

С.Д. ПЕТРЕНКО, О.В. ПЕТРЕНКО

# ***ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ МІКРОБІОЛОГІЇ***

***НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК***

Рекомендовано Міністерством аграрної політики України  
як навчальний посібник для студентів аграрних вищих  
навчальних закладів I–II рівнів акредитації  
із спеціальності 5.09010103 “Виробництво  
і переробка продукції рослинництва”

КИЇВ  
“АГРАРНА ОСВІТА”  
2009

УДК 581.1.579

*Гриф надано Міністерством аграрної  
політики України (лист № 18-28-28/16  
від 03.07.09)*

Укладачі: **Петренко С.Д., Петренко О.В.**, викладачі Іллінецького державного аграрного коледжу

Рецензенти: **Трохимчук В.А.**, канд. с.-г. наук, викладач Тальнянківського технікуму Уманського ДАУ;  
**Бабіно В.М.**, викладач ВП НУБіП України “Бобровицький коледж економіки та менеджменту ім. О. Майнової”;  
**Проценко С.П.**, викладач Каховського державного аграрного технікуму

**Фізіологія рослин з основами мікробіології:** Навчальний посібник / Петренко С.Д., Петренко О.В.. – К.: Аграрна освіти, 2009. – 301 с.

ISBN 978-966-7906-49-8

У навчальному посібнику послідовно і взаємопов’язано відповідно до програми навчальної дисципліни висвітлено фізіолого-біохімічні процеси, що відбуваються у рослинному організмі протягом життєвого циклу (водообмін, мінеральне живлення, фотосинтез, дихання, синтез, перетворення і транспорт органічних речовин) і забезпечують його ріст, розвиток, формування продуктивності рослин і стійкості до несприятливих факторів навколишнього середовища та їх регулювання на рівні клітини, органа й організму в цілому. Також описано морфологію, фізіологію мікроорганізмів і рослин, використання мікроорганізмів у мікробних біопрепаратів у сільському господарстві.

ISBN 978-966-7906-49-8

© С.Д.Петренко, О.В.Петренко,  
2009

---

---

## ЗМІСТ

<b>ВСТУП</b> .....	7
<b>1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН</b> .....	11
<b>1.1. Фізіологія рослинної клітини</b> .....	11
1.1.1. Клітина як структурно-функціональна одиниця рослинного організму .....	11
1.1.2. Загальна морфологія рослинної клітини .....	12
1.1.3. Будова і фізіологічні функції компонентів клітини .....	13
1.1.4. Цитоплазматичні мембрани .....	28
1.1.5. Амінокислоти, пептиди, білки, ферменти, нуклеїнові кислоти.....	30
1.1.6. Вітаміни, ліпіди, вуглеводи.....	46
1.1.7. Макроергічні сполуки.....	54
<b>1.2. Фотосинтез</b> .....	56
1.2.1. Фізико-хімічна суть фотосинтезу.....	57
1.2.2. Листок як орган фотосинтезу.....	59
1.2.3. Первинні процеси фотосинтезу. Світлова стадія.....	61
1.2.4. Темнова стадія. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі.....	70
1.2.5. Залежність інтенсивності фотосинтезу від зовнішніх умов... ..	76
1.2.6. Шляхи підвищення інтенсивності і продуктивності фотосинтезу в посівах.....	83
<b>1.3. Дихання рослин</b> .....	85
1.3.1. Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення в житті рослин.....	85
1.3.2. Анаеробна фаза дихання (гліколіз) .....	88
1.3.3. Аеробна фаза дихання .....	90
1.3.4. Інші шляхи дихання.....	93
1.3.5. Біологія бродіння .....	97
1.3.6. Зв'язок між диханням і фотосинтезом.....	98
1.3.7. Коефіцієнт дихання при різних субстратах дихання та різному ступені забезпечення тканин киснем.....	99
1.3.8. Залежність дихання від зовнішніх і внутрішніх факторів .....	100
1.3.9. Способи керування диханням рослин.....	104
<b>1.4. Водний обмін рослин</b> .....	107
1.4.1. Значення води у житті рослин .....	107
1.4.2. Клітина як осмотична система.....	108

1.4.3. Залежність між осмотичним і тургорним тиском та водним потенціалом .....	111
1.4.4. Коренева система як орган поглинання води, кореневий тиск.....	113
1.4.5. Транспірація та її біологічне значення .....	119
1.4.6. Шляхи висхідної і нисхідної течій води. Водний баланс рослин.....	127
1.4.7. Фізіологічні основи зрошення.....	131
<b>1.5. Фізіологічні основи кореневого живлення.....</b>	<b>133</b>
1.5.1. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин.....	133
1.5.2. Необхідні рослині макро- і мікроелементи, їх фізіологічна роль та порушення при нестачі.....	135
1.5.3. Надходження речовин у рослину. Іонофори .....	145
1.5.4. Синтезуюча діяльність кореня .....	154
1.5.5. Ризосфера, мікориза, алелопатія.....	158
1.5.6. Фізіологічні основи застосування добрив.....	162
<b>1.6. Ріст і розвиток рослин.....</b>	<b>166</b>
1.6.1. Поняття про ріст і розвиток рослин .....	166
1.6.2. Принципи регуляції росту і розвитку .....	167
1.6.3. Культура ізольованих протопластів, клітин і тканин .....	168
1.6.4. Локалізація росту у вищих рослин, ріст органів .....	170
1.6.5. Фізіологія проростання насіння.....	172
1.6.6. Фактори регулювання росту і розвитку .....	174
1.6.7. Ритміка фізіологічних процесів .....	180
1.6.8. Кореляція. Полярність. Рух рослин .....	182
1.6.9. Морфологічні і біохімічні ознаки загальних вікових змін у рослин .....	186
1.6.10. Фізіологія цвітіння, формування насіння і плодів.....	189
1.6.11. Перетворення речовин при дозріванні плодів.....	193
<b>1.7. Пристосування і стійкість рослин .....</b>	<b>196</b>
1.7.1. Холодостійкість рослин. Способи підвищення холодостійкості .....	196
1.7.2. Морозостійкість рослин. Процеси, що відбуваються у клітинах при їх замерзанні .....	197
1.7.3. Зимостійкість рослин. Причини зимової загибелі сільськогосподарських рослин .....	199
1.7.4. Вилягання рослин і його причини .....	201
1.7.5. Жаростійкість рослин .....	202

---

---

1.7.6. Посухостійкість рослин .....	204
1.7.7. Солестійкість рослин .....	206
1.7.8. Стійкість до шкідливих газоподібних виділень промисловості і транспорту .....	208
<b>2. МІКРОБІОЛОГІЯ .....</b>	<b>213</b>
<b>2.1. Морфологія і систематика мікроорганізмів .....</b>	<b>213</b>
2.1.1. Загальні відомості із систематики мікроорганізмів. Прокаріоти і еукаріоти .....	213
2.1.2. Бактерії, їх коротка характеристика .....	215
2.1.3. Рух, розмноження і живлення мікроорганізмів .....	220
2.1.4. Актиноміцети, мікроскопічні гриби, віруси, фаги .....	224
<b>2.2. Фізіологія і біохімія мікроорганізмів .....</b>	<b>230</b>
2.2.1. Хімічний склад та дихання мікроорганізмів .....	230
2.2.2. Ферменти, пігменти, токсини та ароматичні речовини мікробів .....	232
2.2.3. Основні поняття метаболізму мікроорганізмів. Фотосинтез...	235
2.2.4. Вплив різних факторів зовнішнього середовища на мікроорганізми .....	237
<b>2.3. Перетворення мікроорганізмами сполук вуглецю .....</b>	<b>240</b>
2.3.1. Спиртове бродіння .....	241
2.3.2. Молочнокисле бродіння .....	242
2.3.3. Пропіоновокисле, маслянокисле, оцтове і ацетонобутилове бродиння .....	243
2.3.4. Окислення окремих органічних речовин .....	246
2.3.5. Мікробіологічний розклад клітковини .....	247
<b>2.4. Перетворення мікроорганізмами сполук азоту .....</b>	<b>251</b>
2.4.1. Кругообіг азоту в ґрунті .....	251
2.4.2. Амоніфікація азотовмісних органічних сполук .....	252
2.4.3. Імобілізація азоту в ґрунті .....	255
2.4.4. Нітрифікація, денітрифікація .....	256
2.4.5. Фіксація атмосферного азоту мікроорганізмами .....	258
<b>2.5. Трансформація сполук сірки, фосфору і заліза в ґрунті .....</b>	<b>261</b>
2.5.1. Біологічний цикл сполук сірки .....	261
2.5.2. Перетворення сполук фосфору .....	263
2.5.3. Перетворення сполук заліза .....	264

---

---

<b>2.6. Взаємовідношення мікроорганізмів і рослин</b> .....	265
2.6.1. Мікроорганізми зони кореня і їх вплив на рослину .....	265
2.6.2. Симбіоз мікроорганізмів з рослинами .....	268
2.6.3. Епіфітні мікроорганізми і зберігання врожаю .....	269
2.6.4. Розвиток на рослинах токсичних грибів .....	272
<b>2.7. Мікробні біопрепарати і їх використання в сільському господарстві</b> .....	273
2.7.1. Біопрепарат ризоторфін на основі бульбочкових бактерій ....	273
2.7.2. Біопрепарат азотобактерин на основі <i>Azotobacter chroococcum</i> .....	275
2.7.3. Біопрепарати на основі асоціативних азотфіксуючих бактерій .....	276
2.7.4. Інші мікробні ґрунтоудобрювальні біопрепарати .....	280
2.7.5. Мікоризація рослин .....	281
<b>2.8. Використання мікроорганізмів і мікробних біопрепаратів для боротьби з хворобами і шкідниками сільськогосподарських рослин</b> .....	282
2.8.1. Мікроби-антагоністи і їх використання для захисту рослин ..	282
2.8.2. Використання антибіотиків для захисту рослин .....	284
2.8.3. Використання мікробних біопрепаратів для боротьби з шкідниками сільськогосподарських культур .....	285
2.8.4. Стимуляція росту рослин біологічно активними речовинами .....	289
Глосарій .....	291
Література .....	300

---

---

## ВСТУП

**Фізіологія рослин** – це наука, що вивчає життєдіяльність і функції рослинного організму у взаємодії з умовами навколишнього середовища.

**Предметом фізіології рослин** є дослідження загальних закономірностей життєдіяльності рослини як відкритої енергетичної системи, яка, у свою чергу, складається з підсистем, або структурних одиниць, пов'язаних між собою. Основною структурною одиницею рослинного організму є клітина.

**Об'єктом досліджень фізіології** є клітини, тканини, органи і цілі рослини, які вирощують у лабораторних або польових умовах чи в закритому ґрунті.

**Методами фізіології рослин** є лабораторні та польові дослідження, а також культура тканин і клітин. Вони включають вивчення фізіолого-біохімічних процесів клітини, водообміну, дихання, вуглецевого та мінерального живлення рослин, процесів синтезу, транспорту, перетворення та нагромадження органічних сполук, фізіологічних особливостей онтогенезу та стійкості рослин до несприятливих факторів навколишнього середовища, а також взаємодії з іншими організмами.

Дослідження на клітинному, субклітинному і молекулярному рівнях проводять за допомогою методів мікроскопії, електронної мікроскопії, паперової і газової хроматографії, радіоактивних і стабільних ізотопів, спектрометрії, люмінесцентної й ультрафіолетової мікроскопії та інших методів аналізу.

Застосування сучасних методів досліджень дає можливість фізіології рослин вирішувати такі **теоретичні й практичні проблеми**, як:

1. Розробка нових засобів ефективного використання води рослиною. Екологія водного режиму та фізіологія рослин в умовах зрощення.
2. Удосконалення теорії мінерального живлення для найефективнішого використання мінеральних добрив і підвищення продуктивності рослин.
3. Подальше вивчення механізму фотосинтезу та удосконалення методів, що сприяють збільшенню використання рослинами сонячної енергії.
4. Біохімія обміну азоту у рослині, біологічна фіксація азоту атмосфери та використання його рослинами.

---

5. Дослідження природи росту і розвитку рослин і розробка заходів спрямованого керування цими процесами.

6. Вивчення фізіології формування якості врожаю залежно від екологічних умов вирощування рослин.

7. Генетика мінерального живлення видів і сортів культурних рослин.

8. Подальше вивчення природи стійкості рослин до несприятливих факторів, особливо до шкідливих викидів промисловості і транспорту.

Під час вивчення курсу фізіології рослин використовують дані біофізики, цитології, генетики, хімії, анатомії та морфології, екології. У свою чергу, фізіологія дає теоретичне обґрунтування найважливішим технологічним заходам рослинництва, селекції, насіннезнавства, землеробства, агрохімії, меліорації, ґрунтознавства, зберігання та переробки сільськогосподарської продукції, а також біотехнології.

**Основні етапи розвитку фізіології рослин.** Як самостійна наука фізіологія рослин сформувалася наприкінці XVII століття. Її становленню сприяли відкриття основних законів фізики і хімії. Перший підручник з фізіології рослин написав Ж. Сенеб'є у 1800 році.

Вивчення процесу живлення займає значний період в історії фізіології рослин. У 1629 р. голландський вчений Я.Б. Ван-Гельмонт завдяки своїм дослідом сформулював водну теорію живлення рослин, і, хоча вона була помилковою, все ж вперше дала матеріалістичне уявлення про життєдіяльність рослин. На її зміну наприкінці XVII ст. прийшла гумусова теорія живлення рослин, пропагандистом якої був німецький вчений-агроном А. Теєр. Згідно з теорією вважалося, що живлення рослин відбувається завдяки поглинанню органічних речовин з ґрунту.

Остаточно сутність кореневого живлення була розкрита видатним німецьким вченим Ю. Лібіхом у 1840 р., який довів незначне засвоєння рослинами органічних речовин з ґрунту і сформулював теорію мінерального живлення рослин. Подальшому розвитку теорії живлення сприяв француз Ж. Буссенго, який встановив основні джерела азоту для рослин. Д.М. Прянишников у 1900–1925 роках доповнив своїми працями цю теорію, висвітливши питання азотного і фосфорного живлення рослин.

Водночас, починаючи з XVIII ст., розкривається роль вуглекислого газу, сонячного світла і листків у формуванні органічних речовин у рослинному організмі. Англійським вченим Д. Прістлі у

---

1771 р. було доведено виділення рослиною кисню, а що це відбувається лише на світлі, встановив у 1779 р. голландець Я. Унгенхауз. Завдяки роботам Ж.Сенеб'є, К.А.Тімірязєва і А.С.Фамінцина сформовано остаточне уявлення про роль фотосинтезу у повітряному живленні рослин. Серед досліджень фотосинтезу особливе місце належить К.А.Тімірязєву. Він розробив концепцію фотосинтезу як біологічного процесу перетворення енергії сонця в хімічну енергію органічних сполук, водночас створив оригінальну наукову школу фізіології рослин, учнями якої були Ф.Н. Крашенінников, В.І.Палладін, Є.Ф.Вотчал, Д.М.Прянишников, П.С.Косович.

Бурхливий ріст науки наприкінці XVIII століття дозволив розкрити сутність іншого важливого процесу у життєдіяльності рослинного організму – дихання. Швейцарський вчений Н.Соссюр у 1797 році довів принципову аналогічність цього процесу у тварин і рослин. Зміст окисно-відновних процесів під час дихання і роль води при цьому розкрив А.М.Бах. Остаточно хімізм дихання встановлено за участю В.І.Палладіна, Г.Кребса, С.П.Костичева.

На середину і другу половину XX ст. припадають подальші дослідження з фізіології рослин. Д.А.Сабініним встановлені закономірності росту і розвитку рослин, розроблена адсорбційна теорія засвоєння кореневою системою мінеральних речовин. В.М.Любименко дослідив утворення хлорофілу та фотоперіодизму рослин. М.О.Максимов вивчив посухостійкість рослин. Була створена М.Г. Холодним гормональна теорія тропізмів.

В Україні фізіологічні дослідження розпочав наприкінці XIX ст. професор Київського національного університету У.В.Баранецький. Українську школу фізіології рослин заснував Є.П.Вотчал, якому належать класичні дослідження продуктивності і цукристості цукрового буряку. Розвитку української школи фізіології рослин сприяли своїми працями В.Р.Заленський, А.С.Оканенко та ін. Першим організував наукові лабораторії з фізіології рослин В.М.Любименко у Харкові та Києві. На середину XX ст. припадає створення лабораторії штучного культивування тканин рослин. У Києві Ю.Ю.Глебою розпочаті перші дослідження з генної інженерії рослин.

**Мікробіологія** (грец. *micros* – малий, *bios* – життя, *logos* – вчення) – наука про дивовижний світ найдрібніших, невидимих неозброєним оком живих істот – мікроорганізмів, або мікробів.

Мікробіологія як наука вивчає морфологію, систематику і фізіологічні особливості мікроорганізмів, умови їх життєдіяльності, значення в природі і житті людини. Мікробіологи розробляють

---

---

способи використання корисних мікробів у сільському господарстві і промисловості, засоби і методи боротьби з хвороботворними мікроорганізмами, які викликають хвороби рослин, тварин і людини.

На сучасному етапі розвитку науки, техніки і сільського господарства неможливо уявити собі галузь, де мікробіологічні процеси не мали б значення.

Виникає необхідність глибокого аналізу характеру мікробіологічних процесів, які проходять у ґрунтах, зайнятих сільськогосподарськими культурами; знання основних функцій, які властиві мікроорганізмам; вміння орієнтуватися і оцінювати можливий вплив тих чи інших агротехнічних заходів у цілому на характер мікрофлори і діяльність мікроорганізмів. У подальшому це дозволить вибрати найбільш перспективні з них, успішно керувати процесами підвищення родючості ґрунту і врожайності сільськогосподарських культур.

Сучасна агрономія – це синтез найновіших досягнень біологічної і сільськогосподарської науки і практики. Без розуміння суті мікробіологічних процесів ґрунту, вміння аналізувати роль мікроорганізмів, які відповідають за їх проходження, неможлива успішна діяльність майбутніх агрономів, а також удосконалення сучасних технологій вирощування сільськогосподарських культур.

---

---

# 1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

## 1.1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

### 1.1.1. Клітина як структурно-функціональна одиниця рослинного організму

У 1839 р. німецький зоолог Теодор Шванн запропонував клітинну теорію, в основу якої були покладені два фундаментальні положення:

- клітина є основною одиницею всіх організмів;
- ріст, розвиток і диференціація тканин живих організмів зумовлені процесом утворення нових клітин.

Ця теорія була розвинена і вдосконалена іншим німецьким ученим Рудольфом Вірховим (1885), який увів ряд нових положень про роль клітинних структур у організмі. Основна теза його теорії, що поза клітиною не існує життя і кожна клітина походить із клітини, була повністю підтверджена подальшим розвитком біології.

Клітинна теорія відіграла важливу роль у розумінні ідеї єдності життя, спільності його походження для тваринних і рослинних організмів і цим сприяла ствердженню матеріалістичного світогляду у біології. Вона стала теоретичною основою еволюційного вчення Ч. Дарвіна (1859).

**Клітина** – це елементарна біологічна відкрита система, яка здатна до самовідтворення, саморегуляції та саморозвитку. Для проходження цих процесів у клітині повинен постійно відбуватися обмін речовин і вироблятися енергія.

Під обміном речовин, що має назву метаболізму, розуміють обмін між організмом і середовищем (зовнішній обмін), а також транспортування речовин у організмі (внутрішній обмін). Метаболізм характеризується двома взаємопов'язаними процесами життєдіяльності – анаболізмом і катаболізмом.

**Анаболізм** – це сукупність біохімічних процесів, які сприяють засвоєнню поживних речовин і енергії, утворенню тіла клітини (наприклад, фотосинтез).

**Катаболізм** – це розпад органічних сполук, синтезованих при анаболізмі, на більш прості, необхідні для побудови нових органічних сполук і вивільнення певної кількості енергії. До катаболізму належить дихання.

Єдність цих двох типів обміну і складає основу життя.

Отже, обмін речовин слід розглядати як найголовнішу функцію живої матерії, яка є джерелом усіх необхідних для життєдіяльності речовин і енергії.

### 1.1.2. Загальна морфологія рослинної клітини

Згідно із сучасними уявленнями, рослинна клітина складається з трьох основних частин – оболонки, протопласта і вакуолі (рис. 1). Клітинна оболонка відносно жорстка, складна у хімічному відношенні і є продуктом діяльності протопласта. Протопласт, тобто жива частина клітини, є колоїдним розчином із розміщеними у ньому структурними компонентами (ядро, пластиди, мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, рибосоми). Вакуолі – це неживі утворення, заповнені розчинами неорганічних солей, поглинутих клітиною, і органічних речовин – продуктів метаболічної діяльності клітини.



Рис. 1. Структурні компоненти рослинної клітини

---

---

Розміри клітин варіюють дуже широко (від одного до кількох сот мікронів). Морфологічні відмінності клітин зумовлені характером біологічних процесів і типом обміну речовин. Якщо рослинна клітина вирощується ізольовано, то її форма наближається до сферичної, якщо в оточенні інших клітин, то може набувати форму багатогранника. Клітини зони росту стебла або кореня за формою нагадують коробочку завдовжки близько 50 мкм, завширшки 20 мкм і висотою 10 мкм. Клітини ембріональних тканин і конуса наростання дуже малих розмірів.

У молодих клітин близькі поздовжні і поперечні розміри, тонка оболонка. Вони повністю заповнені протопластом. З часом, зі збільшенням об'єму клітини, кількість протопласта поступово зростає, у ньому утворюється багато малих вакуолей, які поступово зливаються в одну велику; оболонка потовщується.

Протопласт ззовні і зсередини оточений поверхневими біологічними мембранами: від клітинної стінки його відокремлює *плазмалема*, від вакуолі – *тонопласт*.

Протопласт і клітинна оболонка не ізольовані повністю. Вони сполучаються за допомогою спеціалізованих отворів – пор. Через пори в оболонці за допомогою цитоплазматичних тяжів (плазмодесм) протопласт одних клітин з'єднується з протопластом інших. Таким чином, завдяки мембранним утворенням і плазмодесмам усі клітини об'єднані. Плазмодесми за своєю будовою нагадують трубочки діаметром від 20 до 100 нм. У кожній плазмодесмі існує канал (десмотрубочка), по якому різні речовини можуть переходити від однієї клітини до іншої.

### **1.1.3. Будова і фізіологічні функції компонентів клітини**

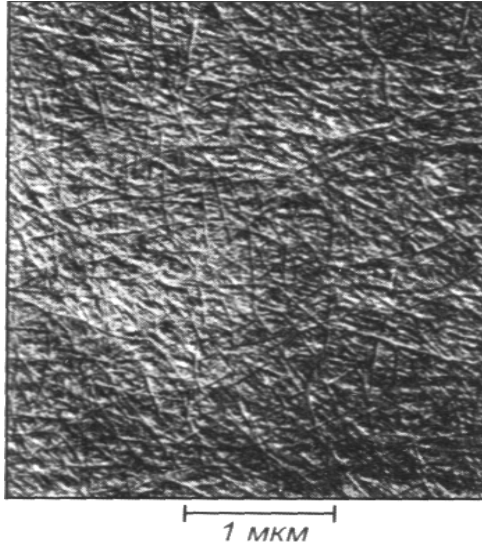
#### ***Клітинна оболонка та її функції***

Оболонка клітини утворюється з продуктів секреторної діяльності протопласта, які послідовно нашаровуються у процесі розвитку клітини.

Між оболонками сусідніх клітин існує серединна пластинка, яку утворюють спочатку гелеподібні пектинові речовини, але пізніше вона доповнюється целюлозою та іншими полісахаридами і набуває жорсткості. У здерев'янілих клітин оболонка насичена лігніном.

---

Первинна оболонка клітини складається з целюлозних мікрофібрил, занурених у основну речовину – матрикс. Завдяки проміжкам між фібрилами клітинна стінка має достатню гнучкість (рис. 2).



***Рис. 2. Целюлозні мікрофібрили первинної клітинної стінки***

Під час формування клітини зовнішня оболонка зазнає сильного тиску з боку протопласта, розтягується, і при цьому до неї додається новий будівельний матеріал – відбувається її ріст і потовщення. Ріст клітинної стінки можливий завдяки діяльності апарата Гольджі. Речовини матрикса і вуглеводні компоненти майбутнього целюлозного каркасу переносяться до плазмалеми пухирцями диктіосом, де за допомогою ферментів, зв'язаних з мембраною клітини, відбувається синтез і побудова клітинної стінки. Як правило, у вторинній оболонці виділяється три шари – зовнішній, середній і внутрішній. У цих шарах кут розташування целюлозних мікрофібрил різний, що забезпечує твердість, незначну розтяжність оболонки і високу міцність усієї структури (рис. 3).

У деяких клітин, наприклад, мезофілу, формування клітинної оболонки завершується, як тільки клітина досягає своєї максимальної

---

величини. В інших тканинах у клітин, що закінчили свій ріст, із внутрішнього боку утворюється вторинна клітинна оболонка із жорсткою структурою. Таке потовщення оболонки скорочує об'єм протопласта. З часом весь протопласт відмирає повністю, залишаються лише порожнисті циліндри з клітинних оболонок, що виконують механічну функцію або функцію провідних тканин.



*Рис. 3. Целюлозні волокна в окремих шарах клітинної стінки*

Вторинна клітинна оболонка пронизана численними порами. Дільниця оболонки з порами досить тонька, складається лише із середньої пластинки і первинної клітинної стінки.

У зрілих живих клітин пори представлені канальцями, що з'єднують внутрішню частину вторинної клітинної стінки і зовнішню частину первинної. Пори можуть розміщуватись групами, утворюючи порові поля, які відіграють важливу роль у пропусканні води, розчинів мінеральних і пластичних речовин.

---

---

## Протопласт

**Протопласт** – це колоїдна система. У живій клітині вона перебуває у постійному русі, завдяки якому забезпечується оптимальне розміщення органел, краще протікання біохімічних реакцій, видалення продуктів обміну у вакуолу і за межі клітини тощо. Основу протопласта складає **цитоплазма**.

Хімічний склад цитоплазми (вода – 75–85%, білки та амінокислоти – 10–12%, вуглеводи – 4–6%, жири і ліпіди – 2–3%, інші органічні речовини – близько 1%, мінеральні речовини – 2–3%) сприяє утворенню колоїдного розчину, який не змішується з водою і речовинами вакуолей.

Цитоплазмі властива еластичність і досить висока густина. Наприклад, у клітинах паренхіми кори бобів її в'язкість у 24 рази вища, ніж у води.

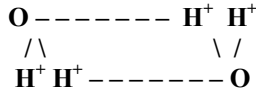
В'язкість цитоплазми є неоднорідною. Периферійна частина її, яка прилягає до оболонки, більш в'язка і відділяється від неї поверхневою мембраною – *плазмалею*. З боку вакуолі цитоплазма відокремлена другою поверхневою мембраною – *тонопластом*. Між цими мембранами знаходиться з меншою в'язкістю внутрішній шар цитоплазми – *мезоплазма*, яка є цитоплазматичним матриксом, що пронизаний ендоплазматичною сіткою (внутрішньою мембраною). У цитоплазматичному матриксі постійно відбуваються процеси обміну речовин.

У структурній і функціональній організації цитоплазми виключно важливе значення має вода. Властивості її як розчинника і речовини, що має велике біологічне значення, визначаються особливостями її внутрішньо-молекулярної структури, насамперед, полярністю молекули. Ця полярність зумовлена несиметричним розміщенням електронів водню і кисню у молекулі і відповідно – нерівномірним розподілом позитивних і негативних зарядів. До складу води, як відомо, входять два атоми водню і один атом кисню ( $H_2O$ ). Ядра цих атомів утворюють у молекулі води рівнобедрений трикутник, на вершині якого знаходиться ядро атома кисню, а в основі – маленькі ядра водню. Електронні хмаринки двох атомів водню зміщені у бік електронегативного атома кисню, тому атоми водню отримують ефективні позитивні заряди, а атом кисню – негативний. Позитивно поляризовані атоми водню можуть заглиблюватися в електронну оболонку негативно поляризованого атома кисню. Внаслідок цього

молекула води має два позитивно і два негативно заряджених полюси, тобто є диполем.

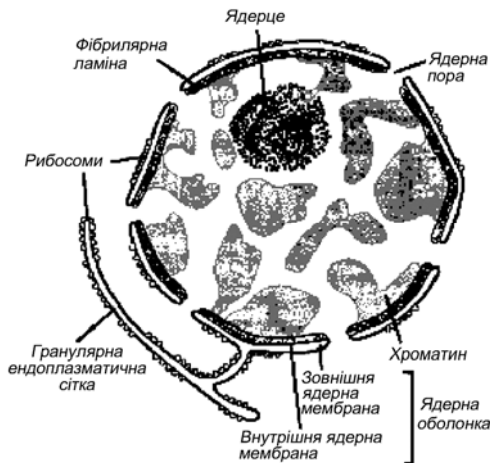
Таким чином, кожна молекула води може утворювати чотири водневі зв'язки за участю двох незв'язаних електронних пар атома кисню і двох поляризованих атомів водню. Завдяки водневим зв'язкам молекули води перебувають у рідкому або твердому стані, утворюючи певну структуру.

Найбільш стійкі комплекси включають дві молекули води, при утворенні яких виникають два водневі зв'язки:



Якщо енергія притягування води до молекул будь-якої речовини більша, ніж енергія між молекулами води, то речовина розчиняється. Залежно від цього розрізняють гідрофільні речовини, добре розчинні у воді внаслідок здатності молекул води утворювати з молекулами водневі зв'язки і гідрофобні речовини, які у воді практично нерозчинні, тому що молекули більшості з них не мають полярності.

Вода є не тільки розчинником необхідних для рослин поживних речовин, компонентом структури цитоплазми, але і середовищем, у якому відбуваються усі біохімічні реакції.



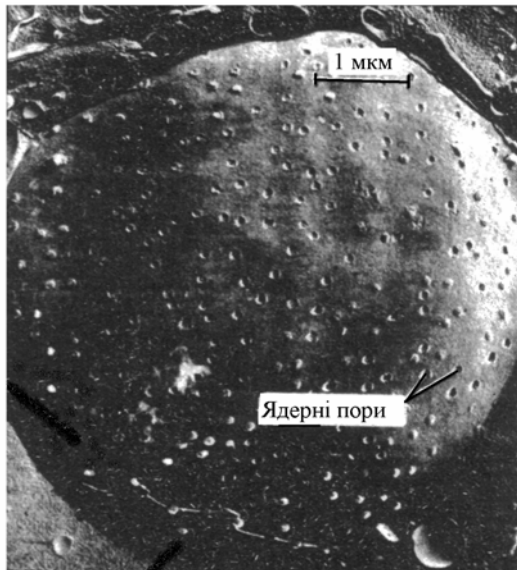
*Рис. 4. Схематичне зображення поперечного зрізу типового клітинного ядра*

---

Центральною і найважливішою органелою клітини є **ядро**, яке має досить складну структуру. Форма його здебільшого кулеподібна або овальна. Розмір коливається у досить широких межах.

У ядрі зосереджена генетична інформація у відповідних структурних одиницях – хромосомах, їх переплетіння утворює цілісну масу – **хроматин**. Крім того, ядро має одне або кілька ядерць. Простір між ядерними структурами заповнює безбарвна речовина – **каріоплазма**, або **нуклеоплазма** (рис. 4).

Зверху ядро оточене мембраною пористої структури, яка за допомогою елементів ендоплазматичної сітки сполучена з мембранами інших клітинних структурних компонентів (рис. 5).



**Рис. 5. Електронна мікрофотографія ядра, на якій видно ядерні пори**

Ядро не лише містить генетичну інформацію, але й передає її до цитоплазми (синтез інформаційної РНК та ін.), від клітини до клітини (поділ ядра, поділ клітини, розмноження, успадкування). Серед білків ядра переважають нуклеопротейди. Структура ядра залежить від функціонального стану клітини.

---

---

В інтерфазному ядрі хромосоми мають вигляд досить безформних скупчень хроматину, що набубнявіли. Перед початком поділу ядра кожна хромосома складається з двох хроматид, які в анафазі діляться. Надалі у новій клітині хроматида подвоюється і є хромосомою з повним набором генетичної інформації.

**Хромосоми**, або **хроматин**, в еукаріотів складаються з чотирьох видів молекул:

1. ДНК (близько 35%);
2. РНК (близько 12%);
3. Лужного низькомолекулярного білка-гістону (близько 40%);
4. Кислого негістонового білка, зокрема ферментів (близько 10%) і незначної кількості ліпідів, полісахаридів та іонів металів.

**Ядерце** – це округле утворення високої щільності, яке не має мембран. Воно складається з більш компактного, ніж ядро матеріалу, містить рибонуклеїнову кислоту (15%) і білки (80%). У ядерці містяться у великій кількості субодиночі рибосом. Ці рибонуклеопротейдні гранули разом з рибонуклеопротейдними ниткоподібними структурами (фібрилами) занурені у нуклеоплазму. У ядерці синтезуються численні рибосомні білки-гістони, накопичується РНК перед виходом до цитоплазми. Ядерцева рибосомальна РНК і білки об'єднуються у рибосомні субодиночі. Крім того, у ядерці збираються інші типи РНК (транспортна РНК). Тому воно є місцем перерозподілу РНК.

### *Пластиди*

**Пластиди** – це продукти життєдіяльності рослинної клітини. Вони утворюються з **пропластид** – маленьких амебоподібних тілець ( $d$  0,05–0,5 мкм), які беруть початок від ініціальних часток, що відокремлюються від ядра і містять нуклеоплазму. У рослинних клітинах містяться три типи пластид: **лейкопласти** (безбарвні), **хлоропласти** (зелені) і **хромопласти** (оранжеві). Сукупність пластид прийнято позначати поняттям “**пластидом**”.

Пластиди всіх трьох типів можуть взаємно перетворюватися. Наприклад, лейкопласти перетворюються у хлоропласти при позеленінні картоплі на світлі, у темряві хлоропласти втрачають зелене забарвлення і перетворюються в лейкопласти, при дегенерації хлоропластів і розпаді хлорофілу можуть утворюватися хромопласти.

Хлоропласти мають зелене забарвлення, що зумовлюється наявністю в них хлорофілу. Вони здатні до самовідтворення: доведена

---

---

їх висока автономність, яка полягає у здійсненні біосинтезу ряду білкових і ліпідних компонентів. Специфічна ДНК пластид відрізняється від ДНК ядра. Експериментально підтверджено її синтез безпосередньо у пластидах. У хлоропласті міститься близько 5% усієї клітинної ДНК. Вміст її змінюється залежно від фізіологічних умов. Число, розміри, форма і розміщення ділянок локалізації ДНК та їхня морфологія відрізняються у хлоропластів різних видів рослин.

Ділянки пластид, що містять ДНК, не подібні до ядерного хроматину, не містять гістоноподібних білків. ДНК хлоропластів кодує синтез рибосомальних РНК пластид. Ще не з'ясованим є питання, чи дійсно рибосомами хлоропластів використовується тільки іРНК пластидного апарату.

Між ядерним і пластидним геномом існує тісна кооперація, яка має велике значення для життєдіяльності пластид, зокрема для процесу утворення хлорофілу, у якому використовуються білки, синтезовані в різних частинах клітини.

Пластиди стають видимими у світловому мікроскопі на стадії, коли їх строма пронизана системою ланцюжків із плоских міхурців і мають розміри близько 0,5 мкм. Такі пластиди звичайно називають пропластидами. Поділ пластид може здійснюватись тільки після диференціації органел. Пластид у диференційованих клітинах більше, ніж у меристематичних. Їх кількість і розмір залежать від розміру клітини, умов середовища. При недостатньому освітленні кількість пластид у клітинах зменшується, але збільшується їх розмір. Крім інтенсивності освітлення, на пластидний апарат певний вплив мають мінеральне живлення і водний режим.

Процеси розвитку хлоропластів супроводжуються синтезом і розпадом хлорофілу, заміною старих молекул новими. Біосинтез хлорофілу перебуває під подвійним контролем ядерної і пластидної ДНК і здійснюється великою кількістю біохімічних реакцій.

Для побудови молекули порфірину чотири пірольні кільця повинні бути сполучені насиченими вуглецевими місточками через  $\alpha$ -атоми піролу. Утворена молекула, що має назву порфіриногену, потім окислюється і набуває здатності приєднувати метали. Приєднання атому магнію призводить до утворення Mg-протопорфірину. Утворення протопорфірину – особлива стадія в біосинтезі хлорофілу у вищих рослин. Він утворюється у темряві, може накопичуватися в етіюльованих листках. Його перетворення у хлорофіл відбувається при освітленні.

---

---

## *Мітохондрії*

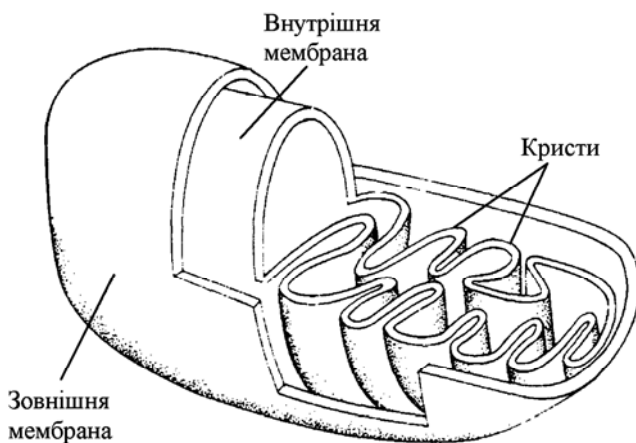
Мітохондрії містяться у цитоплазмі всіх клітин еукаріотів. У процесі статевого розмноження промітохондрії передаються нащадкам через яйцеклітину. Розмноження мітохондрій відбувається шляхом поперечного поділу, а також брунькуванням. Утворені дочірні органели – промітохондрії – з часом перетворюються у зрілі мітохондрії.

До складу мітохондрій входять білки, ліпіди, вітаміни, рибосоми, РНК, ДНК, ферментативний комплекс.

Основною функцією мітохондрій є забезпечення процесів життєдіяльності клітини необхідною енергією шляхом перетворення енергії хімічних зв'язків при окисленні дихального субстрату в енергію макроергічних зв'язків аденозинтрифосфornoї кислоти (АТФ). Утворення АТФ відбувається при ферментативному розщепленні вуглеводів, жирних кислот, амінокислот у процесі окислювального фосфорилування. Крім того, у мітохондріях проходить біосинтез ліпідів і білків, які беруть участь у загальному процесі транспорту іонів у клітині.

Тривалість життя мітохондрій не перевищує кількох діб. Постійним новоутворенням і розпадом органел забезпечується велика різноманітність їх форм в одній клітині. Довжина мітохондрій коливається від одного до кількох мкм, а ширина становить близько 0,5 мкм. Інколи в особливо активних клітинах розміри мітохондрій більші. Кількість їх у різних клітинах може коливатися у досить широких межах і досягати 2000 штук.

Мітохондрія утворена подвійними мембранами – зовнішньою і внутрішньою (рис. 6). Зовнішня мембрана гладенька, пориста, містить ферменти і білки, здатна пропускати речовини з невеликою молекулярною масою, а також іони. Вона є легкопроникною для пірувату, що утворився при неповному окисленні шестивуглецевих сполук у цитоплазмі. Внутрішня мембрана має досить складну будову, утворює численні складки різної форми, які називаються кристами. Поверхня цієї мембрани густо вкрита грибоподібними (елементарними) частками, у яких присутні фактори, що забезпечують синтез ДНК. Внутрішня мембрана проникна тільки для води і невеликих нейтральних молекул. У ній локалізований дихальний ланцюг, що складається з переносників електронів і невеликої кількості білків.



*Рис. 6. Будова мітохондрії*

Завдяки кристам внутрішній вміст мітохондрій – **матрикс** – поділений на відсіки. Мітохондріальний матрикс є гелеподібною речовиною, що містить до 50% білків. У ньому локалізовані ферменти циклу трикарбонових кислот (циклу Кребса) і синтезу ліпідів та білків. У матриксі також розміщені рибосоми і мітохондріальна ДНК.

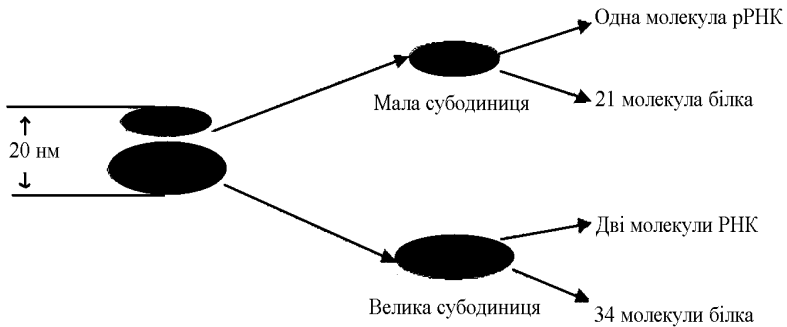
Незважаючи на наявність власної генетичної і білок-синтезуючої системи, мітохондрії не повністю автономні. Значна частина інформації про їх структуру і функції міститься у хромосомах ядра.

### ***Рибосоми***

**Рибосоми** – це ультрамікроскопічні утворення діаметром близько 0,2 мкм. Кожна клітина містить тисячі рибосом. Але загальна кількість їх визначається інтенсивністю синтезу білка у клітині. За хімічною природою рибосоми є нуклеопротеїдами, які складаються з високомолекулярної рибосомальної РНК і молекули структурного рибосомного білка. Вони мають властивість “зчитувати” інформацію, що міститься в ланцюзі матричної РНК у вигляді послідовно розміщених нуклеотидів, і реалізувати її у формі білкової молекули з відповідним розміщенням 20 амінокислот.

Рибосоми можуть вільно розміщуватися у цитоплазмі, утворювати полірибосоми, можуть бути прикріплені до мембрани ендоплазматичного ретикулуму або ж знаходитися в органах клітини з власною ДНК (мітохондрії, хлоропласти). Вони побудовані з великої і малої субодиниць (рис. 7), які з'єднані між собою атомами магнію. Кожна субодиниця містить певним чином розміщені і покриті білком молекули рибосомальної РНК.

Така структурна організація забезпечує можливість найкращого просторового розміщення рибосоми, допомагає набуті потрібну орієнтацію активним амінокислотам, які беруть участь в утворенні пептидного ланцюга.



*Рис. 7. Будова прокаріотичної рибосоми*

При синтезі білкової молекули мала субодиниця рибосоми прикріплюється до молекули інформаційної РНК, а велика – до мембрани ендоплазматичної сітки. Одночасно велика субодиниця утримує в певному положенні молекулу тРНК і активовані амінокислоти відносно ланцюга інформаційної РНК, забезпечуючи відповідну орієнтацію.

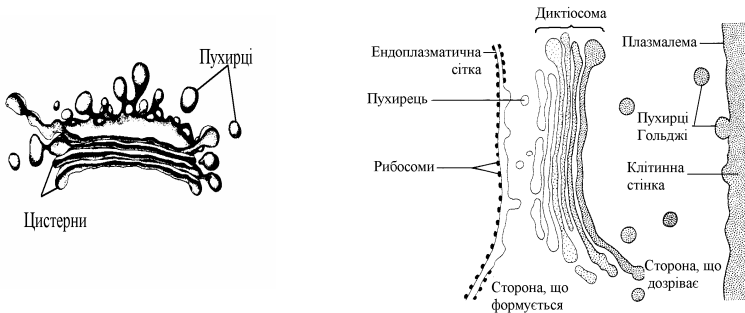
Функціонально активними є рибосоми, пов'язані з молекулами іРНК. При цьому вони мають вигляд ланцюжка, утворюючи полісоми, які включають звичайно 5–7 рибосом. Кожна рибосома, що входить до складу полісом, рухається уздовж молекули інформаційної РНК, ніби стрічка касети магнітофона, забезпечуючи “зчитування” інформації й утворення поліпептидного ланцюга.

Усі рибосоми однієї полісоми відтворюють один і той же поліпептид. Полісоми з часом руйнуються. Тривалість їх життя визначається строком життя іРНК.

### *Апарат Гольджі (диктіосоми)*

**Апарат Гольджі** – це комплекс великих і малих порожнин “безладного” типу, оточених мембраною. Найбільш великим і типовим компонентом апарату Гольджі є **диктіосоми** – кілька великих ущільнених цистерн (мембранних дисків). Плескуваті мембранні цистерни мають товщину близько 15 мкм. Діаметр диктіосом – 0,2–1,5 мкм. У проміжках між цистернами містяться трубчасті утворення (каналці).

Від країв цистерн відшнуровуються бульбашки. Вважають, що в цистернах диктіосом відбувається синтез полісахаридів клітинної стінки, які і транспортуються в бульбашках до периферії клітини. Згодом бульбашки зливаються з плазматичними мембранами, а синтезовані сполуки відкладаються поза протопластом (рис. 8).



*Рис. 8. Схема роботи апарату Гольджі*

Поряд зі звичайними бульбашками, що мають гладеньку поверхню, на диктіосомах формуються бульбашки із шорсткою поверхню, що, можливо, містять білки.

Функція апарату Гольджі також полягає в утворенні і виділенні секретів (ефірні олії, камеді та ін.). Секреторні продукти рухаються через апарат Гольджі до місця призначення. При проходженні через цей апарат секреторні білки зазнають “доопрацювання” (укорочення бокових ланцюгів олігосахаридів, приєднання фосфатних груп або жирних кислот, протеолітичне розщеплення). Іншою важливою функцією апарату Гольджі є сортування ферментів та інших сполук. Для здійснення функцій диктіосоми потребують енергії.

### *Ендоплазматичний ретикулум*

Ендоплазматичний ретикулум (ендоплазматична сітка) – це система мембран (каналів), що пронизують цитоплазму. Мембрани на одних ділянках звужуються, в інших розширюються, утворюючи цистерни, плоскі мішки або розгалужені трубки. Ендоплазматичний ретикулум може бути гладеньким або гранулярним. На зовнішній поверхні гранулярного ретикулуму розміщуються чисельні маленькі органоїди – рибосоми. Гладенький ретикулум, який переважає у рослинній клітині, не несе на собі рибосоми. Ця система внутрішніх мембран починається від зовнішньої мембрани оболонки ядра і підходить до різних органоїдів, зв’язуючи усі частини клітини (рис. 9).



*Рис. 9. Схематичне зображення ендоплазматичного ретикулума*

---

---

Водночас мембрани ендоплазматичного ретикулу розділяють цитоплазму на численні відсіки, завдяки чому у кожному з таких відсіків відбуваються певні процеси. Одночасно ретикулум виконує функцію конвеєра для багатьох ферментативних перетворень речовин та їх переміщення по клітині. Крім того, канали ендоплазматичного ретикулума через плазмодесми поєднуються з ретикулумом сусідніх клітин.

### ***Вакуолі, лізосоми, мікротрубочки та інші***

**Вакуоля** – це поширений відділ клітини, оточений біологічною мембраною – **тонопластом**. Вона заповнена водним розчином солей, органічних речовин, а також продуктами метаболізму клітини. У молодій клітині багато дрібних вакуолей, які одночасно з ростом її збільшуються в об'ємі і з часом зливаються в одну центральну вакуолю, що займає інколи майже 90% загальною об'ємом клітини. Вміст вакуолі називається клітинним соком. Вакуоля відіграє вирішальну роль у регулюванні водного режиму, підтриманні тургорного тиску клітини.

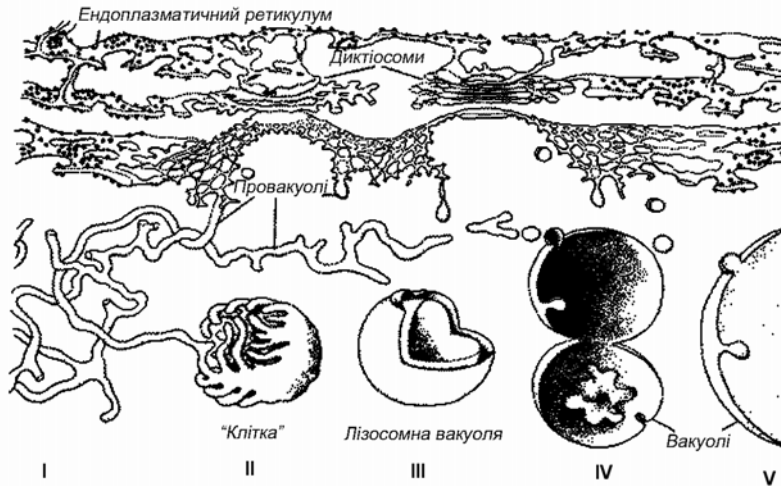
Оскільки вміст вакуолі значно відрізняється від вмісту цитоплазми, то можна дійти висновку, що проникність тонопласта відмінна від проникності плазмалеми.

У більшості рослин рН клітинного соку коливається в межах 3,5–5,5, а рН цитоплазми наближається до 7,0. Така різниця в концентрації іонів  $H^+$  дає підставу припустити існування в тонопласті гіпотетичних насосів, які перекачують іони  $H^+$  з цитоплазми у вакуолю і сприяють підтриманню рН цитоплазми на належному рівні, що є дуже важливим для активності ферментів, яку значною мірою визначає рН середовища.

**Лізосоми** – це малі сферичні, оточені мембраною тілця, у яких розміщені окремі ферменти або їх групи. Просторово вони займають центральне місце у структурній організації клітини. Число цих тілец визначається станом клітини, їх біологічна функція – перетравлення речовини, що надійшла до клітини.

Лізосома оточена мембраною і характеризується хаотичною внутрішньою структурою. У лізосомах зосереджені понад 50 ферментів, що каталізують процеси розпаду: протеази, які гідролізують білки; нуклеази – розпад нуклеїнових кислот; ліпази – розщеплення жирів. Найбільш активні ці ферменти у кислому середовищі.

Якщо лізосоми інтактні, то їх ферменти не можуть вступати у контакт із речовинами клітини. Будь-яке пошкодження клітини супроводжується порушенням цілісності лізосом і відповідно – вивільненням ферментів. У результаті цього у клітині розпочинаються реакції, які можуть бути небажаними для неї. Інколи ці реакції бувають корисними. Наприклад, у відповідь на проникнення у клітину вірусів, бактерій, грибів можуть утворюватись метаболіти для знешкодження негативної дії патогенів (рис. 10).



