	Ехіненон, мікоксантофіл
<i>Prochlorophyta</i> (рід <i>Prochloron</i>)	+	+	-	-	-	-	-	«	Зеаксантин

Примітки: а) „+” і „-” означають відповідно наявність і відсутність пігменту; б) таксономічна належність синьозелених водоростей досі обговорюється: одні вчені відносять їх до бактерій, як прокаріоти, і тому називають ціанобактеріями, інші залишають їх у числі водоростей на тій підставі, що фотосинтез у них більш схожий на рослинний, ніж бактеріальний (ці організми виділяють кисень і мають дві фотосистеми). Вони не мають хлоропластів, бо належать до прокаріот.

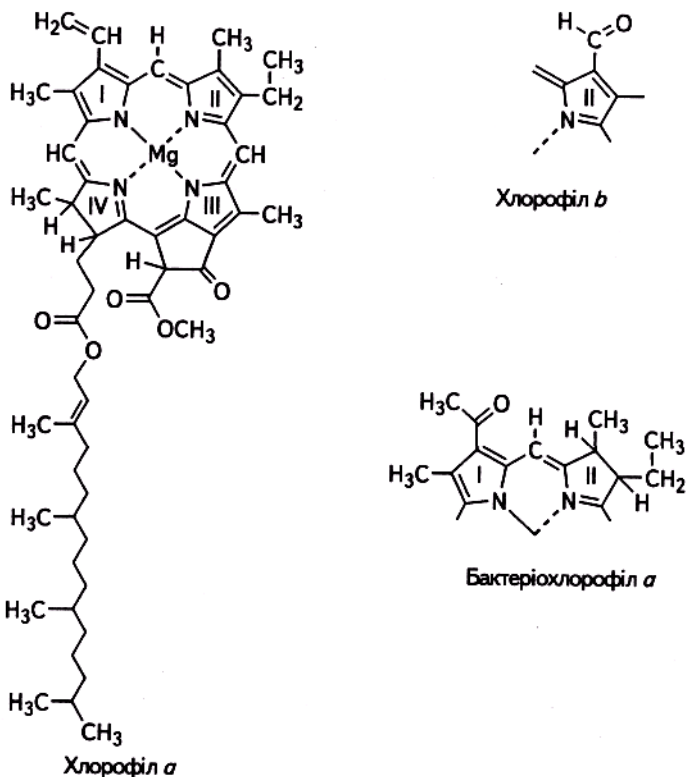


Рис. 4.7. Структурна формула хлорофілів

Хлорофіл a наявний у хлоропластах або в аналогічних структурах усіх організмів, здатних до фотосинтезу, за винятком бактерій, які містять *бактеріохлорофіл a*.

Усі вищі рослини та зелені водорості містять також *хлорофіл b*. Різниця між ними полягає в тому, що до хлорофілу *b* біля третього атома вуглецю другого пірального кільця замість метильної групи ($-\text{CH}_3$), яка характерна для хлорофілу *a*, приєднана альдегідна ($-\text{COH}$)-група. Ці два хлорофіли відрізняються також за забарвленням: хлорофіл *a* має синьо-зелений відтінок, тоді як хлорофіл *b* — жовто-зелений. Вміст хлорофілу *a* в листку приблизно втричі більший, ніж хлорофілу *b*.

Молекула хлорофілу електрично нейтральна, бо подвійний позитивний заряд магнію компенсується двома надлишковими електронами, які розподілені між чотирма атомами азоту пірального кільця.

Якщо з молекули хлорофілу видалити фітол, одержимо *хлорофілід*.

У разі заміщення атома Mg^{2+} воднем утворюється *феофітин*. У різних представників рослинного світу трапляються й інші види хлорофілів та інших пігментів.

Різні види пігментів розпізнають за допомогою їхніх спектральних характеристик (рис. 4.8).

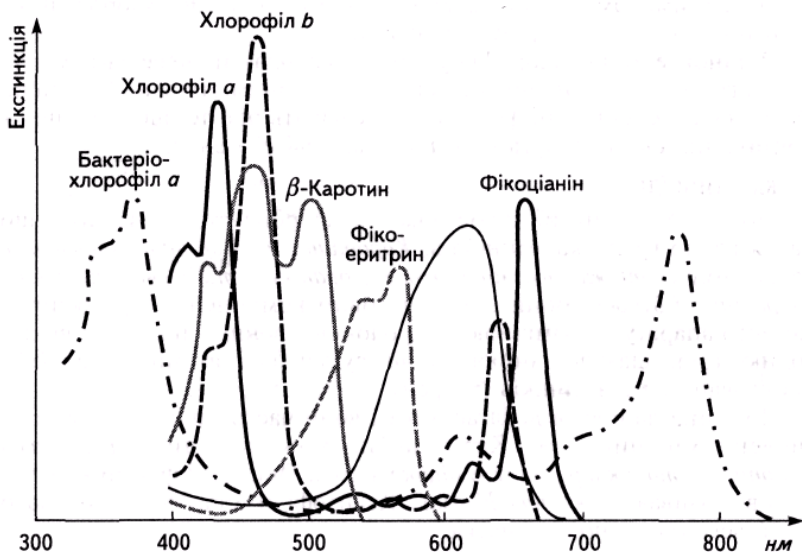


Рис. 4.8. Спектральні характеристики пігментів

Спектри поглинання у різних груп хлорофілів залежать від характеру заміщувальної групи біля пірольних кілець і типу органічного розчинника. Так, бактеріохлорофіл *a* має спектр поглинання з максимумами 400, 600 і 700 нм. Завжди чітко вирізняються два максимуми поглинання: *в області коротких хвиль* та відповідно *в довгохвильовій*. Наприклад, спектри поглинання хлорофілу *a* — 420 і 662 нм, а хлорофілу *b* — 455 і 644 нм. В листку спектри поглинання хлорофілу змінюються залежно від його стану, ступеня агрегації й адсорбції на певних білках. Виявлено форми хлорофілів, які поглинають світло з довжиною хвилі 700, 710 і навіть 720 нм.

Хлорофіл у живій інтактній клітині здатний до фотоокиснення та фотовідновлення. Здатність до окисно-відновних реакцій пояснюється наявністю в молекулі хлорофілу подвійних зв'язків з рухливими л-електронами та атомів азоту з неподіленими електронами. Азот пірольних кілець може окиснюватися (віддавати електрони) або відновлюватися (приймати електрони).

Важливою властивістю хлорофілів є їхня здатність до взаємодії один з одним, тому в хлоропластах можуть траплятися хлорофіли як у *мономерній*, так і в *агрегованій* формі.

Встановлено, що хлорофіл у мембранах пластид перебуває у вигляді пігмент-ліпопротеїдних комплексів з різним ступенем агрегації. Особливості спектра дії фотосинтезу свідчать про те, що в процесах поглинання світла беруть участь і додаткові пігменти.

КАРОТИНОЇДИ

Поряд із зеленими пігментами в хлоропластах є й такі, що належать до групи каротиноїдів. *Каротиноїди* — це найпоширеніші в рослинному світі жиророзчинні жовті, оранжеві та червоні пігменти аліфатичної будови. Вони є обов'язковим компонентом фотосинтетичного апарату. За хімічною природою всі вони — полімери вуглеводню і складають ланцюг із 40 вуглецевих атомів (рис. 4.9), побудований з 8 залишків ізопрену.

Довжина ланцюгів досягає 3 нм і вони часто закінчуються шестичленними циклами. Каротиноїди можуть бути *ациклическими* (лікопін), *моноциклическими* або *біциклическими*. Окиснені форми каротиноїдів називають *ксантофілами*. Ксантофіли становлять близько 50 % всіх каротиноїдів листка.

У хлоропластах вищих рослин поряд із хлорофілами найчастіше трапляються *-каротин* ($C_{40}H_{56}$) і *ксантофіли* — *лютеїн* ($C_{40}H_{56}O_2$) і *віолаксантин* ($C_{40}H_{56}O_4$). В значних кількостях є також *а-каротин* і *неоксантин*.

Каротини, як і ксантофіли, характеризуються гідрофобними властивостями, тому добре розчинні в жирах, що дає їм змогу формувати комплекси в ліпідному прошарку мембрани. Ксантофіли, порівняно з каротинами, мають різноманітнішу структуру, бо до їхнього складу можуть входити різні групи, що містять O_2 , а саме: гідроксильні, метоксильні, кетогрупи та інші. Між собою ксантофіли відрізняються лише ступенем окиснення.

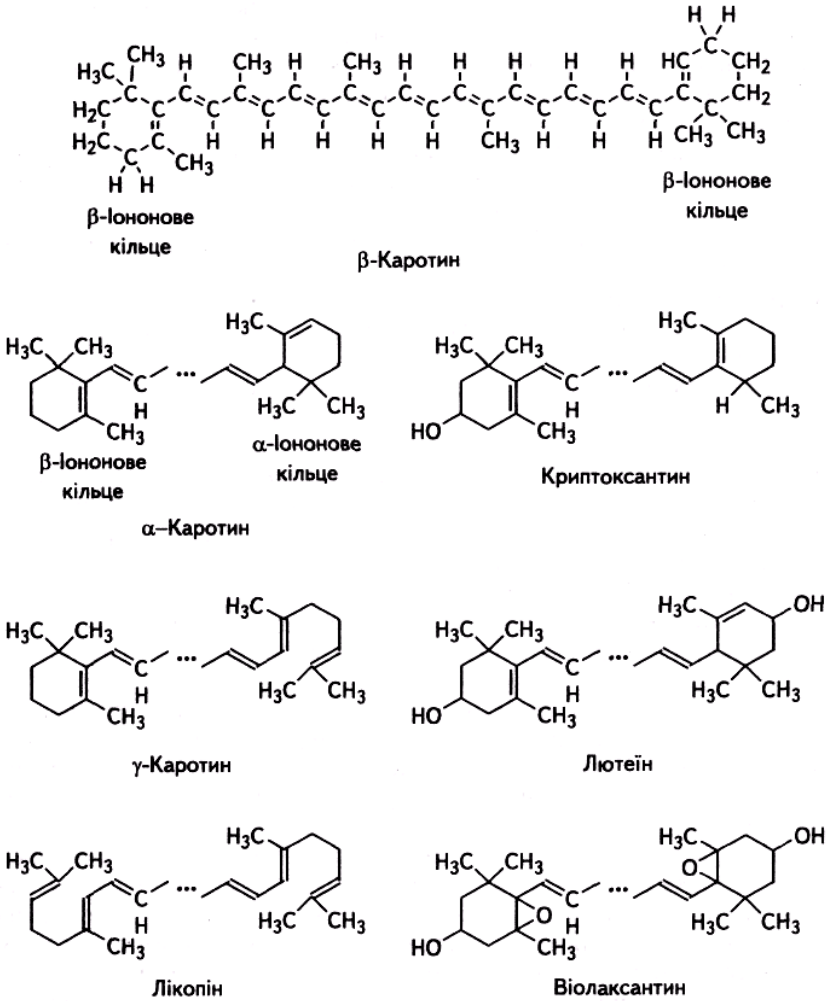


Рис. 4.9. Структурні формули каротиноїдів

Як допоміжні пігменти фотосинтетичного апарату каротиноїди забезпечують поглинання квантів двома піками в синьо-фіолетовій та синій областях спектра (420...490 нм) і деякою мірою в зеленій (490...550 нм). Максимуми поглинання залежать від замісників біля вуглецевого скелета, типу розчинника та кількості подвійних зв'язків. В амплітуді від 400 до 550 нм вони, як правило, мають дві-три смуги поглинання.

Отже, каротиноїди розширюють спектр дії фотосинтезу, забезпечуючи, поглинання від 10 до 20 % енергії сонячних квантів,

причому близько 50 % енергії поглинається в короткохвильовій області — зоні високих енергій. Ці пігменти виконують функцію світлопоглинання, передаючи енергію свого електронно-збудженого стану до хлорофілу *a*. Зворотний процес передачі неможливий. Слід підкреслити, що каротиноїди, на відміну від хлорофілів, не здатні до флуоресценції.

Такі каротиноїди, як віолаксантин, неоксантин, зеаксантин та інші, поглинаючи світло в короткохвильовій високоенергетичній частині спектра, виконують *захисну функцію*, як хімічні буфери в реакціях фотосинтезу. Можливий механізм захисту полягає в тому, що каротиноїди здатні реагувати зі збудженою молекулою хлорофілу, забираючи від нього енергію, чим попереджають його фотоокиснення. Енергія фотозбудженої молекули хлорофілу переходить до каротиноїду, хлорофіл набуває нормального енергетичного стану, а енергія виділяється у вигляді тепла. Завдяки цьому каротиноїди оберігають хлорофіл та інші біологічно активні сполуки від фото-окиснення.

Слід згадати, що каротиноїдам належить ще одна специфічна функція в регулюванні фотосинтетичного апарату рослинного організму. Річ у тім, що хлоропласти переміщуються в клітині під впливом синіх променів, які знову ж таки поглинаються каротиноїдами.

Фізіологічна функція каротиноїдів не обмежується їхньою участю в передачі енергії на молекули хлорофілів. Каротиноїди — переносники активного кисню, вони беруть участь в окисно-відновних реакціях завдяки наявності значної кількості подвійних зв'язків. їм належить певна функція у статевому процесі рослин, а саме: вони зумовлюють забарвлення пелюсток квітів, плодів, коренеплодів. Залишається мало з'ясованою їхня функція в кисневому обміні, участь у формуванні фотоперіодичної реакції, в ростових процесах, зокрема під час проростання насіння, в проявах фототаксису та фототропізму.

ФІКОБІЛІНИ

Такі фотосинтезуючі організми, як синьозелені водорості, червоні та деякі інші представники водоростей, окрім хлорофілів і каротиноїдів, мають ще одну групу допоміжних пігментів — *фікобіліни*. Цю назву вони одержали завдяки своїй подібності до тваринних пігментів — *білірубінів*.

Білінами називають досить поширені в природі *тетрапіроли* з відкритим ланцюгом, без металу. В тваринному царстві вони часто

трапляються як нефункціональні катаболіти гема. Рослинні біліни (фікобіліни) функціонують як сенсibilізатори і фоторецептори, що забезпечується їхнім ковалентним зв'язком з апобілками. Отже, подібно до хлорофілів, фікобіліни — тетрапіроли, але чотири залишки піролу в них створюють незамкнутий витягнутий або згорнутий ланцюг. Піроли з'єднуються між собою метиленовими і метиновими містками, тоді як хромофорні групи, як правило, ковалентно зв'язані білком.

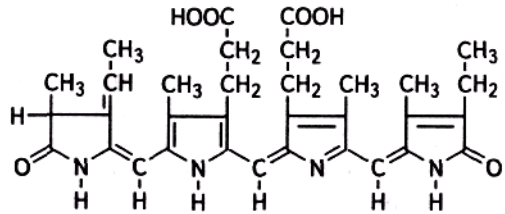
Хромофорною групою фікоціанінів є *фікоціанобілін*, фікоеритринів — *фікоеритробілін* (рис. 4.10).

Відрізняються вони між собою лише взаєморозміщенням пірольних і піроленінових кілець. У фікобілінпротеїнах одна молекула білка може зв'язувати кілька хромофорних груп. Фікоеритробілін у сполученні з білком називають *фікоеритрином*. Він добре розчинний у воді, поглинає кванти зеленої частини спектра. Фікоеритробіліни ($C_{34}H_{47}N_4O_8$) трапляються переважно у червоних водоростей, де й визначають їхнє забарвлення, адже фікоеритрини — білки червоного кольору, які мають максимуми поглинання 500...568 нм.

Фікоціанобіліни ($C_{34}H_{47}N_4O_8$) характерні для синьозелених водоростей, причому максимуми поглинання фікоціанінів дещо зсунуті в довгохвильову область — від 585 до 630 нм.

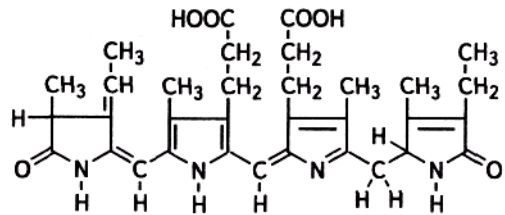
Фікоеритрин і фікоціанін складаються з двох різних білкових субодиниць, які позначають відповідно а (молекулярна маса 19 000) і р (молекулярна маса 21 000) у співвідношенні 1:1. Кожна з білкових субодиниць несе ковалентно зв'язаний з нею фіко-білін. Як правило, фікобіліни, зв'язані з однією субодиницею, належать до одного типу, тобто до фікоеритробілінів або фіко-ціанобілінів.

До фікобілінів належать також *алофікоціаніни* — пігменти з максимумами поглинання від 585 до 650 нм, хромофорну групу



Фікоціанобілін

Рис. 4.10. Хромофорні групи фікоціанінів і фікоеритринів



Фікоеритробілін

їх поки що не визначено. Цю назву алофікоціаніни одержали завдяки тому, що спочатку їх приймали за одну з форм фікоціаніну. На відміну від інших фікобілінпротеїнів їхня молекула складається лише з одного типу білкових одиниць (молекулярна маса 15 кДа), причому кожна субодиниця несе одну молекулу ало-фікоціаніну.

Алофікоціанін характерний для синьозелених, хоча трапляється також у червоних і криптонадових водоростей. А загалом поширення окремих типів пігментів фікобілінів серед синьозелених, червоних і бурих водоростей досить специфічне.

Слід зазначити, що на відміну від хлорофілів і каротиноїдів, локалізованих у ламелах, фікобіліни концентруються або в стромі, або формують особливі впорядковані ансамблі на поверхні мембран — *фікобілісоми* (рис. 4.11).

Як правило, в таких водоростях фікобіліни присутні в значно більшій концентрації порівняно з хлорофілами, тому саме вони і зумовлюють їхнє забарвлення. Фікоціаніни, фікоеритрини і алофікоціаніни трапляються в різних співвідношеннях, причому залежно від умов освітлення формується переважно такий набір пігментів, який найкраще використовує відповідний спектр.

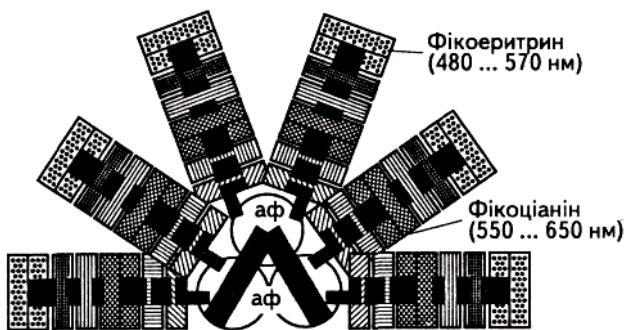


Рис. 4.11. Модель фікобілісоми:
аф — алофікоціаніни

Пігменти даної групи виконують функцію світлозбиральної антени та забезпечують ефективну передачу поглинутої ними енергії сонячного світла до хлорофілів *a*.

Фікобіліни зумовлюють явище філогенетичної хроматичної адаптації водоростей в їхній вертикальній зональності.

Як відомо, червоні промені, що відповідають спектру поглинання хлорофілу, поглинаються, проходячи крізь товщу води. Вже на глибині 34 м зникають червоні промені, 177 м — жовті, 322 м — зелені, 500 м — сині та фіолетові. Відповідно до цього певні екологічні ніші займають спочатку зелені, потім синьозелені і, нарешті, червоні водорості. Наявність фікобілінів дає змогу водоростям у процесі фотосинтезу використовувати промені, які проникають на певну глибину, та займати відповідні екологічні ніші. **Оптичні властивості фотосинтетичних пігментів.** Оптичні властивості пігментів зумовлені спільною для всіх структурою. Як основні, так і допоміжні пігменти характеризуються чітко вираженим чергуванням подвійних та одинарних зв'язків. Кожному зв'язку відповідають два електрони. Біля кожного атома вуглецю міститься вісім валентних електронів, які є спільними для даного атома вуглецю та для сусідніх його атомів. Подвійний зв'язок С=С формує пара електронів, які утворюють σ - та π -зв'язок. Крім того, є пара π -електронів, яка може переміщуватися по всьому вуглецевому ланцюжку (так званий резонанс). Завдяки резонансу молекула хлорофілу набуває додаткової стабільності. Спарені електрони пов'язані з усією системою спряжених подвійних зв'язків, а не з окремими атомами, тому вони легко збуджуються квантами світла. Енергія такого збудження настільки незначна, що легко забезпечується променями денного світла (380...720 нм).

Порфірини — найбільш стабільні та інертні органічні речовини. В порфіриновому ядрі хлорофілу система спряжених зв'язків замкнута й тг-електрони можуть циркулювати, тобто характеризуються ще більшою свободою переміщення, ніж у каротиноїдах. Крім того, порівняно з каротиноїдами у хлорофілів є додаткові можливості для поглинання світла. Адже у кожного атома азоту три пари електронів спільні для сусідніх атомів вуглецю. На орбіталі є ще одна пара електронів, що спрямована до магнію. Це так звані л-електрони, які також здатні поглинати кванти.

4.6. ПЕРВИННІ ПРОЦЕСИ ФОТОСИНТЕЗУ

Фотосинтез — це насамперед фізична проблема. Первинні процеси його розпочинаються з миттєвих реакцій *поглинання* електромагнітної енергії сонячних квантів ($\tau = 10^{-15}$ с), її *запасання* та *стабілізації* у вигляді електронного збудження, *міграції* енергії в пігмент-ліпопротеїдному комплексі хлоропластів:



Міграція — це процес передачі енергії електронно-збудженого стану від молекули пігменту, яка поглинула квант світла, до іншої молекули.

Ймовірний механізм енергетичного перенесення — міграція *екситону*, або *індуктивний резонанс*. Екситонний механізм міграції енергії характерний для гомогенних молекул пігментів.

Екситон — це елементарний стан електронного збудження, енергія якого делокалізована.

Екситон — це квазічастинка, яка існує 10^{-15} с і характеризується певною енергією та імпульсом. Електронно-збуджений стан мігрує як спін-спряжена пара електрон—дірка. Рух екситону здійснюється як дискретне (перескоки), або як неперервне (когерентне) зміщення (П. Костюк, 2001).

Індуктивний резонанс забезпечує перенесення енергії без випромінювання фотонів у результаті диполь-дипольної взаємодії молекул донора і акцептора, наприклад між хлорофілами *a* і *b*. Швидкість перенесення енергії залежить від величини відстані між цими молекулами та ступеня перекривання спектра флуоресценції донора зі спектром поглинання акцептора.

Передачу енергії крізь молекули різних пігментів визначають як *гетерогенне перенесення*, тоді як аналогічний процес між гомологічними молекулами називають *гомогенним перенесенням*. Дослідження флуоресценції є доказом можливої передачі енергії гетерогенного або гомогенного типу. Так, у разі опромінення

пігментної системи монохроматичним світлом, наприклад таким, що поглинається тільки хлорофілом *b*, можна зафіксувати спектр флуоресценції хлорофілу *a*.

Вдалося виявити міграцію енергії між такими парами: каротиноїди → фікоеритрин → фікоціанін → хлорофіл *b* → хлорофіл *a* → хлорофіл *a*. Завжди можлива міграція енергії від кожного з пігментів безпосередньо на хлорофіл *a*.

Енергія завжди мігрує у напрямі від пігментів з максимумом поглинання в зоні коротших хвиль до молекул, максимум поглинання яких розміщений у довгохвильовій зоні.

Нині чітко доведено *гетерогенність* хлорофілів у мембрані, тобто спектральна дискретність хімічно тотожних молекул пігментів, яка зумовлена відмінностями в характері взаємодії пігменту з навколишнім середовищем.

Як відомо, світло має водночас хвильові й корпускулярні властивості, тобто поширюється як хвиля та поглинається квантами, або фотонами. Фотоактивні речовини, в тому числі пігменти, здатні поглинати кванти світла. Це означає, що незбуджена молекула хлорофілу перебуває в тепловій рівновазі з навколишнім середовищем, і такий стан називають *основним* (S_0). У такому стані валентні електрони займають найнижчі енергетичні рівні (причому, згідно з принципом Паулі, не більше двох електронів із антипаралельними спінами на кожній орбіталі). Сумарний спін (вектор магнітних моментів) усіх електронів молекули дорівнює нулю. У разі поглинання кванта світла молекула хлорофілу переходить на один зі збуджених коливальних підрівнів електронного рівня, тобто на вищу вільну орбіталь. Такий перехід не змінює напрямку електронного спіну й відбувається за 10^{-15} с. Якщо в збудженому електроні зберігається той самий напрям спіну, то молекула перебуває в так званому *синглетному стані* (рис. 4.14).

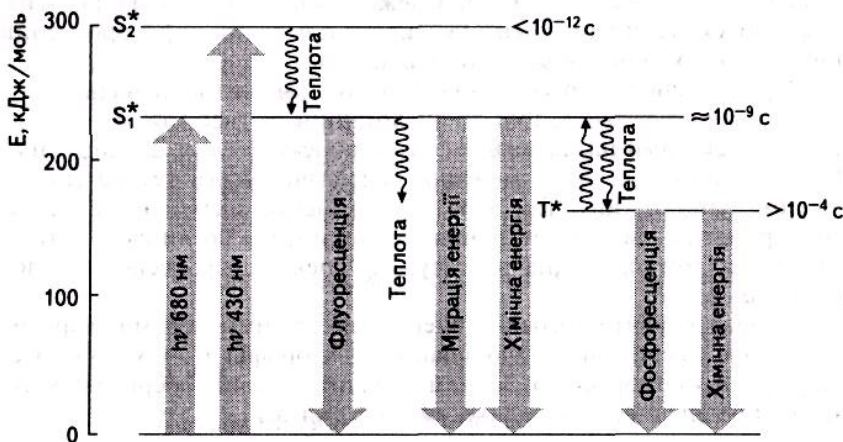


Рис. 4.14. Енергетичні стани молекули хлорофілу

Якщо під час переходу на вищу орбіталь спін змінює свій напрям, таке збудження називають *триплетним* (спіни стають паралельними), при цьому сумарний спін дорівнює одиниці.

Молекула хлорофілу може поглинати світло як у червоній, так і в синій частині спектра, тобто одержувати різну кількість енергії, а отже, переходити на перший або другий синглетний рівні. Час існування збудженої молекули незначний (на першому синглетному рівні — 10^{-4} , 10^{-9} с, а на другому — 10^{-12} с), після чого вона повертається на вихідний енергетичний рівень. Відбувається це різними шляхами (рис. 4.15).

Рис. 4.15. Можливі шляхи трансформації енергії першого збудженого синглетного стану хлорофілу



Первинна фотофізична стадія розпочинається з поглинання світла пігментами. Кожна молекула хлорофілу поглинає 4...40 квантів світла за секунду. Міграція енергії забезпечує ефективне збирання квантів світла антенним світлозбиральним комплексом (СЗК) і транспортування їх до молекул хлорофілу, що поєднані з фотохімічними реакціями.

ФОТОСИНТЕТИЧНА ОДИНИЦЯ. РЕАКЦІЙНИЙ ЦЕНТР. ФОТОСИСТЕМА

Молекули хлорофілу, які перетворюють сонячну енергію, локалізуються приблизно в 1000 тилакоїдів кожного хлоропласту таким чином, що за відповідного освітлення одиницею поглинання є переважна їх більшість. Водночас вони є своєрідним «озером», у якому плаває множина так званих *фотосинтетичних одиниць*.

Уявлення про фотосинтетичну одиницю (ФСО) як комплекс пігментів, що бере участь у поглинанні, збиранні квантів і передачі їх спеціалізованим молекулам хлорофілу, майже одночасно було сформульовано Дж. Гафроном, Р. Емерсоном і У. Арнольдї. На їхню думку, основна маса молекул пігментів, які складають ФСО, забезпечує збирання енергії та передачі її спеціальним компонентам, що фотохімічно перетворюють цю енергію. Таким чином вони виконують функцію пускового механізму фотосинтезу (рис. 4.16).

Такий функціонально активний комплекс було названо *реакційним центром* (РЦ). Фотохімічні реакції здійснюють лише пігменти РЦ, тоді як усі інші лише поглинають світло і переносять енергію збудження на хлорофіли реакційних центрів. Згодом було доведено, що один РЦ припадає приблизно на 400...600 молекул пігменту. Частка пігментів РЦ становить близько 1 % від суми всіх пігментів хлоропластів.

Загальноприйняті нині уявлення про фотохімічні реакції хлорофілів РЦ сформувалися наприкінці 50-х років минулого століття під впливом класичних робіт Р. Емерсона зі співробітниками. Вони

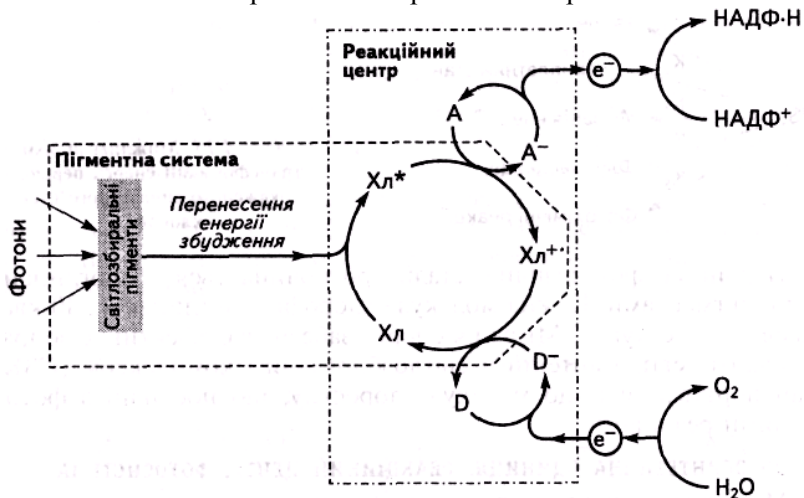


Рис. 4.16. Спрощена схема роботи пігментної системи хлоропласта експериментально довели, що в процесі фотосинтезу рослин беруть участь дві різні фотохімічні реакції. Як виявилось, швидкість фото-

синтезу за спільної дії квантів червоного світла (700 нм) та короткохвильового (680 нм) була більшою, ніж сума швидкостей фотосинтезу в разі окремого освітлення цими квантами (ефект підсилення Емерсона). Зокрема, *квантовий вихід фотосинтезу* (максимальне число O_2 , які звільнюються в перерахунку на кожний поглинутий квант) неадитивно зростає, інколи аж до 40 %. Такий ефект підсилення було пояснено функціонуванням двох фотохімічних систем (ФС I та ФС II), які послідовно виконують первинні фотохімічні реакції. Нині навіть вдалося розділити фотосистеми як за допомогою інгібіторів фотосинтезу (хімічне розділення), так і диференціальним центрифугуванням (механічне розділення). Тилакоїдну мембрану вдалося розділити на дві фракції — *легку* та *важку*, які осаджувалися відповідно при 24 000 та 144 000 д. До легкої входять в основному фрагменти мембран тилакоїдів строми, які є складовими частками ФС I. Аналіз важкої фракції показав, що вона збагачена компонентами ФС II.

Згідно з сучасними уявленнями, хлорофіли реакційних центрів виконують основну функцію в перетворенні енергії сонячних квантів. Завдяки специфічним зв'язкам та організації їхніх молекул-донорів і молекул-акцепторів хлорофіли здатні використовувати одержану енергію збудження для утворення потоку електронів шляхом оборотних окисно-відновних реакцій. В результаті цього в тилакоїдній мембрані формується протонний і електричний градієнти. Максимуми поглинання хлорофілів реакційних центрів двох систем, за яких відбуваються окисно-відновні процеси, різні: максимум хлорофілу реакційного центру ФС I (P_{700}) — 700 нм, тоді як хлорофілу реакційного центру ФС II (P_{680}) — 680 нм. Кожен із хлорофілів має відповідні донори та акцептори електронів, які започатковують серію окисно-відновних перетворень відповідних переносників електронів у тилакоїдній мембрані. Ймовірна схема структури реакційних центрів ФС I і ФС II наведена на рис. 4.17.

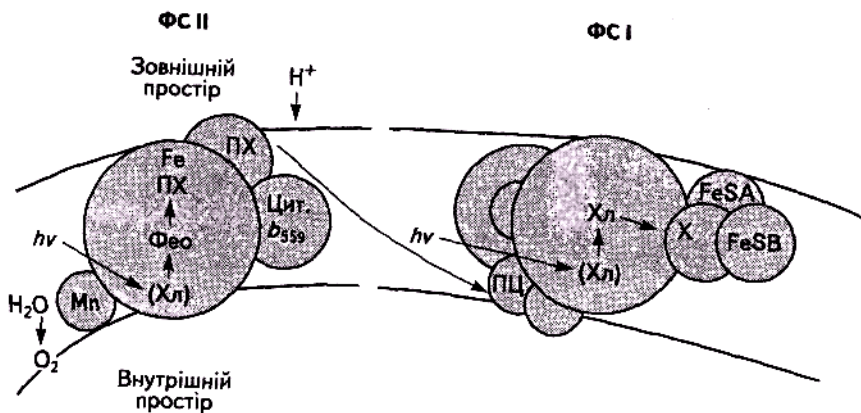


Рис. 4.17. Реакційні центри ФС I і ФС II

Донори електронів локалізовані всередині, тоді як їхні акцептори — зовні тилакоїдної мембрани, що і забезпечує миттєвий розподіл заряду на мембрані.

Фотосинтетична одиниця (ФСО) — це мінімальне функціональне угруповання тилакоїда, здатне до фотосинтетичного розподілу заряду і складається з пігментів антенного комплексу та реакційних центрів.

За останніми даними, на один хлоропласт припадає $2 \cdot 10^6$ ФСО. Ці найдрібніші одиниці здатні здійснювати окиснення й відновлення НАДФ⁺, мають антенні комплекси пігментів-світлозбирачів, дві фотосистеми, що формують разом із багатьма переносниками електронно-транспортний ланцюг (ЕТЛ) тилакоїдної мембрани.

Досі немає єдиної думки щодо структури ФСО. Насамперед, було запропоновано *моноцентрально* модель ФСО, згідно з якою в усьому комплексі є лише один РІД. Більшість учених віддають перевагу *мультицентральної* моделі, яка припускає наявність кількох реакційних центрів (рис. 4.18).

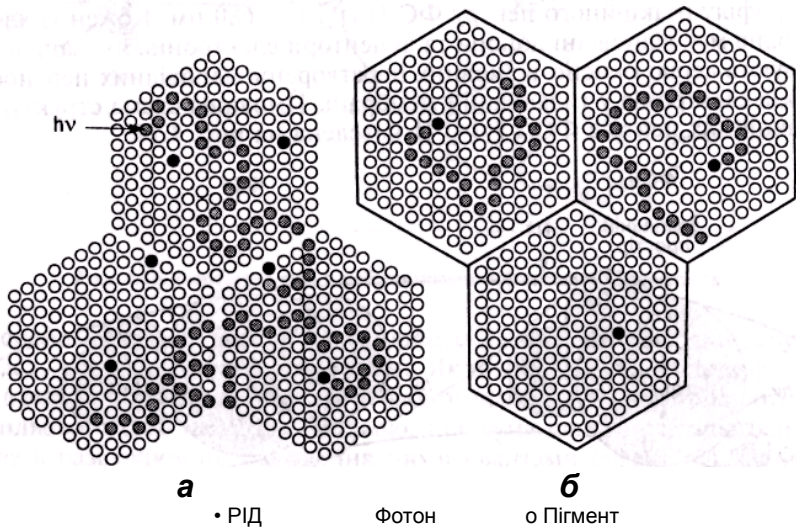


Рис. 4.18. Модель мультицентральної (а) та уніцентральної (б) фотосинтетичних одиниць:

о — пігмент антенного комплексу; • — P_{700} або P_{680} в реакційному центрі;
 « ~ молекула пігменту антени, яка перейшла у фотозбуджений стан після поглинання фотона або внаслідок перенесення енергії

В хлоропластах вищих рослин існує як мінімум два типи фотосистем: ФС I і ФС II.

Фотосистема — це дискретна одиниця організації в тилакоїдах певних і пігментів разом з іншими молекулами — переносниками електронів і протонів, які беруть участь у світловій стадії фотосинтезу.

Точна локалізація фотосистем у тилакоїдній мембрані хлоропластів поки що не відома. Вважають, що мембрани тилакоїдів строми містять переважно ФС I, а мембрани гран — ФС I і ФС II. Таким чином, у тилакоїдній мембрані молекули пігментів і переносники електронів об'єднані в надмолекулярні функціональні комплекси.

Z-СХЕМА ФОТОСИНТЕЗУ

Світлоіндуковане векторне транспортування електронів між двома фотосистемами, яке розпочинається від води й закінчується НАДФ⁺, забезпечується завдяки специфічному й несиметричному розташуванню низки окисно-відновних компонентів тилакоїдній мембрані — переносників електронів і протонів, які в сукупності складають електронно-транспортний ланцюг.

Р. Хілл і Ф. Бендалл запропонували схему електронної стадії фотосинтетичного процесу, яка після низки уточнень одержала назву Z-схеми фотосинтезу (рис. 4.19).

Переносники електронів ЕТЛ розміщуються відповідно до зменшення електровід'ємного редокс-потенціалу. В фотосинтезі вищих рослин перенесення електрона від двох молекул води (окисно-відновний потенціал 0,82 В) до НАДФ⁺ (окисно-відновний потенціал — 0,32 В) здійснюється за рахунок енергії чотирьох квантів світла з участю відповідно двох фотосистем, що діють послідовно. Механізм передачі електронів в обох фотосистемах — одноелектронний.

Під час поглинання кванта світла ФС II за період, менший за 10⁻⁵ с, електрон від води переноситься в ЕТЛ, проти термодинамічного потенціалу, а саме: від позитивного редокс-потенціалу ферредоксину на НАДФ⁺. Саме в цьому полягає основна суть фотосинтезу — адже в процесі такого транспортування запасасться вільна енергія поглинутих квантів. У мембрані тилакоїду розміщується близько 200 таких ланцюгів.

Шлях електрона від води до НАДФ⁺ з участю обох фотосистем називають *нециклічним*.

Існує й *циклічне* транспортування електронів з участю лише ФС I, яке надходить від неідентифікованого компонента X на ферредоксин, далі — на цитохром b₆ (E₀ = -0,18 В) і пластохінон (Пх). З відновленого Пх • H₂ електрони транспортуються на цитохром /,

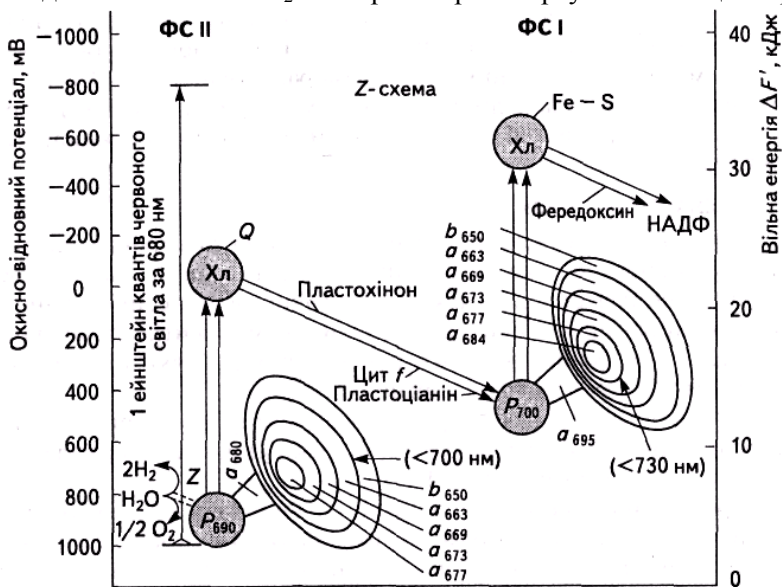


Рис. 4.19. Z-схема фотосинтезу

далі — на пластоціанін і, нарешті, заповнюють дірку того самого пігменту P₇₀₀.

Можливий також *псевдоциклічний* шлях транспортування електрона, коли в результаті передачі електрона на кисень він відновлюється до H₂O, чим практично маскується процес фотолізу води в ФС II (рис. 4.20).

Як видно зі Z-схеми, на шляху від однієї молекули H₂O до НАДФ⁺ крізь переносники передаються два електрони. Якщо один квант енергії, що надходить в кожну фотосистему, піднімає на вищий рівень лише один електрон, то для перенесення двох електронів треба мінімум чотири кванти. Світлозбиральний апарат, який постачає енергію, складається з лабільного світлозбирального комплексу (СЗК), що обслуговує обидві фотосистеми, та пігмент-білкових антенних комплексів ФС I і ФС II. Уявлення про Z-схему фотосинтезу на цей час є загальноприйнятим, хоча постійно піддається певним змінам і доповненням.

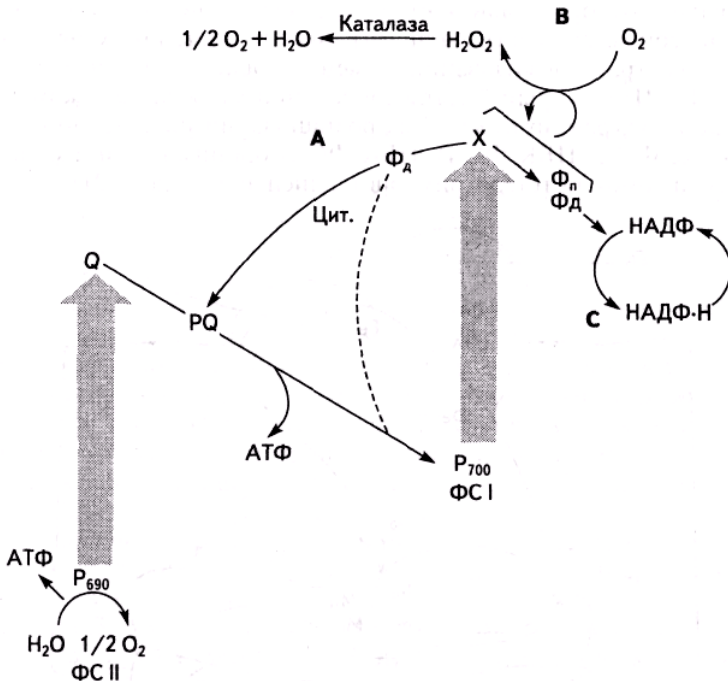


Рис. 4.20. Можливі шляхи перенесення електронів у хлоропластах: А — циклічний; В — псевдоциклічний; С — нециклічний

4.7. ФОТОСИНТЕТИЧНЕ ФОСФОРИЛЮВАННЯ

Працями американського вченого Арнона і ряду інших дослідників було виявлено утворення насичених енергією органічних сполук фосфору, зокрема АТФ, в процесі фотосинтезу. АТФ відіграє велику роль у процесі дихання, багаті на енергію сполуки утворюються в мітохондріях. **В процесі фотосинтезу АТФ утворюється безпосередньо в хлоропластах і її виникнення пов'язане з наявністю світлової енергії. Цей процес одержав назву фотосинтетичного фосфорилювання** на відміну від окислювального фосфорилювання при диханні.

Арнон із співробітниками (1954 р.) відкрив здатність ізольованих х клітин хлоропластів синтезувати АТФ на світлі, причому її утворення проходить на світлі в анаеробних умовах за рахунок світлової енергії. Пізніше (1959 р.), **Арноном були виявлені 2 типи фосфорилювання – циклічне і нециклічне.**

Циклічне фосфорилювання є спільним як для фотосинтезу бактерій, так і для зелених рослин. При ньому проходить процес перетворення світлової енергії в хімічну. Синтез АТФ тут поєднаний з утворенням води, а не з виділенням кисню, так як проміжні продукти, що утворилися, окислюються іонами OH^- з утворенням води, кисень при цьому не виділяється.

При **нециклічному** фосфорилюванні, що проходить в аеробних організмів при перетворенні світлової енергії в потенційну хімічну утворюється НАДФ * H_2 , який необхідний для відновлення CO_2 і виділення кисню. Нециклічний тип фосфорилювання, очевидно, з'явився у зв'язку з переходом організмів до аеробного способу життя. Арнон вважає, що основною фотохімічною реакцією є перетворення світлової енергії в хімічну шляхом утворення АТФ.

4.8. ПЕРША І ДРУГА ФОТОСИСТЕМИ

В даний час встановлено, що хлорофіл міститься у рослин у двох формах з різними спектрами поглинання і, ймовірно, з різними фотохімічними функціями. Таким чином, існують 2 різні фотосистеми: система 1 поглинає світло з довжиною хвиль 700 нм.; система 2 – з довжиною хвиль 680 нм. Обидві пігментні системи беруть участь у другому етапі фотосинтезу – переніс водневих електронів, що утворюються при фотолізі води на проміжні продукти, що виникають в процесі перетворення CO_2 у вуглевод. Водневі атоми від проміжного донора (ZH), що утворюється в процесі фотолізу води завдяки енергії, засвоєної системою 2,

передаються зв'язаному з ним цитохрому b_6 . Система 2 включає хлорофіл 680 і додаткові пігменти. Після цього електрони передаються цитохрому – f , при цьому проходить синтез АДФ і АТФ. Завдяки енергії світла, акумульованій системою 1, електрони передаються акцептору X і через посередництво ферредоксину відновлюють НАДФ. В результаті утворюється НАДФ * H , який використовується для відновлення фосфогліцеринової кислоти, яка є продуктом перетворення CO_2 .

Світлова енергія, поглинута хлорофілом, використовується не тільки на розщеплення (фотоліз) води і синтез НАДФ * H , але і перетворюється в хімічну енергію, що запасасться у вигляді енергії макроергічних зв'язків (фотосинтетичне фосфорилування).

4.9. ФОТООКИСЛЕННЯ

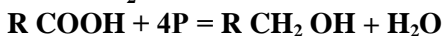
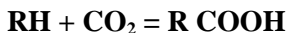
Фотосинтез не іде без хлорофілу. За сучасними поглядами, хлорофіл направляє енергію сонячних променів не на вуглекислий газ, а на воду. Проходить окислення води, водень приєднується до хлорофілу, а після цього відновлює вуглекислоту з утворенням вуглеводів. Цей процес окислення води одержав назву фотоокислення.

Кисень, що виділяється при фотосинтезі є киснем води, а не вуглекислого газу. Останнє можна довести експериментально. Відомо, що кисень води і кисень вуглекислого газу відрізняється за атомною масою.

В даний час доведено про існування трьох ізоотопів кисню з атомною масою 16, 17 і 18. O^{18} скоріше з'єднується з вуглецем, ніж з воднем. Тому в складі молекули CO_2 його більше ніж в молекулі води. В молекулі води знаходиться найлегший кисень – O^{16} .

Дослідженнями ряду вчених (А.П. Виноградов, Р.В. Тейс (1941 р.)) було доведено, що кисень, який виділяється в процесі фотосинтезу відповідає кисню води, а не вуглекислого газу. Дослідження радіоактивного ізотопа C^{14} привело в 1940 р. американських вчених Рубена і Камена до твердження, що CO_2 в процесі фотосинтезу приєднується до складного органічного акцептора, а не до хлорофілу, шляхом карбоксилування з утворенням карбоксильної групи. Ймовірно, що водень активізується при цьому ферментом гідрогенезом. За даними Бойченка, ізольовані хлоропласти здатні відновлювати CO_2 в аеробних умовах при наявності молекулярного водню.

Схематично процес карбоксилування і відновлювання карбоксильної групи воднем можна представити наступним чином:



Таким чином, в процесі фотосинтезу проходить відновлення не двоокису вуглецю, а карбоксильної групи утвореного первинного продукту.

Дослідження з міченим вуглецем C^{14} (вуглекислоти $C^{14}O_2$) показали наявність міченого вуглецю C^{14} уже через декілька секунд в фосфогліцериновій кислоті (ФГК), моносахаридах, а також у крохмалі та білках.

4.10. ТЕМНОВА СТАДІЯ ФОТОСИНТЕЗУ.

ВІДНОВЛЮВАЛЬНИЙ ПЕНТОЗОФОСФАТНИЙ ЦИКЛ

Усі фотоавтотрофні організми мають лише один універсальний первинний механізм карбоксилювання. Це шлях первинного біосинтезу всіх вуглецевмісних органічних сполук із CO_2 , відомий як цикл Кальвіна, або відновлювальний пентозофосфатний цикл (ВПФ-цикл).

Відновлюється CO_2 за рахунок енергії АТФ і відновлювальних еквівалентів НАДФ • Н, які формуються як продукти світлової стадії й використовуються для перетворення CO_2 на фосфати цукрів у хлоропластах. Ферменти, які каталізують окремі реакції ВПФ-циклу, розчинні у воді й локалізовані в стромі хлоропластів.

У самому ВПФ-циклі немає фотохімічних реакцій, однак світлові реакції можуть опосередковано впливати на нього. Наприклад, світло впливає на концентрацію у хлоропластах водневих йонів, магнію, рівень відновленості кофакторів, таких як ферредоксин і НАДФ. Послідовність реакцій розшифрував у США М. Кальвін зі співробітниками (1946—1956). ВПФ-цикл складається із таких основних етапів, як карбоксилювання, відновлення та регенерація первинного акцептора CO_2 .

Механізм асиміляції CO_2 було розшифровано завдяки застосуванню міченого за ^{14}C вуглекислого газу, хроматографічного та радіоавтографічного методів аналізу. Як об'єкт досліджень було використано зелену одноклітинну водорість — *хлорелу*. Після короткочасної експозиції на світлі в присутності $^{14}CO_2$ рослини фіксували гарячим спиртом. Спиртовий екстракт концентрували, а потім розділяли на хроматограмах. Уже через 5 с перебування в атмосфері $^{14}CO_2$ більша частина радіоактивного вуглецю зосереджувалася в тривуглецевій сполуці 3-фосфогліцериновій кислоті (3 ФГК). Тому зроблено припущення, що в хлоропластах має бути певна сполука-акцептор, яка, взаємодіючи з $^{14}CO_2$, утворює фосфогліцеринову кислоту (акцептор

+ $^{14}\text{CO}_2$ = ФГК). Встановлено, що після вимкнення освітлення, вміст ФГК ще деякий час зростає. Одночасно спостерігалось досить швидке зниження вмісту п'ятивуглецевої сполуки — рибулозобісфосфату (РуБФ). Вже через 30 с рибулозобісфосфат зникає, тоді як кількість ФГК не змінювалася. Разом із тим на світлі рибулозобісфосфат не зникає і його вміст залишався постійним.

Зовсім інша картина спостерігалася за відсутності CO_2 . Тоді ні в темряві, ні на світлі вміст рибулозобісфосфату не змінювався. Звідси було зроблено висновок, що в присутності CO_2 рибулозобісфосфат у темряві використовувався для утворення ФГК. Подальше перетворення ФГК вимагає наявності світла. Проаналізувавши одержані дані, М. Кальвін запропонував такий хід подій за темної фази фотосинтезу (рис. 4.21).

Більше 50 % розчинних білків у листках — це фермент рибуло-зобісфосфат-карбоксилаза, який забезпечує фіксацію вуглекислого газу.

Спочатку відбувається карбоксилювання *первинного акцептора CO_2 — рибулозобісфосфату*. Цю реакцію приєднання CO_2 каталізує фермент рибулозобісфосфат-карбоксилаза (оксигеназа). Цей фермент є найбільш поширеним, а можливо, і найважливішим із усіх ферментів. Він активується магнієм, його константа Міхаеліса для CO_2 *in vitro* становить 450 мкмоль, що відповідає парціальному тиску в 1...2 % CO_2 при рН 7,5. За концентрації CO_2 0,03 % (реальний вміст його в атмосферному повітрі) фермент карбоксилювання виявляється навіть недовантаженим. Пізніше виявилось, що кисень здатний конкурувати з вуглекислим газом, а карбоксилаза може також функціонувати як оксигеназа (цю функцію ми розглядатимемо в § 4.10 «Фотодихання»).

Під час карбоксилювання спочатку виникає шести вуглецева молекула (2-карбокси-3-арабінітол-1,5-бісфосфат), яка є нестабільною, оскільки швидко гідролізується на тріози — дві молекули *фосфогліцеринової кислоти* (ФГК) (рис. 4.22).

Усі рослини, які на етапі карбоксилювання утворюють перший стабільний кінцевий продукт фіксації CO_2 у вигляді тривуглецевої

ФГК, належать до C_3 -типу рослин.

ФГК відновлюється до *фосфогліцеринового альдегіду* (ФГА) за рахунок асиміляційної енергії світлової стадії. Відбувається це в дві стадії: спочатку за допомогою АТФ і ФГК-кінази здійснюється додаткове фосфорилювання 3ФГК з утворенням 1,3-ФГК (рис. 4.23),

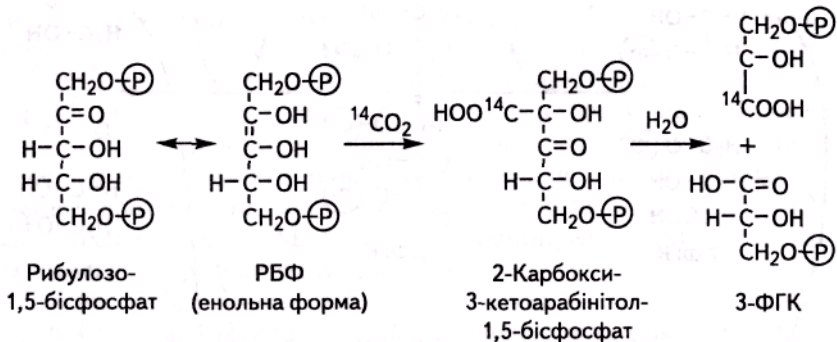


Рис. 4.22. Гідролітичне розщеплення рибулозо-1,5-бісфосфату

Серед усіх реакцій пентозофосфатного циклу Кальвіна — це єдина реакція відновлення.