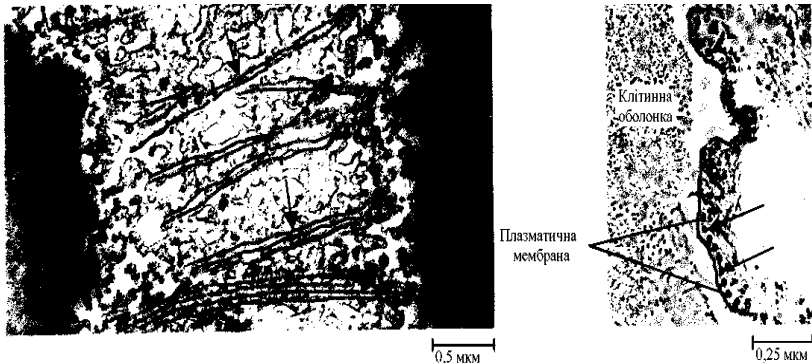
**Рис. 10. Етапи утворення вакуолей:**

*I – розширені цистерни ендоплазматичного ретикулума розростаються і розгалужуються по всій клітині (провакуолі); II – провакуолі відгороджують ділянки цитоплазми як лозини клітку; III – трубчасті “лозини” кожної “клітки” зливаються і повністю ізолюють захоплену цитоплазму;*

*IV – внутрішня мембрана “клітки” і захоплена цитоплазма перетравлюються лізосомними ферментами (до цього ферменти знаходились у трубочках, які між собою зливались). Утворені дрібні вакуолі між собою зливаються, утворюючи одну або декілька великих вакуолей, характерних для сформованої рослинної клітини; V – вакуоля*

**Мікротрубочки** – це порожнисті, видовжені протоплазматичні частки діаметром 18–30 нм і довжиною кільका мікронів, складені з фібрилярних тяжів, основою яких є білок тубулін (рис. 11). Вони не

належать до спеціалізованих органел клітини, тому що функціонують лише у поєднанні з цитоплазмою. Мікротрубочки – це динамічні структури, які регулярно руйнуються і створюються знову на певних етапах клітинного циклу.



*Рис. 11. Мікротрубочки (відмічені стрілками)*

В клітинах, які розтягуються і диференціюються, мікротрубочки, що розміщуються біля внутрішньої поверхні плазматичної мембрани, беруть участь в утворенні клітинної оболонки, контролюючи вкладання целюлозних мікрофібрил, які відкладаються цитоплазмою на клітинну оболонку, що росте. Напрямок розтягування клітини визначається, в свою чергу, орієнтацією целюлозних мікрофібрил в клітинній оболонці. Мікротрубочки направляють пухирці диктіосом до оболонки, яка утворюється. При поділі клітини вони складають основу веретена поділу і також беруть участь у внутрішньоклітинному транспорті.

Мікротрубочки виконують в основному опорну і скорочувальну функції, забезпечують циркуляцію цитоплазми, беруть участь у морфогенезі клітин.

#### **1.1.4. Цитоплазматичні мембрани**

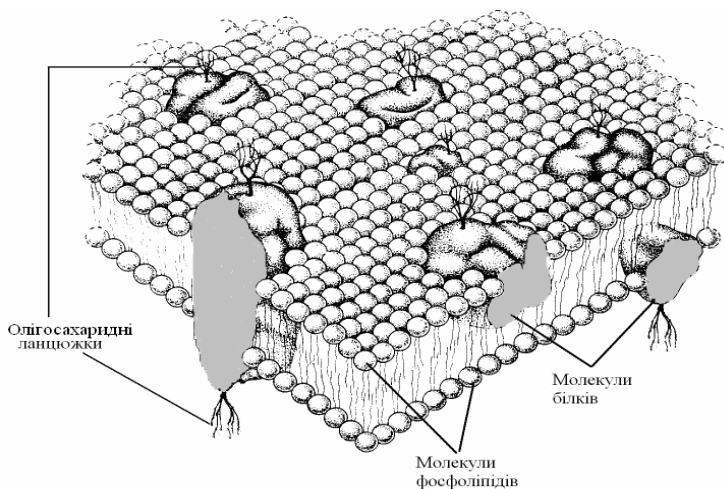
**Цитоплазматичні мембрани** – це ультратонкі структури товщиною 5–10 нм, утворені з білків (60%), фосфоліпідів (40%) і невеликої кількості вуглеводів. Вони відокремлюють вміст клітини, регулюють обмін між клітинами і середовищем, утворюють усередині

клітини ряд компартментів, де відбуваються спеціалізовані метаболічні процеси. Мембранами оточені цитоплазма, ядро, хлоропласти, апарат Гольджі, рибосоми та ін. Найважливіші біохімічні процеси (світлові реакції фотосинтезу, окислювальне фосфорилування при диханні) відбуваються безпосередньо на мембранах.

Крім названих функцій, мембрани регулюють транспорт іонів і продуктів метаболізму.

Вони мають вибіркочу проникність, тобто здатність активно регулювати процес проникнення речовини до клітини. Молекули або іони одних речовин пропускаються швидко, інших – повільно, ще інших – не пропускаються взагалі. Ця властивість мембран пов'язана з їх будовою і хімічним складом.

У 1972 р. Сінгер і Ніколсон запропонували рідинно-мозаїчну модель біологічної мембрани, згідно з якою білкові молекули перебувають у рухомому стані, ніби плавають у рідкому ліпідному б'шарі, займаючи різні положення: проникають усередину, можуть знаходитися знизу або пронизувати наскрізь увесь ліпідний шар. Ліпіди також можуть переміщуватися, змінюючи своє положення. Такий стан білків, їх розміщення у ліпідному шарі створює своєрідну мозаїчну картину (рис. 12).



**Рис. 12. Рідинно-мозаїчна модель мембрани**

---

---

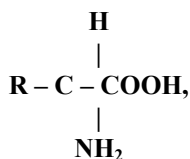
Білки клітинної мембрани за своєю будовою неоднорідні і виконують різні функції. Деякі є переносниками, що транспортують через мембрану до цитоплазми клітин чи органел молекули або іони окремих речовин; інші є ферментами, що беруть участь у метаболічних процесах, перетворенні енергії, перенесенні електронів та ін. Складні білки-глікопротеїди містять олігосахаридні ланцюжки. Ці ланцюжки є своєрідними “антенами” для пізнавання зовнішніх сигналів. Завдяки пізнаванню сусідні клітини можуть зв’язуватися одна з одною через певні ділянки й утворювати тканини у процесі диференціації. З пізнаванням пов’язана імунна відповідь клітин на вірусні та інші інфекції, при якій глікопротеїди відіграють роль антигенів.

Білки мембран виконують ряд інших важливих функцій. Припускають, що у білків, які наскрізь пронизують мембрану, є гідрофільні канали, або пори. Через ці канали можуть проникати полярні молекули речовин, які не пропускає ліпідний шар мембрани. Хімічний склад ліпідів мембрани теж неоднорідний.

### 1.1.5. Амінокислоти, пептиди, білки, ферменти, нуклеїнові кислоти

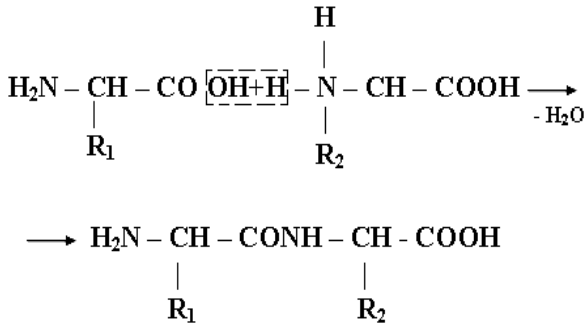
*Амінокислоти* – це органічні кислоти, у вуглеводневому радикалі яких атом водню заміщений аміногрупою. Відомо понад 200 амінокислот, але до складу рослинних білків входять лише 20. При цьому 10 з них є незамінними, тобто такими, що не синтезуються в організмі людини і тварини. Це амінокислоти: аргінін, валін, гістидин, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, треонін, триптофан, фенілаланін.

Всі амінокислоти білків є  $\alpha$ -амінокислотами, тобто їх аміногрупа зв’язується з тим же атомом вуглецю, що і карбоксильна група. Загальна формула будови амінокислоти:

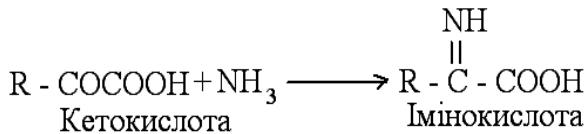


де R – бокові радикали, які можуть бути атомами водню, карбоксильною групою, ароматичним кільцем або іншими групами.

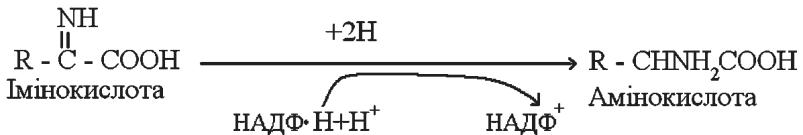
Амінокислоти можуть бути похідними жирних і ароматичних кислот. Вони мають амфотерні властивості, тому що аміногрупа виявляє лужні властивості, а карбоксильна – кислотні. Тому амінокислоти можуть реагувати як з основами, так і з кислотами, утворюючи відповідні солі; можуть вступати у хімічні реакції одна з одною. При цьому карбоксильна група однієї амінокислоти взаємодіє з аміною групою іншої з утворенням пептидного зв'язку ( $-\text{HN}-\text{CO}-$ ) і виділенням молекули води:



Вихідними речовинами для синтезу амінокислот є аміак та кетокислоти. Амінування кетокислот аміаком (**реакція прямого амінування**) – це основний шлях синтезу амінокислот у рослині. Реакція відбувається у дві фази:

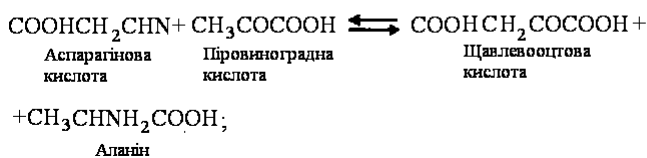
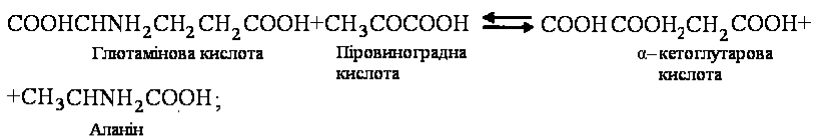


1. Приєднання аміаку до кетокислоти й утворення імінокислоти:



2. Відновлення амінокислоти за участю відновлюючого агента (НАДФ·Н – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат, або НАД·Н – нікотинамідаденіндинуклеотид):

Більшість амінокислот утворюється внаслідок реакції *переемінування*, або трансамінування, тобто взаємних перетворень амінокислот:



Амінокислоти, які синтезуються рослинами, можна поділити на дві групи: 20 амінокислот, які входять до складу білків; амінокислоти, які зустрічаються у вільному стані. В останню групу входить понад 200 амінокислот, які беруть участь у різних процесах обміну. Вищі рослини синтезують усі 20 білкових амінокислот. Тварини частину їх синтезують самі, а частину одержують з їжею, такі амінокислоти називають *незамінними*. Біологічна цінність білків визначається вмістом у них незамінних амінокислот. Білки, до складу яких входять усі незамінні амінокислоти, є *повноцінними*. Багаті на такі амінокислоти тваринні білки. Рослинні ж переважно неповноцінні й гірше засвоюються. Для людини і тварин незамінними є 10 амінокислот – аргінін, валін, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, триптофан, фенілаланін, гістидин, тирозин.

Сполука, що утворюється при взаємодії двох амінокислот, називається *дипептидом*. Вільна аміногрупа або карбоксильна група утвореного дипептида може вступати у взаємодію з аміно- або карбоксильною групою інших амінокислот. Так утворюються трипептиди, тетрапептиди і т.д. Загальна назва цих сполук – *поліпептиди*. Якщо до складу поліпептидів входить понад 100 амінокислотних залишків, то такий поліпептид належить до білкових сполук.

---

---

## Білки

**Білки** – це високомолекулярні гетерополімери, побудовані з амінокислот. Загалом молекули білків включають від 100 амінокислотних залишків до кількох мільйонів.

Білки є основою життєдіяльності організмів. Живий організм містить тисячі білків, кожний з яких має свою унікальну структуру. Завдяки інформації, закладеній у цій структурі, білки функціонують за різноманітними індивідуальними програмами. Їм належить провідна роль у молекулярних механізмах усіх проявів життєдіяльності.

Елементарний склад білків приблизно такий: вуглецю – 50–55%; кисню – 19–24%; азоту – 15–18%; водню – 6,6–7,3%. До складу деяких білків входять також сірка (0,3–2,4%), фосфор (0,2–2,0%), залізо та інші елементи.

Білки, що складаються лише із залишків амінокислот, називаються *простими*, або *протеїнами*. Вони виконують роль запасних речовин.

За здатністю розчинятися у різних розчинниках протеїни поділяються на такі групи: альбуміни – розчиняються у воді; глобуліни – розчиняються у розчинах нейтральних солей; глютеліни – розчиняються у слабких розчинах кислот і лугів; проламіни – розчинні тільки у 50–70% розчинах спирту.

Крім амінокислот, у складі молекули білка може бути інша сполука небілкової природи. Такі білки називаються складними, або *протеїдами*. Вони відіграють роль основних компонентів різних структур клітини.

Залежно від природи небілкової частини молекули білка, яка ще називається простетичною групою, протеїди поділяються на групи.

**Ліпопротеїди** – складні білки, у молекулі яких є ліпіди, фосфогліцериди. Ліпопротеїди входять до складу клітинних мембран.

**Глікопротеїди** – складні білки, простетична група яких вміщує вуглеводи або їх похідні.

**Нуклеопропротеїди** – одна з найбільш важливих груп протеїдів, молекули яких складаються з білкової частини і нуклеїнових кислот.

**Металопропротеїди** – складні білки, у яких білкова частина пов'язана з атомами металів. Більшість білків цієї групи мають ферментативні властивості.

**Хромопротеїди** – складні білки, простетична група молекули яких представлена пігментами. Білки цієї групи мають велике

---

---

значення у реакціях рослин на світло (фітохром), його поглинання і перетворення.

Функціональні властивості білків визначаються їх структурною організацією, під якою розуміють кількісний і якісний амінокислотний склад молекули, її конфігурацію. Відомо чотири рівні структурної організації молекули білка – первинна, вторинна, третинна і четвертинна.

**Первинна структура** характеризується кількістю і послідовністю амінокислотних залишків у поліпептидних ланцюгах білкової молекули. Кількість можливих первинних структур білка надзвичайно велика. Цією структурою визначається функція білка. Заміна навіть однієї амінокислоти у молекулі може різко змінити функцію білка і викликати зміни у життєдіяльності всього організму. Первинна структура закріплена генетично.

**Вторинна структура** білка обумовлена додатковими зв'язками (“водневими місточками”), які утворюються між амінокислотними залишками даної молекули або сусідніми поліпептидними ланцюгами. У пептидному ланцюзі “водневі місточки” утворюються між атомом водню аміногрупи  $>NH$  – групи одного пептидного зв'язку та атомом кисню карбоксильної групи  $>CO$  – другого пептидного зв'язку. Якщо водневі місточки утворюються у межах одного пептидного ланцюга, то виникають гвинтоподібні, спіральні структури. При утворенні водневих місточків між двома пептидними ланцюгами утворюється структура складчастого типу. Поєднанням слабких сил зв'язку багатьох водневих місточків забезпечується висока стабільність і міцність білкової молекули. У структурах складчастого типу багато поліпептидних ланцюгів розміщуються у паралельних площинах.

**Третинна структура** характерна для глобулярних (куляста форма молекули) білків. Вона утворюється при взаємодії бічних груп амінокислот і підтримується іонними, водневими і дисульфідними зв'язками. Третинна структура характеризується компактним розташуванням у просторі поліпептидного ланцюга в цілому.

Вторинна і третинна структури білкової молекули залежать від первинної.

Більшість білків протоплазми і всі ферменти належать до глобулярних (куляста форма молекули) білків. Функція білка тісно пов'язана з третинною структурою.

**Четвертинна структура** білків утворюється при об'єднанні кількох (3–4 і більше) просторово організованих поліпептидних ланцюгів за допомогою гідрофобних взаємодій, водневих та іонних

---

зв'язків, для виконання специфічних біологічних функцій. Ця структура властива глобулярним і фібрилярним (нитчаста форма молекули) білкам. Прикладом може бути білок вірусу тютюнової мозаїки, гемоглобін, ферменти – РНК-полімераза, глутаматдегідрогеназа, уреаза та ін.

Структура білка має велике значення для каталітичної активності і регуляторної дії ферментів. Якщо порушується вторинна, третинна і четвертинна структури молекули, тобто відбувається **денатурація** білка, то змінюється його функція.

Денатурацію можуть викликати висока температура, ультрафіолетове випромінювання, ультразвукові хвилі, дуже високий тиск, поверхневі сили, іони  $H^+$  і  $OH^-$ , органічні розчинники та ін. При цьому втрачається здатність білків до набубнявіння і фізіологічна активність, зменшується розчинність, а в екстремальних умовах білки випадають у осад і скручуються – **коагулюють**.

Функції білків різноманітні:

- є основним будівельним матеріалом клітини. Структурні білки, особливо білки мембран, завдяки великій кількості залишків неполярних амінокислот, стабілізують надмолекулярні структури;
- виконують транспортну функцію в енергозалежних процесах переміщення речовин через мембрану;
- каталізують усі ферментативні біохімічні реакції у клітині;
- виконують сигнальну і рушійну функції шляхом зміни конформації (структури) окремих органів або організму під впливом факторів зовнішнього середовища;
- є джерелом енергії: при розщепленні одного грама білка вивільнюється 17,2 кДж енергії.

## Ферменти

У рослинній клітині досить легко і швидко відбувається багато найскладніших біохімічних реакцій, які супроводжуються синтезом і розкладанням білків, жирів, вуглеводів і ряду інших сполук. Більшість таких реакцій поза організмом практично не можлива або вимагає певних умов. Проходження багатьох процесів у рослині при звичайних фізіологічних умовах з високою швидкістю пояснюється наявністю у живих клітинах численних біологічних каталізаторів, що називаються **ензимами**, або **ферментами**.

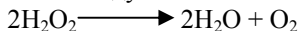
---

---

Каталізатори здатні різко збільшувати швидкість хімічних реакцій і залишатися при цьому кількісно і якісно незмінними.

Ферменти – це високоспецифічні біологічні каталізатори. Будь-яка клітина містить тисячі ферментів, кожний з яких регулює відповідну хімічну реакцію або групу взаємопов'язаних реакцій. У цьому полягає одна з основних властивостей ферментів – специфічність дії.

Фермент визначає не можливість здійснення реакції, а лише її швидкість. У зв'язку з тим, що каталітичні властивості ферментів реалізуються лише у біологічних системах, їх прийнято називати біокаталізаторами. Вони проявляють свою дію як у однорідних (гомогенних) системах, наприклад, у рідинних розчинах, газах та ін., так і у гетерогенних, тобто тих, що складаються з кількох фаз (рідина і дуже подрібнена речовина, дві рідини, що не змішуються, тощо). Прикладом каталізу у гетерогенному середовищі може бути реакція розкладу водного розчину перекису водню у присутності дрібнодисперсної платини на воду і кисень:



У хімічних реакціях роль каталізатора завжди виконує вода.

Назва ферменту складається звичайно з кореня латинської назви субстрату, на який діє фермент, або назви процесу, що каталізується даним ферментом, і суфікса “аза”.

Систематична класифікація і номенклатура ферментів розроблені і затверджені Комісією з ферментів Міжнародного біохімічного союзу у 1961 році. Відповідно до цієї класифікації, усі ферменти поділені на шість основних класів.

**1. Оксидоредуктази** – ферменти, що беруть участь у окислювально-відновних реакціях. Вони каталізують перенесення водню або електронів від одного субстрату до іншого.

**2. Трансферази** – ферменти переносу. Вони прискорюють реакції перенесення окисних радикалів, частин молекул або навіть цілих молекул від однієї сполуки до іншої.

**3. Гідролази** – каталізують реакції розкладання різних складних органічних сполук до більш простих за участю води.

**4. Ліази** – ферменти, що каталізують реакції відщеплення від субстрату або приєднання різних груп негідролітичним шляхом за місцем подвійного зв'язку.

**5. Ізомерази** – каталізують реакції ізомеризації різних органічних сполук.

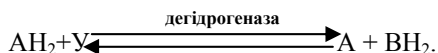
---

**6. Лігази, або синтетази,** – каталізують реакції синтезу складних органічних сполук з більш простих за участю АТР або інших енергетичних носіїв.

Названі шість класів ферментів у свою чергу поділяють на підкласи і ще менші групи через відповідні шифри. Згідно з прийнятою класифікацією, шифр кожного ферменту складається з чотирьох чисел, розділених крапками. Перша цифра позначає клас ферменту; друга – підклас; третя – підпідклас і четверта – номер конкретного ферменту.

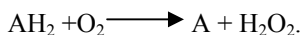
До класу **оксидоредуктаз** належать ферменти, що беруть участь у процесах дихання і бродіння: дегідрогенази, каталази, пероксидази, оксидази, ліпоксигенази, цитохромна система.

Дегідрогенази каталізують відщеплення і перенесення водню від субстрату, що окислюється, до акцептора:



Залежно від акцептора, на який переноситься водень, розрізняють аеробні та анаеробні дегідрогенази.

**Аеробні дегідрогенази,** або оксидази, каталізують перенесення водню на кисень повітря (акцептор):



**Анаеробні дегідрогенази** – це дуже специфічні двокомпонентні ферменти, які каталізують відщеплення і перенесення водню до інших ферментів або проміжних переносників (рис.13). Коферментами можуть бути НАД<sup>+</sup> (нікотинамідаденіндинуклеотид) або НАДФ<sup>+</sup> (нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат).

Активною групою дегідрогеназ, які акцептують протони і електрони, є піридинове кільце. Відомо понад 150 анаеробних дегідрогеназ.

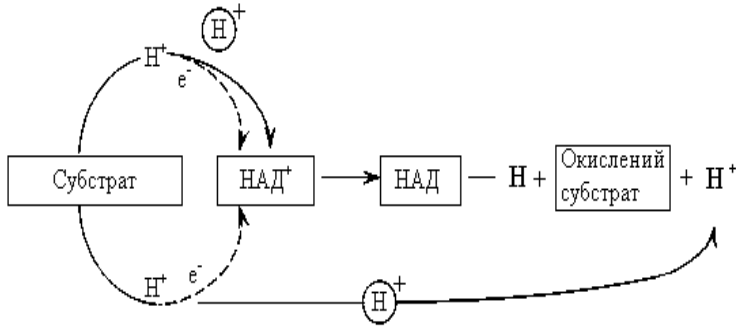


Рис. 13. Окислення субстрату за участю анаеробних дегідрогеназ

**Трансферази** каталізують перенесення атомів або радикалів (метилтрансферази, трансальдолази, фосфотрансферази або кінрази, амінотрансферази та ін.). Наприклад, загальна схема реакції переамінування, яка каталізується амінотрансферазою, така:



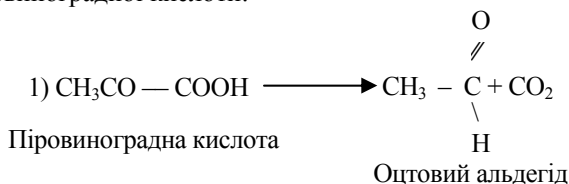
**Гідролази** каталізують реакції розкладання складних органічних сполук на більш прості за участю води:



Основними представниками цього класу є: ліаза – каталізує розщеплення жирів; α- і β-амілази – каталізують розщеплення крохмалю до декстринів і мальтози; інвертаза – розщеплення сахарози на глюкозу і фруктозу; протеази (протеолітичні ферменти) – розщеплення пептидних зв'язків у молекулах білків і пептидів та ін.

**Ліази** каталізують реакції відщеплення або приєднання негідролітичним шляхом різних груп за місцем подвійного зв'язку.

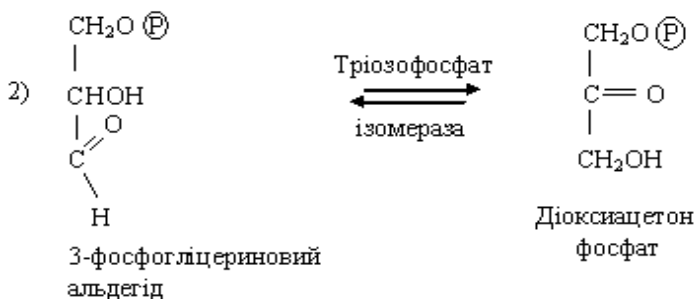
Клас цих ферментів поділяють на підкласи за типом зв'язків між групою, що відщеплюється, і залишку молекули субстрату. Наприклад, піруваткарбоксилаза каталізує відщеплення CO<sub>2</sub> (декарбоксилювання) від пірвіноградної кислоти:



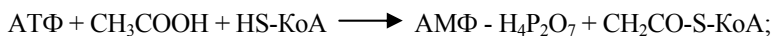
Альдолаза активує розпад фруктозодифосфату на тріози:



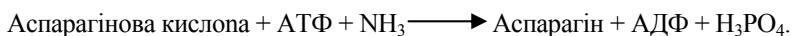
**Ізомерози** каталізують реакції ізомеризації різних органічних сполук (вуглеводів та їхніх похідних, органічних кислот і амінокислот), які відіграють важливу роль у обміні речовин. Наприклад, перетворення 3-фосфогліцеринового альдегіду (ФГА) і фосфодіоксиацетону (ДОАФ) за участю тріозофосфатізомерози:



**Лігази**, або синтетази, каталізують реакції синтезу складних органічних речовин з утворенням зв'язків C – O, C – S, C – N, C – C. Найбільш простими представниками лігаз є: ацетил-КоА – синтетаза, яка каталізує утворення ацетил-коферменту А:



аспарагінсинтетаза, що каталізує реакцію синтезу амідів:



---

Властивості ферментів поділяються на загальні і специфічні. **Загальні властивості** такі:

- ферменти, як і неорганічні каталізатори, не витрачаються у процесі каталізу, не входять до складу кінцевих продуктів реакції, а виходять з неї у початковому вигляді;

- ферменти прискорюють лише ті реакції, які можуть відбуватися і без них; не каталізують реакцій, що суперечать законам термодинаміки;

- ферменти не зміщують положення рівноваги реакції, а лише прискорюють її досягнення.

**Специфічні властивості:**

- всі ферменти за своєю природою є білками;

- ефективність ферментів набагато вища, ніж неорганічних каталізаторів. Наприклад, для розкладання перекису водню без каталізаторів необхідна енергія активації не менше 75 кДж/моль. У присутності каталізатора колоїдної платини вона зменшується до 48, а у присутності ферменту каталаза – до 5,4 кДж/моль;

- ферменти мають дуже вузьку вибіркову дію на субстрати, тобто специфічність;

- ферментам властива регульованість. Саме завдяки цьому можлива координація всіх метаболічних процесів клітини і рослини в цілому у просторі і часі.

До характеристики властивостей ферментів належить реакція середовища. Оптимальне значення рН є неоднаковим для різних ферментів. Одні ферменти найбільш активні при нейтральному, інші – при кислому або лужному середовищі.

Завдяки білковій природі, ферменти утворюють колоїдні розчини. Це має особливо важливе значення для забезпечення життєдіяльності організмів, оскільки колоїдні розчини не зазнають дифузії, а залишаються локалізованими у певних клітинних компартментах. Таким чином, не зважаючи на розчинність більшості ферментів у воді, значна частина їх міцно закріплена у таких клітинних органелах, як ядро, пластиди, мітохондрії, рибосоми.

Ферменти, подібно до мінеральних каталізаторів, при зворотних реакціях прискорюють як прямий, так і зворотний процеси. При цьому напрям процесу за даних температурних умов повністю визначається концентрацією вихідних і кінцевих його продуктів.

Ферменти чутливі до температур. У звичайних умовах з підвищенням температури на 10°C швидкість ферментативних реакцій зростає приблизно удвічі. Це спостерігається з підвищенням

---

---

температур до 35–40°. При більш високій температурі активність ферментів помітно зменшується, а при 90–100° повністю втрачається. Настає інактивація ферментів, яку викликає коагуляція білків, тобто порушення їх четвертинної структури.

За будовою ферменти є однокомпонентними і двокомпонентними. Однокомпонентні складаються лише з білка. Молекула двокомпонентних ферментів, крім білкової частини, має простетичну групу, яка є активною частиною ферменту і може бути іоном металів (Fe, Mn, Zn, Mo, Mg) або низькомолекулярною органічною сполукою (наприклад, тіамін, рибофлавін, нікотинова кислота, піридоксин). Активна група органічної природи двокомпонентного ферменту називається **коферментом**, або **агоном**, а білкова – **апоферментом**, або **фероном**. Розміри кофермента у багато разів менші за білкову частину. При дисоціації молекули ферменту ні апофермент, ні кофермент окремо не виявляють каталітичної здатності, але вона може відновитись повністю, якщо обидва вони знову сполучаються.

В однокомпонентних ферментів активними групами є певні хімічні угруповання, що входять до складу білка і мають назву активного, або каталітичного центру. Саме за допомогою активного центру молекули ферментів взаємодіють із субстратом і виявляють каталітичні властивості.

Молекула ферменту може мати один або два активні центри. Каталітична властивість ферменту зумовлена третинною і четвертинною структурою білкової молекули, порушення якої при дії високих температур веде до втрати активності ферменту (інактивації).

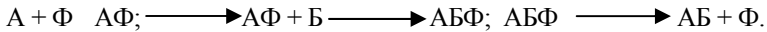
Прискорення біохімічних реакцій під дією ферментів досягається завдяки зниженню енергії активації. Для того, щоб між молекулами відбувалася хімічна реакція, вони повинні перебувати в активному стані. Відомо, що атоми у молекулах утримуються хімічними зв'язками, які зумовлюються певною кількістю енергії. Ця енергія визначається типом атомів і природою зв'язків. Для розриву зв'язків необхідна більша кількість енергії. Завдяки такому енергетичному бар'єру стримується довільний розпад зв'язків. Кількість енергії, необхідної для подолання енергетичного бар'єру, називається енергією активації. Вона може бути значно зменшеною при участі у біохімічних реакціях відповідних ферментів.

Завдяки ферментам у клітині з великою швидкістю відбуваються реакції при звичайних умовах – відносно невисоких позитивних температурах і нормальному атмосферному тискові. Для проходження аналогічних хімічних реакцій за участю неорганічних

каталізаторів (наприклад, платини) потрібно створити високий тиск – у десятки або навіть сотні атмосфер і високу температуру.

Зменшення енергії активації досягається здатністю молекули ферменту вступати у взаємодію з молекулою субстрату й утворювати нестабільну проміжну сполуку – фермент-субстратний комплекс, у якому молекула субстрату зазнає певної внутрішньої перебудови при взаємодії з активним центром ферменту. Викликані у молекулі субстрату зміни призводять до зниження енергетичного бар'єру. Проміжна сполука (комплекс) швидко розпадається з вивільненням ферменту, який знову може здійснювати свої каталітичні функції, а активовані молекули субстрату, залежно від типу реакції, розкладаються або вступають у реакцію з іншим компонентом.

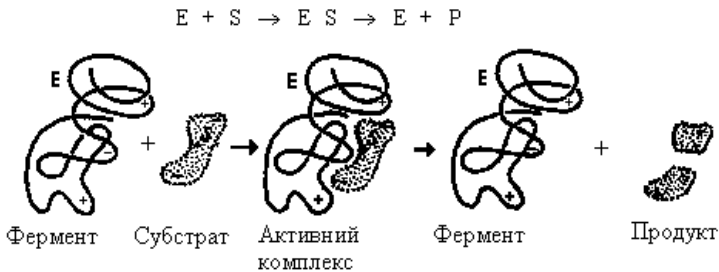
Припустимо, що дві молекули А і Б здатні повільно утворювати молекулу АБ, фермент Ф прискорює цю реакцію. Цей процес має таку послідовність:



Проміжні реакції, що супроводжують утворення продукту АБ, вимагають набагато менше енергії, ніж реакції без участі ферменту. При цьому швидкість протікання підсумкової реакції також значно зростає.

Для активного проходження ферментативної реакції структурна будова молекули субстрату повинна збігатися з будовою активного центру ферменту.

Відповідність збігання повинна бути не лише просторовою, але й у розподілі електричних зарядів, розміщенні груп атомів. Остаточна відповідність ферменту і субстрату досягається у процесі їх взаємодії (рис. 14).



*Рис. 14. Активування молекули субстрату ферментом*

---

---

Причому, субстрат за своїми розмірами значно менший за фермент. Із субстратом у процесі реакції контактують лише близько 20 амінокислотних залишків молекули ферменту. Ці залишки і становлять каталітичну зону – активний центр. Найчастіше до каталітичної зони входять амінокислоти – аспарагін, аргін, гістиди, глютамін, серин, треонін, цистеїн.

Амінокислоти, що не входять до активного (каталітичного) центру, теж мають важливе значення. Вони зумовлюють специфічне розміщення білкової молекули (наприклад, четвертинну структуру), завдяки чому віддалені амінокислотні залишки можуть просторово наближатися і теж утворювати активний центр.

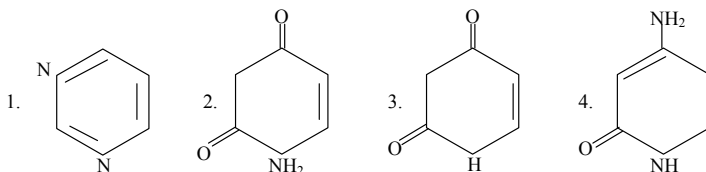
Швидкість біохімічних реакцій пов'язана з кількістю ферменту. При достатній кількості субстрату швидкість ферментативних реакцій прямо пропорційна його кількості. Із зростанням концентрації субстрату вона також зростає.

### **Нуклеїнові кислоти**

У клітині існують два типи функціонально різних нуклеїнових кислот: дезоксирибонуклеїнова кислота (**ДНК**), що міститься у хромосомах, хлоропластах і мітохондріях, і рибонуклеїнові кислоти (**РНК**), які зустрічаються майже в усіх структурних компонентах живої клітини. ДНК і РНК належать до макромолекулярних сполук. Макромолекула ДНК – це подвійна спіраль із специфічним паруванням азотистих основ за принципом комплементарності і максимальної міцності: у ній аденіну одного ланцюга завжди відповідає тимін другого, а гуаніну – цитозин. Кожний ланцюг спіралі має вуглеводно-фосфатний скелет. До цього скелета приєднані азотисті основи. Такі сполуки називаються нуклеотидами. Вони включають відносно малі молекули: п'ятивуглецевий атом цукру дезоксирибози, залишки фосфорної кислоти і азотовмісної основи.

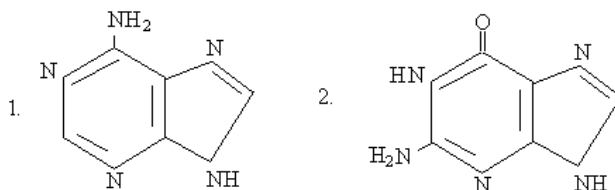
Основи бувають чотирьох видів: тимін і цитозин (піримідинові), аденін і гуанін (пуринові).

Піримідинові азотисті основи є похідними ароматичної органічної сполуки – піримідину (рис. 15).



**Рис. 15. Піримідинові азотисті основи:**  
 1 – піримідин; 2 – урацил; 3 – тимін; 4 – цитозин

Пуринові основи – це гетероциклічні системи (аденін і гуанін), які входять до складу нуклеїнових кислот обох типів (рис. 16).



**Рис. 16. Пуринові азотисті основи:**  
 1 – аденін; 2 – гуанін

До складу ДНК входять тимін і цитозин, до складу РНК – цитозин і урацил.

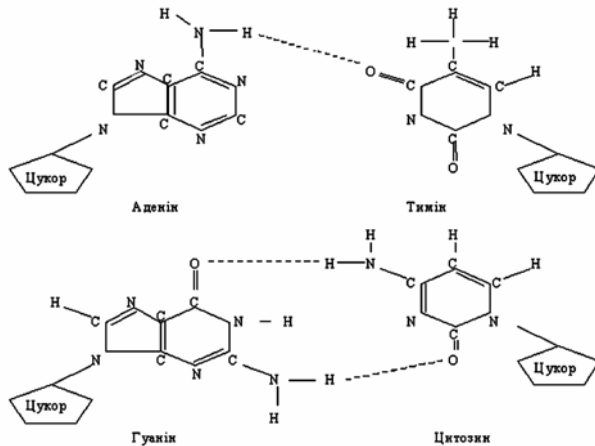
Нуклеотиди ДНК, крім названих азотистих основ, містять цукор дезоксирибозу і залишок фосфорної кислоти. Нуклеотиди РНК відрізняються наявністю рибози замість дезоксирибози. Модель ДНК є подвійною правозакрученою навколо загальної осі спіраллю з максимально можливим числом водневих зв'язків між парами пуринових і піримідинових основ: аденін – тимін, гуанін – цитозин (рис. 17).

Подвійний ланцюг ДНК утримується разом завдяки водневим зв'язкам, що виникають між парами аденін–тимін і гуанін–цитозин. Парування має суворо комплементарний характер, завдяки чому обидва ланцюги молекули ДНК комплементарні один одному на всій її довжині.

У структурі ДНК закодована генетична інформація синтезу всіх специфічних білків клітини. Чергування основ у ДНК є своєрідним для кожного організму і забезпечує видову специфічність білків. Чим

складніший організм, тим більше інформації містить ДНК, тим більша її молекулярна маса і складніша структурна будова.

Передавання спадкової інформації здійснюється завдяки реплікації ДНК, тобто здатності до самовідтворення, яке здійснюється шляхом матричного синтезу одного ланцюга ДНК з іншого. Сама структура подвійної спіралі ДНК забезпечує можливість її точного копіювання: тобто послідовність азотистих основ у одному ланцюзі визначає їх послідовність у іншому ланцюзі. Тому макромолекули ДНК є матрицею для власного синтезу і для синтезу білкових макромолекул.



**Рис. 17. Схема поєднання азотистих основ**

При реплікації подвійна спіраль, внаслідок розривання водневих зв'язків, які утримують пари основ, поділяється на два полінуклотидні ланцюги. В міру розкручування ланцюгів молекули ДНК метаболічний апарат клітин забезпечує утворення поряд з нею комплементарної копії, таким чином, що до моменту закінчення реплікації з'являються дві ідентичні спіралі.

Рибонуклеїнова кислота (РНК) – це полінуклотид, до складу мононуклеотидів якого входять: цукор *D*-рибоза, залишок фосфорної кислоти й органічні основи: аденін, гуанін, цитозин, а замість тиміну – урацил.

У клітині будь-якого організму є три основні типи РНК: рибосомна (рРНК), транспортна (тРНК) і матрична, або інформаційна

(мРНК). Вони мають односпіральну структуру молекули і синтезуються на ДНК-матриці. Вміст рРНК становить 80% усієї РНК клітини, тРНК – 15%, мРНК – 5–10%.

Синтезована молекула мРНК надходить до рибосоми, де слугує матрицею для синтезу білка: ДНК → мРНК → білок. Цей процес відбувається за участю рибосомної і транспортної РНК. Рибосомна РНК забезпечує процес реалізації генетичної інформації шляхом приєднання відповідних амінокислот, які переносяться до рибосом транспортною РНК. У клітині зустрічається до 80 видів тРНК, кожна з яких може транспортувати певну амінокислоту до місця синтезу білка.

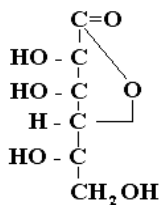
### 1.1.6. Вітаміни, ліпіди, вуглеводи

Серед інших органічних речовин, які містяться у рослинах, вітаміни займають особливе місце. Вітаміни (від лат. *vita* – життя) є життєво важливими для рослинних і тваринних організмів сполуками. Вони містяться у дуже малих кількостях, але життєво необхідні для нормального росту і підтримання важливих біохімічних процесів у організмах рослин, тварин і людини. Вони виконують каталітичні функції, забезпечують хід процесів обміну та перетворення енергії і пластичних речовин.

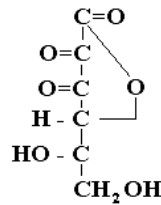
Вітаміни – це компоненти різноманітних ферментних систем.

Залежно від розчинності розрізняють жиророзчинні і водорозчинні вітаміни. У групу **водорозчинних вітамінів** входять:

**1. Вітамін С** (аскорбінова кислота), хімічна формула –  $C_6H_8O_6$  – це кристалічна речовина, має окислювально-відновні властивості, завдяки чому перетворюється у дезоксиаскорбінову кислоту при відщепленні двох атомів водню. Тому у тканинах рослин вітамін С перебуває у двох формах.



Аскорбінова  
кислота

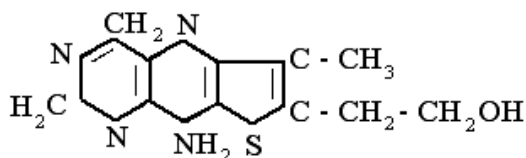


Дезоксиаскорбінова  
кислота

Синтезується у рослинах аскорбінова кислота з вугледів. Накопичення її залежить від умов вирощування. При вирощуванні рослин у північних районах вміст аскорбінової кислоти нижчий, ніж у рослин південних зон вирощування. Одні і ті ж рослини на легких ґрунтах містять більше аскорбінової кислоти, ніж на важких. Збільшенню кількості вітаміну С сприяють фосфорні добрива, а азотні – навпаки, зниженню. Найбільший вміст вітаміну С у плодах шипшини, ягодах чорної смородини і зелених плодах волоського горіха.

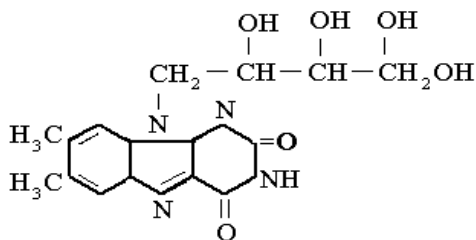
Під час зберігання плодів та овочів вміст аскорбінової кислоти знижується. Найбільшими є втрати під час варіння. Добова норма споживання вітаміну С для людини становить 50–100 мг, нестача його у їжі призводить до захворювання на цингу.

**2. Вітамін В<sub>1</sub>** (тіамін) свою назву отримав завдяки наявності в ньому атома сірки. Це гетероциклічна сполука, молекула якої складається з двох компонентів – похідних піримідину і тіазолу:



Вітамін В<sub>1</sub> входить до складу ферменту піруватдекарбоксилази. Нестача його в організмі призводить до порушення вуглеводного обміну. Найбільше вітаміну міститься у зовнішніх оболонках насіння злакових і бобових культур. На накопичення вітаміну В<sub>1</sub> суттєво впливають умови кореневого живлення. Добова норма вітаміну В<sub>1</sub> для людини становить 2–3 мг. Нестача його викликає тяжкі нервові і серцеві захворювання.

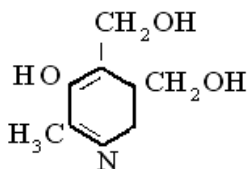
**3. Вітамін В<sub>2</sub>** (рибофлавін, вітамін росту) за хімічною природою є азотистою основою:



У сполученні з фосфорною кислотою вітамін В<sub>2</sub> входить до складу флавінових коферментів (ФАД, ФМН), які беруть участь у окисленні багатьох органічних сполук, перенесенні водню від відновлених НАД·Н і НАДФ·Н на цитохромну систему. Нестача вітаміну В<sub>2</sub> призводить до порушення обміну речовин. Добова норма його для людини становить 2–4 мг. Основним джерелом вітаміну В<sub>2</sub> є зелені овочі, м'ясні (особливо печінка і нирки), молочні та рибні продукти, дріжджі.

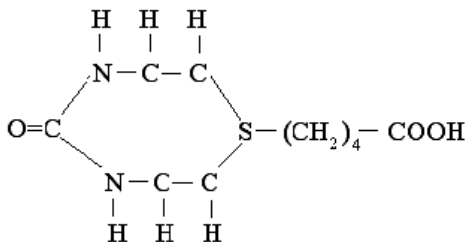
**4. Вітамін В<sub>3</sub>** (пантотенова кислота) входить до складу коферменту А, який каталізує численні реакції синтезу. Сам вітамін В<sub>3</sub> синтезується лише у рослинному організмі, тому його нестача в організмі людини і тварини призводить до серйозних порушень обміну жирів і вуглеводів. Зовнішніми проявами цих порушень можуть бути шорсткість шкіри, випадання волосся. Добова норма вітаміну В<sub>3</sub> для людини становить 10–20 мг. Найбільш багаті на його вміст дріжджі, деякі м'ясні продукти, оболонки насіння зернових.

**5. Вітамін В<sub>6</sub>** (піридоксин) є похідним піридину:

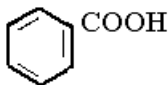


Піридоксин входить до складу активних груп ферментів, що каталізують реакції трансамінування, декарбоксілювання та інші перетворення амінокислот. Тому його нестача викликає порушення білкового обміну у рослин, людей і тварин. Людині протягом дня необхідно отримувати 2–4 мг вітаміну В<sub>6</sub>.

**6. Біотин (вітамін Н).** Біотинові ферменти каталізують два типи реакцій – декарбоксілювання (при участі АТФ) і транскарбоксилування, які мають важливе значення у синтезі вищих жирних кислот, білків, нуклеїнових кислот та ін. Його нестача викликає уповільнення росту, у людини пошкоджується шкіра, волоссяний покрив. Добова норма біотину для людини – 10 мг. Звичайно його нестача спостерігається рідко, тому що вітамін Н у достатній кількості міститься у харчових продуктах (картопля, цибуля, томати). Так, наприклад, 1 л молока містить до 50 мг біотину.



7. Вітамін РР (нікотинова кислота) є похідним піридину:



У рослинах міститься переважно у вигляді кислоти, яка перетворюється у амід і бере участь у синтезі найважливіших окисно-відновних ферментів (дегідрогеназ) з активною групою нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД) або нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ). Синтезується нікотинова кислота у рослинах на світлі. Її нестача порушує активність обмінних процесів. У людини при нестачі вітаміну РР розвивається пелагра (хронічне захворювання шкіри, психіки та ін.). Добова норма споживання для людини становить 15–25 мг. Найбільше нікотинової кислоти містять дріжджі, пшеничні зародки, висівки, печінка і нирки тварин.

8. Вітамін В<sub>С</sub> (фолієва кислота) уперше був виділений з листків шпинату. Він бере участь у біосинтезі нуклеотидів, реакціях взаємних перетворень амінокислот, перенесенні формальдегідних, метильних і оксиметильних груп. Його похідна (тетрагідрофолієва кислота) виконує роль коферменту відповідних реакцій. Нестача фолієвої кислоти в організмі людини зумовлює розвиток різних захворювань крові (анемії, лейкопенії).

У групу жиророзчинних вітамінів входять:

1. Вітаміни групи А (ретинол). Відомо два вітаміни групи – А<sub>1</sub> і А<sub>2</sub>, відповідно ретинол і дегідроретинол, нестача яких у організмі людини викликає захворювання очей (ксерофтальмію). Ці вітаміни зустрічаються тільки у тваринному організмі. У рослин синтезуються провітаміни А (каротиноїди), які в організмі тварин перетворюються у вітамін А. Провітамін А (каротиноїди) – це група жовтих і червоних пігментів, які дуже поширені в рослинному світі. Каротиноїди містяться практично в усіх тканинах і органах рослин і виконують

---

різноманітні функції, беручи участь у процесах фотосинтезу, окисно-відновних реакціях, процесах розмноження. Найбільше каротиноїдів міститься у листових овочах, червоній моркві, помідорах, перці й деяких фруктах. Добова потреба людини у вітаміні А становить 2 мг.

**2. Вітаміни групи D** – це поліциклічні сполуки спиртового характеру класу стеролів. Стероли під дією світла здатні перетворюватися у вітаміни групи D. Високий вміст вітаміну D у жирі, печінці морських риб. Для людини основним джерелом вітаміну D у зимовий період є коров'яче молоко, яйця. У літній період, як правило, необхідна кількість вітаміну D утворюється у організмі людини з рослинних стеринів під дією сонячних променів. Середньодобова потреба людини у вітаміні D становить 0,02 мг. Нестача цього вітаміну призводить до порушення сольового обміну і захворювання на рахіт.

**3. Вітамін E (токоферол)** – це група гетероциклічних сполук. У рослинах зустрічається часто, особливо у зародках, дуже чутливий до ультрафіолетового світла. В тваринних організмах вітамін E захищає від окислення низки речовин. У рослинах токоферолі беруть участь у окисно-відновних реакціях. Потреба людини у вітаміні E точно не встановлена, але добовою нормою вважається 10–50 мг.

**4. Вітамін K** дуже поширений у рослинах, особливо у надземних органах тому, що на його біосинтез значно впливає світло. Він бере участь у реакції фотосинтезу. У організмі тварин вітамін K забезпечує згортання крові.

## Ліпіди

**Ліпідами** прийнято називати жири і жироподібні речовини – ліпоїди. У групу таких сполук входять насичені і ненасичені жирні кислоти, нейтральні жири (ефіри гліцерину і трьох жирних кислот), фосфоліпіди, гліколіпіди, аліфатичні спирти, воски, терпени і стероїди, які мають подібні фізико-хімічні властивості.

Жири дуже поширені у рослинному світі. Ліпіди можуть входити до складу структурних компонентів клітини, бути запасною формою поживних речовин і кофакторами реакцій. Цитоплазматичні ліпіди – це складова частина клітин, вміст яких є постійним і звичайно становить 0,1–0,5% від сирової маси тканини.