Фосфогліцеринний альдегід з участю ферменту тріозофосфат-ізомерази легко ізомеризується в *дигідроацетонфосфат* (ДГАФ):

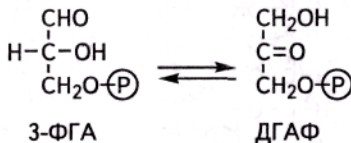


Рис. 4.23. Утворення 1,3-ФГК

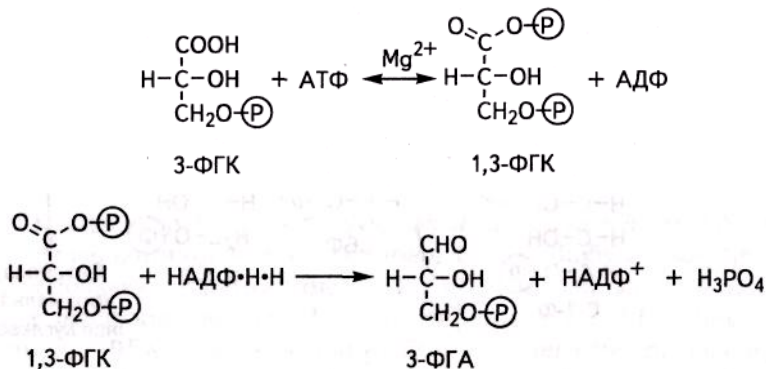


Рис. 4.24. Відновлювальна реакція циклу Кальвіна

У ВПФ-циклі більша частина тріозофосфатів використовується саме у формі ДГАФ. Одержані тріози (ФГА, ДГАФ) — фосфорильовані тривуглецеві похідні вуглеводів, тоді як найпоширеніші вуглеводи — гексози. Тому для їхнього синтезу дві молекули ФГА або інших тріоз мають приєднатися (голова до

голови). Каталізує цю реакцію *фруктозобісфосфатальдолаза* (рис. 4.25).

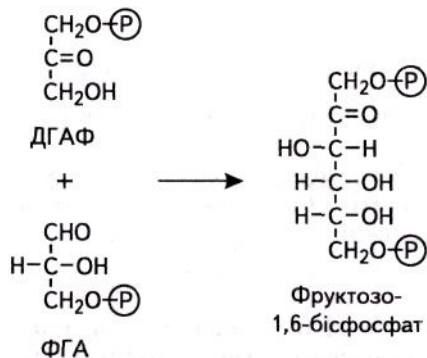


Рис. 4.25. Синтез фруктозо-1,6-бісфосфату

Як правило, під час кожного оберту циклу дві молекули ФГА перетворюються на ДГАФ, а потім у присутності *альдолази* ФГА і ДГАФ конденсуються до *фруктозо-1,6-бісфосфату*.

Після дефосфорилювання певна частина *фруктозо-6-фосфату* виводиться з циклу і використовується для синтезу резервних запасних вуглеводів, а решта — в процесах регенерації первинного акцептора. Для того щоб фотосинтетична фіксація CO_2 відбувалася безупинно, первинний акцептор *рибулозо-1,5-фосфат* має регенеруватися з такою самою швидкістю, з якою і використовується. Тому має існувати механізм його регенерації.

Дійсно, в циклі Кальвіна на завершальному етапі регенерації п'ять молекул тріозофосфатів перетворюється на три молекули первинного акцептора: $5\text{C}_3 \rightarrow 3\text{C}_5$. Для цього відбувається кілька реакцій ізомеризації та молекулярних перебудов, причому всі на одному енергетичному рівні.

Спочатку за участі *транскетолази* з *фруктозо-6-фосфату* та *фос-фогліцеринового альдегіду* синтезуються *4-вуглецевий еритрозо-4-фосфат* (Е-4-Ф) і *5-вуглецевий ксилулозо-5-фосфат* (Ксу-5-Ф) (рис. 4.26).

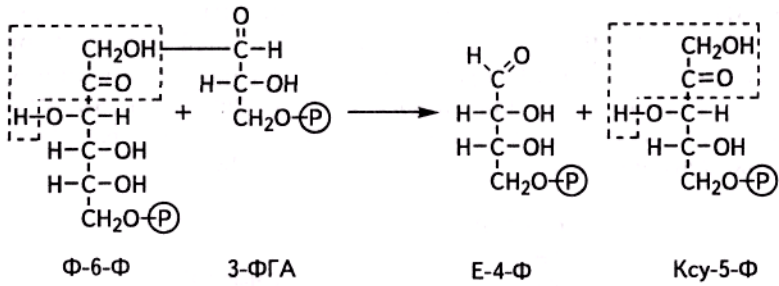
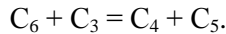


Рис. 4.26. Синтез еритрози і ксилулози

У цій реакції ФГА реагує з еквімолярною кількістю фруктозо-6-фосфату, в результаті чого утворюється однакова кількість 4-і 5-вуглецевих вуглеводів:



Далі еритрозо-4-фосфат конденсується з однаковою кількістю ДГАФ за участі *трансальдолази* з утворенням *седогенту лозо-1,7-бісфосфату* (Су-1,7-БФ) (рис. 4.27).

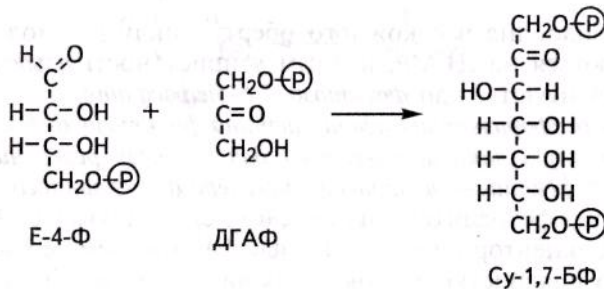


Рис. 4.27. Синтез седогентулозо-1,7-бісфосфату

Потім Су-1,7-БФ за участі *Су-1,7-БФ-фосфатази* дефосфорилується до *седогентулозо-7-фосфату* (С-7-Ф).

Ця реакція вважається такою, що лімітує швидкість перебігу даного ВПФ-циклу, тобто бере участь у його регуляції.

Наступна реакція відбувається знову-таки з участю *транскептази*, в якій із седогентулозо-7-фосфату та фосфогліцеринового

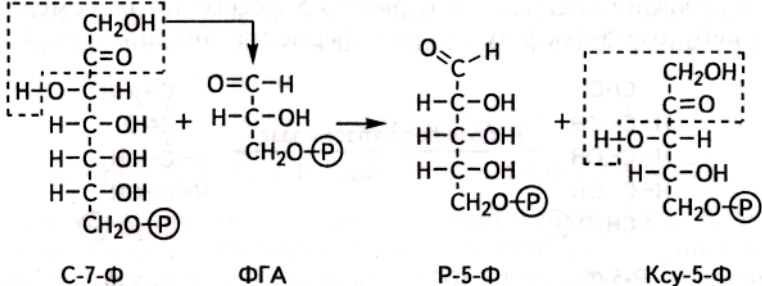
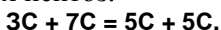


Рис. 4.28. Синтез пентоз у циклі Кальвіна

альдегіду утворюється *ксилулозо-5-фосфат* і *рибозо-5-фосфат* (рис. 4.29).

У цій реакції транскетолаза переносить двовуглецевий фрагмент на фосфогліцеринний альдегід, але вже не від фруктозо-6-фосфату, а від седогептулозо-7-фосфату, чим і пояснюється факт утворення в даному разі двох пентоз:



Це свідчить про те, що молекула ФГА може використовуватися в циклі Кальвіна чотирма різними способами. Так завершується перетворення п'яти молекул ФГА на три молекули пентоз.

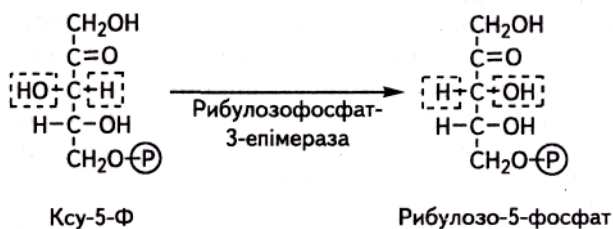


Рис. 4.29. Реакція епімеризації

Потім дві молекули ксилулозо-5-фосфату перетворюються на рибулозо-5-фосфат за участі фермента *епімерази* (рис. 4.30).

Цей фермент каталізує реакцію ізомеризації, але субстрат і продукт є епімерами, які відрізняються між собою лише орієнтацією водневого атома та гідроксильної групи біля третього атома вуглецю.

Синтезований під час циклу рибозо-5-фосфат також ізомеризується до рибулозо-5-фосфату з участю фермента *ізомерази* (рис. 4.30).

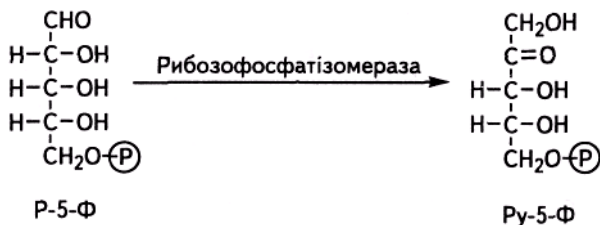


Рис. 4.30. Реакція ізомеризації

Остання реакція ВПФ-циклу — це перетворення рибулозо-5-фосфату (Pу-5-Ф) на рибулозо-1,5-бісфосфат (Pу-1,5-БФ) у присутності АТФ і *фосфорибулокінази*, яка і замикає цикл. Таким чином, на завершальному етапі фермент фосфорибулокіназа забезпечує фосфорилування рибулозо-5-фосфату за участі АТФ світлової

стадії, і знову утворюється первинний акцептор CO₂ рибулозо-1,5-фосфат.

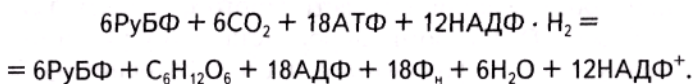
4.11. ФОТОДИХАННЯ.

Реакцію, яка більше дає субстрату, ніж використовує його, називають *автокаталітичною*, бо її швидкість зростає зі збільшенням концентрації субстрату.

На кожні три молекули CO₂, які надходять у ВПФ-цикл, утворюється одна молекула продукту — *триозофосфат*. Він може перетворюватися на крохмаль, сахарозу, інші вуглеводи, а також використовується на регенерацію акцептора CO₂, стимулюючи тим самим утворення проміжних продуктів. Цикл функціонує таким чином, що він більше продукує акцептор, ніж використовує. Якби в процесі ВПФ-циклу регенерувалася така сама кількість акцептора як і використовується, то рослинний організм не мав би здатності рости та пристосовуватися до сприятливіших умов підвищенням інтенсивності фотосинтезу. На сьогодні зелена рослина єдина, яка має можливість за допомогою ВПФ-циклу перетворювати фотосинтетичний продукт на додатковий субстрат.

Отже, в процесі циклу 6CO₂ перетворюються на фруктозо-6-фосфат, використовуючи для цього **12НАДФ • Н** та **18 АТФ**. Для асиміляції однієї молекули CO₂ потрібно **2НАДФ • Н₂** та **3 АТФ**.

Реальні ж витрати АТФ дещо більші в зв'язку з фотодиханням, у ході якого витрачається певна його частина. Загальне сумарне рівняння темної фази таке:



Звідси можна розрахувати енергетичний баланс циклу Кальвіна. Для відновлення шести молекул вуглекислого газу до рівня вуглеводів (C₆H₁₂O₆) потрібно 18 молекул АТФ і 12НАДФ • Н₂. Відповідно, для відновлення до рівня вуглеводів однієї молекули CO₂ необхідно три молекули АТФ і дві — НАДФ • Н₂.

Відомо, що на утворення двох молекул НАДФ • Н₂ і двох молекул АТФ необхідно вісім-дев'ять квантів світла. Решта АТФ утворюється в ході циклічного фотофосфорилювання. Отже, для відновлення однієї молекули вуглекислого газу до рівня вуглеводів необхідно мінімум вісім-дев'ять квантів світла. Енергія квантів червоного світла дорівнює 168 кДж моль. Таким чином, у разі використання червоних променів на відновлення однієї молекули CO₂ до рівня вуглеводів витрачається приблизно 1340... 1508 кДж. Із цієї енергії в одну шосту моля гексози відкладається 478 кДж. Коефіцієнт корисної дії фотосинтезу в даному разі становить

приблизно 30...35 %. Однак у природних умовах коефіцієнт використання світла значно менший. Шлях вуглецю під час фотосинтезу, встановлений М. Кальвіном, є основним. Однак існують відхилення від даного шляху.

4.12. УТВОРЕННЯ БІЛКІВ ПРИ ФОТОСИНТЕЗІ

Ще в 1893 р. В.В. Сапожніков виявив наявність білків серед продуктів фотосинтезу. Очевидно, **вони утворюються з проміжних продуктів фотосинтезу і відновленого в хлоропластах нітратного азоту.**

А.А. Ничипорович та інші довели можливість безпосереднього утворення амінокислот та білків в процесі фотосинтезу.

В досліджах Т.Ф. Анресвої (1960 р.), проведених з тяжким ізотопом N¹⁵ було доведено, що на світлі утворюється значно більше білків, ніж в темряві. Утворення білків у хлоропластах на світлі залежить від фази розвитку рослини. Найвища активність хлоропластів у синтезі білків спостерігається у фазу цвітіння і майже зовсім не проходить після цвітіння. У молодих рослин більша частина асимільованого вуглецю використовується на синтез білків, ліпідів, нуклеїнових кислот, необхідних при інтенсивному рості, і його менша частина йде на утворення вуглеводів.

4.13. ШЛЯХ С – 4 КАРБОКСИЛЬНИХ КИСЛОТ

Вагомим доповненням до циклу Кальвіна останнім часом став цикл С – 4 карбоксильних кислот, вивчений і описаний вченими різних країн (Слек і Хеч, 1967 р., Беркман, 1969 р., Ю.С. Карпилов, 1970 р.).

В ряду рослин поглинутий радіоактивний вуглець входить до складу яблучної або аспарагінової кислоти, а не ФГК (фосфорогліцерінова кислота) і фосфорильованих цукрів за циклом Кальвіна. Такий фотосинтез зустрічається у рослин з густою сіткою дрібних провідних пучків, у листках, клітинні оболонки яких містять хлоропласти. Подібний тип фотосинтезу одержав назву „шлях С – 4 карбоксильних кислот”. Він обумовлений високоактивною локалізованою у хлоропластах мезофілу ФЕП (фосфоеннолпіруват) – карбоксилуючою системою. В подальшому вуглець С – 4 переходить в цукри і високомолекулярні сполуки. Шлях С – 4 поширений серед просо видних злаків, а також

зустрічається у багатьох видів дводольних рослин з родини лободових, амарантових і портулакових.

Шляху С – 4 сприяло утворення в процесі еволюції хлоропластів в клітинах паренхілених вагін провідних пучків. Знаходячись в кращих умовах водозабезпечення, хлоропласти клітинної оболонки дещо гірше освітлюються, але при високій інтенсивності сонячного світла не відчують нестачі світла. Постачання вуглекислотою в них сформувалось за рахунок транспорту дикарбонових кислот і декарбоксилування. Хлоропласти мезофілу спеціалізовані в напрямку карбоксилування фосфоенолперувата. При цьому проходить попередження втрат вуглекислоти. Якщо при обезводненні зупиняється фотосинтез в клітинах мезофіла, він проходить в клітинах оболонки провідних пучків, так як вони краще забезпечені водою. В клітинах оболонки зосереджено утворення крохмалу, у зв'язку з наявністю ферментів, що обумовлюють його синтез, так як транспортування асимілянтів з мезофілу листка проходить безперешкодно. В наведеному випадку спостерігається взаємозв'язок між двома типами хлоропластів, який одержав назву кооперативного фотосинтезу.

4.14. ФОТОСИНТЕЗ І ВРОЖАЙ **ШЛЯХИ ПІДВИЩЕННЯ ІНТЕНСИВНОСТІ ФОТОСИНТЕЗУ** **ТА ПРОДУКТИВНОСТІ РОСЛИН**

Завдяки фотосинтезу відбувається перетворення світлової енергії в хімічну, яка запасасться в біомасі.

Біомаса рослин – це суха маса в даний момент часу живих наземних та підземних частин рослини, що припадає на одиницю площі поверхні ґрунту.

З підвищенням інтенсивності фотосинтезу збільшується інтенсивність накопичення біомаси або врожаю сільськогосподарських культур.

Шляхи підвищення інтенсивності фотосинтезу та продуктивності рослин:

- Оптимальна густина посівів на одиниці площі;
- Впровадження сортів і культур, що мають більшу площу поверхні листя;
- Гідромеліорація;
- Покращення поживного режиму ґрунту;
- Аерація ґрунту.

Тема 5. СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ ТА ІНТЕГРАЦІЇ РОСТУ ТА МОРФОГЕНЕЗУ У РОСЛИН. НАДІЙНІСТЬ ЇХ ФУНКЦІОНУВАННЯ

План.

- 5.1. Фізіологічні основи морфогенезу. Системи регуляції росту і розвитку.
- 5.2. Метаболічна регуляція.
- 5.3. Мембранна регуляція.
- 5.4. Генетична регуляція.
- 5.5. Трофічна регуляція.
- 5.6. Фітогормональна регуляція.
- 5.7. Молекулярні механізми дії фітогормонів.
- 5.8. Електрофізіологічна регуляція.
- 5.9. Регуляція росту світлом. Фотоперіодизм.
- 5.10. Фітохромна система.
- 5.11. Холод і реакція цвітіння. Яровизація.
- 5.12. Інтеграція регуляторних механізмів на рівні організму.

Рекомендована література:

М.М. Мусієнко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 357 - 396.

5.1. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ МОРФОГЕНЕЗУ СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ РОСТУ І РОЗВИТКУ

Рослина, як відкрита система, існує доти, доки є обмін речовиною та енергією з навколишнім середовищем. Підтримка параметрів внутрішнього середовища клітина чи організму в заданих межах забезпечує гомеостаз або нормальний стан рослинного організму. Регуляція усіх процесів життєдіяльності здійснюється на внутрішньоклітинному, міжклітинному та на рівні цілого організму. На рівні клітини виділяють метаболічну, мембранну та генетичну системи регуляції. Міжклітинні системи регуляції – трофічна, гормональна та електрофізіологічна.

Загальні принципи, що лежать в основі морфогенезу рослинного організму впливають із закономірностей його онтогенезу, часової та морфогенетичної програм, наявності в рослинній системі саморегуляції та самоорганізації, які функціонують в певних умовах.

5.2. МЕТАБОЛІЧНА РЕГУЛЯЦІЯ

Метаболічна регуляція здійснюється, насамперед, через контроль за активністю різноманітних ферментів, зокрема через їх ізостеричну та алостеричну регуляції. Ізостерична регуляція здійснюється через каталітичні центри ферментів шляхом зміни фізико – хімічних умов середовища (рН, іонне оточення,

концентрація субстратів і продуктів реакції), де вони діють. Ті самі ферменти, які поряд з каталітичними центрами мають і алостеричні ділянки, що служать для зв'язування певних алостеричних елементів (метаболіти, гормони), змінюють свою активність завдяки конформації своєї структури.

Активність ферментів регулюється також шляхом їх модифікації при фосфорилуванні, ацетилюванні, метилуванні через розрив дисульфідних листків і т.д. Специфічні інгібітори можуть блокувати дію ферменту. Активність ферменту може знижуватися і через зв'язування його мембранними комплексами. Метаболічні цикли, які регулюються ферментами за рахунок прямих і обернених зв'язків і становлять суть метаболічної регуляції.

5.3. МЕМБРАННА РЕГУЛЯЦІЯ

В основі мембранної регуляції лежить той неврівноважений стан, який забезпечується різноманітними хемо-, фото- та механорецепторами мембран. Вони досить чутливі до кількісних та якісних змін зовнішнього і внутрішнього середовища і забезпечують відповідну реакцію мембрани.

В основі мембранної регуляції лежить той неврівноважений стан, який підтримується в кожній клітині на певному стаціонарному рівні завдяки роботі іонних насосів, локалізованих в мембранах. В рослинних клітинах особливу роль відіграють протонні помпи, які функціонують на базі мембранних H^+ АТФ або редоксланцюгів, створюючи створюючи електрохімічний потенціал іонів H^+ . Значення мембранного потенціалу на плазмалемі досягає 100 – 200 мВ, причому внутрішня сторона мембрани має від'ємний заряд. Енергія даного потенціалу використовується для поглинання клітиною катіонів, аніонів, цукрів та інших сполук. Підтримка на стаціонарному рівні значення мембранного потенціалу є найважливішою складовою частиною гомеостазу. Мембранна регуляція має вирішальний вплив на зміну концентрацій внутрішньоклітинного кальцію. Останній входить в клітину за електрохімічним градієнтом через кальцієві канали, а викачується за участі Ca^{2+} АТФ – ази шляхом антипорту з іонами водню. Кальцій може акумулюватися у вакуолях, ендоплазматичному ретикулумі та звільнятися з них. Його концентрація в цитоплазмі підтримується на рівні 10^{-7} М. Незначне підвищення його концентрації (до 10^{-6} М) впливає на активність Ca^{2+} залежних протеїназ, фосфорилування білків, стан цитоскелету, секреторну, мітотичну активність та інше. Кальцій регулює ці всі

процеси через зв'язок із кальмодуліном та іншими кальційзв'язуючими білками.

Нещодавно (Л. Кауфман, 1994 р.) виявлено, що в мембранній регуляції у вищих рослин значну роль відіграють ГТФ – зв'язуючі сигнальні білки. Це так звані великі або гетеротримірні ГТФ – зв'язуючі регуляторні протеїни та малі G – протеїни.

Цілком конкретну роль в регуляторних процесах відіграють усі функції мембран – бар'єрна, транспортна, енергетична, осмотична, електрична, рецепторна.

5.4. ГЕНЕТИЧНА РЕГУЛЯЦІЯ

Генетична регуляція забезпечує збереження та реплікацію інформації про генотип конкретного організму, послідовність процесів морфогенезу, регулює процес зчитування (транскрипцію) даної інформації та відповідний синтез поліпептидів (трансляцію).

Ріст і розвиток регулюється, насамперед, на клітинному рівні. Ріст органа або організму, відповідно, складається з росту його клітин, а морфогенез, тобто утворення специфічних форм організації органа чи організму чи організму є результатом тих шляхів розвитку, на які стають окремі клітини. Детермінація шляхів розвитку кожної клітини є основою фізіології розвитку.

Перехід клітини на той чи інший шлях розвитку визначається особливим набором білків, тобто кожна спеціалізована клітина синтезує лише частину генетично можливих ферментів.

5.5. ТРОФІЧНА РЕГУЛЯЦІЯ

Нормальний розвиток рослинного організму залежить від взаємодії зовнішніх і внутрішніх факторів. Важливою складовою частиною забезпечення цілісності рослинного організму, його гомеостазу є трофічні взаємодії між різними частинами рослинного організму. Обмін поживними речовинами відбувається постійно між кореневою системою та надземними органами. Досить часто трофічна регуляція має кількісний характер. Співвідношення фотоасимілянтів, макро – та мікроелементів відповідно впливають на всі процеси росту та розвитку рослин. Характерно, що навіть при обмеженому живленні розвиток продовжується відповідно з внутрішніми закономірностями.

5.6. ФІТОГОРМОНАЛЬНА РЕГУЛЯЦІЯ

Рослинні гормони відіграють основну роль в системі регуляції та інтеграції процесів росту і розвитку. Фітогормони – сполуки, за допомогою яких здійснюється взаємодія клітин, тканин та органів, які в дуже незначних кількостях (10^{-3} – 10^{-5} моль/л) потрібні для запуску і регуляції різноманітних фізіологічних та морфогенетичних програм.

Встановлено, що у вищих рослин міститься кілька важливих класів гормонів: ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизова кислота, етилен та деякі фенольні інгібітори росту негормональної природи.

Ауксини зустрічаються серед вищих і нижчих рослин, вони містяться в слині та сечі людини і тварин. У вищих рослин їх синтез найінтенсивніше відбувається у молодих листках та бруньках, в активному камбії, пилку та насінні, що формується.

Найбільш виражений ефект ауксину проявляється в стимуляції росту розтягуванням, при формуванні камбію, провідних пучків коренів.

Ауксини впливають на диференціювання провідної тканини ростучих пагонів, контролюють ріст плодів, зумовлюють явище апікального домінування, коли верхівкова брунька затримує ріст бічних – пазушних. Ауксин здатен затримати опадання листя і плодів. В процесі старіння листя спостерігається процес реутилізації деяких іонів, амінокислот, цукрів, які відтікають до стебла. Потім ферменти руйнують оболонки клітин відокремлюваної зони при основі черешка.

Застосуванням ауксинів можна регулювати листопад. Явище листопаду корелює із зменшенням ауксину в листках.

У високих концентраціях ауксин токсичний для рослин. Гербіцид 2,4Д – синтетичний ауксин використовується для боротьби з бур'янами.

Цитокініни являють собою N – заміщені похідні аденіну. Цитокініни - фітогормони, що індукують поділ клітин, обов'язково при наявності ауксинів. Цитокініни застерігають розпад хлорофілу та деградацію структури в ізолюваному листку.

Гібереліни належать до групи терпенів, складної групи рослинних вторинних метаболітів, близьких до ліпідів.

Місце дії гіберелінів – апікальна та інтеркалярна меристема. Вони активують поділ клітин, а також стимулюють фазу розтягування.

Найяскравіший прояв їхньої дії – стимулювання стрілкування, а також цвітіння в рослин довгого дня, тоді як у рослин короткого дня може спричинювати протилежну дію щодо цвітіння. Вони здатні також виводити насіння та бульби деяких рослин із стану спокою. Гібереліни не стимулюють ріст кореня, а в підвищених концентраціях навіть шкідливі.

Під впливом гіберелінів синтезується матрична РНК, яка кодує утворення певних ферментів.

Абсцизини. На відміну від попередніх груп фітогормонів АБК (абсцизинова кислота) затримує ростові процеси. Вона поширена в листках, плодах, насінні, бруньках, бульбах вищих рослин. Перехід рослин до літнього спокою, підготовка рослин до зими не обходиться без участі АБК.

Етилен гальмує ріст в довжину проростків, затримує ріст листя, затримує мітоз, посилює процеси старіння, опадання листя та плодів, усуває апікальне домінування.

5.7. МОЛЕКУЛЯРНІ МЕХАНІЗМИ ДІЇ ФІТОГОРМОНІВ

Активність фітогормонів забезпечується їх взаємодією з певними рецепторами. Рецептори – молекули білкової природи, які розпізнають фітогормон, специфічно зв'язуються з ним, утворюючи гормон – рецепторний комплекс. Саме такий комплекс і передає сигнал, потрібний для запуску відповідної фізіологічної реакції клітини. Такі рецептори знаходяться як на мембранах, так і в цитоплазмі. Причому, один і той же гормон може з'єднуватися з різними рецепторами, відповідно зумовлюючи різні фізіологічні реакції. Цим фактором і пояснюються причини поліфункціональності в дії фітогормонів. Фітогормони впливають лише на так звані „компетентні” клітини, їх компетентність визначається наявністю специфічних рецепторів. Найчутливішими у відповіді на дію фітогормонів є мембрани. Фітогормони регулюють проникність мембран. Так, ауксини і цитокініни підсилюють надходження іонів через мембрани, а абсцизинова кислота та етилен індукують їх вихід із клітини. Гібереліни підвищують проникність мембран для цукрів. Фітогормони впливають на енергетичну функцію мембран, зокрема підсилюють окислювальне фосфорилування (ауксини), фотофосфорилування (гібереліни). Ауксини підсилюють ефективність роботи дихального ланцюга, внаслідок чого розвивається гіперполяризація мембран. Цей механізм лежить в основі дії ауксинів на ріст розтягуванням.

Вплив фітогормонів на життєдіяльність клітини тісно пов'язаний з біосинтезом білків – ферментів. Наприклад, ауксини стимулюють біосинтез целюлози, целюлозо – синтетази, пентинметилстерази, АТФ – ази та інших. Гібереліни активують утворення багатьох гідролаз та ферментів біосинтезу ліпідів.

5.8. ЕЛЕКТРОФІЗІОЛОГІЧНА РЕГУЛЯЦІЯ

В координації функціональної активності та в процесах морфогенезу важливу роль відіграють також електрофізіологічні взаємодії клітин, тканин, органів. Між ними існують електротонічні поля та струми. Іншими словами, між різними частинами рослинного організму існують стаціонарні, повільно змінні різниці потенціалів, а також – потенціали дії. Такі види електричної активності і становлять електрофізіологічну регуляцію. Зміни в іонних потоках, що спричинюються різноманітними факторами, зумовлюють виникнення нових величин мембранних потенціалів. Ймовірно, що під впливом електротонічних полів в клітинних мембранах відбувається латеральне переміщення заряджених ліпопротейдних комплексів, які виконують різноманітні функції. Отже, в результаті зміни мікроструктури електричних полів в тканинах може бути перерозподіл рухомих білкових компонентів в мембранах, що буде зумовлювати новий фізіологічний стан клітини.

Збудливі клітині мають властивість знижувати мембранний потенціал (МП) до критичного рівня, після чого мембранний потенціал може повертатись до величини, близької до початкової. Так виникає потенціал дії (ПД), який здатний поширюватися зі швидкістю 0,08 – 0,5 см/с.

5.9. РЕГУЛЯЦІЯ РОСТУ СВІТЛОМ ФОТОПЕРІОДИЗМ

Окрім фотосинтезу, світло виконує сигнальну та регуляторну функції в організації рухів рослин, в процесах росту і розвитку, фотоперіодизмі.

В темряві в рослин не нагромаджується хлорофіл, міжвузлі видовжені і тонкі, листочки залишають дрібними, недорозвинутими. Замість мембранної системи хлоропластів у них утворюються лейкопласти. У таких рослин мало опорних тканин, тому вони легко ламаються, вилягають. Рослини, вирощені в темряві називають етіолованими, а саме явище – етіоляцією.

Якщо етіолований проросток не вийде на світло і не почне фотосинтезувати, то він загине.

Від світла залежить проходження фаз розвитку рослинами. Всю різноманітність процесів, пов'язаних із впливом світла на ріст та диференціювання рослин, називають фотоморфогенезом. У процесі фотоморфогенезу відповідно до генотипу рослина набуває форми, оптимальної для конкретних умов. Причому, фотосинтетичні пігменти не відіграють у цих процесах головної ролі, а основну функцію в них виконують фінобілінові фотохромні пігменти та деякі інші, можливо флавопротеїдні пігменти.

Фоторецептори – фітохром та криптохром – індукують всі реакції фотоморфогенезу. Вміст фітохрому в рослині незначний, тому кількість енергії, яка потрібна для насичення відповідних фото процесів, на кілька порядків нижча, ніж при фотосинтезі.

Хід розвитку рослин залежить не лише від інтенсивності освітлення, а й від співвідношення світлового та темного періодів доби.

Реакцію рослин на довжину світлових і темнових періодів дня і ночі називають фотоперіодизмом.

Такі рослини, як соя, бавовник, тютюн, просо, сорго, рис, хризантеми, айстри зацвітають тоді, коли світловий період доби продовжується 8 – 12 годин, а ніч – довша. **Це рослини короткого дня.**

В умовах довгого дня (16 – 20 годин) скоріше зацвітають злаки – овес, пшениця, жито, ячмінь, льон, люпин, цукровий буряк. **Це рослини довгого дня.**

Нарешті, є рослини нейтральної групи – соняшник, горох., гречка, в яких зміна довжини дня не спричинює помітних змін в онтогенезі.

5.10. ФІТОХРОМНА СИСТЕМА

Такі різноманітні реакції, як проростання насіння, деетіоляція проростків та індукція цвітіння, регулюються тим самим пігментом. У 1959 р. Г. Бортуїк із співробітниками назвали цей пігмент фітохромом. Фітохром – це білкопротеїновий фермент, який, ймовірно, локалізований в мембранах рослин і може легко змінювати свою форму та максимуми світло поглинання під дією світла. 2 форми даного пігменту дістали назву Фч (фітохром, який поглинає червоні промені з максимумом в області 660 нм.), та Фдч (поглинає дальні червоні промені при 730 нм.).

Гіпотеза про те, що фітохром діє на рівні мембран, підкріплюється також прямим демонструванням включення фітохромів та функціонуванням його в штучних ліпідних мембранах. Опромінення таких мембран червоним та далеким червоним світлом спричинює значні зміни в їхніх фізичних властивостях (наприклад, електричний опір). Це свідчить про те, що конформаційні зміни хромофора фітохрому можуть одночасно змінювати і структуру мембрани.

Інші, більш віддалені ефекти (активація генів) можуть також перебувати під впливом попередніх проявів фітохрому.

Однак, не усі реакції, що контролюються фітохромом, локалізовані в межах тієї самої клітини. **В деяких випадках опромінення однієї частини рослини впливає на розвиток органів, які знаходяться на певній відстані. Наприклад, фотоперіодична індукція цвітіння, формування бульб, перехід до стану спокою.** Тому, будь – яка гіпотеза про механізм дії фітохрому повинна пояснювати не лише локальні, а й просторові віддалені реакції.

5.11. ХОЛОД І РЕАКЦІЯ ЦВІТІННЯ **ЯРОВИЗАЦІЯ**

Г. Гаснер зробив висновок, що у озимих форм рослин є потреба в холоді, без чого вони не можуть перейти до цвітіння.

За сучасними даними протягом вегетаційного періоду рослин відбуваються відповідні фази розвитку. Зимуючі рослини (озимі, дворучні) відрізняються від не зимуючих (ярих) в основному швидкістю проходження фази кушіння, що значною мірою визначається їхньою реакцією на світло. Різний тип розвитку визначається не яровизацією, а реакцією на світло, зимуючі рослини під впливом світлових умов перед входження в зиму затримують ріст і розвиток, що сприяє їх загартовуванню та перезимівлі.

Яровизація – факультативний процес, який відбувається при понижених температурах, характерних для осені. Рослини весняної сівби дають врожай без проходження яровизації.

5.12. ІНТЕГРАЦІЯ РЕГУЛЯТОРНИХ МЕХАНІЗМІВ НА РІВНІ **ОРГАНІЗМУ**

Усі системи міжклітинної регуляції – трофічна, гормональна, електрофізіологічна – взаємопов'язані. Кожна з цих

систем діє на клітину через системи внутрішньоклітинної регуляції, тобто створюється в цілому єдина система регуляції.

Однак, взаємодія частин все ще не забезпечує цілісної поведінки рослинного організму.

Як відомо, рослина має біполярну структуру з полюсами: верхівки кореня та пагона. Вони є зонами утворення тканин та органів.

Яким же чином домінуючі центри впливають на інші частини цілого організму ? Це, насамперед, створення фізіологічних полів (градієнтів). Фізіологічні градієнти (полярність) і каналні зв'язки (провідні судини, пучки) беруть участь в просторовій, а фізіологічні ритми – в часовій організації життєдіяльності рослин. Взаємодія в середині клітини та міжклітинних систем регуляції відбуваються у вигляді регуляторних контурів. Їх дія: рецепторні клітини приймають сигнал його трансформація в гормональний або електричний їх передача через каналний зв'язок до компонентних клітин функціональна активність як реакція на сигнал.

Отже, організований рівень інтеграції відбувається завдяки взаємодії частин за принципом регуляторних контурів та завдяки елементам централізації управління. Домінуючі центри з допомогою полів, каналізованих зв'язків та оселяцій (ритміки) забезпечують цілісність рослинного організму.

ТЕМА 6. ДИХАННЯ

План.

- 6.1. Поняття про дихання. Його значення в житті рослин.
- 6.2. Розвиток уявлень щодо природи механізмів і шляхів окисно-відновних перетворень у клітині.
- 6.3. Теорії механізмів біологічного окислення.
- 6.4. Дихання та бродіння (за Костичевим)
- 6.5. Субстрати дихання. Дихальний коефіцієнт.
- 6.6. Каталітичні системи дихання.
- 6.7. Шляхи окислення дихальних субстратів. Ефект Пастера.
- 6.8. Анаеробна фаза дихання. Гліколіз.
- 6.9. Основні шляхи дисиміляції вуглеводів.
- 6.10. Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса) – другий етап дихання.
- 6.11. Дихальний ланцюг. Окислювальне фосфорилування.
- 6.12. Енергетичний баланс процесів дихання.
- 6.13. Дихання – центральна ланка обміну речовин. Дихання і фотосинтез.
- 6.14. Залежність дихання від умов навколишнього середовища.
- 6.15. Залежність дихання від внутрішніх факторів.
- 6.16. Механізм регуляції дихання на різних рівнях організації рослинного організму.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусієнко. Фізіологія рослин. – К., 2001. - ст. 134 - 182.
2. П.А. Генкель. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1975. - ст. 103 - 122.
3. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 193 - 226.
4. Х. Сухарева. Фізіологія рослин. – К., „Радянська школа”, 1972. – ст. 133 – 145.

6.1. ПОНЯТТЯ ПРО ДИХАННЯ ЙОГО ЗНАЧЕННЯ В ЖИТТІ РОСЛИН

Дихання – це такий біохімічний процес, при якому в живих органах рослинного організму окислюються та розкладаються органічні сполуки за участі кисню з виділенням енергії. Наслідком цього є різноманітні проміжні продукти, часто аналогічні тим, що створюються в процесі фотосинтезу. Утворені проміжні продукти мають велике значення, бо вони – джерело для утворення тих речовин, які потрібні для нормальної функціональної діяльності організму. Внаслідок дихання виникає взаємозв'язок в організмі між розкладанням та синтезом основних біохімічних сполук, які беруть участь в процесі обміну. Газообмін тканин з навколишнім середовищем в акті дихання протилежний фотосинтезу: при диханні відбувається поглинання O_2 та виділення CO_2 .

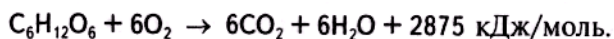
Стратегічна мета дихання – генерування енергії у вигляді АТФ, відновлювальної здатності та формування проміжних продуктів для різноманітних біосинтетичних реакцій рослинного організму.

Дихання – один з основних показників життєдіяльності рослини. Створювані зеленою рослиною в процесі фотосинтезу асимілянти в основній своїй масі належать до неспецифічних запасних речовин. Тому їх використання іншими організмами та синтез на їхній основі специфічних для того або іншого виду сполук можливі лише після цілого ряду складних біохімічних перетворень. Хімічна енергія фотоасимілянтів, як трансформована форма сонячної енергії, міститься в структурі хімічних зв'язків цих сполук. У процесі розривання таких зв'язків, як правило, в процесах окислення енергія звільняється. Рослинному організму вдається використовувати цю енергію, бо окислення відбувається поступово, через ряд етапів, а отже і енергія вивільняється в невеликих кількостях. Вона може витрачатися на певні метаболічні процеси, або використовується на утворення нових багатих на енергію хімічних зв'язків, наприклад, в сполуках АТФ, які є „енергетичною валютою” клітини.

6.2. Розвиток уявлень щодо природи механізмів і шляхів окисно-відновних перетворень у клітині

Початком розвитку вчення про дихання вважається остання чверть XVIII ст., коли завдяки працям Д. Прістлі, А. Лавуазьє було встановлено газовий склад повітря. Вперше у 1780 р. Я. Інген-хауз установив, що зелені рослини поглинають O_2 й виділяють CO_2 . Пізніше Н. Соссюр, якого вважають основоположником учення про дихання, стверджував, нібито виділення CO_2 та поглинання O_2 відбувається в зелених частинах рослин тільки в темряві (що є спірним положенням), а незелених— і в темряві, й на світлі. В XIX — на початку XX ст. значний внесок у загальнотеоретичне уявлення про дихання зробили І. П. Бородін, О. М. Бах, В. І. Палладін, С. П. Костичев, О. Варбург, Г. Віланд та інші вчені.

Спільними зусиллями вчених XIX ст. було запропоновано загальне рівняння дихання:



Якщо вихідним субстратом для дихання є білки або жири, а не вуглеводи, то енергетичний ефект буде іншим. Вважається, що під час спалювання 1 г вуглеводів у середньому виділяється 17 кДж

енергії, 1 г білка — 17 кДж, 1 г жирів — 39 кДж. Однак це рівняння не відображає всієї складності хімізму процесу дихання та його проміжних етапів.

Починаючи з двадцятих років ХХ ст. значний внесок у розвиток пізнання природи й ензиматичних механізмів дихання зробили Д. Кейлін, Г. Ембден, Г. Кребс, А. Сент-Дьйорді, С. Очба, В. Л. Кре-тович та інші вчені. Вони довели, що перехід від анаеробних процесів до кисневого дихання дав змогу рослинним організмам повніше й ефективніше використовувати енергію, що містилася в молекулах субстратів дихання.

Сама ж можливість такого переходу пов'язана з виникненням у процесі еволюції нових ферментних систем, які забезпечили клітині поступове окиснення субстратів дихання. Характер пов'язаних із диханням окиснювальних систем відображає історично складену адаптацію (приспосовання) організмів до певних умов навколишнього середовища.

6.3. ТЕОРІЇ МЕХАНІЗМІВ БІОЛОГІЧНОГО ОКИСНЕННЯ

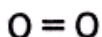
Перші наукові основи щодо значення кисню в процесах дихання зробив А. Лавуазьє, який встановив спорідненість процесів горіння та дихання, адже в обох випадках поглинається O_2 та виділяється CO_2 і тепло. Процес горіння, на його думку, це — приєднання кисню до субстрату, а дихання — не що інше, як повільне згорання поживних речовин у живому організмі. Тоді слід було б пояснити, як відбувається таке горіння у водному середовищі, адже маса живих організмів на 79...90 % складається з води.

В 1845 р. Х. Ф. Шейнбайн запропонував теорію окиснювальних процесів, згідно з якою в живих клітинах існують сполуки, що легко окиснюються киснем, а отже, здатні активувати молекулярний кисень.

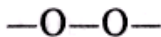
О. М. Бах продовжив розпочаті в цьому напрямі дослідження і в 1897 р. опублікував працю «Про роль пероксидів у процесі повільного окиснення», в якій виклав розроблену ним *пероксидну теорію біологічного окиснення*. Він вважав, що молекулярний кисень здатний бути окиснювачем лише в тому разі, коли за допомогою якоїсь сторонньої енергії будуть розірвані зв'язки між атомами, що утримують їх у молекулі.

Окиснювальні процеси, що відбуваються з використанням побічної енергії, О. М. Бах назвав *примусовим окисненням*, тоді як окиснення, що відбувається без додаткової енергії,— *спонтанним окисненням* або *горінням*. У цих процесах кисень активується за

рахунок енергії, що постачається тією самою речовиною, яка окиснюється. Взаємодіючи з киснем повітря, такі сполуки сприяють розриву одного зв'язку між атомами в молекулі кисню:

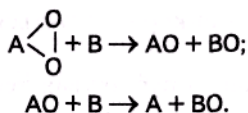


Молекулярний кисень



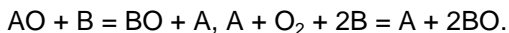
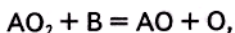
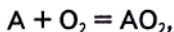
Активованій кисень

Активованій кисень, окиснюючи іншу речовину, дає пероксид, за рахунок якого може продовжуватися окиснення інших сполук. Таким чином, активування кисню під час дихання, за О. М. Бахом, відбувається шляхом «прямого» утворення пероксидів у результаті приєднання кисню до молекули окиснювальної речовини. Пероксидами він назвав сполуку типу пероксидів водню, в яких найменшою мірою два атоми кисню зв'язані один із одним. Новоутворені речовини — пероксиди — нестійкі сполуки, а тому кисень може цілком або частково відокремлюватися від тих атомів, які мають не-насичену спорідненість:



Сполуку А, яка активує кисень, він назвав *оксигеназою*.

Крім прямого окиснення із утворенням пероксидів, можливе також каталітичне окиснення через ці самі сполуки, але вже як проміжні продукти:



Таким чином, розроблена О. М. Бахом теорія окиснення ґрунтується на ідеї активації кисню. В даний час виявлено низку ферментів з оксигеназними функціями (наприклад, гідроксилази, ліпоксигенази), які беруть участь в анаболічних і катаболічних реакціях.

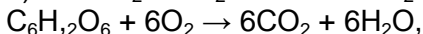
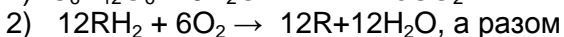
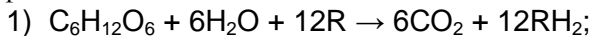
Після відкриття в 1925 р. Д. Кейліном у клітинах цитохромокси-дази та низки цитохромів (а, в, с, с₁) було встановлено, що саме вони і забезпечують перенесення електронів і протонів на кисень O₂ з утворенням води або пероксидів.

Ґрунтуючись на теорії пероксидів, О. М. Бах висунув ще одну гіпотезу, за якою біологічне окиснення він поєднав із вилученням від субстрату електронів і протонів. Функція кисню в цьому разі зводиться до регенерації окисненого стану первинного акцептора водню.

Подальший розвиток ця гіпотеза знайшла в теорії хімізму дихання В. І. Палладіна. Згідно з цією теорією, дихання відбувається за допомогою особливих дихальних хромогенів, здатних до зворотних окисно-відновних перетворень. У разі окиснення хромогени перетворюються на пігменти, які, відновлюючись, знову перетворюються на хромогени. Тобто дихальні хромогени в живій клітині виконують функції акцепторів кисню, тоді як дихальні пігменти — акцепторів водню.

Обов'язковою в процесі дихання рослин, за В. І. Палладіним, є вода, що виконує функцію донора водню для відновлення пігменту в хромоген. У цьому процесі бере участь і водень окиснюваного субстрату. Вільний кисень використовується для регенерації акцепторів водню.

У 1912 р. В. І. Палладін опублікував теорію хімізму дихання, в якій розділив основне рівняння дихання на анаеробну (1) й аеробну (2) фази:



де R — забарвлений дихальний пігмент, який вилучає водень із субстрату і здатний до обернених окисно-відновних перетворень; RH_2 — безбарвний дихальний хромоген.

У теорії В. І. Палладіна велике значення належить процесам активування водню окиснюваного субстрату та перенесення його з участю проміжних окисно-відновних систем.

Випередивши тогочасний рівень знань, В. І. Палладін став автором наукової ідеї про те, що в живій клітині існують специфічні ферменти-переносники водневих атомів від субстрату та води. Саме тому в основі сучасних уявлень про механізм біологічного окиснення лежить теорія Баха—Палладіна, згідно з якою для дихання однаково необхідні як активатори водню, так і активатори кисню.

Отже, основні положення теорії біологічного окиснення такі:

- обов'язковим учасником дихання є вода;
- вода, поряд із субстратом, який окиснюється, виконує функцію донора водню;
- у процесі дихання беруть участь специфічні активатори водню, які вилучають водень від субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними й не вимагають присутності молекулярного кисню;

- молекулярний кисень необхідний на завершальному етапі дихання для регенерації акцепторів водню з утворенням води. Слід зазначити, що проблему дихання В. І. Палладій розробляв

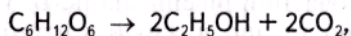
упродовж всього життя і залучив до розробки цієї проблеми багатьох своїх учнів. Саме на базі праць О. М. Баха та В. І. Палладіна українські біохіміки зробили вагомий внесок у світову науку в питаннях, які стосуються проблем складного процесу дихання, зокрема активації кисню, водню, генетичного зв'язку між аеробним і анаеробним диханням, хімізму дихального процесу, значення ферментних комплексів у даному процесі.

6.4. Дихання та бродіння за Костичевим

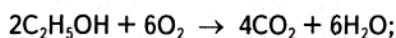
Дисиміляція — це розщеплення органічних речовин (білків, жирів, вуглеводів тощо) на простіші речовини з використанням енергії, що міститься в них.

Дисиміляція відбувається або анаеробно, тоді цей процес називають *бродінням*, або аеробно — це *дихання*. Анаеробне дихання вперше відкрив Л. Пастер, який і назвав це явище бродінням. Однак він не пояснив змісту даного процесу.

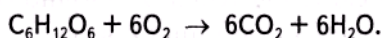
На думку одного з найвідоміших фізіологів ХІХ ст. В. Пфєффера, на першому етапі дихання відбувається спиртове бродіння:



потім спирт окиснюється киснем до вуглекислого газу та води:



сумарне рівняння має такий вигляд:



Однак С. П. Костичев, який поставив за мету з'ясувати природу анаеробного дихання і встановити зв'язок цього процесу з аеробним, не погодився з таким висновком. Він експериментально довів, що спиртове бродіння не є першою фазою дихання, і що обидва ці процеси взаємопов'язані спільними проміжними продуктами перетворення вуглеводів. С. П. Костичев обґрунтував теорію про *генетичний зв'язок дихання і бродіння, згідно з якою анаеробний розклад цукрів — це початкова фаза, яка є спільною як для бродіння, так і для процесу дихання*.

Також він вперше дослідив, що пірвіноградна кислота (ПВК) є проміжним продуктом усіх бродінь, що мало величезне значення у розробці питання щодо хімізму дихання та бродіння (рис. 6.1.).

Таким чином, пірвіноградна кислота є тим проміжним продуктом бродіння і дихання, який підлягає перетворенню, й

залежно від напрямку цих перетворень відбувається певне бродиння або, за наявності O_2 , повне окиснення до CO_2 та H_2O .

Теоретичні висновки С. П. Костичева щодо єдності процесів бродиння та дихання підтверджено дослідженнями багатьох учених.

Процес бродиння значно давніший тип дисиміляції, ніж дихання. В енергетичному відношенні він менш вигідний, оскільки для одержання тієї самої кількості енергії під час бродиння витрачається значно більше субстрату, ніж у разі дихання. Адже в процесі дихання вся органічна речовина перетворюється на H_2O та CO_2 і при цьому виділяється значна кількість енергії. Тоді як під час бродиння органічна речовина не розкладається до кінця, тому накопичуються різні багаті на енергію продукти (спирти, молочна кислота, яблучна кислота, ацетальдегід та ін.). Доступ кисню забезпечує рослині значно менші витрати енергетичного матеріалу. Таке неоднакове відношення до використання енергетичного матеріалу виникло в процесі еволюції і є одним із найважливіших пристосувань живих організмів до умов існування.

Ефект Пастера — це дія кисню, за якої спостерігається зменшення витрат вуглеводів на аеробне дихання і яка пригнічує анаеробне дихання та утворення продуктів анаеробного обміну.

Незважаючи на те, що всі вищі рослини належать до групи аеробних організмів, для них усе-таки властиве й анаеробне дихання. У зв'язку з цим виникає запитання: яке ж співвідношення аеробного дихання до анаеробного і який між ними взаємозв'язок?

Дехто з дослідників стверджував, що анаеробне дихання — це патологічний процес і за нормальних умов вищим рослинам воно не властиве. Однак анаеробне дихання характерне для багатьох рослинних тканин і може відбуватися навіть за доступу повітря. Відомо, що цей процес особливо характерний для плодів, які вистигають. Якщо їх зберігати насипом, можна виявити запах етилового спирту, що виділяється внаслідок анаеробного дихання. Під час анаеробного дихання, крім спирту, утворюється також оцтовий альдегід, оцтова та молочна кислоти. Розвиток фізіології та біохімії рослин дав змогу детально з'ясувати взаємозв'язок між аеробним і анаеробним диханням.

Дисиміляція — одна з важливих сторін обміну речовин і енергії. Єдність процесів асиміляції й дисиміляції забезпечує безперервне оновлення органічних речовин і є основою життєдіяльності рослинних організмів.

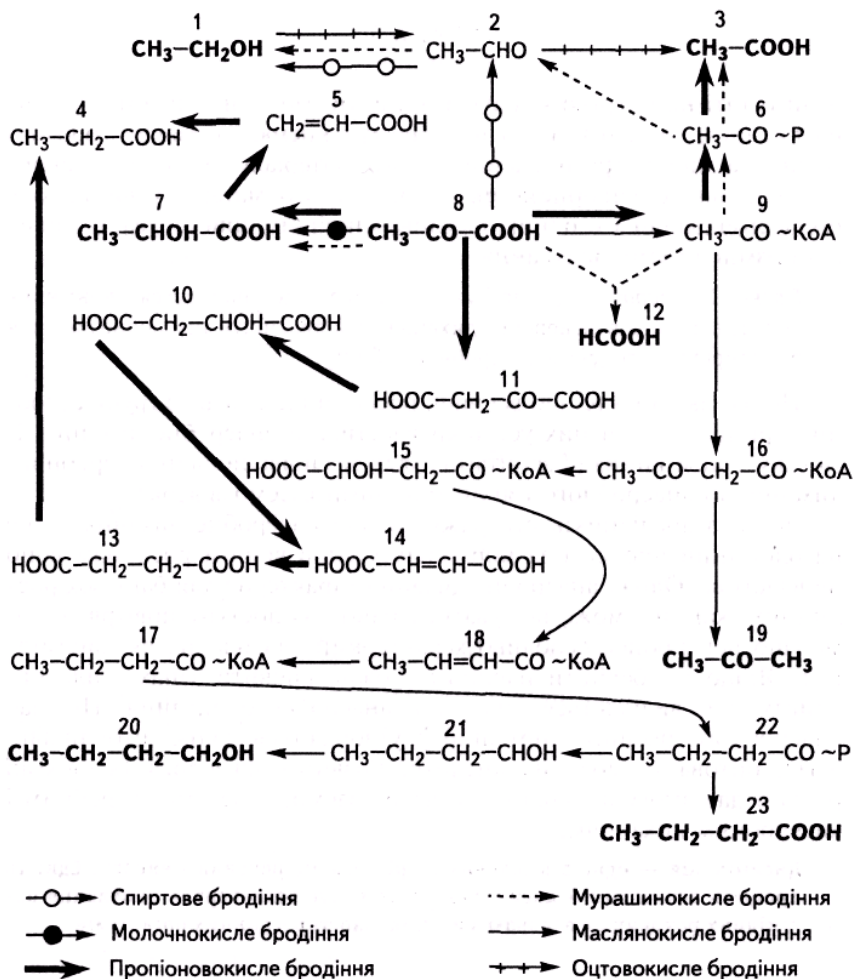


Рис. 6.1. Шляхи перетворення пірвіноградної кислоти за різних типів бродіння:

1 — етанол; 2 — ацетальдегід; 3 — оптова кислота; 4 — пропіонова кислота; 5 — акрилова кислота; 6 — ацетилфосфат; 7 — молочна кислота; 8 — пірвіноградна кислота; 9 — ацетил-КоА; 10 — яблучна кислота; 11 — щавлевооцтова кислота; 12 — мурашина кислота; 13 — бурштинова кислота; 14 — кумарова кислота; 15 — р-оксидутил-КоА; 16 — ацетоацетил-КоА; 17 — бутирин-КоА; 18 — кротинид-КоА; 19 — ацетон; 20 — л-бутанол; 21 — масляний альдегід; 22 — бутиринлфосфат; 23 — масляна кислота

6.5. Субстрати дихання. Дихальний коефіцієнт

Найчастіше дисиміляція відбувається у формі дихання, за якого поглинається кисень і виділяється вуглекислий газ. Слід розрізняти:

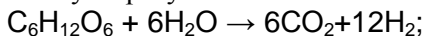
- зовнішнє дихання — обмін газів між організмом і середовищем;

• внутрішнє — внутрішньоклітинні біохімічні процеси, які супроводжуються виділенням енергії.