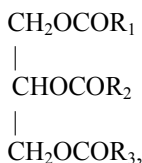
Запасні жири у значній кількості містяться не лише в насінні (жито, пшениця, ячмінь – 2–3%, бавовник і соя – 20–30; льон, коноплі, соняшник – 30–50; мак, рицина – 50–60), але і в м'якуші плодів (маслини, обліпиха та ін.), бульбах і кореневищах, корі дерев (липа,

---

---

осика та ін.) і у листках рослин. Вони відкладаються у вигляді крапельок і використовуються як енергетичний матеріал. Основною формою запасних поживних речовин приблизно 90% усіх видів рослин є жири.

Рослинні жири є сумішшю складних ефірів гліцерину та високомолекулярних жирних кислот і мають таку загальну формулу:



де  $R_1, R_2, R_3$  – радикали жирних кислот.

До складу жирів можуть входити кілька десятків жирних кислот, серед яких найчастіше зустрічаються насичені жирні кислоти: пальмітинова та стеаринова; і ненасичені: олеїнова, лінолева та ліноленова. Жири, що містять насичені жирні кислоти, за консистенцією звичайно тверді. Якщо у складі жирів переважають ненасичені жирні кислоти, то такі жири є рідкими. Рослинні жири рідкої консистенції називають оліями.

Якість жирів характеризується кислотним і йодним числом та числом омилення.

**Кислотне число** жирів визначається кількістю міліграмів їдкого калію, яка необхідна для нейтралізації вільних жирних кислот у 1 г жиру.

**Йодне число** – це кількість грамів йоду, яка може бути зв'язана 100 г жиру. Чим більше йодне число, тим вищий вміст ненасичених жирних кислот у жирах. Такі жири здатні до легкого окислення, а значить і більш придатні для використання у лакофарбових матеріалах. Йодне число більшості рослинних жирів становить 120–160, тваринних – 30–70.

**Число омилення** – це кількість міліграмів їдкого калію, яка необхідна для нейтралізації вільних і зв'язаних жирних кислот у 1 г жиру.

**Фосфоліпіди** входять до складу біологічних мембран клітини. У молекулі фосфоліпідів одна із спиртових груп гліцерину зв'язана з фосфорною кислотою, а дві інші – з жирними кислотами. Завдяки наявності залишку фосфорної кислоти фосфоліпіди здатні утворювати чітко орієнтовані мономолекулярні шари у водному середовищі,

---

мають високу реакційну здатність. Додавання води до фосфоліпідів сприяє їх самоорганізації, тобто молекули ліпідів утворюють на поверхні води плівку, при цьому гідрофільні частини їх молекул занурені у воду, а гідрофобні (жирні кислоти) спрямовані назовні. Така впорядкованість молекул фосфоліпідів має першочергове значення для формування біологічних мембран.

**Гліколіпіди** – це ліпіди, молекула яких, крім гліцерину і двох жирних кислот, має цукор. Вона становить основну частину ліпідів у зелених листках, характеризується дуже високою активністю.

**Воски**, на відміну від жирів, фосфоліпідів і гліколіпідів, складаються, переважно, із складних ефірів високомолекулярних одноатомних спиртів і жирних кислот. Крім того, у їхньому складі є вуглеводи, фарбники та ароматичні речовини. У рослинах воски виконують найчастіше захисну роль.

**Кутин і суберин** – це структурні компоненти клітинних оболонок багатьох рослин. За хімічною природою вони є ліпідними полімерами, утворюють основу, у яку занурені воски. Таким чином формуються захисні шари, які зменшують втрати вологи та інших речовин.

Кутин разом із воском формує кутикулу зовнішніх стінок клітин епідермісу. Суберин слугує основним компонентом оболонок корку, поясків Каспарі у клітинах ендодерми, стінок обкладки провідних пучків.

## Вуглеводи

Вуглеводи – це найважливіші і найбільш поширені органічні сполуки, які утворюються у процесі фотосинтезу, і є основним дихальним матеріалом, що забезпечує організм необхідною енергією та проміжними продуктами для підтримки процесів життєдіяльності й біосинтезу інших складних сполук. Саме вуглеводи виконують роль попередників органічних речовин рослинного організму.

За хімічним складом вуглеводи поділяються на три класи: моносахариди, олігосахариди і полісахариди.

**Моносахариди**, або просто цукри, містять від трьох до семи атомів вуглецю,

гідроксильну ( $-\text{OH}$ ) і альдегідну ( $-\text{C}$ ) або кетонну ( $\text{C}=\text{O}$ ) групи.

---

За кількістю вуглецевих атомів моноцукри називають тріозами, тетрозами, пентозами, гексозами. Представниками моноцукрів є гліцериновий альдегід, діоксиацетон, еритроза, рибоза, седогептулоза, глюкоза, фруктоза та ін.

За кількістю вуглецевих атомів моноцукри називають тріозами, тетрозами, пентозами, гексозами. Представниками моноцукрів є гліцериновий альдегід, діоксиацетон, еритроза, рибоза, седогептулоза, глюкоза, фруктоза та ін.

Моносахариди добре розчиняються у воді, мають величезну кількість варіантів структури і тому використовуються рослинами для регуляції росту і розвитку. Для обміну речовин найбільш важливі фосфорильовані похідні моносахаридів. Первинним стабільним продуктом фотосинтезу є 3-фосфогліцерінова кислота  $\text{COOH} - \text{HCO} - \text{CH}_2\text{O} - \text{P}$ . У тканинах рослин фосфорильовані цукри є ключовими проміжними продуктами вуглеводного обміну.

**Олігосахариди** є невеликими полімерами, які складаються з  $n$  моносахаридних залишків. Найменше число  $n$  дорівнює 2, найбільше – 10. Залежно від кількості сахаридних субодиниць, їх поділяють на ди-, три-, тетрасахариди і т. д. Дисахарид сахароза – найбільш поширений олігосахарид в рослинах. При гідролізі він розщеплюється на глюкозу і фруктозу. Мальтоза складається з двох залишків глюкози, зустрічається у невеликій кількості у багатьох рослинах. Вищі рослини мають також трисахариди рафінозу і тетрасахарид стахіозу.

**Полісахариди** подібні до олігосахаридів тим, що утворюються при конденсації моносахаридів. Однак їх молекулярна маса набагато більша. Число залишків моноцукрів у молекулі становить 80–100 і може досягати кількох тисяч. Представники полісахаридів – це крохмаль, целюлоза. Емпірична формула –  $(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$ .

Целюлоза – найбільш поширений у природі полісахарид. Її молекули нагадують пласку витягнуту стрічку. У клітинній стінці вони утримуються міжмолекулярними водневими зв'язками і спаковані у паралельні ланцюги.

Крохмаль, подібно целюлозі, є полімером глюкози, але складається з двох компонентів: лінійного полімера амілози і полімера з розгалуженим ланцюгом залишків глюкози – амілопектину. У складі амілози міститься від 500 до 1000 залишків глюкози, а амілопектину – від 500 до 15000. На відміну від целюлози, яку звичайно вважають структурним вуглеводом, крохмаль легко розпадається і тому є джерелом енергії для життєдіяльності рослин. Амілоза розчиняється у воді з утворенням колоїдного розчину і дає синє забарвлення з йодом.

Амілопектин не розчиняється, а з йодом дає забарвлення від червоно-коричневого до лілового.

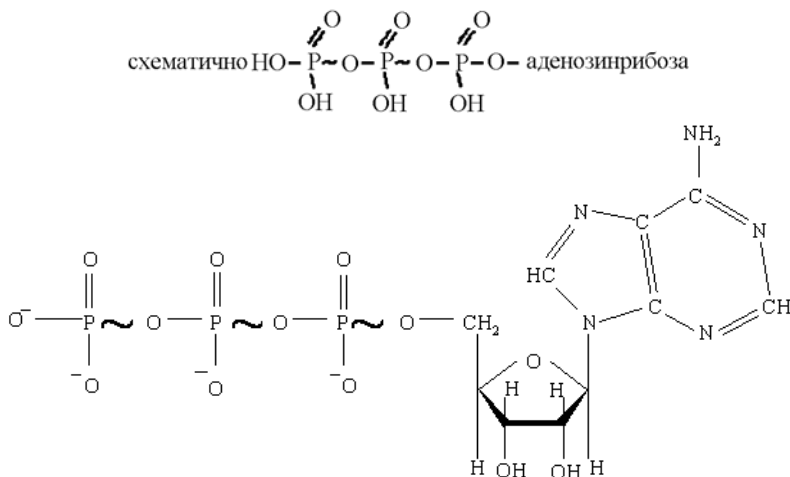
Пектинові речовини – це водорозчинні полісахариди, компоненти первинної клітинної оболонки. Особливо багато пектинів у шкірці лимонів і апельсинів. У складі молекули пектину вільні карбоксильні групи мають від’ємний заряд і можуть зв’язувати іони кальцію або магнію у клітинній стінці.

Геміцелюлоза є також компонентом клітинної стінки, належить до полісахаридів. На геміцелюлозу припадає від 6 до 27% маси в здрев’янілих частинах рослин (деревині, соломі, горіхах). Багато її також у насінні, качанах кукурудзи.

У клітині на частку полісахаридів припадає до 85% сухої маси рослин. Вони є основним компонентом урожаю сільськогосподарських культур. Серед полісахаридів найбільшу роль у виробництві харчових продуктів має крохмаль.

### 1.1.7. Макроергічні сполуки

Накопичення і перенесення енергії у клітині може здійснюватися за допомогою хімічних сполук. Встановлено, що основною сполукою такого типу є аденозинтрифосфорна кислота – АТФ, до складу якої входять залишок азотистої основи – аденін, рибоза і три залишки фосфорної кислоти:



---

---

Відаючи один або два фосфорних залишки різним акцепторам, вона відповідно перетворюється в АДФ (аденозиндифосфат) і АМФ (аденозинмонофосфат).

Накопичена в АТФ енергія може за допомогою специфічних катализаторів переноситися на інші сполуки. Для синтезу АТФ і АДФ, як і для будь-якого іншого синтезу, необхідна енергія, джерелом якої є окисно-відновні перетворення дихального субстрату.

Крім АТФ і АДФ, відомі й інші аналогічні макроергічні фосфатні сполуки: ГДФ і ГТФ (гуанозинди- і гуанозинтрифосфат), ЦДФ і ЦТФ (цитозинди- і цитозинтрифосфат), УДФ і УТФ (уридинди- і уридинтрифосфат). Усі ці нуклеозидфосфати беруть участь у процесах біосинтезу, що відбувається в рослинному організмі: АТФ – у синтезі жирних кислот і білків, ЦТФ – у синтезі фосфоліпідів, УТФ – у синтезі глікогену, ГТФ – у синтезі вуглеводів і білків. Але саме АТФ постачає усю енергію, необхідну для синтетичних процесів, оскільки при гліколізі, а також фотосинтетичному й окислювальному фосфорилуванні ніякі інші, окрім АТФ, нуклеозидфосфати не утворюються. Від АТФ енергія надходить до інших, “енергоємних” сполук.

### **Питання для самоконтролю**

1. Будова рослинної клітини. Основні органоїди клітини та їх функції.
2. Хімічний склад і структура цитоплазми.
3. Що необхідно розуміти під проникністю цитоплазми?
4. Будова біологічної мембрани, хімічний склад, функції.
5. Білки, їх будова і функції.
6. Ферменти, їх хімічна природа, властивості і локалізація.
7. Вітаміни, їх фізіологічна роль.
8. Макроергічні сполуки.
9. Значення і класифікація вуглеводів.
10. Які показники характеризують якість жирів?
11. Які незамінні амінокислоти входять до складу білків?

---

---

## 1.2. ФОТОСИНТЕЗ

Процес утворення органічної речовини з неорганічних елементів і сполук зовнішнього середовища за участю світла і хлорофілу називається **фотосинтезом**.

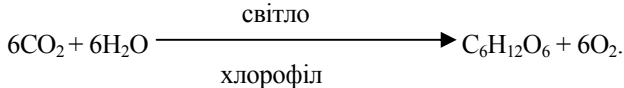
Фотосинтез може здійснюватися вищими рослинами, водоростями і деякими бактеріями.

Початком експериментального відкриття фотосинтезу прийнято вважати 1771 р. і пов'язувати його з іменем англійського вченого Дж. Прістлі, який провів велику кількість дослідів з метою визначення умов, за яких повітря, “зіпсоване” горінням або життєдіяльністю тварин, відновлює свої початкові властивості. Успіх був досягнутий після вирощування під скляним ковпаком зеленої рослини.

У 1779 р. англійський лікар Я.Інгенхауз встановив зв'язок між світлом і здатністю рослин відновлювати повітря, а у 1782 р. відбулося нове відкриття швейцарця Ж.Сенеб'є, який констатував виділення кисню рослиною тільки при поглинанні нею вуглекислого газу.

Великий внесок у теорію фотосинтезу зробив у 1875 р. К.А.Тімірязєв, який ґрунтовно розвинув учення про космічну роль рослин як посередників між Сонцем і життям нашої планети, довів, що процес фотосинтезу підпорядковується першому закону термодинаміки – закону збереження і перетворення енергії.

Загальну формулу фотосинтезу прийнято зображати рівнянням:



Кількість органічної речовини, що утворюється щорічно у процесі фотосинтезу, становить близько 200 млрд тонн. Вона є основою живлення всіх гетеротрофних організмів, а також основним джерелом органічних ресурсів на Землі. Майже 95% енергетичних потреб людства забезпечує за рахунок спалювання продуктів фотосинтезу (вугілля, нафти, газу, лісу), і лише близько 5% – за рахунок енергії гідро- і атомних електростанцій.

Усі електростанції виробляють приблизно  $9 \times 10^{12}$  кВт/год на рік, а фотосинтезуючі рослини перетворюють у хімічну енергію  $1,7 \times 10^{18} - 2 \times 10^{18}$  кВт/год сонячної енергії щорічно. Це майже у 10 разів перевищує потребу людства у ній на теперішній час.

Крім того, завдяки побічному продукту фотосинтезу – кисню – забезпечується дихання живих організмів, формування озонового шару

---

---

атмосфери, що захищає весь тваринний і рослинний світ від згубного жорсткого космічного випромінення.

### 1.2.1. Фізико-хімічна суть фотосинтезу

Питання про природу основних реакцій фотосинтезу має важливе значення не тільки для пізнання суті цього процесу, але і для з'ясування його залежності від зовнішніх і внутрішніх факторів, визначення шляхів управління ним, а отже – і продуктивністю рослин.

Процеси фотосинтезу підпорядковані трьома основними принципами фотохімії: 1) хімічна зміна може викликатися тільки поглинутим світлом; 2) кожний поглинутий фотон активує тільки одну молекулу; 3) вся енергія поглинутого кванта передається тільки одному електрону, який внаслідок цього переходить на більш високий енергетичний рівень (постулат А.Ейнштейна). Наслідком цього є те, що фотохімічний ефект пропорційний кількості поглинутої енергії.

Відомо, що електрон – це заряджена частинка, яка рухається по відповідній орбіталі навколо ядра атома. Енергія електрона залежить від розміщення на орбіталі у просторі і швидкості його руху. Збільшення енергії електрона внаслідок поглинання фотона світла може сприяти перенесенню його на орбіту з більш високою енергією або прискорити швидкість руху.

Згідно з квантовою теорією світла, при фотохімічних реакціях кожна молекула речовини поглинає таку частку світла (фотон або квант) кількість енергії якої достатня, щоб викликати у ній відповідні зміни. Якщо ж квант світла містить менше енергії, ніж необхідно для даної реакції, то перетворення у молекулі не відбуваються. Якщо ж енергії більше, то перетворення здійснюються, але витрата енергії буде непродуктивною. Тобто, продуктивність фотохімічного процесу визначається числом квантів, а не величиною енергії окремого кванта. Енергія кванта світла прямо пропорційна його частоті й обернено пропорційна довжині хвилі. У табл. 1 подана характеристика квантів сонячного спектра.

Таблиця 1

## Характеристика окремих частин спектра сонячного світла

Світло	Типова довжина хвилі, нм	Частота, Гц	Енергія	
			еВ на 1 квант	кДж на 1 моль квантів
Ультрафіолетове	259	$11,8 \times 10^{14}$	4,88	470
Фіолетове	410	$7,31 \times 10^{14}$	3,02	290
Синє	460	$6,52 \times 10^{14}$	2,70	260
Зелене	520	$5,77 \times 10^{14}$	2,39	230
Жовте	580	$5,17 \times 10^{14}$	2,14	206
Оранжеве	620	$4,94 \times 10^{14}$	2,00	193
Червоне	680	$4,41 \times 10^{14}$	1,82	176
Інфрачервоне	1400	$2,14 \times 10^{14}$	0,88	85

Для відновлення однієї молекули  $\text{CO}_2$  у процесі фотосинтезу необхідні 4 кванти червоного світла. Виходячи з цього, квантовий вихід фотосинтезу ( $\phi$ ), тобто кількість молекул вуглекислого газу, що реагує на один квант світла, поглинутого при фотосинтезі, дорівнює 0,25:

$$\phi = \frac{\text{кількість молекул } \text{CO}_2}{\text{кількість поглинутих квантів}} = \frac{1}{4} = 0,25$$

Але фактично при відновленні однієї молекули  $\text{CO}_2$  поглинається 8–12 квантів світла. Енергія 4 квантів перетворюється в хімічну енергію і нагромаджується у продуктах фотосинтезу, а енергія решти 4–8 квантів витрачається на підтримку необхідних для фотосинтезу градієнтів концентрації, перетворюється у тепло.

Величиною, оберненою квантовому виходу, є квантова витрата ( $n=1/\phi$ ) фотосинтезу. Вона показує число поглинутих квантів для перетворення однієї молекули  $\text{CO}_2$ . При дуже низькій інтенсивності світла квантова витрата на фотосинтез не перевищує 4 квантів. При збільшенні інтенсивності світла вона різко зростає.

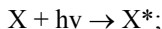
При процесах фотосинтезу роль *фотосенсибілізатора*, тобто речовини, яка поглинає світло, відіграє хлорофіл. Поглинувши світло, він набуває якостей активного окислювача, здатного окислювати деякі речовини шляхом віднімання електронів або водню. При цьому

---

---

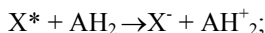
відбувається фотовідновлення хлорофілу і нагромадження енергії поглинутих квантів світла у продуктах реакції. Зворотнє фотовідновлення хлорофілу отримало назву реакції О.А. Красновського. Схема перетворення хлорофілу при фотосинтезі така:

1) молекула хлорофілу поглинає квант світла і переходить у збуджений стан:

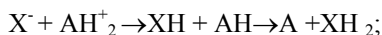


де  $X$  – хлорофіл,  $hv$  – квант світла,  $X^*$  – збуджений хлорофіл;

2) збуджений хлорофіл приймає електрон від молекули-донора, утворюється пара первинних іон-радикалів:



3) фотовідновлення хлорофілу шляхом віднімання протона:



Перетворення світлової енергії у хімічну під час фотосинтезу пов'язане не лише з реакціями фотовідновлення хлорофілу, але й окисненням води і фосфорилуванням з утворенням АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>.

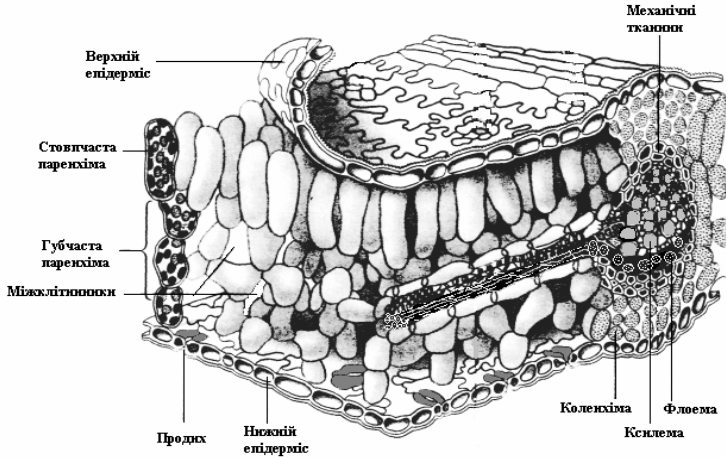
При вивченні динаміки фотосинтезу у дослідах з перериванням світла встановлено, що одні ланки реакцій фотосинтезу відбуваються при прямій участі світла, іншим безпосередня участь світла не потрібна. Цим було доведено існування двох фаз фотосинтезу – світлової і темної.

### 1.2.2. Листок як орган фотосинтезу

Листок є найважливішим фотосинтетичним органом вищих зелених рослин. Саме цій функції, а також газообміну і транспірації підпорядкована його морфологічна й анатомічна будова. Пластинка листка має дорсовентральну будову, і тому її поверхня більша від об'єму. Завдяки цій обставині листок відзначається високою інтенсивністю газообміну. Цьому сприяють також численні продири, система дихальних порожнин і міжклітинників.

Мезофіл листка нерідко складається з двох типів основної тканини (рис. 18).

**Ошибка!**



*Рис.18. Схема будови листка дводольної рослини*

Під верхнім епідермісом міститься палисадна тканина, яку утворюють довгі циліндричні клітини, розміщені перпендикулярно до поверхні листка. Ці клітини щільно прилягають одна до одної і містять велику кількість хлоропластів. Нижня частина мезофілу має іншу будову і називається губчастою паренхімою. Це пухка тканина з клітин різної форми, між якими знаходиться багато повітряних порожнин над численними продихами у нижньому епідермісі. Об'єм міжклітинників становить 15–20 відсотків від загального об'єму листка, що значно збільшує його внутрішню поверхню. Вона у 7–10 разів більша від зовнішньої, тобто на 1 га ріллі працює поглинальна поверхня 35–50 га.

Палисадні клітини містять більшу частину загальної кількості хлоропластів і роблять основний внесок у процес асиміляції вуглекислого газу, який потрапляє у фотосинтезуючі клітини через продихи шляхом дифузії за градієнтом концентрації. Після проходження продихів вуглекислий газ поширюється по системі міжклітинників і надходить у цитоплазму клітин мезофілу у формі вуглецевої кислоти, яка утворилася внаслідок сполучення  $\text{CO}_2$  з водою, що міститься у пектиновому матриксі клітинних стінок.

Частина вуглекислоти дифундує у хлоропласти через мембрани клітин і хлоропластів, а друга – нейтралізується катіонами цитоплазми і створює відповідний резерв вуглекислого газу у формі бікарбонатів.

---

---

Транспортну роль у листовій пластинці виконує система з численних жилок. Рух речовин у листку відбувається по ксилемі і флоемі. Основними провідними елементами ксилеми всіх жилок, за винятком кінцевих, є судини (трахеї). Найменші кінцеві жилки представлені трахеїдами – неперфорованими клітинами, що мають пори на загальних стінках.

Провідними елементами флоеми є ситоподібні трубки і клітини-супутниці. Особливостями будови ситоподібних трубок є відсутність ядра і тонопласта, наявність густої розгалуженої сітки фібрил і дуже обводненої протоплазми. Ці особливості зумовлюють їх спеціалізацію до активного транспорту речовин. Флоемна частина кінцевих відгалужень жилок у листку складається з паренхімних клітин.

Основною ознакою провідної системи листка є її зв'язок з мезофілом. Між мезофілом і провідною системою знаходиться вільний простір, з якого, очевидно, за допомогою сітки провідних пучків, можлива адсорбція цукрів та інших асимілятів для відведення з листової пластинки. Продовженням провідної системи листової пластинки є провідна система черешка.

### **1.2.3. Первинні процеси фотосинтезу. Світлова стадія**

Система первинних процесів світлової фази фотосинтезу складається з чотирьох послідовних етапів: 1) поглинання квантів світла молекулою пігменту (хлорофілу або іншого) та її збудження; 2) енергія збудженого електрона молекули пігменту розсіюється при флуоресценції або мігрує до іншої молекули хлорофілу (наприклад, реакційного центру) і збуджує її; 3) збуджена молекула передає один з електронів на первинний акцептор і переходить в окислений стан; 4) переданий електрон рухається по електротранспортному ланцюзі, віддаючи енергію для синтезу АТФ або іншому кінцевому акцептору електрона і протона – НАДФ<sup>+</sup>.

Для розуміння механізмів поглинання кванта світла молекулою пігменту і наступної трансформації енергії необхідне знайомство з будовою молекули і фізико-хімічними властивостями фотосинтетичних пігментів.

#### ***Фотосинтетичні пігменти***

Вивчення фізико-хімічних властивостей пігментів розпочалося у XIX ст. Ж. Пельтьє і Ж. Каванту у 1818 р. отримали з листків спиртовий розчин рослинних пігментів і назвали його хлорофілом.

М.С. Цвет (1901–1903 рр.), використавши хроматографічний метод аналізу, розділив суміш пігментів на хлорофіл *a*, *b* і каротиноїди. У рослині можуть бути фотосинтетичні пігменти трьох груп: **хлорофіли, фікобіліни, каротиноїди.**

У більшості рослин хлорофіл існує у двох формах: синьо-зелений хлорофіл *a* ( $C_{55}H_{70}O_5N_4Mg$ ) і жовто-зелений хлорофіл *b* ( $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ ). Співвідношення хлорофілів *a* і *b* у рослині складає приблизно 3:1, а загальний вміст коливається в межах 0,008–0,8% свіжої речовини. У водоростей, крім хлорофілів *a* і *b*, є форми хлорофілів *c* і *d*.

Основою структури молекули хлорофілу є магнієвий комплекс порфіринового ядра, у якому атоми азоту чотирьох пірольних кілець пов'язані з атомом магнію, що розміщується у центрі молекули (рис. 19).

Пірольні кільця зв'язані між собою метиновими місточками. До четвертого пірольного кільця приєднаний високомолекулярний спирт фітол –  $C_{20}H_{39}OH$ , що зумовлює гідрофобні властивості хлорофілу і таким чином його здатність розміщуватися у ліпідному шарі мембран хлоропластів. Наявні у молекулі хлорофілу десять пар подвійних зв'язків надають їй певної оптичної властивості і високу фотохімічну активність. Завдяки цим зв'язкам і атому магнію хлорофіл має зелений колір.

Спектри поглинання хлорофілів *a* і *b* мають два чіткі максимуми: у червоній частині спектра – 660 і 640 нм, синьо-фіолетовій – 430–450 нм. Хлорофіл *a* поглинає енергію синіх променів приблизно у 1,3 раза більше, ніж червоних, а хлорофіл *b* – у 3 рази. Збуджені під впливом

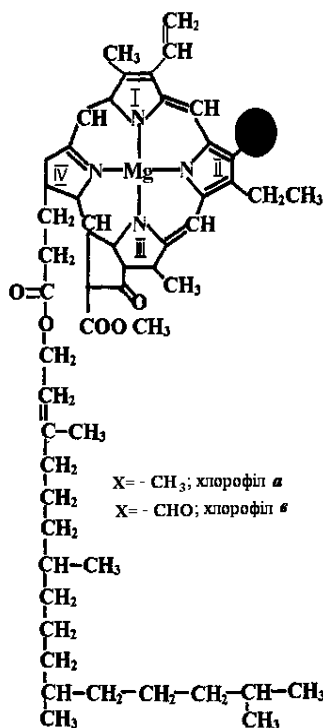


Рис. 19. Структура молекули хлорофілу

---

світла молекули хлорофілів після припинення його дії повертаються до початкового стану. Цей перехід супроводжується втратою енергії у вигляді випромінення світла – **флуоресценції**.

Здатність хлорофілу до флуоресценції – одна з найважливіших його властивостей. Вона інтенсивна в розчині хлорофілу і послаблена у тканинах листка. Спиртовий розчин хлорофілу флуоресцює темно-червоним кольором. Послаблення флуоресценції хлорофілу у живих тканинах пов'язане з поглинанням світла від флуоресценції іншими молекулами пігментів.

У рослинних клітинах хлорофіл міститься у хлоропластах, усі структурні компоненти яких складають єдину замкнуту енергетичну систему. Тут постійно відбувається розпад старих і синтез нових молекул хлорофілу. Головною умовою утворення хлорофілу є наявність світла і хлоропластів, здатних до позеленіння. Хлоропласт формуються, росте, старіє і відмирає. Вікові зміни хлоропластів супроводжуються зміною пігментних систем. При старінні листків і, відповідно, хлоропластів, хлорофіл руйнується, листки набувають жовтого забарвлення від наявних каротиноїдів.

До пігментів, що також беруть участь у фотосинтезі, належать окремі каротиноїди і фікобіліни.

У рослинах зустрічається понад 300 каротиноїдів, але у фотосинтезі беруть участь лише деякі з них. Жовті пігменти є обов'язковими супутниками хлорофілів. У хлоропластах каротиноїдів у три рази менше, ніж хлорофілів. Найважливішими з них є каротин і ксантофіли. Елементарна формула каротиноїдів –  $C_{40}H_{56}$ .

**Ксантофіли** – це каротиноїди, що містять кисень. У молекулах каротиноїдів велика кількість сполучених подвійних зв'язків чергуються з одинарними. Таке розміщення зв'язків зумовлює жовтий колір пігментів. Каротиноїди поглинають світло у синьо-фіолетовій частині спектра.

До безкисневих каротиноїдів належать супутники хлорофілу:  $\alpha$ -каротин,  $\beta$ -каротин,  $\gamma$ -каротин та ін. До окиснених належать ксантофіли: лютеїн  $C_{40}H_{56}O_2$  – постійний супутник каротину, криптоксантин, який міститься у жовтих зернах кукурудзи, шкірці мандарина, зародках пшениці та ін.; рубіксантин  $C_{40}H_{56}O$  (у плодах шишини), фукоксантин  $C_{40}H_{56}O_6$  (у бурих водоростях); ауроксантин  $C_{40}H_{56}O_4$  (у червоному стручковому перці).

**Каротиноїди** відіграють роль допоміжних пігментів. Вони передають енергію поглинутих квантів молекулам хлорофілу і цим сприяють більш повному використанню енергії видимої частини

---

спектра світла, яку не поглинає хлорофіл. Крім того, каротиноїди, поглинаючи світло у ділянці високих енергій, виконують захисну функцію і є своєрідним буфером, що запобігає фотоокисленню хлорофілу та інших активних біологічних сполук клітин.

**Фікобіліни** – це пігменти червоних і синьо-зелених водоростей. До них належать фікоціан  $C_{34}H_{42}N_4O_9$  і фікоеритрин  $C_{34}H_{47}N_4O_8$ . Обидва ці пігменти супутні хлорофілу, але вміст їх значно менший. У хімічному відношенні фікобіліни – це комплекс білків і рослинних жовчних кислот. Як допоміжні пігменти, фікобіліни виконують роль світлозбиральної антени, забезпечуючи активну передачу поглинутої енергії фотохімічно активним молекулам хлорофілу *a*.

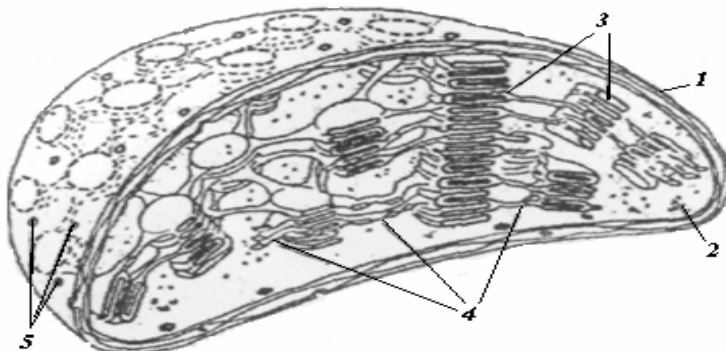
Фікобіліни поглинають зелену і жовту частину спектра, тобто частину, що знаходиться між двома максимумами поглинання хлорофілу.

**Флавоноїди** – це водорозчинні рослинні пігменти. Розміщуються у вакуолях, але деякі виявлені в хромопластах і хлоропластах. Їх поділяють на *антоціани*, *флаволи*, *флавоноли*. Антоціани – пігменти вакуоль, вони обумовлюють жовтогогарче, червоне, синє забарвлення майже всіх червоно-синіх квітів. Флаволи і флавоноли – поширені в пелюстках квітів, зосереджуються переважно у вакуолях епідермісу. Обумовлюють жовте забарвлення.

### ***Фотосинтетичні одиниці і системи***

У вищих рослин усі фотосинтетичні пігменти містяться у хлоропластах – складних пігмент-білково-ліпоїдних внутрішньоклітинних утвореннях, де безпосередньо відбувається поглинання сонячного світла і його трансформація в органічні сполуки.

У вищих рослин хлоропласти мають еліпсоподібну форму з діаметром 4–6 нм і товщиною 2–5 нм. Розмір цей непостійний і значно змінюється навіть в одній і тій же рослині. У нижчих рослин хлоропласти більш різноманітні за величиною і формою. Кількість їх дуже варіює, залежно від виду рослин і тканин (від кількох десятків до сотень хлоропластів на одну клітину). Вони мають мембранну будову: зверху покриті подвійною мембраною, з'єднаною з внутрішніми мембранами двох типів: тилакоїдами гран і тилакоїдами строми. Між тилакоїдами міститься колоїдний розчин – строма хлоропласта (рис. 20).



**Рис. 20. Будова хлоропласта мезофілу кукурудзи  
(модель за А.М. Силаєвою):**

*1 – подвійна мембрана; 2 – строма; 3 – тилакоїди  
грані; 4 – тилакоїди строми; 5 – пори*

Провідну роль у поглинанні і перетворенні сонячної енергії відіграє хлорофіл, але безпосередню участь у перетворенні енергії світла здійснює лише невелика частина молекул хлорофілу – реакційний центр. **Реакційний центр** – це група молекул хлорофілу, що перетворює енергію світла в АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>. Решта молекул хлорофілу і каротиноїдів відіграють роль світлозбирального центру (антени). Поглинуту енергію світлозбиральні антени передають до реакційного центру.

При ясній сонячній погоді молекула хлорофілу поглинає лише один квант за 0,1 секунди, а при похмурій погоді за значно більший період часу. Більшу частину часу молекула хлорофілу “простоює”. Разом з тим безперебійна робота реакційного центру можлива лише коли до нього надходить не менше 50 квантів світла за 1 секунду. Тому робота реакційного центру можлива лише тоді, коли на нього працює велика кількість пігментів, які збирають і передають енергію квантів світла на невелику кількість молекул реакційних центрів.

Дослідження останніх років свідчать, що більша кількість молекул хлорофілу міститься у світлозбиральних антенах, а менша – у фотосинтетичних реакційних центрах. Крім хлорофілів *a* і *b*, у світлозбиральних антенах містяться каротиноїди. Такий комплекс молекул, поглинаючи енергію світлових квантів, передає її фотохімічно активним молекулам хлорофілу реакційного центру, які набувають при цьому здатності переносити електрони від молекули-

---

донора до молекули-акцептора. Цей процес сполучений з ланцюгом ферментативних реакцій, що ведуть до утворення відновлених нікотинамідаденіндинуклеотидфосфатів (НАДФ·Н<sub>2</sub>) і аденозинтрифосфатів (АТФ).

Світлозбиральні пігменти-антени, реакційний центр (РЦ) і відповідні ферменти електронтранспортного ланцюга утворюють комплекс – **фотосинтетичну одиницю**. У вищих рослин фотосинтетична одиниця має 250–300 молекул хлорофілу і 500 молекул каротину. Відомо кілька моделей організації фотосинтетичної одиниці (ФСО). Окремі пігментні білкові комплекси фотосистем можуть працювати незалежно одна від одної. При цьому кожний реакційний центр може отримувати енергію тільки від своїх світлозбиральних молекул. Це **моно- або уніцентральнона модель**. Інколи окремі світлозбиральні комплекси, що обслуговують реакційний центр, можуть утворювати домени, між якими можливе перенесення енергії. Це буде **мультицентральнона фотосинтетична одиниця**, різні реакційні центри якої пов'язані між собою через міграцію енергії. При цьому у кожному домені може бути 20–30 РЦ.

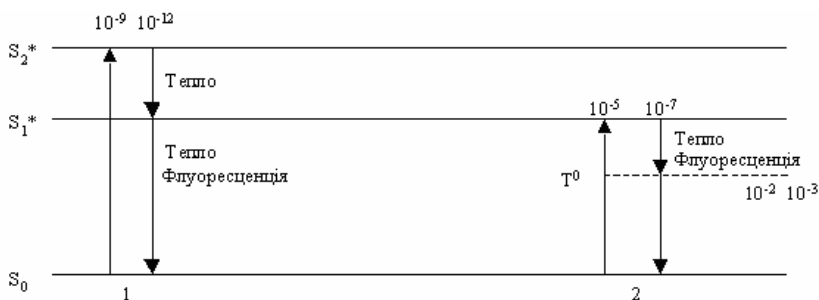
Фотосинтетичні пігменти організовані у дві пігментні фотосистеми 1 і 2 (ФС-1 та ФС-2). **Фотосистема 1** складається з довгохвильових форм хлорофілу **a** і називається довгохвильовою. Роль її реакційного центру виконує хлорофіл **a** з максимумом поглинання електромагнітних хвиль довжиною 700 нм (P<sub>700</sub>), а світлозбиральною антеною служить хлорофіл **a**, що поглинає промені в діапазоні 662–692 нм і каротиноїди. **Фотосистема 2** складається з короткохвильових форм хлорофілу **a** і називається короткохвильовою. Роль її реакційного центру виконує хлорофіл **a** з максимумом поглинання електромагнітних хвиль довжиною 680 нм (P<sub>680</sub>), а світлозбиральною антеною служить хлорофіл **a**, що поглинає промені в діапазоні 670–680 нм, каротиноїди і хлорофіл **b**.

Для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб рослини одночасно поглинали промені з різною довжиною хвилі, які б збуджували обидві пігментні системи і забезпечували фотохімічні реакції, що у них відбуваються.

Суть світлової стадії фотосинтезу полягає у перетворенні енергії квантів світла в енергію хімічних лабільних високореактивних сполук – АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>. Утворення їх відбувається послідовно під час фотофізичного і фотохімічного етапів.

**Фотофізичний етап** – це етап, на якому енергія світлового випромінювання перетворюється в енергію збудженого електрона молекули хлорофілу реакційного центру.

Ефективність фотофізичного етапу визначається енергією кванта світла, поглинутого молекулою хлорофілу реакційного центру. При поглинанні світла молекула переходить у збуджений стан, тобто один з її електронів потрапляє на більш високий енергетичний рівень. Якщо поглинуто квант синього світла (65 кДж), то електрон у молекулі хлорофілу з основного ( $S_0$ ) рівня підніметься до синглетного рівня –  $S_2^*$ .



**Рис. 21. Рівні збудження хлорофілу під впливом світла різної довжини хвилі:**

*1 – поглинання кванта синього світла;*

*2 – поглинання кванта червоного світла*

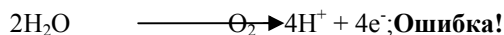
Такий стан енергетично нестійкий, і електрон майже у ту ж мить (через  $10^{-12}$ – $10^{-9}$  с) повертається до основного (початкового) рівня. Енергія збудження на зворотному шляху від  $S_2^*$  до  $S_1^*$  частково перетворюється на тепло, а на ділянці  $S_1^*$ – $S_0$  розсіюється у вигляді тепла або флуоресценції і практично не перетворюється в енергію хімічних зв'язків.

При поглинанні кванта червоного світла (44 кДж) електрон з  $S_0$ -рівня потрапляє на більш низький, ніж при синьому світлі  $S_1^*$ -рівень (рис. 21), знаходиться на ньому дуже короткий відрізок часу ( $10^{-5}$ – $10^{-7}$  с) і повертається на початковий рівень  $S_0$ , віддаючи енергію збудження у вигляді тепла або флуоресценції. На зворотному шляху спин його може змінитися на протилежний, тобто стати таким, як і в електрона, що знаходиться на  $S_0$ -рівні. Згідно з законом заборони Паулі, на одній орбіталі не можуть одночасно знаходитися два електрони з однаковим спином. Тому електрон, який повертається із

$S_1^*$  до  $S_0$ , затримується на триплетному рівні T до того часу, доки знак його спину не відновиться до початкового. На це витрачається  $10^{-2}$  –  $10^{-3}$  с. Цього часу цілком достатньо, щоб електрон, який знаходиться на триплетному рівні, встиг прореагувати з молекулою хімічного акцептора – відповідного ферменту і передати йому частину енергії, яка буде витрачена на утворення певної енергетичної сполуки – АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>. Якщо цього не трапиться, то енергія збудження теж розсіюється у вигляді тепла або флуоресценції.

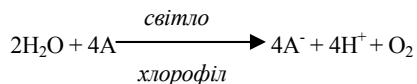
На *фотохімічному етапі* енергія збудженого електрона перетворюється у хімічно пов'язану енергію сполук АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>. Процес утворення цих сполук відбувається у такій послідовності:

а) фотоліз води – розщеплення води, індуковане хлорофілом, окисленим під впливом світла:



б) фотосинтетичне фосфорилування – це процес утворення високоенергетичних сполук шляхом трансформації енергії електрона. Розрізняють два види фотосинтетичного фосфорилування – циклічне і нециклічне.

**Фотоліз води** – це реакція розщеплення води, яка спостерігається при освітленні хлоропластів. У її здійсненні безпосередню участь бере хлорофіл. Фотохімічне розщеплення води було вперше виявлене Р. Хіллом у 1937 р. При освітленні суспензії хлоропластів у присутності акцептора електронів (А) виділявся кисень:



На честь ученого, що відкрив це явище, воно було назване реакцією Хілла.

Природним акцептором електронів у даній реакції є нікотинамідаденідинуклеотидфосфат (НАДФ<sup>+</sup>).

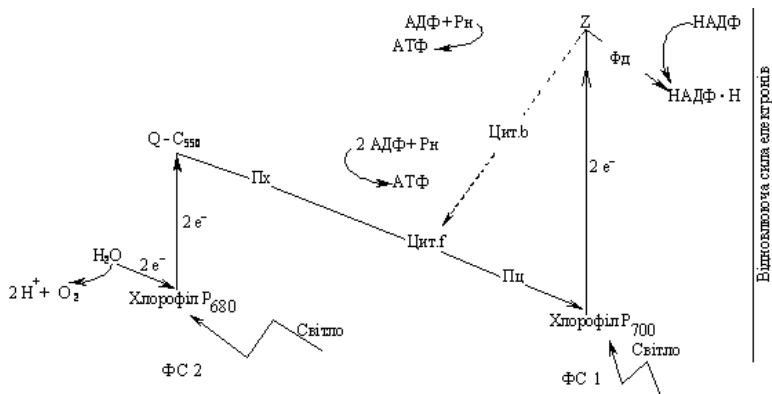
Та обставина, що реакція Хілла здійснюється без участі CO<sub>2</sub>, свідчить про те, що кисень, який виділяється при фотосинтезі, є киснем води, а не вуглекислого газу, як це вважалося раніше.

Електрони і протони, що утворилися внаслідок реакції Хілла, використовуються для відновлення НАДФ<sup>+</sup> до НАДФ·Н<sub>2</sub>, пластохінону електронтранспортного ланцюга і заповнення електронної дірки у ФС-1 при нециклічному фотосинтетичному фосфорилуванні.

**Фотосинтетичне фосфорилування** – це процес утворення високоенергетичних сполук шляхом трансформації енергії електрона. Здійснюється воно за участю двох фотосистем – ФС-1 і ФС-2. Рух збуджених електронів відбувається по відповідному електрон-транспортному ланцюзі (рис. 22).

Розрізняють два види фотосинтетичного фосфорилування – циклічне і нециклічне.

**Циклічне фотосинтетичне фосфорилування** – це процес утворення АТФ при переміщенні електрона по замкнутому колу ЕТЛ. Воно здійснюється за участю фотосистеми-1 (ФС-1). При попаданні кванта світла на молекулу хлорофілу реакційного центру електрон, що вибивається з орбіталі енергією цього світла, проходить шлях по ЕТЛ у напрямі зростання окислювального потенціалу і на певному відрізку шляху вивільнює енергію, яка використовується для синтезу двох молекул АТФ. Сам електрон продовжує шлях, повертається на попереднє місце у своїй орбіталі і заповнює там електронну дірку, що утворилася при його вибиванні квантом світла. Після цього хлорофіл реакційного центру може знову поглинати фотони і переходити до збудженого стану – цикл повторюється.



**Рис. 22.** Схема руху електронів при світловій стадії фотосинтезу

При нециклічному фотосинтетичному фосфорилуванні працюють обидві фотосистеми. Поглинаючи квант світла, молекула реакційного центру ФС-2 вивільнює свій електрон, і в ній утворюється електронна дірка. Електронний ланцюг, який поєднує ФС-1 і ФС-2, розпочинається з акцептора електронів – ферменту Q ФС-2.

---

Послідовність руху електронів між ФС-2 і ФС-1 така: акцептор (Q) → пластохінон (Пх) → цитохром f → пластоціанін (Пц) → P<sub>700</sub>. Проте, потрапити до хлорофілу P<sub>700</sub> електрон може лише після того, як P<sub>700</sub>, прийнявши квант світла, пошле по ланцюгу свій електрон. Це призведе до утворення електронної дірки, яка і буде заповнена електроном, що рухається від P<sub>680</sub>. Електрон від молекули хлорофілу P<sub>700</sub> рухається до переносника Z, передається далі на більш окислені сполуки – ферредоксин (Фд) і виводиться на зовнішній бік тилакоїду хлоропласта. Тут він пов'язується з протонами і відновлює НАДФ до НАДФ·Н<sub>2</sub>. Постачальником протонів є вода, що піддається фотолізу. Вона також є донором електронів для заповнення електронної дірки у P<sub>680</sub>. Отже, молекула хлорофілу ФС-2 повертається до вихідного стану за рахунок електронів, які утворилися при фотолізі води.

Під час нециклічного фосфорилування утворюються два види сполук – АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>. Перша – при русі електрона від P<sub>680</sub> до P<sub>700</sub>, а друга – від P<sub>700</sub> до зовнішнього боку тилакоїдів. У зв'язку з тим, що при нециклічному фосфорилуванні працюють одночасно обидві фотосистеми, за один прохід електронів утворюються чотири молекули АТФ і дві молекули НАДФ·Н<sub>2</sub>. АТФ слугує джерелом енергії, НАДФ·Н<sub>2</sub> – джерелом енергії і водню (відновна сила) для відновлення СО<sub>2</sub> до вуглеводів у реакціях темної стадії фотосинтезу.

#### **1.2.4. Темнова стадія. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі**

Відновлення вуглецю до вуглеводів відбувається за допомогою енергії АТФ і “відновлювальної сили” – НАДФ·Н<sub>2</sub>, без прямої участі сонячного світла і має назву темної стадії фотосинтезу.

##### ***Цикл Кальвіна. С<sub>3</sub>-шлях фотосинтезу***

Ця стадія фотосинтезу була детально вивчена у 1946–1956 рр. американським біохіміком М. Кальвіном з співробітниками і відома також під назвою циклу Кальвіна.

Прослідкувати весь цикл реакцій темної стадії фотосинтезу стало можливим завдяки використанню у наукових дослідженнях радіоактивного вуглецю у поєднанні з паперовою хроматографією.

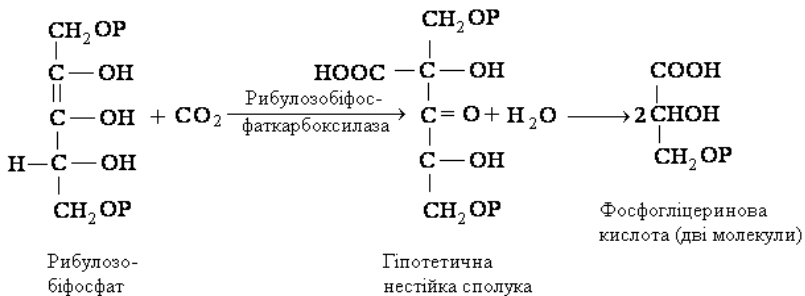
Слід нагадати, що принцип хроматографії розробив і вперше використав у біохімічних дослідженнях російський учений М.С.Цвет.

У дослідках американських учених з міченою вуглекислою вже через 2 с після введення цієї сполуки у суспензію водорості хлорели або хлоропластів радіоактивний вуглець виявили у 3-фосфогліцериній кислоті (ФГК). Дещо пізніше (через 7 с) радіоактивна мітка

локалізувалася у монофосфатах і дифосфатах цукрів. Це дало підставу стверджувати, що первинними продуктами фотосинтезу є фосфогліцеринова кислота, а акцептором  $\text{CO}_2$  – рибулозо-1,5-біфосфат (РБФ).

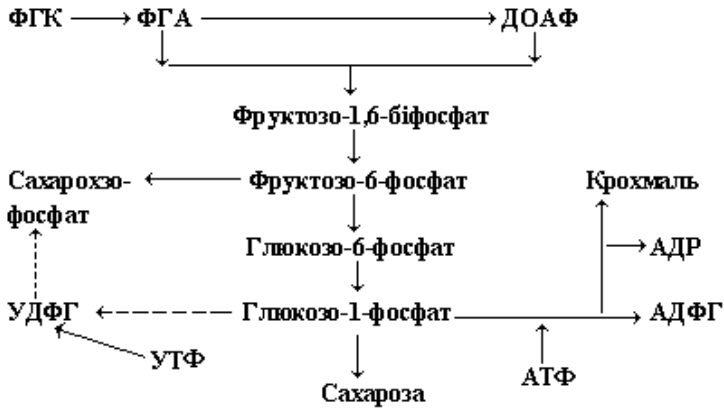
Приєднання вуглекислоти до акцептора і подальші перетворення її до цукрів мають складний характер, вимагають участі енергії і певних ферментів, відбуваються у три послідовні етапи: карбоксилювання акцептора; відновлення вуглекислого газу; регенерація рибулозобіфосфату.

Перший етап полягає у приєднанні  $\text{CO}_2$  до акцептора за участю ферменту рибулозо-1,5-біфосфаткарбоксилази. Внаслідок цього утворюється нестійка шестивуглецева сполука, яка миттєво гідролізується до двох молекул фосфогліцеринової кислоти (ФГК) (рис. 23).



*Рис. 23. Приєднання  $\text{CO}_2$  до акцептора*

На другому етапі темної стадії за участю енергії АТФ і “відновлювальної сили” –  $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$  – утворюється глюкоза, а саме: до кожної з двох молекул ФГК за допомогою ферменту фосфогліцеринкінази приєднується по одному залишку ортофосфорної кислоти, внаслідок чого утворюється дифосфогліцеринова кислота, яка під впливом ферменту дегідрогенази і  $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$  відновлюється до фосфогліцеринового альдегіду (ФГА). Одна з молекул цієї сполуки при участі тріозофосфатізомерази ізомеризується до дигідроацетонфосфату (ДОАФ). Із двох тріоз – ФГА і ДОАФ – за допомогою альдози здійснюється синтез однієї молекули шестивуглецевої сполуки – фруктозо-1,6-біфосфату (ФБФ), яка є вихідною сполукою для утворення інших вуглеводів (сахарози, крохмалю):



Заключний, третій, етап циклу Кальвіна полягає у регенерації рибулозо-1,5-біфосфату. Він складається з ряду реакцій, в яких з 3, 4 і 7-ми вуглецевих сполук утворюються пентози. В одній із перших реакцій від фруктозо-6-фосфату під дією транскетолази відокремлюються два атоми вуглецю і утворюється еритрозо-4-фосфат. Ця сполука конденсується з ДОАФ за участю альдолази і синтезується цукор – седугептулозобіфосфат (СДФ). Від нього відокремлюється ортофосфат, внаслідок чого утворюється седогептулозо-7-фосфат, який набуває транскетолазної активності з відокремленням двох атомів вуглецю. Виникає нова сполука – пентоза рибулозо-5-фосфат. За допомогою ізомерази ця сполука перетворюється у рибулозо-5-фосфат.

Фонд пентоз поповнюється також за рахунок транскетолазних реакцій: двовуглецевий компонент приєднується до фосфогліцеринового альдегіду і утворюється пентоза ксилулозо-5-фосфат. Завершальним процесом етапу є перетворення пентоз до рибулозобіфосфату. Він утворюється з фосфомонопентоз, які повторно фосфорилуються за рахунок АТФ, що надходить від світлової стадії фотосинтезу.

З 12 молекул ФГА на синтез вуглеводів використовуються дві, а основна їх кількість (10 молекул) витрачається на відновлення акцептора  $\text{CO}_2$ , тобто рибулозобіфосфату.

Завдяки цьому рослина досить швидко нагромаджує велику кількість молекул акцептора і тим посилює інтенсивність поглинання  $\text{CO}_2$ . Регенований рибулозо-1,5-фосфат приєднує молекулу  $\text{CO}_2$  і знову підключається до циклу.

У циклі Кальвіна відбувається перетворення тріоз, тому рослини з таким циклом фотосинтезу називаються  $\text{C}_3$ -рослинами, а шлях

---

---

фотосинтезу –  $C_3$ -шляхом. Переважна більшість рослин (близько 80%) мають такий шлях фотосинтезу.

### *Цикл Хетча-Слека. $C_4$ -шлях фотосинтезу*

Крім фіксації  $CO_2$  у пентозофосфатному циклі (цикл Кальвіна), процес карбоксилювання здійснюється і при взаємодії вуглекислоти з монокарбоновими кислотами шляхом утворення дикарбонових кислот.

При вивченні кінетики і продуктів фотосинтезу у рослин тропічного походження (кукурудза, сорго, цукрова тростина) і родини товстолистих виявлено інший тип фіксації вуглекислого газу.

Встановлено, що у хлоропластах клітин обкладки провідних пучків у першу секунду освітлення фіксація і перетворення  $CO_2$  здійснюється за циклом Кальвіна з утворенням тріоз, а у хлоропластах мезофільної тканини первинними продуктами фотосинтезу є чотиривуглецеві сполуки – малат і аспартат.

Цей тип фотосинтезу вперше був вивчений австралійськими вченими М.Д. Хетчем і К.Р. Слеком і отримав назву циклу Хетча-Слека. Рослини з таким типом фотосинтезу називаються  $C_4$ -рослинами, а шлях вуглецю при фотосинтезі –  $C_4$ -шляхом.

$C_4$ -рослини мають ряд особливостей в анатомічній будові і функціях тканин листків та фотосинтетичного апарату. Листкова пластинка у них густо пронизана сіткою провідних судинних пучків, оточених клітинами обкладкової паренхіми з великою кількістю крупних хлоропластів. Клітини ж мезофілу мають хлоропласти звичайного виду.

У хлоропластах клітин обкладкової тканини функціонує цикл Кальвіна, а у хлоропластах мезофілу – цикл Хетча-Слека. Цей цикл включає такі послідовні процеси:

- 1) карбоксилювання акцептора – фосфоенолпіровиноградної кислоти (ФЕП) з утворенням щавлевооцтової кислоти (ЩОК);
- 2) відновлення ЩОК до яблучної кислоти (малат);
- 3) декарбоксилювання малату до піровиноградної кислоти (ПВК);
- 4) новоутворення ФЕП з ПВК за допомогою енергії АТФ.

Вуглекислий газ, що потрапляє до клітин мезофілу, вступає у реакцію з ФЕП за участю ферменту фосфоенолпіруваткарбоксилази. Наслідком реакції є чотиривуглецева сполука – щавлевооцтова кислота (ЩОК). Ця сполука за рахунок НАДФ· $H_2$  відновлюється до яблучної кислоти, яка переноситься до хлоропластів клітин обкладки судинного

пучка. Це можливе завдяки інтенсивному обміну продуктами первинного перетворення вуглекислого газу між хлоропластами клітин мезофілу й обкладок судинного пучка. У хлоропластах клітин обкладок яблучна кислота декарбоксилюється, тобто віддає молекулу  $\text{CO}_2$ , яка вступає у цикл Кальвіна, що функціонує у цих клітинах. Пірвіноградна кислота, що утворилася внаслідок декарбоксилювання яблучної кислоти, переміщується по численних плазмодесмах знову до клітин мезофілу, у яких за допомогою енергії АТФ перетворюється у ФЕП, тобто у первинний акцептор  $\text{CO}_2$ . Цикл повторюється (рис. 24).

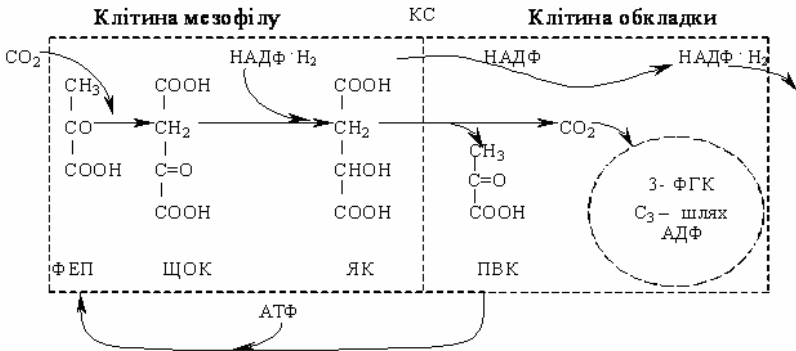


Рис 24.  $\text{C}_4$ -шлях фотосинтезу у листках кукурудзи;  
КС – клітинна стінка

Цикл Хетча-Слека не замінює цикл Кальвіна, а лише доповнює його. Тому у  $\text{C}_4$ -рослин злагоджено працюють обидва цикли. Компартименталізація процесів асиміляції  $\text{CO}_2$  дозволяє таким рослинам здійснювати фотосинтез і при закритих продихах, використовуючи вуглекислий газ, що виділяється при декарбоксилюванні яблучної кислоти.  $\text{C}_4$ -рослини, як правило, мають більш високу продуктивність, ніж  $\text{C}_3$ -рослини. Вони можуть здійснювати фотосинтез при більш низьких концентраціях  $\text{CO}_2$  і при високій інтенсивності світла.

Вважають, що у  $\text{C}_4$ -рослин відсутнє фотодихання, на яке у  $\text{C}_3$ -рослин при високій температурі у сонячні дні витрачається до 50% НАДФ·Н<sub>2</sub>, внаслідок цього близько 50%  $\text{CO}_2$  у такі дні виділяється в атмосферу і не використовується на синтез органічної речовини. У  $\text{C}_4$ -рослин вуглекислота, що виділяється при декарбоксилюванні яблучної кислоти, у тканинах використовується вдруге.

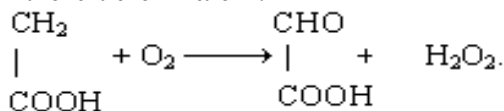
## Фотодихання

Значну частину поглинутої листком енергії  $C_3$ -рослини витрачають на фотодихання, яке виникає внаслідок активованого світлом окиснення киснем рибулозобіфосфату до фосфогліцеринової і гліколевої кислот. Фотодихання супроводжується виділенням  $CO_2$ . У зв'язку з тим, що первинним продуктом цього процесу є гліколева кислота, то процес фотодихання називається також гліколатним. Синтезу гліколату сприяють і високі концентрації кисню. В окремих  $C_3$ -рослин з низькою інтенсивністю фотосинтезу інтенсивність фотодихання може досягати 50% від інтенсивності фотосинтезу.

Доведено, що фотодихання основане на реакції, яка каталізується ключовим ферментом циклу Кальвіна – рибулозобіфосфат-карбоксилазою (оксигеназою). Кисень і вуглекислий газ конкурують за активний центр ферменту. Тому швидкість реакцій визначається концентраціями цих газів, температурою і значенням рН середовища. За нормальних умов карбоксилазна активність рибулозобіфосфат-карбоксилази у три–п'ять разів вища за оксигеназну.

Фотодихання з високою за  $CO_2$  компенсаційною точкою відмічено у великої групи вищих рослин (соняшнику, пшениці, тютюну, бобових та ін.). У рослин з низькою за  $CO_2$  компенсаційною точкою фотодихання майже відсутнє (кукурудза, сорго, цукрова тростина та інші  $C_4$ -рослини). Воно здійснюється при взаємодії трьох органел – хлоропластів, пероксисом і мітохондрій за рахунок відновлювальної сили НАДФ· $H_2$ , утвореної при світловій стадії фотосинтезу.

Основним субстратом фотодихання є гліколева кислота. Вона надходить до пероксисом, де окиснюється киснем з утворенням перекису водню і гліоксилевої кислоти:



Перекис водню під впливом каталази у пероксисомі розкладається, а гліоксилева кислота амінується з утворенням амінокислоти гліцин. Частина молекул гліоксилевої кислоти може мігрувати від пероксисом до хлоропластів і відновлюватися знову до гліколевої кислоти. Гліцин з пероксисом транспортується до мітохондрій, де перетворюється у серин з виділенням  $CO_2$ .

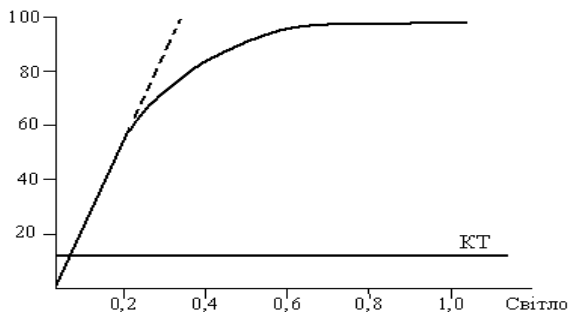
Гліюксилатний шлях у  $C_3$ -рослин може завершуватися в мітохондріях. Фотодихання знижує чисту продуктивність фотосинтезу.

У  $C_4$ -рослин утворений при фотодиханні двоокис вуглецю у клітинах мезофілу карбоксиліое ФЕП і далі відновлюється до вуглеводів за схемою  $C_4$ -фотосинтезу.

Роль фотодихання полягає у тому, що при гліюклатному шляху відбувається синтез амінокислот гліцину і серину.

### 1.2.5. Залежність інтенсивності фотосинтезу від зовнішніх умов

Про залежність фотосинтезу від **світла** дає уявлення класичний графік (рис. 25), запропонований К.А.Тімірязевим.



*Рис.25. Залежність фотосинтезу від світла  
(за Тімірязевим К.А.)*

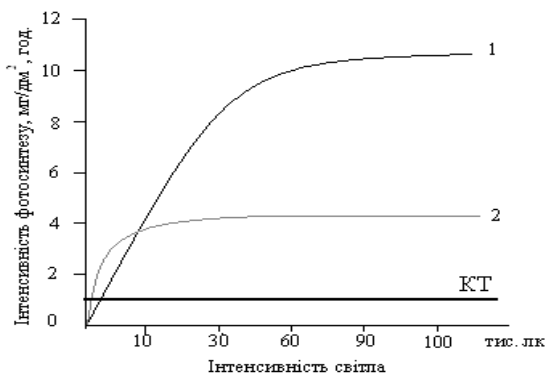
У цьому графіку на осі абсцис розміщені показники освітлення, прийнятого за одиницю; на осі ординат – показники швидкості фотосинтезу у відносних величинах – долях від максимального значення; позначено компенсаційну точку (КТ), тобто освітлення, при якому фотосинтез і дихання зрівноважуються.

Початковий і середній ступінь (лінійна частина) кривої не лімітовані темновими реакціями фотосинтезу, і тому при зростанні освітлення швидкість процесу росте пропорційно. Високий ступінь кривої, навпаки, лімітований темновими реакціями. Тому при ще більшому зростанні освітлення підвищення швидкості фотосинтезу незначне, а у ряді випадків цього збільшення взагалі немає (крива виходить на плато).

Ряд екологічних груп рослин мають особливості світлових кривих. У  $C_4$ -рослин (кукурудза, цукрова тростина, сорго та ін.), поряд з високою стійкістю до теплового і водного стресу, має місце висока стійкість до інтенсивного освітлення. У звичайних природних умовах їх світлові криві не мають платоподібних ділянок, тобто світлове насичення у них не спостерігається. У тіньовитривалих рослин світлове насичення спостерігається при значно слабшому освітленні, ніж у світлолюбних рослин, компенсаційна точка у них виникає також раніше.

У світлолюбних рослин світлове насичення спостерігається при 60–90 тис. люкс. У тіньовитривалих – при значно меншій енергії світла. Графічно зв'язок інтенсивності фотосинтезу з інтенсивністю світла можна виразити такими кривими (рис. 26).

За оптимальних умов освітлення органічної речовини при фотосинтезі утворюється більше, ніж витрачається на дихання. При недостатньому освітленні може настати момент, коли інтенсивність синтезу органічної речовини врівноважується з інтенсивністю розпаду її на дихання. Тоді спостерігається **компенсаційна точка (КТ)**. Під компенсаційною точкою розуміють інтенсивність світла, при якій інтенсивність відновлення вуглекислого газу під час фотосинтезу врівноважується з інтенсивністю виділення цього газу внаслідок дихання одними і тими ж рослинами за однакових умов.



**Рис.26. Залежність фотосинтезу від інтенсивності світла у світлолюбних (1) і тіньовитривалих (2) рослин. КТ – компенсаційна точка**

---

---

У світлолюбних рослин КТ спостерігається при 800–2000 люкс, а у тіньовитривалих – при 250–300 люкс. При освітленні нижче компенсаційної точки розпад органічної речовини перевищує її синтез і ріст рослини призупиняється.

Це пов'язане з тим, що тіньовитривалі рослини характеризуються невеликою інтенсивністю дихання. За умов слабого освітлення швидкість фотосинтезу вища у тіньовитривалих рослин і, навпаки, при інтенсивному освітленні – у світлолюбних.

Фотосинтез можливий при мінімальному освітленні. У більшості рослин інтенсивність фотосинтезу зростає при збільшенні освітлення до 1/3 повного сонячного світла, після чого настає світлове насичення, тобто крива фотосинтезу виходить на плато і навіть може спадати. Це пояснюється тим, що при насиченні світлом фотосинтетичного апарату виникає надлишкова кількість збуджених молекул хлорофілу, енергія яких не може бути включеною до фотохімічних реакцій, а використовується в неспецифічних фотореакціях, на фотоокислення та ін.

Зелена рослина має велику пластичність щодо інтенсивності світла.

Крім інтенсивності, велике значення для фотосинтезу має спектральний склад світла. Видиму частину сонячного спектра (380–720 нм) прийнято відносити до фотосинтетично активної радіації (ФАР), яка складається з прямого і розсіяного сонячного світла. Частки ФАР та інфрачервоної радіації у складі сонячного світла приблизно рівні, але їх поглинання і пропускання дуже різні: видимі промені поглинаються на 85%; інфрачервоні – лише на одну чверть; перші пропускаються тільки на 5%, другі – на 30%. Особливо велика кількість (45%) інфрачервоних променів відбивається, тоді як видимих – лише 10%.

Листки рослин можуть розміщуватися у просторі так, що використовують як пряме, так і розсіяне світло.

Швидкість фотосинтезу в різних ділянках спектра різна. Найбільш висока швидкість фотосинтезу припадає на довгохвильову, червону частину спектра. Це пов'язано з тим, що енергії одного кванта червоного світла достатньо для переведення електрона молекули хлорофілу на перший синглетний рівень збудження ( $S_1^*$ ), що забезпечує можливість наступного використання її у фотохімічних реакціях. Фотони синього світла несуть набагато більше енергії, яка викликає більш високий рівень збудження електрона ( $S_2^*$ ). Надлишок енергії при поверненні молекули із збудженого до початкового стану

---

перетворюється в тепло, тобто спостерігається неефективна витрата енергії.

Червоні промені завжди присутні в сонячному світлі. Кількість їх у прямих сонячних променях змінюється протягом світлового дня. Уранці переважає розсіяне світло, представлене переважно (майже 2/3) довгохвильовими червоними променями. У полуденні години червоні промені становлять не більше 1/4 від загальної кількості сонячного світла. Це є однією з основних причин зниження ефективності фотосинтезу в полуденні години.

Якісний спектральний склад світла впливає не тільки на інтенсивність фотосинтезу, але і на хімічний склад асимілятів. Встановлено, що при синьому світлі в листках, крім вуглеводів, утворюються і неуглеводні продукти (органічні кислоти та ін.), і швидкість фотосинтезу зростає.

**Вуглекислота.** Вміст вуглекислоти в атмосфері відносно невеликий, досить постійний і становить близько 0,03 об'ємних відсотки. Безпосередньо ж у посівах різних сільськогосподарських культур у різні періоди доби концентрація CO<sub>2</sub> непостійна: вона то знижується внаслідок поглинання рослинами у процесі фотосинтезу, то зростає при зниженні інтенсивності фотосинтезу. Певне значення для динаміки вуглекислоти в надземному шарі повітря має швидкість мінералізації гумусу, органічних решток і органічних добрив.

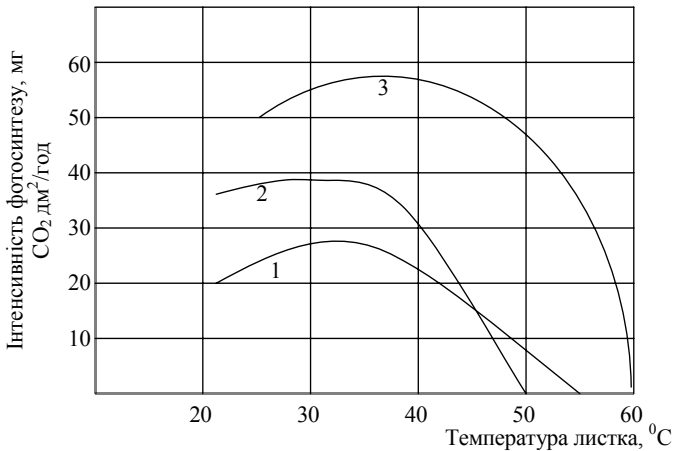
Зростання концентрації вуглекислоти в атмосфері, навіть десятикратне, сприяє поступовому прискоренню процесу фотосинтезу. Підживлення рослин вуглекислим газом у закритому приміщенні є досить ефективним заходом для підвищення продуктивності, особливо C<sub>3</sub>-рослин. C<sub>4</sub>-рослини не реагують на збагачення повітря вуглекислим газом, тому що в них існує особливий механізм накопичення CO<sub>2</sub> у тканинах листків.

**Температура.** Залежність швидкості видимого фотосинтезу від температури зображується куполоподібною кривою. При цьому пригнічення фотосинтезу розпочинається нерідко при відносно невисоких температурах, після 20 °C (рис. 27).

Крива фотосинтезу має три кардинальні температурні точки: мінімальну, при якій фотосинтез розпочинається; оптимальну – інтенсивність фотосинтезу досягає найвищих показників; максимальну – при якій спостерігається різке падіння і припинення фотосинтезу.

Найголовнішою причиною такої залежності асиміляції CO<sub>2</sub> є неоднакова реакція на температурний режим видимого фотосинтезу і дихання, а саме: зі зростанням температури інтенсивність дихання

зростає значно швидше, ніж інтенсивність дійсного фотосинтезу. З іншого боку, під впливом нагрівання чутлива структура хлоропластів, у першу чергу біологічних мембран, зазнає денатураційних змін, можливо і незворотних.



**Рис. 27. Залежність фотосинтезу від температури листка:**  
1 – бавовник; 2 – соняшник; 3 – сорго

Температурні показники кардинальних точок протікання фотосинтезу неоднакові у рослин різних ґрунтово-кліматичних зон: мінімальні – при  $+5^\circ\text{C}$  у тропічних і субтропічних; для більшості рослин помірної зони – близько  $0^\circ\text{C}$ , у деяких хвойних (сосна, ялина) –  $-2, -3^\circ\text{C}$ . Максимум знаходиться між  $35$  і  $50^\circ\text{C}$ .

Вплив різних температур на фотосинтез особливо позначається при інтенсивному освітленні. Слід зазначити існування досить складної залежності фотосинтезу від світла, концентрації  $\text{CO}_2$  і температури. Дуже тісним є взаємозв'язок світла (дія на фотохімічні реакції) і температури (дія на швидкість ензимних реакцій). Швидкість ензимних реакцій у ланцюзі відновлення вуглекислоти при підвищенні температури на  $10^\circ\text{C}$  зростає удвічі. Тому при високій інтенсивності світла низькі температури гальмують ферментативні реакції і є лімітуючими факторами для фотосинтезу. При низькій інтенсивності світла фотосинтез не залежить від температури, оскільки стримується швидкістю фотохімічних реакцій.

---

---

**Вода** відіграє першочергове значення у здійсненні рослиною фотосинтетичних функцій. Це значення визначається передусім тим, що вода, як вихідна сполука, є безпосереднім учасником процесу фотосинтезу.

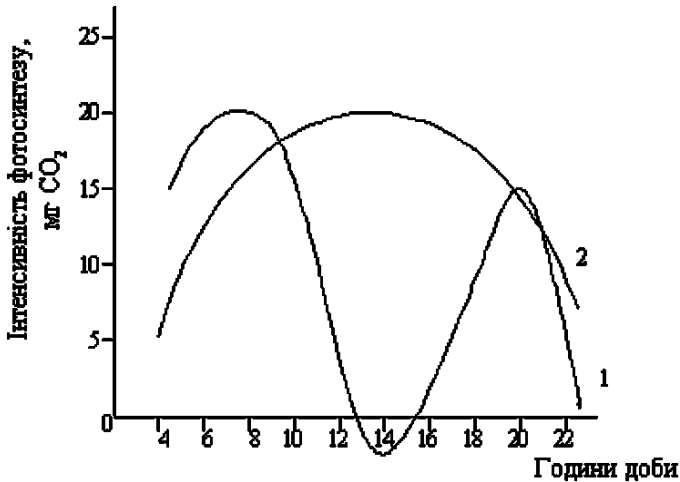
Умови водного режиму значною мірою визначають структуру хлоропластів, впливають на біосинтез і вміст пігментів у листках рослин, на утворення листової поверхні. Тривалий водний дефіцит призводить до порушення нециклічного фотофосфорильовання. Разом з тим частковий дефіцит води (5–20 відсотків від повного насичення) забезпечує оптимальний хід фотосинтезу.

**Мінеральне живлення.** Повітряне і кореневе живлення тісно взаємопов'язані. Залежність фотосинтезу від мінеральних елементів визначається їх необхідністю для формування фотосинтетичного апарату (пігментів, фотосинтетичних систем та ін.), його оновлення і функціонування. Дослідами Національного аграрного університету доведено, що тилакоїди, ламелярно-гранулярна структура хлоропластів мезофілу листків кукурудзи формуються при оптимальному мінеральному живленні рослин. При нестачі азоту і фосфору у живильному субстраті спостерігаються глибокі зміни ультраструктури хлоропластів, руйнуються або не утворюються тилакоїди, грани і міжгранальні ламели, з'являються пухирці і електроннощільні тіла. У хлоропластах клітин обкладкової паренхіми зменшуються розмір і кількість крохмальних зерен. При нестачі у живильному розчині азоту і фосфору структура хлоропластів мезофілу також зазнає змін. Нестача азоту, як і калію та фосфору, порушує синтез хлорофілу. Зменшення вмісту пігментів у листках, структурні зміни в організації хлоропластів призводять до зниження інтенсивності фотосинтезу і в кінцевому результаті – до зменшення продуктивності рослин. Зрозуміло, що крім перерахованих макроелементів, для нормального функціонування фотосинтетичного апарату необхідний ряд макро- і мікроелементів.

**Кисень.** Концентрація його в атмосфері становить близько 21% і перевищує оптимальну для фотосинтезу величину. Зменшення концентрації цього газу у повітрі позначається на фотосинтезі рослин з високим рівнем фотодихання (біб та ін.), зменшення концентрації кисню від 21 до 3 відсотків сприяло підвищенню фотосинтезу; у рослин з низьким фотодиханням (кукурудза) така зміна газового складу не мала суттєвого впливу на інтенсивність цього процесу.

**Добовий і сезонний хід фотосинтезу.** Серед факторів зовнішнього середовища вирішальна роль за впливом на фотосинтез належить сумісній дії освітлення, температури і водного режиму. Ці

фактори, особливо освітлення і температура, значно змінюють свої параметри протягом доби і викликають відповідні зміни в інтенсивності фотосинтезу (рис. 28).



*Рис.28. Добовий хід фотосинтезу:*

*1 – у південних і середніх широтах; 2 – у північних широтах*

В умовах помірного клімату максимальна його інтенсивність спостерігається приблизно з 9-ої до 11-ої години дня. З підвищенням температури, зростанням водного дефіциту, і зміною спектрального складу світла крива фотосинтезу спадає і може переміщуватись навіть нижче компенсаційної точки. У другій половині дня при поступовому зменшенні температури, що супроводжується, як правило, покращенням водозабезпечення листків рослин, інтенсивність фотосинтезу о 16–17-ій годині знову зростає і досягає другого максимуму, який здебільшого менший від попереднього. У північних широтах максимум інтенсивності фотосинтезу дещо зміщений у часі і крива одновершинна.

Нерівномірний хід фотосинтезу і в онтогенезі рослин має відмінності, пов'язані з особливостями рослин, умовами кліматичної зони. За нормальних умов росту і розвитку максимум його припадає на період бутонізації рослин.

---

---

### 1.2.6. Шляхи підвищення інтенсивності і продуктивності фотосинтезу в посівах

Відносно взаємозв'язку площі асимілюючих органів з поглинанням енергії променів і продуктивністю рослин слід зазначити, що нині існує єдина думка: оптимальною для формування урожаю основними сільськогосподарськими культурами є площа листків 30–40 тис м<sup>2</sup>/га. Для характеристики асиміляційної поверхні використовується також термін “листяний індекс”, тобто відношення площі листків до площі посіву. Оптимальний індекс – 3–4, для окремих культур він становить 5–7.

Ефективність роботи фотосинтетичного апарату по створенню врожаю визначається не тільки листовим індексом, але і тривалістю життєдіяльності листків. Тому дуже важливо формувати посіви так, щоб якнайшвидше досягти оптимального листового індексу і підтримувати його в такому стані досить тривалий час.

Фотосинтетичний потенціал – це один із вирішальних факторів, яким визначають величину врожаю, тому що він дає уявлення про те, яка фотосинтезуюча площа і протягом якого часу працювала на формування врожаю. Чим вищий фотосинтетичний потенціал (ФП), тим вища врожайність (якщо при цьому немає значного зменшення чистої продуктивності фотосинтезу).

Найвищі врожаї зерна ячменю отримують при ФП 2,6; озимої пшениці – 1,77; озимого жита – 1,5, більшості сортів картоплі – 1,8–2,1 млн м<sup>2</sup>/добу.

Важливе значення для формування врожаю має структура посівів. Під цим поняттям розуміють штучно створювану архітектуру агрофітоценозу, яка характеризується певними морфологічними ознаками і фізіологічними функціями. Оптимальною структурою вважається така, яка при високих к. к. д. фотосинтезу забезпечує максимальний біологічний і господарський урожай.

Листки різних ярусів рослин неоднаково поглинають сонячну енергію. Розподіл ФАР всередині посівів непропорційний площі листків окремих ярусів. Так, верхні листки, що складають 23,7% всієї листової поверхні рослини, поглинають 47% енергії. Листки середнього ярусу складають 60,4% загальної площі, а поглинають лише 36,6% поглинутої посівами ФАР.

Підвищення фотосинтетичної продуктивності при оптимальному мінеральному живленні і водному режимі забезпечується найбільш раціональною архітектурою, яка дає можливість рослинам

---

---

досить ефективно засвоювати сонячну енергію. У сільськогосподарському виробництві це досягається різними строками і способами посіву з урахуванням напрямку рядків і кількості рослин на одиницю площі. Кращі умови освітлення забезпечуються при розміщенні рядів посіву зі сходу на захід і з північного сходу на південний захід. Суттєве значення має селекція таких сортів, у яких листки рослин мають добре розвинену провідну систему, високоактивні ферментні системи асиміляції вуглекислого газу. Листки цих сортів повинні, крім того, відповідним чином розміщуватися на стеблах. В умовах високих географічних широт листки повинні розміщуватись під великим кутом відносно стебла. Косо спадаючі сонячні промені при такому розміщенні освітлюють усі яруси листків. У південних районах, навпаки, листки повинні бути під невеликим кутом до стебел з тим, щоб вертикально спадаючі промені досягли і найнижчих ярусів. Щоб не було взаємного затінення рослин і забезпечувалося добре освітлення листків усіх ярусів, суттєве значення має густота посівів.

Основними заходами по забезпеченню підвищення інтенсивності і продуктивності фотосинтезу в посівах є такі:

- селекція сортів з обмеженими ростовими процесами, сприятливою морфологічною структурою;
- підвищення родючості ґрунтів, створення умов для активної поглинальної діяльності кореневої системи (зменшення кислотності ґрунтів, їх щільності, оптимізація вологозабезпеченості та ін.);
- регулярне застосування органічних і сидеральних добрив з метою збільшення запасів органічної речовини у ґрунті і постійного надходження до приземного шару атмосфери CO<sub>2</sub>;
- своєчасне і достатнє забезпечення рослин необхідними елементами мінерального живлення, регуляторами росту;
- створення оптимальних умов освітлення посівів шляхом регулювання норм посіву, розміщенням у фітоценозах рослин різної морфологічної структури, оптимізації строків посіву та ін.;
- підтримання в активному стані асиміляційного апарату за допомогою агротехнічних і хімічних заходів боротьби із хворобами і шкідниками.

### **Питання для самоконтролю**

1. Яке значення фотосинтезу для життя на Землі?
2. Які пігменти беруть участь у процесі фотосинтезу?
3. Від чого залежить зелений колір хлорофілу?

- 
- 
4. Які промені поглинаються хлорофілами, каротиноїдами?
  5. Охарактеризувати структурну формулу і хімічну природу хлорофілу.
  6. Яка роль хлорофілу та каротиноїдів у фотосинтезі?
  7. Суть світлової фази фотосинтезу. Що таке фотоліз води, фотосинтетичне фосфорилування?
  8. Суть темної фази фотосинтезу.
  9. Шляхи вуглецю при фотосинтезі (C<sub>3</sub>-шлях, C<sub>4</sub>-шлях).
  10. Умови фотодихання.
  11. Вплив інтенсивності світла на фотосинтез.
  12. Особливості світлолюбних і тіньовитривалих рослин.
  13. Як змінюється спектральний склад сонячного світла протягом доби?
  14. Добовий хід фотосинтезу.
  15. Залежність інтенсивності фотосинтезу від температури.
  16. Шляхи підвищення фотосинтезу в посівах.

### 1.3. ДИХАННЯ РОСЛИН

#### 1.3.1. Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення в житті рослин

У живому організмі поряд із процесами асиміляції відбуваються процеси дисиміляції, тобто розщеплення речовин, яке супроводжується вивільненням зв'язаної енергії. Первинна органічна речовина, синтезована у процесі фотосинтезу, стає потенційним джерелом енергії, за допомогою якої здійснюються усі життєво важливі функції рослинного організму.

Дихання можна визначити як розпад метаболітів через гліколітичний і (або) окислювальний пентозофосфатний шлях з наступним окисненням продуктів у циклі трикарбонових кислот та використанням відновлених піридиннуклеотидів для синтезу АТФ у процесі окислювального фосфорилування. Дихання – це контрольоване розщеплення або окислення молекул органічної речовини.

У більшості випадків основним джерелом енергії і відновлюючої сили для метаболічної активності рослин є вуглеводи. Проміжні сполуки, які утворюються під час окислення, використовуються як вихідний матеріал для ряду синтетичних реакцій. Відщеплені у процесі окислення органічної речовини електрони

---

---

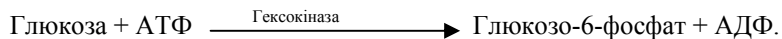
використовуються для відновлення НАД, а потім надходять до електронтранспортного ланцюга, поступово передаються по системі цитохромів *a*, *b*, і *c*, де на кожному новому етапі переходять на все більш низький енергетичний рівень і нарешті приєднуються до кисню. При цьому утворюється вода.

Субстратами дихання у вищих рослин можуть бути білки, амінокислоти, ліпіди.

Виділена енергія використовується рослиною для утворення складних органічних речовин у процесах метаболізму. Саме дихання є джерелом енергії для росту рослин, різних синтетичних реакцій, поглинання елементів мінерального живлення, транспорту асимілятів. Значення дихання полягає у тому, що цей складний окислювально-відновний процес є джерелом енергії і лабільних сполук, необхідних для процесів життєдіяльності рослинного організму. Тобто, завдяки диханню відбувається перетворення синтезованих у процесі фотосинтезу органічних сполук і використання їх для побудови тіла рослини.

Головним субстратом дихання є вуглеводи. У тканинах рослин під час фотосинтезу утворюються не лише прості цукри типу глюкози, але і більш складні вуглеводи: сахароза, крохмаль, клітковина. Вуглеводи – це дуже рухомі сполуки, які здатні до взаємних перетворень.

На перших етапах розщеплення цукрів відбувається без участі кисню. Якщо дихальним субстратом є глюкоза, то першою стадією її перетворення буде реакція фосфорилування під дією ферменту гексокінази за участю АТФ. При цьому утворюється глюкозо-6-фосфат:

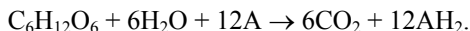


Якщо ж дихальним субстратом слугує крохмаль, то він спочатку піддається гідролізу (деполімеризації) до простих цукрів, потім перетворюється у глюкозо-1-фосфат, який ізомеризується до глюкозо-6-фосфату.

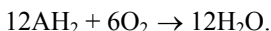
Деполімеризації, тобто розщеплення, зазнають також білки та жири.

Основні форми дисиміляції – це дихання і бродіння. Розщеплення вуглеводів при диханні включає два послідовні процеси:

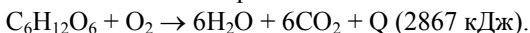
1. Анаеробне окислення цукрів з участю оксидоредуктаз, коферменти яких є акцепторами водню:



2. Поступове окислення зв'язаного з коферментами водню до води:



При анаеробному окисленні молекули глюкози утворюються дві молекули пірвіноградної кислоти (ПВК), яка потім у присутності кисню (аеробне дихання) поступово окислюється у циклі Кребса до кінцевих неорганічних продуктів (вуглекислого газу і води) з виділенням великої кількості енергії:



При відсутності кисню розпад пірвіноградної кислоти неповний: виникають продукти неповного окислення (етиловий спирт, молочна кислота та ін.) і виділяється незначна кількість енергії.

Окислювально-відновному перетворенню дихального субстрату нерідко передують попередня підготовка матеріалу. Суть такої підготовки полягає в активації молекули субстрату, унаслідок якої вона стає доступною для безпосередньої дії агентів окислювально-відновної системи. Попередня підготовка субстрату вміщує такі категорії реакцій:

- утворення фосфорних ефірів;
- зміна внутрішньої структури молекули (ізомеризація);
- зміна довжини ланцюга (карбоксилювання, декарбоксилювання);
- перенесення різних груп (метильних, амінних, груп з макроергічними фосфатними зв'язками).

Розщеплення органічної речовини супроводжується виділенням енергії. Найбільша кількість енергії утворюється при повному окисленні органічного матеріалу до бідних на енергію неорганічних сполук ( $CO_2$  і  $H_2O$ ). Перетворення органічної речовини при бродінні завершується накопиченням продуктів неповного окислення, які багаті енергією (етиловий спирт, молочна кислота та ін.), і тому вихід вільної енергії при цьому невеликий.

Енергія, яка вивільнюється, частково перетворюється у теплову і йде на нагрівання або розсіюється. Інша її частина звичайно трансформується у процесі окислювального фосфорилування й акумулюється у макроергічних зв'язках (АТФ, НАДФ· $H_2$ , ФАД· $H_2$ ) потім використовується клітиною в реакціях метаболізму.

---

---

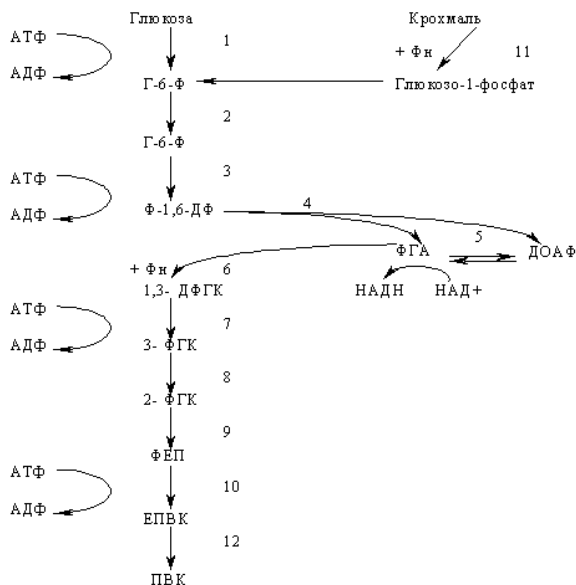
### 1.3.2. Анаеробна фаза дихання (гліколіз)

На початку XIX ст. М. Соссюр зробив важливе спостереження: при вирощуванні в атмосфері без кисню зелені рослини виділяють  $\text{CO}_2$ . Подальше вивчення цього явища дало змогу Л. Пастеру встановити, що в анаеробних умовах рослини не тільки виділяють вуглекислий газ, але й накопичують спирт та інші продукти спиртового бродіння.

Фундаментальну роль у визначенні хімізму перетворення цукрів мало відкриття Л.О. Івановим явища анаеробного розщеплення не інертної молекули глюкози, а її фосфорного ефіру, який має високу реакційну здатність. Джерелом фосфорної кислоти є АТФ. Перенесення залишку фосфорної кислоти на молекулу глюкози каталізує фермент гексокіназа. Подальше активування гексози відбувається шляхом ізомеризації: глюкозо-6-фосфат перетворюється у фруктозо-6-фосфат. Процес ізомеризації проходить за участю фосфогексоізомерази. Наступний етап супроводжується приєднанням ще одного залишку фосфорної кислоти від молекули АТФ – утворюється фруктозо-1,6-дифосфат за участю ферменту фосфогексокінази. Далі молекула фруктозо-1,6-дифосфату під дією ферменту альдолази розщеплюється на дві фосфотріози: фосфодіоксиацетон і 3-фосфогліцириновий альдегід. Це перша стадія гліколітичного розщеплення глюкози (гліколізу) (рис. 29).

Завдяки наявності в клітинах специфічного ферменту фосфотрізоізомерази відбувається перетворення фосфодіоксиацетону у фосфогліцириновий альдегід. На наступній стадії гліколізу фосфогліцириновий альдегід через ряд реакцій перетворюється у фосфогліциринову кислоту. Спочатку до фосфогліциринового альдегіду приєднується ще один залишок фосфорної кислоти від АТФ. Утворений 1,3-дифосфогліцириновий альдегід за допомогою специфічної дегідрогенази окислюється до 1,3-дифосфогліциринової кислоти. Енергія, яка вивільняється при цьому, спочатку зосереджується в одному із фосфатних зв'язків дифосфогліциринової кислоти, а потім переноситься з участю трансфосфорилази на АДФ і таким чином утворюється молекула АТФ і молекула 3-фосфогліциринової кислоти. Далі фермент фосфогліциромутаза ізомеризує 3-фосфогліциринову кислоту до 2-фосфогліциринової, від якої потім під дією енолази відщеплюється молекула води. Ця реакція супроводжується перерозподілом енергії в молекулі, внаслідок чого утворюється фосфоенолпірвіноградна кислота, молекула якої має макроергічний

зв'язок. Цей фосфат за участю піруваткінази передається на АДФ (утворюється АТФ), а енолпірвіноградна кислота внаслідок своєї нестійкості самовільно перетворюється у пірвіноградну кислоту – кінцевий продукт гліколізу. Процес відбувається у цитоплазмі. **Гліколіз** – це перший з вивчених метаболічних процесів. Термін “метаболізм” походить з грецької мови і означає “зміна” або ж “акт розкидання”. Цим словом визначають сукупність хімічних процесів, які відбуваються в живих організмах.



**Рис.29. Етапи гліколізу:**

- 1 – гексокіназа; 2 – фосфогексоізомераза; 3 – фосфофруктокіназа;  
 4 – альдолаза; 5 – триозофосфатізомераза; 6 – дегідрогеназа (SH-фермент);  
 7 – фосфогліцерокіназа; 8 – фосфогліцеромутаза; 9 – енолаза;  
 10 – піруваткіназа; 11 – фосфорілаза; 12 – фосфоглюкомутаза;  
 Г-6-Ф – глюкозо-6-фосфат; Ф-6-Ф – фруктозо-6-фосфат;  
 Ф-1,6-ДФ – фруктозо-1,6-дифосфат; ФГА – фосфогліцеринувий альдегід; ДГА – діоксиацетонфосфат; 1,3-ДФГК – 1,3-дифосфогліцеринувий альдегід;  
 3-ФГК – 3-фосфогліцеринувий альдегід;  
 ФЕП – фосфоенолпірвіноградна кислота;  
 ЕПВК – енолпірвіноградна кислота;  
 ПВК – пірвіноградна кислота

При окисленні однієї молекули глюкози у процесі гліколізу виділяється дві пари електронів і 4 протони, утворюються дві молекули пірвіноградної кислоти:



Перетворення до пірвіноградної кислоти під час першого і другого субстратного фосфорилування супроводжуються утворенням чотирьох молекул АТФ. Але для активування глюкози на першій стадії були витрачені дві молекули АТФ. Тому чистий вихід гліколітичного субстратного фосфорилування становить дві молекули АТФ.

На другій стадії гліколізу відновлюється по одній молекулі НАД·Н<sub>2</sub> на кожну з двох молекул фосфотріоз. Окислення ж однієї молекули НАД·Н<sub>2</sub> у електронтранспортному ланцюзі мітохондрій у присутності кисню сполучене із синтезом трьох молекул АТФ. Отже, у розрахунку на одну молекулу глюкози синтезуються шість молекул АТФ. Усього у процесі гліколізу утворюється вісім молекул АТФ. Вільна енергія гідролізу однієї молекули АТФ становить близько 42 кДж/моль (10 ккал). Тому повний енергетичний баланс гліколізу дорівнює 42×8 = 336 кДж/моль, або 80 ккал.

### 1.3.3. Аеробна фаза дихання

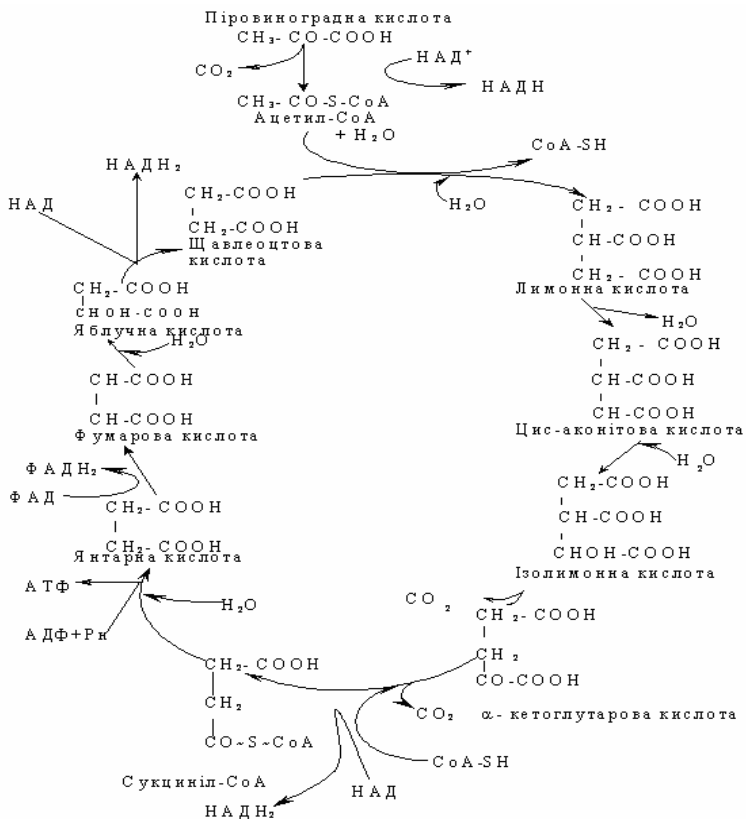
#### *Цикл ди- і трикарбонових кислот*

Кінцевий продукт гліколітичного розщеплення глюкози – пірвіноградна кислота (СН<sub>3</sub>СОСООН) – в аеробних умовах зазнає подальших перетворень і окислюється до вуглекислого газу і води в дихальному циклі Кребса (цикл ди- і трикарбонових кислот, або лимоннокислий цикл).

Суть цих перетворень полягає в послідовному ступінчастому декарбоксилуванні і дегідруванні пірвіноградної кислоти. Це окислення, як довів англійський біохімік Г. Кребс, супроводжується утворенням ди- і трикарбонових кислот і наступним їх окисленням до СО<sub>2</sub> за рахунок відщеплення водню (рис. 30).

Згідно з теорією окислення В. Палладіна, кисень води, яка бере участь у цих перетвореннях, використовується для окислення вуглецю пірвіноградної кислоти, а водень разом із воднем ПВК за участі





**Рис. 30. Цикл ди- і три карбонових кислот (цикл Кребса)**

З кожним обортом циклу зникає одна молекула піровиноградної кислоти, від різних компонентів циклу відщеплюються три молекули  $\text{CO}_2$  і п'ять пар атомів водню (електронів), включаються три молекули води. Через систему переносників електрони взаємодіють із системою цитохромів або інших оксидаз (наприклад, поліфенолоксидази) і зрештою з киснем. Енергія електронів використовується на утворення 12 молекул АТФ. Відтворена щавлевоцтова кислота знову вступає у ланцюг вищезазначених процесів.

Рослина постійно містить майже всі органічні кислоти, які входять до циклу ди- і трикарбонових кислот, а також усі ферментні

---

---

системи, що беруть участь у перетворенні цих сполук. Місцем локалізації ферментів є матрикс мітохондрій. У ньому ж знаходяться і ферменти окислення жирних кислот та інші.

Особливість регуляції циклу Кребса полягає у залежності активності дегідрогеназ від співвідношення НАД·Н<sub>2</sub> і НАД<sup>+</sup>. При високих концентраціях АТФ активність дихального ланцюга знижується, і окислення субстрату відбувається альтернативним шляхом без утворення АТФ, з низьким рівнем співвідношення



Модифікацією циклу Кребса є гліоксилатний шлях окислення органічних сполук.

### 1.3.4. Інші шляхи дихання

#### *Гліоксилатний цикл*

Гліоксилатний цикл локалізований не в мітохондріях, як цикл Кребса, а у спеціалізованих мікротілах – гліоксисомах. На відміну від циклу Кребса, у гліоксилатному циклі бере участь не одна, а дві молекули ацетил-СоА. При цьому ацетил-СоА використовується не для окислення, а для синтезу бурштинової кислоти (рис. 31).

З щавлевоцтової кислоти і ацетил-СоА синтезується лимонна кислота, потім утворюються цис-аконітова та ізолимонна, як і в циклі Кребса.

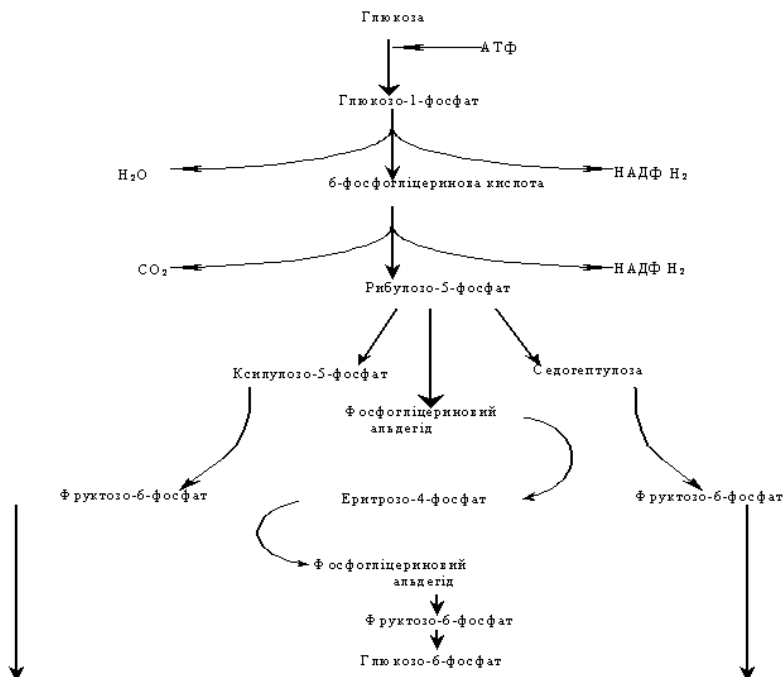
Потім ізолимонна кислота при участі ферменту ізоцитратліази розпадається на гліоксилеву і бурштинову кислоти. Гліоксилева кислота під дією малатсинтетази взаємодіє з другою молекулою ацетил-СоА, що призводить до утворення яблучної кислоти, яка потім перетворюється у фосфоенолпірвіноградну кислоту, а остання – у вуглеводи.