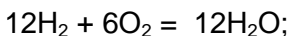
Основним субстратом дихання є вуглеводи. Жири та білки використовуються в основному під час дихання паростків рослин, які розвиваються з багатих на жири чи білки насінин. Розщепленню субстратів у процесі дихання передують гідроліз: *вуглеводів — до моносахаридів, жирів — до гліцерину, а жирних кислот, білків — до амінокислот.*

Загальне рівняння дихання у разі використання як субстрату вуглеводів, має такий вигляд:

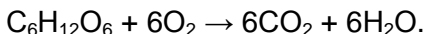
- для розщеплення субстрату



- для окиснення водню



- сумарне рівняння



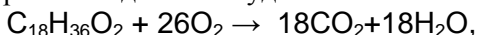
З наведеного сумарного рівняння випливає, що об'єми газів у разі окиснення вуглеводів однакові:

$$\frac{6CO_2}{6O_2} = 1.$$

Дихальний коефіцієнт — це відношення виділеного CO_2 до поглинутого O_2 внаслідок дихання.

Як видно з наведеного вище сумарного рівняння, коефіцієнт дихання для вуглеводів дорівнює одиниці.

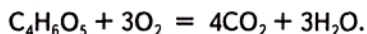
Якщо поживним субстратом є жири, наприклад стеаринова кислота, то сумарне рівняння дихання буде



а дихальний коефіцієнт дорівнюватиме 0,69.

Коефіцієнт дихання може значно відхилитися від одиниці, якщо субстратом дихання є не вуглеводи, а білки чи жири. Якщо субстрат багатий на йони водню, тоді частина кисню повітря використовується не лише на окиснення вуглецю, а й того надлишкового водню, що є в субстраті. Саме тому коефіцієнт дихання для жирів менший за одиницю.

У разі дихання за рахунок білків дихальний коефіцієнт може бути також меншим за одиницю і дорівнюватиме приблизно 0,7...0,8. Якщо ж субстрат (наприклад, $C_4H_6O_5$ — яблучна кислота) багатий на кисень, то в такому разі коефіцієнт дихання більший за одиницю, а саме дорівнює 1,33:



Зростання величини дихального коефіцієнта спостерігається завжди, коли дихання пов'язане з бродінням, бо тоді сам процес бродіння супроводжується виділенням CO_2 без поглинання кисню з повітря. Отже, чим нижчий дихальний коефіцієнт, тим більший тепловий ефект окиснення, і навпаки. Саме тому білки та жири характеризуються високим тепловим еквівалентом, а органічні кислоти — дуже низьким.

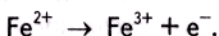
6.6. Каталітичні системи дихання

Окиснювальний апарат рослин має свої специфічні особливості. Насамперед, на відміну від тварин, для нього характерні:

- делокалізація дихального апарата (мітохондрії, пероксисома, цитоплазма та ін.);
- поліфункціональність, тобто наявність каталізаторів, що характеризуються багатьма властивостями;
- принцип, коли в організмі міститься не один, а кілька ферментів, які каталізують ті самі або близькі реакції.

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

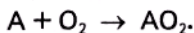
- Реакції, в яких спостерігається безпосередня втрата електрона в результаті зміни його валентності. Такі реакції каталізують і ферменти *оксидази*, в активних центрах яких є метали:



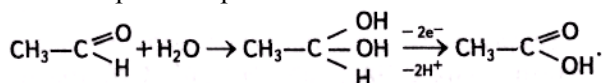
- За рахунок вилучення з окиснюваної речовини водневих йонів за допомогою ферментів *гідроксилаз*. Акцепторами протонів у таких реакціях часто є сам кисень:



- Пряме окиснення молекулярним киснем за допомогою *окси-гвназ* або *трансфераз*:



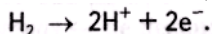
- Утворення проміжних гідратованих сполук з наступним вилученням двох електронів і протонів:



У біологічних системах усі ці шляхи взаємопов'язані, причому втрата електрона в разі окиснення супроводжується, як правило, і втратою водню. Саме тому процес окиснення певної речовини в живих системах поєднується з відновленням іншої.

Наявність альтернативних механізмів окиснення органічних речовин зумовлює здатність рослин зберігати необхідний ефективний рівень дихання за несприятливих умов.

Щоб знати напрям руху електронів, уведено поняття *стандартного відновлювального потенціалу* (E_0). За нуль потенціалу умовно прийнято вважати відновлювальний потенціал реакції



Чим від'ємніша величина відновлювального потенціалу, тим більша здатність даної речовини віддавати електрони (окиснюватися), тобто бути відновником. Навпаки, чим позитивніший відновлювальний потенціал певної речовини, тим вона здатніша приймати електрони (відновлюватися), тобто бути окиснювачем.

Універсальним окиснювачем є кисень O_2 , який має максимальний позитивний потенціал (+0,817 В), а функцію донорів електронів виконують різні органічні речовини. Всі електрони транспортуються до O_2 через багатокomпонентну окисно-відновну систему. Окиснення однієї речовини (донора електронів і протонів) поєднується з відновленням іншої сполуки (акцептора електронів і протонів). Ферменти, що каталізують такі реакції, називають *оксидоредуктазами*. Є три групи оксидоредуктаз: анаеробні дегідрогенази, аеробні дегідрогенази і оксидази.

6.7. ШЛЯХИ ОКИСЛЕННЯ ДИХАЛЬНИХ СУБСТРАТІВ **ЕФЕКТ ПАСТЕРА**

Дисиміляція – це процес розщеплення органічних речовин (катаболізм) з використанням заключної в них енергії. Дисиміляція відбувається або анаеробно, тоді цей процес називають бродінням, або аеробним шляхом – це дихання. Анаеробне дихання вперше відкрив Л. Пастер, який назвав це явище бродінням. Однак Л. Пастер не дав глибокого пояснення цьому процесу, що пізніше зробили С.П. Костичев та німецький біохімік Ц. Нойберг.

Процес бродіння – більш давній тип дисиміляції, ніж дихання. В енергетичному відношенні він менш вигідний, тому що для одержання тієї самої кількості енергії при бродінні витрачається значно більше субстрат, ніж при диханні. Адже при диханні органічна речовина повністю перетворюється на H_2O та CO_2 і при цьому виділяється значна кількість енергії. В той же час при бродінні органічна речовина не розкладається до кінця, тому накопичуються багаті на енергію продукти (спирти, молочна кислота та ін.). Доступ кисню забезпечує рослині значно менші

витрати енергетичного матеріалу. Таке неоднакове відношення до використання енергетичного матеріалу виникло в процесі еволюції і є одним з найважливіших пристосувань до умов життя.

Така дія кисню, при якій спостерігається зменшення витрат вуглеводів на аероне дихання, і яка пригнічує анаеробне дихання та утворення продуктів анаеробного обміну, має назву **ефект Пастера**.

6.8. АНАЕРОБНА ФАЗА ДИХАННЯ

ГЛІКОЛІЗ

Гліколіз – основний шлях катаболізму вуглеводів, що виключає ряд послідовних реакцій, в яких глюкоза перетворюється на піруват з органічним утворенням АТФ. В процесі гліколізу гексози розщеплюються та частково окислюються з утворенням пірвіно – градної кислоти.

Гліколіз – найважливіший метаболічний шлях процесу дихання у зв'язку з тим, що він генерує енергію у формі АТФ в тих клітинах, де відбувається фотосинтез. Особливо важливе його значення в нефотосинтезуючих органах та тканинах насіння, що проростає. Субстрати гліколізу (крохмаль, сахароза) попередньо гідролізуються, з крохмалю утворюється глюкоза, а з сахарози – фруктоза. Гліколіз відбувається в цитозолі.

Слово „гліколіз” походить від гр. *glycos* – цукор, солодкий та *lysis* – розчинення. Гліколітичний шлях розщеплення вуглеводів був розкритий до 1940 року завдяки працям Ембдена, Мейергофа, Парнаса, через що його інколи називають циклом ЕМП. Проміжні продукти гліколізу складаються з 6 або 3 вуглецевих атомів. Сполуки з шестивуглецевим скелетом – похідні глюкози та фруктози, а ті, що містять три атоми вуглецю – похідні гідроацетону, гліцеральдегіду, гліцерату, пірувату.

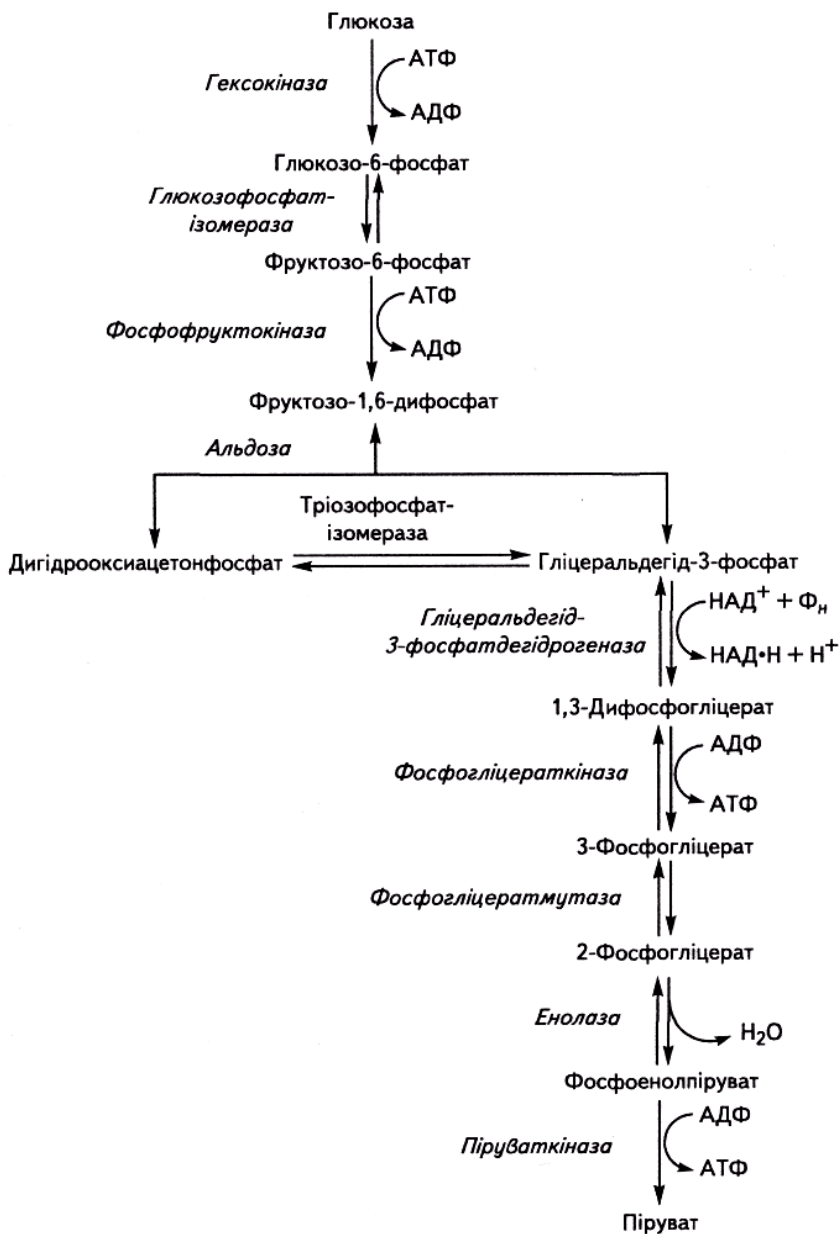


Рис. 6.2. Гліколітичний шлях розщеплення вуглеводів

6.9. ОСНОВНІ ШЛЯХИ ДИСИМІЛЯЦІЇ ВУГЛЕВОДІВ

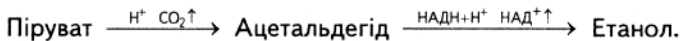
Розрізняють три стадії процесу дихання. **Перша** з них відбувається у анаеробних умовах і має назву гліколізу або шляху ЕМП (Ембден, Мейергоф, Парнас). Він є спільним початковим етапом аеробного дихання і усіх типів бродіння.

На **другому** етапі продукти гліколізу включаються в цикл трикарбонових кислот або цикл Кребса.

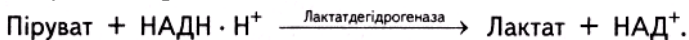
Характерно, що на перших двох етапах молекулярний кисень не бере участі, і лише на завершальному **третьому** етапі виникає в ньому потреба, тому що значна доля енергії субстрату дихання знаходиться у відновлених переносниках, які, окислюючись, передають свої електрони через електрон – транспортний ланцюг мітохондрій до O_2 .

6.10. Цикл трикарбонових кислот

Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса) — другий після гліколізу етап дихання. Послідовність реакцій перетворення глюкози на пірвіноградну кислоту досить подібна для всіх організмів та усіх видів клітин, чого не можна сказати щодо пірувату, утилізація якого відбувається різними шляхами. У дріжджів і деяких інших мікроорганізмів в анаеробних умовах піруват перетворюється шляхом спиртового бродіння:



Ця реакція каталізується *піруватдекарбоксілазою*. В нормі в багатьох мікроорганізмах із пірвіноградної кислоти в аналогічних умовах утворюється лактат; в умовах аноксії цей процес спостерігається і у вищих рослин:



Відновлення пірувату за рахунок НАД • Н з утворенням лактату каталізує *лактатдегідрогеназа*.

Регенерація $НАД^+$ у разі відновлення пірувату на лактат підтримує в анаеробних умовах неперервний процес гліколізу. За анаеробних умов піруват використовується в реакціях бродіння, в ході якого істотного додаткового синтезу АТФ не відбувається.

Саме тому на заболочених Грунтах у кореневій системі обмежений процес аеробного дихання зменшує ймовірність синтезу АТФ, необхідного для поглинання мінеральних речовин. Тому у рослинних організмів на таких грунтах спостерігається різкий

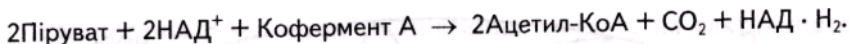
дефіцит мінеральних елементів. Таким чином, лише незначна частка енергії звільняється в процесі бродіння.

Значно більше енергії звільняється за аеробних умов у циклі трикарбонових кислот і на завершальному етапі дихання в ланцюзі перенесення електронів. Аеробний шлях спричинює повне окиснення глюкози, в результаті якого утворюється значно більше молекул АТФ, ніж під час гліколізу. Всі реакції відбуваються в мітохондріях еукаріот у два етапи — в циклі трикарбонових кислот (рис. 7.7) і в дихальному електронно-транспортному ланцюзі.

Як відомо, мітохондрії оточені двома мембранами, причому внутрішня утворює численні вирости — *кришки*, вміст яких заповнений ферментами, коферментами, фосфатами, що беруть участь у диханні. Зовнішня мембрана проникна для більшості молекул, тоді як крізь внутрішню вільно проникає лише пірвіноградна кислота і АТФ. Специфічний транслокатор забезпечує обмін пірвату на ОН⁻.

Ферменти циклу трикарбонових кислот містяться в матриксі, а компоненти дихального ЕТЛ умонтовані в мембрани крист. Цикл трикарбонових кислот являє собою кінцевий загальний шлях окиснення дихального субстрату — амінокислот, жирних кислот і вуглеводів. Його ще називають лимоннокислим або циклом Кребса, на честь Ганса Кребса. За це відкриття в 1937 р. він був удостоєний Нобелівської премії. Функціонування такого циклу в рослинних клітинах першим дослідив А. Чібнелл (1939). У циклі Кребса окиснюється не сам пірват, а його похідна ацетил-КоА.

Пірват надходить у даний цикл на рівні ацетил коферменту А (рис. 7.8), який формується в мітохондріях у процесі окиснювального декарбоксилування пірвіноградної кислоти з участю мультиферментного (три види ферментів і п'ять — коферментів) пірват-дегідрогеназного комплексу:



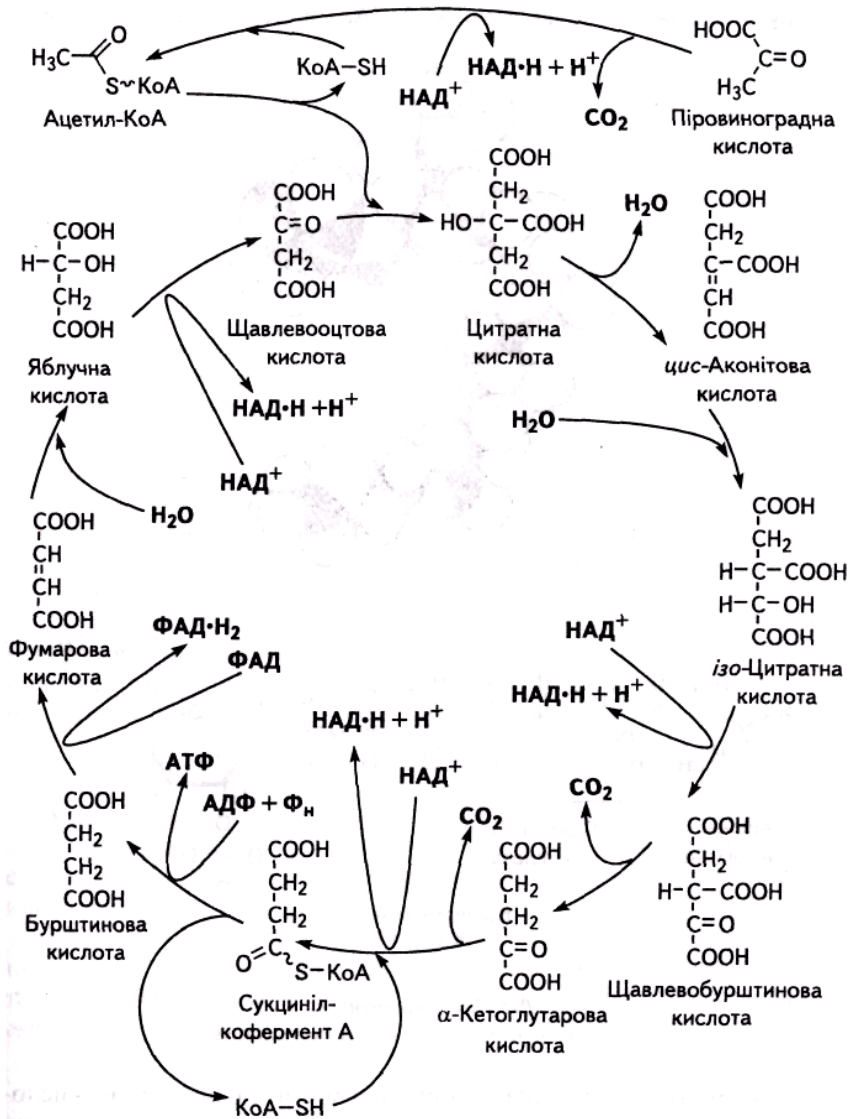
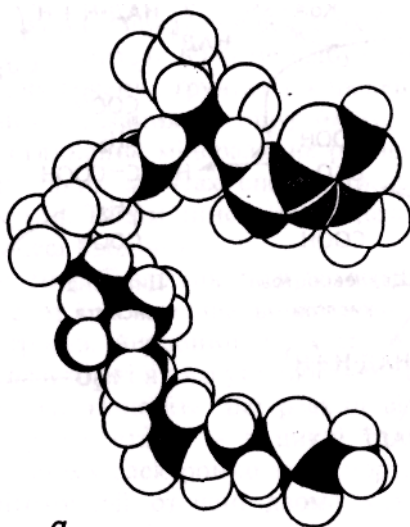


Рис. 6.3. Цикл Кребса



Кофермент А
(КоА)

б



а

Рис. 6.4. Кофермент А:

а — модель КоА, б — структурна формула КоА

Кофермент А — похідна аденіну, що містить пантотенову кислоту й амінокислоту — р-меркаптоетиламін, а також три залишки фосфатної кислоти. Каталітичну активність КоА визначає кінцева

SH-група, р-меркаптоетиламін, яка здатна поєднуватися з ацетильними групами різних кислот.

Унаслідок приєднання ацетильної групи до КоА утворюється ацетил-КоА — сполука, що має макроергічний зв'язок. Ацетил-КоА

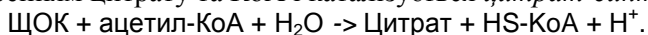
здатний переносити ацетильні групи на інші акцептори, внаслідок чого подовжуються вуглецеві ланцюги акцептора.

Завдяки такій властивості ацетил-КоА ця реакція є ланкою, що зв'язує гліколіз і цикл трикарбонових кислот. Всі проміжні продукти реакції асимільованого декарбоксилування пірувату міцно сполучені з цим комплексом.

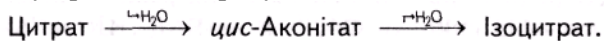
У ході даної реакції з НАД утворюється НАД • Н₂, а з двох залишків вихідної молекули глюкози (пірвіноградної кислоти) формуються дві ацетильні групи (СН₃СО₂) з одночасним виділенням СО₂.

Характерно, що жири й амінокислоти також можуть перетворюватися на ацетил-КоА і залучатися до процесу дихання.

Цикл трикарбонових кислот розпочинається із альдольної конденсації щавлевооцтової кислоти (ЩОК) і ацетил-КоА з утворенням цитрату та КоА і каталізується *цитрат-синтазою*:



Потім цитрат ізомеризується в ізоцитрат шляхом дегідратації з наступною гідратацією, в результаті чого відбувається взаємопереміщення Н⁺ і ОН⁻. Цю реакцію каталізує фермент *аконітаза*, тому проміжним продуктом є цис-аконітат:



У цій реакції відщеплюються елементи води в *транс-положенні* з утворенням цис-аконітової кислоти та наступним приєднанням елементів води в транс-положенні з утворенням ізоцитратної кислоти.

Нарешті відбувається перша з чотирьох окисно-відновних реакцій циклу трикарбонових кислот, в якій ізоцитрат окиснюється та декарбоксілюється в а-кетоглутарат за участі *ізоцитрат-дегідрогенази*:



У разі окиснювального декарбоксілювання а-кетоглутарату утворюються сукциніл-КоА, НАД • Н і виділяється СО₂.

Подібно до ацетил-КоА, сукциніл-КоА є високоенергетичним тіоефіром, енергія якого трансформується в фосфатний зв'язок АТФ. З участю *сукциніл-КоА-синтетази* із сукциніл-КоА, АДФ і фосфату синтезуються бурштинова кислота (сукцинат), АТФ і регенерується молекула КоА.

Це також один із прикладів субстратного фосфорилування.

Запам'ятайте: це єдина реакція циклу трикарбонових кислот, яка безпосередньо зумовлює утворення макроергічного фосфатного зв'язку.

В гліколізі ми вже відмічали субстратне фосфорилювання в разі окиснення гліцеральдегід-3-фосфату та перетворення фосфоенол-пірувату на пірвіноградну кислоту.

Наступні реакції циклу трикарбонових кислот забезпечують регенерацію шавлевооцтової кислоти в процесі окиснення сукцинату. Спочатку сукцинат окиснюється до фумарової кислоти. Під впливом *фумарази* вона приєднує H_2O з утворенням яблучної кислоти. На завершальному етапі циклу яблучна кислота окиснюється до ЩОК. Отже, сукцинат перетворюється на шавлевооцтову кислоту (оксалацетат) поступово, шляхом окиснення, гідратації та повторного окиснення.

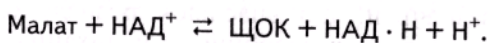
Кожен цикл регенерує одну молекулу шавлевооцтової кислоти й генерує енергію у формі АТФ, ФАД • H_2 та НАД • H_2 .

Сукцинат окиснюється *сукцинатдегідрогеназою*, причому, на відміну від попередніх трьох окиснювальних реакцій циклу, функцію акцептора протона виконує ФАД⁺, а не НАД⁺. Це не випадково, а саме тому, що вихід вільної енергії в даній реакції недостатній для відновлення НАД⁺, тому в реакціях такого типу акцептором є ФАД. Сукцинатдегідрогеназа — це ФАД-умісний флавопротеїн із чотирма залізо-сірчаними Fe—S-центрами.

На відміну від більшості ферментів циклу, сукцинатдегідрогеназа, як і аконітаза, є інтегральним білком внутрішньої мембрани мітохондрій і безпосередньо поєднується з електронно-транспортним ланцюгом мітохондрій, а тому ФАД • H_2 , не відокремлюючися від ферменту, передає електрони в разі окиснення сукцинату на атом Fe^{3+} двох кластерів Fe—S-центрів і далі — крізь проміжні ланки до O_2 . Водночас бурштинова кислота перетворюється на фумарову.

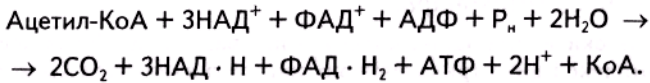
Фумараза каталізує гідратацію фумарової кислоти з утворенням малату (яблучної кислоти), який, своєю чергою, окиснюється до

оксалаоцетату (шавлевооцтової кислоти) за допомогою *малатдегідрогенази*:



Отже, цикл завершується перетворенням яблучної кислоти в ЩОК.

Таким чином, цикл Кребса завершує окиснення молекул вихідних субстратів дихання як джерела енергії. Сумарне рівняння його таке:



Як видно, два атоми вуглецю вступають у цикл (при конденсації ацетильного компонента з оксалоацетатом) і два атоми вуглецю покидають його у вигляді CO_2 при декарбоксилюванні (ізоцитрату й α -кетоглутарату).

Атоми вуглецю, які виділяються у вигляді CO_2 , походять не від ацетильних залишків ацетил-КоА, які вступають у цикл Кребса, а з карбоксильних груп молекули щавлевоцтової кислоти, що конденсувалася з ацетильним залишком.

У чотирьох окисно-відновних реакціях циклу три пари електронів переносяться на НАД^+ і одна — на ФАД^+ . Молекули НАД^+ відновлюються в реакціях окиснювального карбоксилювання ізоцитрату і α -кетоглутарату та в разі окиснення малату. Ще одна $\text{НАД} \cdot \text{H}$ формується в разі окиснювального декарбоксилювання пірувату.

Молекулярний кисень (O_2) безпосередньо не бере участі в жодній реакції циклу, хоча сам цикл функціонує лише в аеробних умовах. Пояснюється це тим, що НАД і ФАД у мітохондріях регенеруються пізніше, під час перенесення електронів на молекулярний кисень у процесі окиснення в дихальному ланцюзі. На кожну молекулу $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ утворюються три молекули АТФ , а $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$ — дві I молекули АТФ . Лише один макроергичний зв'язок АТФ (із розрахунку на один ацетильний залишок) генерується із сукциніл-КоА безпосередньо в циклі Кребса, решта (14 АТФ) синтезується в електронно-транспортному ланцюзі мітохондрій внаслідок окиснювального фосфорилування. У циклі Кребса використовуються також дві молекули H_2O , що підтверджує теорію В. І. Палладіна про те, що в процесі дихання кисень води входить до складу окиснювального субстрату, а водень крізь «дихальний пігмент» (дегідрогенази) переноситься до O_2 .

Необхідно зазначити, що внаслідок розпаду однієї молекули піровиноградної кислоти в аеробній фазі дихання (декарбоксилювання піровиноградної кислоти та в циклі Кребса) виділяється три молекули CO_2 , чотири $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$ і дві $\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$.

Таким чином, п'ять пар H_2 (їх можна розглядати як $2\text{H}^+ + 2e^-$), що утворилися з піровиноградної кислоти і води, надходять у дихальний ланцюг мітохондрій.

Внаслідок окиснення однієї молекули пірувату крізь піруватдегідрогеназ-ний комплекс і цикл трикарбонових кислот синтезується 15 молекул АТФ. Оскільки вихідна молекула глюкози розпадається в процесі гліколізу на дві молекули пірувату, то окиснення двох залишків дає 30 молекул АТФ.

ПРОМІЖНІ ПРОДУКТИ ЦИКЛУ КРЕБСА

Досі ми розглядали енергетичний вклад циклу Кребса в метаболізм рослинної клітини, тоді як він має важливе значення і як джерело низки проміжних продуктів для обмінних процесів. Зокрема, більшість вуглецевих атомів для біосинтезу порфіринів постачає сукциніл-КоА, а щавлевооцтова й α -кетоглутарова кислоти в разі їх амінування є вихідними субстратами для синтезу низки амінокислот. Із піровиноградної кислоти синтезується аланін, із щавлево-оцтової — аспарагінова кислота, із α -кетоглутарової — глутамінова кислота. Аспартат може утворюватися в разі амінування фумарової кислоти з участю фермента *аспартаза*. Використання проміжних продуктів має супроводжуватися їхнім поповненням, бо для відновлення циклу потрібна реакція конденсації ацетил-КоА зі щавлевооцтовою кислотою. Органічні кислоти циклу мають важливе значення в азотному обміні. Ацетил-КоА використовується також для синтезу ліпідів і вуглеводів.

Функціонування циклу трикарбонових кислот — ланка, що поєднує обмін таких важливих сполук, як білки, жири, вуглеводи.

6.11. ДИХАЛЬНИЙ ЛАНЦЮГ ОКИСЛЮВАЛЬНЕ ФОСФОРИЛЮВАННЯ

Третій завершальний етап дихання пов'язаний із транспортуванням електронів до молекулярного кисню O_2 . Всі молекули НАД $\cdot H_2$ і ФАД $\cdot H_2$, що утворилися в процесі гліколізу та циклу Кребса, мають значний запас енергії, бо кожна з них містить пару електронів з високим потенціалом перенесення.

Дихальний ланцюг — це мітохондріальна система окисно-відновних реакцій, в якій окиснюється віднятий від субстратів водень.

Його слід розглядати як важливий механізм біологічного окиснення. Це мультиферментна система, яка міститься у внутрішній мітохондріальній мембрані. Термінальний ланцюг перенесення електронів складається зі сполук, які легко змінюють свою окиснювальну та відновну форму. Окисно-відновні компоненти розміщуються в порядку зменшення від'ємного та збільшення позитивного редокс-потенціалу. Перенесення електронів відбувається від

НАД · Н/НАД⁺ із $E_0 = -0,32$ В до окиснювача $1/2O_2/H_2O$ із $E_0 = 0,817$ В (рис. 7.10).

За винятком убіхінону, всі компоненти ЕТЛ — білки з характерними простетичними групами. До складу ланцюга входять білки трьох типів: *флавопротеїни* — з простетичною групою ФАД або ФМН; *цитохроми* — простетична група—гем; *залізопроотеїни* (залізо-сірчані білки), в яких простетична група складається з негемінового заліза, комплексно сполученого з неорганічною сіркою або сіркою цистеїну.

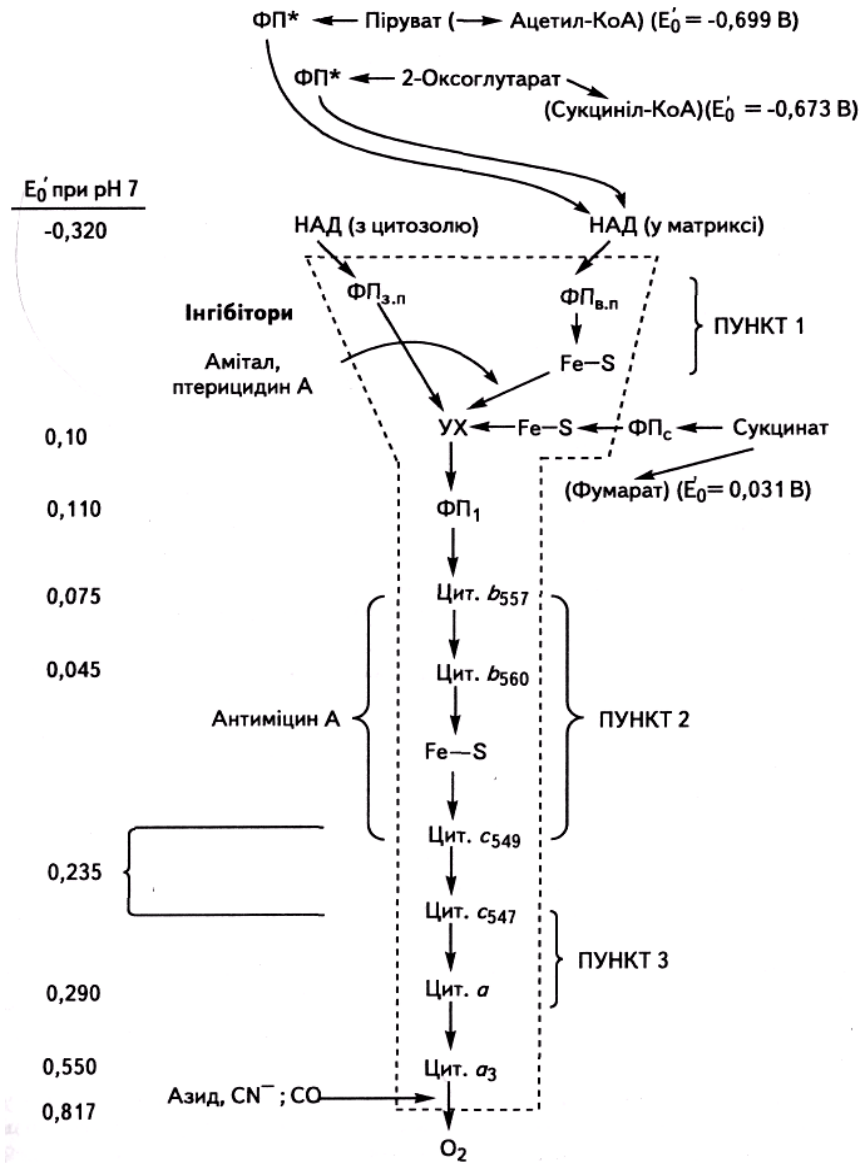
У ланцюзі транспортування електронів на ділянці від убіхінону до O_2 розташовані п'ять цитохромів різного класу, окисно-відновний потенціал яких зростає в такій послідовності: $QH_2 \rightarrow$ *цитохром b* \rightarrow $FeS \rightarrow$ *цитохром c₁* \rightarrow *цитохром c* \rightarrow *цитохром a* \rightarrow *цитохром a₃* \rightarrow O_2 . Ці цитохроми відрізняються за структурою та властивостями.

У зв'язку з тим, що призначення електронно-транспортного ланцюга — перенесення електронів від високоенергетичного відновника до O_2 , всі компоненти його мають бути переносниками електронів. Лише деякі з них разом із електронами переносять і протони: *флавопротеїни* та *убіхінон* — переносники водночас водню і електронів, а *цитохроми* і *залізосірчані білки* — лише електронів. До того ж флавопротеїни та убіхінон — двоелектронні переносники, а цитохроми — одноелектронні.

Таким чином, $2e^-$ передаються по ЕТЛ крізь низку компонентів із поступовим зменшенням електричного потенціалу, поки не досягнуть останнього компонента ланцюга — *цитохромоксидази*. Цей фермент використовує транспортовані два електрони ($2e^-$) разом із двома протонами ($2H^+$) для відновлення одного атома кисню до H_2O . Тому кожен із компонентів ЕТЛ має взаємодіяти одночасно з двома електронами. Це не є проблемою для двоелектронних переносників. Однак одноелектронні мають працювати парами, тому для перенесення $2e^-$, одержаних від убіхінону, потрібно мати в ланцюзі по дві молекули кожного з цитохромів.

Рис. 6.5. Термінальний ланцюг перенесення електронів і пункти запасання енергії у мітохондріях рослин:

ФП* — флавопротеїновий компонент піруват- і 2-оксиглутаратдегідрогеназних комплексів; ФПз.п. і ФПв.п. — флавопротеїни НАД · Н-дегідрогеназ, які локалізуються відповідно на зовнішній та внутрішній поверхнях внутрішньої мітохондріальної мембрани; ФПс — сукцинатдегідрогеназа; ФП₁ — флавопротеїн з високим (плюсовим) значенням E_0 ; FeS — залізосіркопротеїн; тризначні числа в індексі цитохромів *a*, *b*, *c* вказують довжину хвилі в нанометрах їхнього максимуму поглинання; пункти 1, 2 і 3 — центри запасання вільної енергії



Більша частина компонентів ЕТЛ вмонтована у внутрішню міто-хондріальну мембрану, тоді як цитохром с недостатньо міцно зв'язаний із зовнішньою поверхнею внутрішньої мембрани. Лише НАД-і НАДФ-дегідрогенази, тобто перша ланка ЕТЛ, слабо зв'язані з мітохондріальною мембраною.

Мітохондрії рослинної клітини відрізняються від тваринних клітин тим, що мають НАД • Н-дегідрогеназу, що локалізована на зовнішній поверхні внутрішньої мітохондріальної мембрани. Цей фермент, імовірно, каталізує перенесення електронів і H^+ від молекули НАД • Н, локалізованої в міжмембранному просторі, на молекулу убіхінону. Отже, вона відповідає за окиснення НАД • Н, що міститься в цитозолі. Річ у тім, що $НАД^+$ і НАД • Н не можуть вільно проникати в інтактну мітохондрію, зате легко проникають крізь зовнішню мітохондріальну мембрану.

Отже, водень, який формується в різноманітних окиснювальних процесах у цитоплазмі, зв'язується спеціальними субстратами та переноситься крізь мембрану в мітохондрію. Мітохондріальні дегідрогенази перекосять цей водень (НАД • Н + H^+) безпосередньо до місця окиснення.

Дихальний ланцюг мітохондрій складається з чотирьох мультиферментних комплексів: • НАД • Н — кофермент Q-оксидоредуктаза; • сукцинат: убіхінон-оксидоредуктаза; • убіхінон і убіхінол: цитох-ром с-оксидоредуктаза; • цитохром с: кисень — оксидоредуктаза; цитохромоксидаза.

Перший мультиферментний комплекс здійснює перенесення електронів від НАД • Н до убіхінону O. Його субстратом є молекули НАД • Н₂, що були відновлені в циклі Кребса. Другий комплекс каталізує окиснення сукцинату убіхіноном. Ферменти третього комплексу переносять електрони від відновленого убіхінона до цитохрому с. В термінальному четвертому комплексі електрони переносяться від цитохрому с на кисень.

За останніми даними (В. Buchanan, 2002), перший, третій і четвертий мультиферментні комплекси перетинають усю мембрану, що зумовлює формування трансмембранного потенціалу. В результаті, на мембрані створюється електрохімічний потенціал йонів H^+ і електричний градієнт (мембранний потенціал). Саме в цих трьох ділянках ЕТЛ окиснювальні процеси поєднуються з синтезом АТФ.

Розглянуту послідовність ЕТЛ у мітохондріях вищих рослин не можна вважати остаточно з'ясованою. З поглибленням наших знань можливі уточнення особливостей структури електронно-транспортного ланцюга.

Кожний мультиферментний комплекс можна розглядати як окрему структурну одиницю, що входить до єдиного ЕТЛ (табл. 6.1).

Таблиця 6.1

Компоненти електронно-транспортного ланцюга мітохондрій рослин та їхні стандартні окисно-відновні потенціали (E_0')

Компоненти	Характеристика	$E_0', \text{В}$
Комплекс I (НАД · Н: СоQ-оксидоредуктаза)		
НАД · Н	Нікотинамідаденіндинуклеотид відновлений	- 0,32
ФМН	Флавінмоноклеотид-кофермент дегідрогенази, що окиснює ендогенний НАД · Н	- 0,07
FeS ₁	Залізо-сірчані білки (центри): 1-2Fe-2S	- 0,30
FeS ₂	2-4Fe-4S	- 0,24
FeS ₃	3-4Fe-4S	- 0,02
Комплекс II (сукцинат: убіхінон-оксидоредуктаза)		
ФАД	Флавінаденіндинуклеотид — кофермент сукцинат-дегідрогенази	- 0,04
FeS ₁	Залізо-сірчані білки (центри): 1-2Fe-2S	- 0,07
FeS ₂	2-2Fe-2S	0,23
FeS ₃	3-4Fe-4S	0,08
Q	Убіхінон—ліпідорозчинний одно- та двоелектронний переносник	0,07

Компоненти	Характеристика	E', В
Комплекс III (убіхінол: цитохром с-оксидоредуктаза)		
Цитохроми b_{556} b_{560}	Гемопротейни, в яких гем зв'язаний з білком нековалентно	0,07 0,08
Цитохром c_1	Цитохром c_{552} — гемопротейн; гем ковалентно зв'язаний з білком	0,23
FeS _R	Залізосірчаний білок Піске (2Fe–2S)	0,28
Цитохром c	Цитохром c_{550} — гемопротейн; гем ковалентно зв'язаний з білком, водорозчинний	0,23
Комплекс IV (цитохром с: кисень — оксидоредуктаза; цитохромоксидаза)		
Цитохром a	Цитохром a — гемопротейн; гем ковалентно зв'язаний з білком. Спектр поглинання має максимуми: 599; 438 і 445 нм	0,19
Cu _A	Атом міді, що функціонує з цитохромом a як редокс компонент комплексу	0,21
Цитохром a_3	Цитохром a_3 — гемопротейн; здатний взаємодіяти з киснем	0,38
Cu _B	Атом міді, що функціонує з цитохромом a_3 у разі утворення комплексу з киснем	0,22
Кисень, вода	$1/2O_2 + 2H^+ + 2e^- \rightleftharpoons H_2O$	0,81

Електронно-транспортний ланцюг ціанідрезистентного дихання.

Мітохондрії рослин відрізняються від мітохондрій тварин тим, що в них можуть функціонувати два різних шляхи перенесення електронів від субстрату типу НАД • Н і сукцинату до O₂. Якщо один із цих шляхів пригнічується з допомогою (KCN-ціанідів), що блокують цитохромоксидазу, то інший шлях не блокується ціанідом, а тому його називають *ціанідрезистентним ланцюгом перенесення електронів*. Аналогічно сам окиснювальний процес, що приводить до утворення такого альтернативного термінального ланцюга, має назву *ціанідрезистентного дихання*.

Слід підкреслити, що ці два ланцюги не зовсім незалежні. Річ у тім, що в обох випадках електронні пари вводяться в ланцюг

внутрішньою та зовнішньою НАД • Н-дегідрогеназою та сукцинат-дегідрогеназою й далі надходять на убіхінон. Тільки потім розділяються їхні дальші шляхи. В звичайному основному ланцюзі електрони поступово переносяться через флавопротеїни (ФП), цитохроми b і c-типу та цитохромоксидазу до O_2 , тоді як у ціанідрезистентному ланцюзі електрони переносяться від убіхінону на ФП, а потім, через ціанідрезистентну термінальну оксидазу, також на O_2 , тобто пропускається дві ділянки ЕТЛ (комплекс III і IV). В результаті замість синтезу АТФ виділяється тепло. Альтернативна оксидаза — інтегральний білок, складений з двох ідентичних субодиниць (35,5 і 37,0 кДа). Доведено, що у деяких паростків цей тип дихання функціонує на його ранніх етапах, зокрема бубнявіння насіння, а також під час дозрівання плодів.

У рослин є також немітохондріальні редокс-ланцюги, наприклад у плазмалемі, ЕР, цитоплазмі, проте під час їхнього функціонування АТФ не синтезується. Це, наприклад, поліфенолоксидаза, аскорбат-оксидаза, флавопротеїнові оксидази.

ОКИСНЮВАЛЬНЕ ФОСФОРИЛУВАННЯ

В жодній із розглянутих вище реакцій перших двох етапів дихання (гліколіз, цикл трикарбонових кислот) молекулярний O_2 не бере участі, тоді як поглинання кисню є характерною рисою процесу дихання. Потреба в кисні виникає лише на третьому етапі дихання під час перенесення електронів у дихальному ланцюзі у зв'язку з тим, що значна частка енергії, яка містилася в молекулі гексози, вже перебуває в ЕТЛ у відновлених переносниках НАД • H_2 та ФАД • H_2 , звідки вона має звільнитися на завершувальній стадії дихання, коли ці переносники знову окиснюються, віддавши свої електрони вільному O_2 . Оскільки в цих переносниках зосереджуються досить значні запаси енергії, вона має звільнитися поступово. У зв'язку з цим в ЕТЛ міститься кілька локусів, у яких у разі перенесення електронів і протонів енергія звільняється й запасується у формі АТФ (рис. 6.6.).

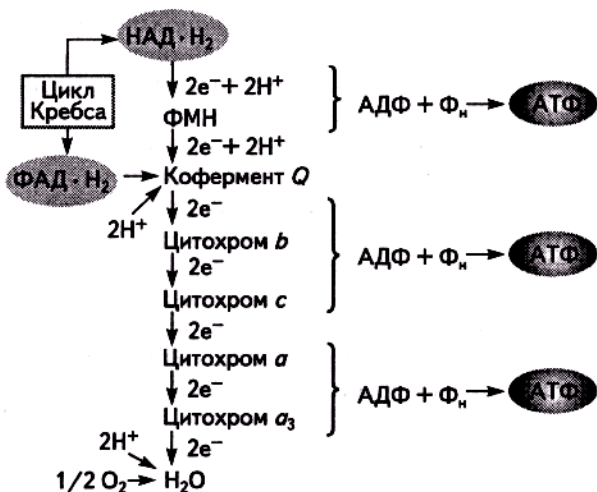


Рис. 6.6. Передача енергії по ланцюгу переносників електронів у мітохондріальній мембрані

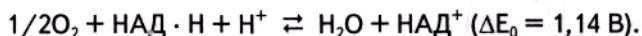
Електрони від $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ переходять від одного переносника до іншого, кожен раз на нижчий енергетичний рівень, і врешті-решт відновлюють $1/2\text{O}_2$ до H_2O . У процесі такого перенесення фосфорилюються три молекули АДФ з утворенням АТФ, високоенергетичної сполуки, яку використовують в інших реакціях. Пункти на рис. 6.6., в яких виникає фосфорилювання, помічені поки що ймовірно; можливо, що тут відбувається також і переміщення протонів.

Причому на кожну молекулу $\text{НАД} \cdot \text{Н}_2$, що передає свої електрони на ЕТЛ, синтезується три АТФ, а на кожну молекулу $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$ — дві АТФ.

У зв'язку з тим що АТФ утворюється в результаті окиснення кожного попереднього переносника електронно-транспортного ланцюга й електрони в кінцевому варіанті переходять на O_2 , саме цей процес дістав назву *окиснювального фосфорилювання*.

Рушійною силою окиснювального фосфорилювання є окисно-відновний потенціал перенесення електронів, характерний для $\text{НАД} \cdot \text{Н}_2$ та $\text{ФАД} \cdot \text{Н}_2$.

Можна розрахувати величину окисно-відновного потенціалу дихального ланцюга в разі окиснення $\text{НАД} \cdot \text{Н}$ під дією O_2 . Як відомо, $1/2\text{O}_2 + 2\text{H}^+ + 2e^- \rightleftharpoons \text{H}_2\text{O}$ ($E_{\text{о.в.}} = 0,82 \text{ В}$):



Величина окисно-відновного потенціалу буде: (0,82 В) — — (-0,32 В) = 1,14 В, а кількість вільної енергії окиснення для даної реакції розраховують за формулою

$$\Delta G = - nF \cdot \Delta E_0,$$

де n — кількість електронів, що дорівнює 2; F — фарада, що дорівнює 96 633,97 Дж; ΔE — різниця окисно-відновного потенціалу між ділянками ЕТЛ від - 0,32 до 0,82, що дорівнює 1,14; ΔG — стандартна зміна вільної енергії; $\Delta G = 2 \times 96\,633,97 \text{ Дж} \times 1,14 = 220,3 \text{ кДж}$. Отже, потік електронів у системі від НАД • Н до O_2 являє собою екзергонічний процес, у якому зміна вільної енергії становить 220,8 кДж. Вільна енергія гідролізу АТФ дорівнює 30,6 кДж. Враховуючи, що в разі перенесення пари електронів від НАД на кисень виділилося 220,8 кДж, можна передбачити ймовірність синтезу семи молекул АТФ. Однак було встановлено, що у разі проходження пари електронів у системі утворюється лише три молекули АТФ, тобто в електронно-транспортному ланцюзі є три пункти, в яких перенесення електронів поєднане з фосфорилуванням.

6.12. Енергетичний баланс процесів дихання.

Якщо простежити, як перетворюється глюкоза в процесі дихання, то можна виділити основні реакції, де відбувається звільнення енергетичних запасів дихальних субстратів.

Вже на першому анаеробному етапі (гліколізі) дисиміляції вуглеводів у разі розпаду молекули глюкози до двох молекул піровиноградної кислоти в процесі субстратного фосфорилування утворюється дві молекули АТФ. У той самий час на даному етапі дихання під час окиснення фосфогліцеринового альдегіду (ФГА) до фосфогліце-ринової кислоти (ФГК) в цитозолі утворюються дві молекули відновлених коферментів ($2\text{НАД} \cdot \text{H}_2$), які дифундують крізь зовнішню мембрану й окиснюються в електронно-транспортному ланцюзі завдяки наявності НАД • Н-дегідрогенази, що локалізована на зовнішній поверхні внутрішньої мембрани. Внаслідок цього синтезується шість молекул АТФ. Окиснення двох молекул піровиноградної кислоти до ацетил-КоА супроводжується утворенням двох молекул $\text{НАД} \cdot \text{H}_2$, в разі окиснення яких синтезується також шість молекул АТФ.

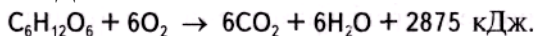
На аеробному етапі дихання внаслідок окиснення двох молекул ацетил-КоА утворюється $6\text{НАД} \cdot \text{H}_2$, окиснення яких в ЕТЛ утворює 18 молекул АТФ. Крім того, в циклі Кребса відновлюються дві молекули флавінової дегідрогенази ($\text{ФАД} \cdot \text{H}_2$),

окиснення якої забезпечує утворення чотирьох молекул АТФ. До того ж під час окиснення а-кетоглутарової кислоти до бурштинової внаслідок субстратного фосфорилування синтезується ще дві молекули АТФ. Таким чином, протягом аеробного етапу дихання виділяється всього шість молекул CO₂ і 30 молекул АТФ, а на анаеробному етапі — вісім молекул АТФ:

Енергетична ефективність основних реакцій дихання

Послідовність реакцій	Вихід АТФ
<i>Гліколіз. Окиснення глюкози в піровиноградну кислоту в цитозолі</i>	
Фосфорилування глюкози	— 1
Фосфорилування фруктозо-6-фосфату	— 1
Дефосфорилування двох молекул 1,3-БФГ	2
Дефосфорилування двох молекул фосфоенолпірувату	2
Два НАД · Н утворюється при окисненні гліцеральдегід-3-фосфату	—
<i>Перетворення піровиноградної кислоти на ацетил-КоА в мітохондріях</i>	
Утворюється дві молекули НАД · Н	—
<i>Цикл Кребса в мітохондріях</i>	
Дві молекули ГТФ утворюється в разі окиснення двох молекул сукциніл-КоА	—
Шість молекул НАД · Н утворюється при окисненні двох молекул ізоцитрату, α-кетоглутарату та малату	—
Дві молекули НАД · Н утворюється при окисненні двох молекул сукцинату	—
<i>Окиснювальне фосфорилування в дихальному ланцюзі</i>	
Два НАД · Н, що утворюються при гліколізі	6
Два НАД · Н, які сформувалися при окиснюальному декарбоксилуванні піровиноградної кислоти	6
Два ФАД · Н ₂ із циклу Кребса	4
Шість НАД · Н із циклу Кребса	18
Сумарний вихід на одну молекулу глюкози	
$C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + 38ATP$	38

У цілому на утворення 38 молекул АТФ витрачено 38 x 30,6 кДж = 1162,8 кДж. Всього під час спалювання 1 моля глюкози виділяється 2875 кДж:



Таким чином, біологічне окиснення вуглеводів — багатоступеневий ферментативний процес, що супроводжується виділенням енергії з ефективністю близько 40 %.

6.13. ДИХАННЯ – ЦЕНТРАЛЬНА ЛАНКА ОБМІНУ РЕЧОВИН ДИХАННЯ І ФОТОСИНТЕЗ

Дихання – головна ланка обміну речовин, тому що весь складний ланцюг взаємопов’язаних процесів мобілізації продуктів фотосинтезу шляхом активації їх в хімічному та енергетичному відношеннях здійснюється завдяки йому. Тривалий час біологічне значення дихання зводили лише до звільнення енергії дихальних субстратів та її використання живою клітиною. Однак, сучасні дані досліджень біохімічної природи свідчать не лише про його високу складність, а й відкривають роль проміжних продуктів, що утворюються на шляху перетворення органічних молекул до кінцевих продуктів (CO_2 та H_2O).

Незалежно від того, яким шляхом відбувається розпад вуглеводів, проміжні продукти розщеплення часто використовуються ще до їх повного окислення. Так, у відсутності O_2 пірвіноградна кислота може відновлюватися на молочну або через оцтовий альдегід – на етиловий спирт.

Новоутворені в циклі трикарбонових кислот органічні кислоти здатні приєднувати аміак шляхом прямого амінування або пере амінування з утворенням амінокислот, які потім включаються в синтез білків. Із амінокислот можна одержати також феноли, флаваноїди, антоціани, лігнін та інші сполуки, шлях утворення яких розпочинається з дезамінування амінокислотами феніланіну. Триптован виступає джерелом синтезу фітогормону ауксину.

Ацетил Со – А, що утворюється при розкладанні пірувату, виступає вихідним продуктом для синтезу жирних кислот, полімерів, ізопрену (C_5H_8), терпенів, стероїдів, а також фітогормонів – гібереліну, абсцизової кислоти, цитокініну.

При пентозофосфатному розщепленню глюкози утворюються пентози – вихідні продукти для біосинтезу нуклеотидів нуклеїнових кислот. Цей процес генерує еритрозо – 4 – фосфат, який необхідний для синтезу шикімової кислоти, попередника ароматичних кілець різних органічних сполук.