Цей цикл активно функціонує у проростаючому насінні олійних рослин та інших органах, де запасні жири перетворюються у цукри.

Гліоксилатний цикл дає можливість використання запасних жирів, унаслідок розпаду яких утворюються молекули ацетил-СоА. Крім того, на кожні дві молекули ацетил-СоА у гліоксилатному циклі відновлюється одна молекула НАД·Н<sub>2</sub>, енергія якої може бути використана на синтез АТФ у мітохондріях або в інших процесах.

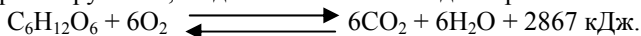


Відповідно до цього пентозофосфатний цикл часто називають апотомічним окисленням на відміну від гліколітичного циклу, який називають дихотомічним за утворення у ньому двох тріоз.



**Рис. 32. Пентозофосфатний цикл**

Окислення глюкози пентозофосфатним шляхом відбувається в цитоплазмі клітини, а також у пластидах. Особливо висока активність пентозофосфатного шляху дихання у клітинах і тканинах з активними синтетичними процесами. Розщеплення глюкози, як і при гліколізі, розпочинається з її фосфорилування. За допомогою ферменту гексокінази та АТФ утворюються глюкозо-6-фосфат і АДФ. У реакціях пентозофосфатного циклу беруть участь шість молекул глюкози, п'ять із яких регенеруються, а одна окислюється згідно з рівнянням:



---

---

У цьому циклі можна виділити два етапи:

- окислення глюкози;
- регенерація вихідного субстрату.

Реакції першого етапу каталізує дегідрогеназна карбоксилувальна система з трьох ферментів. Спочатку відбувається дегідрування глюкозо-6-фосфату за участю ферменту глюкозо-6-фосфатдегідрогенази, у активній групі якого є НАДФ – акцептор електронів. Утворена 6-фосфоглюконова кислота зазнає окислювального декарбоксилування і дегідрування до рибулозо-5-фосфату.

Другий етап циклу пов'язаний із регенерацією глюкозо-6-фосфату. Із рибулозо-5-фосфату під дією ізомерази утворюється рибозо-3-фосфат. Потім із двох фосфопентоз шляхом рекомбінації при послідовній участі ферментів транскаталази і трансальдолази утворюється спочатку семивуглецевий цукор седогептулоза і фосфогліцириновий альдегід, потім – еритрозофосфат і фруктозо-6-фосфат. Унаслідок ізомеризації фруктозо-6-фосфат переходить у глюкозо-6-фосфат.

Для кожного оберту підсумкове рівняння пентозофосфатного циклу має вигляд:



Як впливає з цього рівняння, при повному окисленні однієї молекули глюкозо-6-фосфату утворюється 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub>. Окислення 12 пар протонів від НАДФ·Н<sub>2</sub> у процесі окислювального фосфорилування забезпечує синтез 36 молекул АТФ, що становить  $41,87\text{кДж} \times 36 = 1507 \text{кДж/моль}$  і практично не поступається енергетичному виходу гліколітичного шляху дихання.

Окислення глюкози пентозофосфатним шляхом виявлено в різних органах рослини. Воно є головним джерелом утворення пентоз, які використовуються клітиною для синтезу нуклеїнових кислот. Цей цикл також постачає рибозу, яка у формі рибулозодифосфату служить акцептором вуглекислого газу у темній фазі фотосинтезу. Сполуки з різною кількістю атомів вуглецю використовуються для багатьох біосинтезів. Так, еритрозо-4-фосфат, крім того, що може сполучатися із ксилулозо-5-фосфатом, утворюючи фруктозо-6-фосфат і фосфогліцириновий альдегід, також може приєднувати фосфоенолпірвіноградну кислоту і давати шикимову кислоту – циклічну сполуку, яка є попередником для синтезу ряду ароматичних сполук (поліфеноли, дубильні речовини, амінокислоти, глікозиди), що відіграють важливу роль в обміні речовин.

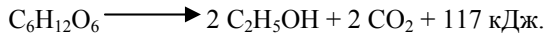
---

---

Перетворення глюкози пентозофосфатним шляхом регулюється концентрацією НАДФ<sup>+</sup>, яка залежить від синтетичних процесів, де використовується НАДФ·Н<sub>2</sub>, (синтез амінокислот, білків).

### 1.3.5. Біологія бродіння

Бродіння – це дисиміляційний процес з утворенням продуктів неповного окислення. Залежно від кінцевого продукту, розрізняють бродіння спиртове, молочнокисле, оцтовокисле, маслянокисле та ін. Процеси бродіння властиві здебільшого нижчим гетеротрофним організмам (дріжджі, інші гриби, бактерії). У тканинах вищих рослин без наявності кисню також може відбуватися спиртове і молочнокисле бродіння. Продукти бродіння містять значну кількість енергії. Тому енергетичний вихід при бродінні значно нижчий, ніж при аеробному диханні:

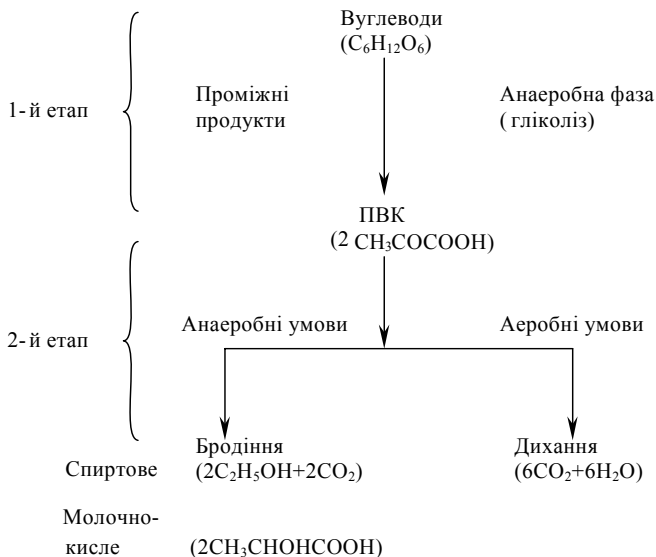


Таке окислення субстрату за рахунок зв'язаного кисню також називають інтрамолекулярним диханням. Накопичення етилового спирту у тканинах може бути причиною отруєння і загибелі рослин. Крім того, при анаеробному диханні (бродінні) рослина не отримує проміжних продуктів, які звичайно утворюються при аеробному окисленні.

Між диханням і бродінням існує достатньо тісний зв'язок, про що свідчить спільність першого анаеробного етапу (фази) перетворення глюкози (рис. 33).

Перший етап бродіння і дихання – це гліколітичне розщеплення глюкози до пірвіноградної кислоти (ПВК). Наступний етап – аеробний. Пірвіноградна кислота розщеплюється з утворенням кінцевих продуктів CO<sub>2</sub> і H<sub>2</sub>O при диханні. В анаеробних умовах вона зазнає неповного окислення – бродіння.

Про єдність цих процесів свідчить і те, що у рослин виявлені ферменти, які каталізують спиртове бродіння. Крім того, серед проміжних продуктів аеробної фази дихання і бродіння є однакові, наприклад: яблучна, лимонна та інші органічні кислоти.



*Рис. 33. Загальна схема процесів дихання і бродіння*

### 1.3.6. Зв'язок між диханням і фотосинтезом

На протязі десятиліть фотосинтез розглядався як процес, що діаметрально протилежний диханню, з огляду на те, що при фотосинтезі рослина використовує кінцеві продукти дихання, а вихідними продуктами дихання є кінцеві продукти фотосинтезу. Тому ці процеси тривалий час вивчались ізольовано. На сьогодні існують дані про тісний зв'язок фотосинтезу з диханням. Прикладом може бути ідентичність шляхів хімічних перетворень у циклах Кальвіна (фотосинтез) і пентозофосфатному (дихання).

Початкові і кінцеві етапи обох циклів однакові. Багато з проміжних продуктів і каталітичних систем, які забезпечують ці перетворення, теж є тотожними. Встановлена можливість використання проміжних продуктів фотосинтезу в реакціях дихального циклу і включення проміжних продуктів дихання у відновлюючі реакції фотосинтетичного процесу. Протилежною є лише спрямованість реакцій при фотосинтезі і диханні.

---

---

Спільність походження і хімічної будови основних каталізаторів фотосинтезу і дихання свідчить про існування між цими процесами функціонального взаємозв'язку. На залежність процесів синтезу хлорофілу від окислювально-відновного режиму клітини першим вказав ще у 1915 р. В.М.Любименко. Утворення хлорофілу при освітленні пригнічується інгібіторами дихання, а активність цитохромоксидази узгоджується з показниками синтезу хлорофілу. Спостереження за ряболистими рослинами переконливо довели, що альбіносні ділянки відрізняються від зелених того ж листка вдвічі нижчою активністю цитохромоксидази і зниженим вмістом попередників хлорофілу.

Таким чином, енергія дихання відіграє істотну роль у формуванні пігментного апарату рослин.

Багато спільного у молекулярній та функціональній організації мають мітохондрії і хлоропласти, де відбуваються дихання і фотосинтез.

### **1.3.7. Коефіцієнт дихання при різних субстратах дихання та різному ступені забезпечення тканин киснем**

Уявлення про хімічну природу субстрату, який піддається окисленню, дає дихальний коефіцієнт. Дихальний коефіцієнт (ДК) характеризує співвідношення об'ємів виділеного під час дихання вуглекислого газу та поглинутого кисню:

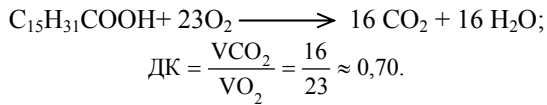
$$\text{ДК} = \frac{V\text{CO}_2}{V\text{O}_2}$$

Згідно із законом Авогадро, одна грам-молекула будь-якого газу займає однаковий об'єм. Тому при окисленні глюкози відповідно з реакцією  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{O}_2 \longrightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$  дихальний коефіцієнт дорівнює:

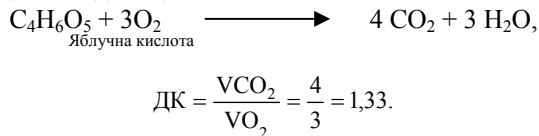
$$\text{ДК} = \frac{6\text{CO}_2}{6\text{O}_2} = 1, \text{ тобто}$$

кількість молекул виділеного вуглекислого газу відповідає кількості атомів вуглецю у молекулі субстрату, а число поглинутих молекул кисню зростає зі збільшенням кількості атомів водню і зменшується зі збільшенням числа атомів кисню у молекулі, що окислюється. Тому при окисленні жирів і білків, молекули яких містять відносно багато атомів водню і мало атомів кисню, дихальний коефіцієнт буде меншим

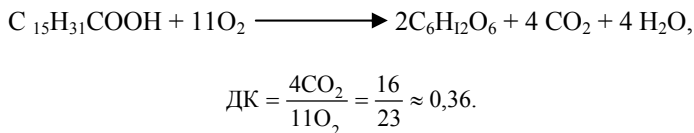
від одиниці (для жирів – близько 0,7, білків – близько 0,8). Наприклад, при окисленні пальмітинової жирної кислоти (компонента жирів):



Якщо дихання відбувається за рахунок органічних кислот, то ДК буде вищим за одиницю:



На величину ДК можуть впливати і процеси обміну речовин, які не стосуються дихання. Так, при проростанні олійного насіння жирні кислоти перетворюються у вуглеводи, тому дихальний коефіцієнт знижується:



В умовах нестачі кисню процес аеробного дихання може супроводжуватися анаеробним диханням, при якому також виділяється вуглекислий газ. Тому у цьому випадку дихальний коефіцієнт буде зростати. Подібне можна спостерігати при зануренні проростаючого насіння у воду. Утворені продукти неповного окислення при певних концентраціях можуть виявляти токсичну дію.

Таким чином, величина дихального коефіцієнта відображує не лише тип субстрату, який піддається окисленню, але й особливості процесу дихання даної тканини чи органу відповідно до їх стану та впливу конкретних зовнішніх умов.

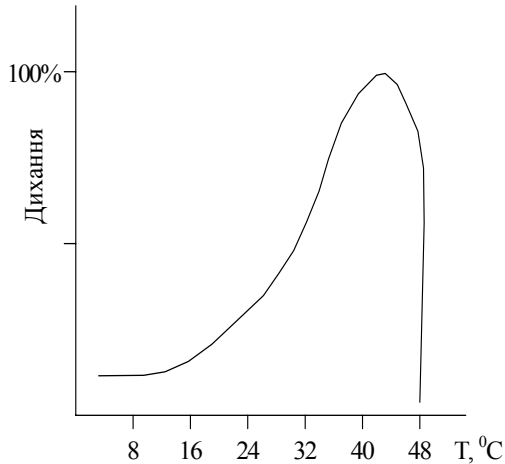
### 1.3.8. Залежність дихання від зовнішніх і внутрішніх факторів

Як ферментативний процес, дихання залежить від зовнішніх факторів. Серед таких факторів виділяється температура.

**Температура.** Залежність інтенсивності дихання від температури зображується кривою (рис. 34). У певному інтервалі

---

температур, який може дещо відрізнятися для різних культур, інтенсивність дихання рослинних тканин підпорядковується правилу Вант-Гоффа.



**Рис. 34. Схема залежності інтенсивності дихання від температури (за Лархеном В., 1978)**

Відповідно до цього правила, швидкість звичайних хімічних реакцій зростає у 2–2,5 рази з підвищенням температури на 10°C. Це збільшення інтенсивності дихання називається температурним коефіцієнтом ( $Q_{10}$ ). Експериментальні дані свідчать про залежність величини  $Q$  від виду рослин, фази розвитку, умов середовища. В інтервалі температур від 0 до 20°C  $Q_{10}$  дорівнює 2–3. При температурах вище 20°C температурний коефіцієнт може знижуватися. Так,  $Q_{10}$  листків пшениці у межах 10–20°C становить 2,72, а при 30–40°C – 1,8; зелених плодів лимонів – відповідно 13,4 і 2,3.

Процес дихання має кардинальні температурні точки – мінімум, оптимум, максимум. Мінімальні значення температури – це такі, при яких ще можливе дихання (можуть бути нижчими від 0°C). Оптимальні температури – це ті, які забезпечують найвищу інтенсивність дихання (для більшості рослин помірних широт складають 35–40°C). Максимальні температури – це гранично високі температури, вище яких відбувається денатурація білків (45–55°C). Ці

кардинальні точки не є постійними у рослин і залежать від фази розвитку, фізіологічного стану.

**Вологість.** Дихання значною мірою залежить від вмісту води у цитоплазмі, гідратації білків, адже більшість біохімічних реакцій відбувається у водному середовищі. Наочним прикладом може бути залежність газообміну від вологості зерна пшениці (табл. 2).

Таблиця 2

**Дихальний газообмін зерна пшениці різної вологості  
(за О.І.Смирновим)**

Вологість зерна, %	За 1 год при 25°C, мм <sup>3</sup>		CO <sub>2</sub> : O <sub>2</sub>
	поглинуто O <sub>2</sub>	виділено CO <sub>2</sub>	
18	2,92	5,75	1,97
25	53,21	57,98	1,09
30	92,55	90,59	0,98

При збільшенні газообміну змінюється і дихальний коефіцієнт, що свідчить про вплив вологості на специфіку дихання.

Умови водопостачання рослин значно впливають на дихання. При нестачі вологи різко зростає дихання коренів і листків.

Посуха викликає і якісні зміни в диханні. Збільшення дихального коефіцієнта свідчить про зниження енергетичного ефекту дихання. В умовах водного дефіциту у тканинах рослин підвищується вміст неорганічного фосфору внаслідок порушення процесів окислювального фосфорилування.

Таким чином, активування дихання, яке нерідко спостерігається у тканинах з порушеним водним балансом, супроводжується зниженням його енергетичної ефективності.

**Світло.** Вплив світла на дихання складний і неоднозначний. Короткохвильова ділянка спектра стимулює дихання. На світлі у листках утворюються активні відновлювачі (аскорбінова кислота та ін.), які беруть участь у диханні.

**Газовий склад середовища.** Високі концентрації кисню стимулюють дихання у певних межах. Збільшення концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері викликає зниження активності процесів окислення у тканинах, накопичення в них органічних кислот, що може призводити до шкідливих наслідків.

Зміни газового складу впливають на інтенсивність кисневого дихання, співвідношення активності окремих ферментних систем, шляхи перетворення глюкози.

---

При нестачі кисню активуються анаеробні процеси і гліколітичний шлях перетворення глюкози. В умовах високого вмісту кисню може підсилюватися пентозофосфатний цикл перетворення глюкози, тобто пряме окислення глюкози без попереднього гліколізу.

**Мінеральне живлення.** Вплив мінерального живлення на хід окислювально-відновних процесів зумовлений тим, що більшість мінеральних елементів безпосередньо входять до складу молекул окислювальних ферментів або можуть бути кофакторами ферментативних реакцій. Крім того, поглинання елементів живлення, як і будь-який інший вид клітинної роботи, пов'язане з використанням енергії, яку постачає дихання. Транспорт речовин у рослині також тісно пов'язаний з диханням. Тому судинно-волокнистим пучкам властиве більш активне дихання, ніж паренхімним тканинам.

Доведено, що дефіцит калію призводить до підвищення інтенсивності дихання. Воно може бути наслідком порушення азотного обміну. На окислювально-відновні процеси чинять значний вплив форми азотних добрив. Інтенсивність дихання помітно знижується в умовах нітратного живлення порівняно з аміачним.

Процеси відновлення  $\text{NO}_3$  залежать від окислювально-відновних умов у тканинах кореня. При високій концентрації кисню в оточуючому середовищі відновлення поглинутих нітратів пригнічується, і тому вони накопичуються у тканинах коренів, а це, у свою чергу, стримує їх надходження. Якщо ж у поживному середовищі міститься аміачний азот, то його поглинання підсилюється пропорційно збільшенню парціального тиску кисню.

**Внутрішні фактори.** Усі органи рослин відрізняються характером онтогенетичного ходу дихання та його інтенсивністю.

Інтенсивність дихання – величина не стала. Найбільшою інтенсивністю дихання характеризуються ростучі тканини (меристеми, зони розтягування), проростаюче насіння та ін. Дуже енергійно дихають квіти, особливо приймочки і пиляки. Висока інтенсивність дихання молодих частин рослин веде до втрати ними близько 1% своєї маси за добу. Втрати маси старими органами рослини у 10–20 разів менші. Протягом доби рослина у процесі окислення може виділити 5–10-кратний об'єм  $\text{CO}_2$  від об'єму власного тіла.

У листка активність дихання наростає в міру його росту. По закінченні росту збільшення швидкості дихання припиняється, потім вона знижується приблизно вдвоє і досить тривалий час залишається на такому рівні. Найбільш повільно дихають запасуючі тканини. Це

---

---

пов'язане з низьким вмістом кисню або з наявністю у них інгібіторів ферментів дихання.

Вивченню дії фізіологічно активних речовин на рослинний організм у цілому, а також на функцію дихання і ріст присвячені численні дослідження. На пшениці показано, що гетероауксин ( $\beta$ -індолілоцтова кислота) викликає підвищення загального рівня активності дихання і посилення пентозофосфатного перетворення глюкози порівняно з гліколатним. Прийнято вважати, що гліколітична спрямованість дихання сприяє синтезу ДНК, а значить – і діленню клітин. Пентозофосфатний шлях перетворення глюкози, внаслідок якого утворюється значна кількість рибози, активує синтез РНК. Зростання кількості РНК пропорційно пов'язане зі збільшенням маси сирової речовини. Тому вважають, що ауксини активують ріст рослин через безпосередній вплив на синтез РНК.

Крім ауксину, підсилення інтенсивності дихання при проростанні насіння та у вегетуючих рослин спостерігається також при застосуванні гібереліну і препарату 2,4-Д. Ці інгібітори мають вплив на переміщення ауксинів по рослині і цим впливають на дихання. Інгібітор росту гідразин малеїнової кислоти помітно знижує поглинання тканинами кисню. Обробка посівів цукрового буряку і картоплі за 2–3 тижні до збирання розчином гідразину малеїнової кислоти (9 кг на 1 га) веде до зменшення втрат крохмалю і цукру при зберіганні врожаю у 2–3 рази.

Отже, створюючи певні зовнішні умови або впливаючи окремими факторами, можна регулювати процес дихання з метою забезпечення максимальної продуктивності рослин.

### **1.3.9. Способи керування диханням рослин**

Фактично всі способи, якими людина намагається подіяти на рослину з метою одержання потрібного ефекту, діють опосередковано через дихання. Особливе значення має регулювання дихання при зберіганні сільськогосподарської продукції.

Майже у всіх випадках необхідно зберігати зерно і плодовоовочеву продукцію при вологості нижче критичної. Для злакових і бобових рослин це 12 %, для насіння олійних рослин – 8–9 %. Підвищення вологості на 3–4 % активує дихання насіння у 4–5 разів, при цьому виділяється вода і тепло. У зерні, що лежить

---

---

товстим шаром, починається процес самозігрівання. Зерно повністю втрачає посівні і харчові властивості.

Однак вологе зерно (вологість не вище 18 %) можна зберігати при зниженій температурі. При зниженні температури на кожні 10 °С інтенсивність дихання знижується в 5–10 разів. Перед посівом для активування дихання і метаболічних процесів таке зерно має потребу в повітряному обігріві (витримці при температурі 40–50 °С певний час).

Дихальну активність тканин знижує мала концентрація кисню і підвищена – вуглекислоти. Однак при недостатці кисню підсилюються анаеробні процеси розкладання глюкози і накопичуються продукти, характерні для бродіння у плодоовочевій продукції, що має природну високу вологість. Найбільш стійкі до нестачі кисню бульби картоплі, що мають і в аеробних умовах низьку інтенсивність дихання. Моркву доцільно зберігати при підвищеній концентрації CO<sub>2</sub>, що сприяє зберіганню і не погіршує якість продукції. Яблука і груші в атмосфері, збагаченій CO<sub>2</sub>, не перестигають, що подовжує термін їх зберігання. Однак у багатьох об'єктів надмірне накопичення CO<sub>2</sub> викликає серйозні порушення в обміні речовин, підсилюючи нагромадження органічних кислот, руйнуючи аскорбінову кислоту і та ін. У таких умовах швидко псуються апельсини, білоголова капуста, цибуля, тому що вони вимагають при зберіганні активної аерації.

Зберігання плодоовочевої продукції в технічному азоті вільне від недоліків, властивих при зберіганні при підвищеній концентрації CO<sub>2</sub>. Так, молода цибуля може зберігатися в такій атмосфері (азот + 0,5 % кисню) протягом 6–7 місяців, не втрачаючи при цьому здатності до росту. При зберіганні плодів і овочів за таких умов необхідно встановлювати концентрацію кисню для кожного об'єкту окремо, інтенсивність дихання повинна бути хоч і невисокою, але достатньою для нормального протікання метаболічних процесів.

Одним з найбільш ефективних способів зберігання продукції, що запобігає втраті поживних речовин, пригнічує гнильну мікрофлору, зменшує транспірацію, є зберігання при знижених температурах. Однак у холодильнику не можуть зберігатися на одній полиці різні плоди і овочі. Якщо для зберігання капусти оптимальна температура збереження мінус 1 °С, то зберігання картоплі при температурі нижче 4 °С підсилює гідроліз крохмалю і бульби набувають солодкого смаку. При зберіганні плодів цитрусових температура не повинна знижуватися нижче 6 °С, інакше органічні кислоти використовуються як субстрат дихання, і смакові якості плодів погіршуються.

---

---

Усе більшого розповсюдження набуває зберігання плодів, овочів і ягід у замороженому стані, оскільки дихання і метаболічні процеси в них повністю зупинені. Ще ефективніше висушування (сублімація) заморожених продуктів.

Як відомо, активування і гальмування росту вегетативних органів рослин відбуваються за допомогою фітогормонів і інгібіторів росту. Так, гетероауксин у низьких концентраціях ( $10^{-5}$ – $10^{-6}$  М) стимулює ріст і інтенсивність дихання листків і стебел. Високі концентрації фітогормонів знижують окисну активність тканин, тому стимулювання росту не відбувається.

Інгібітори і отрути (2,4-динітрофенол, іодацетат, фенілмеркур-хлорид, триїодбензойна кислота й ін.) пригнічують дихання, гальмують транспорт і активність ауксинів. У ряді випадків це використовують на практиці. Так, обробка посівів цукрових буряків і картоплі гідразидом малеїнової кислоти (9 кг/га за 15–20 днів до збирання) знижує інтенсивність дихання, що у 2–3 рази зменшує втрати цукру чи крохмалю при зберіганні врожаю.

Таким чином, дихання піддається регулюванню зовнішніми природними і штучними факторами. Подальша розробка цієї проблеми може дати такий же ефект, як підвищення урожайності чи розширення посівних площ.

### **Питання для самоконтролю**

1. Суть процесу дихання. Основні етапи перетворення органічних речовин у процесі дихання.
2. Де в клітині відбувається дихання?
3. До яких кінцевих сполук перетворюються органічні речовини при диханні?
4. Які шляхи окислення органічних речовин?
5. Сучасне уявлення про хімізм анаеробної фази дихання.
6. Сучасне уявлення про хімізм аеробної фази дихання. Цикл ди- і трикарбонових кислот.
7. Роль циклу Кребса в обміні речовин і енергії в рослинах.
8. Значення пентозофосфатного циклу перетворення глюкози.
9. Зв'язок між диханням і бродінням.
10. Зв'язок між диханням і процесами фотосинтезу.?
11. Чому дорівнюють дихальні коефіцієнти при окисленні різних субстратів?

---

---

12. За якими показниками можна визначити інтенсивність дихання?

13. Як впливають на дихання фактори навколишнього середовища (температура, мінеральне живлення, волога, газовий склад повітря)?

14. Способи керування диханням рослин.

## **1.4. ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН**

### **1.4.1. Значення води у житті рослин**

Вода складає 70–95% сирої маси рослини. Вона є не тільки одним із найважливіших компонентів матриксу цитоплазми і органел, де відбувається перетворення речовин, але й безпосереднім учасником усіх процесів життєдіяльності організму.

З водою пов'язані всі прояви життя. Вона є основним середовищем, у якому в розчиненому стані знаходяться всі органічні і мінеральні речовини і здійснюються біохімічні процеси. Вода бере безпосередню участь у багатьох реакціях – фотосинтезі, окислювально-відновних перетвореннях, гідролітичному розщепленні органічних сполук. Наприклад, при фотосинтезі вона є однією з вихідних речовин для синтезу вуглеводів, а при диханні – кінцевим продуктом розпаду органічних сполук. Вода входить до складу біоколоїдів, визначає структуру цитоплазми. Поглинання мінеральних поживних речовин кореневою системою і листками рослин можливе лише у формі водних розчинів. У цій же формі поживні мінеральні речовини рухаються по провідних судинах ксилеми, а органічні – по судинах флоєми.

Вода разом із структурними елементами протоплазми складає єдину систему і виконує найважливішу роль в утворенні електронно-подразнювального стану, розповсюдженні подразнень по клітині і рослині в цілому.

При взаємодії дипольних молекул води з гідрофільними молекулами цитоплазми формується колоїдна структура. Процеси гідратації і набубнявіння білків цитоплазми мають виняткове значення у процесах життєдіяльності. Гідратована колоїдна молекула (міцела) утворює єдине поле з усіма пов'язаними з нею молекулами. Високий вміст води забезпечує пружність (тургор) тканин рослинного організму, що є важливою умовою для забезпечення нормального

---

---

протікання всіх фізіологічних процесів. Сила зчеплення між молекулами води і структурними елементами клітини забезпечує міцність тканин рослин. При в'яненні рослини, втраті тургору неминує виникають різні відхилення у процесах обміну речовин.

Велика теплоємність води захищає рослинні тканини від швидкого і значного підвищення або зниження температури, а висока теплота пароутворення стабілізує їх температурний режим. Важливою у фізіологічному відношенні є здатність води розчиняти гази (кисень, вуглекислий газ).

Вміст води у рослинних тканинах – величина динамічна і непостійна, яка залежить від віку тканини й органа, доступності ґрунтової вологи, а також від співвідношення кількості поглинутої і втраченої води. Наприклад, у листках дерев і кущів, у зоні інтенсивного росту стебла і кореня міститься до 85% води. В інших органах, де фізіологічні процеси відбуваються менш інтенсивно (стебла або кора), загальна кількість води відносно невелика і становить 35–45%. Високим є вміст її у деяких плодах, цибулинах, бульбах. Так, бульби картоплі, залежно від віку, містять 70–85% води.

Воду у клітинах і тканинах, залежно від стану, поділяють на дві форми – *вільну* і *зв'язану*. Вільна вода має велику рухомість. Вона становить до 75% загальної кількості води молодих тканин і знаходиться головним чином у вакуолях. Розрізняють осмотично зв'язану (гідратація іонів і молекул), колоїдно зв'язану і капілярну (у складі клітинних стінок і судинах) воду. Висока гігроскопічність клітинної стінки має велике значення для забезпечення руху води по рослині. Порівняно з клітинною стінкою, цитоплазма клітин більш насичена водою (95%). Стан насичення клітини водою забезпечується процесами її надходження і віддавання, тобто водообміном.

#### 1.4.2. Клітина як осмотична система

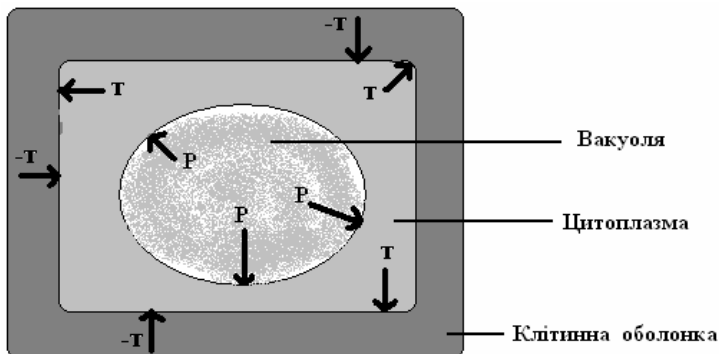
Надходження води до клітини відбувається завдяки структурній будові її молекули. Целюзна оболонка клітини має ряд отворів, або каналців. Через ці отвори можуть проходити пасивно лише молекули води. Їх рух до цитоплазми здійснюється осмотичним шляхом. **Осмоз** – це повільна дифузія молекул розчинника і речовин через напівпроникні мембранні перегородки. Явище осмосу має досить велике значення в біологічних процесах. В осмотичній системі, коли розчин відокремлений від води напівпроникною мембраною, здатною пропускати лише молекули води, виникає одnobічний їх рух за

---

градієнтом активності в напрямі розчину. Додатковий тиск, який необхідно створити, щоб перешкодити однобічному рухові молекул води, називається **осмотичним**. Без напівпроникної мембрани осмотичний тиск не виявляється, але даний розчин потенційно володіє ним, тобто має осмотичний потенціал, який є величиною негативною. Осмотичний потенціал є компонентом водного потенціалу, що визначає здатність води виконувати роботу в певній точці системи. Активність молекул води, тобто кінетична енергія, залежить від концентрації розчину: чим нижча концентрація, тим вища активність води, і навпаки. Тому процес осмосу буде мати місце в осмотичній системі, компонентами якої є напівпроникна мембрана, з обох боків якої знаходяться два розчини різної концентрації, або розчин і розчинник. При цьому осмотичний потенціал розчину, відокремленого мембраною від чистого розчинника, буде реалізований рівним за величиною показником осмотичного тиску.

Розчини з однаковим осмотичним тиском називаються **ізотонічними**. При відокремленні напівпроникною мембраною двох розчинів з різною концентрацією вода буде просуватись від розчину з меншою концентрацією до розчину з більшою. Розчин з більшою концентрацією має більший осмотичний тиск і називається **гіпертонічним**, а з меншою – відповідно, менший тиск, і називається **гіпотонічним**.

Клітина і всі клітинні органели, оточені клітинними мембранами, є осмотичними системами. Клітинна оболонка, основа якої складається з целюлози і пектину, є легкопроникною для розчинених речовин. Часто при вивченні осмотичних явищ клітину розглядають як осмотичну систему, у якій роль напівпроникної оболонки відіграють біологічні мембрани, що оточують протоплазму, а роль робочого розчину – вакуолярний сік, до складу якого входять такі осмотично активні речовини, як цукор, амінокислоти, мінеральні речовини та ін. (рис. 35).



**Рис.35. Схема рослинної клітини як осмотичної системи:**

*P* – осмотичний тиск; *T* – тургорний тиск;

*-T* – протитиск клітинної оболонки

Осмотичний тиск є параметром **дифузійного тиску**. Він зумовлений зменшенням хімічного потенціалу розчинника у присутності розчиненої речовини. Хімічний потенціал води називають **водним потенціалом**.

Водний потенціал біологічних систем включає декілька складових:

$$\Psi = \Psi_{\pi} + \Psi_m + \Psi_p + \Psi_q,$$

де  $\Psi_{\pi}$  – осмотичний;

$\Psi_m$  – матричний;

$\Psi_p$  – гідростатичний;

$\Psi_q$  – гравітаційний потенціали.

**Гравітаційний потенціал** ( $\Psi_q$ ) характеризує зміну активності води при переміщенні у гравітаційному полі Землі. Він відіграє помітну роль у ксилемному і флоемному транспорті високих дерев.

**Осмотичний потенціал** ( $\Psi_{\pi}$ ) визначається концентрацією розчинених речовин:

$$\Psi_{\pi} = -RTC_i,$$

де  $R$  – газова постійна;

$T$  – абсолютна температура;

$C$  – концентрація;

$i$  – ізотонічний коефіцієнт.

---

Ізотонічний коефіцієнт характеризує електричну іонізацію розчину і дорівнює:  $i = 1 + a(p-1)$ ; де  $a$  – ступінь електролітичної дисоціації;  $p$  – число іонів, що утворилися при дисоціації молекул електроліту. Для речовин, що не дисоціюють на іони,  $a = 0$ , а  $i = 1$ . Дисоціація розчинених речовин на іони зменшує активність води і посилює депресію осмотичного потенціалу.

**Матричний потенціал** ( $\Psi_m$ ) характеризує зменшення активності молекул води за рахунок гідратації колоїдних речовин і адсорбції на межах фаз. При поглинанні води колоїдна міцела бубнявіє. **Бубнявіння** – це процес поглинання рідини або пари високомолекулярною речовиною, що супроводжується збільшенням її об'єму. Явище бубнявіння зумовлюється капілярними і колоїдними ефектами.

Основна частина біоколоїдів клітини є гідрофільними сполуками, здатними до зміни ступеня обводнення за рахунок бубнявіння і відбубнявіння. Ці процеси відіграють велику роль у надходженні води до клітини, забезпеченні всього обміну речовин.

Бубнявіння цитоплазми стримується силами зчеплення білкових молекул, які тим самим сприяють збільшенню води у мезоплазмі, переходу частини молекул води до вакуолі. Ці ж сили сприяють відбубнявінню колоїдів протоплазми і відповідному надходженню нової кількості води до мезоплазми.

У клітинній оболонці спостерігається капілярний ефект (заповнення водою простору між мікрофібрилами і міцелами) і гідратація пектинових речовин.

### **1.4.3. Залежність між осмотичним і тургорним тиском та водним потенціалом**

При поглинанні клітиною води цитоплазма притискується до клітинної стінки, виникає протитиск клітинної оболонки на вміст клітини, створюється **гідростатичний тиск**. Активність води під впливом тиску зростає, тому гідростатичний потенціал має позитивне значення.

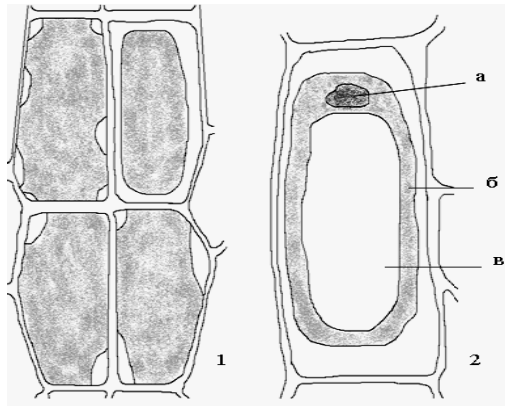
При повному насиченні водою (максимальний тургорний тиск) позитивний потенціал тиску врівноважує негативний від'ємний потенціал, тобто водний потенціал клітини дорівнює нулю. При такому стані поглинання води не відбувається. Якщо ж осмотичний потенціал перевищує потенціал тиску, то водний потенціал буде мати негативне значення, і клітина здатна поглинати воду.

Надходження води визначається різницею між осмотичним (P) і тургорним (T) тиском. Цю величину називають висною силою (S):

$$S = P - T.$$

Процес поглинання води клітиною триває до повного насичення клітини водою, доки не буде досягнуто найбільше розтягування клітинної оболонки. Клітина при цьому матиме максимально можливий об'єм, концентрація клітинного соку стане мінімальною, а тургорний тиск – максимальним. Якщо таку клітину помістити в концентрований розчин, вона втрачатиме воду. Об'єм вакуолі зменшиться, зменшиться і тиск цитоплазми на клітинну оболонку, внаслідок чого знизиться тургорний тиск. При досягненні клітиною мінімального об'єму і подальшій втраті води протоплазма почне відставати від оболонки. Процес втрати клітиною води буде тривати до зрівноваження концентрацій клітинного соку і зовнішнього розчину. Явище відставання протоплазми від клітинної оболонки називається плазмолізмом, а клітина – плазмолізованою (рис. 36).

Якщо плазмоліз незначний і нетривалий, то при наявності вологи клітина може відновити тургор. При нестачі вологи в повітряному середовищі і втраті клітиною води між протопластом і клітинною оболонкою не утворюється вільний простір, але протопласт, зменшуючись в об'ємі, тягне за собою клітинну оболонку. Поверхня клітини стає хвилястою. Такий стан клітини називається **циторизом**.



**Рис. 36. Плазмоліз рослинної клітини:**

*1 – послідовні стадії плазмолізу у клітинах моху; 2 – опукла форма плазмолізу (ковпачковий плазмоліз: а – ядро; б – цитоплазма; в – вакуоля)*

---

---

Осмотичні властивості клітини не постійні і залежать від видових особливостей рослин, типу тканин, багатьох внутрішніх і зовнішніх факторів. При вирощуванні рослин в умовах з низькою вологістю ґрунту і повітря осмотичний тиск клітинного соку вищий, ніж у тих, що вирощуються при сприятливих умовах водозабезпечення. У рослин різних екологічних груп осмотичний тиск вищий у ксерофітів, а у гідрофітів – низький.

#### **1.4.4. Коренева система як орган поглинання води, кореневий тиск**

Майже вся вода, що поглинається рослиною, надходить до неї через корінь. Нормальний хід процесів життєдіяльності рослини може відбуватися лише при дотриманні сталості забезпечення тканин водою. Втрати води на транспірацію повинні компенсуватися її надходженням. Велике значення при цьому належить розміру кореневої системи, швидкості її росту і поглинальній діяльності. Це пов'язано насамперед з тим, що дифузія води у ґрунті дуже повільна: не більше 1 см на добу. Тому у ґрунті не вода рухається до кореня, а він прямує до неї.

Цією обставиною визначається специфічна організація кореневої системи, яка має дуже великі розміри і здатна до розгалуження. Загальна поверхня коренів звичайно перевищує поверхню наземних органів у 140–150 разів.

Вже в однорічного сіянця яблуні формуються 5–7 порядків розгалуження коренів загальною довжиною 250 м, а з кореневими волосками – близько 3 км. У дорослих дерев коренева система вимірюється десятками кілометрів. При цьому близько половини її сформовано коренями довжиною до 5 м. Щільність коренів в орному шарі ґрунту для забезпечення поглинання води деревними і трав'янистими рослинами повинна становити 0,3–0,5 см на 1 см<sup>3</sup> ґрунту.

**Морфологія кореня.** Унікальна здатність коренів охоплювати значні об'єми ґрунту пов'язана з великою кількістю точок росту (меристемні тканини становлять 10 % маси кореня і тільки 1 % – у стеблах), високою швидкістю ростових процесів (1–10 см на добу) і властивістю позитивного гідротропізму, тобто здатністю рости у бік більш вологих ділянок ґрунту.

Поглиналина функція кореня зумовлена особливостями його анатомічної будови. Корінь умовно поділяється на чотири зони –

---

---

поділу клітин, розтягування, всмоктування, або корневих волосків, і провідну зону. Зона поділу клітин захищена корневим чохлаком і потребує незначної кількості води. Клітини цієї зони характеризуються наявністю великих ядер, відсутністю вакуолей, первинною будовою клітинних стінок. Їх водний потенціал визначається в основному матричною силою, тобто здатністю до бубнявіння колоїдів протоплазми і клітинних стінок ( $\Psi = \Psi_m$ ).

Інтенсивне поглинання води розпочинається в зоні розтягування. Тут проходить посилене новоутворення білків цитоплазми. Значне збільшення об'єму клітин досягається за рахунок утворення великої вакуолі, яка є резервуаром осмотично активних речовин. Так виникає другий компонент водного потенціалу – осмотичний. Одночасно зі збільшенням об'єму вакуолі відбувається пом'якшення і розтягування клітинних стінок. Еластичність оболонки зменшує її опір поглинанню води. Тому водний потенціал у даному випадку визначається сумою матричного і осмотичного потенціалів ( $\Psi = \Psi_m + \Psi_\pi$ ) і забезпечує величезну здатність поглинати воду.

Зона корневих волосків є основною поглинальною зоною кореня. Тут на 1 мм<sup>2</sup> поверхні кореня припадає 230–500 корневих волосків, що збільшує активну поверхню у 10–15 разів. Вакуолізація клітин цієї зони, високий ступінь розвитку мембранних структур і ригідність клітинних стінок, що закінчили формування, виконують роль надійних механізмів осмотичної регуляції поглинання і транспорту води. У них поряд з осмотичним тиском велике значення має гідростатичний. Поглинальна функція провідної зони кореня завдяки обкорковінню покривних тканин помітно зменшується. Але і ці частини кореня також можуть поглинати воду, що має особливе значення для багаторічних рослин.

Існують різні терміни щодо визначення доступності ґрунтової вологи. Поняття “повна вологість” широко вживається для характеристики максимальних запасів ґрунтової вологи, які можуть бути використані рослиною. Мінімальні запаси позначаються поняттям “вологість стійкого в'янення”. Вона є нижньою межею вологості ґрунту, при якій можливий ріст рослини. Під доступною для рослин вологою ґрунту розуміють ту кількість води, яка знаходиться в межах між рівнем повної польової вологості і вологості стійкого в'янення.

Поглинання рослинами води з ґрунту є більш складним процесом, ніж звичайне всмоктування води коренями з посудини, наповненої нею. Водоутримуючі сили ґрунту протидіють всмокту-

---

---

ванню рослиною води. Поняття “водоутримуючі сили” включає ряд сил, зумовлених різними факторами. Передусім, у ґрунті міститься не чиста вода, а розчин, концентрація якого визначає величину осмотичного тиску, який протидіє всмоктуванню води кореневою системою. Осмотична протидія всмоктуванню має значення тільки на засолених або надмірно удобрених ґрунтах легкорозчинними солями.

Протидію чинять і адсорбційні сили, наявність яких пояснюється фізичним складом ґрунту. Тверді частки ґрунту й органічні колоїдні речовини змочуються водою, частина якої заповнює і великі ґрунтові капіляри. Таку воду називають *гравітаційною*. Вона рухлива і, підпорядковуючись силі тяжіння, може опускатися по профілю ґрунту після атмосферних опадів. При цьому в невеликих капілярах ґрунту вода затримується силами поверхневого натягу менісків. Це *капілярна волога*. Сила її утримання в ґрунті невелика, і тому, як і гравітаційна, ця вода може поглинатися кореневими волосками.

Повітряносухий ґрунт теж містить незначну кількість води, яка залежить від його гранулометричного складу. Ця вода називається *гігроскопічною*. Сила зчеплення її з ґрунтовими частками становить близько 1000 атм, і тому така вода зовсім не може поглинатися рослинами. Властивість колоїдних речовин ґрунту бубнявіти у воді підвищує його водоутримуючу здатність, збільшує кількість міцно зв’язаної, так званої, *імбібіційної* води. Торфові ґрунти мають багато органічних речовин, тому містять велику кількість такої води. Існує співвідношення між гранулометричним складом ґрунту і його водними властивостями. У легких ґрунтів мала повна вологоємкість і запаси води краще використовуються рослиною. На важких ґрунтах мертвий запас води, тобто води, що не може поглинатися рослинами, буде більший, але і загальна кількість доступної води велика, тому що повна вологоємкість їх у 2–2,5 рази вища, ніж легких ґрунтів.

**Кореневий тиск.** У вищих рослин зона найбільш інтенсивного поглинання води співпадає із зоною корневих волосків. Поглинання води здійснюють і клітини епідермісу, які не мають волосків. Частково поглинають воду і обкорковілі ділянки кореня. Якби у рослині не відбувалася постійно втрата води під час випаровування, то вона в певний час досягла б стану повного насичення, і всмоктування води повинно було б зупинитися. Процес втрати води рослинами створює умови недостатнього насичення і сприяє створенню всисної сили.

Крім умов недостатнього насичення, що виникають внаслідок випаровування і викликають пасивне всмоктування води коренями,

---

---

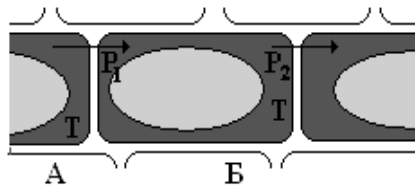
коренева система має і суто фізіологічні властивості для активного поглинання і транспортування води по рослині. Ці властивості є наслідком процесів метаболізму.

Коренева система рослин активно пересуває воду в певному напрямі. Від поверхні кореня через клітини кори і перициклу вода надходить до судин ксилеми. Цей процес може відбуватися двома шляхами: симпластним – через цитоплазму клітин і апопластним – через міжклітинний простір і оболонки клітин. Швидкість води апопластним шляхом вища, оскільки клітинні стінки чинять менший опір, ніж цитоплазма. На рівні ендодерми цей тип транспорту не можливий через наявність водонепроникних поясків Каспарі. Тому проникнення води можливе лише через мембрани і цитоплазму пропускних клітин. Коренева система активно переміщує воду. У цьому можна легко переконатися при пошкодженні стебла, коли на поверхні з'являється рідина. Це явище отримало назву *плачу*. Сила, що направляє рух водного розчину в живих клітинах і судинах, називається *кореневим тиском*. Рідина, що виділяється, називається *пасокою*. Вона є водним розчином мінеральних речовин, які надходять через кореневу систему і транспортуються з висхідною течією по елементах ксилеми. До складу пасоки, крім мінеральних елементів, можуть входити органічні речовини – продукти метаболізму (органічні кислоти, прості вуглеводи, амінокислоти, вітаміни). Пасока у різних рослин неоднакова за хімічним складом, залежить від виду, фази росту і розвитку рослини.

Явище плачу у різних рослин проявляється неоднаково. У деяких рослин (фуксія, кропива, соняшник, томати) воно виявляється легко, в інших – майже непомітно. Особливо яскраво проявляється плач під час руху соку у деревних рослин навесні – берези, клена. Появу крапель рідини можна спостерігати і на молодих непошкоджених органах рослин в умовах високої вологості повітря. Явище виділення крапель на кінчиках листків рослин називається *гутацією*. В основному це вода, яка виділяється через спеціалізовані клітини – *гидатоди*. Вміст розчинених речовин у рідині при гутації у 8–10 разів менший, ніж при плачі. Плач і гутацію зумовлює кореневий тиск. У трав'янистих рослин кореневий тиск невеликий, у деревних – досягає 2–3 атмосфер.

Механізм створення кореневого тиску пояснюють різні гіпотези і теорії. Найбільш досконалою є теорія, запропонована Д.А. Сабініним (1963).

Вона базується на основі метаболічних процесів. Д.А. Сабінін вважав, що одnobічний рух води у рослині забезпечується завдяки новоутворенню осмотично активних речовин і підтриманню різного типу обміну в окремих частинах протопласта клітини. Наприклад, у лівій частині клітини Б (рис. 37), яка прилягає до клітини А, проходять процеси метаболізму, що призводять до збільшення кількості осмотично активних речовин (цукрів, білків та ін.), а отже – і до підвищення осмотичного тиску ( $P$ ). У протилежній частині цієї клітини відбуваються процеси з утворенням осмотично неактивних речовин, наприклад, крохмалю. Тут осмотичний тиск буде значно меншим. Отже, у лівій частині клітини осмотичний тиск вищий від тургорного ( $P > T$ ), тому всисна сила, відповідно, у лівій частині буде більшою, ніж у правій. Завдяки осмосу вода заповнить ліву частину клітини і буде переміщуватися у праву частину, забезпечуючи одnobічний рух води до того часу, доки буде зберігатися така спрямованість обміну речовин.



*Рис. 37. Схема активного надходження води у клітини кореневої системи*

Величина і динаміка кореневого тиску визначаються видом рослин, впливом зовнішніх і внутрішніх факторів. Погіршення аерації ґрунту у зоні розміщення кореневої системи призводить до різкого зниження інтенсивності плачу рослин. Плач послаблюється і при видаленні наземних органів, тобто при порушенні забезпечення коренів поживними речовинами. Основним джерелом енергії для поглинальної діяльності кореня є аеробне дихання, яке є оптимальним при концентрації кисню у ґрунтовому повітрі не менше 5% і вуглекислого газу – не більше 10%. Надлишок вуглекислого газу більш небезпечний для поглинальної діяльності кореневої системи, ніж тимчасовий дефіцит кисню. Нестача кисню має місце в умовах дуже ущільненого ґрунту або при затопленні водою. Тому при вирощуванні сільськогосподарських культур слід підтримувати ґрунт у пухкому стані, що сприяє інтенсивності дихання коренів, активності їх

---

синтетичної діяльності й активному рухові мінеральних і органічних речовин до надземної частини рослин.