Процеси дихання і фотосинтезу взаємопов’язані і споріднені, в обох процесах важливе значення має вода. В процесі фотосинтезу вона виступає як донор водню. Водень відновлює CO_2 , а кисень збагачує біосферу. У процесі дихання вода виступає як окислювач вуглецю дихальних субстратів, тоді як її водень разом з воднем дихальних субстратів виступає відновником. Вода розкладається (при фотосинтезі) з участю марганецьвмісного водоокислюючого комплексу, а процес її біосинтезу при диханні –

за участю цитохромів та залізовмісних білків. Електрон – транспортний ланцюг хлоропласта та його каталітичні системи багато в чому тотожні з електрон – транспортним ланцюгом дихання. Досить споріднений цикл відновлення CO₂ (цикл Кальвіна) із гексомонофосфатним циклом перетворення гексоз.

Відомо, що окрім витрат дихальних субстратів на утворення біомаси, тобто на ріст, так звану ростову компоненту дихання, або **дихання росту**, деяка кількість речовин та енергії потрібна для підтримки функціонального стану уже діючих структур клітин. Ці витрати становлять наступний компонент дихання – **дихання підтримки**. Виділення цих компонентів дало змогу глибше зрозуміти функціональне значення процесу дихання. Виявилось, що і фотосинтез виконує ті самі функції, що і дихання, а саме – забезпечує клітину потрібними для росту і підтримки речовинами та енергетичними еквівалентами, тобто на світлі фотосинтез здатен брати участь у всіх процесах росту та підтримки, які в темряві забезпечує дихання. Це змінює наші погляди на те, яким чином на клітинному рівні пов'язані ці процеси. Виявляється, що вони не послідовно включаються в метаболізм, а одночасно виконують спільну роботу, тобто до загальноновизнаного зв'язку:

фотосинтез → **асимілянти** → **дихання** → **ріст** слід додати ланку, яка відображує їх одночасну участь у процесах росту:

фотосинтез → **ріст** ← **дихання**

Багато вчених вважають, що на світлі, дихання в зеленій клітині, пригнічене, хоч існують і дані, які не підтверджують цього.

І на рівні організму фотосинтез може виступати не лише постачальником асимілянтів, а й брати участь у процесах росту і підтримки, забезпечуючи їх проміжними продуктами або енергією.

Отже, фізіологічні функції процесів фотосинтезу і дихання є основою всього комплексу обміну речовин та енергії зеленої рослини.

6.14.ЗАЛЕЖНІСТЬ ДИХАННЯ ВІД УМОВ НАВКОЛИШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА.

Згідно з правилом Вант – Гоффа швидкість хімічних реакцій при підвищенні температури на кожні 10⁰ С збільшується в 2-2,5 рази. Дихання відбувається за цим правилом лише в діапазоні температур від 0⁰ – до 35⁰ С. При подальшому підвищенні температури це прискорення дещо затримується, а потім його інтенсивність різко падає. Температура 40⁰ – 50⁰ С припинає сам процес. Нижній поріг дихання знаходиться на рівні 10⁰ С і нижче,

хоча в бруньках листяних порід, голках хвойних дихання спостерігається навіть при $20^0 - 25^0$ С.

Відповідно до кожного виду рослин та його органів існують свій температурний мінімум, оптимум та максимум, але в цілому порівняно з процесом фотосинтезу він приблизно на $5^0 - 10^0$ С вищий. Кардинальні точки залежать від тривалості температурного впливу та водного режиму.

Коливання вмісту кисню в досить широких межах (від 21 до 9 %) не впливає на інтенсивність дихання. Це можна пояснити тим, що з найголовніших компонентів дихального ланцюга – цитохромоксидаза характеризується високим спорідненням до O_2 . Однак, при пониженні концентрації O_2 до 1 – 2 % дихальний коефіцієнт різко зростає, на зміну дихання приходить процес бродіння. Від нестачі O_2 найчастіше страждають корені. В добре підготовленому ґрунті кисню 7 – 12 %, тоді як на заболочених і безструктурних ґрунтах його вміст знижується до 2 %.

Реакція різних видів рослин на дефіцит кисню неоднакова. Найневибагливіша до вмісту O_2 культурна рослина рис. Болотяні рослини добре пристосувалися до дефіциту O_2 завдяки наявності в них аеренхіми. Деякі рослини здатні для дихання використовувати кисень нітратів – нітратне дихання.

При тривалому витримуванні в атмосфері чистого кисню рослина гине.

Вуглекислий газ – кінцевий продукт дихання, тому підвищення його концентрації зумовлює зниження дихання. Підвищений вміст CO_2 в тканинах насіння вкритого цільною оболонкою, сприяє його переходу до стану спокою.

Вплив підвищених концентрацій CO_2 залежить від суми впливів інших факторів.

Здатність CO_2 знижувати інтенсивність дихання широко використовується при збереженні продукції рослинництва.

Існування так званої компенсаційної точки при якій зрівноважується інтенсивність дихання та інтенсивність фотосинтезу, свідчить про те, що процес дихання триває і на світлі.

Найактивніше дихають молоді тканини і органи рослин.

6.15.ЗАЛЕЖНІСТЬ ДИХАННЯ ВІД ВНУТРІШНІХ ФАКТОРІВ

Інтенсивність дихання залежить і від виду та екологічних типів рослин. Так, світлолюбні рослини люблять мають більшу інтенсивність дихання порівняно з тіньовитривалими. Рослини північних широт також характеризуються більш інтенсивним

диханням, аніж рослини півдня. На різних етапах онтогенезу теж спостерігаються відмінності, більш інтенсивно дихають молодші за віком органи і тканини. В період старіння, особливо перед відмиранням організму або органу, спостерігається короткочасне посилення процесу дихання. Аналогічне явище спостерігається у плодів перед їх дозріванням. Ймовірно, в цей час відбуваються складні процеси регенерації тканин, коли складні сполуки розпадаються на більш прості, що збільшує кількість та доступність субстратів дихання. Як правло, в цей період дихання не супроводжується фосфорилуванням внаслідок руйнування впорядкованих систем окислення та фосфорилування.

На інтенсивність дихання впливає і вік всього організму. Найвища інтенсивність дихання спостерігається перед початком цвітіння. Ті ж органи, які закінчили ріст або знаходяться у стані спокою, характеризуються пониженою інтенсивністю дихання.

Високою інтенсивністю дихання характеризуються тичинки, маточка квітки, клітини флоєми та камбію.

Різні органи відрізняються не лише неоднаковою інтенсивністю дихання, а й за якістю дихального процесу.

6.16. МЕХАНІЗМ РЕГУЛЯЦІЇ ДИХАННЯ НА РІЗНИХ РІВНЯХ ОРГАНІЗАЦІЇ РОСЛИННОГО ОРГАНІЗМУ

Субстратний контроль дихання здійснюється шляхом регулювання доступності виду та кількості субстрату.

Інший, досить поширений шлях – **регуляція активності оксидоредуктаз** взаємопов'язаних дихальних циклів, електрон – транспортного ланцюга мітохондрій та інших ферментів (оксидаз, оксигеназ), які локалізовані в цитоплазмі та органоїдах в процесі конкуренції за спільні метаболіти.

Нарешті, **АТФ, АДФ, НАДН та НАД⁺**, проміжні сполуки циклів через системи обернених зв'язків пригнічують (від'ємний обернений зв'язок) або активують (позитивний обернений зв'язок) окремі ланки дихального процесу.

Окрім того, на активність ферментів сильно впливають рН, концентрації відповідних іонів. Зокрема, фітогормони впливають на дихання через відповідний синтез білків. Синтез певних ферментів знаходиться під контролем геному і відбувається відповідно з функціональним станом клітин та програмою розвитку.

ТЕМА 7. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

План.

- 7.1. Мінеральне живлення – один з основних етапів живлення. Методи вивчення мінерального живлення рослин.
- 7.2. Макро-, мікро і ультрамікроелементи. Хелати.
- 7.3. Явище антагонізму іонів.
- 7.4. Фізіологічна роль макро-, мікро і ультрамікроелементів.
- 7.5. Симптоми дефіциту елементів мінерального живлення.
- 7.6. Мінеральні солі – основна форма мінерального живлення рослин.
- 7.7. Коренева система, як орган поглинання та обміну речовин.
- 7.8. Пасивне транспортування мінеральних солей в клітину.
- 7.9. Роль адсорбції в поглинанні солей.
- 7.10. Транспортування іонів через плазматичну мембрану. Активне транспортування іонів.
- 7.11. Іонні насоси.
- 7.12. Роль азоту в житті рослин. Кругообіг азоту в природі.
- 7.13. Особливості азотного живлення бобових рослин. Біологічна фіксація азоту.
- 7.14. Живлення азотом комахоїдних рослин, сапрофітів, паразитів та напівпаразитів.
- 7.15. Грунт – середовище кореневого живлення рослин.
- 7.16. Методи визначення поживної вартості (цінності) ґрунту.
- 7.17. Фізіологічні основи застосування добрив.
- 7.18. Зрівноваженість розчину і явище антагонізму іонів.
- 7.19. Позакореневе підживлення.
- 7.20. Основні види мінеральних добрив.
- 7.21. Органічні добрива.
- 7.22. Бактеріальні добрива.
- 7.23. Використання культуррами поживних речовин з мінеральних добрив.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусієнко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 231 - 321.
2. П.А. Генкель. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1975. - ст. 170 - 226.
3. Д.П. Проценко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1978. – ст. 217 – 280.
4. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 152 - 193.
5. Х. Сухарева. Фізіологія рослин. – К., „Радянська школа”, 1972. – ст. 99 – 133.

7.1. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ – ОДИН З ОСНОВНИХ ЕТАПІВ ЖИВЛЕННЯ МЕТОДИ ВИВЧЕННЯ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

Мінеральне живлення – це процес поглинання та засвоєння з навколишнього середовища хімічних елементів, потрібних для життєдіяльності рослинного організму.

Сучасні уявлення про мінеральне живлення рослин виходять своїми коренями з аристотелівського вчення про живлення рослин соками землі (Аристотель, 384 р. до н.е.), водної теорії живлення (Я.Б. Ван Гельмонт, 1629 р.) та гумусної теорії живлення рослин, яку запропонував А. Теєр в кінці XVIII – на початку XIX ст. Незважаючи на те, що точними експериментами швейцарця Н.Т. Сосюр (1804 р.) доведено, що ґрунт є джерелом мінерального живлення рослин, гумусна теорія панувала до 40-х років XIX ст.

На зміну гумусній теорії прийшло прямо протилежне вчення Ю. Лібіха (1840 р.), який вважав, що лише неорганічні речовини ґрунту мають для рослин поживну цінність і повністю відкидав поживну цінність гумусу, вважаючи, що мінеральні речовини, в тому числі й оксид азоту, рослина одержує з ґрунту. На його думку, всі мінеральні речовини, поглинуті рослиною, повинні обов'язково повернутися у ґрунт. Лібіх сформулював це положення як закон повернення, підкреслюючи, що всі винесені речовини повинні бути повернені в ґрунт з добривами. Застосування добрив Лібіх обґрунтував також на встановленому ним законі мінімуму, згідно з яким урожайність підвищується від внесення в ґрунт з добривами того елемента, який знаходиться в ньому у відносно мінімальній кількості.

Гумусна теорія була спростована дослідями І. Кнопа та Ю. Сакса (1859 р.), експериментальні докази яких підтвердили теорію мінерального живлення. Вони створили основу для використання вегетаційного методу, в тому числі водних і піщаних культур.

Поживними елементами називають ті хімічні елементи, які потрібні рослині та не можуть бути замінені іншими. Будь – який хімічний елемент, який знаходиться у даній зоні в ґрунті може бути знайдений і в рослині. Мінеральна частина рослин (зола) становить 0,2 – 20 % сухої речовини. Однак, хімічний склад золи не відбиває потребу рослини в поживних речовинах. Потребу рослин в мінеральних речовинах встановлюють вирощуванням рослин на поживних розчинах певного складу.

Методику вирощування рослин у водних культурах розробив Кноп (1860 р.). складений ним поживний розчин для водних культур відомий під назвою кнопівського розчину поживних солей і має такий склад у розрахунку на 1 літр води:

Ca (NO₃)₂ – 1 г.

KH₂PO₄ – 0,25 г.

MgSO₄ * 7H₂O – 0,25 г.

KNO₃ – 0,25 г.

FeSO₄ – сліди

Поряд з водними культурами для вивчення потреби рослин в зольних елементах широко застосовують піщані культури. Їх перевага, порівняно з водними, в тому, що в даному випадку корені розвиваються в середовищі близькому до природних умов. Поживний розчин для піщаних культур створив Д.М. Прянішніков, який в 1916 р. сформулював теорію живлення рослин. На 1 літр води в суміші Прянішнікова давали:

NH₄NO₃ – 0,24 г.

CaHPO₄ * 2H₂O – 0,172 г.

KCl – 0,16 г.

MgSO₄ – 0,06 г.

CaSO₄ * 2H₂O – 0,344 г.

Fe₂Cl₆ * 6H₂O – 0,025 г.

Суміш Прянішнікова використовують і для водних культур. Сам Д.М. Прянішніков обґрунтував комбіноване використання органічних і мінеральних добрив, встановив риси азотного обміну, розробив різні методи підживлення, вивчення живлення рослин (метод стерильних культур, проточних розчинів, фізико – хімічні методи аналізу ґрунту і рослин).

Таким чином, при вивченні мінерального живлення рослин використовується 2 основних методи – лабораторний та експериментальний.

7.2. МАКРО-, МІКРО І УЛЬТРАМІКРОЕЛЕМЕНТИ

ХЕЛАТИ

Виходячи з кількісного складу мінеральних елементів в тканинах рослин, їх прийнято ділити на наступні групи:

Макроелементи – кількісний вміст від десятків до сотих часток процента. Окрім органогенів (С, О, Н, N) в цю групу входять кремній, калій, магній, фосфор, сірка, алюміній (для галофітів). Залізо знаходиться на межі між макро- і мікроелементами.

Мікроелементи – вміст виражається від тисячних до сотисячних часток відсотка: марганець, бор, мідь, цинк, барій, нікель, молібден, кобальт та інші.

Ультрамикроелементи – за вмістом від мільйонних часток відсотка: цезій, кадмій, срібло, радій та інші.

Хелатами називають органічні сполуки циклічної будови, що містять у своїй структурі іон металу, який бере участь в обміні речовин у рослині. Утворюються із амінокислот, нуклеїнових і органічних кислот, вітамінів, антибіотиків, мікро- або ультрамикроелементів.

Вміст мінеральних елементів в різних рослинах та їх органах:

Елемент	Форма поглинання елемента	Концентрація в рослині (на суху речовину)
Макроелементи		
Вуглець	CO ₂	44 %
Кисень	H ₂ O або O ₂	44 %
Водень	H ₂ O	6 %
Азот	NO ₃ ⁻ або NH ₄ ⁺	1 – 4 %
Калій	K ⁺	0,5 – 6 %
Кальцій	Ca ²⁺	0,2 – 3,5 %
Фосфор	H ₂ PO ₄ ⁻ або HPO ₄ ²⁻	0,1 – 0,8 %
Магній	Mg ²⁺	0,1 – 0,8 %
Сірка	SO ₄ ²⁻	0,5 – 1,0 %
Мікроелементи		
Залізо	Fe ²⁺ або Fe ³⁺	25 – 300 млн ⁻¹
Хлор	Cl ⁻	100 – 1000 млн ⁻¹
Мідь	Cu ²⁺	4 – 30 млн ⁻¹
Марганець	Mn ²⁺	15 – 800 млн ⁻¹
Цинк	Zn ²⁺	15 – 100 млн ⁻¹
Молібден	MoO ₄ ²⁻	0,1 – 5 млн ⁻¹
Бор	BO ₃ ⁻ або B ₄ O ₇ ²⁻	5 – 75 млн ⁻¹
Ультрамикроелементи		
Кобальт	Co ²⁺	сліди
Натрій	Na ⁺	сліди
Цезій		сліди
Кадмій		сліди
Срібло		сліди
Радій		сліди

7.3. ЯВИЩЕ АНТАГОНІЗМУ ІОНІВ

Антагонізм іонів – це явище, коли наявність одного іону в ґрунті пригнічує надходження в рослину через кореневу систему іншого іона. Він пояснюється конкуренцією іонів за активні центри ферментів.

7.4. ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ МАКРО-, МІКРО І УЛЬТРАМІКРОЕЛЕМЕНТІВ

В значній кількості іони елементів мінерального живлення входять до складу рослинного організму, як структурні компоненти органічних речовин: С, Н,О – універсальні компоненти органічних сполук, азот та сірка – компоненти білків, нуклеїнових кислот. Залізо, марганець, цинк, молібден та кобальт входять до складу ферментів або їх коф акторів. Молібден та кобальт беруть участь в азотфіксації, m_0 – у відновленні нітратів, Мп – у фотолізі води. Залізо необхідне для синтезу хлорофілу, іони хлору беруть участь у процесах фотосинтетичного виділення кисню.

Такі елементи як Fe, Мп, Сu, m_0 , C_0 входять до складу активних груп або компонентів простатичних груп ферментів, особливо оксидредуктаз, які забезпечують процеси фотосинтезу, дихання.

Фосфор та бор зустрічається у формі фосфорної та борної кислот (АТФ, фосфати цукрів, нуклеїнові кислоти).

Калій, магній та кальцій впливають, насамперед, на гідратацію колоїдів протоплазми. Калій впливає на активність майже 60 ферментів. Солі Ca^{2+} та Mg^{2+} входять до складу серединних пластинок клітин. Магній часто виступає як стабілізатор структури в рибосомах, кальцій виконує цю саму роль в хромосомах та мембранах.

Отже, основна функція іонів в метаболізмі – структурна та каталітична.

7.5. СИМПТОМИ ДЕФІЦИТУ ЕЛЕМЕНТІВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

Досить часто при нестачі певних елементів мінерального живлення в різних ділянках рослинного організму з'являються характерні ознаки голодування. Інколи вони залежать не лише від наявності конкретного елемента, а й від його здатності пересуватися по рослині.

АЗОТ. Найбільш виразною ознакою дефіциту цього елемента є пожовтіння листя, що вказує на недостатній біосинтез хлорофілів. У деяких листках інтенсивно синтезуються антоціани,

внаслідок чого з'являється червонуватий відтінок на черешках та жилках листків. Значний дефіцит азоту спричинює навіть передчасний листопад.

ФОСФОР. Фосфорне голодування спричинює появу на листках, недозрілих плодах некротичних плям. Забарвлення листя набуває голубувато – зелених кольорів., інколи спостерігається накопичення антоціанів. Стебла характеризуються слабким розвитком провідної системи. Дефіцит фосфору порушує нормальний хід репродуктивних процесів, зокрема цвітіння.

КАЛІЙ. Нестача даного елемента порушує водний баланс рослин, часто спостерігається всихання верхівок, знижується відтік асимілянтів. На листях з'являються хлорозні, жовті плями, некротичні ділянки. Краї, кінчики листків часто скручуються.

7.6. МІНЕРАЛЬНІ СОЛІ – ОСНОВНА ФОРМА МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН.

Виходячи із вчення Кнопа і Прянішнікова, можна стверджувати, що основна форма мінерального живлення рослин здійснюється шляхом поглинання рослиною мінеральних солей у вигляді катіонів та аніонів, наведених у попередній таблиці. Поглинання мінеральних солей рослиною здійснюється в основному через кореневу систему, хоча можливе і через листки.

7.7. КОРЕНЕВА СИСТЕМА, ЯК ОРГАН ПОГЛИНАННЯ ТА ОБМІНУ РЕЧОВИН

В кореновому живленні рослин, як і у фотосинтезі проявляється одна з найбільш яскравих властивостей організму – автотрофність, тобто здатність будувати своє тіло з неорганічних речовин. Окрім того, саме живлення рослин забезпечує постійний кругообіг речовин та перенесення енергії, тісно зв'язуючи мінеральний та живий світ.

Коренева система, будучи спеціалізованим органом поглинання води забезпечує також і поглинання мінеральних речовин. Функція кореня не обмежується тільки поглинанням та транспортуванням речовин в надземні органи, адже коренева система є також органом активного і спеціалізованого обміну речовин. Нарешті, корінь забезпечує виділення в навколишнє середовище різних за природою та біологічним значенням речовин. Фізіологічні функції кореня знаходяться в тісному зв'язку з анатомічною його будовою.

Сформована коренева система – досить складний орган з добре диференційованою внутрішньою структурою. Диференціювання клітин кореня розпочинається в зоні ділення. В зоні розтягування ці процеси прискорюються – з'являється ризодерма (епіблема), перші провідні елементи прото- і метафлоеми, перициклу та ін. Зони ділення та розтягування кореня, що росте – найбільш активні зони поглинання води і мінеральних речовин.

Ризодерма на зовнішній поверхні своїх клітин утворює кореневі листки. Кореневий волосок росте своєю верхівкою, де найактивніше здійснюються процеси метаболізму і куди постійно надходять поживні речовини. Зона корневих волосків – найактивніша частина кореня. В міру відмирання ризодерми з корневими волосками на поверхні кореня з первинної кори виникає нова покривна тканина – екзодерма. Клітини первинної кори здійснюють активне і пасивне транспортування речовин до центрального циліндра кореня, а також виконують функцію синтезу і накопичення різних запасних речовин. На шляху речовин, що надходять із ґрунтового розчину є ряд бар'єрів. Перший з них – ризодерма, а другий – внутрішній шар клітин первинної кори – ендодерма, бічні стінки оболонок яких мають особливі потовщення – пояски Каспарі, що просякнуті лігніном та суберином, і які перегороджують рух розчину. Однак, вони є не в усіх клітинах ендодерми, серед них зустрічаються пропускні клітини, які не лігніфіковані. Вони зустрічаються в зоні бічних коренів і через них транспортування іонів відбувається без затруднень. Зона ендодерми – фізіологічний бар'єр протопласт – „контролює” потік іонів.

Центральний циліндр кореня характеризується радіальним розміщенням первинних провідних тканин – флоеми та ксилеми. Отже, особливості будови кореня багато в чому визначають його функції. За даними К.М. Ситника листя та корені рослин полярно відрізняються за напругою окислювально – відновного потенціалу. Листя має низьку напругу, корені – навпаки. Утримання даного потенціалу на рівні, що відповідає нормальній життєдіяльності рослин, забезпечується відповідним обміном продуктами їх власної синтетичної функції. Ще в 1949 р. Д.А. Сабінін обґрунтував концепцію про синтетичну функцію кореня: корінь не лише поглинає мінеральні елементи, а й перетворює їх у процесі транспортування в надземні органи. Синтезуюча діяльність кореня ґрунтується на базі асимілянтів, які надходять з фото синтезуючих

органів. Підтвердилось його положення про синтез в коренях фізіологічно – активних речовин.

Кругообіг речовин в рослині – одна ланка кореневого живлення, і він строго контролюється вимогами рослини. Цей кругообіг пов'язаний як з поглинальною, так і з видільною функціями кореня. Доведено, що через кореневу систему виділяються майже всі типи водорозчинних сполук. Логічно виникає питання про екологічну доцільність таких виділень. Ці виділення можуть бути пристосувальною реакцією на зміну умов середовища для ризосферної та ґрунтової мікрофлори, частина їх реутилізується там же або поряд розміщеним рослинним організмом ценозу. Вони лежать в основі явища алелопатії (взаємного впливу) рослин, що входять до складу біоценозу.

Доведено, що у різних рослин спостерігається специфічність корневих виділень, з якими часто пов'язують так звану ґрунтовому. Кореневі виділення здатні змінювати водний режим ґрунту та рослини, інтенсивність дихання транспірації, засвоєння вуглеводів та ін. Токсичність речовин, що мають виділення найчутливіше проявляється в зоні ризосфери.

7.8. ПАСИВНЕ ТРАНСПОРТУВАННЯ МІНЕРАЛЬНИХ СОЛЕЙ В КЛІТИНУ

Основні механізми руху іонів через клітинну оболонку – дифузія та в меншій мірі масовий потік. **Рушійною силою дифузії** виступає градієнт концентрації розчиненої речовини.

Масовий потік – це рух розчиненої речовини разом з розчинником. Рушійна сила масового потоку – градієнт гідростатичного тиску. Дифузія солей крізь клітинну стінку відбувається завжди: адже протопласт на внутрішній стороні поверхні постійно поглинає іони і це постійно підтримує градієнт їхньої концентрації.

Масовий же потік (пряме просочування ґрунтового розчину крізь оболонку) відбувається завдяки транспірації. Пори клітинної стінки виявляють масовому потоку значну протидію, тому що вони в молодих коренях заповнені гелем.

7.9. РОЛЬ АДСОРБЦІЇ В ПОГЛИНАННІ СОЛЕЙ

Рослинні клітини характеризуються катіонообмінною та в меншій мірі антонообмінною здатністю. Вони адсорбують на своїй поверхні позитивно або негативно заряджені іони мінеральних

солей, які здатні обмінним шляхом витіснятися іншими іонами того самого знака заряду. Доведено, що обмінна адсорбція іонів на 90 – 95 % відбувається на клітинних стінках. Більша частина ґрунтових катіонів (Ca^{2+} , K^+ , NH_4^+ , Mg^{2+}) знаходяться не у вільному ґрунтовому розчині, адсорбовані на поверхні ґрунтових частинок (так званий ґрунтовий поглинальний комплекс). Саме тому, щоб поглинути такі іони, корінь повинен спочатку відірвати (десорбувати) їх з поверхні ґрунтових частинок та зв'язати (сорбувати) на своїй власній поверхні.

Як пояснював С.П. Костичев, рослина протиставляє ґрунтовому поглинальному комплексу свій власний поглинальний комплекс. Багато для внесення цих процесів зробив Д.А. Сабінін.

7.10. ТРАНСПОРТУВАННЯ ІОНІВ ЧЕРЕЗ ПЛАЗМАТИЧНУ МЕМБРАНУ **АКТИВНЕ ТРАНСПОРТУВАННЯ ІОНІВ**

Щоб проникнути в цитоплазму, іони повинні перетнути спочатку плазмалему, а потім тонопласт або якусь іншу мембрану – оболонку будь – якої клітинної органели для того, щоб потрапити в конкретний компартамент клітини. **Іони крізь мембрану проникають активно та пасивно**, що можливо відбувається при різних ділянках мембрани. **Пасивно іони можуть дифундувати крізь мембрану в різних напрямках** завдяки своїй власній кінетичній енергії, не використовуючи для цього ні АТФ, ні інших джерел енергії.

Останнім часом з'явилась інформація, що **неорганічні іони проходять крізь мембрану з допомогою водних білкових каналів, так званих пермеаз.** Транспортні білки високовибіркові, вони не зазнають змін в процесі транспортувань, чим подібні до ферментів. На відміну від ферментів, пермеази не спричиняють хімічних змін речовини, яку вони транспортують.

Щодо каналів іонної провідності, то це також білкові структури, але вони не мають ферментативної активності. **В мембранах рослинних клітин, як передбачає Д. Б. Вахмістров, зустрічаються, щонайменше калієві, натрієві, кальцієві, та хлоридні канали.** Саме такі селективні канали іонної провідності роблять мембрану збудливою, тобто здатною проводити електричний імпульс збудження.

Активне транспортування – це найважливіший регулятор трансмембранного потенціалу. У зв'язку з тим, що всі

іони заряджені, швидкість їх дифузії визначається не лише проникністю мембрани, а й різницею концентрації їх по обидві сторони мембрани (хімічний потенціал), а також електричним потенціалом, що виникає між внутрішньою та зовнішніми сторонами мембрани. Саме тому рух іонів зумовлюється градієнтом електрохімічного потенціалу. Це напруга між двома сторонами мембрани (на внутрішній стороні мембрани, як правило, від'ємний заряд, тому поглинаються катіони) носить назву трансмембранного потенціалу. Одним з головних іонів, які беруть участь у формуванні трансмембранного потенціалу є H^+ .

Теоретично можливі 6 механізмів генерації градієнта рН в рослинних клітинах:

1. електронна H^+ транспортуєча АТФ - аза;
2. нейтральна H^+ АТФ – аза, яка виконує K^+/H^+ - обмін;
3. нейтральний обмін Ca^{2+} і протонів (Ca^{2+} АТФ – аза);
4. редокс – ланцюг (що виник в градієнті дихання);
5. пасивний H^+ притік або OH^- відтік;
6. ендцитоз.

Витрати енергії протон рушійної сили здійснюється різними шляхами або, іншими словами, з допомогою різних механізмів. Це може бути електричне або електрофоретичне сполучення H^+ - транспортування з дифузним перенесенням іонів.

7.11. ІОННІ НАСОСИ

Іонні насоси – це білки – ферменти, які перетворюють енергію хімічних зв'язків молекули і субстрату (в даному випадку АТФ) в кінетичну енергію руху іонів. В спрощеному вигляді це можна уявити на прикладі натрієвого насоса, який постійно викачує баластні іони Na^+ . В плазматичну мембрану вмонтовано ферментний блок – натрієва АТФ – аза. Він гідролізує АТФ при наявності натрію. Активний центр ферменту направлено всередину в сторону цитоплазми, причому він має у своєму складі Na^+ - зв'язуючу грунту, отже, він вибірково зв'язує іони натрію.

При взаємодії з АТФ цитоплазми фермент гідролізує його на АДФ та P_n . При чому частина енергії макроергічного зв'язку не звичайна – вона перетворюється з хімічної на кінетичну. Придбавши цю енергію, білкова макромолекула зазнає конформаційних змін. Вони немовби перевертається в мембрані таким чином, що її Na^+ - зв'язуючи група потрапляє на зовні. Іон Na^+ відокремлюється в зовнішнє середовище, а активний центр разом з Na^+ - зв'язуючою групою повертається в бік цитоплазми і

може приєднувати новий іон натрію. Поряд з іонами натрію вона активується також магнієм та калієм, причому останнє особливо важливе, адже викачуючи з клітини баластний натрій, ця мембранна АТФ – аза одночасно накачує також активно (проти градієнта) потрібний клітині калій. Тому її стали називати NaK АТФ – азою.

7.12. РОЛЬ АЗОТУ В ЖИТТІ РОСЛИН **КРУГООБІГ АЗОТУ В ПРИРОДІ**

Азот — це основний за масою та об'ємом (78,08 %) газ атмосфери. Загальна кількість азоту в атмосфері — $3,8 \cdot 10^{15}$ т, тоді як у водах Світового океану — $2,0 \cdot 10^{13}$ т. У водах Світового океану його розчинено приблизно 13 мг/л, у літосфері — $1 \cdot 10^{-1}$ %. Важко уявити, щоб природа була такою нерозумною, створивши для баласту величезну масу азоту в атмосфері.

В житті живої матерії азоту належить провідна роль, його вміст в білках становить до 19 %. Він відомий в земній корі у вигляді йонів NO_3^- і NH_4^+ . Солі азотної кислоти у вигляді мінералів трапляються рідко, найчастіше у формі нітратів калію і натрію (селітри Чилі, Єгипту, Сахари, Індії), бо вони легко розчиняються у воді. Амоній (NH_4) входить до складу нашатиру (NH_4Cl) в бурому вугіллі та галунах.

Відомо, що азот бере участь у фотосинтезі, синтезі білка, нуклеїнових кислот, а тому без азоту життя також неможливе. Основними засвоєваними формами азоту є обидва йони, хоча оптимальне співвідношення нітратних і аміачних форм для рослини ще не з'ясоване. Найсприйнятливішою для рослин є нітратна форма азоту. Реакція середовища не впливає на засвоєння нітратів, тоді як кисле рН пригнічує засвоєння аміачної форми азоту.

Поки що залишається неоціненою роль атмосферного азоту ні в процесах вивітрювання гірських порід, ні в утворенні ґрунту, ні в поживному балансі рослин.

Базуючись на доцільності, закладеній у природі, має існувати й інше джерело азотного живлення в системі «атмосфера-біосфера». Відомо, що при грозових розрядах повітря іонізується з утворенням активних йонів азоту. На земній кулі за годину відбувається до 3000 гроз із загальною кількістю блискавок приблизно 100 тис. У грозовій хмарі переміщується в середньому близько 100 тис. т води.

Розряд блискавок створює напругу електричного поля атмосфери, виникають високі температури, що призводить до іонізації газів. У результаті цього виникають азотна і азотисті кислоти, які зв'язу-

ються атмосферним пилом, вбирають вологу і випадають на Землю. Значення азотної кислоти в житті біосфери дуже важливе.

У весняно-літній період, коли інтенсивно розвиваються рослини, а також у період активного розвитку життєвих процесів біосфери спостерігаються і грози, а отже, посилений синтез азотистих речовин в атмосфері. У літньо-осінній період, при спаді активності біологічних процесів, гроз менше, а отже, і синтез азотистих сполук сповільнюється. Процеси ці взаємопов'язані і відображають загальний хід розвитку природи.

Азотна кислота — сильна мінеральна кислота, здатна розчиняти практично всі мінеральні сполуки літосфери. У результаті цього із недоступного стану зольні елементи стають доступними для живлення рослин, зокрема основні з них — фосфор, калій та кальцій. Без участі людини грозові дощі здатні забезпечити і азотне, і фосфорне, і калійне та кальцієве живлення рослин. В цьому і є одна з найважливіших функцій азотної кислоти в системі атмосфера—літосфера—біосфера.

Неродючих земель немає, є ґрунти, що не підходять тому чи іншому ценозу. Зміна природних ценозів в єдиній географічній зоні визначається поширенням мінерально-геохімічних асоціацій материнської породи ґрунтів. Внесення органічних добрив — це повернення винесеного з врожаєм. Внесення ж мінеральних добрив є втручанням у природні багатовікові взаємозв'язки, воно може бути лише науково обґрунтованим, а в усіх інших випадках може спричинити незворотні процеси руйнування природи.

Величезна кількість вільного азоту (N_2) не може безпосередньо використовуватися рослиною. Цей азот здатні асимілювати лише так звані азотавтотрофні організми в процесі *біологічної азотфіксації*, що є найголовнішою в його кругообігу.

Азотфіксація здійснюється як вільноживучими азотфіксуючими бактеріями, наприклад гетеротрофами (*Azotobacter*, *Clostridium*), фотоавтотрофами (*Chromatium*, *Chlorobium*, *Rhodospirillum*), ціанобактеріями (*Nostoc*, *Anabaena*), так і симбіотичними азотфіксаторами, наприклад бульбочкові бактерії роду *Rhizobium*, які існують у симбіозі з вищими рослинами.

В біосфері річна фіксація азоту складає $175 \cdot 10^6$ т. В основному це біологічна фіксація, і порівняно незначна кількість його фіксується в результаті електричних розрядів і фотохімічних процесів.

Усі інші організми є азотгетеротрофними, тобто повністю залежать від наявності азотовмісних сполук, переважно білкової приро-

ди. Вони впливають на цикл азоту лише після асиміляції його в склад своїх клітин. Якщо азот у рослину надходить у вигляді NO_3 , він відновлюється до амонію, бо в клітинах він перебуває в максимально відновленій амонійній формі.

Маса азоту, зв'язаного в біомасі суші, становить 14 020 млн т, інших зольних елементів — 34 062 млн т. Вся рослинність суші щорічно включає в кругообіг 2562 млн т азоту і 2762 млн т зольних елементів. У біомасі фітопланктону Світового океану цих елементів у тисячі разів менше, проте завдяки багатократному відтворенню фітопланктонних організмів, крізь них щорічно проходить 2762 млн т азоту і 12 274 млн т зольних елементів. У результаті життєдіяльності та відмирання організмів у ґрунт і воду потрапляє багато азотовмісних органічних речовин, які мінералізуються і можуть знову використовуватися рослинами та мікроорганізмами.

Мінералізація органічного азоту відбувається шляхом амоніфікації та нітрифікації.

Амоніфікація — розклад мікроорганізмами азотовмісних органічних сполук (білків, сечовини) з утворенням вільного аміаку.

Це один із основних етапів кругообігу азоту в природі, який збагачує ґрунт формами азоту, доступними для засвоєння рослинами.

Утворений при амоніфікації аміак, як і той, що синтезується під час азотфіксації, частково окиснюється нітрифікуючими бактеріями до нітратів і нітритів у процесі *нітрифікації*. Це мікробіологічний процес перетворення в ґрунті й воді відновлених сполук азоту з органічної речовини в окиснені неорганічні, тобто амонійних солей й аміаку в нітрати — основну форму азотного живлення рослин. Такі вкрай екзергонічні реакції в дві стадії здійснюють бактерії-нітрифікатори (*Nitrosomonas*, *Nitrobakter*). Вони використовують енергію окиснення амонію або нітритів для асиміляції вуглекислоти та інших ендергонічних процесів. Обидва роди бактерій існують у добре аеро-ваних ґрунтах. Отже, фотоавтотрофні рослини, гетеротрофні організми та нітрифікуючі бактерії формують цикл азоту.

Названі етапи цикл азоту не замикають, бо поєднані ще з однією важливою ланкою кругообігу — денітрифікацією.

Денітрифікація — це зворотний процес відновлення мікроорганізмами-денітрифікаторами (*Pseudomonas*, *Paracoccus*, *Bacillus*, *Thiobacillus*) окиснених сполук азоту (нітритів, нітратів ґрунту) до молекулярного азоту.

Денітрифікуючі бактерії за відсутності кисню використовують нітрити та нітрати як кінцеві акцептори електронів (анаеробне ні-

тратне дихання). В процесі денітрифікації зв'язаний азот видаляється з ґрунту і води із вивільненням газоподібного N_2 в атмосферу. Денітрифікація замикає цикл азоту в біосфері (рис. 7.1).

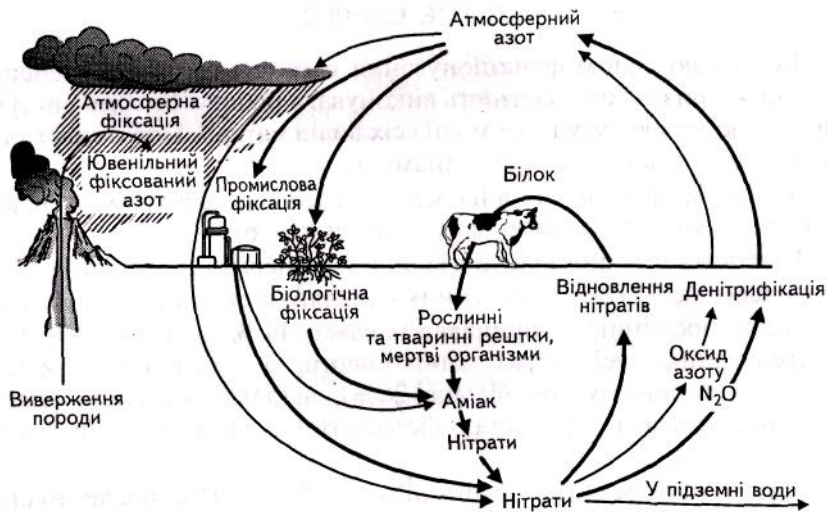


Рис. 7.1. Цикл азоту

У процесі кругообігу азот набирає різних форм валентності (від -3 в аміаку до $+5$ в нітратах), завдяки чому бере участь у багатьох реакціях окиснення—відновлення. Так, в органічних сполуках, які входять до складу живих організмів, азот перебуває у відновленому стані (валентність його -3), в атмосфері й гідросфері може мати електро-нейтральну або позитивну валентність. Цикл азоту, синхронізований та збалансований з кругообігом вуглецю, став одним із найважливіших факторів формування на Землі чистого екологічного середовища.

Важливим також для загальної збалансованості кругообігу вуглецю і чистого екологічного середовища є активне, зрівноважене залучення в кругообіг життя таких елементів, як фосфор, сірка, калій та інші. Адже в силу їхніх особливих властивостей, розглянутих нами в попередніх розділах, та вкрай нерівномірного розподілу в довкіллі, вони проходять у потоці життя, а потім нагромаджуються у мертвих органічних рештках.

7.14. ЖИВЛЕННЯ АЗОТОМ КОМАХОЇДНИХ РОСЛИН, САПРОФІТІВ, ПАРАЗИТІВ ТА НАПІВПАРАЗИТІВ

На відміну від інших рослин комахоїдні рослини, сапрофіти і паразити характеризуються своєрідним типом азотного живлення – вони здатні засвоювати азот органічних сполук.

До комахоїдних рослин належить росичка – багаторічна невелика рослина з торфовищ. Її листки вкриті довгими залозистими волосками, які виділяють липку рідину. Комахи – комарі і дрібні мухи, опускаючись на листок, прилипають до нього. В цей час із залозистих волосків виділяється сік, в якому містяться мурашина кислота і ферменти, що розчиняють білки. Під дією соку комахи перетравлюються і перетравлюються на простіші мінеральні сполуки, які вбирає росичка. Продукти розкладу містять азот. Він є додатковою азотною поживою для росички, що росте як і інші комахоїдні рослини, на бідному, щодо поживних речовин ґрунті. Підживлення таких рослин органічним азотом сприяє збільшенню в низ хлорофілу і тоді вони добре фотосинтезують.

У лісах, на багатому органічними речовинами ґрунті, серед підстилки, яка розкладається, трапляються рослини – сапрофіти – підялиник і орхідея – гніздівка. Обидві вони безбарвні, а азот дістають з тканин відмерлих рослин і тварин.

Рослини – паразити живляться азотистими і іншими речовинами рослини – хазяїна. Напівпаразити, наприклад, омела, фотосинтезують, тобто живуть із рослиною – хазяїном в симбіозі.

До повних паразитів належать заразиха і повитиця. Заразиха росте на коренях соняшника і гарбузових рослин. Повитиця обвиває рослину і присмоктується до її стебла. Вона паразитує на багатьох рослинах, найчастіше – на конюшині.

7.15. ҐРУНТ – СЕРЕДОВИЩЕ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

Ґрунт є активним середовищем і складається з органічних мінеральних і орґано – мінеральних компонентів, з яких під дією абіотичних і біологічних процесів продукуються для рослин поживні речовини. Останні – основна складова частина, що характеризує родючість ґрунту. Вона зумовлюється здатністю ґрунту забезпечувати рослини водою, повітрям (киснем), теплом (для коренів) та сприятливими фізичними і фізико – механічними умовами для росту та розвитку рослин. Родючість ґрунту – основна його якісна ознака, яка відрізняє ґрунт від гірської породи та пасивного субстрату.

При кореновому живленні рослини, в основному, поглинають з ґрунту хімічні елементи (макро-, мікро- та ультрамікроелементи), запас яких залежить від ємності і вбираючого комплексу твердої фази ґрунту та концентрації ґрунтового розчину. Продукування елементів мінерального живлення рослин в ґрунті, в основному, відбувається за рахунок мінералізації органічних компонентів та рослинних решток (амоніфікація, нітрифікація), азотфіксація та розкладання мінеральних речовин мікроорганізмами. Запаси елементів мінерального живлення рослин у ґрунті поповнюється за рахунок атмосферних опадів, поверхневих та ґрунтових вод та за рахунок господарської діяльності людини (внесення мінеральних та органічних добрив). Внесені мінеральні добрива теж мінералізуються з утворенням солей.

Значна частина поживних речовин, яка відходить з урожаєм, випадає з малого біологічного кругообігу. Так, **винесення поживних елементів із ґрунту польовими культурами на 1 тону продукції (кілограм з 1 гектара) такий:**

<i>Культура</i>	<i>Вид продукції</i>	<i>Винос, кг/га</i>		
		<i>N</i>	<i>P₂O₅</i>	<i>K₂O</i>
Озима пшениця	Зерно	35	12	25
Озиме жито	Зерно	26	12	26
Яра пшениця	Зерно	29	12	22
Горох	Зерно	-	13,5	25
Льон	Солома	14	7	12
Картопля	Бульба	5	1,8	8
Цукровий буряк	Коренеплід	4,5	1,5	7,5
Кукурудза	Зелена маса	2,5	1	4
Конюшина	Зелена маса	-	1,2	5

У зв'язку з цим, забезпечення бездефіцитного балансу поживних речовин у ґрунті – важливе завдання працівників сільського господарства.

Використання культурами поживних речовин з ґрунту при середній забезпеченості його рухомими формами, %

<i>Культура</i>	<i>Азот, що легко гідролізується</i>	<i>P₂O₅</i>	<i>K₂O</i>
Озима пшениця	24	8	12
Озиме жито	16	6	10
Ячмінь, овес, просо, кукурудза на силос	18	6	14
Картопля	23	10	37
Цукрові буряки	20	7	30
Льон-довгунець	8	5	5
Багаторічна трава на сіно	9	5	8

Серед орних земель в Україні найбільші площі займають чорноземи і близькі до них лучно – чорноземні ґрунти – 72,7 %, менше – опідзолені – 12,1 %, дерново – підзолисті – 7% і родючі каштанові – 3,9 %.

До ґрунтів Полісся віднесені дерново – слабопідзолисті піщані ґрунти; дерново – середньо підзолисті супіщані та оглеєні супіщані ґрунти. Ці ґрунти містять мало поживних речовин. Вміст гумусу в них – 1 – 2 %.

Сірі лісові ґрунти містять 2 – 4 % гумусу, досить багато рухливої фосфорної кислоти, середньо забезпечені доступним калієм та бідні на рухомий азот.

Ґрунти лісостепу – опідзолені, вилужені та типові чорноземи неоднаково забезпечені поживними речовинами. Чорноземи лісостепової і степової зони, як правило, містять багато елементів живлення:

N – 0,2 – 0,5 %; P₂O₅ – 0,15 – 0,3 %; K₂O – 2 – 2,5 %.

Реакція ґрунтового розчину подібна до нейтральної або ж слабо лужна. Відрізняючись високою потенціальною родючістю чорноземи містять мало легкодоступних для рослин поживних речовин. Через це на таких ґрунтах слід застосовувати добрива, а також активізувати в них діяльність ґрунтової мікрофлори. 3

мінеральних добрив першорядне значення мають фосфорні. Щоб поліпшити агрофізичні властивості чорноземів слід відновлювати втрачену і зберігати їх природу структуру. Основою родючості є гумус – органічна речовина ґрунту. До його складу поряд з гумусними кислотами (гумін, гумінові кислоти та їхні солі, фульвокислоти та їхні солі) входять вуглеводи (5 – 14 %), білкові речовини (6 – 8 %) та інші. Вміст власне гумусних кислот та інших солей у процентах від органічної речовини у торфово – болотних ґрунтах коливається в межах 46 – 49 %, підзолистих – 46 – 52 %, бурих лісових – 50 – 70 %, перегнійно – карбонатних – 57 – 65 %, лучно – болотних - 81 – 82 %, чорноземних – 71 – 91 %. Найменше гумусу у підзолистих та піщаних ґрунтах (1 – 2 % загальної маси ґрунту), найбільше – у типових чорноземах (8 – 12 %) і торфово – болотних ґрунтах (15 – 20 %).

До складу гумусу входить майже увесь азот ґрунту, близько половини фосфору і 60 – 90 % сірки. В гумусі є кальці, калій, магній, залізо та інші елементи. Гумус утримує фосфор у доступному для рослин стані, поліпшує засвоєння з ґрунтового розчину поживних речовин кореневою системою рослин.

Гумус поліпшує хімічні і фізичні властивості ґрунту, посилює діяльність мікроорганізмів, підвищує ефективність добрив, стимулює мінеральне живлення.

Усі ці фактори зумовлюють родючість ґрунту, що сприяє росту і розвитку культурних рослин.

7.16. МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ ПОЖИВНОЇ ВАРТОСТІ (ЦІННОСТІ) ҐРУНТУ

Для визначення поживної вартості (цінності) ґрунту існує 2 методи – лабораторний та економічний.

Лабораторний метод полягає в тому, що у відібраних зразках ґрунту визначають запаси рухомих форм фосфору і калію (P_2O_5 та K_2O), а також показник кислотності (рН). Виходячи з названих агрохімічних показників ґрунту, його механічного складу і рельєфу місцевості, де цей ґрунт розміщений, аналізованій ділянці ґрунту присвоюють певну кількість балів, тобто роблять так зване бонітування і судять про його поживну вартість або цінність.

Економічний метод визначення поживної вартості (цінності) ґрунту полягає в тому, що проводять економічний аналіз одержаного за останні 3 – 5 років врожаю основної і побічної продукції по декількох основних сільськогосподарських культурах (наприклад, озимої пшениці і цукрових буряків). Оцінивши

вирощений в середньому за 3 – 5 років врожай основних культур сівозміни за ринковими цінами і судять про поживну вартість (цінність) тієї чи іншої ділянки ґрунту або поля.

7.17. ЗРІВНОВАЖЕНІСТЬ РОЗЧИНУ І ЯВИЩЕ АНТАГОНІЗМУ ІОНІВ

Поживний розчин, який оточує корені рослин, повинен бути зрівноважений, тобто містити солі в такій кількості, щоб вони не отруювали рослинний організм. Розчин однієї солі отруює рослинний і тваринний організм. Наприклад, якщо морські водорості помістити в розчин NaCl такої ж концентрації, як у морській воді, то вони загинуть.

Суміш кількох солей вже не діє отруйно.

Розчин солей, в якому не виявляється їх отруйна дія називається **зрівноваженим**, а саме явище нейтралізації отруйної дії одних іонів за допомогою інших дістало назву **антагонізму іонів**.

З фізіологічної точки зору антагонізм іонів пояснюється їх конкуренцією за активні центри ферментів. Антагонізм проявляється в іонів з однаковим знаком заряду (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}).

7.18. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗАСТОСУВАННЯ ДОБРІВ

Умови мінерального живлення значною мірою залежать від типу ґрунту, водного і повітряного режиму, вбираючої здатності, тобто здатності зв'язувати різні хімічні сполуки.

Застосовуючи мінеральні добрива слід керуватися наявністю запасів поживних речовин в ґрунті, виносом елементів живлення основною і побічною продукцією планового врожаю, а в процесі вегетації – зовнішніми ознаками рослин.

Запаси мінеральних солей в ґрунті визначаються в мг. на 100 г. ґрунту, а також в кг/га діючої речовини елементів живлення, враховуючи коефіцієнти їх використання із ґрунту. Нестача (добрив), порівняно із потребою для планового врожаю, вноситься за рахунок добрив, враховуючи коефіцієнт використання поживних речовин із добрив. Якщо вносяться і мінеральні і органічні добрива, то спочатку розраховується надходження „поживи” з органічних, а решта – поповнюється за рахунок мінеральних добрив.

Виходячи з потреб рослини, що вирощується, добрива можуть вноситися в один або кілька прийомів. Особливо добре рослини реагують на роздільне внесення азоту.

Кореневе живлення тісно пов'язане з діяльністю ґрунтових грибів, бактерій, водоростей та інших мікроскопічних об'єктів. В 1 г. ґрунту містяться мільйони і навіть мільярди мікробних тілець. Ця величезна жива маса безперервно збагачує ґрунт продуктами своєї життєдіяльності – аміаком, нітратами та іншими речовинами.

7.19. ПОЗАКОРЕНЕВЕ ПІДЖИВЛЕННЯ

Позакореневе підживлення рослин може покривати близько 3 % від потреби макроелементів і 20 – 30 % потреби мікроелементів. Позакореневе підживлення азотом стимулює ріст і розвиток рослин, накопичення вегетативної маси, уповільнює процес дозрівання. В залежності від культури, що підживлюється, доза азотних добрив на 1 га. Становить 10 – 25 кг. Гектарну норму азоту розчиняють у 300 – 400 л. води і вносять оприскувачем.

Підживлення рослин фосфорними добривами покращує процес цвітіння, прискорює формування репродуктивних органів, сприяє підвищенню врожайності насіння.

Позакореневе підживлення рослин калієм підвищує стійкість рослин до хвороб, сприяє відтоку синтезованих органічних речовин до запасних і репродуктивних органів.

Позакореневе підживлення рослин мікроелементами сприяє підвищенню імунітету рослин до різних захворювань, процесам утворення і розвитку репродуктивних органів, підвищує на 10 – 15 % врожайність вирощуваних культур.

7.20. ОСНОВНІ ВИДИ МІНЕРАЛЬНИХ ДОБРИВ

	<i>Назва добрива</i>	<i>Вміст поживної речовини, %</i>
АЗОТНІ	Аміачна селітра	34,5
	Натрієва селітра	16,1
	Амоній сірчаноокислий	20,5
	Сечовина	46
	Амоній хлористий	26
	Нітрофоска	12
	Нітроамофоска	17
	Амофос	12,9
ФОСФОРНІ	Суперфосфат простий	18,7
	Суперфосфат подвійний	45,8
	Фосфатшлак	12
	Нітрофоска	12
	Нітроамофоска	17
	Амофос	50

КАЛІЙНІ	Калій хлористий	60
	Калійна сіль	30 – 40
	Каїніт	10
	Калімагnezія	28 – 30
	Калімагконцентрат	18
	Нітрофоска	12
	Нітроамофоска	17

7.21. ОРГАНІЧНІ ДОБРИВА. Хімічний склад гною від різних груп тварин.

<i>Гній від груп тварин</i>	<i>Вміст в 1т., кг</i>				
	<i>N</i>	<i>P₂O₅</i>	<i>K₂O</i>	<i>H₂O</i>	<i>Органічна речовини</i>
Велика рогата худоба	5	2, 4	5	780	200
Коні	7	3	5	710	250
Свині	4, 5	2, 0	6	720	250
Овечки	8	2, 5	6, 7	650	320
Напівперепрілий мішаний	5	2, 5	6	750	230

Групи сільськогосподарських культур за реакцією на вапнування ґрунту

<i>I група оптим. рН: 6,8-7,5</i>	<i>II група оптим. рН: 6,0-7,5</i>	<i>III група оптим. рН: 5- 7</i>	<i>IV група оптим. рН: 4,5-6</i>
Буряки • цукрові; • столові; • кормові. Капуста Конюшина Люцерна Конопля	Кукурудза Ячмінь Озима пшениця Горох Вика Огірки Квасоля	Овес Жито Гречка Тимофіївка Льон	Картопля Люпин Сераделла Щавель

7.22. БАКТЕРІАЛЬНІ ДОБРИВА

Бактеріальні препарати – це культури бактерій, що покращують кореневе живлення рослин.

Нітрагін. Культура бульбочкових бактерій, що живуть на коєнях бобових, засвоюють азот повітря і здатні забезпечувати ним рослини, на яких живуть.

Для кожної бобової культури існує своя група бактерій, тому нітрагін готують для конкретних культур. Ним обробляють насіння перед сівбою (500 г. на гектарну норму насіння).