Кореневий тиск залежить і від температури. Мінімальною є температура 0–5°C, а максимальною – 40–45°C. Уповільнення надходження води до рослин і виділення пасоки при зниженні температури пов'язане зі зниженням рівня дихання і підвищенням в'язкості цитоплазми. Межі максимальних температур визначаються денатураційними змінами білків. Залежність поглинальної здатності кореневої системи від температури пояснює ряд явищ, які спостерігаються у рослинному світі. Так, однією з причин утворення відокремлюючого шару в черешках листків і осіннього обпадання листків і плодів у дерев і чагарників є водний дефіцит, який виникає внаслідок диспропорції між транспірацією, що активно відбувається в сонячні осінні дні, і різким уповільненням поглинання води з охолодженого ґрунту.

На болотистих ґрунтах часто спостерігається явище в'янення рослин, незважаючи на велику кількість води в зоні розміщення коренів. Низькі температури цих ґрунтів пригнічують поглинальну діяльність коренів, а високі температури повітря викликають інтенсивну транспірацію, створюючи таким чином водний дефіцит.

Особливо чутливі до низьких температур ґрунту теплолюбні рослини. Наприклад, у квасолі, томатів, огірків, гарбуза поглинання води припиняється при +5°C. Ще більш чутливі до тепла баштанні культури. Тому садити або сіяти їх потрібно у добре прогрітий ґрунт і не слід поливати холодною водою з криниць і джерел. Рослини, менш чутливі до низьких температур (наприклад, озимі культури, суніці), добре ростуть і розвиваються ранньою весною до пізньої осені. До внутрішніх факторів, що впливають на поглинальну діяльність коренів і забезпечення рослин водою, у першу чергу слід віднести ступінь розвитку та інтенсивність ростових процесів кореневої системи. Поглинання води проходить інтенсивніше при наявності великої поглинальної поверхні. Важливим внутрішнім фактором поглинальної діяльності кореня є забезпечення кореневої системи органічною речовиною. Продукти фотосинтезу транспортуються з надземної частини у вигляді вуглеводів до коренів і служать їм дихальним субстратом. Для весняного руху соку у плодкових культур накопичення вуглеводів восени в коренях і стовбурі має дуже важливе значення. При недостатній кількості органічної речовини або витраті її під час несприятливих умов взимку весняний рух соку може не розпочатися, і рослина загине.

---

---

### 1.4.5. Транспірація та її біологічне значення

**Транспірація** – це складний фізіологічний процес, кінцевим результатом якого є випаровування рослиною води. Основним органом транспірації є листок. Транспірація відіграє провідну роль у надходженні і пересуванні води і розчинених поживних речовин.

**Випаровування** – це фізичний процес, при якому вода з рідкого стану переходить у газоподібний, витрачаючи при цьому значну кількість енергії. Температура поверхні, що інтенсивно випаровує воду, на 4–6°C нижча за температуру оточуючого повітря. Отже, біологічне значення транспірації полягає також у терморегуляції органів рослини.

Одним із найважливіших показників транспірації є її інтенсивність. **Інтенсивність транспірації** – це кількість води, що випаровується рослиною з одиниці поверхні за одиницю часу. Цей показник виражають інколи в перерахунку не на одиницю поверхні листків, а на одиницю їх маси. Для більшості сільськогосподарських культур інтенсивність транспірації складає удень 15–250, вночі – 1–20 г/м<sup>2</sup> за годину.

Не слід вважати, що витрата такої великої кількості води необхідна для нормального росту і розвитку рослин. Ця витрата у багато разів перевищує випаровування, яке є дійсно необхідним для рослин.

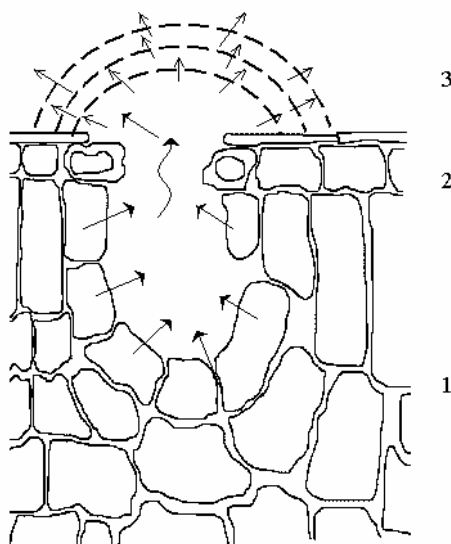
Для характеристики транспірації також використовується **транспіраційний коефіцієнт**, який показує співвідношення кількості води, витраченої рослиною, і утвореної маси сухої речовини. Транспіраційний коефіцієнт неоднаковий для різних видів рослин, навіть для одного й того ж виду при вирощуванні в різних умовах, і може коливатися у межах 125–1000. В середньому для більшості трав'янистих рослин він становить 300–400. Це означає, що для синтезу одиниці сухої речовини (наприклад, 1 кг) рослина повинна витратити 300–400 кг води. Звідси витікає, що безпосередньо на утворення органічної речовини витрачається лише 0,3–0,4% загальної кількості поглинутої рослиною води.

Транспіраційний коефіцієнт значною мірою залежить від умов мінерального живлення, ступеня родючості ґрунту. На неудобрених ґрунтах рослини витрачають воду менш продуктивно, ніж на добрених.

Випаровування води наземними рослинами здійснюється головним чином через спеціальні утворення – продиhi, розміщені серед клітин епідермісу. Стан продиhiv регулюється і забезпечує зміну

інтенсивності транспірації. Через продиhi відбувається випаровування води і надходження вуглекислого газу, який використовується рослинами для фотосинтезу. При повному припиненні продиhової транспірації рослина відчуватиме голод, оскільки процес транспірації нерозривно пов'язаний із здатністю рослин засвоювати вуглекислий газ атмосфери.

Процес продиhової транспірації можна умовно поділити на ряд етапів (рис. 38). Перший етап – це випаровування води з поверхні клітин мезофілу до міжклітинників. Кожна клітина тканини листка одним або кількома із своїх боків межує з міжклітинним простором.



**Рис. 38. Етапи випаровування і дифузії водяної пари у листка:**

*1 – випаровування води у міжклітинники; 2 – дифузія води крізь продиhову щілину; 3 – дифузія водяної пари в атмосферу*

Вже на цьому етапі рослина здатна регулювати транспірацію двома механізмами: шляхом збільшення осмотичного і колоїдного зв'язування води і зменшення проникності мембран; зниженням обводнення клітинних стінок. При зменшенні поглинання води коренем і подавання її наземним органам збільшується водоутримувальна здатність цитоплазми клітин мезофілу. Оболонки цих клітин будуть менше насичені водою, а водні меніски в капілярах

---

---

між фібрилами целюлози стануть увігнутими. При цьому збільшиться сила поверхневого натягу, яка перешкоджає переходу води у пароподібний стан. Таким чином, при відкритих продихах зменшується інтенсивність транспірації за рахунок зменшення кількості водяної пари в міжклітинниках. Цей позапродиховий спосіб регулювання транспірації сприяє зменшенню витрат води, не впливаючи на надходження вуглекислого газу. Такий спосіб регулювання транспірації переважає у бавовнику. У рослин помірної зони він менш виражений. Можливість позапродихового регулювання транспірації залежить від умов вирощування і віку рослин. Наприклад, оптимізація мінерального живлення збільшує водоутримувальну здатність тканин, а старіння листків – зменшує.

Другий етап випаровування – це вихід водяної пари з міжклітинників через продихові щілини. Транспірація води з поверхні листка через продихи відбувається майже з такою ж швидкістю, як і з відкритої поверхні води. Це пояснюється законом Стефана, згідно з яким швидкість дифузії газів крізь малі отвори пропорційна їх діаметру або довжині кола. Чим більше відношення довжини кола до площі отвору (а воно тим більше, чим менший діаметр), тим швидше відбуваються випаровування і дифузія (крайовий ефект).

Завдяки крайовому ефекту з поверхні продихів, площа яких становить 1% листової поверхні, випаровується 50–80% тієї кількості води, яка випаровується з відкритої поверхні води, що дорівнює площі листка.

Відношення кількості випаровуваної листком води до кількості води, що випарувалась із такої ж за величиною площі відкритої поверхні, називається **відносною транспірацією**. Вона становить здебільшого 0,5–0,8 і може наближатися до одиниці. Закривання продихів наполовину незначно зменшує інтенсивність транспірації. Повне ж закриття зменшує її на 90%.

Третій етап транспірації – це дифузія водяної пари від поверхні листка до більш віддалених шарів атмосфери. Цей етап регулюється лише умовами зовнішнього середовища – температурою, відносною вологістю повітря, швидкістю вітру та деякими іншими факторами.

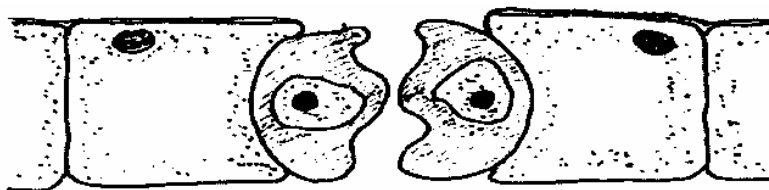
Крім продихової, існує ще позапродихова, або **кутикулярна транспірація**. Клітини епідермісу тісно притиснуті одна до одної, їх зовнішні стінки потовщені, вкриті кутикулою. До складу кутикули входять кутин (оксимonoкарбонові кислоти) і воски. Від плазмалемі епідермальних клітин до кутикули відходять каналці, заповнені пухкою сіткою целюлозних фібрил. Вони служать шляхами

поглинання і екскреції речовин листком. Кутикулярний дифузійний опір здебільшого досить великий і залежить від товщини кутикули, розміщення, щільності і числа прошарків кутину і воску. Формування ізолюючих структур поверхні листків є видовою особливістю рослин, залежить від їх віку й умов вирощування. В умовах атмосферної і ґрунтової посухи дорослі листки рослин мають щільну кутикулу з більшим шаром воску. У дорослих листків кутикулярна транспірація становить 10–20% від загального випаровування води.

Особливою властивістю кутикули є здатність змінювати гідравлічну провідність, залежно від обводнення. При відбуванні і підсиханні зовнішніх стінок епідермісу гідрофобні шари кутикули щільніше прилягають один до одного, і кутикулярний опір зростає. Навпаки, при збільшенні обводнення епідермісу кутикула бубнявіє за рахунок гідратації карбоксильних і оксигруп, розпушується. Кутикулярний опір дифузії при цьому значно зменшується – і транспірація зростає. Вночі, при більш сильному бубнявінні кутикули, кутикулярна транспірація інтенсивніша, ніж удень.

Проте, основна транспірація здійснюється через продихи. Тому важливе значення має залежність їх стану від зовнішніх і внутрішніх факторів. Але перш за все необхідно знати особливості будови, кількість, розміщення та механізми, що регулюють стан продихів.

Продих – це щілина між замикаючими клітинами, які містяться серед клітин епідермісу і відрізняються від останніх формою і наявністю хлоропластів. Крім того, клітинна оболонка у них має різну товщину (рис. 39).



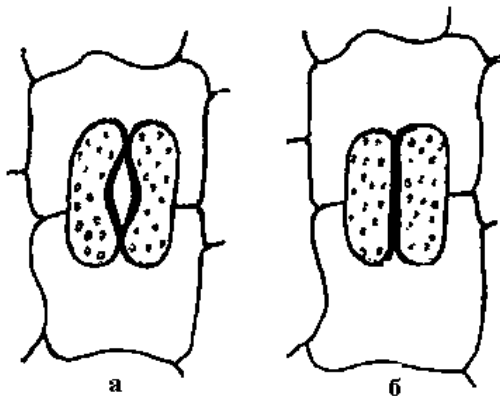
*Рис. 39. Поперечний зріз продиху листка яблуни*

На поперечному зрізі продиху можна бачити, що стінки замикаючих клітин потовщені більш або менш нерівномірно. При цьому зовнішні (обернені від отвору і перпендикулярні до поверхні епідермісу) стінки клітин здебільшого відносно тонкі та еластичні, тоді як внутрішні (ті, що прилягають до отвору) звичайно значно потовщені і нееластичні. Така будова внутрішніх і зовнішніх стінок

замикаючих клітин сприяє відкриванню і закриванню продохів під впливом зміни тургору. Цьому ж сприяє і форма замикаючих клітин, які мають ниркоподібну або бобоподібну форму. Стінки завжди повернуті увігнутим боком всередину, утворюючи отвір.

Коли тургорний тиск у замикаючих клітинах стає високим, тобто при насиченні водою, їх об'єм збільшується. Тонкі й еластичні ділянки стінки розтягуються, вигинаються у бік сусідніх епідермальних клітин і відтягують до протилежного боку внутрішні стінки, що призводить до збільшення продихового отвору. Навпаки, при зниженні тургорного тиску кривизна стінок замикаючих клітин зменшується, вони зближуються і закривають отвір. Основна кількість продохів у більшості сільськогосподарських культур розміщується на нижній поверхні листка і складає на  $1 \text{ мм}^2$  50–500 і більше, залежно від виду рослин. Площа продохів становить 1–3% усієї поверхні листка.

Ступінь відкривання продохів залежить від різниці тургорного тиску у замикаючих клітинах епідермісу. Тому основним фактором, що регулює ширину продихового отвору, є насичення продихових клітин водою. Стан продихових клітин залежить у свою чергу від вмісту в них осмотично активних речовин. Співвідношення між крохмалем і цукрами впливає на осмотичні властивості замикаючих клітин. Збільшення концентрації цукрів призводить до підвищення осмотичного тиску, сприяє поглинанню води клітинами і відкриванню продохів. Навпаки, при утворенні і накопиченні крохмалю всисна сила замикаючих клітин зменшується, продихи закриваються (рис. 40).



*Рис 40. Продих у відкритому (а) та закритому (б) стані*

---

Що ж лежить в основі зміни тургору замикаючих клітин? Для пояснення цього явища тривалий час користувались “цукровою гіпотезою”, згідно з якою осмотичний перерозподіл води пов’язаний зі зворотним перетворенням у системі крохмал–цукор. Ці перетворення каталізуються ферментом фосфорилазою, спрямованість дії якої залежить від рН середовища. При освітленні відбувається поглинання  $\text{CO}_2$  і підвищується рН, що сприяє накопиченню осмотично активних цукрів. Це у свою чергу зумовлює приплив води до замикаючих клітин і відкривання продихів. При низькій інтенсивності світла фотосинтез гальмується, у міжклітинниках накопичується вуглецева кислота, рН знижується, накопичується крохмаль, зменшується вміст води у замикаючих клітинах і продихи закриваються. Але вивчення метаболізму замикаючих клітин і руху продихів за допомогою сучасних біохімічних і біофізичних методів виявило більш складну природу цього явища.

На сьогодні загально визнаною є гіпотеза, яка пов’язує рух продихів із перерозподілом іонів калію між замикаючими і супутніми клітинами, який супроводжується переміщенням води.

Для продихового комплексу характерні більш високі значення активності  $\text{K}^+$ , ніж клітин оточуючого епідермісу. Закритий і відкритий стан продихів пов’язаний із різною активністю  $\text{K}^+$  у замикаючих і супутніх клітинах, об’єми яких при цьому змінюються: замикаючі клітини при відкриванні продихів збільшуються у 2,5 рази, а розміри супутніх клітин зменшуються.

Відкривання продихів індукує посилений вихід іонів водню із замикаючих клітин. Цей процес забезпечується діяльністю протонної помпи плазмалемі у відповідь на зміни внутрішніх і зовнішніх умов. Наприклад, освітлення рослин, які перед тим знаходилися у темряві, включає протонну помпу, яка відкачує  $\text{H}^+$  із замикаючих клітин. Цей активний процес супроводжується витратою метаболічної енергії, джерелом якої є дихання. Одночасно з виходом  $\text{H}^+$  відбувається надходження у вакуолі замикаючих клітин іонів  $\text{K}^+$  і  $\text{Cl}^-$ . Зменшення кислотності цитоплазми до 7,2 і більше внаслідок виходу  $\text{H}^+$  призводить до перетворення крохмалю через ряд реакцій у яблучну кислоту. Яблучна кислота забезпечує замикаючі клітини протонами  $\text{H}^+$  для обміну на іони  $\text{K}^+$  та аніонами малату для балансу енергії у вакуолі.

Збільшення у вакуолях замикаючих клітин вмісту осмотично активних речовин ( $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ , малат) призводить до посиленого надходження води, підвищення тургору і відкривання продихів.

---

---

При закриванні продихів процеси проходять у зворотному напрямі. Відключення протонної помпи призводить до виходу  $K^+$  і  $Cl^-$  із замикаючих клітин до супутніх і гідролізу крохмалю.

Другим важливим фактором, що регулює рух продихів, є обводнення листків. Закривання продихів відбувається вже на ранніх стадіях дефіциту води. У процесі бере участь фітогормон абсцизова кислота (АБК), яка регулює стан специфічних білків зв'язування у плазмалемі замикаючих клітин, їх взаємодія веде до структурних змін мембрани та інгібування діяльності протонної помпи. Синтез АБК здійснюється при низькому водному потенціалі листка і призводить до закривання продихів без в'янення рослини.

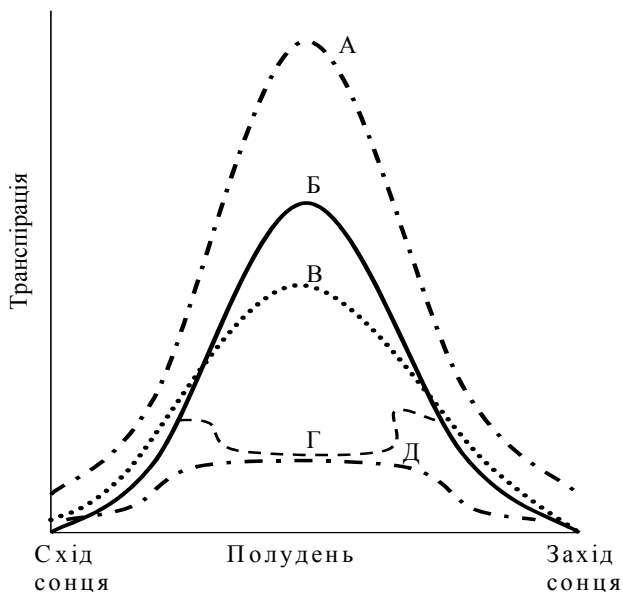
У регулюванні стану продихів може брати участь вуглекислий газ, надлишок якого викликає закривання продихів, можливо, за рахунок підкислення цитоплазми, яке сприяє накопиченню крохмалю. Ця реакція здійснюється дуже швидко. Наприклад, у кукурудзи при надлишку  $CO_2$  у міжклітинниках продихи закриваються через три секунди.

Таким чином, продихи чутливо реагують на зовнішні умови і фізіологічні зміни у тканинах листка. У вологі дні продихові рухи змінюються відповідно до інтенсивності сонячної інсоляції (рис. 41). За таких умов крива транспірації (крива Б) протягом дня подібна до кривої випаровування з вільної водної поверхні (крива А). Улітку при максимальній інсоляції серед дня може розвинутиися полудневий дефіцит. Залежно від його величини і тривалості настає часткове (крива В) або повне (крива Г) гідроактивне закривання продихів і депресія транспірації: згладжування шпильку і навіть різке зменшення у полудень. Закривання продихів у цей час частково пояснюється також високою концентрацією  $CO_2$  у міжклітинниках. Рівень  $CO_2$  у листках залежить від співвідношення інтенсивності дихання і фотосинтезу (інтенсивність дихання з підвищенням температури зростає значно швидше, ніж інтенсивність фотосинтезу).

У більшості рослин продихи відкриваються на світанку. Максимум відкривання спостерігається близько 11-ої години, опівдні отвори продихів дещо звужуються, а увечері закриваються. У спеку продихи відкриваються ненадовго лише вранці і скоро закриваються, відбувається лише кутикулярна транспірація. Посухостійкі рослини мають відкритими продихи й у полудень.

Пов'язуючи стан продихів із регулюванням транспірації, необхідно пам'ятати, що звуження отвору продихів не завжди призводить до зменшення інтенсивності транспірації. Дослідами

встановлено, що зменшення відкритості продиху на 50–75% не має великого впливу на транспірацію, тому що зменшення швидкості дифузії води відбувається лише при дуже сильному звуженні отвору продиху.



**Рис. 41. Хід транспірації протягом дня при різному рівні водозабезпечення рослин:**

- A – випаровування з відкритої поверхні води;*
- Б – випаровування у вологі дні; В – при частковому;*
- Г – при повному дефіциті вологи; Д – кутикулярна транспірація*

Для забезпечення процесів життєдіяльності, зокрема і транспірації, необхідне надходження до рослинного організму відповідної кількості води.

---

---

#### 1.4.6. Шляхи висхідної і нисхідної течії води. Водний баланс рослин

Водообмін рослин – це складний фізіологічний процес, який включає надходження води до рослини, рух її по анатомічних елементах і випаровування. Шлях висхідної течії можна поділити на дві частини, різні за будовою, довжиною і фізіологічними властивостями.

Перша частина складається з двох дільниць живих клітин. Вона дуже коротка (кілька мм або навіть частини мм): у корені – від поверхні кореневого волоска до судин центрального циліндра – **радіальний шлях**; у листку – від судин провідних пучків до мезофілу листка – **ближній шлях**.

Друга частина складається із судин і трахеїдів ксилеми, що утворилися з прокамбіальних клітин кореня і стебла. Зрілі судини і трахеїди не мають цитоплазми, нагадують порожні трубки і виконують водопровідну функцію. Ця частина шляху, яка починається від судин центрального циліндра кореня і закінчується у судинах провідних пучків листків, називається **дальнім шляхом**.

Радіальний шлях розпочинається в оболонках клітин корневих волосків. Для поглинання води клітинам потрібна наявність всисної сили, яка перевищувала б всисну силу ґрунтового розчину. Поглинута вода переміщується до судин провідної системи двома способами – апопластним ( по вільному простору) і симпластним ( по цитоплазмі клітин).

При апопластному способі вода від оболонок клітин корневих волосків рухається по вільному простору клітин первинної кори до ендодерми, де зустрічає водонепроникні пояски Каспарі, і тому вимушена прямувати до пропускних клітин ендодерми. Подальший шлях води пролягає або по цитоплазмі паренхімних клітин центрального циліндра у напрямі зростання градієнта всисної сили або по оболонках цих клітин і досягає провідних судин ксилеми.

При симпластному способі вода від оболонок клітин корневих волосків надходить до цитоплазми, потім поступово рухається по цитоплазмі клітин первинної кори та навколосудинної паренхіми і досягає провідних судин.

Згідно із сучасними уявленнями, перехід води до судин ксилеми забезпечується кількома механізмами. Вважають, що рух води до судин відбувається завдяки високій концентрації солей у них, вихід яких до кори затримують клітини ендодерми. Друга гіпотеза

---

припускає активне “вштовхування” води у судини внаслідок скорочувальної дії мікрофіламентів (скорочувальних білків) із використанням енергії АТФ.

Сила, з якою вода надходить до елементів ксилеми за участю кореневої системи – це **кореневий тиск**. Він виконує роль нижнього двигуна висхідної течії води.

Одним із факторів, який визначає активне поглинання води коренем, є кисень. Існує пряма залежність між поглинанням води та інтенсивністю аеробного дихання кореневої системи. Всі умови, що пригнічують дихання, пригнічують і поглинання води. У правильності цього твердження можна переконатися на такому прикладі. Після значних тривалих опадів або злив у знижених місцевостях збирається багато води, і рослини в’януть. Причиною цього є те, що вода витискує повітря з ґрунту і різко пригнічує процес дихання кореневої системи. Незабаром після цього значно зменшується і поглинання води. Цей приклад може бути поясненням слабого розвитку і навіть загибелі рослин на дуже ущільнених або заболочених ґрунтах. Надлишок води у ґрунті призводить не тільки до зменшення кисню у ньому, але й до зростання концентрації вуглекислого газу, яким ушкоджуються мембрани клітин з кореневими волосками.

На поглинання води значний вплив має водоутримуюча сила ґрунту. Вода може надходити до кореня лише у випадку, коли всисна сила його клітин перевищує всисну силу ґрунтового розчину. На засолених ґрунтах відносно високий осмотичний тиск ґрунтового розчину може затруднювати надходження води до рослини.

Поглинання води рослиною залежить від ростових процесів і при припиненні росту слабне.

У зв’язку з невеликою силою нижній кінцевий двигун не може безперерійно забезпечувати рослину, особливо високі деревні рослини, водою.

Цю функцію, головним чином, виконує верхній кінцевий двигун – **присмоктувальна сила транспірації**. При транспірації спочатку у клітинах мезофілу листка або іншого органа, а потім і на кінцях судин ксилеми виникає всисна сила, яка у десятки разів перевищує кореневий тиск. Завдяки їй утворюється градієнт у провідній системі, і таким чином створюється спрямований рух води з ґрунту у надземні органи.

Отже, рушійною силою висхідного току води у провідних елементах ксилеми є нижній двигун, що вштовхує воду, і верхній, що присмоктує її. Верхній кінцевий двигун розвиває силу до 10–15 і

---

---

більше атмосфер. Цим визначається провідна роль верхнього кінцевого двигуна у водному обміні рослин. Але можливі періоди, коли питоме значення цих двигунів змінюється. Так, узимку і ранньої весни при відсутності листків у дерев провідна роль у переміщенні води належить нижньому кінцевому двигуну. Для верхнього кінцевого двигуна джерелом енергії є Сонце – енергія його променів, що поглинається листком і використовується на випаровування води. Для нижнього кінцевого двигуна джерелом енергії є дихання.

Безперервність водного потоку, крім верхнього (транспірація) і нижнього (кореневий тиск) кінцевих двигунів, забезпечується міжмолекулярними силами когезії (між молекулами води) і адгезії (між молекулами води і гідрофільними стінками провідних судин), які названі **силами зчеплення**. Величина адгезії сягає 300–350 атм. Завдяки цьому створюються водянні нитки у судинах, які міцно зв'язують клітини кореня і листків.

Транспірація води з поверхні листків, створюючи великий від'ємний градієнт гідростатичного тиску у ксилемі, зумовлює **натяг** води, який передається судинам стебла і кореня.

Швидкість руху води по ксилемі невелика. Для листових дерев вона становить у середньому  $20 \text{ см}^3/\text{год}$  на  $1 \text{ см}^2$  поперечного зрізу деревини, а для хвойних –  $5 \text{ см}^3/\text{год}$ .

Низхідна течія пластичних речовин здійснюється по ситоподібних трубках флоєми, які є дуже видовженими живими клітинами, поперечні стінки яких мають численні отвори. Вона формується у клітинах мезофілу листків і спрямовується до місця споживання або відкладання запасних речовин. У складі продуктів фотосинтезу, що рухаються з низхідною течією, значну кількість становить сахароза – основна транспортна форма вуглеводів. Залежно від виду рослин, склад цукрів може змінюватися. Крім цукрів, транспортуються азотисті речовини (амінокислоти, аміді, деякі білки), органічні кислоти, вітаміни, фітогормони, АТФ і різні іони.

Механізм пересування пластичних речовин є прикладом симпластного руху. Згідно з гіпотезою Е. Мюнха (1926), пластичні речовини пересуваються під тиском у вигляді потоку. При цьому між клітинами листка, де утворюються і нагромаджуються продукти фотосинтезу, і тканинами, які споживають ці речовини (наприклад, коренями), виникає різниця осмотичного тиску, завдяки якій створений у ситоподібних трубках градієнт гідростатичного тиску сприяє протіканню рідини по флоємі від листка до кореня. Ситоподібні трубки є живими структурами, які володіють вибірковою

---

---

проникністю і створюють цим умови для підтримання тиску у низхідній течії.

Ця гіпотеза флоемного транспорту не єдина. Можлива участь іонів  $K^+$ , що спроможні створювати електричний градієнт, який сприяє транспортуванню як самих іонів, так і молекул води.

У регуляції транспорту асимілятів бере участь фотосинтез, який є джерелом енергії для активного перенесення речовин через мембрану. Крім того, дуже важлива роль у регуляції пересування продуктів фотосинтезу належить атрагуючим (притягуючим) факторам. При ослабленні атрагуючої дії споживаючих органів зменшується осмотичний градієнт у ситоподібних трубках і знижується гідростатичний тиск. Атрагуюча здатність тканин і органів залежить від їх фізіологічного стану, інтенсивності ростових процесів, дії протонних насосів. Вона зазнає впливу таких зовнішніх факторів, як мінеральне живлення, температура та ін. Атрагуючими центрами для вуглеводів і азотистих речовин є корені, запасуючі органи, плоди, молоді листки.

**Водний баланс.** Співвідношення між надходженням до рослини і втратою води називається водним балансом. У помірно вологих, не дуже спекотних умовах транспірація води не перевищує її надходження і баланс буде позитивним, сприятливим для росту і розвитку рослин. При посиленні транспірації і випаровуванні води з поверхні ґрунту запаси вологи вичерпуються, і надходження її до рослини різко зменшується. Водний баланс порушується і стає негативним. За таких умов клітини тканин втрачають тургор, виявляються зовнішні ознаки нестачі води – в'янення рослин, яке може бути тимчасовим або тривалим. Тимчасове в'янення виникає при високих температурах і сухості повітря навіть в умовах достатньої кількості води у ґрунті, якщо рослина не встигає компенсувати водний дефіцит, викликаний інтенсивною транспірацією. При наступному зниженні температури вечірньої або нічної пори в рослині усувається нестача вологи, і вона набуває тургору. Але дія навіть тимчасового в'янення негативно позначається на її продуктивності.

Тривале в'янення рослин спостерігається при відсутності у ґрунті доступної для рослин води. У такому випадку водний дефіцит не ліквідується за нічний час. При цьому, незважаючи на зменшення інтенсивності транспірації, втрата води триває, а це призводить до падіння тургору не тільки у клітинах тканин листка, але й інших органів, зокрема у клітинах кореневих волосків. Тому частина тканин і навіть органів може відмирати. Після тривалого в'янення при появі вологи у ґрунті й атмосфері рослини не можуть відразу задовольнити

---

---

повну потребу у воді, її надходження буде повільним і посиляться лише за умов відновлення поглинальної поверхні кореневої системи.

У різних видів рослин видиме в'янення настає від втрати різної кількості води. Наприклад, у рослин відкритих місць вирощування (картопля, соняшник) тургор зникає при втраті 25–30% усієї води, що міститься в рослині. У тіншовитривалих рослин в'янення відбувається навіть при втраті 2–3 % води.

#### 1.4.7. Фізіологічні основи зрошення

Для підтримання сприятливого водного режиму застосовується зрошення. Суть раціонального зрошення полягає у створенні оптимального рівня водозабезпечення рослин, який відповідає системі мінерального живлення.

У вирішенні проблеми поливного режиму сільськогосподарських культур найважливішим є питання про допустиму верхню і нижню межу вологості ґрунту в зоні найщільнішого розміщення кореневої системи рослин.

Верхньою межею доступної для рослин вологи ґрунту є його польова вологоємність. Більш високий вміст води порушує повітряний режим ґрунту і стає не тільки неефективним, але навіть шкідливим для рослини. При зменшенні вмісту вологи до рівня, що призводить до стійкого в'янення, рослина відчуває тривалий водний дефіцит, який не забезпечує високого врожаю сільськогосподарських культур. Тому вологість стійкого в'янення не може бути вихідним показником для визначення строків і норм поливу. Необхідне визначення такої нижньої межі вмісту вологи у ґрунті на глибині розміщення основної маси кореневої системи, нижче якої порушуються нормальні фізіологічні процеси. Тобто, потрібно знати нижню межу оптимальної вологості ґрунту. Цей показник залежить від біологічних особливостей тієї чи іншої сільськогосподарської культури, фази розвитку рослин, ґрунтово-гідрологічних (рівень родючості, гранулометричний склад ґрунту, мінералізація ґрунтових вод) і кліматичних умов, рівня агротехніки і запланованого врожаю.

У виробничих умовах визначення строків поливу за показниками вологості ґрунту на глибині 30–40 см є досить трудомістким завданням. Тому часто використовують такі показники, як рівень обводнення листків, осмотичний тиск, стан продихів, інтенсивність виділення пасоки та ін. Найбільш поширеним є визначення всисної сили тканин листків. Встановлено критичні її

---

---

величини для різних сільськогосподарських культур, при яких ще не порушується обмін речовин. Наприклад, для ярої пшениці критична величина всисної сили листків у період куціння–трубкування становить 0,81–0,91 мПа, трубкування–колосіння – 1,0–1,1, а під час наливу зерна – 1,11–1,21 мПа.

Надійним є показник електричного опору тканин листка, який перебуває у зворотній залежності до вологості ґрунту і вмісту води в листках. При електричному опорі тканини листка в межах 500–900 кОм рослини потребує у поливі не відчувають. Підвищення цього показника до 1000–1500 кОм свідчить про необхідність поливу. Електричний опір 2000 кОм і вище є показником різкого водного дефіциту в листках. Фізіологічні показники дозволяють найбільш правильно визначити строки поливу і тому сприяють раціональній і економічній витраті поливної води.

В умовах надлишку вологи необхідно застосовувати системи меліоративних заходів щодо зниження рівня ґрунтових вод.

**Антитранспіранти.** Для зменшення інтенсивності транспірації і витрати води посівами використовують антитранспіранти, дія яких полягає в регулюванні стану продихів або у створенні поверхневої плівки, що затримує випаровування з поверхні листка.

До речовин, що регулюють ширину отвору продихів, належать фенілмеркурацетат, абсцизова кислота та інші. Механізм їх дії полягає у зменшенні тургору замикаючих клітин, що приводить до закривання продихів. До другої групи речовин, антитранспірантів плівкового типу, належать полімерні матеріали – поліетилен, поліпропілен, полістирол, полівінілхлорид, латекс. При обробці рослин розчином таких речовин на поверхні листків утворюється різної товщини плівка, яка сприяє зменшенню транспірації більш ніж на 50% і не впливає на радіаційний баланс листків. Інтенсивність фотосинтезу при цьому не знижується.

Застосування антитранспірантів ефективне лише на добре зволжених ґрунтах. При нестачі вологи у ґрунті вони неефективні.

### **Питання для самоконтролю**

1. Значення води в житті рослинного організму і формування врожаю сільськогосподарських культур.
2. Що називається осмосом?
3. Чому рослинну клітину можна розглядати як осмотичну систему?

- 
- 
4. Що називається осмотичним тиском?
  5. Від чого залежить величина осмотичного тиску?
  6. Що називається всисною силою клітини?
  7. Від чого залежить величина всисної сили?
  8. У яких випадках клітини віддають воду оточуючому розчину, у яких поглинають?
  9. Що таке плазмоліз, циториз? Коли виникає такий стан клітини?
  10. Від чого залежить величина водного потенціалу?
  11. Що таке водний потенціал, як його визначити?
  12. Пояснити, чому під час посухи недоцільно вносити добрива під посіви.
  13. Виявлення кореневого тиску. Явища плачу і гутації.
  14. Залежність поглинальної діяльності кореневої системи від умов середовища і стану рослин.
  15. Транспірація, її біологічне значення.
  16. Види транспірації, регуляція продихової і позапродихової транспірації.

## **1.5. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ**

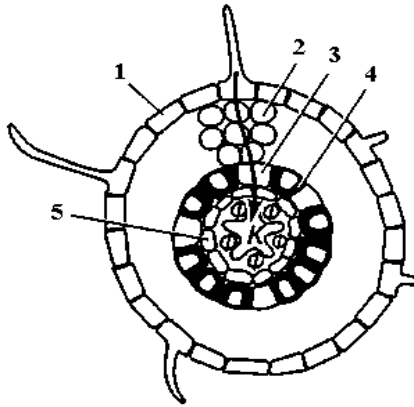
### **1.5.1. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин**

Вищі рослини переважно кількість необхідних мінеральних елементів поглинають через кореневу систему, тому це живлення називають кореневим. Воно є одним із основних факторів регуляції росту, розвитку і продуктивності рослин. Основна кількість органічної речовини створюється у процесі фотосинтезу за рахунок вуглекислого газу повітря, води, світлової енергії Сонця. Водночас інтенсивність фотосинтезу значною мірою визначається рівнем забезпечення рослин елементами мінерального живлення, оскільки вони є складовою частиною рослин або беруть безпосередню участь у синтезі основних сполук – білків, амінокислот, хлорофілу та інших, які визначають кількість і якість урожаю.

Поглинання мінеральних елементів коренем здійснюється в зоні поглинання (кореневих волосків). В цій зоні певні клітини епідермісу утворюють трубочкоподібні бічні вирости – кореневі волоски, які виконують основну роботу з поглинання води і мінеральних речовин. У двосім'ядольних рослин всі клітини епідермісу здатні утворювати

кореневі волоски, у односім'ядольних – лише частина клітин. Довжина корневих волосків – 100–1000 мкм, діаметр – 5–17 мкм, на 1 мм<sup>2</sup> поверхні кореня залежно від виду рослин їх може бути від 2 до 100 штук.

Кореневий волосок росте верхівкою, і саме там утворюється вакуоля. Лише в стані росту кореневий волосок виконує роботу з поглинання води і мінеральних іонів. Тривалість життя корневих волосків може бути різною: у багатьох рослин вони швидко зношуються і відмирають через кілька днів, а у пшениці можуть зберігатись до 10 тижнів. Однак на нижній ростучій частині кінчика кореня постійно утворюються нові кореневі волоски.



**Рис. 42. Поперечний зріз молодого кореня:**

1 – епілема; 2 – паренхіма кори; 3 – пропускні клітини;  
4 – ендодерма; 5 – перицикл; Ф – флоема; К – ксилема

Поперечний рух іонів у корені (рис. 42) відбувається крізь однорядну епілему (епідерміс з корневими волосками), далі крізь клітини паренхіми кори, багатої міжклітинниками. Клітини кори мають тонкий шар цитоплазми, а на центральну вакуолю припадає 90% об'єму протопласта. Протопласти клітин епілеми і кори зв'язані між собою великою кількістю плазмодесм. Численні міжклітинники залежно від ситуації заповнені водою або повітрям. Міжклітинники кори, заповнені повітрям, відіграють важливу роль в аерації кореня. Останній внутрішній шар первинної кори побудований з одного шару міцно з'єднаних клітин з потовщеними клітинними оболонками без

---

---

міжклітинників, які зуть ендодермою. Екваторіальна частина клітинних стінок клітин ендодерми просякнута гідрофобним суберином, а іноді і лігніном (так звані пояски Каспарі), що роблять стінки клітин непроникними для води і розчинених в ній речовин. Деякі з клітин ендодерми залишаються тонкостінними (пропускні клітини), через них відбувається просування в радіальному напрямку води і мінеральних речовин. Ендодерма, як бар'єр відділяє кору від центрального циліндра.

Внутрішня частина молодого кореня – центральний циліндр – складається з провідних тканин (первинної ксилеми і первинної флоєми), оточених одним або кількома шарами паренхімних клітин, які зуть перициклом.

### **1.5.2. Необхідні рослині макро- і мікроелементи, їх фізіологічна роль та порушення при нестачі**

Усі хімічні елементи за кількісним вмістом поділено на три групи. Десять з них, які необхідні у найбільшій кількості (від 10 до 0,01% сухої маси рослини), належать до групи **макроелементів**. Це такі елементи: вуглець, водень, кисень, азот, калій, фосфор, магній, кальцій, сірка, залізо. Елементи, що містяться в рослині у значно меншій кількості (від 0,001 до 0,00001%), складають групу **мікроелементів**. Серед них – бор, марганець, цинк, молібден, кобальт і деякі інші.

Третю групу складають **ультрамікроелементи**. Їх вміст у золі рослин не перевищує  $10^{-6}$ – $10^{-12}$  відсотків. Це свинець, срібло, літій, ртуть, миш'як та ін.

Такий поділ елементів на три названі групи досить умовний, тому що їх кількість може значно змінюватися. Більш доцільною є класифікація елементів за їх біологічним значенням і фізіологічними функціями.

Усі хімічні елементи, що входять до складу рослинного організму, за їх фізіологічною функцією поділяють на дві групи. Перша група – це структурні елементи, що входять до органічних сполук, які утворюють компоненти структури рослини. Друга група елементів – ті, що входять до складу речовин, які регулюють процеси (ферменти) або мають вплив на стан чи властивості структурних компонентів клітини (наприклад, іони  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ). Це регуляційні елементи.

---

Майже всі мінеральні елементи надходять до рослини через кореневу систему. Рослини, що ростуть у польових природних умовах, забезпечуються поживними речовинами ґрунту, наявність яких не завжди оптимальна для отримання високого врожаю.

Щоб створити оптимальні умови мінерального живлення для рослин, необхідно знати фізіологічну роль того чи іншого елемента і кількісну потребу рослин у ньому. Розглянемо фізіологічну роль найважливіших елементів мінерального живлення рослин.

**Макроелементи. Азот.** Фізіологічне значення азоту визначається насамперед тим, що він є складовою частиною амінокислот, білків, нуклеїнових кислот, ростових речовин (ауксину), хлорофілу, алкалоїдів, окремих вітамінів і багатьох життєво важливих органічних сполук, які становлять основу протоплазми. Висока реакційна здатність білків є основним фактором рухомості й еластичності структур протоплазми, їх здатності змінюватися відповідно до змін умов існування рослинного організму. Саме білковими сполуками зумовлена біокаталітична активність процесів, що відбуваються у живій системі.

У ґрунті азот міститься переважно у трьох видах сполук: амонійних солях, нітратних солях, органічних сполуках у вигляді різних рослинних і тваринних решток і продуктів їх розпаду (амінокислоти, пептиди, аміни). Рослини засвоюють переважно нітратну й аміачну форми азоту, запаси яких становлять не більше 1–2% загальної його кількості у ґрунті. Тому навіть багаті на органічну речовину чорноземи мають не більше 200 кг доступного азоту в орному шарі 1 га площі. Такої кількості азоту достатньо для отримання високого врожаю зерна. У дерново-підзолистих ґрунтах з низьким вмістом органічної речовини легкодоступних форм азоту у 3–4 рази менше. Наприклад, для формування урожаю зерна пшениці 20–25 ц/га потрібно 60–70 кг азоту; урожаю бульб картоплі 250–300 ц/га – близько 120–150 кг. При раціональному веденні сільськогосподарського виробництва ґрунт не тільки не виснажується, але навіть збагачується легкодоступними формами азоту. Джерелом накопичення його є мікроорганізми – фіксатори молекулярного азоту атмосфери і застосування органічних і мінеральних добрив.

Умови азотного живлення мають великий вплив на лінійний ріст і розвиток рослин. При азотному голодуванні гальмується ріст як окремих органів, так і всієї рослини; листки набувають світло-жовтого кольору і передчасно жовтіють; стебла стають тонкими. Однобічне азотне живлення, особливо у другій половині вегетації, сприяє

---

---

формуванню великої вегетативної маси, затримує утворення генеративних органів. Такі рослини характеризуються підвищеним вмістом протеїну. Але це збільшення не завжди супроводжується зростанням біологічної і господарської цінності врожаю.

**Фосфор.** Роль фосфору, як і азоту, для рослинного організму надзвичайно важлива. Він належить до елементів-органогенів. У вигляді залишку фосфорної кислоти фосфор входить до складу таких конституційних речовин, як нуклеїнові кислоти, нуклеопротейди, фосфатиди, до складу окремих запасних речовин, проміжних продуктів обміну, високоенергетичних сполук – рибулозодифосфату, фосфогліцеринової кислоти, фосфогліцеринового альдегіду, аденозинфосфатів (АМФ, АДФ, АТФ та ін.). Фосфор є складовою частиною коферментів, які беруть участь у процесах фотосинтезу і дихання (НАД, ФАД, НАДФ, КоА та ін.).

Конституційні сполуки фосфору відіграють особливу роль при побудові ядер (входять до складу ДНК), біологічних мембран. Сполуки фосфору беруть безпосередню участь в енергообміні при таких фізіологічних процесах, як поглинання і транспорт елементів мінерального живлення, перетворення і переміщення запасних органічних сполук. Основною запасною формою фосфору в рослинах є кальцій-магнієва сіль інозитфосфорної кислоти – фітин, який широко розповсюджений у рослинах. Найбільша кількість його міститься у насінні (0,5–2% на суху речовину), особливо конопель, соняшнику, сої, вівса. При проростанні насіння фітин гідролізується до шестиатомного спирту інозиту і фосфорної кислоти, які використовуються для живлення зародка і молодого паростка. В усіх тканинах рослин присутні фосфорні ефіри цукрів – сахарофосфати, які відіграють провідну роль у процесах перетворення цукрів при диханні (наприклад, гліколіз), темновій фазі фотосинтезу та інших процесах метаболізму.

Фосфор поглинається коренями з ґрунту у вигляді вищого окислу  $\text{PO}_4^{3-}$ . Поряд з цією формою до рослин можуть надходити також іони  $\text{HPO}_4^{2-}$  і  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ . Фосфорному живленню належить велике значення в початковий період росту і розвитку, оскільки він прискорює ці процеси, сприяє кращому засвоєнню поживних речовин, поглинанню вологи. Мінеральні фосфати, які накопичуються у клітинному соку, беруть участь в утворенні буферних розчинів, які регулюють величину рН клітини. Специфічною властивістю фосфору є здатність прискорювати репродуктивний розвиток рослин, скорочувати вегетаційний період. Метаболізм фосфатів у рослині

---

залежить від багатьох умов. При нестачі води порушуються процеси фотосинтетичного й окислювального фосфорилування. Азотне голодування призводить до зменшення надходження фосфору в кореневу систему і пересування його до надземних органів. Низька температура зменшує інтенсивність поглинання і метаболізму фосфору, що викликає затримку росту і зниження продуктивності рослин.

Потреба різних рослин у фосфорі неоднакова. Зокрема, злакові поглинають більше фосфору, ніж бобові.

Як основне фосфорне добриво, найбільш широко використовують солі ортофосфорної кислоти – суперфосфат. На дерново-підзолистих кислих ґрунтах добрі наслідки забезпечує фосфоритне борошно. Перспективними як фосфорні добрива є поліфосфати.

**Калій.** Вважається, що калій не входить до складу органічних сполук клітини і перебуває лише в іонній формі. Свідченням цього може бути те, що значна частина калію легко вимивається водою з непошкоджених органів рослини, зокрема листків. Проте, останнім часом на підставі експериментальних дослідів висловлюється думка, що цей елемент знаходиться у рослині не тільки в іонній формі; він може утворювати лабільні комплекси з колоїдами. Це має важливе значення для біологічних функцій мембран, зокрема мембран хлоропластів і мітохондрій.

Калій підвищує гідратацію колоїдів цитоплазми, її водоутримуючу здатність і сприяє стабілізації структури органоїдів і протопласта в цілому. Маючи вплив на гідрофільність колоїдів цитоплазми, калій регулює водопоглинаючу здатність клітини, має певний вплив на регуляцію стану продохів. Цей елемент активує діяльність понад 60 ферментів, зокрема синтетази крохмалю. Посилюючи обмін вуглеводів, він сприяє підвищенню зимостійкості і морозостійкості рослин.

Калій надходить до рослин у формі катіонів  $K^+$ .

У ґрунті міститься велика кількість сполук калію, але більшість із них недоступна рослинам. Тому для оптимального їх росту і розвитку необхідне застосування гною та мінеральних добрив, що містять калій.

**Сірка.** Фізіологічна роль сірки, як елемента-органогену, зумовлена тим, що вона у формі сульфогідрильної ( $R - SH$ ) і дисульфідної ( $R - S - S - R$ ) груп входить до складу важливих конституційних сполук: окремих білків, ферментів, вітамінів і деяких фізіологічно активних речовин.

---

Сірка надходить до рослин здебільшого у мінеральній формі – у вигляді сульфатних іонів, але може надходити і у складі окремих амінокислот.

Особливе значення сірки полягає в тому, що вона входить до складу коензиму-А, зумовлюючи його різнобічну високу активність завдяки тіоефірному зв'язку. За місцем цього зв'язку можливе приєднання ацетильної групи з утворенням ацетил-КоА ( $\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{S}\text{-CoA}$ ), який бере участь в основних реакціях біосинтезу ліпідів, конденсації мономерних молекул до поліпептидних ланцюгів. Він є центром вуглеводного і жирового обміну клітини.

Сірка входить до складу незамінної амінокислоти метіоніну, яка у свою чергу є складовою частиною активного центру багатьох ферментів. Саме метіонінові залишки у складі молекули білка зумовлюють його гідрофобні властивості. Сірка визначає активність і спрямованість багатьох метаболічних процесів. Крім того, сірка входить до ефірних олій родини хрестоцвітних.

У ґрунті сірка перебуває в органічній і неорганічній формах. Переважає органічна форма у вигляді рослинних і тваринних залишків. Неорганічна міститься головним чином у формі сірчаноокислих солей кальцію, магнію і натрію. Саме така форма сірки ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) доступна рослинам. Менш окислені ( $\text{SO}_2$ ) або більш відновлені ( $\text{H}_2\text{S}$ ) форми її токсичні для рослин.

Поглинута у формі сульфатів сірка відновлюється в рослині й асимілюється при синтезі білків.

Метаболізм сірки в рослині пов'язаний з азотним обміном. В умовах надмірного живлення нітратним азотом посилюється окислення сульфогідрильних груп, що призводить до порушення білкового обміну.

Спеціальних сірчаних добрив промисловість не випускає. Сірка, як домішка, входить до складу фосфорних, частково калійних і калійно-магnezійних добрив. Інколи застосовують елементарну сірку.