Азотбактерін. Культура вільноживучих бактерій Азотобактера, що фіксують азот повітря (30 – 50 кг. азоту на 1 га.). В ґрунті розвиваються при рН 5,5 – 7,8. Препаратом обробляють насіння бульби, розсаду, корені. Для гектарної норми насіння зернових, технічних і овочевих культур використовують 2 пляшки препарату (1000 г.), для картоплі, розсади овочів – 3 – 4 пляшки (до 2000 г.). Препарат вносять і в компости (2 пляшки на 3 т. компосту).

Фосфобактерін – препарат, що використовують для мінералізації органічних фосфатів ґрунту. Препаратом обробляють насіння (5 – 25 г. на гектарну норму).

7.23. ВИКОРИСТАННЯ КУЛЬТУРАМИ ПОЖИВНИХ РЕЧОВИН З МІНЕРАЛЬНИХ ДОБРИВ %

<i>Культура</i>	<i>N</i>	<i>P₂O₅</i>	<i>K₂O</i>
Зернові, кукурудза на силос	50 – 60	20 – 25	60 – 70
Коренеплоди, бульбоплоди, багаторічні трави	60 – 70	25	70
Технічні культури	50 - 60	20 - 25	50 - 60

Орієнтовні коефіцієнти використання елементів мінерального живлення з органічних добрив у перший рік, %

Добрива	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
Гній і компости	20-25	30-50	50-70
Гноївка	50	-	80
Пташиний послід	30	40	90
Фекалії	50	40	70
Попіл	-	25	70

ТЕМА 8. ГЕТЕРОТРОФНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

План

- 8.1. Сапрофіти.
- 8.2. Паразити і напівпаразити.
- 8.3. Мікотрофний тип живлення.
- 8.4. Комахоїдні рослини.
- 8.5. Гетеротрофне живлення за рахунок власних запасних речовин.

Рекомендована література

1. *Артамонов В. Й.* Занимательная физиология растений. — М.: Агропромиздат, 1991. — 335 с.
2. *Брайон О. В.* Физиология растений для допитливых. — К.: Фітосоціоцентр, 2003. — 215 с.
3. *Мусієнко М. М.* Физиология растений. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 392 с.
4. *Мусієнко М.М.* Физиология растений. – К.: Либідь. – 2005. – 808с.

8.1. Сапрофіти

Серед представників рослинного царства є види, що належать до факультативних або облігатних гетеротрофів, які одержують готову органічну речовину. До них належать *сапрофіти*, *паразити* та *комахоїдні рослини*. Крім того, в процесі онтогенезу в усіх рослин є період, коли організм використовує для своєї життєдіяльності раніше синтезовані та відкладені про запас органічні речовини — проростання насіння, бульб, цибулин, ріст і розвиток бруньок, квіток, формування плодів. У рослини є також органи, для яких характерний гетеротрофний спосіб живлення, наприклад, це кореневі системи, плоди, насіння. В темновий період живлення рослин теж гетеротрофне.

Гетеротрофний спосіб живлення характерний для всіх рослинних організмів.

Сапрофітний спосіб живлення передбачає використання органічної речовини відмерлих залишків рослин і тварин. Цей спосіб живлення широко відомий у водоростей, але трапляється й у покритонасінних.

За даними В.Ю.Семененка, здатність до росту на органічному середовищі в темряві чи на світлі за відсутності CO₂ характерна для значної кількості видів синьозелених, зелених, жовтозелених та інших груп водоростей. Їхні представники за певних умов змінюють фототрофний спосіб живлення на асиміляцію різних органічних сполук, тобто переходять на гетеротрофне або фотогетеротрофне живлення, часто поєднуючи їх. Так, *діатомові*

водорості належать переважно до фотоавтотрофних організмів, у яких виявлено хлорофіли *a* і *c*, *p*- і *ε*-каротини та ксантофіли. Кінцевим продуктом фотосинтезу водоростей є жири. Для свого розвитку діатомові потребують і додаткового джерела органічної речовини, зокрема вітаміну B₁₂. Глибоководні діатомеї взагалі можуть повністю переходити від автотрофного до гетеротрофного живлення. Серед них є навіть безхлорофільні форми, які вже належать до *облігатних гетеротрофів*.

Перехід до фотогетеротрофного чи гетеротрофного способу живлення супроводжується індукцією додаткових ферментних систем.

Такі організми безпосередньо використовують органічні джерела вуглецю: ацетат — у циклі гліоксилової кислоти, глюкозу — в гексокіназній реакції. Водорості здатні також до асиміляції не тільки неорганічного нітратного азоту, а й до азоту органічних джерел — наприклад, амідів, сечовини, амінокислот. Як факультативна форма азотного живлення гетеротрофна асиміляція азоту встановлена для багатьох водоростей.

Пластичність способів живлення водоростей дала змогу їм мати просторово значні ареали та зайняти різноманітні екологічні ніші. З'ясування способів живлення водоростей дало змогу використати більшість їх у біотехнологіях промислового культивування.

У покритонасінних рослин сапрофітний спосіб живлення трапляється досить рідко. Такі рослини майже не фотосинтезують, а використовують готову органічну речовину перегнилих залишків рослин і тварин. Це характерно для *епіфітів* — рослин, які оселяються на деревах і чагарниках (рис. 8.1).

Типовими епіфітами нашої флори є лишайники, мохи, що селяться на корі, а часом і листках дерев. Епіфіти часто шкодять рослинам, де вони поселяються, тим, що дають притулок кохам, а також знижують інтенсивність фотосинтезу.

Справжні епіфіти все своє життя проводять на інших рослинах, використовуючи їх лише як місце прикріплення, а живляться самостійно. В усіх епіфітів є губчасті покриви коренів, які легко вбирають воду. Є навіть спеціальні утвори для збирання дощової води.

Рис. 8. 1. Рослина епіфіт



У тропічних лісах серед епіфітів є і квіткові рослини, наприклад *орхідеї*.

Серед орхідей трапляються мікотрофні рослини, які використовують симбіоз із грибами. Може бути симбіоз, у якому власне сапрофітом є лише гриби, взаємозв'язані з вищими рослинами у формі мікоризи. Таким чином, епіфіти трапляються в усіх класах рослинного царства на всій земній кулі.

8.2. Паразити й напівпаразити

Серед вищих рослин трапляються також види з *паразитичним* і *напівпаразитичним* способом живлення. Це рослини, які або зовсім утратили здатність до фотосинтезу, або зберегли її частково. Наприклад, дуже поширена в Україні *омела* (*Viscum L.*) за своєю природою напівпаразит (рис. 8.2).

На молодих гілках крони багатьох дерев (верба, тополя, липа, яблуня, груша тощо) часто трапляються напівпаразитні, з вічнозеленими листками, кущики.

Омела — це кущова, переважно вічнозелена рослини, зі значним галуженням стебла.

Замість кореня у неї формуються присоски, в яких розвиваються судини, приєднані до провідної системи рослини-хазяїна. Якщо в помірній зоні види омели незначно ушкоджують своїх хазяїв, то в тропіках вони настільки інтенсивно використовують соки хазяїна, що рослина гине. Рослина містить біологічно активні речовини (віоцин, холін), що використовуються в народній медицині.

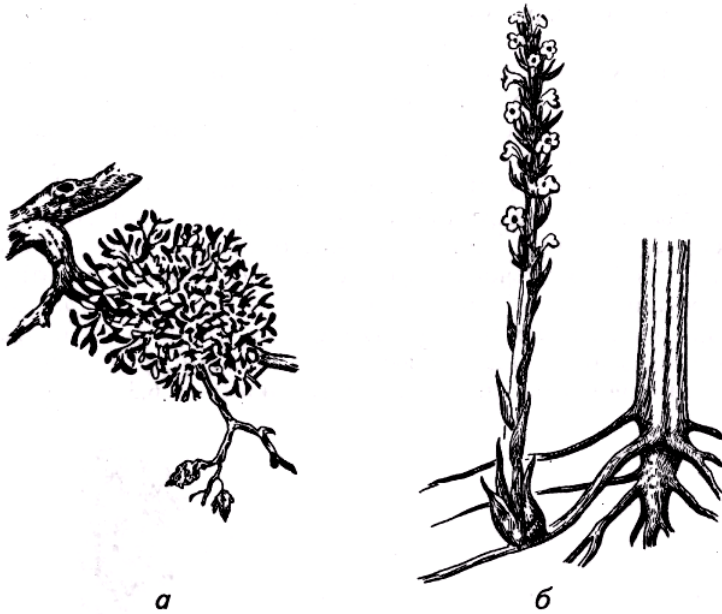


Рис. 8.2. Рослина напівпаразит — омела (а) та паразит — вовчок (б)

Та якщо омела все ж таки має жовтувато-зелені листки, то у рослини вовчка роду *Orobanche* G., що налічує близько 200 видів, хлорофіл відсутній. Особливо поширеним є вид *Orobanche cumana*, який паразитує на рослинах соняшнику, тютюну, помідорів, та *Orobanche ramosa* — паразит капусти, картоплі та інших рослин. Корені у цих рослин відсутні, листки сильно редуковані — мають вигляд безбарвних лусок. Це — багаторічні кореневі паразити, насіння яких досить дрібне, легко проникає в ґрунт, до того ж його проростання різко активується під впливом кореневих виділень. Із насіння вовчка утворюється тонкий паросток, який у разі заглиблення в ґрунт здійснює гвинтоподібні рухи. Зустрівши на своєму шляху корінь хазяїна, він приростає до нього, проникаючи всередину аж до деревини, потім формується брунька, з якої вгору розвивається товсте м'ясисте стебло з дрібними листочками, в яких немає хлорофілу. Паразит настільки зрощується з коренем, що важко знайти між ними межу. Він проникає в кореневу систему за рахунок гідролаз, які гідролізують клітинні оболонки тканин рослини. В процесі росту паразит поглинає з кореневої системи значну кількість біологічно активних речовин, вуглеводів, мінеральних елементів.

До рослин-паразитів належить і *немпіє хрест* (*Lathraea squamaria* L), кореневище якого нагадує форму хреста. В квітні-травні

його квітконосні пагони з'являються на поверхні ґрунту, причому замість листків він має лише рожеві лусочки (рис. 8.3).



Рис. 8.3. Петрів хрест (*Lathraea squamaria* L.)

Петрів хрест живе за рахунок кореня рослини-хазяїна, до якого прикріплюється присосками. На поверхні ґрунту петрів хрест з'являється лише для перехресного запилення за допомогою вітру та комах. Після плодоношення наземні пагони його відмирають.

Прикладом способу живлення за типом паразитизму можна назвати і трав'янисту рослину *повитицю* (*Cuscuta* L.), яка завдає великої шкоди сільськогосподарським культурам, особливо конюшині та льону. Пізно навесні з насіння повитиці виростає тонка жовта нитка, яка здійснює круговий рух. Після дотику до якоїсь рослини паросток обвиває її, а в місцях дотику з рослиною утворюються розміщені рядами бородавки, соски яких врастають у стебло жертви. Повитиця не має кореневої системи, її замінюють присоски (гаусторії), видозмінені адвентивні корені, крізь які вона і одержує необхідні органічні речовини. Через певний час повитиця втрачає зв'язок з ґрунтом і функціонує за рахунок рослини-хазяїна. Вона засмічує насінням ґрунт, посівний матеріал і є злісним карантинним бур'яном.

8.3. Мікотрофний тип живлення

Цей тип живлення характерний для рослин, які мають мікоризу на коренях і добувають поживні речовини із ґрунту за

допомогою гіфів грибів, симбіотично зв'язаних з кореневою системою.

Мікориза — це співжиття, асоціація кореня вищих рослин і непатогенного гриба.

За таких взаємовідносин обидва партнери приносять користь один одному. До симбіозу з грибами здатні більшість деревних і багато трав'янистих рослин. Як правило, гриби інфікують молоді корені. При цьому кореневі волоски в них не розвиваються. Гриб одержує від вищої рослини органічні речовини, і своєю чергою забезпечує доступність для рослин води та мінеральних речовин. Гриб допомагає вищій рослині у засвоєнні важкодоступних речовин гумусу. Своєю ферментативною системою гриб сприяє обміну вуглеводів, активізує діяльність ферментів вищих рослин. Явище мікоризи дуже поширене у природі.

8.4. Комахоїдні рослини

Це зелені рослини, які мають спеціальні пристосування для ловлі й перетравлювання різних дрібних тварин, найчастіше комах. Так вони доповнюють своє автотрофне живлення однією з форм гетеротрофного живлення. Найчастіше такі рослини трапляються на ґрунтах, де замало азоту, тому готова органічна речовина для них насамперед є джерелом азотного живлення. Такі рослини приваблюють комах певним забарвленням, запахом, солодкими виділеннями, захоплюють їх специфічними ловильними механізмами пасивного або активного типу, а потім виділяють спеціальні ферменти, які забезпечують внутрішньоклітинне перетравлення.

До комахоїдних рослин належить, наприклад, *венерина мухоловка (Dionaea muscipula)* — багаторічна рослина з родини росичкових. Особливістю цієї рослини є здатність до миттєвого закриття своїх листків. Ймовірно, що це пов'язано з появою електричного збудження, викликаного спійманою комахою (рис. 8.4).

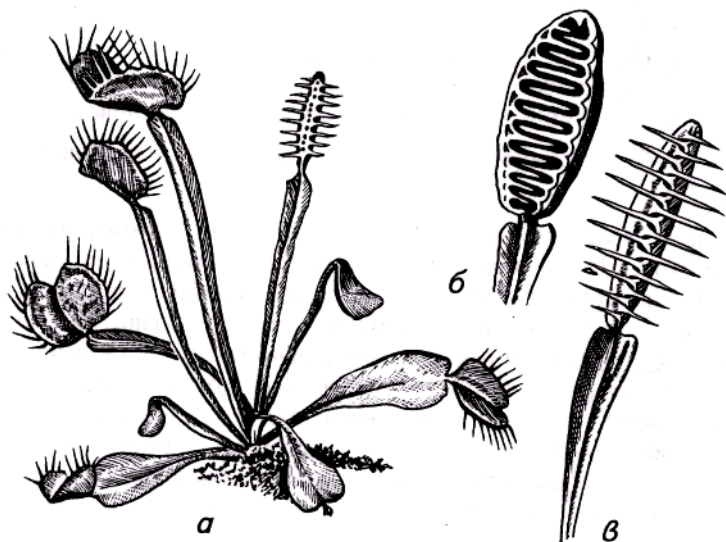


Рис. 8.4. Комахоїдна рослина венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*):
 а — загальний вигляд рослини; б — напівзакритий листок; с — закритий листок

В Україні трапляються комахоїдні рослини з родини росичкових, зокрема з роду *Drosera* L.

Найпоширенішим представником комахоїдних у помірній зоні є *росичка*. Це невеликі, багаторічні, болотяні рослини, висотою 10... 15 см, їхні округлі (у *Drosera rotundifolia* L.) або видовжені (у *Drosera longifolia* L.) листочки вкриті багатьма червонуватими волосками, які по краях листка довші, а посередині — коротші. Чутливість волосків така висока, що вони відчують волосинки людини масою 0,000822 мг. Характерно, що на неістивні речовини (піщинки) вони майже не реагують. Ці волоски виділяють краплини липкої прозорої рідини, що блищить на сонці, як роса, — звідки і назва росичка. Комахи прилипають до листка росички і, ймовірно, не лише за рахунок її виділень. У росички є речовини, які характеризуються паралітичною дією на комах. Одна з них ідентифікована як *коніїн*, добре відомий як алкалоїд болиголов — рослини з родини зонтикових. Після прилипання бічні волоски росички нахилиються до жертви і виділення посилюється. Рідина, в якій міститься ряд гідролаз, активних у кислому середовищі, вкриває тіло комах. Продукти розпаду комах стимулюють роботу видільних залоз росички, які починають продукувати мурашину, бензойну кислоти, а також протеолітичні та інші ферменти. Мурашина кислота не лише активує ферменти розпаду білків, а й знищує гнилісні мікроорганізми, які негативно впливають на саму рослину.

Листки росички мають хлорофіл і здійснюють фотосинтез. Якщо ж цю рослину позбавити тваринної їжі, вона хоча і не гине, проте розвивається дуже повільно. Секреторні клітини комахоїдних мають добре розвинений апарат Гольджі і в значних кількостях продукують слизи, кислоти, протеази, фосфатази тощо. Процес всмоктування продуктів розкладу забезпечується цими самими видільними залозами, що з'єднані з провідною системою рослини.

Принцип травлення в шлунку тварин і комахоїдних досить подібний. По-перше, це наявність кислої реакції травного соку, по-друге — кислі протеази комахоїдних нагадують пепсин шлунка тварин.

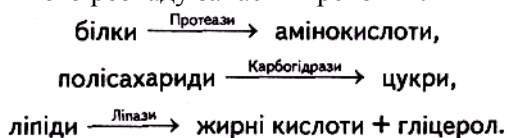
Відомо більш як 400 видів покритонасінних рослин, здатних одержувати поживні речовини подібним способом.

8.5. Гетеротрофне живлення **за рахунок запасних речовин рослин**

Типові запасні речовини у вигляді вуглеводів, ліпідів і білків рослини найчастіше запасують або в ендоспермі, або в сім'ядолях зародка насінини. У злаків у периферійній зоні ендосперму формуються алейронові зерна, багаті на запасні білки. Крохмаль накопичується в ендоспермі та сім'ядолях насіння з низьким вмістом жирів, а ліпіди — у сферосомах.

Тому в процесі проростання в насінині існує дві активні зони: *запасних речовин* і *росту* (зародок) (рис. 6.5).

Процеси травлення в ендоспермі відбуваються в основному шляхом гідролітичного розпаду запасних речовин:



Функцію перетравлення запасних речовин ендосперму виконують клітини *щитка* й *алеїронового шару*. Запасні речовини мобілізуються шляхом позаклітинного кислого травлення. Спочатку на етапі набухання в щитку й ендоспермі звільняються фітогормони, які підсилюють діяльність протонних насосів у плазмалемі епітеліальних клітин щитка, в результаті чого підвищується кислотність середовища ендосперму. Протонні насоси функціонують за рахунок H^+ АТФ-ази та редокс-ланцюга, локалізованого в плазмалемі. Підкислення ендосперму може відбуватися і за рахунок CO_2 дихання.

Підвищення концентрації H^+ активує кислі гідролази, і щиток продукує в ендосперм різноманітні ферменти: *a*- і *p*-амілази, целюлазу, протеазу, пектиназу, РНК-азу та інші. Вони синтезуються в ендоплазматичному ретикулумі, звідки транспортуються з участю диктіосом апарату Гольджі. Цитокініни та гібереліни активують їхню секреторну активність. Гідролази починають перетравлювати периферійні частини ендосперму.

Продукти гідролізу надходять в епітеліальні клітини щитка внаслідок симпорту з протонами (H^+), а потім, за допомогою провідних пучків, потрапляють у паросток. Функціональна активність алейро-

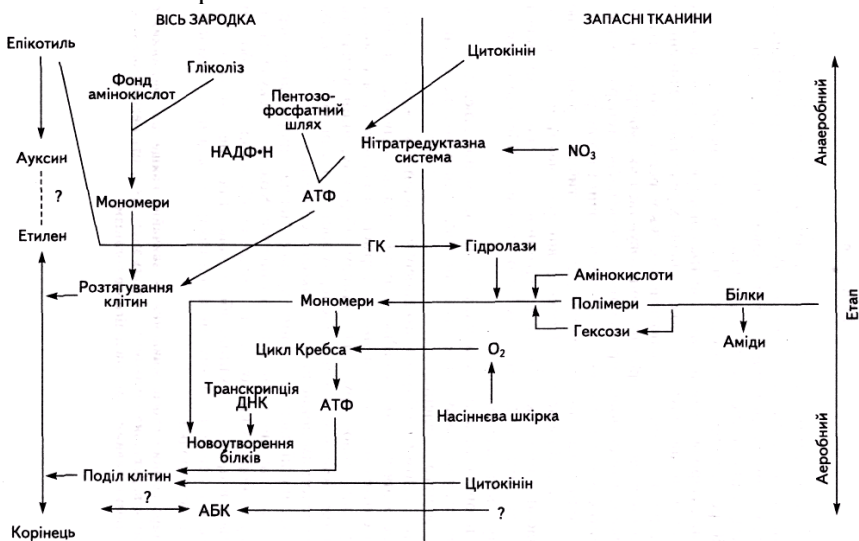


Рис. 8.5. Схема основних біохімічних процесів у разі проростання насіння

нового шару стимулюється під впливом гібереліну, що надходить від щитка та клітин зародкової осі. Розпочинається розпад запасних білків, із амінокислот яких в алейронових клітинах синтезуються а-амілаза та інші гідролітичні ферменти.

Гібереліни індукують транскрипцію м-РНК, необхідну для синтезу цих гідролаз. Кислі гідролази транспортуються також до ендосперму, де й завершують гідроліз запасних речовин. Розчинені продукти розпаду потім переносяться в зону росту зародка. Цукри, жирні кислоти та гліцерол використовуються як субстрати дихання для формування нових проміжних інтермедіатів і генерації енергетичного еквівалента в зоні запасних речовин і в зоні росту.

Особливо важливе значення для синтетичних процесів мають глюкоза й амінокислоти. Глюкоза використовується для синтезу целюлози й інших компонентів клітинної оболонки, а амінокислоти — для синтезу каталітичних і структурних білків, що входять до складу протоплазми.

У процесі дихання суха маса насінини зменшується доти, доки на паростку не з'явиться зелений листок, коли паросток перейде до автотрофного живлення.

Прикладом гетеротрофного способу живлення може бути процес проростання ячменю, зернівка якого багата на полісахариди. В ячменю синтез α -амілази й інших ферментів відбувається в зовнішньому шарі ендосперму під впливом гібереліну, який виділяється зародком. Зовнішні шари ендосперму містять резервний білок, який і є джерелом амінокислот для білкових синтезів.

Запасні олії насіння олійних культур під час проростання перетворюються на жирні кислоти та гліцерол. Кожна молекула дає три молекули жирних кислот і одну гліцеролу. Жирні кислоти або окиснюються в процесі дихання, або завдяки глюконеогенезу перетворюються в гліоксилатному циклі на сахарозу, яка потім транспортується до зародка.

Гетеротрофний спосіб живлення — звичайне явище для рослинних організмів. Детальне вивчення його дасть змогу зрозуміти механізми живлення клітин, тканин і органів цілісного організму.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Схарактеризуйте специфічні нетипові шляхи одержання поживних речовин рослиною.

2. Поясніть суть сапрофітного способу живлення рослинних організмів.

3. Чим пояснюється широка різноманітність екологічних ніш водоростей?

4. Що таке мікотрофний тип живлення?

5. Назвіть специфічні особливості живлення рослин-паразитів і комахоїдних.

6. Наведіть приклади гетеротрофного живлення в процесі онтогенезу автотрофних рослин.

Тема 9. ФІЗІОЛОГІЯ ВИДІЛЕННЯ РЕЧОВИН

План

- 9.1. Класифікація рослинних виділень. Екскреція. Секреція.
- 9.2. Механізми виділення речовин.
- 9.3. Секреція на клітинному рівні.
- 9.4. Спеціалізовані секреторні структури та їхні функції.
- 9.5. Зовнішні структури: трихоми, волоски, нектарники, осмофори, гідатоци.
- 9.6. Внутрішні секреторні структури.
- 9.7. Видільна функція кореневої системи.
- 9.8. Леткі виділення рослин.

Рекомендована література

1. *Васильєв А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. — Л.: Наука, 1997. — 208 с.
2. *Левицкий Д. О.* Кальций и биологические мембраны. — М.: Высш. шк., 1990. - 124 с.
3. *Рощина В. Д., Рощина В. В.* Выделительная функция высших растений. — М.: Наука, 1989. — 213 с.
4. *Сапатамова Т. С., Зауралов О. А.* Физиология выделения веществ растениями. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. — 152 с.
5. *Мусієнко М.М.* Фізіологія рослин. – К.: Либідь. – 2005. – 808 с.

9.1. Класифікація рослинних виділень

Рослинний організм — це відкрита система, яка здійснює неперервний обмін речовин із навколишнім середовищем.

Важливим компонентом гомеостазу рослинного організму є виділення речовин у процесі життєдіяльності. Фізіологію виділення речовин рослинами вивчено недостатньо, що зумовлено труднощами її дослідження. *Адже у рослин функцію виділення часто виконують клітини та тканини, які морфологічно нічим не відрізняються від інших несекреторних клітин.* До того ж кількість речовин, що виділяються, може бути досить незначною, тому необхідні високочутливі методики. Крім того, часто продукти, що виділяються, надходять у внутрішні компартменти, звідки у чистому вигляді їх виділити нелегко.

Виділення речовин, або секреція, у рослин здійснюється, як і у тварин, спеціалізованими клітинами та тканинами, хоча, на відміну від тварин, у рослинному організмі кожній клітині притаманна видільна функція. Слід розрізняти *секрецію* та *екскрецію*.

Секреція — це активне виведення специфічних продуктів обміну речовин із метаболічно активних компартментів клітини в метаболічно менш активні.

У секретії обов'язково беруть участь механізми активного транспортування речовин, що потребує затрат метаболічної енергії.

Екскреція, за аналогією з тваринними організмами, — це виділення кінцевих продуктів обміну речовин, які вже не використовуються у метаболізмі.

Чітку межу між секрецією та екскрецією провести важко. Пояснюється це тим, що значення багатьох побічних продуктів метаболізму невідоме, а також і тим, що продукти екскретори, як і фізіологічно активні, тобто ті, що виконують певну фізіологічну функцію, часто виділяються в ті самі компартменти.

Термін «виділення» в цілому охоплює виведення з організму продуктів обміну речовин, надлишку води, солей, біологічно активних речовин, чужорідних чи токсичних сполук, які формуються в процесі життєдіяльності рослинного організму (Т. С Саламатова, 1991).

Процеси виділення відбуваються на клітинному, тканинному, органному рівнях, а також на рівні всього організму. До цього часу відсутня достатньо повна класифікація всіх виділень, тому О. А. Зауралов запропонував розподілити всі продукти, що виділяє рослина в навколишнє середовище, на дві групи: *внутрішні* та *зовнішні виділення* (табл. 9.1).

Таблиця 9.1

Класифікація рослинних виділень

Група	Підгрупа	Речовини, що виділяє рослина
Внутрішні виділення	Нагромаджуються в межах клітини	Кутин, суберин, віск, полісахариди клітинної оболонки, речовини вакуолей, ефірні олії, терпени, слиз ідіобластів
Те саме	Нагромаджуються в тканинах	Ефірні олії та слиз у вмістилищах. Ефірні олії та смоли у смоляних ходах. Каучук і гутаперча в молочних судинах
Зовнішні виділення	Локалізовані в залозах	Нектар, ефірні олії, ловчий слиз, мінеральні солі
Те саме	Делокалізовані	Кореневі виділення. Леткі речовини листків. Виділення приймочок

У літературі використовують різні терміни щодо речовин, які виділяє рослина, наприклад, «*екзомтаболіти*», «*стресові метаболіти*», «*патологічні виділення*» та інші. Отже, розглянемо ті явища, які належать до процесів виділення, що контролюються системами регуляції рослин.

9.2. Механізми виділення речовин

Виділення речовин у рослин може здійснюватися за участю різноманітних механізмів, часто проти концентраційного градієнта із затратами енергії АТФ. Розрізняють *мерокринну* (meros — частина, сіпо — виділяю), *апокринну* та *голокринну* секреції (рис. 9.1).

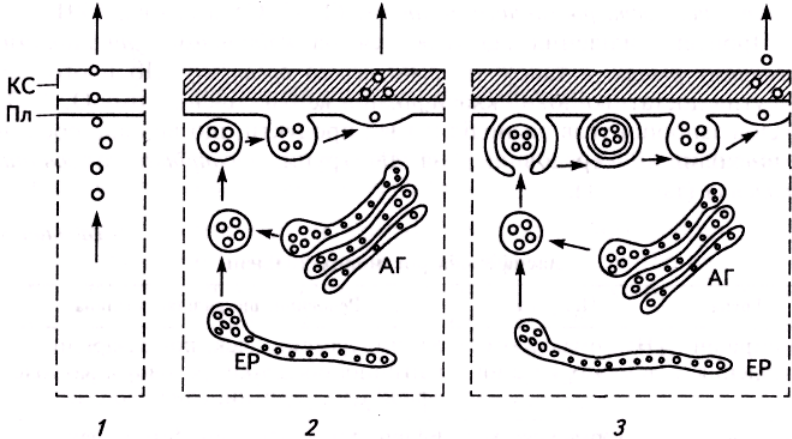


Рис. 9.1. Типи секреції речовин на клітинному рівні:
1 — мономолекулярна (еккринна); 2, 3 — гранулокринна

Мерокринну секрецію поділяють на:

- *мономолекулярну (еккринну)* секрецію, що здійснюється за допомогою йонних насосів крізь мембрани;
- *гранулокринну*, де виділення речовин у певних мембранних упаковках (везикулах, секреторних пухирцях, оточених мембранами, тощо) здійснюється всередину клітини чи у певні її компартменти;
- *секрецію* із цистерн ендоплазматичного ретикулула безпосередньо на поверхню плазмалемі.

У разі апокринної секреції разом із секретом відокремлюються або частини цитоплазми, або, наприклад, голівки сольових волосків деяких галофітів. Використовується цей механізм також під час секреції ліпідів.

У разі голокринної секреції вся клітина перетворюється на секрет, наприклад клітини кореневого чохла виділяють слиз.

На рівні кожної клітини секреторні процеси відбуваються завдяки *мономолекулярній* та *гранулокринній секреції*. Активний транспорт у мембранах рослинних клітин здійснюють протонні АТФ-ази, Na^+ , K^+ , кальцієві АТФ-ази, аніонні АТФ-ази тощо. Йонні насоси, що забезпечують *мономолекулярну секрецію*, можуть

функціонувати в плазмалемі, тонопласті, мітохондрії та мембранах інших органел клітини.

Секреторний процес на рівні клітини забезпечує поглинання та накопичення вихідних продуктів, синтез полісахаридів, білків, терпе-ноїдів і концентрування їх у вигляді секрету, а також: виділення секрету з наступним відновленням структур клітини. На клітинному рівні секрецію можуть здійснювати також спеціалізовані секреторні ідіобласти.

Провідне значення в гранулокринній секреції має апарат Гольд-жі, в диктіосомах якого і концентруються компоненти майбутнього секрету. Вважається, що сполуки, які проникають в диктіосоми із гранулярного ендоплазматичного ретикулума, де вони синтезуються, спочатку оточуються мембраною і вже потім у везикулярній формі переносяться до плазмалеми. В процесі злиття везикул з плазмалею вміст їх потрапляє між плазматичною мембраною та клітинною оболонкою, тобто відбувається екзоцитоз. Мембрана везикул монтується в плазмалемі, забезпечуючи її оновлення та ріст, а компоненти секрету надходять до клітинної оболонки і стають часткою її структури.

Встановлено, що для секреції даного типу необхідні йони кальцію. Припускається, що кальцій знімає електростатичний бар'єр, який виникає між везикулою з секретом і плазмалею, а також спричинює зміни мікротрубочок і мікрофіламентів, що направляють рух везикул до плазмалеми. Відбувається це за взаємодії йонів кальцію з білком кальмодуліном, який має чотири ділянки для зв'язування кальцію. Утворення комплексу Са-кальмодулін зумовлює скорочення мікрофіламентів і збирання — розбирання мікротрубочок цитоскелета, що сприяє переміщенню везикул по клітині (Т. С. Саламатова, 1991) (рис. 9.2).



Рис. 9.2. Механізм перенесення гранул за участю Са-кальмодуліну

Кальцій знижує гідратаційний бар'єр у разі злиття мембран, знижує від'ємний заряд контактуючих мембран, створює кальцієві містки між мембранами, забезпечує Ca^{2+} -залежне фосфорилювання мембранних білків за участю кальмодуліну.

Гранулокринна секреція досить активно відбувається за верхівкового росту кореневих волосків, пилоквих трубок, у разі формування фрагмoplastу первинної оболонки клітин, що діляться. Молекулярний механізм везикулярної секреції рослинних клітин потребує подальшого вивчення. Сучасні уявлення про механізми везикулярної секреції у рослин дають змогу припустити спорідненість їх із аналогічними в тваринних організмах.

9.3. Системи виділення речовин у вакуолю

Вакуоля — внутрішній компартмент рослинної клітини, до якого в процесі обміну речовин виводяться різноманітні сполуки, частина яких може знову реутилізуватися. Тонoplast, тобто мембрана, яка оточує вакуолю, має невисокий електричний опір ($300 \dots 700 \text{ Ом} \cdot \text{см}^2$) і низький біоелектричний потенціал ($20 \dots 40 \text{ мВ}$). Градієнт рН між вмістом вакуолей і гіалоплазмою $1 \dots 2$ одиниці. Більш висока концентрація речовин у ваколях, порівняно із цитоплазмою, вказує на існування активного транспорту йонів водню із цитоплазми крізь тонoplast у вакуолю, а також інших систем транспорту речовин. І дійсно, в тонoplastі функціонує АТФ-залежна H^+ -помпа, що забезпечує максимальний потік йонів H^+ у вакуолю (приблизно $15 \text{ нмоль/см}^2 \cdot \text{с}$).

Спрямований у вакуолю потік протонів створює електричний градієнт для транспортування аніонів органічних кислот. Йони K^+ можуть надходити у вакуолю в обмін на пасивний вихід із неї йонів водню. Цукри надходять у вакуолю за рахунок котранспорту поряд із потоком H^+ . Таніни синтезуються в системі ендоплазматичного ретикулума і потрапляють у вакуолю безпосередньо із його цистерн. Різні сполуки типу антоціанів перед транспортуванням у вакуолю перетворюються на розчинні глюкозиди і в такій формі переносяться у вакуолю.

У рослин, як відомо, запасні білки (розчинні альбуміни, досить щільний білковий матеріал з включенням фітину — кальцій-магнієвої солі інозитфосфатної кислоти, глобуліни тощо) відкладаються в клітині якраз у ваколях. Можливі різні механізми транспортування запасних білків, серед яких: за допомогою переносників, потрапляння у вакуолю внаслідок інвагінації тонoplastу,

прямий вихід білків у вакуолу безпосередньо із цистерн гранулярного ендоплазматичного ретикулума та інші.

Секреція лігніну, кутину та восків. У сучасних вищих рослин *лігнін* інкрустує стінки судин протоксилеми, а також первинну та вторинну оболонки всієї клітини. Процес лігніфікації відбувається впродовж всього життєвого циклу рослинних клітин, причому особливо інтенсивно — після припинення їх росту. Вважається, що полімеризація лігніну відбувається між фібрилами целюлози безпосередньо в клітинній оболонці, хоча *ароматичні спирти* — основні мономери лігніну — синтезуються в цитоплазмі, наприклад через пряме дезамінування ароматичної амінокислоти фенілаланіну. Лігнін є полі-молекулою, в якій мономери зв'язані різними типами зв'язків: ефірними, вуглець-вуглецевими та дифенільними. Мономери постачаються в клітинну оболонку шляхом дифузії (за градієнтом концентрації) або в мембранній упаковці.

Клітини епідермісу всіх органів рослин здатні до секреції компонентів *кутину*, що входять до складу *кутикули*.

Кутин — гідрофобна полімерна речовина, що складається із поліетерифікованих розгалужених молекул жирних гідроксикислот ($C_{16}...C_{32}$) з великою кількістю замісників.

Попередники кутину, ймовірно, переносяться за допомогою гранулокринної секреції або дифузії крізь плазмалему та клітинну оболонку на поверхню епідермальної клітини, де і перетворюються на кутин у процесі окиснювальної полімеризації. При цьому шар кутину пронизується полісахаридами йми компонентами оболонки (наприклад, целюлозою) й утворює кутикулу.

Поверхня кутикули багатьох рослин вкрита шаром ще більш гідрофобного полімера — воском.

Воски — складні ефіри жирних кислот і високомолекулярних одноатомних спиртів.

Кожен тип воску відкладається у вигляді точно визначених структур (їх близько 14 000) — від аморфної плівки до волокон і трубок різного розміру та форми. Вважається, що компоненти воску переносяться крізь клітинну оболонку в «обгортці» із ліпо- або глікопротеїнів, із зовнішніми гідрофільними поверхнями і тому можуть переміщуватися в гідрофільній клітинній оболонці.

Спеціалізовані секреторні структури у рослин та їхнє функціонування. Структури видільної системи рослин дуже відрізняються як за ступенем спеціалізації, так і за локалізацією їх у рослинному організмі. Насамперед зазначимо відмінності

секреторних структур відносно взаємозв'язку їх між секретом і протопластом клітини, що його виділяє. Секрет, що виділяється, може залишатись у самій клітині або секретуватися назовні, в інші компартменти. Наприклад, ефірні олії, бальзами, смоли хоча і є екскреторними речовинами, досить часто і надовго накопичуються в клітині. Вони можуть розподілятися по цитоплазмі у вигляді вкраплень, виділятися в міжклітинники або на поверхню рослини.

Секреторні структури можуть розміщуватися зовні, а деякі — всередині певних органів рослини. Одні з них за структурою досить прості, у вигляді залозистих волосків, інші — багатоклітинні залози з власною провідною системою, а деякі мають вигляд міжклітинних ходів, порожнин.

9.4. Зовнішні секреторні структури

Більшість секреторних клітин відрізняється від інших клітин електронно-щільною цитоплазмою, високим вмістом міто-хондрій, апарата Гольджі, численними везикулами та дрібними вакуолями. Секреторні клітини мають велике ядро, а їхні протопласти взаємозв'язані багатьма плазмодесмами.

Слід зазначити, що за анатомічною будовою волоски у рослин однакові, залози часто секретують різні речовини, тоді як подібні секрети можуть продукуватися різними секреторними структурами. **Трихоми, волоски, сольові залози.** Більшість поверхневих секреторних структур епідермального походження, хоча трапляються і похідні не лише епідермісу, а й глибше розміщених клітин.

Трихоми — різноманітні за формою і розмірами одно- і багатоклітинні вирости епідермальних клітин, що містяться на всіх органах і частинах рослин. Залежно від виконуваної функції трихоми поділяють на *залозисті* і *покривні*, причому залозисті переважно зберігають живий вміст, тоді як у покривних він швидко відмирає.

У більшості рослин трихоми — це дворядні волоски, що мають одно- або багатоклітинну голівку на тонкій ніжці. Вони диференціюються з епідермальних клітин як результат нерівномірного росту та наступного поділу.

Складніші секреторні структури називають *залозами*, які найчастіше пов'язані з виділенням мінеральних речовин. Жалкі волоски кропиви (*Urtica*) мають спеціальний механізм для звільнення секрету. Кожен волосок — щось подібне до капіляра, просоченого карбонатом кальцію внизу і кремнієм зверху. Нижнім розширеним кінцем волосок занурений в клітини епідермісу. Верхня частина

закінчується голівкою, яка відламується у разі дотику. Гострі краї відлому проколюють шкіру, вміст волоска (жалячий сік кропиви досить складний, містить гістамін, ацетилхолін) переходить в ранку і спричинює ефект ужалення. Залозисті волоски виділяють секрет у простір між оболонкою та кутикулою; при цьому кутикула сильно розтягується і лопається. На бруньках молодих листочків трапляються клейкі волоски, які продукують слиз, суміш терпенів. Під час екскреції кутикула розривається без розтягування.

Група секреторних структур, що виділяють мінеральні речовини, досить різноманітна: це і *сольові залози* листків і стебла галофітів, які виділяють надлишок йонів різних солей; *група сольових волосків*, ідо складаються з ніжки та голівки, яка за певної концентрації в ній солей втрачається; *група секреторних структур комахоїдних*, які виділяють йони, воду, білкові секрети (рис. 9.3). Сольовий волосок складений із двох клітин: голівки і ніжки. Клітина-ніжка заповнена цитоплазмою, в ній відсутня центральна вакуоля — секреторна клітина волоска. Верхня клітина-голівка на 95 % виповнена вакуолею.

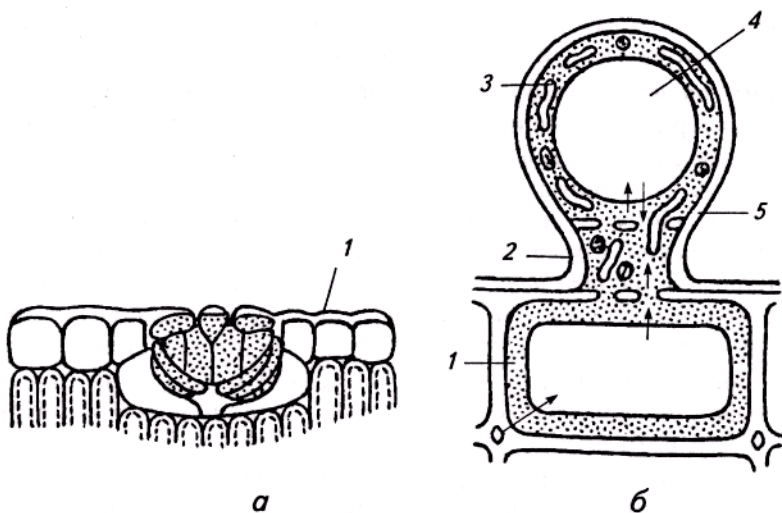


Рис. 9.3. Клітини, що виділяють солі:

а — сольова зачоза; *б* — сольовий волосок; / — клітина епідермісу; 2 — ніжка; 3 — голівка; 4 — вакуоля; 5 — кутикула. Стрілками позначено активне транспортування йонів

Клітинні оболонки просочуються кутином або лігніном. Солі, рухаючись симпластом, поступово накопичуються у вакуолі клітини-голівки. Так як секрет накопичується, а потім відокремлюється разом із голівкою, то це є прикладом апокринної секреції.

Солевидільні залози складаються з клітин двох типів — *концентруючих*, накопичуючих клітин, та *секреторних* (видільних), що не пов'язані з провідною системою рослин. Накопичуючі клітини за будовою нагадують клітини епідермісу та паренхіми, вони тісно пов'язані з сусідніми клітинами мезофілу плазмодесмами. У цих клітин досить специфічна структура оболонки. *Зовні залози вкриті кутикулою, бічні й базальні стінки просочуються лігніном і суберином, тому йони транспортуються в основному симпластом.* На оболонці накопичуючих клітин трапляються численні вирости, відповідно плазмалема теж зібрана в складки, які збільшують її поверхню.

Рослини криногалофіти на засолених ґрунтах за участю сольових залоз виділяють солі, які надходять із ґрунтового розчину до надземної частини рослин. Солевидільні залози розташовані головним чином на листках (300...1000 на 1 см²).

Механізм виділення солей. У рослин, які зростають, на засолених ґрунтах, солі рухаються до надземної частини по ксилемі та апо-пласту. В зоні пропускних клітин йонні насоси перекачують їх у симпласт і аж до виділення назовні вони транспортуються симпластом. Вважається, що існує активне електронне транспортування йонів хлору в залозках і поєднане з ним пасивне транспортування натрію або органічних йонів. Можливо, йони хлору виносяться із секреторної клітини за рахунок роботи хлорного насоса, функцію якого виконує активована хлором АТФ-аза. Це може бути важливою частиною гомеостатичного механізму фізіологічної адаптації до засолення у галофітів.

9.5. Нектарники та фізіологія виділення нектару

Нектарники — це залозисті структури, що виділяють солодку рідину — нектар.

Нектарники утворюються в квітках, що запилюються за допомогою комах (рис. 9.4). Часом це залозисті волоски, а інколи — складна тканина із групи клітин зі спеціальними виходами для нектару.

Залежно від місця локалізації нектарників Г. Каспарі розділяє їх на *флоральні* — містяться всередині квітки, *екстрафлоральні* — розташовані поза квіткою на листках, черешках, стеблах і *септальні* — в однодольних вони трапляються у виїмках (септах) зав'язі.

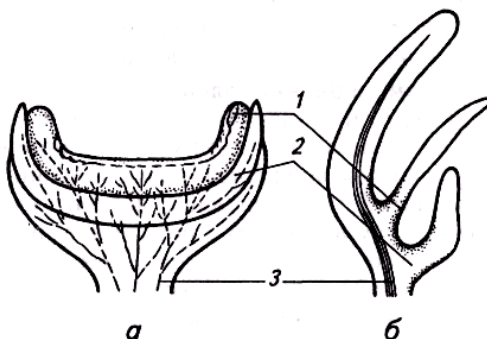
У дводольних рослин нектар може секретуватися базальними частинами тичинок, інколи нектарники мають вигляд кільця або диска в основі зав'язі. Різноманітні за морфологією нектарники (со-

сочки на пелюстках липи, мальви; опуклі у барбарису; дископодібні у губоцвітих; плоскі у бобових і т. д.) сформовані з типових тканин — епідерми, паренхімних і секреторних клітин, елементів провідної системи. Найпростіші з них складаються з секреторних клітин і міжклітинних порожнин, до яких примикають продири й елементи флоєми.

Рис. 9.4. Схема будови

нектарників:

- a* — гарбуз (*Cucurbita* L.);
б — ваточник (*Asclepias* L.);
 1 — секреторна тканина;
 2 — паренхіма нектарника;
 3 — провідні судини



Нектарники з'єднані з провідними пучками, причому в дрібних нектарників розчин від судин до секреторної тканини транспортується клітинами паренхіми, тоді як у великих (гарбуз) судинні пучки пронизують секреторну тканину. Нектар виділяється спочатку в субкутикулярну порожнину, а потім назовні крізь пори чи розрив кутикули. Різниця в характері провідної системи (наявність і співвідношення флоєми та ксилеми) пов'язана з типом нектару, що виділяється. Цукри нектару продукуються флоємою. Концентрація цукрів (сахароза, глюкоза, фруктоза) змінюється залежно від виду нектарників і погодних умов від 7 до 100 %. Відомо, що з одного гектара липового гаю бджоли збирають за час цвітіння до 2 000 кг нектару, з якого утворюють до 1700 кг меду.

Склад нектару у кожного виду рослин постійний (О. Брайон, 2003). Так, із 893 видів рослин, взятих з одного регіону, зміни в складі нектару виявлено лише в 61 виду, що становить 7 %. До складу нектару в незначних концентраціях входять K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , $PC>4^+$, мікроелементи, органічні кислоти, амінокислоти, білки та вітаміни. Характерно, що набір амінокислот у нектарі для кожного виду рослин теж постійний, хоча кількісний склад різний.

У нектарі виявлено кумарини, феноли, алкалоїди, антибіотичні речовини. Припускається, що флоральні нектарники секретують речовини, необхідні для нормалізації процесів запилення, розвитку зав'язі, плодів, насіння.

Хімізація сільськогосподарського виробництва призводить до появи в нектарі отруйних сполук, що може спричинити не лише отруєння бджіл, а й алергічні захворювання людини. Квітучі рослини не слід обробляти отрутохімікатами.

Найбільше нектару виділяють квітки центральних пагонів, є пряма кореляція між його кількістю та розмірами квіток. Існують ендогенні ритми у виділенні нектару, які не залежать від зміни екологічних факторів, але фізіологія таких ритмів досліджена недостатньо. В секретуючих нектарниках останнім часом (Т. Саламатова, 2003) виявлена висока активність кислої фосфатази, а-амілази та інвертази. Встановлено позитивну залежність між площею листової поверхні та кількістю цукрів, виділених в нектарі, що пов'язано з процесами фотосинтетичної продуктивності рослин. Оптимальний рівень мінерального живлення (невисокі дози), температури, забезпечення водою (60 % від повної вологоємності ґрунту) позитивно корелюють з виділенням нектару.

Функціонуючі нектарники характеризуються інтенсивним диханням, що свідчить про зв'язок процесу нектароутворення з енергетичними процесами, системами мембранного транспортування. В перетвореннях цукрів важливе значення мають ферментні системи нектарників (гексозо- і фруктокінази, фосфатази, цитохромоксидаза, поліфенолоксидаза, пероксидаза).

У рослин, які накопичують крохмаль, амілаза та крохмальна фосфорилаза розщеплюють крохмаль в бутонах перед розкриттям квітки як підготовчий етап секреторного процесу.

Вважається, що в основі діяльності нектарників лежить явище фізіологічної полярності клітин секреторної тканини, котре дає змогу векторно транспортувати секрет і підтримувати градієнт його концентрації. За градієнтом концентрації цукри осмотично рухаються від нижніх до верхніх клітин.

Сучасні уявлення про механізм перенесення речовин передбачають можливість активного транспортування. Оскільки вихідним продуктом для нектару є флоемний сік, то вихід його з флоєми (розвантаження флоєми) має бути оберненим механізмом завантаження флоєми асимілятами в листовій пластинці. Як відомо, асиміляти завантажуються проти градієнта концентрації за участю системи котранспорту цукрів і H^+ . Сахароза надходить до флоєми в симпорті з йонами водню за рахунок градієнта рН на плазмалемі флоємних закінчень. Трансмембранне перенесення H^+ здійснюється за концентраційним градієнтом, а сахарози — проти градієнта. Цей процес забезпечують білки-переносники в

плазмалемі, спорідненість яких до сахарози зростає за їх протонування, причому H^+ викачується водневим насосом, робота якого поєднується з поглинанням йонів калію.

Подальше транспортування попередника нектару гіпотетично може відбуватись як апопластом, так і симпластом.

Флоральні нектарники продукують речовини, необхідні для репродуктивних процесів: запліднення, розвитку зав'язі, плодів, насіння. Крім того, в нектарі багатьох рослин виявлено кумарини, феноли, алкалоїди тощо. Цим пояснюються бактерицидні властивості нектару.

Нектар поряд із забарвленням квітки та її запахами став одним із основних елементів ентомофільії — пристосуванням приваблення комах для перехресного запилення.

Флоральні нектарники здатні синтезувати речовини типу стероїдних гормонів, необхідних для репродуктивних процесів у комах. Усе це стало потужним важелем еволюції рослин і комах у процесі їхнього філогенетичного розвитку.

Осмофори. Залози, що продукують ефірні олії, які зумовлюють запах квітки, називають осмофори (грец. *osmo* — запах, *for* — носій). Різні тканини квітки можуть диференціюватися в осмофори у формі крилець, ворсинок, особливо у представників *Agaceae* і *Orchidaceae*. Леткий секрет виділяється нетривалий час. Інколи тканини осмо-форів можуть бути компактними і мати провідну систему. **Гідатоци.** Це структури, які забезпечують виділення води з внутрішніх частин листка на поверхню в процесі гутації. У воді можуть бути розчинені солі, цукри, органічні сполуки, тому гідатоци лише умовно слід віднести до секреторних структур, бо в більшості з них немає тканин, які б можна було порівняти із залозистими тканинами секреторних органів. Вода, що виділяється, надходить до гідатоци із трахеїд провідного пучка. Хоч є рослини, у яких, можливо, гідатоци досить складні і можуть бути пов'язані з секреторними тканинами.

9.6. Внутрішні секреторні структури

До внутрішніх секреторних структур належать ідіобласти.

Ідіобласти — великі клітини, що своєю будовою, формою і функцією дуже відрізняються від клітин тієї тканини, де вони розміщені.

Вони містять різні смоли, олії, таніни, слиз, навіть кристали. Тому такі клітини ще називають секреторними ідіобластами. Крім того, формуються *секреторні вмістища* різної форми: округлі

(*Mirtaceae*), видовжені у вигляді каналів (*Compo'tfae*), екскретами яких можуть бути *леткі терпени, бальзами, камейї-аюли, латекси*. У деяких рослин смолисті речовини виділяються в *міжклітинники, де утворюють гранулярний шар вздовж клітинних оболонок*.

У багатоклітинних структур більшість терпеноїдів виводиться з клітини, тоді як у ідіобластів і молочних судин (*це клітини, або їхній ряд, які містять латекс — молочний сік*) накопичується у вакуолях. Молочні судини широко варіюють за своєю структурою, як і латекс за складом.

Відомо більше 12 500 видів латексних рослин, від трав'янистого молочаю (*Euphorbia*) до каучуконосів (*Hevea*).

Розрізняють поодинокі (*нечленисті*) молочні судини та злиті клітини (*членисті молочники*). Подібно до клітинного соку латекс у вигляді суспензії містить вуглеводи, органічні кислоти, алкалоїди, стерини, жири, таніни і т. п. Секреторні клітини характеризуються агранулярним ендоплазматичним ретикулумом, який, можливо, бере участь у синтезі терпеноїдів.

У молочних судин протопласт живий, цитоплазма пристіночна, є ядро, а решта простору клітини зайнята латексом.

Для таких клітин характерна наявність лейкопластів, мітохондрій, ліпідних краплин. Цікаво, що оболонки молочних судин не дерев'яніють, вони, очевидно, пластичні. В молочниках виявлено цукор *калозу*.

Експериментальні дані свідчать про те, що латекс, зокрема компоненти ефірних олій і смол, синтезується в агранулярному ЕР, мітохондріях, пластидах, навіть в ядрі. Завдяки екскринній секреції крізь плазмалему вони надходять до вільного простору клітинних оболонок, а звідти в канали смоляних ходів або назовні рослин.

Більшість продуктів є похідними ізопрену (C_5H_8). Якщо молочні судини відкриті, то вони виділяють латекс. Непошкоджені судини зберігаються в тургесцентному стані, тобто в стані осмотичної рівноваги з навколишньою паренхімою. Оскільки латекс легко поглинає воду із сусідніх клітин, то вважається, що він пов'язаний із регуляцією водного режиму. Існували різні гіпотези відносно їхньої можливої функції, але найпоширенішою є думка про те, що молочні судини являють собою екскреторну систему рослин.

Однак різноманітність знайдених в латексі речовин (*спирт ліналон — конвалія, коріандр; гераніол — трояндова олія, олії герані, евкаліпту; лімонен — олія кропу, кмину, скипидар; ментоли*

— м'ята перцева; *каучук* і *гута* — гевея, кок-сагиз та багато інших) дає змогу припустити, що молочні судини можуть виконувати найрізноманітніші функції.

9.7. Видільна функція кореневої системи

Кореневі системи рослин виділяють майже всі типи водорозчинних органічних сполук. Процес виділення речовин постійно відбувається в звичайних умовах і є нормальною функцією рослинного організму. В складі корештєвих виділень обов'язковими компонентами є цукри, амінокислоти, а інколи навіть вітаміни, ферменти, леткі органічні речовини. Кількість і склад цих виділень визначається видовими і сортовими особливостями рослин.

За допомогою ізотопного методу, флуоресценції і хроматографічних аналізів показано здатність коренів виділяти специфічні для даного виду рослин речовини. Наприклад, корені яблуні виділяють фенольні речовини, зокрема *флоридзин*, а у виділеннях вівса є речовини типу *лактонів*.

Кількість корневих виділень у представників різних видів рослин неоднакова. Наприклад, із коренів кукурудзи у вигляді органічних сполук виділяється 0,1...0,3 % вуглецю асимілятів, які надійшли з листків, а з кореня бобових — 0,5...0,7 %.

На основі досліджень за допомогою методу ізотопних індикаторів встановлено надзвичайно високу інтенсивність виділення органічного вуглецю і багатьох йонів коренями рослин. Наприклад, ^{14}C , який надходить у листки у вигляді CO_2 , ідентифікується в корневих виділеннях уже через декілька годин.

Водні культури гірчиці та пшениці крізь корені можуть виділяти від 20 до 50 % загального фотосинтетичного вуглецю. За період вегетації крізь корені рослин у навколишнє середовище може бути виділено до 30 % і більше азоту (загального вмісту його в рослинах). Швидкість виділення і поглинання K, Na, Ca, Co, J настільки велика, що рослина за період вегетації здатна поглинути і виділити в десятки разів більше цих елементів, аніж містить їх у собі в будь-який період часу. Встановлено, що близько 12 % ^{45}Ca , який надійшов у рослину, виділяється кореневою системою.

Логічно постає питання щодо доцільності виділення асимільованого вуглецю і раніше поглинутих елементів мінерального живлення. Безперечно, *кореневі виділення рослин є джерелом енергетичного матеріалу в ризосфері*.

По-перше, виділення можуть бути пристосувальною реакцією на зміну умов середовища. Помічено, що висихання

грунту до початку в'янення рослин і наступний вплив його посилюють виділення амінокислот і відновлених сполук у рослин.

о По-друге, виділення позаклітинних гідролаз у ризосферу свідчить про пристосування рослинних форм у процесі еволюції до використання деяких елементів мінерального живлення. Так, фосфа-тазна активність проявляється головним чином у зоні безпосереднього контакту кореневої системи із фосфорильованими сполуками.

Кількість виділених у ґрунт поживних речовин суттєво переважає рівень їхнього вмісту в самому корені.

Секреторні та екскреторні процеси визначаються життєдіяльністю всього організму, а корінь виконує функцію органа виділення. Одним із найбільш переконливих підтверджень інтенсивного виділення коренями речовин є факти від'ємного балансу елементів живлення на останніх етапах онтогенезу рослин. Поглинуті коренями зольні елементи в кінці вегетації в значних кількостях повертаються в ґрунт (рослини можуть втрачати близько 38 % К, 22 % Са і до 10 % Мд). Частина корневих виділень реутилізується тією самою або поруч розташованою рослиною ценозу. Прямий обмін метаболітами коренів сусідніх рослин між собою має, очевидно, провідне значення у взаємозв'язках рослин фітоценозів. Такий взаємний хімічний вплив рослинних організмів відбувається, наприклад, за рахунок виділення рослинами антибіотиків, які пригнічують ріст мікрофлори та інших сполук:

- *маразмінів* — речовин, які викликають в'янення у вищих рослин;
- *фітонцидів* — речовин, які пригнічують мікроорганізми;
- *колінів* — речовин, які негативно впливають на ріст і розвиток вищих рослин.

Термін аделопатія запропонував у 1937 р. Г. Моліш, який вивчав взаємозв'язки між вищими рослинами та мікроорганізмами. Вагомий внесок у розвиток вчення про хімічну взаємодію рослин зробили Г. Моліш, М. Г. Холодний, С. П. Костичев, Г. Грюмер, Б. П. Токін, А. М. Гродзинський, Е. Райс та інші вчені.

Аделопатія — це хімічна взаємодія рослин в екосистемах і фітоценозах.

Хімічна природа фізіологічно активних речовин досить різноманітна: *фенольні сполуки, ефірні олії, леткі терпени, глікозиди, смоли, алкалоїди, дубильні речовини* тощо. Інколи фізіологічно активні речовини утворюються в рослині з неактивних речовин.

За даними А. М. Гродзинського, практично кожна рослина виділяє фізіологічно активні речовини. Він ввів поняття «алелопатичної активності», яке характеризується здатністю рослин накопичувати в довкіллі певну кількість фізіологічно активних речовин.

З перших днів існування, виділяючи перш за все коліни, рослини створюють навкруг власної кореневої системи своє хімічне оточення. Кожна рослина має свою алелопатичну сферу, яка для інших здебільшого шкідлива, а деяким звичним сусідам не тільки не заважає, а й корисна. Не останнє значення має алелопатія у процесі самозрідження дикорослих рослин. Чим густіший стеблостій, тим більше під ним колінів. Алелопатична напруженість досягає такої межі, коли для одних особин вміст колінів ще лишається оптимальним, стимулюючим, а на інші починає діяти згубно. Алелопатія посилює диференціацію, прискорює загибель частини рослин і поліпшує ріст тих, що лишаються. Коліни виділяються не лише живими рослинами, їх чимало є і в мертвих післяжнивних рештках, у знищених бур'янах та органічних добривах.

Ніякого «добровільного» відмирання окремих рослин на користь існування інших особин того самого виду не існує. Внаслідок еволюції у багатьох рослин сформувалась властивість підтримувати у середовищі певний вміст колінів. Якщо цей вміст надто високий, рослини уповільнюють ріст, внаслідок чого знижується й продукування колінів та їхній вміст, а ріст рослин знову прискорюється. В рослинному ценозі А. М. Гродзинський виділив три групи рослин:

активні види, які створюють навколо себе високоактивне алелопатичне поле, завдяки чому вони пригнічують інші види рослин і навіть поступово отруюють самих себе. Такі види ростуть поодинокі, ніколи не створюють травостою, тобто не можуть бути домінантами і розмножуються насінням, яке поширюється вітром або тваринами;

види середньої активності, які розмножуються вегетативним способом, наприклад розростанням кореневищ. Такі рослини легко витісняють інші, формуючи зарості. З часом, внаслідок самоотруєння, всередині таких заростей рослини поступово відмирають, випадають і розпочинає рости стійке до колінів різнотрав'я. Нові види рослин можуть бути навіть домінантами проміжних стадій сукцесій;

види невисокої активності — це переважно доміанти фітоценозів. Навколо власних кореневих систем рослини домігантних видів створюють певне алелопатичне оточення, яке протидіє іншим видам, проте не спричинює самоотруєння, тому види невисокої активності можуть тривалий час займати одну й ту саму територію.

Вивчаючи хімічну взаємодію у фітоценозах, А. М. Гродзинський описав 15 різних механізмів алелопатичного впливу одних рослин на інші. Він встановив, що алелопатична взаємодія відбувається крізь ґрунт. Алелопатичний взаємовплив викликає структурно-функціональні зміни в життєдіяльності рослинного організму. Це явище слід враховувати в сільськогосподарському виробництві під час розробки структури агрофітоценозів, для запобігання ґрунтової монокультури, для боротьби з бур'янами та збудниками хвороб.

Останнім часом виявлено (В. П. Патики, 2003), що кореневі виділення — важливе джерело енергетичного матеріалу для процесу несимбіотичної азотфіксації. У вигляді корневих виділень безпосередньо на процес азотфіксації витрачається від 25 до 37 % вуглецю, фотосинтезованого рослиною. На основі цих даних зроблено висновок, що завдяки трансформації вуглецю кореневого ексудату популяція азотфіксуючих бактерій одержує енергію для інтенсифікації мікробіологічної фіксації вільного азоту атмосфери. Крім того, ризосферна мікрофлора забезпечує рослину і насамперед її кореневу систему вітамінами, потреба в яких не задовольняється через слабкий синтез і недостатнє надходження їх із надземних органів.

Коренева ексудація — обов'язкова «стаття витрат» асимілятив рослинами. Це важливий елемент біології ґрунту, який зумовлює розвиток специфічних типів ризосферних мікроорганізмів і має суттєве значення у симбіотичних взаємовідношеннях між вищими та нижчими організмами.

9.8. Леткі виділення рослин

Повітря навколо рослин завжди сповнене якимось запахом, насичене ароматичними газами і парами. Кожному відомо, як пахнуть квіти, набубнявілі бруньки, пріле листя, навіть родючий ґрунт або болотний мул. Пояснюється це тим, що є багато рослин з дуже біологічно активними леткими виділеннями (А. М. Гродзинський, 1983). Під леткими виділеннями розуміють різні речовини, що виділяються надземними частинами та органами

рослин, які не локалізовані в залозах, досить різноманітні і не завжди ідентифіковані. Для збору летких речовин застосовують різні способи, в основі яких лежить один і той самий принцип: рослини вміщують в герметичну камеру, крізь яку продувається очищене повітря. Якісний аналіз летких виділень проводять за допомогою різних хімічних методів мікроаналізу — газової та газово-рідинної хроматографії, полярографії, мас-спектрометрії.

У летких виділеннях виявлено ряд речовин різноманітної природи: *водень, синільна кислота, ефірні олії, вуглеводні (ізопрен, етилен, пропілен, бутілен, ізобутілен), альдегіди (мурашиний, оцтовий, пропіоновий, масляний), спирти (метанол, етанол, пропанол), кетони, органічні кислоти, складні ефіри, речовини гормональної природи* тощо. Практичне значення летких виділень зумовлено їхньою біологічною дією і полягає у використанні взаємовпливу (позитивного чи негативного) рослин у фітоценозах. Наприклад, біологічне призначення парів ефірної олії, як гадають, полягає в охолодженні рослини та захисті її від надмірного випаровування води. Цілком імовірно, що леткі виділення слугують для віднадження комах і трав'янистих тварин і для аллопатичного впливу на оточуючі рослини. З лікувальною метою широко використовуються фітонцидні властивості летких виділень як культурних видів рослин, так і дикорослих.

Хімічний склад багатьох летких виділень ще не вивчено, але відомо, що вони дуже часто є токсичними для людини. Наприклад, листки ломиносу прямого (*Clematis recta*) виділяють таку кількість леткого алкалоїду типу протоанемоніну, що, залишивши рослину в кімнаті, можна зазнати отруєння. Газоподібні виділення волоського горіха також досить шкідливі. Леткі фітонциди полину, борщівника, черемхи, мигдалю та десятків інших рослин згубно діють на мікроорганізми, нижчі тварини і рослини, гальмують проростання насіння, фотосинтез та інші функції рослинного організму.

Нечисленні аналізи, проведені до цього часу, вказують, що глинисті часточки звичайного ґрунту адсорбують з повітря найрізноманітніші леткі речовини: суміш карбонових кислот, аміак, вуглеводні, альдегіди, кетони, складні спирти, ефірні олії тощо. Леткі сполуки ґрунту дають змогу на чистому склі розростатися колоніям мікроорганізмів без будь-якого іншого підживлення.

Ароматичні речовини продукуються також коренями рослин, набувнявілим насінням. Багато летких сполук утворюється під час перегнивання рослинних решток — це спирти, альдегіди, кетони, оксикислоти. Тож не дивно, що кожен ґрунт має свій запах. Росли-

ни дуже сильно реагують на запахи землі. Адсорбовані ґрунтові гази і леткі речовини можуть поглинатися й засвоюватися рослинами. Оскільки ці сполуки здебільшого фізіологічно активні, вони або стимулюють, або гальмують процеси росту рослин.

Крім того, леткі речовини ґрунту впливають і на смакові якості рослинної продукції. Це питання вимагає наукових досліджень, адже з практики виноградарства відомо, що особливості ґрунту дуже впливають на «букет» вина. Можна виростити один і той самий сорт винограду в тотожних умовах, але вино з нього не матиме характерного комплексу смакових якостей.

Аналогічно смак картоплі визначається не лише вмістом крохмалю чи інших поживних речовин, але й умовами, де даний сорт вирощували. На легкому піщаному ґрунті, який не накопичує летких сполук, вона смачніша, ніж на глинистому ґрунті або торф'яниках.

Отже, для життя й продуктивності рослин леткі виділення рослин і ґрунту мають досить важливе значення, тому ця проблема вимагає значної уваги. Це перспективне поле діяльності для майбутніх дослідників і великий резерв подальшого зростання родючості ґрунтів.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Дайте визначення понять «секреція» та «екскреція».
2. На які групи класифікують продукти, що виділяються рослинним організмом або клітиною?
3. Назвіть механізми виділення речовин рослинами.
4. Схарактеризуйте мерокринну, апокринну та голокринну секреції.
5. Яким чином відбувається транспортування гранул по системі мікрофіламентів і мікротрубочок цитоскелета?
6. Назвіть зовнішні секреторні структури рослин.
7. Поясніть, як відбувається виділення нектару.
8. Яку функцію виконують внутрішні секреторні структури?
9. Охарактеризуйте видільну функцію кореневої системи.
10. Охарактеризуйте явища алелопатії.
11. Яка хімічна природа летких виділень у рослин?

ТЕМА 10. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

План.

- 10.1. Поняття „ріст” та „розвиток” рослин.
- 10.2. Тип росту рослин, що визначається положенням меристем.
- 10.3. Гетерогенність клітин в меристемі. Меристема спокою. Меристема чекання. Їх фізіологічне значення.
- 10.4. Фізіолого – біохімічні особливості перших етапів проростання насіння. Послідовність росту різних частин зародка.
- 10.5. Штучна культура ізольованих клітин, тканин і органів, практичне значення. Метод меристемних культур і його застосування в біотехнології.
- 10.6. Залежність ростових процесів від температури, світла (синього, червоного), водозабезпечення, мінерального живлення, аерації.
- 10.7. Подразливість і реакція рослин. Фітохром. Хімічна природа і фізіологічна роль.
- 10.8. Рухи рослин. Способи рухів у рослин: внутрішньоклітинні, таксиси, верхівковий ріст, ростові рухи. Тургорні рухи. Фізіологічна природа ростових рухів.
- 10.9. Розвиток рослин. Етапи органогенезу вищих рослин.
- 10.10. Фізіологія запилення і запліднення.
- 10.11. Цвітіння рослин і методи його регуляції за допомогою факторів зовнішнього середовища. Система внутрішньоклітинної регуляції цвітіння.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусяєнко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 321 - 357.
2. Х. Сухарева. Фізіологія рослин. – К., „Радянська школа”, 1972. – ст. 145 - 173.

10.1. ПОНЯТТЯ „РІСТ” ТА „РОЗВИТОК” РОСЛИН

Здатність до росту – одна з головних особливостей живих рослин. Розвиток зрілої рослини включає в себе поділ клітин, їх ріст шляхом розтягування, диференціацію клітин та окремих органів (корені, стебла, листки, квіти) і цілий ряд складних, надзвичайно координованих хімічних перетворень.

Кінцева форма рослини визначається як генетичною програмою, так і дією зовнішніх факторів, які впливають на їх реалізацію. Генотип програмує межі мінливості рослинного організму, від середовища ж залежить, яким буде в цих рамках тип його розвитку. **Ріст** – це незворотне збільшення розмірів рослин (їх органів), що зумовлене новоутворенням органів, клітин або окремих їх елементів за рахунок біосинтетичних процесів.

Розвиток – це сукупність якісних морфологічних та фізіологічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу (онтогенезу), які зумовлені генотипом та фенотипом.

Всі стадії росту пов'язані з біохімічною активністю усіх метаболічних циклів, насамперед з білковим синтезом, в ході якого генетична інформація ДНК реалізується у відповідних ферментних комплексах, структурних білках тощо. Ферменти, у свою чергу, регулюють функціональну активність клітин. Зміни, які відбуваються на клітинному рівні і впливають на формування як окремих органів, так і організму в цілому, називають **морфогенезом**, тобто формування у рослини включає в себе процеси закладання, росту і розвитку клітин (цитокінез), тканин (гістогенез), органів (органогенез). Ріст може бути позитивним, коли анаболізм переважає над катаболізмом, і від'ємним, коли катаболізм переважає над анаболізмом (при проростанні насіння і формуванні проростка). Прикладом позитивного росту може бути поява пагонів нових листків. Поява ж квітів – якісно новий стан рослинного організму, який свідчить про те, що в ньому відбулись глибокі біохімічні й фізіологічні зміни. Тому цвітіння – показник розвитку рослин. Разом з цим слід підкреслити єдність цих процесів. Адже поява квітки або якісно нових листків завжди супроводжується збільшенням розмірів листкових зачатків, квіткових бруньок, в процесі якого зростає кількість клітин, тобто відбувається ріст.

10.2. ТИП РОСТУ РОСЛИН, ЩО ВИЗНАЧАЄТЬСЯ ПОЛОЖЕННЯМ МЕРИСТЕМ

У рослинних організмів, на відміну від тварин, ріст відбувається лише в певних ділянках, які називають меристемами (виняток становить лише стадія розвитку зародка).

Меристеми – це група клітин, які зберігають здатність до мітотичного поділу. Вони і дають початок різноманітним тканинам в рослинному організмі.

Існує 3 типи меристем: апікальна, яка знаходиться в кінчиках кореня та пагонів, забезпечує первинний ріст, тобто ріст у довжину.

Латеральні меристеми або камбій, знаходиться в більш старих частинах рослин, наприклад, корковий камбій – фелоген і забезпечує вторинний ріст, тобто потовщення.

Інтеркалярний тип знаходиться між певними постійними тканинами, наприклад у вузлах злаків. Він дає змогу процесам росту в довжину на проміжних ділянках.

Клітини апікальних меристем називають ініціальними. Вони є первинними за походженням. Під час поділу в процесі мітозу

одна з дочірніх клітин залишається в меристемі, а інша збільшується в розмірі і диференціюється, що б стати постійною частиною в певних тканинах.

10.3. ГЕТЕРОГЕННІСТЬ КЛІТИН В МЕРИСТЕМІ **МЕРИСТЕМА СПОКОЮ** **МЕРИСТЕМА ЧЕКАННЯ ЇХ ФІЗІОЛОГІЧНЕ** **ЗНАЧЕННЯ**

Клітини меристеми гетерогенні, тобто вони мають повний набір генів, здатний забезпечити розвиток організму рослини в необхідному напрямку залежно від умов, що склалися.

В основі якісних відмін між клітинами лежать процеси диференціальної активності генів. Кожна вегетативна в своєму геномі містить повну інформацію про розвиток всього організму і в певних умовах може дати початок формуванню тих або інших органів або навіть цілої рослини. Це явище має назву **тотипотентність**.

Однак, коли ця клітина знаходиться в межах організму, то вона реалізує лише частину своєї інформації. Сигналом для експресії (початку) тієї чи іншої програми (ефектором) служить певне співвідношення фітогормонів, метаболітів, фізико – хімічних факторів.

Під **фізіологічним спокоєм** розуміють затримування проростання, зумовлене властивостями зародка або оточуючих його тканин.

В стані спокою меристеми сховані в насінні під покривними тканинами бруньок, знаходяться в захищеному від несприятливих умов стані. Їх стійкість в період спокою визначається слабким обміном речовин, особливо низькою ефективністю дихання, блокуванням багатьох генів. Стан спокою регулюється балансом фітогормонів. Основним інгібітором росту є абсцизова кислота, що продукується листками.

Фізіологічне значення меристем впокою і меристем чекання полягає у виробленні в рослин пристосування до перенесення несприятливих умов навколишнього середовища.

10.4. ФІЗІОЛОГО – БІОХІМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПЕРШИХ **ЕТАПІВ ПРОРОСТАННЯ НАСІННЯ** **ПОСЛІДОВНІСТЬ РОСТУ РІЗНИХ ЧАСТИН ЗАРОДКА**

Джерелом гіберелінів, фітогормонів, що стимулюють проростання насіння є зародок. В сухому насінні гібереліни

знаходяться в зв'язаному стані. Вони активуються та частково утворюються заново під впливом набухання. Так, як гідролази, зокрема нуклеази, каталізують розпад нуклеїнових кислот, з'являються пуринові основи, які дають початок фото гормону цитокініну. Одночасно під впливом протеаз білки розпадаються до амінокислот, серед яких є триптофан, який є посередником фітогормону ауксину. Цитокініни та ауксини і регулюють ріст зародка.

Росту органів зародка сприяють і ферменти пектинази і целюлоза. Ендороманнази розщеплюють поліцукри (маннази), які з'єднують фібрили целюлози, чим дають змогу зародковій осі подолати опір ендосперму.

Після періоду спокою розпочинається розвиток зародка. Для цього відбувається адсорбція води крізь мікропіле та насінні оболонки за рахунок колоїдів, якими є білки, крохмаль, геміцелюлози, пектинові волокна. Набухання цих речовин створює таку силу, якої достатньо для розривання оболонки, що оточує насінину. Далі шляхом осмосу вода пересувається від клітини до клітини і в процесі транспортування активує цілий ряд біохімічних процесів, насамперед, гідролізує запасні поживні речовини. Для нормального проростання потрібні певні температури, які впливають на швидкість ферментативних реакцій, а також вільний доступ кисню. Енергія, необхідна для синтетичних процесів надходить за рахунок дихання.

Ріст зародка відбувається шляхом поділу клітин та їх диференціювання. Перша ознака росту – це поява зародкового коріння, що характеризується позитивним геотропізмом. Потім з'являється пагін – плонула або брунечка, яка має від'ємний геотропізм, тобто росте вгору. Розрізняють два типи проростання: залежно від того, чи сім'ядолі залишаються під землею, чи виносяться на поверхню ґрунту. У дводольних при витягуванні міжвузля, яке знаходиться безпосередньо під сім'ядолями (гіпокотиль), сім'ядолі виносяться на поверхню. Таке проростання називають епігеальним. Якщо ж міжвузля, що знаходиться над сім'ядолями (епікотиль) витягується, то сім'ядолі залишаються під землею і такий тип проростання називають гіпогеальним. В обох випадках зігнута частина міжвузля захищає сім'ядолю від руйнування, а з'явившись на світло ця ділянка відразу випрямляється.

У злакових плюнула захищена чохлами – колеоптилем. Перший листок з'являється через колеоптиле і швидко розпускається під впливом світла.

10.5. ШТУЧНА КУЛЬТУРА ІЗОЛЬОВАНИХ КЛІТИН, ТКАНИН І ОРГАНІВ, ПРАКТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ МЕТОДУ МЕРИСТЕМНИХ КУЛЬТУР І ЙОГО ЗАСТОСУВАННЯ В БІОТЕХНОЛОГІЇ

Під методом культури тканин розуміють вирощування *in vitro* ізольованих клітин, їхніх структур, тканин, органів у стерильних умовах на штучних поживних середовищах. В останні роки значно виросла зацікавленість вчених методом культури тканин. Це пояснюється підвищенням ролі клітинних культур у фундаментальних дослідженнях фізіології, цитології рослин, а також можливостями практичного використання клітинних технологій.

Клітини різних тканин, органів функціонують *in vitro* в специфічних метаболічних умовах. Це є науковою основою для розробки різних за складом поживних середовищ. Тепер їх створено більше ста. Обов'язковими компонентами поживних середовищ є джерело мінерального живлення, певні макро і мікроелементи, вуглеводи, біологічно активні речовини, які регулюють процеси поділу клітин та їх диференціацію. Особливо важлива регуляторна роль ауксинів та цитокінінів та їх співвідношення.

Всі проблеми, які вирішуються методом культури тканин діляться на 3 групи: перша вирішується на основі епігенетичної зміни генетичної інформації, її поступової реалізації під впливом умов вирощування *in vitro*. Друга група проблем вирішується на основі зміни генетичної інформації шляхом мутагенезу. Вирішення проблем біології рослин має важливе значення, бо воно пов'язане з одержанням нових штамів клітинних ліній, які становлять інтерес для клітинної селекції. Третя група проблем вирішується методом культури тканин на основі перенесення та інтеграції генетичної інформації.

Культуру меристем використовують для швидкого клонального мікро розмноження та оздоровлення рослин. У виробничих умовах цей метод уже використовується для оздоровлення та швидкого клонального розмноження на безвірусній основі в технології насінництва картоплі.

Можливість застосувати методи розмноження *in vitro* встановлено для більш ніж 400 видів рослин з 82 родин. Клональне мікро розмноження може бути використане для створення колекцій сортів і видів, збереження геномів зникаючих та рідкісних рослин.

10.6. ЗАЛЕЖНІСТЬ РОСТОВИХ ПРОЦЕСІВ ВІД ТЕМПЕРАТУРИ, СВІТЛА (СИНЬОГО, ЧЕРВОНОГО), ВОДОЗАБЕЗПЕЧЕННЯ, МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ, АЕРАЦІЇ

Рослини можуть жити лише в певних сприятливих умовах. Особливо важливе значення для росту мають температура, світло, вологість ґрунту і повітря, структура ґрунту та його хімічний склад, біологічні фактори – мікроорганізми, рослинні й тваринні організми.

При температурах нижчих від нуля більшість вищих рослин не росте. Високі температури (понад 30⁰ С) також сповільнюють ріст більшості рослин. Оптимальна температура, при якій ріст найінтенсивніший для різних видів рослин неоднакова. Для південних рослин (гарбуз, кукурудза) – 37⁰ – 44⁰ С. А для альпійських і арктичних видів 10⁰ С є максимальною температурою. Насіння пшениці, ячменю, вівса, жита, гречки найкраще проростає при температурі 25⁰ – 31⁰ С.

Значний вплив на ріст рослин має світло. Рослини, які тривалий час росли в темряві, не мають зеленого забарвлення, їх стебла надмірно видовжені, а листки недорозвинуті. Такі рослини називаються етіолованими. У них погано виражена фаза диференціації, тому механічні і провідні тканин майже не розвиваються. Пагони виростають слабкі й кволі. Особливе значення для росту рослин мають сині й фіолетові промені. На світлі, в якому багато цих променів, виростають міцні низькорослі рослини.

Вологість ґрунту і повітря також впливає на ріст і розвиток. Якщо в ґрунті не вистачає води, її витрати надземними частинами рослини в процесі в процесі транспірації не поповнюється, синтетичні процеси в цитоплазмі сповільнюються, внаслідок чого послаблюються і процеси росту. Від нестачі води утворюються дрібноклітинні й низькорослі рослини з малою листовою поверхнею.

Висока вологість повітря посилює ріс, внаслідок чого утворюються широко, але тонкі листові пластинки і дуже витягнуті неміцні стебла.

Земні рослини належать до аеробних організмів, тому наявність кисню – необхідна умова росту рослин. Надземні органи рослин не відчують нестачі кисню в повітрі. Ріст кореневої системи при поганій аерації ґрунту може пригнічуватися, однак тут мають значення ще й видові особливості рослин. Наприклад, корені рису менш вимогливі, аніж корені пшениці, щодо вмісту кисню в ґрунті, а корені помідорів і картоплі можуть розвиватися лише при 16 % концентрації кисню в ґрунтовому повітрі.

Ріст рослин сповільнюється і припиняється зовсім, коли відсутні всі або хоча б 1 елемент мінерального живлення.

10.7. ПОДРАЗЛИВІСТЬ І РЕАКЦІЯ РОСЛИН

ФІТОХРОМ

ХІМІЧНА ПРИРОДА І ФІЗІОЛОГІЧНА РОЛЬ

У рослини немає спеціалізованої нервової тканини, але функція збудження їм властива, як і всім живим організмам.

Подразливість – це здатність живих організмів, їхніх клітин відповідно реагувати на стресові умови, зовнішні зміни адаптивними, тобто пристосувальними реакціями.

Під **подразненням** розуміють зовнішній хімічний або фізичний вплив (світло, гравітація, температура, дотик, струс тощо), який спричинює рух рослин, але не постачає необхідної для цього енергії. В багатьох випадках подразнення зумовлює збудження, яке розпочинається з появи електричного потенціалу дії. В нормі рослинна клітина має від'ємний потенціал спокою від 50 до 200 мВ. У відповідь на подразнення виникає потенціал протилежного знака (потенціал дії), який іноді може повністю компенсувати потенціал спокою, а то й зумовлює появу потенціалу з оберненим знаком. Ефектом подразнення (R) є функція кількісного подразнення, тобто добуток його інтенсивності на тривалість дії $R = f(i * t)$. Тривалі подразнення знижують чутливість і ведуть до адаптації.

Дослідження пігментів, які відповідають за фотоперіодичну реакцію рослинного організму, призвели до висновку, що перехід до фази цвітіння в рослин як короткого, так і довгого дня контролюється тим самим пігментом.

Пізніше виявилось, що такі різноманітні реакції як проростання насіння, деетіоляція проростків та індукція цвітіння регулюються тим самим пігментом. У 1959 р. Г. Бортуїк із співробітниками (США) назвали цей пігмент фітохромом.

Фітохром – це ліпопротеїновий фермент, який, ймовірно, локалізований в мембранах рослин і може легко змінювати свою

форму та максимумі світло поглинання під дією світла. Дві форми даного пігменту дістали назву Φ_c (фітохром, який поглинає червоні промені з максимумом в області 600 нм.) та $\Phi_{д.ч.}$ (поглинає дальні червоні промені при 730 нм.).

Молекула фітохрому складається з двох частин: відносно невеликого хромофору, що поглинає світло, та значно більшого безбарвного білка. Перетворення Φ_c в $\Phi_{д.ч.}$ при короточасній дії червоного світла впливає на біохімічні реакції рослин протягом кількох годин наступної темряви.

За участю фотохромної системи зелена рослина схожа на машину, що приводиться в дію світлом і живе в постійній залежності від падаючих на неї квантів.

10.8. РУХИ РОСЛИН

СПОСОБИ РУХІВ У РОСЛИН: ВНУТРІШНЬОКЛІТИННІ, ТАКСИСИ, ВЕРХІВКОВИЙ РІСТ, РОСТОВІ РУХИ ТУРГОРНІ РУХИ ФІЗІОЛОГІЧНА ПРИРОДА РОСТОВИХ РУХІВ

Руси у вищих рослин не пов'язані із значними переміщеннями у просторі. Вони охоплюють руси окремих органів – кореня, стебла, листків, квіток.

Ростову реакцію, яка спричинює вигин частин рослини в бік зовнішнього стимулу, що визначає напрямок руху називають тропізмом. Відповідно може бути позитивний і від'ємний тропізм. Вони виступають як результат більш швидкого росту клітин розтягуванням на одній певній стороні пагона, кореня чи листка. Згідно з гормональною теорією тропізмів Холодного – Вента зовнішні подразники індують відповідну електрополяризацію тканин, в результаті чого транспортування ауксинів, а значить і ріст, стає асиметричним. В механізмі тропізмів беруть участь також абсцизова кислота та інші фактори.

Залежно від природи подразника розрізняють гео-, геліо-, фото-, тигмо-, гідро-, аеро-, термо-, електро-, травмотропізми.

Геліотропізм – явище, коли листки і квіти повертаються протягом доби, орієнтуючись перпендикулярно або паралельно до сонячних променів.

Настичні руси. Ріст властивий усім органам рослин, хоча і з неоднаковою інтенсивністю. Він характерний також і для квіток і пов'язаний з ростовими русами, які називають настіями. Настичні руси властиві тим органам, які мають двобічну симетричну будову.

Можна спостерігати виникнення рухів, коли світло періодично змінюється темрявою (фотонастії), а тепло – холодом (термонастії).

Фотонастичні рухи спостерігаються у квіток. Квіти кульбаби на ніч закриваються, а на день розкриваються. Протилежне явище спостерігається у нічних квітів, у яких на світлі квітка закривається, а при зменшенні інтенсивності освітлення розкривається.

Термонастії спостерігаються у квіток тюльпана і шафрана. Квітки названих рослин розкриваються при температурі повітря 20° – 25° C; при стійкому зниженні температури вони закриваються.

Всім відома чутлива рослина мімоза соромлива (*Mimosa pudica*). Вона різко реагує на „шокові” впливи – **сейсмонастії**. Подразнення кінчиків їхніх листочків зумовлює їх складування уже через кілька секунд. Вважають, що механізм сейсмонастичних рухів зумовлюється **зміною тургору верхньої та нижньої половини зчленування**, яка підтримує листок у піднятому стані. Це так звані тургорні рухи.

10.9. РОЗВИТОК РОСЛИН ЕТАПИ ОРГАНОГЕНЕЗУ ВИЩИХ РОСЛИН

Розвиток – це сукупність якісних морфологічних та фізіологічних змін рослини на окремих етапах її життєвого циклу (онтогенезу), які зумовлені генотипом та фенотипом.

Розвиток вищих рослин розподіляють на такі етапи: ембріональний, ювенільний (молодість), репродуктивний (зрілість) та старіння.

Ембріональний етап онтогенезу характеризує розвиток зародка від зиготи до появи перших справжніх листочків.

Ювенільний етап розпочинається з проростання насіння чи органів вегетативного розмноження (бульби, цибулини) і характеризується швидким нагромадженням вегетативної маси. На даному етапі рослин не здатні до статевого розмноження.

Етап зрілості (репродуктивний етап). Це період підготовки до цвітіння, час формування та росту насіння і плодів, утворення органів вегетативного розмноження.

Етап старіння та відмирання – час від повного припинення плодоношення до природної смерті організму.

10.10. ФІЗІОЛОГІЯ ЗАПИЛЕННЯ І ЗАПЛІДНЕННЯ

Увесь процес, пов'язаний із заплідненням, можна розділити на чотири фази: запилення, проростання пилку, ріст пилкової трубки в тканинах стовпчика маточки та власне запліднення, тобто утворення зиготи.

Після того, як в пилкових мішках сформується пилкове зерно, стінки пиляків підсихають, траскаються, що зумовлює вивільнення пилку. Перенесення пилкових зерен на приймочку маточки називають запиленням. Розрізняють самозапилення, коли пилок потрапляє на приймочку тієї самої квітки, й перехресне запилення, при якому пилок з квіток однієї рослини потрапляє на приймочки квіток іншої. Спосіб запилення залежить від будови й фізіологічних особливостей квіток, зовнішніх умов тощо.

Зигота у покритонасінних утворюється в результаті злиття спермію чоловічого гаметофіту з яйцеклітиною. В зародковому мішку відбувається відкрите С.Г. Навашніним (1898 р.) подвійне запліднення. Суть його в тому, що другий спермій пилкової трубки зливається з вторинним (диплоїдним) ядром центральної клітини зародкового мішка, що далі спричинює утворення ендосперму.

Хронологічна послідовність диференціювання зародка на окремі спеціалізовані частини наступна: формування групи клітин зародка, ініціювання частин пагона (квадрант) поява гіпофіза, як ініціальної клітини кореня → закладання примордіїв сім'ядоль з одночасним гальмуванням ділення клітин на ділянці між ними; → поява прокамбію. Ускладнення внутрішніх кореляційних взаємовідносин між клітинами різних ділянок зародка, ймовірно, свідчить про становлення власної гормональної системи новоутвореного організму.

Після запліднення насінний зачаток уже називають насінною, а зав'язь – плодом. Зигота росте шляхом багатократного мітотичного ділення, перетворюючись на багатоклітинний зародок, який складається з первинного пагона або плюмули, первинного кореня та однієї (в однодольних) чи двох (у дводольних) сім'ядолей. Плюмула складається із стебла, першої пари справжніх листочків та термінальної бруньки. Триплоїдне ядро первинного ендосперму теж багаторазово ділиться (мітотично), утворюючи ендосперм.

10.11. ЦВІТІННЯ РОСЛИН І МЕТОДИ ЙОГО РЕГУЛЯЦІЇ ЗА ДОПОМОГОЮ ФАКТОРІВ ЗОВНІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА СИСТЕМА ВНУТРІШНЬОКЛІТИННОЇ РЕГУЛЯЦІЇ ЦВІТІННЯ

Більшість рослин на певній географічній широті щорічно зацвітають приблизно в той самий час: фіалки – навесні, троянди – влітку, хризантеми – восени. Як виявилось, цвітіння рослин також контролюється фотоперіодом, в якому беруть участь і фітохром, і температурний фактор (яровізація).

Першою ознакою переходу від вегетативного росту до репродуктивного є підвищення синтезу ДНК та мітотичної активності в апікальній меристемі. Меристема відповідно розширюється, розтягується, починають формуватися квіткові горбики. Як правило, спочатку в конусі наростання зменшується вміст гістонів клітинних ядер, потім зростає вміст РНК та білків. І лише після цього різко збільшується синтез ДНК та частота мітозів. Передбачають, що в основі утворення квітки лежить диференційована активація генів.

Академік М.Х. Чайлахян (1937 р.) запропонував гормональну концепцію цвітіння, за якою в листках, під впливом сприятливого фотоперіоду відбувається утворення особливого гормону цвітіння – флоригену.

Пізніше (1956 р.) Чайлахян змінив свою гіпотезу і висловив припущення, що флориген має бікомпонентну природу і складається з гіберелінів та андезинів, причому перші зумовлюють утворення і ріст квіткових пагонів (стебел), тоді як андезини індукують закладання квіток. Передбачається, що в цих процесах беруть участь інші, невідомі до цього часу фітогормони.

ТЕМА 11. ФІЗІОЛОГІЯ СТІЙКОСТІ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ФАКТОРІВ ЗОВНІШНЬОГО СЕРЕДОВИЩА

План.

- 11.1. Стійкість рослин – адаптивне пристосування до конкретних умов існування.
- 11.2. Поняття про стреси, їх різноманітність.
- 11.3. Холодостійкість. Морозостійкість.
- 11.4. Загартування рослин.
- 11.5. Зимостійкість. Причини загибелі рослин при випріванні, випиранні, під льодовою кіркою, вимоканні.
- 11.6. Підвищення зимостійкості рослин.
- 11.7. Методи визначення морозостійкості.
- 11.8. Посухостійкість та жаростійкість рослин. Вплив зневоднювання та перегріву на фізіологічні процеси.
- 11.9. Солестійкість рослин. Галофіти. Заходи, спрямовані на підвищення солестійкості рослин.
- 11.10. Газостійкість рослин. Основні види шкідливих інгредієнтів. Методи підвищення газостійкості.
- 11.11. Стійкість рослин до радіації. Механізм підвищення радіостійкості.
- 11.12. Стійкість рослин до інфекційних захворювань. Фізіологія хворої рослини. Фітоімунітет.

Рекомендована література:

1. М.М. Мусієнко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1995. - ст. 422 - 447.
2. Д.П. Проценко. Фізіологія рослин. – К., „Вища школа”, 1978. – ст. 335 - 350.
3. Н.И. Якушкина. Физиология растений. – М., «Просвещение», 1980. - ст. 284 - 292.

11.1. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН – АДАПТИВНЕ ПРИСТОСУВАННЯ ДО КОНКРЕТНИХ УМОВ ІСНУВАННЯ

Стійкість рослин – це реакція організму на дію несприятливих факторів і здатність витримувати стресові навантаження і ймовірність ефективного функціонування біологічного об’єкта і форма або фактор надійності організму як живої системи. Селекціонери визначають стійкість рослин як здатність зберігати високу продуктивність в несприятливих умовах; екологи – здатність живої системи завдяки внутрішнім механізмам захисту протистояти зовнішнім стресовим впливам, захищатися від них, адаптуватися до них без істотних змін структурно – функціональних параметрів або швидко повертатися до стійкого парастабільного стану, якщо цей вплив зумовив лише тимчасове

відхилення системи від заданої програми. Так чи інакше стійкість поєднують з ідеєю самозбереження.

Які ж процеси в організмі забезпечують його стійкість?

З одного боку – це метаболізм, як сукупність обміну речовин, функція якого полягає у забезпеченні біосистеми енергією та пластичними речовинами. З іншого – генетичні та фізіологічні механізми регуляції життєдіяльності. Життєздатність в умовах несприятливих факторів потребує включення додаткових механізмів регуляторних систем з метою забезпечення стаціонарного стану внутрішнього середовища, а потім і стаціонарного стану не рівноваги. Якщо ж це не можливо – організм гине.

Розрізняють генетичну адаптацію, аклімацию, акліматизацию та швидку адаптацію організму.

11.2. ПОНЯТТЯ ПРО СТРЕСИ, ЇХ РІЗНОМАНІТНІСТЬ

П.О. Генкель (1985 р.) вперше ввів термін фітострес як визначення реакції рослинного організму на несприятливі умови існування. Якщо вплив стресового фактора не досягає порогових значень, можуть виникати процеси, які формують стійкість організму (фаза адаптації). Після припинення дії негативного фактора можливе відновлення функцій організму (фаза реституції або відновлення). В летальних межах стресовий вплив призводить до пошкодження організму та його загибелі. Вся послідовність реакцій на стрес зводиться до одного – підтримка гомеостазу рослинного організму в стресових умовах. Він забезпечується складною і до кінця не вивченою системою механізмів адаптації, яка направлена на послаблення дії стресора на рослину, яка шкодить.

Різноманітність стресових ситуацій: посуха, жара, холод, мороз, радіація, засолення ґрунтів, токсичні гази і т.д.

11.3. ХОЛОДОСТІЙКІСТЬ МОРОЗОСТІЙКІСТЬ

Серед багатьох екзогенних факторів, до яких рослини здатні формувати стійкість, особливе місце займають процеси, які дозволяють зберегти їх життєздатність в умовах понижених температур. Географічне розповсюдження різних видів рослин тісно пов'язане з температурним фактором.

Відомо, що рослини тропічного поясу не здатні витримувати навіть незначні зниження температури до $+10^0$ - $+12^0$

С. Температурні межі можливого існування для різних організмів досить широкі. Найвищі температури зареєстровані для бактерій ($+88^{\circ}\text{C}$) та синьо-зелених водоростей з гарячих джерел ($+85^{\circ}\text{C}$). Поряд з термофільними організмами в районі Якутії, де температура падає до -68°C флора нараховує близько 200 видів.

У вивченні механізмів температурної адаптації рослинних організмів основне місце займають дослідження залежності швидкості різних фізіологічних – біохімічних процесів від температури.

Здатність теплолюбних рослин витримувати температури дещо вище 0°C називають **холодостійкістю**, тоді як здатність рослинних організмів витримувати температури нижче 0°C називають **морозостійкістю**.

Основною причиною пошкоджень низькою позитивною температурою теплолюбних рослин є порушення функціональної активності мембран внаслідок переходу їхніх насичених жирних кислот із рідинно – кристалічного стану в стан гелю, що спричинює зміни в обміні речовин. В цих умовах відбувається руйнування оптимальної структури пігмент – ліпідно – білкового комплексу, гальмуються його функції, спостерігаються зміни водного балансу.

Виявлено, що ушкодження і загибель зимуючих рослин зумовлені також замерзанням води в міжклітинниках та клітинах, яке супроводжується дегідратацією, осмотичним шоком, механічним травмуванням мембран. Формування морозостійкості зимуючих рослин в онтогенезі розглядається як ланцюг адаптивних перебудов вуглеводного, амінокислотного, білкового, ліпідного обміну, а також зміни окислювально – відновних енергетичних та інших функцій.

Зменшення чутливості до морозів пояснюється, насамперед, тими складними змінами, які виникають у хімічному складі речовин, що містяться в клітині, появі так званих кріопротекторів. До них належать, насамперед, полімери, які здатні зв'язувати воду – гідрофільні білки, моно- та поліцукри, молекули геміцелюлозу тощо. У деяких рослин спостерігається утворення й інших речовин, наприклад, дубильних шестиатомних спиртів (манніт, сорбіт), виникають зміни фізико – хімічного складу біоколоїдів.

Створення високого енергетичного потенціалу – основа процесу адаптації до низьких температур. В умовах зими рослини переходять на анаеробний шлях дихання для додаткових запасів АТФ.

11.4. ЗАГАРТУВАННЯ РОСЛИН

Передпосівне загартування насіння низькими позитивними температурами підвищує холодостійкість. Фундаментальні дослідження, присвячені розробці фізіологічних основ морозостійкості рослин (Максимов, 1952 р.; Проценко, 1958, 1969 рр.; Соловійова, 1967, 1982 рр.) показали, що адаптація до низьких температур супроводжується глибокими змінами інтенсивності та направленості обміну речовин, які сприяють створенню умов для синтезу і нагромадження деяких сполук, найважливішими з яких є вуглеводи, білки та нуклеїнові кислоти.

Неоднакова морозостійкість значно залежить від того, в якому стані рослини вступають у зимівлю. Згідно з теорією І.І. Туманова, рослини проходять три етапи підготовки до зимівлі: перехід до стану спокою та дві стадії загартування. **На першому етапі** при переході до стану спокою спостерігаються зменшення вмісту ауксину та гібереліну і збільшення абсцизової кислоти.

Першу стадію загартування озимі злаки проходять на світлі при інтервалі температур $+5...-5^{\circ}\text{C}$ протягом кількох днів, а деревні породи – кількох тижнів. На фоні поступового припинення ростових процесів відбуваються зміни в метаболізмі та ультраструктурі цитоплазми головним чином за рахунок нагромадження розчинених вуглеводів трансформації ферментів і мембранних білків.

Друга стадія загартування відбувається при поступовому зниженні температури до $-10...-15^{\circ}\text{C}$ і нижче, в результаті чого спостерігається стабілізація структури цитоплазми, відтік води до позаклітинного льоду, після чого клітини здатні витримати дегідратацію макромолекул та мембранних структур.

Отже, найбільш чутливі структури до низьких температур – біологічні мембрани, причому серед молекулярних компонентів їх білкові комплекси є найстійкішими, глюкoпротейди та гліколіпіди займають проміжне положення і ліпіди, найчутливіші до зниження температури. Тому процеси адаптації і стійкості до низьких температур значною мірою зумовлені модифікаціями ліпідів мембран.

11.5. ЗИМОСТІЙКІСТЬ

ПРИЧИНИ ЗАГИБЕЛІ РОСЛИН ПРИ ВИПРІВАННІ, ВИПИРАННІ, ПІД ЛЬДОВОЮ КІРКОЮ, ВИМОКАННІ

Під **зимостійкістю** розуміють здатність рослин переносити комплекс несприятливих факторів зимового періоду року.

Окрім низьких температур озимі рослини пошкоджуються і гинуть від багатьох інших факторів, а саме: льодової кірки, випрівання, вимокання і випирання.

Льодова кірка утворюється на полях в тих місцях, де морози змінюються відлигами. Під кіркою створюється нестача кисню (8 – 10 %) і рослини переходять на анаеробне дихання. При анаеробному диханні утворюється спирт, який є токсичним для рослини. Тканин рослин також пошкоджуються механічним тиском льодової кірки.

Випрівання озимих спостерігається там, де буває потужний сніговий покрив, що лежить 2 – 3 місяці. При відлигах інтенсивність дихання рослин підвищується, кількість цукрів у тканинах знижується з 20 до 2 – 4 %, що призводить до виснаження рослини. Такі рослини навесні пошкоджуються фузorioзом і гинуть.

Вимокання спостерігається весною, коли після розтавання снігу частина рослин на полях залишається під водою. Такі рослини переходять на анаеробне дихання і гинуть від виснаження і токсикації.

Пошкодження озимих рослин від випирання обумовлюється розривами кореневої системи. Воно спостерігається при великих заморозках, коли замерзає верхній шар ґрунту (2,5 – 5 см.), а нижні шари залишаються незамерзлими. Тоді замерзлий верхній шар починає всмоктувати капілярну воду з нижнього, незамерзлого шару. Створюється льодовий прошарок, який піднімає верхній мерзлий шар ґрунту, відриваючи його від незамерзлого шару, що призводить до розривання кореневої системи озимих.

11.6. ПІДВИЩЕННЯ ЗИМОСТІЙКОСТІ РОСЛИН

Для забезпечення нормального переживання рослинами озимих зернових і багаторічних трав несприятливих погодно – кліматичних умов зимового періоду необхідно чітко і на високому технологічному рівні витримувати всі агротехнічні прийоми, а саме:

озимі зернові культури

1. сівбу слід проводити в оптимальні агротехнічні строки, що забезпечить нормальний розвиток озимих, не допустить їх переростання (призводить до випрівання) і вимерзання сходів, що не накопичили вуглеводів у вузлах кушіння. В наших умовах оптимальні строки

- сівби озимої пшениці 15 – 25 вересні, озимого жита – 10 – 20 вересня;
2. дотримуватися оптимальної глибини загортання насіння (4 – 6 см.), що забезпечить вкривання вузла кущіння шаром ґрунту і не допустить випирання посівів при стійких заморозках;
 3. оптимальна реакція ґрунтового розчину (для озимої пшениці - рН 6,5 – 7,5; для озимого жита - 5,5 – 6,5);
 4. внесення повного мінерального добрива з обов'язковим дотриманням співвідношення азоту, фосфору і калію (для озимої пшениці приблизно 1:0,8:1), що забезпечить накопичення цукрів у вузлах кущіння і застереже від вимерзання;
 5. сівбу слід проводити в добре підготовлений і вирівняний ґрунт, що забезпечить рівномірне загортання насіння, „дружні” сходи і попередить утворення мікроблюдець, що не допустить вимокання і випирання.
 6. сівбу слід проводити високоякісним насінням районованих сортів, стійких до вимерзання.

Багаторічні трави для підвищення зимостійкості потребують системного використання, підкошування після випасання худоби і обов'язкового підживлення після використання.

11.7. МЕТОДИ ВИЗНАЧЕННЯ МОРОЗОСТІЙКОСТІ

Фізіологічна характеристика морозостійкості та агротехніка мають велике значення при районування сортів. Окрім того, вони необхідні для селекційного процесу при створенні нових стійких сортів. Тому **в науково – дослідній та практичній роботі застосовують різні методи для фізіологічної оцінки сортів на морозостійкість. В основному ці методи поділяються на прямі польові, прямі лабораторні та суто лабораторні.**

Польові методи ґрунтуються на спостереженні стану рослин безпосередньо в польових умовах на ділянках зз обліком кількості та стану рослин восени і після зимівлі. Так само можна проводити спостереження над плодовими деревами, перевіряючи їх стан навесні. Проте такий метод дуже тривалий, бо не кожної зими бувають великі морози.

Окрім того, протягом зими, що характерно для озимих зернових і багаторічних трав, рослини можуть гинути і від інших

причин. Тому для оцінки на морозостійкість застосовують прямий прискорений лабораторний метод, за яким досліджувані рослини проморожують у певні строки при відповідній температурі, а потім визначають характер пошкоджень та хід регенеративних процесів при сприятливих умовах. Проморожування проводять у спеціальних холодильних камерах, в яких бажана температура створюється за допомогою спеціальних холодильних установок.

Застосовують і непрямі методи, які ґрунтуються на вивченні фізіолого – біохімічних особливостей рослин, пов'язаних з водними їх властивостями, з визначенням фізико – хімічного стану біоколоїдів цитоплазми, з вивченням біохімічних властивостей та напрямку процесу обміну, визначаючи динаміку розчинених цукрів, ліпідів, стан білкового комплексу, активність та напрям дії ферментів, концентрацію клітинного соку, в'язкість цитоплазми тощо.

11.8. ПОСУХОСТІЙКІСТЬ ТА ЖАРОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН **ВПЛИВ ЗНЕВОДНЮВАННЯ ТА ПЕРЕГРІВУ НА** **ФІЗІОЛОГІЧНІ ПРОЦЕСИ**

Водний та високотемпературний стрес зумовлює численні функціональні та структурні зміни в життєдіяльності рослинного організму, знижує продуктивність, а їх глибока, тривала дія спричинює незворотні реакції і загибель рослини.

За характером адаптації до водного стресу рослини поділяють на 3 групи:

- **ефемери**, які уникають негативного впливу водного дефіциту, вегетують лише короткий період, посуху витримують у стані спокою (редиска, зірочки та ін.);
- **посухостійкі**, які здатні використовувати запаси води з глибоких горизонтів ґрунту або запаси водив самих рослинах типу ксерофітів (кактуси);
- **посуховитривалі**, які не втрачають життєдіяльність при значних втратах води. Водний стрес виникає в рослин тоді, коли транспірація перевищує поглинання води коренем (верблюжа колючка).

Виділено дві великі групи видів, які відрізняються за витривалістю до посухи. Це **пойкілогідрові** рослини, які не здатні регулювати свій водний режим та **гомеогідрові**, які здатні до певної міри підтримувати оводненість при водному дефіциті. Для

вияснення фізіологічних механізмів стійкості істотно значення має послідовність пошкоджень окремих життєвих функцій у міру розвитку водного дефіциту та перегріву. Найбільш чутливий до нестачі води ріст клітин, дещо менш чутливі синтетичні процеси, зокрема синтез білків.

Відомо, що інтенсивність росту регулюється фітогормонами. В міру зростання посухи в тканинах нагромаджуються стрес – гормони – етилен та АБК, знижується рівень ауксинів, гіберелінів, цитокінінів. Сигналом для утворення інгібітора росту абсцизової кислоти (АБК) є втрата тургору.

В умовах посухи АБК із хлоропластів пересувається з клітин мезофілу в епідерміс до замикаючих клітин продохів, спричинюючи їх закривання.

11.9. СОЛЕСТІЙКІСТЬ РОСЛИН

ГАЛОФІТИ

ЗАХОДИ, СПРЯМОВАНІ НА ПІДВИЩЕННЯ СОЛЕСТІЙКОСТІ РОСЛИН

Близько $9 * 10^8$ га земель на планеті характеризуються підвищеним вмістом солей. Більшість зрошуваних земель півдня України зазнають засолення.

Єдиної солестійкості не існує. Згідно уявлень Б.П. Строганова, поняття **солестійкість** слід розділити на хлоридостійкість, сульфатостійкість, карбонатну стійкість тощо.

Солевий стрес завжди поєднується з осмотичним, що призводить до втрати клітиною тургору.

Рослини, що пристосовані до існування в умовах засолення називають **галофітами**. Їх пристосування до життя на засолених ґрунтах досягається різними шляхами, відповідно до них галофіти поділяють на кілька груп:

Евгалофіти або справжні галофіти (солерос), які здатні нагромаджувати у своїх тканинах велику кількість солей у вакуолях, до 10 % по відношенню до всієї водив рослині. Саме тому вони розвивають високий осмотичний тиск, значну всисну силу, завдяки чому вони здатні поглинати воду на досить засолених ґрунтах.

Друга група – **криногалофіти або солевидільні галофіти** (кущі тамариксу). Поглинуті солі вони виділяють особливими солевидільними залозами, кількість яких зростає з підвищенням засолення ґрунтів. Солевидільні галофіти не характеризуються

сукулентною організацією, але для них характерна висока інтенсивність транспірації.