**Натрій.** При нестачі калію натрій має позитивний вплив на ріст і розвиток окремих видів рослин. Значну кількість цього елемента можуть нагромаджувати рослини-галофіти, які ростуть на засолених ґрунтах. Натрій здатний заміщувати калій у поглинальному комплексі ґрунту і таким чином підвищувати доступність останнього для рослин.

Фізіологічна роль натрію інколи аналогічна калію. Наприклад, обидва елементи взаємозамінні при дії на осмотичні властивості клітини, тобто натрій теж сприяє гідратації цитоплазми. Разом з тим,

---

---

якщо калій активує ферментні системи, сприяючи поєднанню субодиниць ферментних білків, то натрій, навпаки, стимулює їх дисоціацію.

У переважної більшості рослин натрій не входить до числа необхідних елементів. Проте, наявність його у ґрунті, як наголошувалося, має позитивний вплив на рухомість і швидкість поглинання калію і посилення окремих фізіологічних процесів. Підвищена ж кількість засвоюваних форм натрію у ґрунті є шкідливою, оскільки порушує необхідний баланс катіонів рослини.

**Кальцій.** Кальцій належить до важливих елементів мінерального живлення. Однією з основних його властивостей є здатність впливати на такі фізико-хімічні показники цитоплазми, як густина і проникність. Кальцій є антагоністом одновалентних катіонів, особливо водню. Крім регуляторної ролі, він має і структурну, будучи основою серединних пластинок, що склеюють оболонки сусідніх клітин.

Цей елемент впливає на стан біоколоїдів, ступінь їх гідратації. Він накопичується у старих тканинах і органах рослин у формі оксалатів, пов'язуючи щавлеву кислоту, яка у вільному стані є досить токсичною для цитоплазми. Тому у даному випадку кальцій сприяє знешкодженню щавлевої кислоти. Одночасно цей факт свідчить про неможливість транспортування кальцію від старих органів до молодих, тому що всі солі, утворені кальцієм з органічними кислотами, нерозчинні у воді. Транспорт вільних іонів  $\text{Ca}^{2+}$  здійснюється через провідну систему ксилеми. Вміст кальцію вищий у наземних органах рослини, ніж у підземних. Цей елемент входить до складу комплексів клітинних органел – ядер, хлоропластів, мітохондрій, у вигляді неорганічних фосфатів та іонів. При взаємодії з негативно зарядженими іонами фосфоліпідів кальцій стабілізує мембрани і зменшує їх пасивну проникність. Він входить до складу фітину і пектинів.

Майже всі реакції, що активуються калієм, інгібуються кальцієм. Разом з тим, кальцій активує діяльність окремих ферментів, наприклад, ферментів – переносників електронів в електронтранспортному ланцюзі при фотосинтезі.

**Магній.** Як і кальцій, цей елемент надходить до рослини у формі катіона ( $\text{Mg}^{2+}$ ), але на відміну від кальцію нагромаджується переважно в молодих органах і тканинах рослин. Магній входить до складу молекули хлорофілу, а отже, без його участі не може відбутися процес фотосинтезу. Він є поліфункціональним елементом. Багато

---

---

його функцій подібні до функцій калію і кальцію. Існує думка, що магній сприяє надходженню і руху по рослині фосфору. Разом з фосфором він входить до складу фітину, а тому бере участь у енергетичному обміні клітини. Входить магній і до складу пектинових речовин. Він відіграє важливу роль у вуглеводному обміні, активує ферменти фосфатази, які беруть участь в синтезі і гідролізі сполук глюкози з фосфорною кислотою, є кофактором багатьох ферментів, зокрема ферментів циклу Кальвіна.

Магній пов'язує велику і малу субодиниці рибосоми і підтримує її функціональну активність.

**Мікроелементи.** Мікроелементи характеризуються високою специфічністю і незамінністю. Завдяки участі у ферментативних реакціях вони впливають на обмін речовин, прискорення розвитку рослин, підвищення їх стійкості до грибкових і бактеріальних хвороб, а також до несприятливих зовнішніх факторів (посухи, низьких або високих температур повітря і ґрунту).

Мікроелементи входять до складу простетичних груп ферментів і контролюють такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, перетворення речовин та ін. Інакше кажучи, мікроелементи є активаторами активаторів, тобто активаторами ферментів. Незважаючи на близькість функцій мікроелементів, кожний з них характеризується певною специфічністю дії.

**Бор.** Цей елемент у складі ферментів не знайдено, але участь його в багатьох ферментативних процесах доведена. Він позитивно впливає на процес поділу клітин, вуглеводний і білковий обмін. Найбільша кількість бору міститься в паренхімній тканині листової пластинки молодих рослин. Він сприяє нуклеїновому обміну. Бор впливає на диференціацію і поділ тканини на елементи ксилеми і флоєми, тому особливо необхідний на початковому етапі онтогенезу рослин. Він необхідний також для утворення бульбочок на коренях рослин родини бобових.

Бор не може пересуватись від старих органів рослини до молодих ростучих тканин. Тому при борному голодуванні хворіють і відмирають у першу чергу верхівкові частини стебел рослин.

**Мідь.** Мідь має безпосереднє відношення до фотосинтезу і дихання. Значна кількість цього мікроелемента концентрується у хлоропластах, входячи до пластохінону. Пластохінон відіграє важливу роль у перенесенні електронів при фотосинтезі. Крім того, мідь входить до складу ряду оксидаз – поліфенолоксидази, цитохромоксидази. Вона захищає від розпаду хлорофіл, прискорює біосинтез триптофану.

---

---

Згідно з концепцією Б.А.Рубіна, входячи до складу широкого спектра ферментних систем дихання, мідь забезпечує рослинам стійкість до несприятливих факторів середовища, зокрема до температурних і фітопатогенних, підвищує солестійкість.

**Цинк.** Цинк входить до складу ряду ферментів, бере активну участь в окислювально-відновних процесах, посилює дихання, стабілізує його при високих температурах, бере також участь у вуглеводному і білковому обміні і позитивно впливає на утворення ауксинів і хлорофілу. При достатньому забезпеченні цинк може пов'язуватися із сірковмісними та іншими амінокислотами – цистеїном, гістидином, триптофаном, лізином, серином. Цинк регулює вміст ДНК і РНК у клітині, підвищує активність фотосинтезу, активує надходження до рослин азоту, калію, кремнію, марганцю.

**Молібден** відіграє важливу фізіологічну роль у синтезі, перетворенні і пересуванні вуглеводів по рослині. Маючи важливий вплив на розвиток азотобактера у ґрунті, він відіграє помітну роль у біологічній фіксації атмосферного азоту і в азотному обміні рослинного організму. Молібден входить до складу нітратредуктази і бере участь у процесі відновлення нітратів у кореневій системі та в листках рослин. При нестачі молібдену зменшується вміст загального і білкового азоту, уповільнюється відновлення нітратів, що надійшли до рослин, внаслідок чого зменшується синтез амінокислот. Молібден є також незамінним металокомпонентом ферментів, які беруть участь у тканинному диханні.

Рухомість ґрунтового молібдену і його доступність рослинам залежить не тільки від наявності валових форм, але також від ступеня окультуреності ґрунту і застосування добрив. Фізіологічно кислі добрива, особливо при внесенні їх на невапнованих малобуферних піскових ґрунтах, посилюють молібденове голодування. Аналогічний вплив має надлишок у ґрунті важких металів – свинцю, міді, цинку та ін.

**Марганець.** Існує думка, що забезпечення рослин марганцем визначає ріст і морфогенез органів рослин. При дефіциті цього елемента спостерігається затримка фази розтягування клітин, особливо, у кореневій системі.

Виявлено вплив марганцю на переміщення індолілоцтової кислоти і на проростання насіння. Він активує надходження цієї сполуки з насіння до паростків, сприяє утворенню компонентів “індолілоцтова кислота-дезоксирибонуклеїд”, які впливають на морфогенез рослин.

При проростанні насіння марганець сприяє процесам гідролізу і пересуванню фосфорних сполук з насінини до стебла і коренів, прискорюючи біосинтез органічних фосфорних сполук у рослині. Нестача його викликає значний дефіцит індолілоцтової кислоти, порушення транспорту фосфору до наземних органів рослини.

Ступінь забезпечення та інтенсивність поглинання марганцю тісно пов'язані із значенням рН ґрунту. При реакції ґрунтового розчину, близькій до нейтральної або лужної (рН 6,5–7,5), розчинність цього елемента і його засвоєння зменшуються.

**Хлор.** У рослині хлор міститься в дуже малій кількості. Він впливає на функції хлоропластів (фотосинтетичне фосфорилювання), бере участь у процесах виділення.

Крім розглянутих нами, рослина потребує таких мікроелементів, як кобальт, ванадій, хром та інші.

Дія кожного макро- чи мікроелемента специфічна і не може бути замінена іншим. Відсутність або навіть різка нестача будь-якого з них призводить до порушення процесів метаболізму, а отже – до гальмування росту і розвитку рослини, зниження її продуктивності або повної загибелі.

Найбільш характерними ознаками нестачі окремих елементів є такі:

Елемент	Зовнішні ознаки нестачі
1	2
Азот	Уповільнення росту органів, блідо-зелене забарвлення листків (у капусти і брукви спостерігаються оранжеві і червоні відтінки); бруньки можуть відмирати, цвітіння і плодоношення послаблюються; у злаків зменшується площа листків, спостерігається їх раннє відмирання. Стебла короткі і тонкі.
Фосфор	Листки набувають темно-зеленого забарвлення з блакитнув-ватим або фіолетовим (наприклад, у кукурудзи, томатів) відтінком. У капусти і турнепсу відтінок пурпуровий. Листки набувають темного, інколи чорного кольору, закручуються і передчасно засихають. При нестачі фосфору, як і у випадку нестачі азоту, уповільнюється ріст рослин, цвітіння слабке, листки передчасно обпадають.

1	2
Калій	Забарвлення листків змінюється на темно-зелене із блакитнув-ватим і бронзовим відтінками (у картоплі, томатів). Краї листків зморшкуваті, закручуються донизу. Міжвузля вкоро-чені, дольки у складних листків тісно розміщені, стебла вилягають і поникають суцвіття. У злаків при гострому голодуванні інколи спостерігаються посилене кущіння і відсутність квітконосного стебла, зменшення довжини міжвузля, слабкий розвиток кореневої системи.
Кальцій	Молоді листки часто деформовані, кучеряві, з плямами; краї листової пластинки хлоротичні. Нерідко припиняється розвиток тканин мезофілу листка, стебла, квітконосів. Відбувається набрякання пектинових речовин, що входять до складу середньої пластинки клітинних оболонок, а це призводить до руйнування клітин. Корені розвиваються повільно, набувають драглистої консистенції, ослизнюються і відмирають. Відмирають часто верхівкові бруньки рослин.
Магній	Краї листків і тканини між жилками жовті, червоні, фіолетові внаслідок руйнування хлорофілу; жилки зелені. Фази розвитку рослин запізнюються. Симптоми голодування дуже варіюють, що утруднює діагностику голодування, яке пов'язане з прогресуючим хлорозом, що розповсюджується від нижніх листків до верхніх.
Сірка	Виникнення хлорозу, насамперед, у жилках листка; тканина між жилками ще тривалий час залишається зеленою. Потім близько основи листової пластинки виникають червоненькі плями; з часом тканини з цими плямами відмирають. У томатів можуть формуватися тверді і дерев'яністі видовжені стебла, добре розвинена і розгалужена коренева система, але діаметр коренів, як і стебел, малий.
Бор	Відмирання твірної меристеми кореня і стебла; відмирання верхівкових бруньок і листків; відсутнє цвітіння. Стебла і ли-стки іноді потовщуються і деформуються. Типові симптоми – спонтанні розриви тканини, особливо запасуючих органів, наприклад, коренеплодів турнепсу; гниль сердечка у цукрових буряків.

1	2
Цинк	Пожовтіння листків, поява некротичних плям, які набувають пурпурового забарвлення; асиметричність листків; вкороченість пагонів, дрібнолистість.
Молибден	Поява хлорозу у вигляді крапчастості, плямистості або загального пожовтіння листків з наступним їх в'яненням і "опіком". У бобових гальмується утворення корневих бульбочок.
Мідь	Хлороз молодих листків, втрата тургору. У злакових – крайовий і верхівковий некроз листків, поступове їх засихання, зменшення стеблостою і слабе формування насіння (пустозерність).

Візуальна діагностика можлива і правильна лише за умов значного надмірного голодування. При слабкому або непомітному голодуванні симптоми зовнішніх ознак нечіткі і не завжди можуть бути вірогідними. Проте, таке голодування часто призводить до помітного зниження врожаю, погіршення його якості. Щоб цього не трапилось, потрібно використовувати біохімічний контроль забезпечення рослин необхідними елементами мінерального живлення, який полягає у визначенні вмісту цих елементів в окремих (індикаторних) органах рослин або ж у цілій рослині лабораторно-аналітичним методом.

### 1.5.3. Надходження речовин у рослину. Іонофори

Надходження поживних речовин до рослини залежить від їх припливу до поверхні коренів. Існує три способи, якими забезпечується контакт поживних речовин з кореневою системою. Перший спосіб має назву кореневого перехоплення і полягає в тому, що коренева система у процесі постійного росту займає все більші і більші об'єми ґрунту, у якому містяться поживні речовини, перехоплює і поглинає їх. Другий – це спосіб масового потоку поживних речовин, що рухаються у формі ґрунтового розчину разом з водою до поверхні коренів і поглинаються ними. Третій спосіб – надходження поживних речовин до коренів за градієнтом концентрації.

При поглинанні мінеральних елементів біля поверхні кореня їх концентрація зменшується. Внаслідок цього виникає градієнт

---

---

концентрації, завдяки якому нові іони рухаються в бік кореневої системи.

Усі три способи забезпечують кореневу систему поживними елементами і сприяють мобілізації мінеральних речовин ґрунту. Спосіб руху елемента у ґрунтового розчині залежить від іона, у вигляді якого цей елемент поглинається рослиною. Наприклад, кальцій і магній ( $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ) надходять до кореневої системи головним чином за рахунок масового потоку і кореневого перехоплення; катіони  $\text{K}^+$  – за рахунок дифузії і масового потоку; аніони  $\text{PO}_4^{3-}$  – тільки шляхом дифузії.

На сьогодні науковці вважають, що існує кілька механізмів надходження поживних речовин до клітини:

- проста дифузія речовини крізь пори мембрани за градієнтом концентрації;
- проходження розчиненої речовини крізь пори мембрани з потоком розчинника;
- дифузія речовин, що розчиняються в ліпідах, крізь ліпідну фазу мембрани;
- полегшена дифузія, при якій речовини проникають крізь мембрану у вигляді комплексу їх з мембранними переносниками;
- обмінна дифузія, коли молекули й іони зовнішнього середовища і цитоплазми обмінюються (шляхом утворення комплексу з мембранними переносниками) молекулами та іонами такого ж виду, і тому концентрація їх у клітині не змінюється;
- активний транспорт, який вимагає витрат енергії для перенесення речовин через мембрану;
- піноцитоз.

Спочатку речовина підходить до мембрани, потім взаємодіє з її компонентами певним способом і проникає крізь неї. Після проникнення до клітини речовина підключається до метаболічних процесів.

Активність і швидкість поглинання органічних і мінеральних елементів живлення рослиною і проникнення через клітинну мембрану залежать від особливостей будови їх молекули і хімічних властивостей. Наприклад, чим більше у сполуки гідроксильних груп, тим повільніше вона проникає через біологічну мембрану. Серед речовин, що мають по кілька гідроксильних груп, найповільніше проникає маніт –  $\text{C}_6\text{H}_8(\text{OH})_6$ ; трохи швидше гліцерин –  $\text{C}_3\text{H}_5(\text{OH})_3$ ; ще швидше етиленгліколь –  $\text{C}_2\text{H}_5(\text{OH})_2$  і найшвидше етиловий спирт –  $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$ .

---

---

Невисоку проникність мають речовини, у яких є карбоксильні радикали або аміногрупи. Сполуки, що мають етилові і метилові радикали, проникають до клітини досить швидко. Серед катіонів калій і натрій проникають швидше, ніж кальцій і магній. З різною швидкістю проникають до клітини катіони й аніони однієї і тієї ж солі. Наприклад, з  $(\text{NH}_4)\text{SO}_4$ , клітиною швидше поглинається  $\text{NH}_4^+$ , а з  $\text{KNO}_3 - \text{K}^+$ ; у  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  обидва іони мають однакову швидкість надходження до клітини. Швидкість поглинання іонів залежить не стільки від розміру і маси молекули, скільки від особливостей її будови, валентності.

**Пасивний транспорт розчинених речовин.** Пасивний транспорт – це надходження речовини до клітини із зовнішнього розчину без витрат метаболічної енергії шляхом полегшеної дифузії по вільному простору клітинних стінок і гідрофільних каналах цитоплазматичних мембран.

Основою пасивного пересування речовин є дифузія, яка виникає при наявності градієнта концентрації будь-якої речовини і триває до його вирівнювання. Градієнт, що є передумовою дифузії, може бути представлений як різниця концентрацій. Кількість речовини, що дифундує за одиницю часу через умовний поперечний розріз, залежить від величини градієнта, природи дифундуючої речовини і температури. Надходження речовин шляхом дифузії має важливе значення при пересуванні лише на невеликі відстані у зв'язку з дуже малими коефіцієнтами дифузії.

Клітинні стінки мають пори діаметром 5–20 нм, тому вони легкопроникні для іонів мінеральних солей, діаметр яких не перевищує 0,4–0,6 нм. Але подальший рух їх через мембрану за градієнтом концентрації відбувається повільно. Швидкість проникнення речовини через мембрану клітини обернено пропорційна квадратному кореню з молекулярної маси і прямо пропорційна градієнту концентрації і розчинності цієї речовини в ліпідах мембрани.

Надходження речовин шляхом дифузії повинно призвести до зрівноваження концентрацій, але цього насправді не відбувається завдяки подальшому їх пересуванню всередину клітини.

**Вільний простір клітини.** У процесах поглинання і пасивного транспорту іонів поряд із цитоплазмою велике значення належить і клітинній оболонці. Це значення пов'язане насамперед з вільним простором.

Під *вільним простором* розуміють ту частину загального об'єму тканин кореневої системи, яка доступна пасивному

---

---

проникненню іонів або молекул із зовнішнього розчину. Він становить не більше 4–6% загального об'єму кореня і складається з міжклітинників і пухкої первинної оболонки клітинних стінок.

Для електролітів вільний простір умовно поділяють на водний простір і донанівський простір. Водним називається та частина вільного простору, до якої дифундують аніони і нейтральні молекули і концентрація у якому дорівнює концентрації зовнішнього розчину.

Донанівський простір локалізований біля клітинних стінок, у яких групи пектинових речовин мають вільні негативні заряди.

Надходження елементів до вільного простору відбувається досить швидко. Воно певною мірою вибіркоче і може бути зворотним. Вільний простір як сукупність мікропорожнин клітинних стінок і міжклітинників, є безпосереднім живильним середовищем, з якого клітини вільно одержують необхідні їм речовини.

**Транспорт речовин з участю переносників.** Крім звичайної дифузії, надходження розчинених речовин здійснюється шляхом полегшеної дифузії. Цей транспорт відбувається без витрат енергії при проходженні молекул через мембрану за градієнтом концентрації. На відміну від дифузії, цей пасивний транспорт дуже специфічний. Його швидкість набагато вища, ніж швидкість звичайної дифузії, завдяки наявності в мембрані особливих білків-переносників.

Функціональне значення переносників полягає у забезпеченні пересування молекул крізь ліпідний бішар мембрани. Сполучившись із речовиною, що транспортується і сама не може проникнути крізь мембрану, переносник ніби “проштовхує” її крізь цю перепону. Мембранні переносники є високомолекулярними білками, які занурені в ліпідний матрикс мембрани і відповідним чином орієнтовані в ньому. За допомогою переносників транспортуються амінокислоти, моносахариди, нуклеотиди. Рух іонів і молекул крізь мембрану пасивною дифузією за участю білків-переносників – один з основних механізмів функціонування різних клітин організму.

Пасивний транспорт не може відігравати великої ролі у переміщенні розчинених речовин на далекі відстані, оскільки підпорядковується закону Фіка. Згідно з цим законом, пройдена завдяки дифузії відстань пропорційна не часу проходження, а квадратному кореню із цієї величини ( $S = \text{const} \times \sqrt{t}$ ). Наприклад, фарба флуоресцин дифундує при нормальних умовах у середньому 5 мм/год; за добу це становитиме  $5 \times \sqrt{24} \approx 25$  мм; за рік – відповідно  $25 \times \sqrt{360} \approx 0,5$  метра.

Головну роль у переміщенні речовин на далекі відстані, а також проти градієнта концентрації відіграють системи активного транс-

---

---

порту. Для їх дії потрібно витратити енергію. До системи активного транспорту належать іонні насоси, воднева помпа, іонофори та ін.

**Іонні насоси** розповсюджені в різних за спеціалізацією мембранах. Вони акумулюють або виділяють іони у напрямі, протилежному їх електрохімічним градієнтам, утилізуючи енергію АТФ. Тому іонні насоси одночасно є ферментами, що каталізують гідроліз АТФ. Їх основною функцією є не просто каталіз реакції гідролізу, але й використання енергії, яка вивільнилась при цьому процесі для транспорту іонів.

Транспортні АТФ-ази живої клітини можна поділити на дві великі групи. До першої належать протонні насоси  $H^+$ -АТФ-ази, що спеціалізуються на перенесенні іонів водню крізь матрикс мембрани. Друга група транспортних АТФ-аз діє як іонні насоси (Na, K-АТФ-ази).

**Протонна помпа.** Водневому насосу належить особлива роль у перенесенні іонів  $H^+$  крізь біологічну мембрану з використанням АТФ або НАДФ-Н. Цей насос бере участь у регулюванні внутрішньоклітинного рН, створенні мембранного потенціалу, нагромадженні і трансформації енергії, мембранному і далекому транспорті речовин, поглинанні мінеральних елементів та ін.

При активуванні  $H^+$ -помпи іони  $H^+$  викачуються з клітин. Внаслідок цього зростає мембранний електрохімічний потенціал, який створює електричний і хімічний градієнт водневих іонів. Електричний потенціал іонів  $H^+$  може використовуватись для транспорту катіонів  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  та інших за електричним градієнтом. У свою чергу хімічний градієнт є енергетичною основою для перенесення крізь мембрану аніонів  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$  та інших у симпорті з іонами  $H^+$  або ж для викачування надлишку іонів  $Na^+$  в антипорті з  $H^+$ .

Виникнення хімічного градієнта на мембрані може сприяти активному транспортуванню органічних сполук завдяки наявності в мембрані білків, здатних у таких умовах виявляти спорідненість із цукрами і зв'язувати їх. Відбувається перенесення цукрів на внутрішній бік мембрани, де мало іонів  $H^+$  і вивільнення протона і цукру. Цукри надходять до цитоплазми, а іони водню знову викачуються протонною помпою на зовнішню поверхню мембрани. У такому випадку іони  $H^+$  виконують каталітичну функцію. Аналогічним чином у симпорті з іонами  $H^+$  крізь мембрану можуть надходити аніони. Цей процес називається **вторинноактивним транспортом** і повністю залежить від первинного перенесення. Обов'язковою умовою роботи вторинноактивного транспорту є спорідненість потоків

---

речовин таким чином, що у одному з них витрачається енергія, нагромаджена у формі концентраційного градієнта іншої сполуки, яка переноситься. Якщо потоки транспортних речовин просторово спрямовані в один бік і зв'язані постійним відношенням, то процес називається *контранспортом*, або *симпортом*, у випадку зустрічних потоків – *протитранспортом*, або *антипортом*. Використовуючи сумісне перенесення речовин, клітина отримує цукри, амінокислоти, органічні кислоти, вітаміни, катіони та аніони.

**K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>-АТФ-ази.** Відомо, що внутрішньоклітинне середовище рослин значно багатше іонами калію і бідніше іонами натрію, ніж оточуюче зовнішнє середовище. Цією різницею викликається просування іонів, яке повинно компенсуватися їх надходженням. Для підтримання такого процесу необхідна досить велика поверхня клітини; наявність відповідних каналів у ліпідному шарі, де трансмембранні білки діють як специфічні переносники, потрібна також достатня кількість доступної енергії. Розглянемо приклад активного транспорту крізь мембрану іонів натрію (Na<sup>+</sup>). У зв'язку з тим, що концентрація Na<sup>+</sup> усередині більшості клітин менша, а калію більша, ніж в оточуючому середовищі, іони калію пориваються вийти з клітини, а іони натрію – проникнути до неї. Різниця концентрації цих елементів підтримується завдяки наявності в мембранах особливої системи, що відіграє роль насоса, який одночасно відкачує іони Na<sup>+</sup> з клітини і накачує в неї іони K<sup>+</sup>. Для протікання цього процесу використовується енергія від гідролізу АТФ.

Схему роботи калій-натрієвого насоса запропонували М.Лисовська і Д.Вахмістров (рис. 43). У клітинній мембрані молекула АТФ-ази орієнтована на зовнішню поверхню мембрани центрами, спорідненими до іонів K<sup>+</sup>, а на внутрішню – до іонів Na<sup>+</sup>. Гідролітичний центр її розміщений на цитоплазматичному боці мембрани. Працює насос за принципом відкривання і закривання каналів.

Необхідний для роботи насоса надлишок натрію всередині клітини досягається завдяки його дифузії за градієнтом концентрації разом з током води із зовнішнього середовища у середину клітини. У протоплазмі натрій міститься переважно у зв'язаному стані, що значною мірою визначає роботу насоса. Гідролізуючи молекулу АТФ протоплазми, АТФ-аза використовує вивільнену енергію для зміни своєї просторової конфігурації (положення – 1–3). При цьому іон натрію виштовхується з клітини в оточуюче середовище.

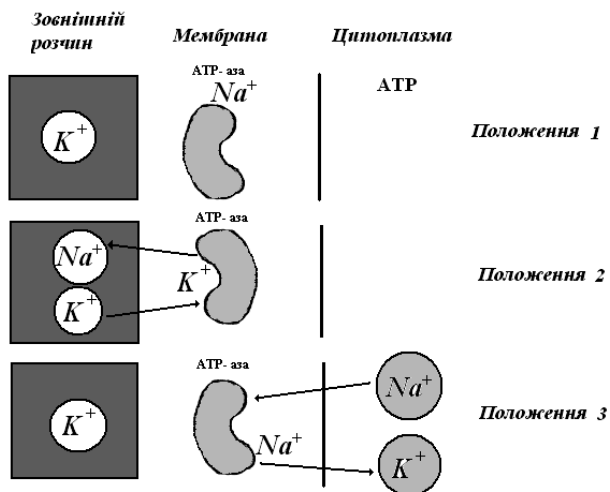


Рис. 43. Схема калій-натрієвого насоса

За рахунок розщеплення однієї молекули АТФ у зовнішнє середовище виштовхуються три іони натрію, а до цитоплазми надходять два іони калію. У зв'язку з тим, що з клітини виводиться більше заряджених часток, ніж акумулюється у ній, створюється мембранний потенціал, який і є умовою надходження калію до цитоплазми.

**Іонний транспорт по рослині.** Пересування речовин у рослині забезпечується двома основними процесами: транспіраційним, або висхідним, що несе воду і розчинені у ній поживні речовини від кореня до пагонів; течією асимілятів, або низхідною течією, що здійснює транспорт утворених при фотосинтезі речовин від листків до частин рослин, які знаходяться нижче (стебло, корінь та ін.) і вище (верхівка стебла, пагонів, плоди та ін.) листка. Висхідна течія здійснюється по ксилемі, що включає специфічні провідні елементи тканини – судини і трахеїди. Низхідна течія здійснюється по флоемі, яка складається із ситоподібних трубок і клітин-супутниць.

Перед тим, як потрапити до провідної системи, поживні речовини проходять через радіальну зону кореня.

Першим бар'єром при надходженні іонів у рослину є клітинна стінка, що складається з двох шарів первинної і вторинної оболонки. Тонка первинна оболонка молодих клітин із хаотично переплетених

---

---

фібрил целюлози пронизана сіткою, через яку можуть вільно проходити будь-які іони. Подальше формування первинної оболонки, яке супроводжується склеюванням фібрил і просочуванням їх пектиновими речовинами, надає їй інших фізико-хімічних властивостей.

Пектинові речовини у воді мають негативний заряд і завдяки цьому можуть зв'язувати катіони ( $\text{Ca}^{2+}$ ;  $\text{Mg}^{2+}$ ;  $\text{K}^+$ ;  $\text{Na}^+$ ).

З утворенням вторинної клітинної оболонки стабілізується структурне розміщення мікрофібрил; замість пектинових речовин роль матриксу виконує лігнін, який не адсорбує іонів. Лігніфіковані клітинні оболонки мають відкриті мікрокапіляри і тому можуть пропускати воду і невеликі молекули. З віком у целюлозних стінках клітин утворюється суберин у вигляді тонких пластинок. Суберин має гідрофобні властивості, тому оболонка стає непроникною для води. Такі суберинізовані оболонки є тільки у клітин ендодерми. Вони мають назву поясків Каспарі.

Целюлозні оболонки всіх клітин і міжклітинний простір рослини утворюють апопластну систему, або апопласт.

Апопластний рух іонів по оболонках екзодерми і мезодерми затримується поясками Каспарі. Лише певна частина іонів надходить до судин ксилеми апопластним шляхом завдяки наявності в ендодермі пропускних клітин. Основна ж кількість поживних елементів у рослинних тканинах переміщується симпластним шляхом.

Симпласт складається з протопластів усіх клітин, що сполучені одна з одною за допомогою плазмодесм.

Іони, що надійшли через плазмалему протопласта, можуть мігрувати по плазмодесмах без витрат енергії. Плазмодесми пронизують клітини кори, пояски Каспарі, ендодерми і паренхіму центрального циліндра у радіальному і поздовжньому напрямках. Число плазмодесм варіює в широких межах, залежно від віку тканин. Вони тісно пов'язані з ендоплазматичним ретикуломом, який сприяє симпластному транспорту. У радіальному переміщенні іонів значну роль відіграє кора коріння. Для таких іонів, як  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{K}^+$  вона є колектором. При невеликій концентрації іонів у зовнішньому середовищі більшість їх відразу ж надходить до насосів або молекул-переносників. Якщо ж ця концентрація підвищена, то поглинальні ділянки кореня за певний період будуть насичені. Тому частина іонів разом з током води буде рухатись пасивно по вільному простору до вільної поглинальної ділянки.

---

---

Таким чином, довжина шляху іонів з током води визначається активністю поглинальних ділянок, концентрацією іонів та швидкістю руху води крізь клітинні оболонки. При високому вмісті речовин у середовищі радіальний транспорт по симпласту швидко досягає стану насичення, внаслідок чого пасивний рух по вільному простору набуває першорядного значення.

Прямої залежності між транспортом іонів і водним током не існує. Лише половина речовин, що поглинаються, надходить пасивно до ксилеми. Рух речовин на радіальному шляху є ступінчастим процесом, на окремих етапах якого вода і солі рухаються незалежно, а на інших – разом. Роздільний рух має місце при проходженні крізь мембрани. Провідна роль у радіальному переміщенні належить механізмам активного транспорту. Присутні у клітині різноманітні ферментні системи полегшують цей процес і роблять його вибірконим. Сполуки, проникаючи через цитоплазматичні мембрани, утворюють у клітині ряд хімічних похідних, які за градієнтом концентрації переносяться вглиб системи і під час руху зазнають подальших хімічних перетворень. Зовнішня мембрана за нормальних умов є слабопроникною для хімічних комплексів, що утворюються у клітині. Цим визначається безперервність надходження поживних солей до клітини.

Активний транспорт іонів пов'язаний безпосередньо з окисно-відновними процесами клітини, а також з використанням макроергічних зв'язків АТФ. Різні проміжні продукти дихального метаболізму можуть бути акцепторами іонів. По симпласту відбувається транспорт не лише іонів, але й органічних електролітів (ауксин, органічні кислоти, амінокислоти) і неполярних молекул (наприклад, цукрів). Швидкість їх руху становить 2–4 см за годину, тобто набагато вища за швидкість звичайної дифузії.

Певна кількість поглинутих іонів утримується корневими клітинами, головним чином, у вакуолях. Клітинний сік виконує роль допоміжного депо поживних речовин, які мобілізуються при погіршенні умов мінерального живлення. Такий механізм сприяє рівномірному надходженню речовин до життєво важливих центрів, дає рослині можливість бути менш залежною від змін умов середовища.

Процеси поглинання речовин і виносу їх до ксилеми мають імпульсивний характер.

Рух речовин у радіальному напрямі якісно відрізняється від процесу передавання їх у надземні органи, тобто руху вздовж осі окремих органів рослини – стебла, пагонів та ін.

---

Головним шляхом транспорту іонів на далекі відстані є транспортний потік по судинах ксилеми. Перехід іонів до цих судин може бути пасивним і активним.

**Іонофори.** Термін “іонофор” об’єднує мембранноактивні речовини гідрофільної природи, що сприяють перенесенню іонів крізь ліпідні перепони. До них належать різні природні і штучні макроциклічні сполуки небілкової природи, що містять велику кількість атомів кисню і розчиняються у ліпідній фазі мембрани. Усім їм властива здатність зв’язувати іони металів, утворюючи ліпідорозчинні комплекси. Зв’язуючи іон на поверхні мембрани, іонофори дифундують крізь ліпідну фазу значно швидше, ніж вільний іон. Перенесений іонофорами іон вивільнюється на внутрішній поверхні мембрани.

Найбільш вивченими іонофорами є валіноміцетин, монактин, ністатин. Суть дії валіноміцетину – циклічного поліпептиду – полягає у тому, що, перебуваючи у ліпідній фазі, він своїми гідрофільними зв’язками взаємодіє з іонами (наприклад,  $K^+$ ). Його гідрофобні зв’язки знаходяться зовні, ніби захищають зв’язаний іон від ліпідної фази мембрани і дозволяють проникнути крізь неї. Навпаки, ністатин впливає на проникність ліпідної фази для води, викликаючи виникнення пори.

Поглинання речовин відбувається також шляхом піноцитозу, або фагоцитозу. В основі цього явища лежить здатність клітини поглинати сполуки за рахунок утворення клітинною мембраною впадин, або “кишень”.

Після поглинання відповідної речовини “кишень” відшнуровується, і речовина залишається в цитоплазмі клітини. Цим шляхом усередину клітини можуть проникати високомолекулярні сполуки й агрегати молекул (різні білки, ферменти та ін.). Піноцитоз – це неметаболічний шлях поглинання речовин, який є активним фізіологічним процесом, зумовленим рухом цитоплазми, ступенем деформації її поверхні при утворенні піноцитозних міхурів. Він пов’язаний з обміном речовин у клітині.

#### **1.5.4. Синтезуюча діяльність кореня**

У життєдіяльності рослин винятково важливе значення належить тим синтетичним процесам, які відбуваються у кореневій системі. Особливо визначною є роль коренів у синтезі і перетворенні азотомісних органічних сполук. Синтезуюча діяльність кореня

---

зумовлена використанням асимілятів, які транспортуються із фотосинтезуючих органів.

Цукри, що надходять до кореня із фотосинтезуючих органів, використовуються у метаболізмі майже повністю. Частина їх витрачається на синтез полісахаридів оболонки кореневих волосків і слизового покриву, а також для зміцнення каркасу і формування анатомічних структур первинного кореня. Друга частина витрачається на забезпечення функціональної активності кореня, перетворення цих сполук у процесі дихання з вивільненням енергії, необхідної для поглинання і руху іонів, води та інших метаболічних процесів.

**Синтез амінокислот у коренях.** Корені рослини мають надзвичайно різноманітний обмін речовин, особливо у перетворенні азотистих сполук. При нормальному забезпеченні рослин амонійними сполуками трансформація їх в амінокислоти повністю завершується у коренях і до листків надходять готові амінокислоти. При нітратному живленні азот у коренях не встигає повністю трансформуватися в амінокислоти, і значна кількість його транспортується до листків, де і завершується перетворення в амінокислоти.

Особливості амінокислотного обміну цілої рослини значною мірою визначаються діяльністю кореневої системи, про що свідчить аналіз складу амінокислот у прищеплених рослин. Під впливом щеплення різко змінюється склад амінокислот як у листках, так і в коренях. Вміст їх у рослині залежить в основному від особливостей рослин-підщеп.

Синтез окремих амінокислот за рахунок аміаку здійснюється у певній послідовності. Першим синтезується аланін, потім – дикарбонові амінокислоти (аспарагінова і глютамінова).

Основною причиною синтезу у коренях аланіну є утворення піровиноградної кислоти – першої органічної кислоти дихального циклу, яка легко взаємодіє з аміаком.

Утворення основних і ароматичних амінокислот відбувається пізніше – у результаті процесів переамінування. При надлишку аміачного азоту в рослинах синтезується аспарагін.

На початковому періоді росту і розвитку рослин поглинута аміачна форма азоту є кращою, ніж нітратна. При аміачному живленні у кореневій системі відбуваються посилені синтез і виділення з пасокою органічних сполук азоту. У дослідах з кукурудзою було відмічено більшу кількість амінокислот протягом усіх фаз розвитку при амонійному живленні, незважаючи на те, що якісний склад їх був таким, як і при нітратному.

---

---

В інших дослідах з порівняльним вивченням нітратного й аміачного живлення було відмічено, що при обох формах азот включається насамперед до аланіну, а потім – глютаміну, серину, аспарагінової кислоти. При підживленні рослин аміачною формою добрив азот підключався до синтезу амінокислот через 5–15 хв, а при нітратному живленні – лише через кілька годин, оскільки для відновлення нітратів до аміаку потрібний певний час.

Найбільша кількість амінокислот синтезується під час бутонізації; у цей період максимальним є і надходження цих сполук до надземної частини рослин. Після цвітіння концентрація амінокислот помітно зменшується, особливо гістидину, лізину, аспарагінової кислоти, серину, гліцину, треоніну та аланіну.

**Корінь як місце синтезу вторинних сполук.** Синтетична діяльність кореня не обмежується утворенням амінокислот, білків, нуклеїнових кислот. Тут синтезуються також різні сполуки вторинного походження.

Вихідними речовинами для біосинтезу вторинних сполук є різні проміжні органічні продукти обміну речовин, наприклад, моноцукри, амінокислоти, ацетил-КоА. Вторинний обмін речовин підпорядковується як ферментативній, так і генній регуляції.

У процесах біосинтезу у тканинах кореня утворюються тіамін, піридоксин, нікотинова й аскорбінова кислоти, деякі інші вітаміни. Корені багатьох рослин синтезують ауксини, гібереліноподібні речовини, цитокініни, алкалоїди.

Синтезовані в коренях хімічні сполуки не тільки беруть участь у метаболізмі всієї рослини і здійсненні обмінних процесів, пов'язаних з поглинанням поживних речовин із ґрунту і новоутворенням структур кореневої системи. Частина синтезованих у кореневій системі сполук виділяється за її межі до ґрунтового розчину і посилює діяльність мікоризи, сприяє мінералізації поживних речовин ґрунту і цим покращує процеси мінерального живлення рослин.

**Видільна функція кореневої системи. Реутилізація.** Коренева система, крім обміну речовинами й енергією з пагоном, тісно взаємодіє з навколишнім середовищем, і не тільки поглинає елементи мінерального живлення з ґрунту, але й виділяє у ґрунтовий розчин значну кількість поглинутих або синтезованих нею поживних речовин.

Процес виділення речовин відбувається постійно при звичайних умовах і є нормальною функцією рослинного організму. Обов'язковими компонентами корневих виділень є цукри, амінокислоти, іноді вітаміни, ферменти, леткі органічні сполуки. Кількісний і якісний

---

---

склад виділень визначається видовими і сортовими особливостями рослин. Наприклад, кореневі виділення бобових культур містять більше амінокислот, ніж злакових. Корені кукурудзи виділяють до 0,1–0,3 % вуглецю у вигляді органічних сполук, які надійшли з листків рослини. Водні культури гірчиці і пшениці можуть виділяти через корені від 20 до 50 % загального вуглецю, асимільованого у процесі фотосинтезу. До ґрунтового розчину може виділятися до 30 % азоту, поглинутого рослиною.

Швидкість виділення і поглинання K, Na, Ca, Co настільки велика, що рослина за період вегетації здатна поглинути і виділити цих елементів у кілька разів більше за ту кількість, яка міститься у складі тіла.

Виділення можуть бути реакцією рослини на зміну умов зовнішнього середовища. Помічено, що при висиханні ґрунту до початку в'янення рослин і наступного поливу коренева система посилює виділення амінокислот.

Ряду елементів, що поглинаються і виділяються кореневою системою, властива реутилізація, тобто здатність до вторинного використання їх рослиною. Це явище має місце насамперед при недостатньому забезпеченні ґрунту певними елементами або при старінні окремих органів рослин.

Наприклад, при недостатньому забезпеченні фосфором сполуки цього елемента переміщуються від старих листків до молодих ростучих і верхівок пагона. Тому певний час у рослині не спостерігаються зовнішні ознаки фосфорного голодування, а якщо вони мають місце, то у першу чергу на старих листках. І навпаки, дефіцит кальцію у зв'язку з його непридатністю до реутилізації проявляється у першу чергу на меристематичних тканинах, молодих органах рослин. При нестачі калію порушуються метаболізм і синтез білків у клітині. Зовнішньою ознакою цього є поява некротичних плям на пластинках листків, які з часом буріють і відмирають. Ці ознаки помітні у першу чергу на нижніх старих листках, що свідчить про здатність калію переміщуватись до молодих органів для повторного використання, тому молоді листки ознак нестачі калію не мають. Доведено, що під час вегетативної фази розвитку картоплі понад 50% загального азоту до молодих листків надходить від старих, тобто живлення молодого листка значною мірою здійснюється за рахунок реутилізації азоту.

---

---

### 1.5.5. Ризосфера, мікориза, алелопатія

У безпосередній близькості до коренів на віддалі 1–2 мм в ґрунті знаходиться зона, яку звать **ризосферою**. В цій зоні особливо істотно відчувається вплив корневих виділень на мікроорганізми ґрунту і мікроорганізмів ґрунту на кругообіг поживних речовин в ґрунті і тим самим – на кореневе живлення рослин. Ґрунт містить величезну кількість мікроорганізмів, які безперервно впливають на родючість ґрунту. На розподіл мікроорганізмів в ґрунті впливає запас поживних речовин, тому вони зосереджуються у верхньому органогенному шарі ґрунту, а по профілю з глибиною їх кількість спадає. У ризосфері, багатій на органічні виділення коренів, чисельність мікроорганізмів у 10 і більше разів вища, ніж в оточуючому ґрунті, активність їх у ризосфері також висока.

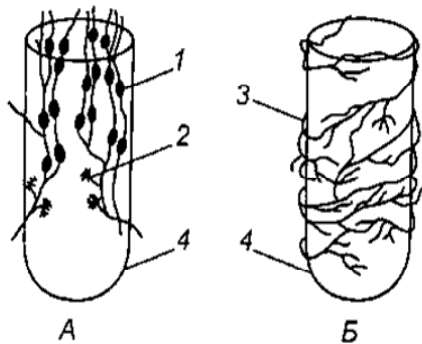
Рослини не тільки принадають мікроорганізми в ризосферу, але й селекціонують окремі групи, тому мікрофлора ризосфери відрізняється від решти ґрунту складом мікроорганізмів. У ризосфері переважають неспорові форми, в меншій кількості зустрічаються гриби, актиноміцети і спорові форми, переважають денітрифікатори і амоніфікатори. Згідно з сучасними даними, денітрифікатори здатні переключатись на азотфіксацію при певних умовах зовнішнього середовища: якщо є органічна речовина, надлишок азоту, нестача кисню – відбувається денітрифікація, а якщо є органічна речовина, але немає зв'язаного азоту, ті ж самі мікроорганізми здатні переключатись на азотфіксацію. Таким чином, у ризосфері найбільш активно відбувається процес трансформації азоту. У ризосфері також активно йде процес відщеплення неорганічного фосфату від фосфоровмісних органічних сполук. Багато бактерій ризосфери синтезують вітаміни, ауксини і фітогормони, які стимулюють ріст коренів. Гриби і бактерії ризосфери синтезують сидерофори – органічні молекули, які специфічно зв'язують  $Fe^{3+}$  і полегшують його надходження в клітини, однак рослини також утворюють фітосидерофори – для зв'язування і поглинання заліза.

Під час вегетації рослин склад мікроорганізмів у ризосфері змінюється. Існують різноманітні взаємовідносини між коренями рослин і ґрунтовими мікроорганізмами: деякі з них сприятливі для рослин, інші погіршують ріст і можуть знизити врожай. Гетеротрофні мікроорганізми, розкладаючи органічні рештки, забезпечують рослини діоксидом вуглецю, необхідним для фотосинтезу. Розвиток великої кількості мікроорганізмів у ризосфері призводить до поглинання

багатьох поживних елементів і тимчасово позбавляє рослини деяких елементів живлення, але після відмирання клітин мікроорганізмів ці елементи знову повертаються в ґрунт.

За допомогою агротехнічних і меліоративних заходів можна змінювати склад мікроорганізмів у ризосфері і активувати ті мікробіологічні процеси, які позитивно впливають на умови ґрунтового живлення рослин.

**Мікориза** – це симбіоз мицелію гриба та коренів вищих рослин. У 1885 р. цей симбіоз німецький ботанік А. Франк назвав мікоризою (грибокорінь). У симбіозі з грибами живуть корені 80% всіх голонасінних і покритонасінних рослин. Розрізняють два види мікоризи – ектотрофна і ендотрофна (рис. 44).



**Рис. 44. Мікориза:**  
А – ендотрофна; Б – ектотрофна;  
1 – везикула; 2 – арбускула; 3 – гіф;  
4 – кінчик кореня

При **ектотрофній мікоризі** гриб обплітає весь корінь і корінці, утворюючи чохол із гіфів. Гіфи проникають в апопласт кори кореня і, розгалужуючись по міжклітинниках, утворюють так звану “сітку Гартига”. У рослин з ектотрофною мікоризою кореневі волоски не утворюються, їх замінюють тонкі гіфи гриба, які проникають в найдрібніші пори ґрунту, куди не можуть проникнути корені. Завдяки тісному контакту з ґрунтом полегшується надходження в корінь води і мінеральних речовин, особливо фосфатів. Є дані, що корені, інфіковані мікоризою, більше галузяться, живуть довше. Рослини від себе

---

постачають гриб органічними речовинами – вуглеводами, амінокислотами. Ектотрофна мікориза зустрічається головним чином у деревних порід, чагарників, а у трав'янистих рослин зустрічається рідко. Рослини, які одержують поживні речовини за допомогою гриба, що оселяється на їх корінні, зуть **мікотрофними**. Облігатними мікотрофами, які не можуть розвиватись нормально без гриба, є дуб, граб. Факультативними мікотрофами, тобто такими, які можуть існувати і без мікоризи, але краще розвиваються з нею, є липа, береза, більшість кущів. Ектотрофну мікоризу утворюють шляпні гриби з класу *Basidiomycetes*, які мають відносну специфічність: білі гриби, підберезники, мухомори, сиріжки та ін.

**Ендотрофна мікориза** не утворює суцільного чохла навколо кореня і сітки Гартига. При ендотрофній мікоризі кореневі волоски зберігаються, а навколо кореня утворюється рідка сітка з товстих гіфів, які виходять у ґрунт на багато сантиметрів. На кінцях зовнішнього міцелію утворюються структури зі спорами. Товсті несептовані гіфи по міжклітинниках кори кореня заходять у клітини, де утворюють колбоподібні вирости – везикули або кущоподібні розгалуження – арбускули, які збільшують поверхню обміну поживними речовинами між рослиною і грибом. Кожне розгалуження арбускул оточене плазмалемою клітини рослини, тобто, хоч гіфи проходять крізь клітинну стінку, але вони не заходять у протопласт. Ендотрофну мікоризу називають також везикулярно-арбускулярною (ВАМ). В утворенні ВАМ беруть участь нижчі зигоміцети. Гриби ВАМ – облігатні симбіонти, культивуються лише в культурі корневих клітин тканин. Характер взаємовідносин між рослиною і грибом такий самий, як і у ектотрофної мікоризи: рослина дає грибу органічні речовини, а корінь одержує від гриба воду і мінеральні речовини, головним чином фосфати. Ендотрофна мікориза поширена у сільськогосподарських рослин. Відомі своєю мікоризою кукурудза, пшениця, жито, овес, цукрова тростина, цибуля, яблуні, рослини кави, какао, чаю, гевея. Ендотрофна мікориза знайдена у клена, вільхи, вереску. Ендотрофна мікориза виявлена і у бобових рослин.

**Алелопатія.** Термін “алелопатія” вперше запропонував віденський фізіолог Г. Моліш (1937). Цей термін має ряд синонімів: хімічна взаємодія рослин, хімічна біоценологія, телетоксія, алелохімія та ін. Під цими термінами розуміють як саме природне явище, так і розділ біології, що його вивчає.

Алелопатія, як кругообіг фізіологічно активних речовин у агрофітоценозі, має безпосереднє значення для системи землеробства.

---

---

Дослідженнями Д.М. Прянишникова (1940) встановлено, що кислі речовини, які виділяються коренями люпину, гірчиці, вики, гороху, “мають високу розчинну здатність щодо фосфорної кислоти фосфоритів. Це сприяє засвоєнню рослинами поживних речовин з важкодоступних сполук. Установлено, що кореневі системи рослин виділяють не лише органічні кислоти, а й мінеральні речовини”.

За здатністю утворювати і виділяти фізіологічно активні речовини рослини поділяють на дві групи. *До першої* належать рослини, корені яких при нормальних умовах росту не виділяють фосфорну кислоту й інші мінеральні речовини – злаки, корене-, бульбоплоди, овочеві рослини тощо. *Другу групу* складають рослини, корені яких виділяють фосфорну кислоту та інші мінеральні речовини. До них належать бобові, більшість олійних рослин та ін.

Рослини першої групи характеризуються нагромадженням вуглеводів і нейтральною реакцією клітинного соку, другої – нагромадженням переважно білків, жирів і кислою реакцією клітинного соку.