До третьої групи належать **глікогалофіти** – **соленепроникні галофіти** (полин), клітини яких підтримують високий осмотичний тиск за рахунок фотоасимілянтів, а їхні клітини коренів мало проникні для солей.

Культурні рослини мало солестійкі. Із зернових найбільшою солестійкістю характеризується сорго, підвищену солестійкість мають бавовник, соняшник, кавуни.

Солестійкість рослин залежить від їх здатності підтримувати іонний гомеостаз у цитоплазмі при засоленні. Ця здатність передбачає, що молекулярні механізми, які регулюють обмін речовин в клітині при високих зовнішніх концентраціях солей функціонують нормально.

Основним заходом, спрямованим на підвищення солестійкості рослин є селекція на клітинному рівні, що дозволяє вивести рослини, стійкі до засолення ґрунту.

11.10. ГАЗОСТІЙКІСТЬ РОСЛИН **ОСНОВНІ ВИДИ ШКІДЛИВИХ ІНГРЕДІЄНТІВ** **МЕТОДИ ПІДВИЩЕННЯ ГАЗОСТІЙКОСТІ**

Надходження в атмосферу токсичних газів антропогенного походження істотно впливає на рослинний організм. **Газостійкість** – це здатність рослин зберігати свою життєдіяльність при негативному впливі шкідливих газів.

Основні види шкідливих інгредієнтів становлять сірководень, окиси сірки, аміак, окиси азоту, фтор, що є відходами хімічного виробництва.

За характером реакції на наявність токсичних газів розрізняють газочутливі і газостійкі рослини. Газостійкі рослини здатні контролювати надходження газів за участі продихового апарата, вони забезпечують буферність цитоплазми та її іонний баланс, а також здійснюють детоксикацію в організмі шкідливих газів.

Рослинний організм - найчутливіший до газів та надійний індикатор забруднення атмосфери.

Зміна фотосинтетичної активності листя є швидким і досить чутливим показником ушкодження його так, як першою мішенню дії, ймовірно, виступають фотосинтетичні реакції. Кислі гази, а потім і кислі опади у вигляді дощу порушують водний режим, впливають на функціонування мембранних систем. Доведено, що

сірчистий газ, наприклад, у концентраціях 0,08 – 0,1 мг/м³ спричинює деградацію хлорофілу і хлоропластів. При рН 3,2 – 3,4 хлорофіл окислюється, а при рН 2 – 3 він перетворюється на феофітин, тому індикацію сірчистого газу легко проводити за вмістом хлорофілу. Показник пероксидозної активності використовують для виявлення забруднення фтором.

11.11. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО РАДІАЦІЇ **МЕХАНІЗМ ПІДВИЩЕННЯ РАДІОСТІЙКОСТІ**

Під терміном **радіостійкість** розуміють здатність організму витримувати дози опромінення, виражені, наприклад, напівлетальними і летальними дозами.

Під терміном **радіочутливість** розуміють здатність організму реагувати на мінімальні дози радіації, за допомогою нелетальних радіобіологічних ефектів, сприймати незначні рівні опромінення.

Мірою радіоактивності є летальна доза опромінювання, яка спричинює інактивацію клітин або загибель організму в певні строки після опромінення. Як правило, використовують показник летальної дози 50 – дозу опромінення, після якої виживає 50 % особин.

В літературі є дані відносно радіочутливості понад 2000 рослин. Вважають, що найбільш висока радіочутливість у лілій (летальна доза 50 10 Гр. (грей)), хвойних – сосни, ялини (летальна доза 50 10 – 20 Гр. та 20 – 60 Гр. Відповідно). Досить чутливий виноград (летальна доза 50 10 – 90 Гр.), плодово – ягідні породи. Серед трав'янистих рослин досить чутливі боби (летальна доза 50 – 100 Гр.)

Високою радіостійкістю характеризуються злакові культури, максимальна ж радіостійкість у хрестоцвітих (летальна доза 50 у редьки 1000 – 1500 Гр.). Радіостійкість у вегетуючих рослин завжди в 10 – 15 разів нижча від стійкості насіння.

Одиницею поглинутої дози (Грей) є доза, при якій 1 Дж енергії іонізуючого випромінювання поглинається одним кілограмом опроміненого матеріалу за 1 сек.

Із тканин рослинного організму до радіації найбільш чутливі меристеми.

Під **радіопротекторами** розуміють речовини, введення які в організм різними шляхами перед опроміненням знижує ступінь радіобіологічних ефектів. Відомо тисячі сполук, які характеризуються радіозахисними властивостями, але найбільш

ефективним і добре вивченим на сьогоднішній день класом таких речовин є сульфідгідрильні сполуки, як сильні відновники перехоплюють вільні радикали і не допускають їх взаємодії з макромолекулами нуклеїнових кислот та білків.

Відомі й інші припущення щодо причин різної радіостійкості організмів та механізмів радіопротекторних впливів, зокрема, про донорно – акцепторні речовини в клітині про наявність в компартаментах клітин антиоксидантів тощо.

11.12. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО ІНФЕКЦІЙНИХ ЗАХВОРЮВАНЬ ФІЗІОЛОГІЯ ХВОРОЇ РОСЛИНИ ФІТОІМУНІТЕТ

Окрім несприятливого впливу різноманітних абіотичних факторів, рослинний організм зазнає дії біотичних факторів, які впливають на організм протягом усього онтогенезу. Серед них різноманітні мікроорганізми – потенціальні патогени. Патоген – живий організм, вірус, який здатен спричинювати захворювання у рослини – господаря. Більшість патогенів – паразити, які одержують потрібні поживні речовини від рослинного організму.

Стійкість до хвороб – це здатність рослини застерегти, стримати розвиток патогенів. Стійкість та схильність характеризують опірність рослин або ступінь ураження патогеном. У тому разі, коли два фізіологічні варіанти патогенна зумовлюють різні реакції в того самого хазяїна, причому один спричинює захворювання, а інший – ні, їх класифікують як різні раси патогенна. Та, що зумовлює хворобу – вірулентна, а інша – авірулентна. Звідси походження терміну расоспецифічна стійкість. Часто використовують поняття „вертикальна” і „горизонтальна” стійкість. Вертикальна стійкість високоефективна проти одних рас і неефективна проти інших, тоді як горизонтальна діє проти усіх його рас, проте вона менш ефективна і легко переборюється патогеном в умовах, сприятливих для розвитку інфекції.

Расоспецифічна стійкість проявляється головним чином після того, як патоген проникнув у рослину. Вона зумовлена надчутливістю рослин, завдяки чому попереджується наступне поширення патогена тканинами рослини, тобто рослина стає імунною. Одним з головних захисних механізмів, що лежать в основі надчутливості, є синтез рослинним організмом антимікробних речовин, які називають фітоалексинами. В здорових тканинах їх немає, а синтезуються вони в пограничних з інфікованими клітинах, за рахунок їхньої надчутливості.

Фітоалексини пригнічують ріст фітопатогенів, дезактивують їхні екзоферменти.

Всю сукупність ознак, які визначають відношення рослини до патогена, умовно поділяють на кілька категорій. До першої з них відносять властивості, які проявляються у рослини поза безпосередньою взаємодією з патогеном. Сюди належать анатомо – морфологічні ознаки рослин (кутикула, механічні тканини, колючки), їхній хімічний склад (захисні білки, фітонциди). Речовини, що є в тканинах можуть або сприяти розвитку інфекції або гальмувати її. Іншу групу становлять властивості і ознаки, яких до зараження рослини наяву немає і які виявляються лише як наслідок безпосередньої взаємодії рослини – хазяїна з патогеном. Маються на увазі потенціальні можливості рослини. до третьої категорії ознак можна віднести явища, які за своїм значенням наближаються до набутого імунітету. Рослина стає несприятливою до впливу збудника хвороби.

ТЕМА 12. ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

План

- 12.1. Способи розмноження рослин.
- 12.2. Життєвий цикл різних видів рослин, зв'язок його з процесами цвітіння.
- 12.3. Гормональна теорія цвітіння.
- 12.4. Розповсюдження та збереження фактора, що спричинює цвітіння.
- 12.5. Утворення квітки.
- 12.6. Запилення та запліднення.
- 12.7. Фізіологія дозрівання насіння, соковитих плодів та інших продуктивних частин рослин
- 12.8. Вегетативне розмноження.

Рекомендована література:

1. Полевой В. В., Саламатова Т. С. Физиология роста и развития растений. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1991. — 238 с.
2. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т. — М.: Мир, 1990. - Т. 1. 344 с.
3. Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений. — М.: Наука, 1988. - 560 с.
4. Lersten N. Flowering Plant Embriology. — Blacwell Science: Iowa State University, 2004. - 248 p.
5. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. – К.: Либідь, 2005. – 808с.

12.1. Способи розмноження

Розмноження рослин — це фізіологічний процес відтворення собі подібних організмів, який забезпечує неперервність та спадкоємство життя певних видів, поширення їх у різних екологічних нішах.

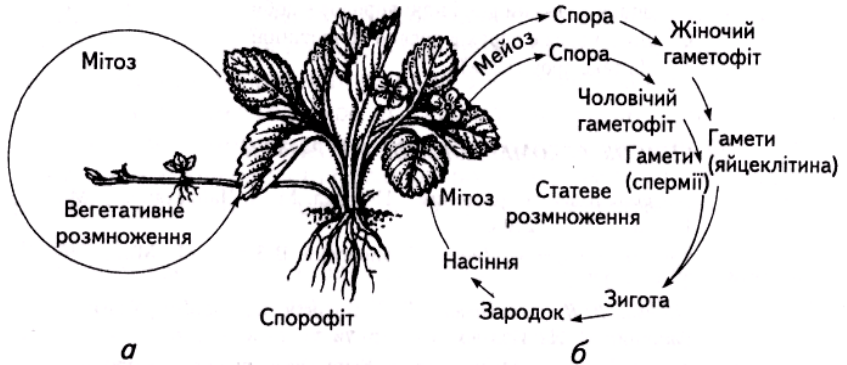


Рис. 12.1. Вегетативне (а) та статеве (б) розмноження суниці

Звичайно виділяють три основні форми розмноження: безстатеве, статеве та вегетативне (рис. 12.1).

- *Безстатеве розмноження* відбувається без утворення гамет, в ньому бере участь лише один організм. Новий організм розвивається зі спор, що утворюються на спорофіті. Даним способом відтворюється ідентичне потомство, єдиним джерелом генетичної мінливості слугують випадкові мутації.

Безстатеве розмноження характерне для спорових рослин із чітко вираженим чергуванням двох поколінь — нестатевого, диплоїдного (спорофіт) та статевого, гаплоїдного (гаметофіт). Однією з незвичних форм безстатевого розмноження є *брунькування* у сукулентної рослини *Bryophyllum*. По краю його листків розвиваються мініатюрні рослинки, які мають власну кореневу систему. В певний час вони відпадають та існують як самостійні рослини (рис. 12.2).



Рис. 12.2. Утворення дочірніх рослин на листку *Bryophyllum*

- Під час *статевого* розмноження новий організм з'являється в результаті злиття двох статевих клітин — гамет. Мейоз — важливий етап життєвих циклів у рослин даного типу. Гамети бувають двох типів — чоловічі та жіночі. Види, у яких існують окремо чоловічі та жіночі статеві органи, називають *роздільностатевими*. Серед квіткових рослин є *однодомні* та *дводомні* види. У однодомних чоловічі та жіночі квіти утворюються на одній і тій самій рослині (огірки, ліщина), тоді як у дводомних одні рослини мають лише чоловічі, а інші лише жіночі квітки.

- *Вегетативне розмноження* — одна з форм безстатевого розмноження, за якої від рослини відокремлюється значна, звичайно диференційована, частина її, яка і розвивається в самостійну рослину.

В анатомо-морфологічному відношенні процеси розмноження у більшості груп рослин вивчені досить детально, тоді як фізіологічна його основа повністю не з'ясована. Вегетативне

розмноження — це специфічна властивість, що відрізняє рослинні організми від тварин. Перехід квіткових рослин від вегетативного розвитку і росту до генеративного — складний багатофазний процес.

12.2. Життєвий цикл різних видів рослин

Тривалість життя різних рослин неоднакова. Деякі з рослин живуть короткий період: кілька тижнів, місяців, рік. Поряд з цим існує багато трав'янистих і дерев'янистих рослин з тривалим періодом життя (по кілька сотень, а мамонтове дерево навіть кілька тисяч років). Однак, незважаючи на таку різницю у тривалості життя, у них є загальна властивість, пов'язана з особливостями їхнього розвитку, це формування спочатку вегетативних органів — листків, стебла, коренів, а потім органів плодоношення — тичинок і маточок. У різних рослин ріст охоплює різний період, так само як і органи плодоношення у різних рослин утворюються по-різному. У зв'язку з цим рослини поділяють на монокарпічні та полікарпічні.

Монокарпічні — це рослини, які протягом життя, незалежно від його тривалості, зацвітають лише один раз і відразу після цвітіння та плодоношення гинуть.

Монокарпічні рослини — це дуже різноманітна група, до якої відносяться як однорічні, так і багаторічні рослини, а саме:

ефемери (період їхнього росту і розвитку становить кілька тижнів);

однорічні рослини (протягом одного вегетаційного періоду вони утворюють вегетативні та репродуктивні органи, забезпечують плодоношення та дозрівання насіння);

дворічні рослини (їхній життєвий цикл охоплює два вегетаційні періоди) — цибуля, буряк, морква та інші;

багаторічні рослини (характеризуються тривалим періодом росту (від 8 до 50 років), зацвітають на певному році життя, а потім відмирають).

Полікарпічні — це рослини, які протягом життя цвітуть багаторазово, інколи можуть зацвітати протягом одного року дві-три рази, якщо їх скошувати, що властиво для деяких трав.

До полікарпічних належать рослини, які зацвітають на перший рік життя (тимофіївка, люцерна), на другий (багаторічний люпин), на третій (ягідники), на восьмий—дванадцятий рік після щеплення (наприклад, груша, яблуня), а також ті, що зацвітають на 25...30-й рік життя (клен, бук, дуб тощо).

Плодові рослини плодоносять залежно від підщеп. На карликових підщепах усі сорти зацвітають і плодоносять раніше.

Груші та яблуні цвітуть пізніше, ніж кісточкові породи. Полікарпічні рослини характеризуються тим, що вегетативний ріст у них поновлюється щороку.

Слід запам'ятати, що згадані групи рослин не охоплюють всієї різноманітності, яка властива рослинному світу.

Так, у сільськогосподарському виробництві широко використовують поділ рослин за типом розвитку на *ярові*, що дають врожай після весняної сівби, *озимі*, які висівають восени, та *дворучки*, здатні плодоносити як після осінньої, так і весняної сівби.

У рослинництві прийнято виділяти фенологічні фази, в які формуються певні морфологічні структури. Так, у хлібних злаків розрізняють *появу сходів, кущіння, вихід у трубку, колосіння, цвітіння та фази розвитку зернівки — молочна, воскова, повна стиглість.*

У однорічних дводольних рослин виділяють, як правило, *сходи, появу першої пари листочків, галуження стебла, появу суцвіть, бутонізацію, цвітіння, утворення плодів і насіння, фази різної їх стиглості.*

В онтогенезі монокарпічних рослин виділяють період *вегетативного* та *генеративного (репродуктивного)* розвитку, який охоплює формування суцвіть, квіток, плодів і період їхнього дозрівання.

12.3. Фітогормональна теорія цвітіння

Деякі процеси розвитку рослин, які мають відбуватися у повній відповідності точному «сезонному графіку», залежать від взаємодії між фітохромом і біологічним годинником. Ці процеси охоплюють весь життєвий цикл рослини, в тому числі перехід від вегетативного росту до репродуктивного, утворення бульб, індукцію спокою, старіння. Найбільш вивчений із них — *процес індукції цвітіння.*

Відомо, що більшість рослин на певній географічній широті щорічно зацвітають приблизно в той самий час: фіалки — навесні, троянди — влітку, хризантеми — восени. Як виявилось, цвітіння рослин також контролюється фотоперіодом, і в ньому беруть участь і фітохром, і ритмічні циркадні процеси, а також температурний фактор (яровизація).

Першою ознакою переходу від вегетативного росту до репродуктивного є підвищення синтезу ДНК і мітотичної активності в апікальній меристемі. Меристема відповідно розширюється, розтягується, починають формуватися квіткові бугорки. Як правило, спочатку в конусі наростання зменшується

вміст ядерних гістонів, а потім зростає кількість РНК і білків. І лише після цього різко збільшується синтез ДНК і частоти мітозів. Тому вважається, що в основі утворення квітки лежить диференційована активація генів. **Участь фітохрому та біологічного годинника в індукції цвітіння.** Індукція цвітіння у рослин в умовах 24-годинного періоду (доба) також пов'язана з рядом процесів, одні з яких активуються $\Phi_{\text{яч}}$, а інші пригнічуються ним. Послідовність їх у часі та тривалість таких процесів регулює біологічний годинник.

Якщо раніше вважалось, що критична довжина темпового періоду визначається швидкістю перетворення $\Phi_{\text{дч}}$ в $\Phi_{\text{ч}}$, то тепер з'ясовано, що вона залежить від тривалості процесів, які гальмуються фітохромом $\Phi_{\text{яч}}$, а вони, в свою чергу, регулюються біологічним годинником. Отже, фотоперіодичне вимірювання часу у рослин короткого дня залежить від взаємодії фітохрому та біологічного годинника.

Функцію годинника в індукції цвітіння у рослин довгого дня остаточно поки що не вивчено. Ці рослини не закладають квіткових бруньок доти, доки ніч не буде коротшою за певну критичну довжину. Це пов'язують із частковою потребою в $\Phi_{\text{ч}}$ (або низького рівня $\Phi_{\text{дч}}$) протягом деякого періоду часу добового циклу. **Готовність до цвітіння.** Деякі рослини, чутливі до фотоперіоду, не реагують на нього у певні фази свого життєвого циклу. Інколи, наприклад, для того щоб фотоперіод був ефективним, рослини мають перейти з ювенільної стадії в стадію «фази готовності до цвітіння». У багатьох таких рослин перші листочки не чутливі до фотоперіоду, тоді як наступні стають чутливими. У дерев'янистих рослин ювенільна фаза може тривати роками. Відсутність реакції в даному разі зумовлена не відсутністю фітохрому, а іншими регуляторними механізмами. Про це свідчить і той факт, що фотоперіодичні вимоги для початку цвітіння стають менш чіткими у міру того, як рослина старіє.

Очевидно, сформувались різні реакції на комплексні фотоперіодичні та температурні режими, які дають змогу рослинному організму адаптуватися до певних екологічних ніш.

12.4. Розповсюдження та збереження фактора, що індукує цвітіння.

Органи, що сприймають фотоперіод, і органи, що реагують на нього, у рослин часто відмежовані один від одного. Припустимо, що для певної частини рослини створено умови 'короткого дня (помістивши її в світлонепроникний контейнер), тоді як решта

рослини перебуває в умовах довгого дня. Якби не було ефекту передачі, можна було б чекати, що зацвіте та ділянка, яка була на короткому дні. Однак насправді квітки утворюються з усіх бруньок, навіть тих, які перебували в умовах довгого дня. Очевидно, що такий сигнал передається з однієї частини рослини в іншу. Дослід стає ще більш демонстративним, якщо в темний контейнер помістити лише один листочок, тоді як всі інші перебуватимуть в умовах довгого дня: квітки і в цьому разі утворюються на всій рослині.

Листок є органом фотоперіодичної реакції і може вплинути на квіткові бруньки, віддалені від нього.

Найімовірніше, що цей вплив зумовлений передачею якоїсь речовини, що синтезується в невеликих кількостях у фотоіндукованому листку.

Першим ідею про наявність у рослин особливих «органоутворювальних речовин» висловив німецький фізіолог Ю. Сакс у 80-х роках XIX ст., ще до появи робіт Г. Клебса щодо розвитку рослин.

Ю. Сакс і В. Пфеффер тривалий час вважали, що цикл розвитку рослинного організму зумовлюється лише внутрішніми причинами. Г. Клебс своїми тривалими дослідженнями в кінці XIX — на початку XX ст. доводив, що напрям розвитку рослин можна змінити впливом факторів навколишнього середовища.

Та найбільший внесок у створення сучасної концепції цвітіння рослин належить М. Х. Чайлахяну. Він створював сприятливий фотоперіод почергово для різних органів рослин. Коли короткий день створювався для бруньок, рослина не цвіла, а коли в такі самі умови поміщали листки, відбувалося цвітіння. Звідси було зроблено висновок, що органом, який сприймає фотоперіод, є листок. Далі М. Х. Чайлахян довів, що в листках у таких умовах виникають певні фактори, які, транспортуючись до точок росту, спричинюють формування в них квіткових зачатків. Якщо видалити верхівкові бруньки, то квітки утворюються з бруньок, що містилися при основі стебла.

У 1937 р. М. Х. Чайлахян запропонував гормональну концепцію цвітіння, за якою під впливом сприятливого фотоперіоду в листках утворюється гормон цвітіння — *флориген*, який ініціює формування зачатків квітки в апікальній меристемі пагона. Але й досі його не вдалося виділити, він хімічно не ідентифікований. Флориген невиділений, тому що квітучі

рослини одного виду здатні індукувати цвітіння в прищеплених до них вегетуючих рослин іншого.

Гормон цвітіння може передаватися від фотоіндукованої рослини до неіндукованої через щеплення. Флориген транспортується по флоемі аналогічно іншим органічним речовинам.

Згодом американський учений А. Ланг (1956) зробив важливе відкриття — оброблювання рослин довгого дня гібереліном сприяє формуванню квітконосного стебла навіть в умовах короткого дня. Ми вже знаємо, що без гіберелінів рослини довгого дня існують у вигляді розетки. Виявилося, що гіберелін стимулює цвітіння лише рослин довгого дня і не впливає на короткоденні (рис. 12.3).

А. Ланг довів, що, обробляючи рослини гібереліном, можна спричинити цвітіння навіть у тих з них, які вирощувались не за умов відповідного фотоперіоду.

Це спонукало М. Х. Чайлахяна змінити флоригенну гіпотезу і висловити припущення, що флориген має бікомпонентну природу і складається з *гіберелінів* і *антезинів*, причому перші зумовлюють утворення і ріст квіткових пагонів (стебел), тоді як антезини індукують закладання квіток (рис. 12.4).

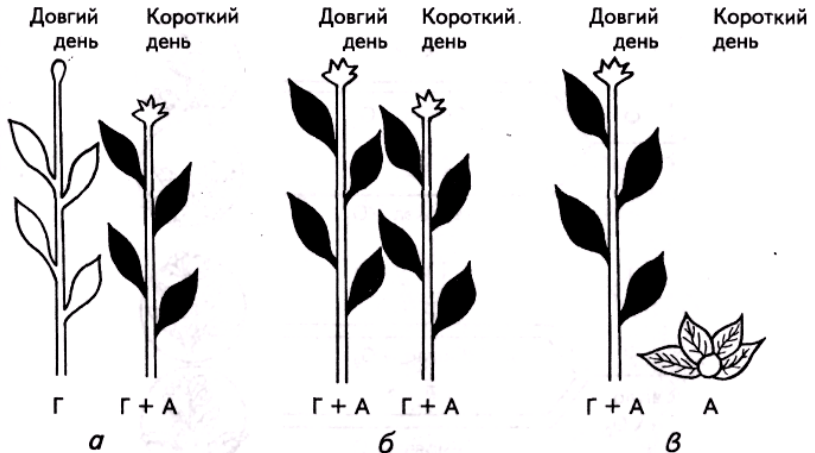


Рис. 12.3. Схема утворення гормонів цвітіння у рослин різних фотоперіодичних груп: а, в — рослина довгого дня; б — нейтральна; Г — гібереліни; А — антезини

Є припущення, що в цих процесах беруть участь інші невідомі до цього часу фітогормони. Рослини довгого дня впродовж неіндукційного фотоперіоду напрацьовують антезини, а не гіберелін, тому оброблення їх гібереліном у цей період може спричинити цвітіння.

Якщо в неіндукованих умовах перебувають рослини короткого дня, вони синтезують гіберелін, а не антезини. У рослин довгого дня критичною є перша фаза цвітіння, а саме утворення квітконосних стебел. Цей процес залежить від наявності гіберелінів, які достатньо синтезуються за умови довгого дня. У рослин довгого дня за таких умов присутні й антезини, тому вони зацвітають.

В умовах короткого дня ці ж рослини не цвітуть, бо їм не висічає гіберелінів. Екзогенне внесення гібереліну спричинює перехід до цвітіння в умовах короткого дня навіть довгоденних рослин (рис. 12.5).

Недолік флоригенної гіпотези індукції цвітіння у тому, що природу антезинів до цього часу не з'ясовано.

Ж. Берньє, Ж.-М. Кіне і Р. Сакс (1985) висунули власну гіпотезу індукції та евокації (від лат. *evocatio* — виклик) цвітіння.

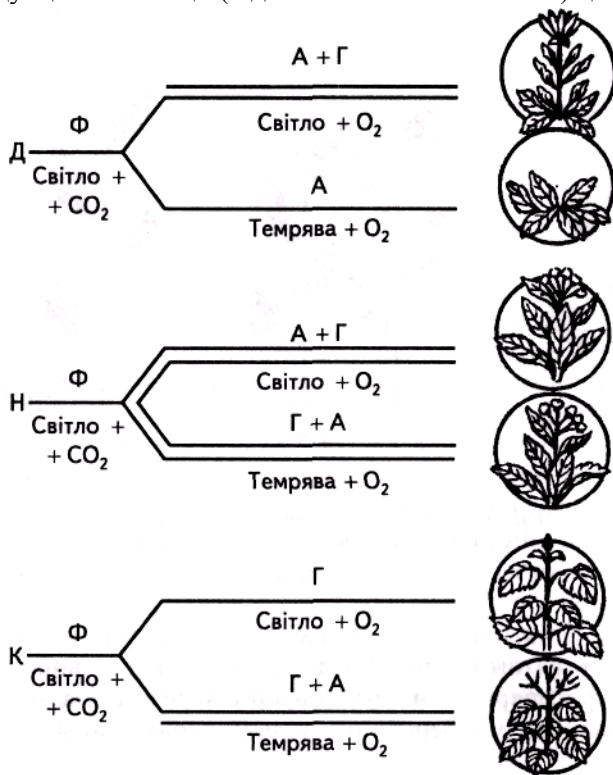


Рис. 12.4. Цвітіння рослин різних фотоперіодичних груп залежно від синтезу ендогенних гіберелінів і антезинів:

Д — рослини довгого дня; Н — нейтральні; К — короткоденні; А — антезини; Г — гібереліни; Ф — фотоперіод

На їхню думку, евокація контролюється не одним якимось специфічним морфогеном (флоригеном), а складною системою з багатьох факторів. Процес ініціації цвітіння охоплює зміни як на макроморфо-логічному, так і на молекулярному рівнях. Причому кожен із них запускає свій власний ланцюг евокаційних процесів. У сумі взаємодія цих процесів і спричинює закладання квіток. Самі фактори, що регулюють евокацію, утворюються в різних частинах рослинного організму (в апексах, бруньках, стеблі й навіть у корені), до того ж вони не обов'язково ідентичні в усіх видів.



Рис. 12.5. Вплив екзогенного внесення гібереліну на цвітіння моркви в умовах довгого дня:
a — контроль; *б* — гіберелін (10 мг щодня вносили впродовж чотирьох тижнів); *в* — вплив холоду впродовж шести тижнів

У цілому ж питання про природу морфогена та індукцію цвітіння залишається ще однією інтригуючою таємницею квіткових рослин.

ДЕТЕРМІНАЦІЯ СТАТІ

Стать — це сукупність ознак, які забезпечують статеве розмноження і відрізняють жіночі і чоловічі особини.

Детермінація (визначення) статі у покритонасінних рослин — це поява стану готовності для формування органів квітки, а то й особин рослин певної статі.

Вона залежить як від генетичних факторів, локалізованих у хромосомах (*генетична детермінація статі*), так і від умов навколишнього та внутрішнього середовища (*фенотипова детермінація статі*). Квітка — статевий орган у покритонасінних рослин. Це вкорочений нерозгалужений пагін з обмеженим ростом, листки якого метаморфізовані в зв'язку зі статевим розмноженням. Квітки як органи статевого розмноження можуть бути *одностатевими* (в яких є лише маточка — жіноча квітка, або лише тичинки — чоловіча квітка) або *двостатевими* (в яких є і тичинки, і маточка). Рослини, в яких одностатеві квітки містяться на різних особинах (верба, тополя, коноплі, шовковиця, осика), називають *двodomними*, а якщо і чоловічі, і жіночі квітки утворюються на одній особині — *одномними*. Статевий диморфізм, якщо він є, у дводомних рослин, як правило, проявляється лише в період готовності до цвітіння. Такий диморфізм проявляється не лише в анатомо-морфологічних ознаках, а і в фізіологічних і біохімічних особливостях особин різної статі.

У багатьох одномдомних рослин із роздільностатевими квітками чоловічі і жіночі квітки або суцвіття утворюються на різних ділянках стебла. Наприклад, у кукурудзи за нормальних умов чоловічі суцвіття формуються на верхівці пагону, тоді як жіночі (початки) — в пазухах листків у середній частині стебла.

Ступінь прояву статі (*сексу алізація*) у дводомних рослин і різностатевих квіток — дуже лабільний показник, що залежить від дії факторів довкілля (інтенсивність і спектральний склад світла, особливості фотоперіоду, мінеральне живлення, газовий склад повітря тощо). У багатьох рослин під фотоперіодичним контролем перебуває не лише сама евокація цвітіння, а й розвиток окремих статевих органів. Наприклад, короткий день або зменшення інтенсивності світла в більшості випадків прискорює репродуктивний розвиток, причому більше проявляється фемінізація. Довгий день викликає протилежний ефект, тобто зростає *маскулінізація*. Регуляція статі у роздільностатевих рослин контролюється фітохромом і тісно пов'язана із фітогормональним статусом їх. Встановлено, що чоловічу сексуалізацію рослин посилюють гібереліни, тоді як цитокініни, а також ауксин і етилен

посилюють жіночу фемінізацію. Механізм дії фітогормонів на сексуалізацію пов'язаний зі зміною активності генного апарату. В цілому ж стать у рослин регулюється генетичною та гормональною системами.

Нову синтетичну модель для фізіологічного та генеративного визначення статі у рослин запропонували T. Yin, I. Quinn (1991). Ця модель передбачає регуляторну систему з одного фітогормона і двох рецепторів. Перший рецептор гальмує розвиток однієї статі, тоді як другий індукує виникнення іншої. Названі фактори взаємодіють у процесі регулювання формування певної статі. Кожний із можливих зв'язків між ними відповідає одній формі статі, тобто жіночій або чоловічій. Таким чином, усі існуючі форми статі можна пояснити цими зв'язками. Цю модель можна використати для передбачення фізіологічної та генетичної основ природної системи розмноження, а також для інтерпретації інформації, одержаної в процесі дослідження окремих видів. Запропонована модель підтверджена в дослідях з обробки генеративних органів рослин огірків гормонами. У кукурудзи статеві гени можна розглядати як такі, що різними шляхами змінюють набір гормонів, забезпечуючи тим самим розвиток різних форм статі. На думку авторів, синтетична модель забезпечує точне передбачення статі, яке можна перевірити фізіологічними, генетичними та молекулярними методами.

12.5. УТВОРЕННЯ КВІТКИ

Перехід від вегетативного стану до генеративного супроводжується утворенням квіток. Лише у деяких видів квітки зовсім не утворюються за відсутності індуктивних умов. У таких випадках проявляється повний контроль цвітіння умовами довкілля. У багатьох видів індуктивні умови прискорюють цей процес (кількісний контроль), тоді як у інших видів зовсім не діють (автономне утворення квіток).

Евокація — завершальна фаза ініціації цвітіння, під час якої в апексі відбуваються процеси, які зумовлюють появу зачаткових елементів квітки. Якщо сприйняття фотоперіоду можна назвати листовою фазою ініціації цвітіння, то евокація — це фаза, яка реалізується в апексі стебла. В ході евокації під впливом флорального стимулу в конусі наростання стебла індукується експресія генів, що відповідають за морфогенетичну програму квіткоутворення.

Для сприйняття стимулу цвітіння апекс пагону має бути *компетентним* до цього. У більшості деревних порід на етапі молодості ювенільні апікальні меристеми не здатні відповісти на флоральний стимул, наприклад у разі щеплення їх на плодоносні дерева, тому що вони не володіють відповідною компетенцією. Компетенція до флорального стимулу може бути пов'язана з появою рецепторів у клітинах відповідних зон апекса. Ймовірно, це рецептори до гібереліну (в субапікальній меристемі) та до гіпотетичного антезину в іншій зоні меристем. У трав'янистих рослин усі апекси пагонів, і молоді, і старі, здатні сприймати флоральний стимул, коли він надходить із листків.

Компетенція до флорального стимулу в апексі пагона зумовлена певними генами.

Точно визначити початок евокації нелегко, оскільки зміни в клітинах апекса пагонів можуть спостерігатися ще до початку дії факторів індукції або одночасно із початком їхнього впливу. У разі фотоперіодичного впливу на листки досить швидка реакція апікальної меристеми може бути зумовлена електричними сигналами, за рахунок зміни електротонічної різниці потенціалів між листком і апексом або через виникнення потенціалів дії. Така швидка електрична сигналізація може забезпечити підготовку апекса стебла для сприйняття флорального стимулу хімічної природи, який переноситься із листків до апексів значно повільніше.

Флоральна детермінація — це стан, за якого перехід апікальної меристеми до утворення квітки стає необоротним.

У цей час в апексі відбуваються інтенсивні молекулярні, гістологічні та морфогенетичні зміни (рис. 12.6).

Спочатку в клітинах ядер конуса наростання зменшується вміст ядерних гістонів, потім зростає вміст РНК і білків та змінюється склад азотистих основ РНК. Відразу ж за цим різко збільшується синтез ДНК і частота мітозів. Фізіологічно та морфологічно виділяються групи ініціальних клітин, особливості поділу яких визначають наступний етап морфогенезу кожної частини квітки. Першими закладаються *чашолистки*, *примордії пелюсток (зачатки)*, потім послідовно *тичинки* та *плодолистки*, які, зростаючись, утворюють *маточку*, до якої, як правило, прикріплені *насінні зачатки*. Насінний зачаток зовні має один або два покриви (*інтегументи*), між якими залишається отвір — *мікропіле*. Під інтегументом знаходиться *нуцелус*, гомологічний мегаспорангію. Одна з його клітин є *архе-споріальною*. Вона ділиться редукційним шляхом (мейоз) з утворенням чотирьох

гаплоїдних макроспор, три з яких руйнуються, а одна дає початок зародковому мішку (*жіночий гаметофіт*). Внаслідок трьох наступних послідовних мітозів у зародковому мішку з'являються вісім гаплоїдних ядер, причому після першого поділу два дочірні ядра розходяться до протилежних полюсів поляризованого гаметофіту і там ще два рази відбувається їхній поділ. Три ядра біля кожного полюса виокремлюються в клітини, одна з яких біля мікропіле стає *яйцеклітиною* (*жіночою гаметою*), а дві інші — *синергідами*. Інші три ядра на протилежному полюсі утворюють *клітини-антиподи*.

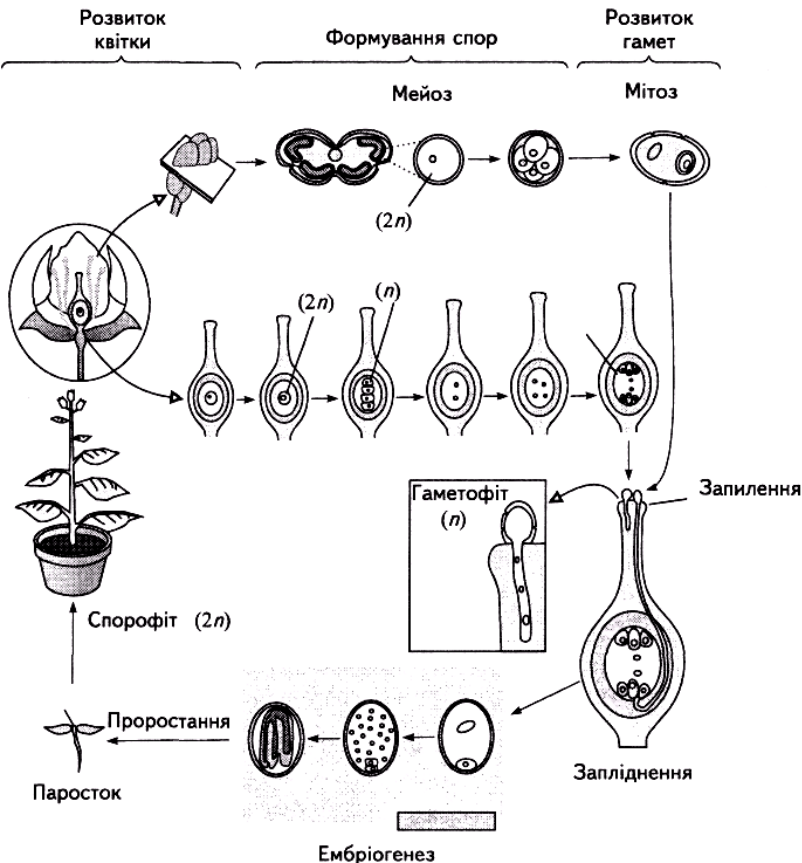


Рис. 12.6. Життєвий цикл рослин під час цвітіння

Решта двоє ядер мігрують до центру, зливаються, перетворюючись на вторинне диплоїдне ядро центральної клітини, яка дає початок *ендосперму*. Яйцеклітина і жіночий гаметофіт у такому вигляді готові до запліднення.

У пиляках насінних рослин розвивається *пилкове зерно* — *мікроспора*, яка вкрита внутрішньою тонкою оболонкою — *інтиною* та зовнішньою — *екзиною* (рис. 12.7).

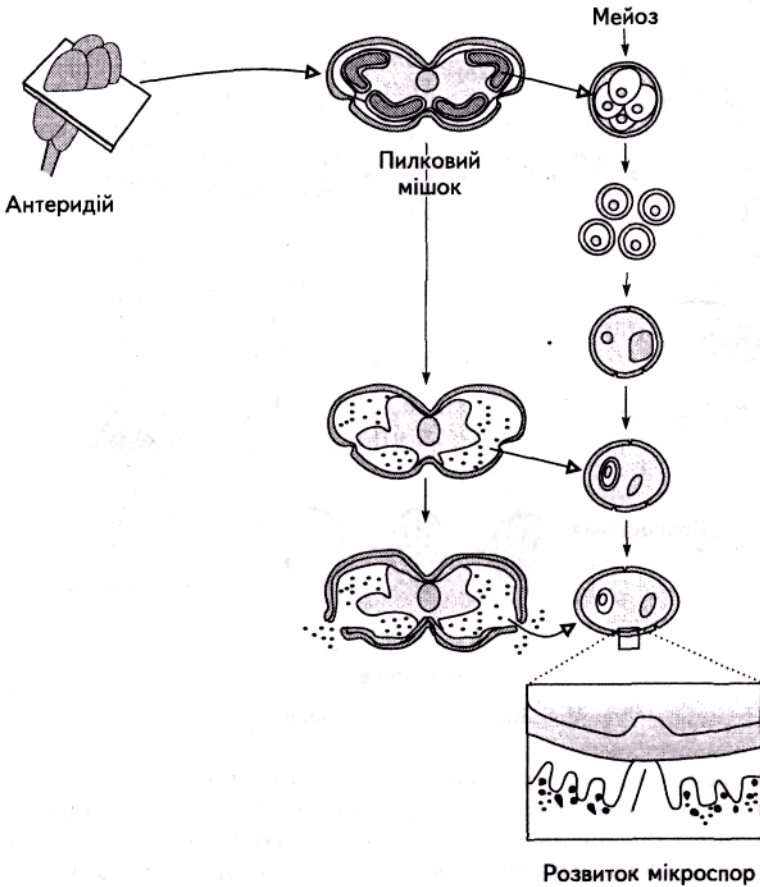


Рис. 12.7. Розвиток пилку в покритонасінних рослин

У процесі розвитку пилкового зерна під час мейозу, а потім мітозу, в ньому утворюється дуже редукований *чоловічий гаметофіт*. Він складається з *однієї* (покритонасінні) або *кількох* (голонасінні) *вегетативних клітин* та *однієї маленької генеративної клітини* зі своїм генеративним ядром, яка здебільшого поділяється на *два сперми* {чоловічі гамети}, що беруть участь у заплідненні.

Основна функція *синергід* полягає в привабленні пилкової трубки до зародкового мішка шляхом виділення хемотропних

речовин, і в транспортуванні спермій у простір між яйцеклітиною та центральною клітиною.

Функції *антипод* — забезпечення зародкового мішка поживними речовинами. *Вегетативна клітина* забезпечує життєдіяльність пилкового зерна та ріст пилкової трубки.

За даними С. І. Лебедева, каротин і каротиноїди виконують важливу фізіологічну функцію в редукційному діленні під час мікро-спорогенезу. Понижений вміст їх у пиляках призводить до порушення мікроспорогенезу та утворення абортівного пилку.

У процесі макро- і мікроспорогенезу в клітинних оболонках вже на ранніх етапах розвитку відкладається калоза, яка зумовлює тимчасову ізоляцію клітин, які перейшли на генеративний шлях розвитку.

Евокація включає в себе процеси на молекулярному і внутрішньоклітинному рівнях, завершення яких створює умови для флорального морфогенезу.

Флоральний морфогенез. У певний момент розвитку стеблова меристема перестає генерувати зачатки вегетативних органів і перетворюється на меристему суцвіття. Апікальна меристема суцвіття утворює зачатки бічних пагонів, на яких розвиваються флоральні меристеми, або сама перетворюється на флоральну меристему. Співвідношення цих процесів визначає кінцеву форму суцвіття.

У разі детермінованого типу розвитку перехід від вегетативного до генеративного розвитку визначається кількістю вже сформованих фітомерів (кількістю міжвузлів). Цей перехід спричинює пригнічення ініціації листків і з цього моменту вже нові зачатки меристеми ідентифікуються як частини суцвіття.

У разі недетермінованого типу розвитку перехід до цвітіння індукується зовнішніми стимулами.

Фазові зміни контролюються декількома паралельними системами, які, можливо, поєднуються спільними ключовими генами-перемикачами.

В ідентифікації та диференціюванні флоральних меристем і їхніх похідних можна виділити чотири етапи:

- перетворення вегетативної меристеми на меристему суцвіття;
- перетворення меристеми суцвіття на флоральну меристему;
- ідентифікацію похідних флоральної меристеми як доменів, де формуються зачатки органів квітки;

- диференціювання різноманітних тканин в органах квітки.

Другий — четвертий етапи цих подій можна зіставити з подіями, які регулюють розвиток стеблевої апікальної меристеми і диференціювання листка.

Як і у разі вегетативних меристем, флоральний морфогенез розгортається за програмою, що враховує положення клітин у меристемі й кількість клітин, які вибрали певну спеціалізацію (кадастрова регуляція), а також ідентичність майбутнього органу — квітки.

Розвиток квітки є дещо складнішим, ніж розвиток листка (можливо, тільки тому, що він вивчений детальніше). Особливо показові в цьому відношенні дослідження взаємодії генів, які відповідають за флоральний морфогенез. Слід зазначити, що багато мутацій, які стосуються квітки і суцвіття, важливі в практичному відношенні. Досить назвати такі метаморфози, як махрові гвоздики, тюльпани і троянди, суцвіття кольорової капусти, початок кукурудзи, колос пшениці тощо.

Основні генетичні та молекулярно-генетичні дослідження регуляції цвітіння проведено на квітках левових ротиків і арабідопсису. Мутації цих двох видів визначили номенклатуру генів генеративного розвитку.

Генетичний контроль часу переходу до цвітіння, тобто регуляцію переходу від вегетативного до генеративного розвитку і флоральної індукції, прийнято розглядати як дерепресію одних генів продуктами інших. Зокрема на останні впливають зовнішні стимули (довжина дня, спектральний склад світла, температура) та внутрішні (фітогормональний статус). Це — етап ініціації зачатків квітки.

Фазовий перехід меристеми у арабідопсису контролюється приблизно двома десятками генів. Серед генів, які визначають час цвітіння, ідентифіковано гени *phytochrome A*, *phytochrome B* і *gibberelin insensitiv*. Вони кодують відповідно фітохроми А і В — рецептори спектрального складу світла і *ент-кауренсинтетазу* — фермент синтезу гібереліну. Деякі інші гени, які контролюють цю стадію флорального морфогенезу, відповідають за синтез абсцизової кислоти або за реакцію на гібереліни та абсцизову кислоту. Продукти цих генів контролюють сприйняття рослиною довжини дня, спектрального складу світла та гібереліну. Гени *vernalization* відповідають за температурну реакцію яровизації.

Етап флорального морфогенезу — це ідентифікація флоральної меристеми, яка виникає на краях меристеми суцвіть. В

первинній ідентифікації (детермінації), що визначає домени, із яких пізніше виникнуть органи квітки в арабідопсису, беруть участь щонайменше п'ять детально вивчених генів (*APETALA1*, *APETALAS*, *APETALA3*, *PISTILATA*, *AGAMOUS*). Саме ці гомеозисні гени контролюють формування органів квітки.

Генетичний контроль вторинної ідентифікації флоральної меристеми — це ідентифікація органів квітки, яка описується за допомогою відомої моделі ABC. Ідентичність чотирьох кіл зачатка квітки, із яких виникають чашолистки, віночок, тичинки і маточки, визначається взаємодією трьох груп генів ідентичності А, В і С, що також ідентифіковані як у арабідопсису, так і у левових ротиків. Ця схема добре пояснює метаморфози квітки, а також взаємодії генів у подвійних і потрійних мутаціях.

Так, втрата функції гена, який обмежує поділ клітин у центрі квітки, перетворює четверте коло на нову флоральну меристему і порушує ідентичність органів третього кола квітки (тичинки перетворюються на пелюстки).

Звісно, що модель ABC спрощує реальні процеси флорогенезу. Фактична кількість генів — учасників флорального морфогенезу, значно більше п'яти, і гени, які відносяться до одного й того самого або різних доменів вступають у складну взаємодію. До того ж схематично розділені нами етапи флорогенезу часто перекриваються, тому експресія багатьох генів не вкладається в жорсткі рамки доменів.

Наприклад, деякі з ABC генів, що визначають ідентичність органів квітки, контролюють первинну ідентифікацію флоральної меристеми, кількість і організацію органів квітки кожного кола, а також розвиток насінневого зачатка. В свою чергу, гормони і фактори зовнішнього середовища, що керують первинною флоральною індукцією, впливають і на хід вторинної індукції.

Виявлено, що деякі групи рослин, наприклад пасльонові, мають унікальні гени цвітіння або нетипову картину їхньої експресії. Основна схема флорального морфогенезу, досліджена в процесі вивчення цвітіння арабідопсису, найімовірніше універсальна для всіх покритонасінних рослин.

Формування квітки у роздільностатевих рослин. З поглядів універсальності моделі ABC цікаво звернути увагу на роздільностатеві рослини, які складають біля 10 % всіх видів покритонасінних рослин. Виявилось, що названа модель придатна і для роздільностатевих рослин, лише місце і час експресії ABC генів змінюється під впливом кадастрової регуляції і фітогормонів.

Одностатеві квітки в однодомних (кукурудза) і дводомних (щавель) видів виникають шляхом редукції або метаморфізації зачатків третього або четвертого кола моделі ABC.

Цікаво зазначити, що у багатьох дводомних рослин, у тому числі й у щавлю, за стать рослини відповідає спеціальна хромосома, яку можна виявити морфологічно або на основі генетичного аналізу. Генетичний аналіз — це сукупність методів вивчення спадковості організмів. Він передбачає немовби розщеплення генотипу на елементи, що його складають: геном, групи зчеплення генів, гени тощо. Методи генетичного аналізу (селекційний, гібридологічний, мутаційний, цитогенетичний, популяційний, молекулярно-генетичний) дають змогу встановити якісний і кількісний склад генотипу, його структуру й функціонування.

Клітинна та тканева диференціація квітки.

Диференціювання окремих тканин і органів квітки, які визначають форму оцвітини, будову тичинок і маточки або утворення нектарників, розпочинається з регуляції поділу клітин у відповідних доменах флоральної меристеми. Наступні процеси зумовлені взаємодією генів, які визначають ідентичність органів квітки, та експресією більш специфічних генів тканевого диференціювання. Зокрема, нектарники закладаються між другим та третім колами моделі ABC, і їхнє диференціювання не залежить від генів, що контролюють ідентичність основних органів квітки.

Відносно добре вже досліджено гени, які регулюють диференціацію органів і тканин гінецея. Наприклад, плацента насінневого зачатка виникає як меристематичне утворення в центрі четвертого кола, а потім в насінневому зачатку формується мегаспорангій, оточений одним або двома інтегументами.

Евокація — це завершальна фаза ініціації цвітіння, під час якої формуються зачаткові елементи квітки.

Тривалість періоду цвітіння окремої квітки коливається від 2...3 год (*Hibiscus*) до 80 днів (тропічна орхідея *Odontoglossum*). Тривалість цвітіння залежить від кількості утвореного квіткою пилку, кількості квіток і періоду цвітіння першої й останньої квітки. У рослин з однією квіткою (*Moneses uniflora*) або у квітках з однією тичинкою (орхідеї) тривалість цвітіння досить значна, оскільки таку поодинокую квітку знайти комахам-запилювачам досить важко. Навпаки, якщо квіток багато або вони продукують багато пилку, цвітіння цих квіток короточасні. Період цвітіння залежить і від запилення. Якщо запилення відбувається раніше, то й

квітки відмирають раніше. Періодичність закривання і відкривання квіток під час цвітіння визначається дією на рослину тепла і світла.

12.6. Запилення та запліднення

Весь процес, пов'язаний із заплідненням, охоплює етапи: запилення, проростання пилку, ріст пилкової трубки в тканинах стовпчика маточки та власне запліднення, тобто утворення зиготи. **Запилення.** Після того як у пилкових мішках сформуються пилкові зерна, стінки пиляків підсихають, розтріскуються, що зумовлює вивільнення пилку.

Запилення — це перенесення пилкових зерен з пиляків на приймочку маточки.

Розрізняють *самозапилення*, коли пилкок потрапляє на приймочку тієї самої квітки, й *перехресне запилення*, якщо пилкок з квітки однієї рослини потрапляє на приймочки іншої. Спосіб запилення залежить від будови й фізіологічних особливостей квітки та зовнішніх умов довкілля.

Для запилення необхідно, щоб пилкок за допомогою комах, вітру чи води потрапив на приймочку маточки. Зовнішня оболонка пилкового зерна (*екзина*) має в своєму складі речовини терпеноїдної природи, які зумовлюють її захисні властивості щодо несприятливих умов довкілля. В екзині також локалізовані білки, які контролюють функціонування системи несумісності пилку і приймочки, в тому числі внутрішньовидову та міжвидову несумісність. Внутрішня оболонка (*інтина*), крім целюлози і пектинових речовин, містить білки, які забезпечують взаємне розпізнавання пилку і приймочки маточки, та гідролітичні ферменти (кислу фосфатазу, протеазу, РНК-азу тощо). У разі попадання на приймочку маточки пилкове зерно набухає. Приймочка виділяє секрет із ліпідів (похідні восків), які виконують захисну функцію, та фенольних сполук (антоціани, флаваноїди, коричні кислоти). Фенольні компоненти регулюють проростання пилку, захищають від інфекцій та виконують певну функцію в системі контролю щодо сумісності. На приймочку маточки попадає різний пилкок, але проростає лише сумісний.

Механізм несумісності ще не розкритий, проте відомо, що під час контакту пилкок—приймочка із екзини виділяються глікопротеїни. За їхнього контакту з несумісною приймочкою розпочинається виділення калози, яка ізолює пилкове зерно. У разі сумісності активується кутиназа та інші гідролітичні ферменти, які розрихлюють стінки маточки, чим сприяють росту пилкової трубки.

Запліднення і розвиток насінини. Пилкова трубка крізь мікропіле проникає в зародковий мішок. Один із спермійв зливається з ядром яйцеклітини, утворюючи зиготу, а інший — зі вторинним (диплоїдним) ядром центральної клітини, яка дає початок ендосперму. Таким чином, у зародковому мішку відбувається подвійне запліднення (С. Г. Навашин, 1898).

Значення подвійного запліднення полягає в тому, що і зигота, і первинна клітина ендосперму, маючи подвійну спадковість, набувають більшої життєздатності і пристосованості до умов існування. Звідси стає зрозумілою значення численних пристосувань в морфології та фізіології квітки, спрямованих на забезпечення перехресного запилення.

Після запліднення зигота певний час (від декількох годин до кількох діб) перебуває в латентному стані. За цей час в ній посилюється синтез РНК, зигота збільшує свій об'єм. Триплоїдне ядро центральної клітини зародкового мішка починає ділитися першим, утворюючи ендосперм. Для розвитку ендосперму необхідні ауксини і цитокініни, які надходять із нуцелуса. Зародок проходить ряд послідовних фаз розвитку: *проембрію*, *гіюбулярну*, *серцеподібну*, *торпедоподібну (торпедо)* та *дозрівання* (рис. 12.8). Проембрію. Зигота утворюється в результаті злиття спермія пилкової трубки (чоловічий гаметофіт) з яйцеклітиною зародкового мішка (жіночий гаметофіт). Яйцеклітина в зародковому мішку вже поляризована, тобто дві її половини мають різну будову — ядро зсунуте до основи, а ближче до мікропіле (пилковхід) розташовується крупна вакуоля.

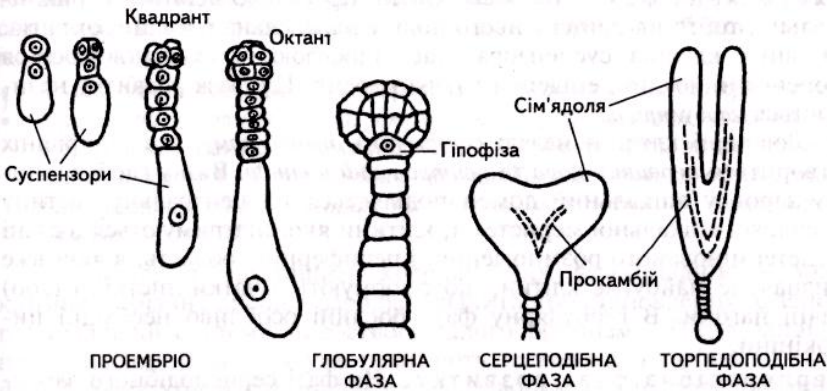


Рис. 12.8. Фази розвитку зародка покритонасінних рослин

Потім відбувається поперечний поділ зиготи та утворення осі верх-пиз, коли з апікальної клітини утворюється практично весь зародок, тоді як перша (базальна) клітина дає початок *суспензору* (підвісок, *однорядна нитка клітин*) та незначній кількості клітин кореня.

Функції суспензора:

- подовжуючись просувати зародок поміж клітин ендосперму;
- слугувати гаусторією, що поглинає поживні речовини із нуцелу-су та інтегументів і передає їх зародку;
- синтезувати фітогормони.

Частина клітин суспензора, що прилягає до зародка, у деяких видів рослин входить до зародка як апікальна меристема і кореневий чохлик зародкового кореня.

Друга клітина двоклітинного зародка, звернена до основи, поділяється двічі, утворюючи чотири клітини (*квадрант*). Потім кожна з чотирьох клітин у багатьох дводольних поділяється впоперек, утворюючи вісім клітин (*октант*). Чотири периферійні (дистальні) клітини октанта дадуть початок і сформують *сім'ядолі й апекс пагона*, а чотири проксимальні — *гіпокотиль та базальну частину кореня*.

Однак на цій фазі розвитку зародка ще не видно чіткої диференціації клітин, тому зародок, що складається з однієї, двох, чотирьох і восьми клітин, називають *проембрію*.

Глобулярна фаза. Всі вісім клітин проембрію діляться перикли-нально, тобто площина їхнього поділу паралельна площині октанта. Остання клітина суспензора стає гіпофізою, з якої утворюється кореневий чохлик, епідерма і кора кореня. Ця фаза розвитку називається *глобулярною*.

Зовнішні клітини надалі сформують *протодерму*, а з внутрішніх утвориться *первинна кора* та *центральний циліндр*. Вже у глобулярному зародку апікальний домен поділяється на центральну частину стеблової апікальної меристеми, клітини якої підтримуються в стані недетермінованого розмноження, і периферійну область, в якій вже визначене майбутнє клітин, що сформують зачатки листків і (або) бічні пагони. В глобулярну фазу рослині особливо необхідні цитокініни.

Серцеподібна фаза розвитку. На фазі серцеподібного зародка загальний план будови майбутньої рослини вже майже визначений. В морфологічно верхній частині глобулярного зародка спостерігається інтенсивний білатеральний поділ клітин (з'являється

вісь другого порядку), в результаті чого закладаються *примордії* двох симетрично розташованих *сім'ядолей*. На ділянці між ними (майбутній апекс пагона) поділ клітин, навпаки, різко гальмується.

Таким чином, із апікального домена утворюються сім'ядолі та апікальна меристема стебла.

Торпедоподібна фаза розвитку. Ця фаза зародка пов'язана із поділом клітин переважно впоперек поздовжньої осі та з більш інтенсивним ростом клітин у зачатках сім'ядолей та в зоні *гіпокотилія*. Одночасно формується *промеристема* кореня. На цьому етапі для росту гіпокотилія потрібний також і *гіберелін*.

У деяких дводольних подовжені сім'ядолі та гіпокотиль згинаються і складаються вдвоє. Між сім'ядолями закладається апекс пагона. Якщо сім'ядолі виконують функції вмістилища запасних речовин, то під час дозрівання вони заповнюють майже всю насінину. Фаза дозрівання зародка. На завершальному етапі формування зародка в сім'ядолях відкладаються запасні білки (в алейронових зернах), крохмаль (в амілопластах) і жири (в сферосомах).

Зигота росте завдяки багатократному мітотичному поділу, перетворюючись на багатоклітинний зародок, який складається з *первинного пагона* або *плюмули*, *первинного кореня* та однієї (в однодольних) чи двох (у дводольних) *сім'ядолей*.

Плюмула складається зі стебла, першої пари справжніх листочків і термінальної бруньки. Якщо запасною тканиною слугують сім'ядолі, то вони ростуть за рахунок ендосперму, який при цьому може зникнути.

Хронологічна послідовність диференціювання зародка на окремі спеціалізовані частини така: формування групи клітин зародка — ініціалей частин пагона (квадрант) → поява гіпофізи як ініціальної клітини кореня → закладання примордіїв сім'ядолей з одночасним гальмуванням поділу клітин на ділянці між ними → поява прокамбію.

Ускладнення внутрішніх кореляційних взаємовідносин між клітинами різних ділянок зародка свідчить про становлення власної гормональної системи новостворюваного організму. Після запліднення насінний зачаток уже називають *насіниною*, а зав'язь — *плодом*. З розвитком насінини зав'язь перетворюється на дозрілий плід і його стінки називають *перикарпієм*. Решта частин квітки в'януть, відмирають і опадають. Сформована насінина — типовий продукт статевого розмноження у покритонасінних рослин, яке забезпечує переваги певному виду, пов'язані з генетичною мінливістю.

У насінині, що розвивається, ріст зародка, а інколи і ендосперму відбувається в зародковому мішку. При цьому оточуючий його нуцелус руйнується, постачаючи зародку поживні речовини. Надалі постачання поживних речовин забезпечує провідний пучок фуніку-лусу — ніжки насінного зачатка. Мікропіле зберігається у вигляді маленької пори в шкірці насінини, кризь нього надходить кисень і вода у разі проростання насінини.

Насінна шкірка (*теста*) — це тонкий захисний шар, що утворюється з інтегументів насінного зачатка.

На завершальних стадіях дозрівання насіння вміст води в ньому зменшується до 10...15 %. Це супроводжується зниженням метаболічної активності і є кроком для переходу насіння до стану спокою.

Встановлено, що насіння рослин, яке розвивається, є центром синтезу *ауксину, гібереліну, цитокінінів*, завдяки чому воно стає акцепторною зоною притоку поживних речовин із листків і пагонів.

Крім гормонів, у плодах і насінні виявлено й інші біологічно активні речовини, зокрема інгібітори росту: *саліцилову, ферулову, абсцизову кислоти*.

Під час ембріогенезу рослин її органи не формуються, а лише закладається загальний план будови рослинного організму.

12.7. Фізіологія дозрівання насіння, соковитих плодів та інших продуктивних частин рослин

Гістохімічні та біохімічні дослідження свідчать, що процеси запилення і запліднення спричинюють значний підйом фізіологічної активності, що прискорює надходження багатьох пластичних і фізіологічно активних речовин до репродуктивних органів. Процес дозрівання характеризується як зовнішніми — морфологічними, так і внутрішніми фізіолого-біохімічними змінами в рослинному організмі. В онтогенезі рослин формуються різноманітні репродуктивні (наприклад, спори, пилок, насіння, плоди) і вегетативні (наприклад, коренеплоди, цибулини тощо) органи, що слугують для розповсюдження і розмноження рослин. У багатьох випадках вони забезпечують виживання в несприятливих умовах оточуючого середовища.

Дозрівання насіння злакових. Під час дозрівання злаків в їх насінні поступово знижується вміст води і зростає кількість сухої речовини. Процес дозрівання зернівок у злаків охоплює такі фази зрілості: *молочна, воскова і повна* з відповідним вмістом води в

зернівках 50...65 %, 25...40 і 13... 15 %. За час дозрівання відбувається відтік пластичних речовин зі стебел і листків, в зернівках збільшується вміст вуглеводів, білків і загальна маса сухої речовини зерна (рис. 12.9).

Наприклад, у озимій пшениці з моменту виходу в трубку спостерігається невинне зниження вмісту органічного азоту у вегетативних частинах і відтік його до колоса, який інтенсивно розвивається (М. М. Мусієнко, 2003). Під час дозрівання колосу в листках і стеблі знижується абсолютний вміст клітковини, геміцелюлози, лігніну, які поряд із фотоасимілятами також використовуються на побудову крохмалю та геміцелюлози зерна.

Паралельно з процесом перегрупування та перебудови органічних речовин між певними частинами рослинного організму спостерігаються і морфологічні зміни: зелене забарвлення поступово

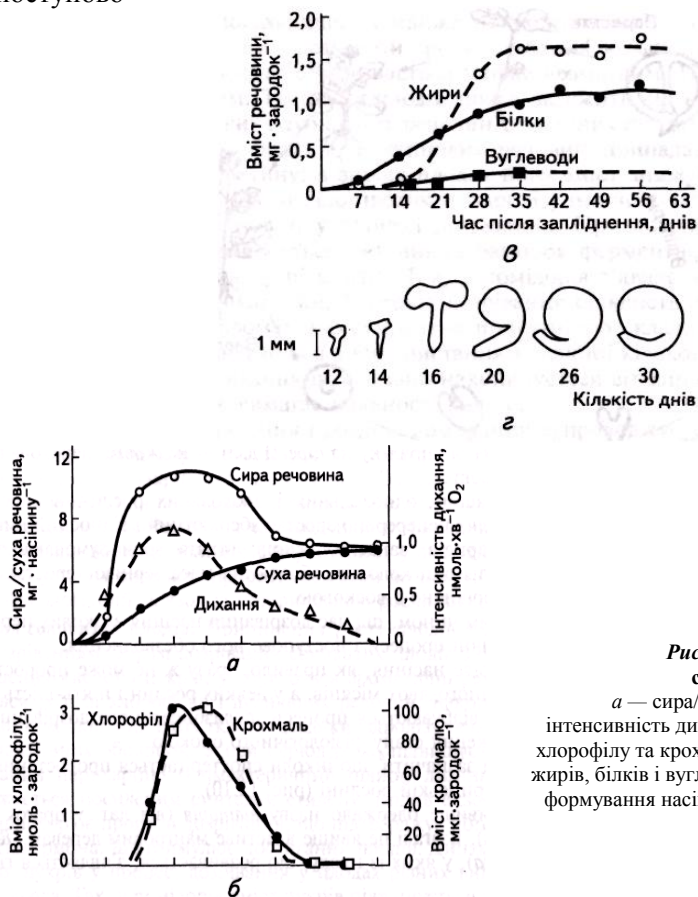


Рис. 12.9. Динаміка співвідношення:

а — сира/суха речовина та інтенсивність дихання; б — вміст хлорофілу та крохмалю; в — вміст жирів, білків і вуглеводів у процесі формування насіння; г — розміри насіння

змінюється спочатку на сіре, а далі — на жовте, переходячи в золотисто-жовте.

У насінні однодольних і дводольних рослин в ендоспермі й сім'ядолях неперервно зростає абсолютний і відносний вміст білків, полісахаридів, запасних жирів; втрата води зумовлює зниження гідрофільності колоїдів, абсолютна маса зернівок зростає у 2,5...3,0 рази порівняно з восковою.

Таким чином, під час дозрівання насіння злакових переважають синтетичні процеси і поступове його обезводнення.

Дозріле насіння, як правило, зразу ж не може прорости. Впродовж одного-двох місяців, а у деяких рослин і п'ять-шість місяців у насінні відбуваються процеси післязбирального дозрівання під час проходження стану фізіологічного спокою.

Слід зазначити, що інколи спостерігається проростання насіння на материнській рослині (рис. 12.10).

Це явище одержало назву *вівіпарія* (від лат. *viviparus* — живородіння). Взагалі це явище властиве мангровим деревам (*Rhizophora*, *Avicennia*), у яких із плоду, що розвивається, з'являється гіпокотиль

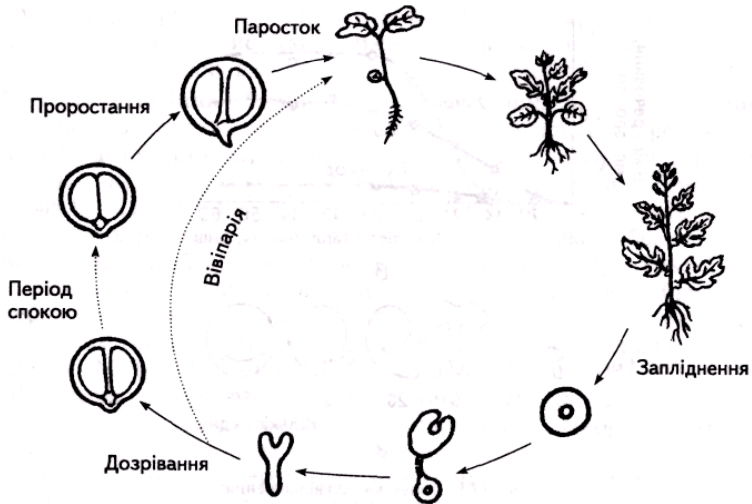


Рис. 12.10. Вівіпарія у рослин

паростка із зародковим корінцем. Паростки досягають довжини 50...70 см, опадають і закріплюються в ґрунті. Досить схожим на вівіпарію є «проростання на корню» хлібних злаків у певних умовах (за високої вологості, особливо під час роздільного збирання зернових культур, коли вони тривалий час перебувають у

скошених валках). Однак, у таких випадках проростають зрілі зернівки, які вже втратили фізіологічний зв'язок із материнською рослиною. **Дозрівання соковитих плодів.** Припинення росту плодів збігається з їхнім дозріванням. У разі дозрівання соковитих плодів знижується відношення кислот і цукрів, утворюються ароматичні речовини, відбувається розпад хлорофілів і дубильних речовин, накопичення антоціанів, пом'якшення їхніх тканин завдяки гідролізу пектинових речовин клітинних оболонок. У цей період різко підвищується дихання тканин перикарпію (клімактеричний підйом дихання), що супроводжується посиленням синтезом етилену. Вплив екзогенного етилену прискорює процеси дозрівання, що підтверджує його функцію як фітогормона, що стимулює досягання плодів. Динаміка накопичення цукрів у процесі дозрівання у плодах різних видів рослин неоднакова. Так, у помідорів вміст цукрів підвищується за рахунок моносахаридів за майже незмінного вмісту сахарози. У дині, навпаки, вміст сахарози зростає, тоді як кількість моносахаридів і вміст крохмалю залишається майже незмінним. Плід стає м'яким і запашним. Твердість плодів також залежить від наявності у ньому пектинових і дубильних речовин. У зелених плодах помідорів на нерозчинну фракцію пектинових речовин припадає 2/3 загального вмісту пектину; в зрілих плодах його вміст знижується до 4 %. Це свідчить про те, що продукти гідролізу пектину використовуються в обміні речовин у процесі дозрівання. При дозріванні перикарпію плодів змінюється активність багатьох ферментів, спостерігаються зміни складу пігментів. Так, у помідорів з'являється лікопін, у абрикос — каротин. У період дозрівання більшість плодів має характерний аромат, що зумовлено присутністю складних ефірів, синтез яких відбувається з використанням значної кількості кисню. В процесі дозрівання інтенсивно накопичується вітамін С, біосинтез якого також вимагає наявності кисню.

Завершення процесів дозрівання супроводжується формуванням відокремлювального шару в плодоніжці та опаданням плодів. Формування відокремлювального шару індукуює зниження вмісту ауксинів і підвищення рівня етилену.

Дозрівання бульб, коренеплодів. Дозрівання таких продуктивних частин рослин, як бульби, коренеплоди має свої особливості. Розглянемо процес накопичення запасних речовин у бульбах картоплі та коренях цукрового буряку.

У більшості сортів картоплі утворення бульб розпочинається в період бутонізації, тоді як у період дозрівання відбуваються

процеси синтезу крохмалю та білків. Відтік пластичних речовин до бульб відбувається до повного відмирання листків і стебла. В літній період (липень-серпень) вміст крохмалю за кожну декаду зростає в середньому на 3...4 %. Достиглі бульби картоплі мають значний вміст вітамінів (в мг % на масу сирової речовини бульб): вітамін С (10... 12), РР (0Д..2,0), В₆ (0,9... 1,0), В (0,05...2,0), В₂ (0,1—0,2). Синтезуються також глюкоалкалоїди, зокрема *соланіни*. Вони накопичуються в шкірці бульб і їхній вміст, більший за 20 мг %, шкідливий для людини і тварин. Умови вирощування значно впливають на хімічний склад бульб.

У коренеплодів цукрових буряків головною складовою запасних речовин є сахароза, вміст якої в середньому 16...21 %. Сахароза складає від 80 до 90 % всіх цукрів у коренеплодів. У незначних кількостях є також дисахарид мальтоза (1...2 %), трисахарид рафіноза, моносахариди — глюкоза і фруктоза (до 1 %).

Інша важлива складова частина достиглих коренеплодів — пектинові речовини у вигляді водонерозчинного протопектину, вміст якого 1,5...2,0 % від маси кореня. У фізіологічно зрілих коренеплодів є також азотисті речовини (0,15...0,25 %), крохмаль (0,006...0,1 %), органічні кислоти (3...5 %), целюлоза (близько 1 %).

Обмін речовин у процесі дозрівання залежить від багатьох факторів, проте вирішальними, які зумовлюють якісну і кількісну мінливість хімічного складу рослинних організмів, є вологість, тепло, органічні та мінеральні добрива, умови агротехніки. В цілому якість врожаю залежить від ґрунтово-кліматичних умов вирощування рослин.

Покритонасінні — найбільш високоорганізовані вищі рослини. Від інших рослин вони відрізняються подвійним заплідненням, утворенням плоду з насінням і маточкою, що захищає насінні зачатки, та наявністю квітки з пристосуванням до перехресного запилення. У квіткових рослин відбувається подальша редукція гаметофітів. У результаті подвійного запліднення утворюється ендосперм, який забезпечує живлення зародка в процесі його розвитку, що підвищує життєвість нової рослини.

12.8. Вегетативне розмноження

Вегетативне розмноження — одна з форм безстатевого розмноження, дуже поширене серед рослин. Багато рослин розмножується тільки вегетативним способом, яке відбувається як спеціалізованими, так і неспеціалізованими частинами тіла рослин.

Під час вегетативного розмноження у багатьох рослин відбувається відокремлення частин рослинного організму, які розвиваються в нові організми. Так, в елодеї можна відокремити частину

тіла рослини, і вона розвиватиметься самостійно. Аналогічно розмножується ряска, яка за короткий час утворює величезну кількість рослин, що вкривають водну поверхню різних водойм.

Досить часто рослини утворюють структури, спеціально призначені саме для вегетативного розмноження: *цибулини, кореневища, столони, бульби*. Деякі з них слугують для запасання поживних речовин, що дає змогу рослині пережити несприятливі умови. Більшість рослин зі спеціалізованими органами вегетативного розмноження практично втрачають здатність до розмноження насінням, передаючи функції як розмноження, так і запасання поживних речовин цим органам. Морфологічно як квітки, так і бульби та цибулини є видозміненими пагонами.

Розмноження цибулинами. Цибулина складається з досить короткого стебла та м'ясистих листків із запасними речовинами. Зверху вона вкрита залишками минулорічних листків, запасні речовини яких уже втрачені.

Цибулина містить одну або кілька дочірніх цибулин (зубки), кожна з яких може утворювати пагін, котрий під кінець вегетації дає нову цибулину, і якщо їх буде декілька, то це вже вегетативне розмноження. Корені у цибулин відходять безпосередньо від стебла, тобто головного кореня немає.

Вегетативне розмноження цибулинами пов'язане саме з утворенням цих дочірніх цибулин, які закладаються в період їхнього зимового спокою. Кінетин, гіберелова та індолілоцтова кислоти під час нанесення їх на денце цибулини, як і вплив високими температурами під час зберігання, значно підсилює ефективність їхнього утворення. Вихід цибулини зі стану спокою прискорюється впливом низьких температур, тобто яровизацією.

Розмноження бульбами. Бульби живуть лише один рік. У процесі бульбоутворення спочатку формуються столони, а потім вже на них утворюються бульби. За даними М. Х. Чайлахяна (1984), індукцію бульбоутворення контролюють фітогормони.

Спочатку з листків у нижні стеблові бруньки надходять гібереліни та абсцизини. Згодом формуються бульби, ріст яких контролюється високими концентраціями цитокинінів порівняно з ауксинами. Формування бульб, оптимальний ріст їх та розвиток забезпечує потік фотоасимілятів від фотосинтезуючих надземних органів. Бульби бувають кореневого і стеблового походження, підземні й надземні. Так, у жоржини бульби кореневого походження, у картоплі — стеблового. У жоржини бульби формуються на коренях і стеблових пагонів не утворюють.

Інші способи вегетативного розмноження. Деякі рослини розмножуються *живцюванням*. Для цього використовують зимові безлисті та літні живці з листками, зелені листки (рис. 12.11).

Зимові живці зрізають з однорічних, дво- і трирічних гілок. Найбільш придатні молодші, однорічні живці завдовжки 30 см. їх заготовляють тоді, коли рослина вступає в період спокою, тобто після листопаду. Для розмноження використовують і кореневі живці.

Зелені живці зрізають тоді, коли в стеблі відбувається приріст і вони остаточно не задерев'яніли. На поверхні зрізу утворюється плівка, під якою відбувається енергійний поділ клітин і згодом утворюється *калус*. Корені розвиваються з калусу, а пагони утворюються з бруньок живця. Походження калусу різне: він може виникати з *камбію, трициклу, клітин вторинної кори, серцевинних променів і паренхіми деревини*. Для живцювання широко застосовують синтетичні рістактивуючі речовини, які прискорюють утворення коренів, в саме: ауксини, індолілмасляну, індолілпропіонову, трийод-бензойну, а-нафтилоцтову та інші кислоти.

У *живородних рослин* у пазухах листків і в суцвіттях замість квіток утворюються маленькі, вкриті листками, пагони, які, опадаючи з материнської рослини, вкорінюються.

Дводольні рослини (морква, пастернак, редька, ріпа) формують добре розвинений стрижневий корінь. Разом із бруньками, розміщеними у основи старого стебла (безпосередньо над ним), такі корені утворюють зимуючі органи, що є одночасно органами вегетативного розмноження.

М'ясисті стрижневі корені характерні для дворічних рослин, у яких в перший рік відбувається вегетативний ріст. Ці рослини переживають зиму за рахунок підземного органа, що запасає поживні речовини, а на другий рік утворюють квітки, насіння і на кінець року відмирають.

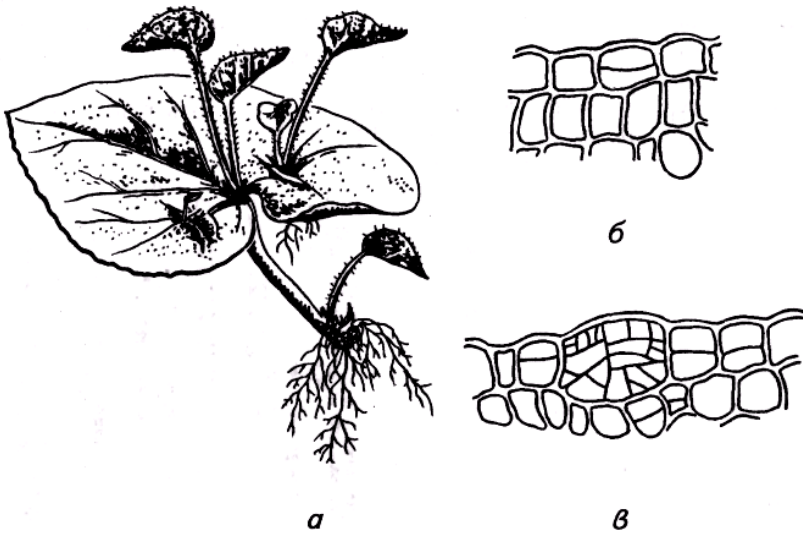


Рис. 12.11. Розмноження бегоній:

a — ізолюваний листок із зачатками нових рослин; *б, в* — диференціювання епідермальної клітини в меристему, з якої розвивається додатковий пагін

Рослини деяких видів розмножуються *кореневищами* (пирій повзучий, м'ята перечна). Кореневища являють собою підземні стебла, які ростуть горизонтально, а тому мають дрібні пливчасті, коричневого кольору, листочки (як, наприклад, у пирію), бруньки, додаткові корені. Кореневища слугують і зимуючим органом, і для вегетативного розмноження.

Розмноження відбувається також за участі *столонів* (агрус, червона і чорна смородина). Столони — це повзучі горизонтальні стебла, які стелються по поверхні землі. Це не зимові органи, але від їхніх вузлів відходять додаткові корені, які разом із частиною стебла відокремлюють від материнського куща і таким чином розмножують.

Надземні повзучі пагони — *вуса* — є переходом від типових вертикальних стебел до кореневища. Так розмножуються суниця, полуниця, жовтець тощо.

У рослин дуже поширена *коренева порість*. Вона утворюється в багатьох дерев'янистих рослин. Розмноження кореневою поростью характерне для вишні, сливи, бузку, глоду, вільхи, берези та інших рослин. Порість може виникати не тільки на коренях, а й на пеньках зрубаних дерев, після пошкодження крони з так званих *адвентивних бруньок*.

У культурі плодівих дерев широко застосовують різні способи *щеплення*, або *трансплантації* (рис. 12.12).

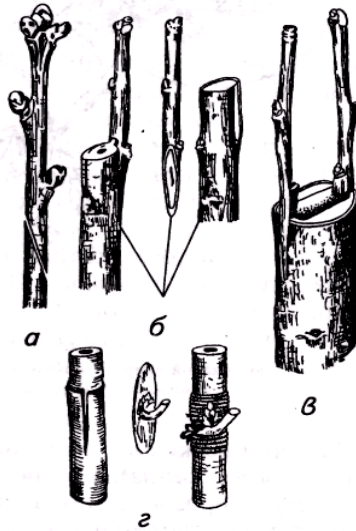


Рис. 12.12. Способи щеплення плодкових дерев:

а — копулювання; *б* — щеплення за кору; *в* — щеплення врозціп; *г* — окулірування

Рослину, на яку роблять щеплення, називають *підщепою*, а рослину, котру прищеплюють, — *прищепою*. Підщепи підбирають так, щоб вони мали певні господарсько цінні якості — *морозостійкість, інтенсивний або карликовий ріст, довговічність, стійкість до хвороб* тощо. Так, яблуні прищеплюють на дикій лісовій яблуні, або на сіянцях, вирощених із насіння культурних сортів яблунь. Такі підщепи називають *сильнорослими*. Крім того, застосовують щеплення яблунь на карликових підщепах — на *дусені* та *парадизці*. Перевага такого щеплення в тому, що рослини на карликових підщепах рано починають плодоносити, але вони недовговічні.

Розрізняють щеплення: за кору, врозщеп, окулірування, копулювання (Д. П. Проценко, 1978).

- *Щеплення за кору* у деревних порід проводять навесні, коли в рослин спостерігається велика активність камбію. Кора в цей час легко відокремлюється від деревини стебла. На підщепі роблять горизонтальний зріз на міжвузлі під стебловим вузлом. Потім кору надрізають у вертикальному напрямі вниз від зрізу й обережно відгинають край. Прищепу беруть у вигляді живця з двома-трьома міжвузлями. На нижньому кінці міжвузля прищепи відрізають напівконус у вигляді язичка, який вставляють під кору підщепи так,

щоб опукла частина язичка була назовні. При цьому відігнуті кінці кори добре притискують і місце щеплення обв'язують мочалом.

- *Щеплення врозщеп* застосовують у випадках, коли підщепа значно товща за прищепу. При цьому підщепу розколують і в щілину вставляють живці прищепи, кінці яких загострюють клином. Місце щеплення замазують садовим варом і теж обв'язують. Цим способом прищеплюють як дерев'янисті, так і трав'янисті рослини.

- *Окулірування* — щеплення однією брунькою (вічком) застосовують дуже часто. При цьому бруньку вирізають з кусочком кори та деревини і прищеплюють на дичках. На підщепі роблять Т-подібний надріз, а вічко вставляють з так званим щитком, тобто з кусочком деревини та кори. Після того як щиток вставлено під кору його притискують корою і обв'язують.

- *Копулювання* застосовують тоді, коли прищепа та підщепа мають однакову товщину. Для цього роблять навскісні зрізи на прищепі та підщепі, щоб вони щільно прилягали одна до одної. Такі зрізи роблять для збільшення поверхні стикання прищепи і підщепи. Місце щеплення підв'язують і змашують садовим варом. Щеплення проводять навесні та восени, але його можна робити і в іншу пору року, що залежить від способу щеплення. Так, часто влітку для окулірування використовують сплячу бруньку, яка до початку зими зростається з підщепою і навесні наступного року починає рости.

Зростання підщепи і прищепи відбувається таким чином. Живі клітини поблизу зрізу, особливо клітини камбію, кори, провідних пучків, починають інтенсивний поділ, заповнюючи існуючу щілину проміжною тканиною. Через певний час клітини прищепи і підщепи з'єднуються плазмодесмами, а потім утворюють диференційовані клітини, які поєднують їхні провідні системи.

У цілому методи вегетативного розмноження широко поширені в рослинництві.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Назвіть основні форми розмноження рослин.
2. Схарактеризуйте життєвий цикл різних рослин, його зв'язок із процесами цвітіння.
3. Назвіть основні положення гормональної теорії цвітіння.
4. Поясніть участь фітохромів та біологічного годинника в індукції цвітіння.
5. Як відбувається утворення квітки, запилення та запліднення?
6. Назвіть особливості вегетативного розмноження рослин.

ТЕМА 13. РОСЛИНИ ТА БІОСФЕРА

План

- 13.1. Біологічний кругообіг. Екологічні цикли речовини в біосфері.
- 13.2. Цикл вуглецю та кисню.
- 13.3. Цикл азоту.
- 13.4. Потік енергії.

Рекомендована література

1. *Вернадский В. И.* Биосфера. — М.: Мысль, 1967. — 376 с.
2. *Мусієнко М. А., Брайон О. В., Серебряков В. В.* Екологія. Охорона природи. — К.: Знання, 2002. — 503 с
3. *Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Брайон О. В.* Екологія: Тлумачний словник. — К.: Либідь, 2004. — 375 с
4. *Crawley M.* Plant Ecology. — Berks: Blacwell Science, 1997. — 717 p.
5. *Мусієнко М.М.* Фізіологія рослин. — К.: Либідь, 2005. — 808с.

13.1. Біологічний кругообіг. Екологічні цикли речовини в біосфері.

Кругообіг речовини — це багаторазова участь різних речовин, а вірніше їх хімічних елементів у процесах, які відбуваються в атмосфері, гідросфері, літосфері, в тому числі у тих їхніх шарах, що належать до біосфери.

Циркуляція води між Світовим океаном та сушею — найважливіша ланка для підтримки життя організмів, основна умова взаємодії їх з неживою матерією. На базі кругообігу води з розчиненими в ній мінеральними речовинами закономірно виникла жива речовина, а з нею — і біологічний кругообіг (рис. 13.1).

Це неперервний планетарний процес закономірного циклічного, нерівномірного в часі й просторі перерозподілу речовини, енергії та інформації, які багатократно входять у постійно оновлювані екосистеми біосфери.

Біологічний кругообіг — це циркуляція по колу речовин між ґрунтом, рослинами, тваринами і мікроорганізмами, в основі якої є поглинання мінеральних речовин, включення їх до складу рослинних організмів, від них через трофічні ланцюги до гетеротрофних організмів і далі за участі редуцентів повернення знову в атмосферу або ґрунт.

Рушійною силою саморозвитку, збалансованості й адаптивної саморегуляції кругообігу хімічних елементів і перетворення енергії

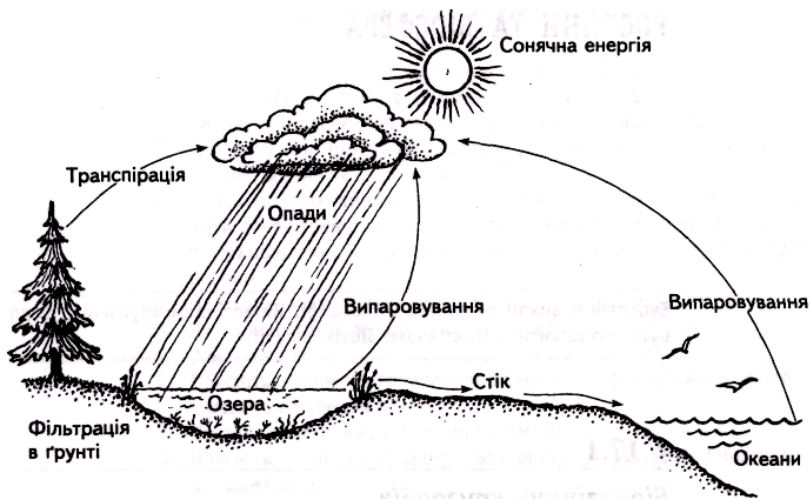


Рис. 13.1. Кругообіг води

в біосфері є сонячна радіація, яка засвоюється рослинами в унікальному процесі — фотосинтезі. Єдиною *біогенеративною* ланкою біологічного кургообігу, первинним виробником органічної речовини та зв'язаної в ній сонячної енергії, є фотосинтез рослин, а *бідеструктивною* — сума всіх катаболічних процесів різних форм життя на Землі.

Фотосинтетичне перетворення енергії сонячного світла на хімічну започаткувало новий етап в історії життя та всіх геохімічних процесів на земній кулі. Збагачення атмосфери молекулярним киснем різко вплинуло на еволюційний процес і значно прискорило появу аеробних організмів. Поява рослинного царства як в океані, так і на суші, створила неосяжний зелений екран планети, який і став потужним біотрансформатором потоків енергії, речовини та інформації в біосфері. Як результат, на Землі неухильно зростали запаси живої та мертвої органіки, а атмосфера планети поступово збагачувалася киснем за одночасного зниження концентрації вуглекислого газу. Це зумовило широкий розвиток *гетеротрофів*, здатних використовувати лише готову органічну речовину, тобто ту, яка первинно створювалася *фотоавтотрофами*.

Досить тривалий час існування життя, кількість первинно синтезованої продуцентами органічної речовини значно переважала ту частку біомаси, яка трансформувалася в процесах дихання та бродіння в живих організмах, а тому на Землі утворилися поклади корисних копалин. Крім вуглецю, водню та кисню, вони мали в

своєму складі значну кількість азоту, сірки, фосфору й інших елементів мінерального живлення рослин.

Поступово кількість первинно створюваної фототрофами органіки на Землі зрівноважилася з витратами її в процесі дихання, бродіння, різноманітних окиснювальних процесів, і на планеті встановився стабілізований, врівноважений кругообіг вуглецю та життя.

Завдяки рослинності Землі сформувалися і продовжують формуватися ґрунти, що збагачує їх органікою та гумусом — основою родючості. Ґрунтовий гумус — найістотніший результат ґрунтоутворювального процесу. Разом з тим він є однією з останніх ланок харчових ланцюгів від фотосинтезованої органічної речовини до кінцевих продуктів її мінералізації: води, вуглекислого газу, аміаку, нітратів, оксидів заліза, сірководню, кремнію, карбонатів, фосфатів, сульфатів. Ґрунтовий покрив і Світовий океан є планетними збирачами різноманітних відходів. У ґрунті та океані завершується руйнування багатьох органічних і органо-мінеральних сполук, які є своєрідними очисниками планети від багатьох забруднювачів. Частина речовини на певний час може вибувати із кругообігу (відкладатись на дні водойм, випадати в глибини земної кори), проте через деякий час тектонічні та геологічні процеси знову залучають її у кругообіг.

Екосистеми виконують у біосфері дві найважливіші функції, які забезпечують саме існування життя. Перша з них — неперервний процес біологічного накопичення, трансформації та перерозподілу енергії, що надходить від Сонця на Землю завдяки фотосинтезу. Друга — підтримування на планеті загальносвітового кругообігу хімічних елементів, зокрема біофілів — вуглецю, кисню, водню, азоту, фосфору, сірки, а також кальцію, магнію, калію, міді, цинку, кобальту, йоду та інших.

Ці функції здійснюються через фотосинтетичну систему створення рослинної органічної речовини, яку використовують травоядні організми. Зообіомасу останніх використовують різноманітні ланки трофічних ланцюгів — паразити, хижаки, некрофаги, ґрунтова мікрофлора та мікроорганізми.

13.2. Цикл вуглецю та кисню

Основний шлях кругообігу вуглецю — з оксиду вуглецю (CO_2) атмосфери в живу речовину і знову в оксид вуглецю.

Швидкість кругообігу вуглецю в його біогеохімічному циклі значна і наближається до руху енергії через екосистему. Пояснюється це тим, що органічна речовина майже на 50 % складається з вуглецю. Відновлена форма вуглецю, у якій він

поширений в усіх органічних сполуках, є основним носієм енергії у трофічних ланцюгах.

Концентрація вуглекислого газу і кисню в атмосферному повітрі збалансована і майже не змінюється, незважаючи на їхнє постійне використання в процесах фотосинтезу та дихання. Сумарна кількість вуглекислого газу в атмосфері планети складає близько $2,3 \cdot 10^{12}$ т. Щорічно близько 10 % вуглекислого газу атмосфери фотосинтетично засвоюється рослинами. Значну кількість вуглекислого газу містить жива речовина біосфери (близько $1,5 \cdot 10^{12}$ т). Без розкладу органічної речовини гетеротрофними організмами, без процесів постійного його поповнення, зокрема за рахунок дихання, його запаси були б вичерпані рослинами вже за 20 років.

Водночас щорічна продукція кисню становить 10^{11} т. У газовій оболонці Землі 1 трильйон 200 млрд т кисню. Виділення кисню в процесі фотосинтезу, з одного боку, та його використання для дихання та бродіння, з іншого (враховуючи абіогенне розщеплення H_2O і CO_2 ультрафіолетовими променями), сформувавши впродовж майже 3 млрд років рівновагу в атмосфері щодо співвідношення між вуглекислим газом і киснем, за якої приблизно 21 % становить O_2 і 0,03 % — CO_2 . Кисневий цикл у природі найтісніше взаємопов'язаний з вуглецевим. Сучасний пул кисню атмосфери та неорганічних окиснених продуктів (оксиди заліза, карбонати, сульфати тощо) переважно біогенного походження. Збагачення атмосфери на кисень дало змогу еволюційно розвинути оксидативний дихальний метаболізм як механізм контролю за окисненням відновлених у ході фотосинтезу сполук, що супроводжується вивільненням енергії. Озоновий шар, який захищає розвиток життя на Землі, також певним чином є продуктом фотосинтезу зелених рослин.

У процесі фотосинтезу щорічно використовується близько $2,3 \cdot 10^{11}$ т води. Якщо запасів води на планеті приблизно $1,5 \cdot 10^{18}$ т, можна підрахувати, що за останні 400 млн років, відтоді як з'явилися наземні рослини, весь водний запас був використаний та регенерований близько 60 разів.

Щорічна глобальна фотосинтетична первинна продукція органічної речовини становить приблизно $2 \cdot 10^{11}$ т. Фіксований в біомасі вуглець у значних кількостях використовується тваринними організмами, які, в свою чергу, під час дихання виділяють його у вигляді CO_2 . Рештки відмерлих організмів розкладаються мікроор-

ганізмами, внаслідок чого вуглець мертвої органічної речовини окиснюється до CO_2 і знову потрапляє в атмосферу (рис. 13.2).

Завдяки сучасним технологіям викопний вуглець фотосинтезів минулих епох також повертається в атмосферу. Це становить приблизно сьому частину асимільованого рослинами CO_2 . Підраховано, що зелені рослини щорічно використовують із атмосфери до

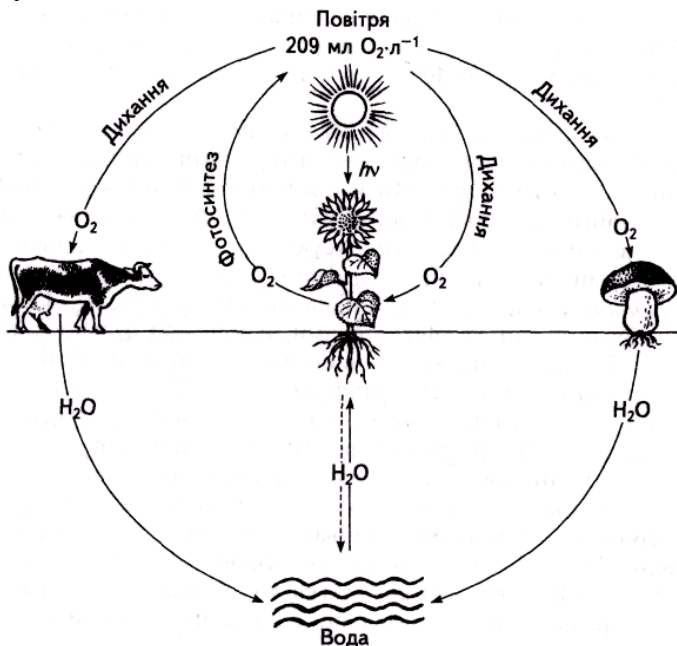


Рис. 13.2. Цикл кисню

300 млрд т CO_2 (100 млрд т вуглецю), що співвідноситься із сумарним надходженням його в атмосферу з різних джерел — процесів дихання, викидів промислових підприємств, транспорту тощо. Світовий океан, із гігантськими запасами карбонатів, виконує буферну функцію і є стабілізуючим фактором щодо зміни вмісту вуглекислого газу в атмосфері. Між сушею та Світовим океаном відбувається постійна міграція вуглецю. Вуглекислий газ атмосфери і гідросфери обмінюється та оновлюється живими організмами приблизно за 395 років.

13.3. Цикл азоту

Не менш важливим виявилось також залучення в кругообіг такого елемента-органогена як азот. Загальна кількість азоту в атмосфері складас $3,8 \cdot 10^{15}$ т, тоді як у водах Світового океану — $2,0 \cdot 10^{13}$ т.

Величезна кількість вільного (N_2) азоту не може безпосередньо використовуватися рослиною. Цей азот здатні асимілювати лише так звані азотавтотрофні організми в процесі *біологічної азотфіксації*, що є найголовнішою в його кругообігу. Азотфіксація здійснюється як вільноживучими азотфіксуючими бактеріями, наприклад гетеротрофами (*Azotobacter*, *Clostridium*), фотоавтотрофами (*Chromatium*, *Chlorobium*, *Rhodospirillum*), ціанобактеріями (*Nostoc*, *Anabaena*), так і симбіотичними азотфіксаторами, наприклад бульбочкові бактерії роду *Rhizobium*, які живуть в симбіозі з вищими рослинами. В біосфері річна фіксація азоту становить $175 \cdot 10^6$ т. В основному це біологічна фіксація, і лише незначна кількість його фіксується в результаті електричних розрядів і фотохімічних процесів.

Усі інші організми є азотгетеротрофними, тобто повністю залежать від наявності азотистих сполук, у більшості білкової природи. Азотгетеротрофні організми впливають на цикл азоту лише після асиміляції його в склад своїх клітин. Якщо у рослину азот надходить у вигляді NO_3 , він відновлюється до амонію, оскільки в клітинах він перебуває в максимально відновленій амонійній формі. Маса азоту, зв'язаного з біомасою суші, становить 14 020 млн т, інших зольних елементів — 34 062 млн т. Вся рослинність суші щорічно включає в кругообіг 2562 млн т азоту і 2762 млн т зольних елементів. У біомасі фітопланктону Світового океану цих елементів у тисячі разів менше, проте завдяки багатократному відтворенню таких організмів крізь них щорічно проходить 2762 млн т азоту і 12 274 млн т зольних елементів.

У результаті життєдіяльності та відмирання організмів у ґрунт і воду потрапляє багато азотвмісних органічних речовин, які мінералізуються і можуть знову використовуватися рослинами та мікроорганізмами. Органічний азот мінералізується шляхом *амоніфікації* та *нітрифікації*.

Амоніфікація — розклад мікроорганізмами органічних сполук (білків, сечовини) з утворенням вільного аміаку.

Це один із основних етапів кругообігу азоту в природі, який збагачує ґрунт доступними для засвоєння рослинами формами азоту.

Утворений в процесі амоніфікації аміак, як і той, що синтезується під час азотфіксації, частково окиснюється нітрифікуючими бактеріями до нітратів і нітритів у процесі нітрифікації.

Нітрифікація — це мікробіологічний процес перетворення в ґрунті та в воді відновлених сполук азоту з органічної речовини в окиснені неорганічні, тобто амонійних солей і аміаку в нітрати.

Такі вкрай екзергонічні реакції в дві стадії здійснюють бактерії-нітритифікатори (*Nitrosomonas*, *Nitrobakter*). Вони використовують енергію окиснення амонію або нітритів для асиміляції вуглекислоти та інших ендергонічних процесів. Обидва роди бактерій живуть в добре аерованих ґрунтах.

Отже, фотоавтотрофні рослини, гетеротрофні організми та нітритифікуючі бактерії формують цикл азоту. Амоніфікація та нітритифікація не завершують цикл азоту, оскільки вони поєднані ще з однією важливою ланкою кругообігу — денітрифікацією.

Денітрифікація — це зворотний процес відновлення мікроорганізмами денітрифікаторами (*Pseudomonas*, *Paracoccus*, *Bacillus*, *Thiobacillus*) окиснених сполук азоту (нітритів і нітратів ґрунту) до молекулярного азоту.

Денітрифікуючі бактерії за відсутності кисню використовують нітрити та нітрати як кінцеві акцептори електронів (анаеробне нітратне дихання). В процесі денітрифікації зв'язаний азот видаляється з ґрунту і води із вивільненням газоподібного N_2 в атмосферу. Денітрифікація замикає цикл азоту в біосфері (рис. 13.3).

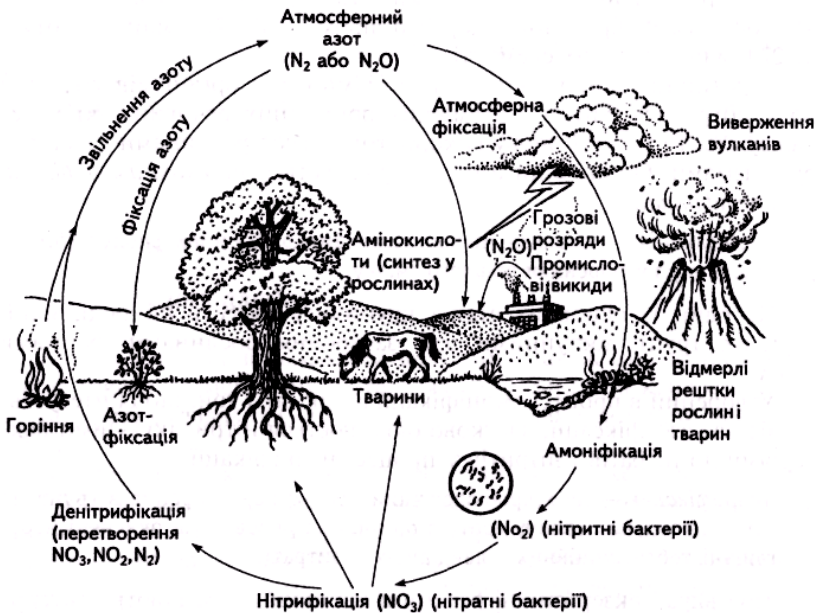


Рис. 13.3. Цикл азоту

У процесі руху азот набирає різних форм валентності (від -3 в аміаку до 5 в нітратах), завдяки чому бере участь у багатьох реакціях окиснення—відновлення. Так, в органічних сполуках, які входять до складу живих організмів, азот перебуває у відновленому стані (валентність його -3), в атмосфері й гідросфері може мати електро-нейтральну або позитивну валентність. Цикл азоту, синхронізований та збалансований з кругообігом вуглецю, став одним із найважливіших факторів формування на Землі безпечного екологічного середовища.

Важливим для загальної збалансованості кругообігу вуглецю і безпечного екологічного середовища є також активне, зрівноважене залучення в кругообіг життя таких елементів, як фосфор, сірка,

калій тощо. Адже в силу їхніх особливих властивостей та вкрай нерівномірного розподілу у докільлі вони проходять через біомасу живої речовини, а потім накопичуються у мертвих органічних рештках для повторного використання вже наступними поколіннями.

13.4. Потік енергії

Рушійною силою функціонування всіх живих систем є енергія, що характеризує їхню здатність виконувати роботу. Енергія є загальною мірою руху і взаємодії усіх видів матерії. Потік енергії відбувається за законами термодинаміки.

Майже всі форми життя на Землі одержують необхідну їм енергію прямо або опосередковано від Сонця (рис. 13.4).

Із загальної річної кількості сонячної енергії на земну поверхню падає близько $21 \cdot 10^{23}$ кДж, з них на ділянки суші та водойми з відповідною рослинністю припадає близько 40 % , або $8,4 \cdot 10^{23}$ кДж. З урахуванням всіх втрат даної енергії, а також енергетичного виходу фотосинтезу (не більше 2 %), загальна кількість енергії, що запасається в продуктах фотосинтезу, становить приблизно $20,9 \cdot 10^{23}$ кДж. З урахуванням витрат на дихання (від 30 до 40 %) рослинні організми планети перетворюють в цілому (на дихання і створення чистої продукції) щорічно близько $4,2 \cdot 10^{18}$ кДж сонячної енергії.

Живі системи рослинних організмів активно залучаються до потоку енергії на планеті. Найскладніший шлях сонячної енергії — крізь живу речовину, де ця енергія використовується в різноманітних реакціях метаболізму. Необоротна конверсія негативної ентропії (яка дорівнює вільній енергії) в позитивну, відповідно до другого закону термодинаміки, є рушійною силою життя. Зелені автотрофні рослини за допомогою сонячних променів у процесі фото-

синтезу перетворюють прості неорганічні сполуки — вуглекислий газ, воду і мінеральні солі на складні органічні сполуки своїх клітин і тканин.

Вільна енергія (тобто та, яка може бути використана на корисну роботу) запасється в хімічних зв'язках молекул. У простих молекулах частка вільної енергії мінімальна. В складних органічних молекулах вуглеводів, білків і жирів вона на декілька порядків більша.

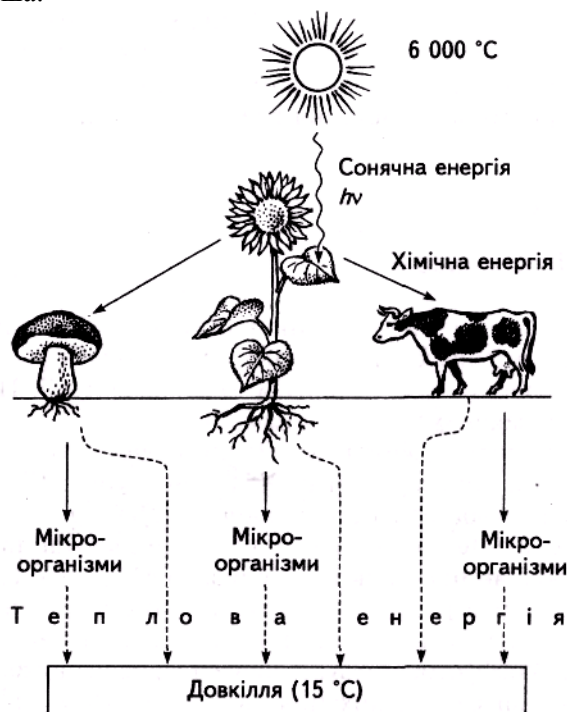


Рис. 13.4. Потік енергії в біосфері

Крім того, під час фотосинтезу і дихання утворюється АТФ і деякі інші спеціальні молекули з високоенергетичними зв'язками. Вільна енергія, що запасється рослинними організмами в продуктах фотосинтезу, є енергетичною основою для всіх живих систем, у тому числі й для людини. Живі системи функціонують як відкриті системи для речовини та енергії. Вони можуть уникнути встановлення термодинамічної рівноваги ($\Delta G = 0$) лише за постійної деградації негативної ентропії.

Кванти світла, що постійно надходять від Сонця і уловлюються рослинним організмом, єдине природне джерело

негативної ентропії, доступне біосфері. Та рано чи пізно через будь-які перетворення сонячна енергія, що досягла поверхні Землі, знову повертається в світовий простір у вигляді тепла.

Зелена рослина — основна ланка, яка поєднує все живе із сонячною енергією. Рослинний покрив зв'язує фотосинтетично активну радіацію сонячної енергії, стабілізує та перерозподіляє її серед різноманітних видів живих організмів, забезпечує синтез вуглеводів, білків та інших органічних сполук.

Рослинність планети забезпечує людство технічною сировиною і продуктами харчування, підтримує екологічну рівновагу на планеті, зв'язуючи вуглекислий газ і продукуючи кисень. Оскільки немає ніяких підстав для того, щоб в осяжному майбутньому припинився потік сонячної радіації на Землю, а в кругообіг вуглецю і життя весь час зворотно залучаються елементи-органогени, то можна вважати, що життя на Землі, а отже, й існування людини може бути вічним. У нас є лише один шлях — жити і працювати у злагоді із законами оточуючого нас світу та рухатися далі шляхом еволюції. А рослинний організм з його здатністю до фототрофного живлення має забезпечити нам можливість виконати цю місію.

КОНТРОЛЬНІ ЗАПИТАННЯ ТА ЗАВДАННЯ

1. Що є рушійною силою біогеохімічного кругообігу основних хімічних елементів у природі?
2. З чого складається баланс води на планеті та як здійснюється її кругообіг?
3. Поясніть значення рослин у кругообігу CO_2 і O_2 .
4. Як здійснюється цикл азоту?
5. Охарактеризуйте потік і трансформацію енергії на планеті Земля.

*Навчальне видання
Фізіологія та біохімія рослин
Курс лекцій.*

Навчальний посібник для студентів напряму підготовки 6.040102
«Біологія».

Укладач: *В.В.Демчук*, кандидат сільськогосподарських наук,
доцент кафедри біології РДГУ

*Комп'ютерний набір, верстка Т.В.Панасюк
Технічний редактор О.Ю.Третьяк*

Фізіологія та біохімія рослин. Курс лекцій. Навчальний посібник для студентів напряму підготовки 6.040102 «Біологія»/ В.В.Демчук. – Рівне: РДГУ, 2016. – 226с.

Посібник складено у відповідності з програмою курсу «Фізіологія та біохімія рослин» для студентів спеціальності «Біологія». В ньому наведено найголовніші теоретичні відомості та інформація за основними темами, що об'єднує навчальна дисципліна.

Призначений для студентів денної та заочної форми навчання.

Друк:

ДЛЯ НОТАТОК

ДЛЯ ПОДАТОК

ДЛЯ ПОДАТОК