Поряд з мінеральними речовинами коріння багатьох рослин виділяє у ґрунт різноманітні органічні сполуки. Наприклад, корені кукурудзи виділяють цукри, органічні кислоти, амінокислоти, ферменти; льону – вітаміни. До складу цих виділень входять токсичні для багатьох рослин речовини – хлорогенова і ферулова кислоти, які містяться у значній кількості в листках томатів і картоплі, кофеїнова кислота, скополетин і кумарин. Дві останні сполуки виявлено в доннику білому і вівсі.

Крім того, рослини виділяють у газоподібній і розчиненій формах багато метанолу, етанолу, танінів, алкалоїдів, хінону та ін.

Всі токсини впливають на ріст рослин через найважливіші фізіологічні процеси. Наприклад, кумарин і скополетин інгібують процес мітозу у клітинах кореня; фенольні сполуки інактивують або ж навіть руйнують гіберелову кислоту й ауксин. Скополетин пригнічує фотосинтез.

З токсинів, що утворюються при гнитті рослинних решток, найшкідливішим є патулін, який повністю пригнічує проростання насіння кукурудзи. Характерно, що при гнитті рослинних решток виділяються токсини, шкідливі не тільки для рослин інших видів відповідного фітоценозу, а навіть для того ж виду рослин, що розкладаються у ґрунті. Ці виділення є однією із складових ряду причин, що зменшують продуктивність певних сільськогосподарських культур при монокультурі.

---

---

Отже, як мінеральні, так і органічні сполуки, що виділяються кореневими системами, можуть бути корисними або шкідливими для інших рослин, що ростуть поряд. Це явище має неабияке значення при визначенні компонентів для кормових рослинних сумішок та при установленні чергування культур у сівозмінах.

Є також можливість у системах землеробства регулювати кількість рослинних виділень шляхом певного обробітку ґрунту, внесенням гною, торфу, сидерацією, спаленням поживних решток тощо.

### **1.5.6. Фізіологічні основи застосування добрив**

В отриманні високого врожаю сільськогосподарських культур з належною якістю одне з центральних місць належить раціональному живленню рослин. Для створення такого живлення необхідно знати потребу рослин в окремих елементах та способи найкращого забезпечення цих потреб.

У процесі життєдіяльності рослина поглинає з ґрунту відповідну кількість поживних речовин. Одночасно з поглинанням елементів живлення рослинами відбувається непродуктивна втрата їх за рахунок поверхневого змиву, вивітрювання ґрунту, фільтрації та ін. В Україні у середньому з кожного гектара зрошуваних земель, з урахуванням виносу врожаєм і непродуктивних втрат, відчужується 170 кг азоту, 55 кг фосфору і 160 кг калію.

Основним шляхом поповнення цих втрат є внесення добрив. Для розрахунку необхідної кількості поживних елементів необхідно знати кількісні і якісні параметри потреб рослин для створення запланованого врожаю конкретної культури з урахуванням особливостей сорту, показники родючості ґрунту, коефіцієнт використання елементів живлення з добрив і ґрунту, умови забезпечення рослин вологою і деякі інші фактори, що мають суттєвий вплив на ріст і розвиток рослин.

Застосування надмірно високих доз добрив є шкідливим для рослин. Воно може подовжувати або скорочувати період вегетації, призводити до вилягання рослин, сприяти зменшенню їх стійкості до грибкових, бактеріальних і вірусних хвороб.

При надмірному живленні часто погіршується властивий для певної сільськогосподарської культури біохімічний склад репродуктивних органів – зерна злаків і бобових або вегетативних органів, що служать засобами їх розмноження (бульб картоплі,

---

топінамбуру та ін.). Порушення біохімічного складу, наприклад, картоплі, призводить не тільки до погіршення харчових і кулінарних властивостей бульб, але й до погіршення їх насінних якостей, а отже – і до зниження врожаю у наступних репродукціях. Тому застосування добрив повинно бути суворо регламентованим.

Вимоги рослин до елементів живлення неоднакові за фазами розвитку. При проростанні насіння і сходах рослин використовуються головним чином запаси поживних речовин з насіння, і тільки незначна їх кількість – з ґрунту. Приріст органічної речовини у цей час незначний. Наступні періоди характеризуються посиленням ростом вегетативної маси, а з часом і формуванням генеративних органів. Для цього необхідна велика кількість елементів мінерального живлення, що поглинаються головним чином з ґрунту.

Доступність елементів живлення, внесених у ґрунт у формі органічних і мінеральних добрив, залежить не тільки від виду чи форми, але й від способу і строків внесення добрив, глибини розміщення їх у ґрунті, умов водозабезпечення і деяких інших факторів.

Розрізняють основне і припосівне внесення добрив, а також підживлення. Основне добриво вноситься, як правило, під оранку ґрунту або ж під передпосівну культивуацію, найчастіше суцільним способом урозкид. При такому способі внесення рослини використовують у середньому лише 30–50% поживних речовин добрив, тому що значна кількість їх переходить у важкодоступні форми; частина азотних добрив вивірюється в атмосферу. Мають певне значення вид рослин і сортові особливості. Надмірне внесення добрив призводить до надто високої концентрації ґрунтового розчину. Це може викликати не тільки пригнічення росту кореневої системи, але і її ушкодження. Тому найбільш ефективним є розподіл добрив на дві–три дози, що вносяться у різні строки.

Ефективним є поєднання основного і припосівного удобрення. При внесенні помірних доз основного удобрення поживні речовини розміщуються у досить великому об'ємі ґрунту і не створюють високих концентрацій ґрунтового розчину, який міг би пригнічувати ріст рослин. Але при цьому рослини на першому етапі росту з невеликою і слабо розгалуженою кореневою системою можуть відчувати нестачу окремих елементів, зокрема фосфору, який є малорухомих у ґрунті.

Щоб уникнути цього явища, застосовують припосівне внесення, яке передбачає невисокі дози мінеральних добрив – у межах

---

---

10–15 кг/ га діючої речовини – з локальним розміщенням. Тоді молоді рослини здатні використовувати елементи живлення цих добрив, швидко розвивати кореневу систему і переходити на споживання елементів, внесених з основним удобренням.

Ефективним при відповідних умовах є підживлення рослин. Розрізняють кореневе підживлення – при внесенні добрив у ґрунт під час вегетації рослин, некореневе – при внесенні водних розчинів добрив на поверхню листків рослин. Некореневе підживлення базується на здатності надземних органів рослин засвоювати ряд мінеральних елементів.

Підживлення рослин базується на явищі нерівномірного використання елементів мінерального живлення протягом вегетації. Для більшості сільськогосподарських культур максимум поглинання мінеральних елементів припадає на період бутонізації – цвітіння. Наприклад, за час цвітіння льону, період якого становить 10–12 днів, загальний вміст попелу зростає удвічі, а кількість таких елементів, як азот, фосфор, калій – у три, інколи і в чотири рази. При такій потребі поживних речовин коренева система не завжди може забезпечити рослину необхідною кількістю елементів з ґрунту. Тому необхідне додаткове їх внесення шляхом кореневого чи некореневого підживлення. Свочасно проведене підживлення сприяє підвищенню врожаю або спрямованій зміні його якості.

Відомо, що азот подовжує тривалість періоду фотосинтетичної діяльності листків, посилює їх метаболізм. Тому, якщо перед цвітінням підживити азотом ефіроолійні рослини, що містять олію у листках (наприклад, герань, м'ята), то збір олії зростає на 40–70 відсотків. Збільшується вихід олії і в ефіроносів, що містять олію у насінні, якщо підживити ці рослини фосфором. Позитивний ефект отримують від передзбирального некореневого підживлення цукрових буряків фосфорними і калійними добривами. Пояснюється це тим, що листки цукрового буряку на час збирання врожаю містять 3–4% цукру, що становить 16% накопичених рослиною вуглеводів. Некореневе підживлення рослин фосфорними і калійними добривами стимулює відтік органічних речовин, зокрема вуглеводів, від листків до коренеплодів. При цьому роль калію полягає в активуванні процесів життєдіяльності і прискоренні транспорту; фосфор бере участь в утворенні транспортних форм вуглеводів. Некореневе підживлення зернових азотом, навіть при високих урожаях, є ефективним засобом підвищення якості зерна. Зокрема, підживлення озимої пшениці під час колосіння розчином, що містить 10–20% сечовини, сприяє збільшенню вмісту білка та

---

---

клейковини у зерні цієї культури. Синтетична сечовина є не тільки джерелом азоту для рослин, вона сприяє утворенню біологічно активних сполук, що позитивно впливають на синтез амінокислот і білків. Амідний азот сечовини, подібно до аспарагіну і глютаміну, підключається до процесів азотного обміну з меншою витратою енергії, ніж азот аміачної селітри. Некореневим підживленням можна регулювати інтенсивність іонних потоків у рослинах шляхом застосування сполук типу іонофорів (валіну, лейцину, ністатину та ін.), які підвищують ефективність добрив. Однією з таких сполук є диметилсульфооксид – ДМСО. Обприскування наземних органів пшениці розчином ДМСО сприяє поглинанню коренями фосфору і переміщенню його до стебел і листків.

### **Питання для самоконтролю**

1. Яку роль відіграє корінь в мінеральному живленні рослин?
2. Чи існує різниця у фізіологічній цінності між макро- і мікроелементами?
3. Фізіологічна роль макроелементів (калію, натрію, кальцію, магнію, фосфору, сірки, заліза).
4. Фізіологічна роль окремих мікроелементів.
5. Поглинання мінеральних елементів рослинами.
6. Назвіть основні критерії, що відрізняють активне поглинання від пасивного.
7. Транспортування мінеральних елементів по рослині.
8. Яка органічна речовина ґрунту сприяє підвищенню продуктивності рослин?
9. Яка роль ризосфери? Чому випалювання стерні може призвести до зниження родючості ґрунту?
10. Роль кореня в біосинтезах.
11. Назвіть найважливіші фізіологічні закономірності, що є основою застосування добрив.

---

---

## 1.6. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

### 1.6.1. Поняття про ріст і розвиток рослин

Процес індивідуального розвитку кожної рослини супроводжується рядом закономірних змін, властивих даному біологічному виду. Сукупність цих фізіолого-біохімічних і морфологічних змін, зумовлених генетичними факторами, які відбуваються у рослинному організмі, починаючи від його виникнення із зиготи, спори або спеціалізованого вегетативного зачатка до природної смерті у звичайних умовах середовища, позначають поняттям *життєвого циклу*, або *онтогенезу*. В онтогенезі виділяють основні процеси – ріст, розвиток, старіння та омолодження.

**Ріст** – це збільшення маси і лінійних розмірів індивідуума і його окремих органів, що відбувається за рахунок збільшення числа і маси клітин. Прийнято виділяти три етапи росту – ембріональний, розтягування і внутрішньої диференціації. З них лише етап розтягування дійсно пов'язаний зі збільшенням розмірів і ваги організму. Два інші етапи можуть проходити без змін ваги або розмірів клітин.

Характер росту будь-якого організму, органа або популяції клітин має вигляд S-подібної кривої росту, яка складається з лаг-фази (початкова фаза прихованого росту), лог-фази (фаза інтенсивного росту), фази уповільненого росту і стаціонарної. На початковій фазі прихованого росту (лаг-фаза) функціонують механізми, пов'язані з новоутворенням нуклеїнових кислот (ДНК і РНК), біосинтезом білків-ферментів і фітогормонів. Під час наступної фази росту (лог-фаза) відбувається активний ріст клітин розтягуванням, з'являються нові тканини, органи, збільшуються їх розміри. На третій фазі ріст завершується, накопичуються речовини-інгібітори. Вся рослина або окремі її частини можуть переходити у стан спокою.

Тривалість кожної із складових S-подібної кривої і характер її проходження залежать від зовнішніх і внутрішніх факторів.

Організм у процесі життєвого циклу змінюється, відбувається його **розвиток**. Під розвитком розуміють якісні фізіологічні, біохімічні і морфологічні зміни, які відбуваються при новоутворенні елементів структури організму. Якщо вважати, що ріст – це процес новоутворення структури організму, а розвиток – зміни у новоутворенні елементів структури, зумовлені проходженням організмом життєвого циклу, то постає питання про наявність межі

---

---

між ростом і розвитком. Однак, ріст і розвиток неможливо чітко розмежувати. Наприклад, розростання пагона зумовлене розмноженням і збільшенням клітин і є виявом ростових процесів. Утворення паростка при проростанні насіння, припинення спокою у деревних рослин, формування спеціалізованих тканин вміщує як якісні, так і кількісні зміни, тому неможливо провести чіткий розподіл між ростом і розвитком.

### 1.6.2. Принципи регуляції росту і розвитку

Фізіолого-біохімічні реакції, які забезпечують проходження ростових процесів, визначаються як *механізми росту*. Розрізняються первинні і вторинні механізми росту. До первинних відносять фізіолого-біохімічні реакції, що забезпечують початкові етапи ростового процесу (лаг-фаза) і фази прискореного росту (лог-фаза). Сюди ж належать електрофізіологічні, гормональні і генетичні реакції, які запускають і підтримують нормальний хід росту клітин, тканин і органів.

Вторинні механізми росту – це фізіолого-біохімічні реакції, які беруть участь у нормальному ході росту, у процесі онтогенезу рослин. До них належать кореляції між органами, донорсько-акцепторні зв'язки, метаболічні координації між ростом та іншими фізіологічними процесами (фотосинтезом, транспортом, відкладанням запасних речовин та ін.).

Ріст і розвиток визначаються спадковими (генетичними) особливостями й усією сукупністю процесів взаємодії рослинного організму з факторами зовнішнього середовища. Вони взаємопов'язані і взаємозумовлені.

Генетичні фактори – *генотип* – є комплексом генів хромосом ядра і цитоплазматичних структур (пластиди, мітохондрії). Генотип містить повну інформацію про спадковість і може включати нові гени, які виникають шляхом мутацій, викликаних рядом специфічних факторів. Реалізація генотипу у певних умовах зовнішнього середовища є сукупністю зовнішніх і внутрішніх ознак і властивостей організму і визначається поняттям *фенотипу*.

Кількість генетичного матеріалу клітини (число хромосом, звичайно  $2n$ ) може бути змінена при дії іонізуючого випромінення, хімічних речовин, високої і низької температури. Кратне збільшення числа хромосом у клітині називається *поліплоїдією*. При поліплоїдії можуть виникати клітини, у яких кожна хромосома потроєна ( $3n$ ),

---

---

збільшена у 4 рази ( $4n$ ) і т.д. Організми зі збільшеним набором хромосом називають поліплоїдними. У них нерідко спостерігається збільшення розмірів клітин, окремих органів, усієї рослини або зміна фаз онтогенезу, хімічного складу.

Рослинні організми гібридного походження можуть відрізнятися прискореним ростом, збільшенням розмірів, підвищеною плодючістю. Це явище *гетерозису*. У наступних поколіннях названі ознаки не зберігаються. Ч. Дарвін вважав, що гетерозис зумовлений підсиленням обміну речовин внаслідок об'єднання у заплідненій яйцеклітині генетичного матеріалу батьківських форм. Існує декілька гіпотез пояснення гетерозису. Суть їх зводиться до того, що гетерозис забезпечується гетерозиготністю гібрида, його генетичним і біохімічним збагаченням, які і визначають підсилення обміну речовин і енергії.

Використання гетерозису у рослинництві дозволяє підвищити урожайність багатьох культур (зернових, овочевих і технічних). Гетерозисні гібриди кукурудзи і цукрових буряків формують урожаї на 10–30% вищі, ніж звичайні сорти.

### **1.6.3. Культура ізольованих протопластів, клітин і тканин**

Суть методу культури ізольованих протопластів, клітин і тканин полягає у вирощуванні їх на спеціально підібраних поживних сумішах, які містять макро- і мікроелементи, цукри, вітаміни і фітогормони. Змінюючи склад поживних сумішей у сполученні з температурою, світлом і повітряним режимом, можна викликати утворення калусу, диференціацію клітин і регенерацію цілої рослини. Крім того, цей метод дозволяє вести клітинну селекцію, соматичну гібридизацію, генну інженерію.

Ідея вирощування ізольованих клітин, тканин і органів поза цілим рослинним організмом належить Г. Габерландту (1902 р.). Подальша детальна розробка цього методу здійснена Ф. Уайтом (США) і Р. Горте (Франція) у 1932–1934 рр. У СРСР координаційним центром з культури рослинних клітин був Інститут фізіології рослин, в Україні – Інститут ботаніки АН УРСР. Метод дозволяє вирішувати теоретичні проблеми і знаходить практичне застосування (рис. 45).

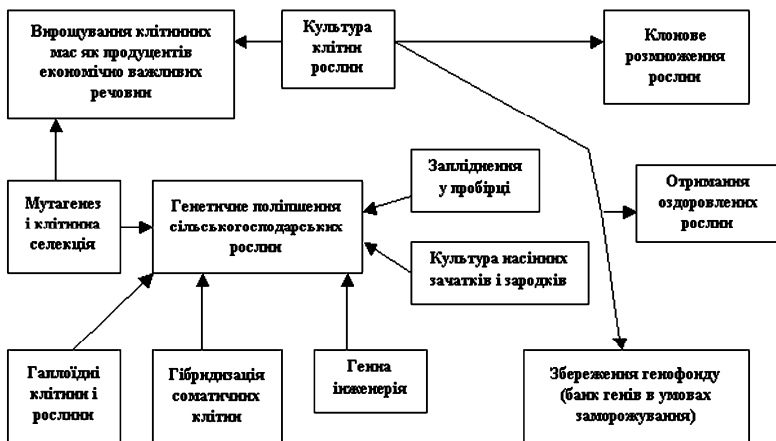


Рис.45. Схема використання культури клітин і тканин  
(за Бутенко Р.Г.)

Відомо, що рослини у процесі вирощування уражуються вірусами і тому значною мірою знижують урожайність. Особливо велику небезпеку для рослин становить вірусна інфекція при розмноженні вегетативним способом, тому що вона накопичується у процесі їх росту і розвитку. У 1949 р. було встановлено, що в уражених вірусною інфекцією рослин апікальна меристема (невеличка часточка, не більше 0,1 мм кінчика стебла) практично не має інфекції. Культивування такої тканини на поживній суміші давало можливість отримати здорову рослину, з якої шляхом живцювання за відносно короткий період можна одержати велику кількість здорових рослин. Такий спосіб розмноження називається **клонуванням**, а одержані рослини – **клонами**.

Культивування тканин, клітин і протопластів на поживних сумішах називається культурою **in vitro**. Поживні суміші можуть бути рідкими (для культивування клітин і протопластів) і твердими (культивування тканин). Використання культури **in vitro** дозволяє вивчати фізіолого-біохімічні процеси (особливості росту клітин і органів, вплив елементів живлення, світла, температури на ріст, розподіл у тканинах продуктів життєдіяльності та обміну, їх

---

---

накопичення, посухостійкість, вплив рН середовища та інші показники).

Великим досягненням біотехнологічних методів є можливість отримання гібридних рослин. Завдяки ферментації можна розчинити клітинну оболонку й отримати протопласт. Такі протопласти окремих клітин за певних умов можуть з'єднуватися, а потім вкриватися оболонкою. При цьому утворюється нова клітина гібридного походження. Злиття протопластів дозволяє збільшити число і різноманітність гібридів без застосування статевого розмноження. На промислову основу поставлене отримання ряду лікарських речовин з біомаси культури тканин цінних і рідкісних рослин. Широко використовується метод для оздоровлення садивного матеріалу багатьох сільськогосподарських (картопля, цукровий буряк, плодови та ягідні культури) і декоративних рослин (гвоздика, глідюлуси). Важко переоцінити його значення для збереження генофонду рослин шляхом консервування меристематичних тканин і зберігання в умовах глибокого заморожування ( $-196^{\circ}\text{C}$ ).

#### 1.6.4. Локалізація росту у вищих рослин, ріст органів

На відміну від інших організмів, рослини мають здатність у процесі онтогенезу утворювати нові тканини і органи. Процеси новоутворення локалізовані у певних частинах рослинного організму: верхівках стебел і коренів (апикальні меристеми), циліндричній їх зоні (латеральні і бокові меристеми – прокамбій, перицикл, камбій, фелоген), основі молодих міжвузлів і листків (інтеркалярні або вставні меристеми).

Основні частини пагона (стебло, листки, квіти, бруньки та ін.) закладаються в апикальній меристемі, яка називається **конусом наростання**, або **точкою росту**. Тут знаходяться клітини, які не лише забезпечують формування органів рослин, але й виконують роль центрів, що впливають на морфогенетичні процеси усього організму. Конус наростання має велику здатність до саморозвитку і потребує надходження поживних речовин і фітогормонів.

У багаторічних рослин ріст стебла і кореня не обмежений. На відміну від цих органів, ріст листка завжди обмежений. Листок у процесі свого розвитку проходить чотири фази: утворення примордію, формування черешка, закладання листкової пластинки, ріст листкової пластинки. Примордії листків утворюються у конусі наростання. Шляхом інтенсивного поділу верхівкових клітин конусу листкового

---

---

примордію утворюється пальцеподібний виступ, який складається з клітин серединної жилки та черешка листка. По краях середньої жилки закладається меристема для росту листкової пластинки і формування її тканин (епідермісу, паренхіми). На ріст листків значний вплив мають умови освітлення.

Основні тканини стебла формуються завдяки функціонуванню стрижневої меристеми конуса наростання і прокамбію. Розтягування клітин у зоні росту веде до подовження пагона. Ріст стимулюється гіберелінами, які транспортуються з кореня і листків. У дводольних рослин стебло потовщується за рахунок діяльності камбію і фелогену.

На відміну від стебла, конус наростання кореня не утворює бічних органів. Коренева меристема формує кореневий чохлак і тканини кореня. Крім клітин, що активно діляться, серед меристематичних клітин в апікальній меристемі кореня міститься група клітин, які здатні відновлювати чисельність ініціальних клітин, коли частина їх втрачається або пошкоджується.

Таким чином, існування меристем є однією з основних особливостей рослинного організму, яка зумовлює його ріст на усіх етапах онтогенезу. Навіть під час прогресивного старіння плодового дерева, коли відбувається засихання скелетних гілок, ріст не припиняється – пробуджуються сплячі бруньки на пенях та корневих шийках.

Друга особливість росту рослин зумовлена автотрофним типом живлення (фотосинтез). Орган фотосинтезу – листок – не лише постачає рослині продукти живлення й енергію, але й є центром активної і різнобічної регуляції процесів життєдіяльності рослинного організму як єдиного цілого. Досягається це шляхом зміни складу продуктів, зокрема утворенням фізіологічно активних регуляторів метаболічних процесів росту і розвитку. Саме листок змінює склад компонентів енергетичного метаболізму, напрям транспортування і використання асимілятів на ріст і підтримку власної активності, на ріст інших органів.

Потенційні можливості листка, як центру асиміляції, його здатність легко віддавати поживні речовини на розвиток генеративних органів значною мірою визначають хід продукційного процесу. Знаючи тривалість вегетативного росту, час цвітіння і плодоношення з використанням накопичених асимілятів, можна створювати відповідні оптимальні умови для реалізації генетичної програми, а також вести спрямовану селекційну роботу.

---

---

### 1.6.5. Фізіологія проростання насіння

У сухому насінні не помітно ніяких ознак життя, але зародок містить хоч і бездіяльні, та цілком життєздатні органели і цитоплазматичні макромолекули. У стані спокою насіння може витримувати температуру, нижчу нульової або близьку до точки кипіння води. Зріле насіння відзначається низькою метаболічною активністю, високою стійкістю до зневоднення, наявністю поживних речовин, необхідних для проростання.

Проростання насіння – це процес, який потребує перш за все вологи, тому що без неї не можлива гідратація полісахаридів та інших речовин ендосперму. Характер надходження і розподілу води у насінні зумовлений його анатомічними і генотипними особливостями.

Проростання насіння є поновленням росту зародка внаслідок активного поглинання ним води і складається з трьох фаз:

➤ набухання, під час якого поглинання води регулюється складом запасних поживних речовин;

➤ розвиток (пауза), протягом якого відбувається ензиматична трансформація та ініціація меристематичної активності;

➤ ріст, який починається з руйнування оболонки і появи первинного кореня.

При набуханні вміст води у насінні спочатку збільшується швидко, потім дещо уповільнено. Першою реакцією на надходження води крізь насінневу оболонку є активація обміну речовин. Практично усі органи і тканини насіння містять, крім білків, жирів і полісахаридів, сполуки низькомолекулярної природи (цукри, амінокислоти), які у перші хвилини набухання використовуються на дихання з утворенням АТФ. Через 10–20 год інтенсивність дихання дещо знижується внаслідок вичерпання фонду низькомолекулярних сполук. Наступне підсилення дихання найчастіше співпадає з початком гідролізу білків, полісахаридів або жирів.

Запасні білки руйнуються протеолітичними ферментами до утворення розчинних сполук, які можуть транспортуватися і використовуватися в біосинтезі. ДНК сухого насіння є матрицею для початкової транскрипції ДНК при проростанні. Наявна у насінні і-РНК вже у перші години його набухання до початку синтезу нуклеїнових кислот здійснює синтез білка. Під час другої фази проростання відбувається утворення нових молекул ДНК, різних типів РНК, індукується ряд гідролітичних ферментів ( $\alpha$ -амілаза та ін.), ферментів пентозофосфатного циклу і гліколізу.

Розпад білка у запасуючих органах і зародку насіння відбувається на фоні глибоких внутрішньоклітинних структурних змін. Спочатку інтенсивно формуються мембрани ендоплазматичного ретикулу (ендоплазматичної сітки), які утворюють маленькі вакуолі, де накопичуються білкові продукти і ферменти. Потім формується одна центральна вакуоля, яка після виконання гідролітичної функції руйнується. З цього моменту в клітинах посилюються процеси біогенезу мітохондрій, пластид, мікротілець, внаслідок яких тканина стає метаболічно активною.

Утворені при розпаді білків амінокислоти дезамінуються з вивільненням аміаку. Цей аміак за участю глутамінсинтетази і глутаматдегідрогенази асимілюється з утворенням амідів (глутаміну і глутамату), які виконують роль донорів азоту у наступних синтезах амінокислот. Головний метаболічний шлях азоту при гідролізі складає таку послідовність:



Аспарагін і глутамін – це основні сполуки, які транспортуються до зародка і використовуються на синтез амінокислот, нуклеїнових кислот і білків.

Завдяки синтезу структурних компонентів і поглинанню води зародок збільшується, насіннева оболонка розривається, назовні виходить зародковий корінчик. Таке насіння вважається пророслим.

Фаза проростання насіння продовжується до утворення рослини як самостійного фотосинтезуючого організму. Більшість насіння проростає у темряві. При цьому паросток намагається пробитися крізь шар ґрунту за рахунок росту стебла. На поверхні у нього під дією світла починається ріст листків і стебла. Світло не лише дає енергію для фотосинтезу, але і виконує роль формотворчого фактора, який сприймається системою фітогормонів.

Не все насіння за умов достатньої вологості набубнявіє і проростає. Причиною цього може бути стан *глибокого спокою*, який, можливо, зумовлений морфологічною незрілістю зародка (неповний його розвиток), фізіологічною незрілістю, наявністю інгібіторів, які пригнічують ферментативні реакції, непроникністю насінневої оболонки для води, газів та ін.

Здатність рослин та їхніх органів перебувати у стані спокою – це цінна біологічна властивість, яка допомагає витримувати

---

---

несприятливі для життєдіяльності умови. Характерною ознакою спокою є відсутність видимого росту у бруньок, насіння, бульб, цибулин і низька інтенсивність обміну речовин – як результат специфічних особливостей стану біоколоїдів. Керування тривалістю спокою рослин має велике значення у практиці сільського господарства. Порушення його досягається різними методами.

Морфологічно і фізіологічно незрілі зародки можуть закінчити дозрівання спонтанно, шляхом перетворення внутрішніх стимулів. Речовини, які стримують проростання (похідні бензойної і коричної кислот, кумарин, абсцизова кислота) містяться у зародку, ендоспермі, насінневі оболонці або м'якоті і шкірочці плодів, можуть розщеплюватись або вимиватись водою. Непроникність насінневої оболонки для води і газів усувається при механічних пошкодженнях або при застосуванні хімічних препаратів. Проростання стимулюють гібереліни, етиленхлоргідрин, тіосечовина та ін.

До екзогенних факторів, що впливають на стан спокою, належать світло, вологість, температура, газовий склад атмосфери. Серед них особливе значення має температура. Для кожного виду рослин проростання можливе лише за певних температурних умов. У багатьох випадках припинення спокою викликається дією холоду. На практиці насіння виводять із стану спокою шляхом стратифікації, тобто зберігають його при низьких температурах (від 0 до +5°C) у суміші ґрунту з піском або торфом протягом певного проміжку часу.

Вплив холодом на переривання спокою виявляється різними шляхами. Він може прискорити дозрівання зародка, усунути непроникність насінневої оболонки, знизити вміст інгібіторів та ін. Іноді потреба рослин у холоді може бути замінена дією високих температур (наприклад, у сої, бавовнику, проса). У деяких рослин проростання стимулює дія змінних температур. Для багатьох рослин необхідною є взаємодія температури і світла. Нерідко спокій насіння переривається низькими температурами, але зберігається при високих, а при середніх регулюється світлом. Часто холод може замінити червоне світло.

### **1.6.6. Фактори регулювання росту і розвитку**

Процеси росту і розвитку окремих клітин, тканин, органів і усієї рослини контролюються численними внутрішніми і зовнішніми факторами. Усі природні і синтетичні сполуки, які беруть участь у регуляції

---

---

процесів росту і розвитку, об'єднуються загальним терміном – “регулятори росту і розвитку”. Вони мають органічну природу.

**Ендогенні фактори.** Функціонування складної клітинної структури рослини забезпечують специфічні індуктори ростових і формотворчих процесів. До числа індукторів можуть бути віднесені як регулятори гормонального типу, які здатні переміщуватись по рослині на далекі відстані, так і міжклітинні та внутрішні регулятори близької дії. Серед речовин, що виконують регуляційну функцію, розрізняють ензими (ферменти), гормони, вітаміни та індуктори.

**Ензими** – це біологічні каталізатори, які прискорюють хід різних хімічних реакцій. Гормони, як і ферменти, утворюються в організмі і здійснюють хімічний регуляційний зв'язок між окремими його частинами. Вітаміни – додаткові поживні речовини, що виконують регуляційну роль в обміні. Індуктори – це сполуки, які здатні збуджувати і підтримувати морфологічні процеси розвитку тканин і органів у молодому рослинному організмі. Усі ці речовини виявляють свою фізіологічну дію у дуже малих концентраціях.

З природних регуляторів росту найбільш відомі **фітогормони**. Ці речовини синтезуються в організмі рослини, беруть участь у регуляції метаболізму і значною мірою визначають характер і швидкість формотворчих процесів.

До останнього часу загально визнано п'ять типів фітогормонів: ауксини, цитокініни, гібереліни, абсцизова кислота та етилен. Синтез фітогормонів відбувається у певних тканинах і органах. Так, ауксини синтезуються у наземних органах, головним чином, в апікальній частині стебла і молодих листках, звідси транспортуються вниз по стеблу. У листках синтезуються і гібереліни, але окремі реакції їх утворення відбуваються у кореневій системі.

Переміщуючись із тканини і органів, де вони синтезуються, фітогормони впливають на фізіологічні процеси в інших тканинах і органах.

Доведена певна специфічність дії фітогормонів. Ауксини локалізуються в меристемі. Вони впливають на ядерний апарат, активують клітинні ділення, притягують до зони меристеми й інші гормональні речовини (гібереліни і цитокініни). Ауксини переміщуються у рослині базипетально (зверху вниз). Зниження концентрації ауксину веде до зупинки поділу клітин і, таким чином, забезпечує можливість проходження фази розтягування.

Гіберелінів найбільше у молодих органах, які не завершили свій ріст. Синтезуються гібереліни, головним чином, у молодих листках,

---

---

бруньках, насінні і кінчиках коренів. Вони стимулюють вегетативний ріст, активуючи процеси розтягування і ділення клітин, прискорюють проростання насіння, індукують цвітіння у деяких груп рослин, сприяють утворенню партенокарпічних плодів, змінюють формування статі у чоловічий бік, підвищують активність багатьох ферментів, особливо гідролітичних, та ін.

Цитокініни у присутності ауксинів беруть участь в індукції ділення клітин, стимулюють ріст клітин листка, активізують процеси диференціації хлоропластів, затримують старіння, беруть участь у регулюванні стану продигового апарату, зміщують формування генеративних органів у бік утворення жіночих квітів та ін.

Дія фітогормонів регулюється природними факторами. Зокрема, такими факторами можуть бути природні інгібітори росту, якими у рослині є фенольні сполуки, етилен, абсцизова кислота та її аналоги. Форми їх взаємодії з ауксином і гібереліном різноманітні. Так, біосинтез ауксинів і фенольних інгібіторів здійснюється з використанням однакових попередників – шикимової і хоризмової кислот. Ці попередники знаходяться у витоках біосинтезу антагоністичних груп речовин: індольних ауксинів і фенольних сполук, частина яких є природними інгібіторами.

Природні інгібітори – це, головним чином, речовини терпеноїдної (абсцизова кислота та її аналоги) і фенольної (саліцилова кислота, кумарин та ін.) природи. До них належить і етилен, який багато дослідників називають гормоном дозрівання. Крім пригнічення синтезу гормонів, інгібітори також можуть взаємодіяти з фітогормонами на рівні їх функціонування. Така взаємодія може виявлятися шляхом гальмування загальних ланцюгів метаболізму, без яких ріст неможливий, шляхом утворення комплексів типу “фітогормон – інгібітор” або прискорення окислювальної деградації фітогормонів, зокрема ауксинів.

Знання хімічної природи стимуляторів росту дало можливість отримати штучним шляхом синтетичні хімічні препарати, які мають здатність регулювати ріст і розвиток рослин. До них належать гетероауксин ( $\beta$ -ІОК), індолілмасляна кислота (ІМК) та ін. Синтетичні регулятори росту широко використовуються у рослинництві (для укорінення живців, переривання спокою бульб, для боротьби з бур'янами). З гербіцидів особливої уваги заслуговують препарати групи 2,4-Д, які мають високу біологічну активність. Надходячи до цитоплазми клітин бур'янів, гербіциди викликають порушення нормальних фізіологічних процесів, які зумовлюють ріст. Під дією

---

---

препаратів цієї групи пригнічується фотосинтез, активується дихання, порушується вуглеводний і білковий обмін, підсилюється гідролітичний розпад складних сполук. Усе це веде до різних аномалій у формотворчих процесах дводольних рослин. Однодольні рослини стійкі проти гербіцидів групи 2,4-Д.

За останні роки хімічним шляхом отримані деякі синтетичні інгібітори. Такі сполуки складають декілька груп зі специфічними функціями: ретарданти (пригнічують ріст стебла – хлорхолінхлорид або ССС, фосфан, В-9, АМО-1618 та ін.), антиауксини (гальмують переміщення ІОК та її аналогів по рослині), морфактини (порушують нормальні формотворчі процеси), паралізатори типу дикегулаку (різко зупиняють ріст усіх органів).

Важливу групу регуляторів росту становлять ретарданти – синтетичні речовини, які уповільнюють вегетативний ріст, у першу чергу – видовження стебла і пагонів. Це солі амонію, фосфонію, анцимідол, паклобутразол, хлорхолінхлорид та ін. Хлорхолінхлорид широко використовується для запобігання вилягання пшениці при вирощуванні на високих агрофонах та достатньому зволоженні. Обробка ними рослин у період формування нижніх міжвузлів сприяє помітному вкороченню соломини, що полегшує комбайнове збирання і знижує втрати зерна. Добрі результати отримують при обробці цим препаратом плодкових культур, оскільки при цьому прискорюється плодоношення яблунь і груш, підвищується урожай.

Розширюється використання етилену. Одна з основних його функцій у рослині – стимулювання процесів дозрівання, гальмування процесів поділу клітин. Інша функція етилену – зміщення формування статі у жіночий бік. Етилен використовується для дозрівання зелених плодів (томати, цитрусові та ін.), дефоліації бавовнику, подовження спокою бульб картоплі і коренеплодів під час зберігання.

У рослинництві широко застосовують гіберелін для підвищення урожайності безнасінневих сортів винограду, отримання двоврожайної культури картоплі у південних областях, у селекції огірків.

Ще одна група регуляторів росту рослин – це препарати ауксинового ряду. Індоліоцтова кислота (ІОК) та її аналоги регулюють процеси ділення клітин, сприяють утворенню бічних коренів (укоріненню живців). Препарат 2,4-Д вважається одним із найбільш ефективних засобів запобігання дозбирального обпадання плодів у цитрусових.

Добре зарекомендували себе препарати картолін, крезацин, ленвал, івін, гідрел, фузикокцин. Препарати крезацин та івін

---

---

випробовували на помідорах з метою підвищення раннього і загального урожаю. Івин викликає збільшення кількості жіночих квітів у рослин огірка. Ленвал прискорює дозрівання коробочок на 2–3 дні у бавовнику. Фузикоцин – ефективний індуктор коренотворення, і нерідко цей ефект вищий, ніж від ІОК.

Відкриття абсцизової кислоти (АБК) дозволило дати характеристику ряду фізіологічних функцій рослин з точки зору балансу стимуляторів та інгібіторів росту. АБК знайдена в багатьох тканинах: у коренях, стеблах, бруньках, листках, плодах і насінні. Основним місцем її синтезу і накопичення є листки. Концентрація АБК залежить від виду рослини і змінюється у процесі розвитку. З листків АБК транспортується по рослині і виявляє гальмуючу дію не лише на ріст, але і на фотосинтез і транспірацію. Вона має поліфункціональну здатність. Вступаючи у взаємодію з іншими гормонами на різних рівнях, АБК визначає ріст, його уповільнення і затримку. Крім того, АБК може впливати на біосинтез етилену, який безпосередньо індуктує утворення целюлози і пептидаз у клітинах віддільного шару живця, що виникає перед обпаданням листків.

**Екзогенні фактори.** Умови зовнішнього середовища діють у сукупності, але їхня дія є взаємопов'язаною. Явище росту відображає весь ланцюг процесів розвитку й обміну в організмі, які перебувають у різній залежності від умов зовнішнього середовища.

**Світло.** Світло істотно впливає на ріст рослин. Певний час рослина може рости без світла і набувати ряду специфічних морфологічних ознак: недорозвинені механічні тканини, витягнуті стебла, маленькі листочки блідо-жовтого кольору. Такі рослини називаються *етіолованими*. На світлі етіоловані пагони зеленіють, ріст їх відносно уповільнюється, відбувається морфогенез. При вирощуванні на яскравому світлі рослини набувають ксероморфної структури, тому що короткохвильове світло (сині промені і фіолетові) стимулює процес ділення клітин. Червоні промені підсилюють розтягування клітин і стимулюють процеси ділення.

Реакція на яскраве світло у різних видів рослин неоднакова і залежить від генотипних особливостей організму, стадії його розвитку, дії інших зовнішніх факторів, серед яких велика роль належить температурі.

**Температура.** Для різних рослин інтервал температур, що забезпечують можливість росту, достатньо широкий. Тому виділяють кардинальні точки температур для ростових процесів: мінімум, оптимум і максимум.

---

---

У південних рослин мінімальні і максимальні температури зміщені у бік підвищення, порівняно з рослинами помірних широт. Залежно від пристосування до дії температур, рослини ділять на теплолюбні (мінімальні температури для росту – вище 10°C і оптимальні – 30–40°C) і холодостійкі (мінімальні – 0–5°C, оптимальні – 25–31 °C). Оптимальною вважається температура, яка забезпечує найбільш інтенсивні ростові процеси.

Показники температурного мінімуму, оптимуму і максимуму неоднакові для окремих органів рослин. Так, активний ріст коренів відбувається при більш низьких температурах, ніж ріст наземних органів. Крім того, оптимальна для ростових процесів температура може бути несприятливою для процесів розвитку. Тому існують поняття “фізіологічного оптимуму” (умови сприяють ростовим процесам) і “гармонійного оптимуму” (умови сприяють гармонійному росту і розвитку).

**Газовий склад.** Зелені рослини належать до аеробних організмів, які нормально розвиваються при наявності вільного кисню у повітрі. Різні види рослин мають різну потребу у кисні, хоч його вміст у атмосфері (близько 21%) не є лімітуючим. Тривала нестача кисню у зоні кореневої системи, яка може мати місце в умовах затоплення, знижує ростові процеси. У той же час оптимальною для молодих коренів рису є концентрація кисню близько 3%.

Вміст CO<sub>2</sub> у повітрі (0,03%) забезпечує можливість синтезу органічної речовини, а надлишок веде до збільшення розтягування клітинних стінок, короткочасно стимулює ріст.

**Вода.** Фаза розтягування клітин пов’язана з надходженням води до вакуолі. Відповідно, нестача води затримує ріст. Оптимальне насичення цитоплазми водою створює умови для синтезу, внаслідок чого утворюються конституційні і пластичні речовини. Ступінь насичення клітини водою залежить від стану клітини, органа, усього рослинного організму і зумовлює інтенсивність і спрямованість метаболічних процесів.

**Мінеральне живлення.** Наявність у ґрунті мінеральних речовин, особливо азоту, стимулює ростові процеси. Проте, надмірно високий мінеральний фон затримує формування репродуктивних органів. Тому співвідношення елементів живлення у ґрунті потребує знання фізіологічної їх ролі і потреб рослин.

---

---

### 1.6.7. Ритміка фізіологічних процесів

Хід фізіологічних процесів у рослин періодично змінюється, немовби підпорядковується механізму часу. Частина таких періодичних змін пов'язана з періодичною дією факторів зовнішнього середовища (екзогенні фактори), наприклад, зміною дня і ночі, добовими коливаннями температури тощо. Ряд біологічних ритмів зумовлений внутрішніми (ендогенними) факторами.

Під *біологічними ритмами* розуміють регулярні періодичні зміни фізіологічних процесів: дихання, фотосинтезу, транспірації, утворення спор у нижчих рослин та ін. Слід розрізняти ритмічні процеси рослин, які викликані періодичною зміною факторів оточуючого середовища, від ритмічних процесів, що відбуваються в умовах постійної напруженості зовнішніх факторів.

Завдяки ритмічному росту забезпечується рівномірний розподіл поживних і регуляторних речовин між окремими частинами й органами рослин. За законами ритмічності збільшуються розміри і маса тіла, відбувається розмноження клітин та їх розтягування.

Ритмічний ріст клітин і тканин у рослинному організмі проходить за законами поляризації процесів і супроводжується новоутворенням структурних елементів, тобто диференціацією клітин і тканин.

Важливим показником ритмічних процесів є частота ритмів і амплітуда коливань. Частота ритміки показує число ритмів за одиницю часу або між однаковими фазами двох послідовних циклів ритму. Амплітуда характеризує розмах коливань фізіологічних процесів.

Тривалість періодів ритмічних процесів дуже різниться – від кількох секунд до годин, днів, і навіть місяців. Серед ритмічних процесів з великим періодом виділяються циркадні ритми з періодом близько 24 годин. Відомі ендogenous ритми з тривалістю періоду один рік. Це річні ритми.

Ритмічні процеси не завжди виявляються у регулярній незмінній формі: з часом амплітуда коливань інтенсивності процесу може згасати або збільшуватися. Може дещо змінюватися і тривалість періоду коливань. Іноді спостерігається накладання кількох ритмічних процесів.

Класичним прикладом циркадної ритміки є добовий хід руху листків квасолі. Річну ритміку доволі чітко можна спостерігати у багатьох рослин при вирощуванні їх в умовах постійних температур і освітлення. Циклічно змінюється і здатність насіння багатьох культур

---

---

до проростання при постійних температурах під час зберігання. Циркадні ритми, властиві організмам і різним фізіологічним функціям, виявляються на різних рівнях організації і майже не залежать від температури, досить стійкі проти хімічних впливів, але можуть змінюватися під дією світла.

Загальні уявлення про циркадну ритміку покладені в основу розробки біологічного годинника, математична модель якого базується на гіпотезі про залежність ритміки під дією світла від наявності пігмента, можливо, фітохрому. Ряд дослідників показали зв'язок циркадної ритміки процесів з ДНК-залежним синтезом і-РНК, що дозволило створити молекулярно-генетичну модель біологічного годинника.

З біологічним годинником рослин пов'язана фотоперіодична реакція. Світло відіграє роль пускача, який викликає складний ланцюг хімічних реакцій на шляху реалізації спадкової інформації.

Діючи як зовнішній сигнал, що контролює морфогенез пластид, листка, усього організму через фоторецептори, світло має першорядне значення. Згідно із сучасними уявленнями, фотобіологічні процеси у клітині реалізуються шляхом перебудови мембран, яка веде до комплексних змін біологічних процесів.

Цвітіння, утворення плодів і насіння, перехід бруньок у стан спокою, листопад і проростання насіння тісно пов'язані із сезонними змінами дня і температури. Найбільш глибокі зміни у рослині мають місце під час цвітіння, коли відбувається перехід від утворення листків і бокових бруньок до формування квітів. При цьому вирішальне значення має тривалість світлового і темного періодів. Зміни процесів росту і розвитку, залежно від тривалості дня і ночі, називають **фотоперіодичними реакціями** або **фотоперіодизмом**. У різних видів реакція на зміну довжини дня і ночі неоднакова. Залежно від неї, рослини ділять на три основні групи: рослини тривалого, короткого і нейтрального дня. Цвітіння у рослин тривалого дня прискорюється у північних широтах, а в умовах короткого дня і тривалої ночі (південні райони) у ряді випадків зовсім не настає. До групи рослин тривалого дня належать пшениця, жито, ячмінь, льон та ін.

Протилежну реакцію виявляють рослини короткого дня, які прискорюють розвиток в умовах південних районів. До рослин короткого дня належать кукурудза, соя, просо, коноплі, томати та ін.

Рослини з нейтральною реакцією не мають фотоперіодичної чутливості до зміни тривалості дня (гречка, люцерна, кінські боби та ін).

---

---

Органом, який сприймає дію фотоперіоду, є здебільшого листки рослини. Максимальну фотоперіодичну чутливість мають листки, що завершили ріст. Прийнятий листками сигнал передається по рослині у вигляді хімічного стимулу до приймаючих органів (наприклад, до апікальних меристем при формуванні квітів, до столонів – при утворенні бульб).

### 1.6.8. Кореляція. Полярність. Рух рослин

**Кореляція.** Ріст і розвиток тканин, окремих органів і частин рослини перебувають у кореляційних зв'язках. Кореляції є взаємовпливом одних частин на інші, які нерідко досить віддалені. Так, ріст кореня залежить від надходження до нього асиміляторів від наземних органів. У той же час розвиток пагона не можливий без мінеральних речовин і води, які поглинаються коренем з ґрунту. З іншого боку, пагін впливає на корінь через постачання йому ауксинів, а корінь забезпечує свій вплив на пагін за допомогою цитокінінів і гіберелінів. Це найбільш простий тип кореляції у рослинному організмі.

При пошкодженні цілісності організму порушуються і кореляції. Наслідком можуть бути зміни співвідношення росту окремих органів. Так, видалення сім'ядолей у паростків веде до порушення росту первинних листків і бічних коренів.

В основі кореляційних взаємовідношень лежить явище подразливості. За допомогою мікроелектронної техніки у клітинах вдається виявити біоелектричну активність, яка проявляється як реакція подразнення під дією факторів і реалізується у рослині за рахунок функцій скорочувальних білків. Кореляційні зв'язки легше виявити, якщо видалити частину органів рослини. У такому випадку спостерігається підсилення або уповільнення функцій інших органів. Існують кореляції стимуляційні та інгібіторні. Наприклад, домінування верхівкової бруньки перешкоджає росту пазушних бруньок і є інгібіторною кореляцією. Прикладом стимуляційної кореляції може бути підсилення росту одного органа внаслідок переміщення поживних і ростових речовин з іншого. Різновидністю стимуляційних кореляцій можуть бути кореляційні взаємовідносини компенсаційного типу, які спостерігаються у випадку, коли обпадає частина органів (плоди, листки, стебла), а інші ростуть з більшою швидкістю.

**Полярність.** Цілісний рослинний організм має властивість полярності, тобто фізіологічної нерівномірності, яка виникає на

---

---

протилежних його кінцях чи протилежних боках органа та його частин. Полярність виявляється як специфічна орієнтація процесів і структур у просторі, створенні морфофізіологічних градієнтів. Саме полярність зумовлює диференціацію клітин. Полярність органа складається з полярності клітин.

Властивість полярності виявляється при регенерації цілого організму з окремих частин чи органів рослини. У стеблах і корневих живцях, незалежно від їх розміщення у просторі, пагони регенерують на морфологічно апікальному кінці, а корені – на базальному. Успіх щеплення досягається за умов співпадання осі полярності у прищепи і щепи.

Полярність організму зумовлюється полярністю зиготи. При клітинному діленні вона від материнської клітини передається дочірнім. У вищих рослин одного разу зафіксована полярність потім залишається стабільною і необерненою. На полярні зв'язки можуть впливати фізичні фактори і стимулятори росту.

Ритмічність, полярність і диференціація тісно пов'язані між собою. Диференціація окремих частин рослинного організму проходить ритмічно, що веде до нерівномірного новоутворення структурних елементів клітин, тканини, органів. У той же час основою диференціації є полярність, тобто поява морфологічної осі з двома різними полюсами і поступовим переходом від одного полюса до іншого. Формуванню морфологічної осі може передувати виникнення градієнта гормональних і трофічних речовин.

**Рух рослин.** Разом з обміном речовин, ростом і розвитком рух є характерною властивістю рослин. Рослини не мають специфічних органів руху. Проте, ряд специфічних реакцій зумовлюють зміну положення органів рослини у просторі і мікроструктур у клітині. Рухи рослин різноманітні і відбуваються як внаслідок подразнень, так і без них. Подразливість – це одна з важливих у фізіології форм руху. Саме поняття “подразливість” означає зміну зовнішніх і внутрішніх факторів, які викликають збудження.

Рух органів рослин, які закріплені у субстратах, звичайно спостерігається неозброєним оком і зумовлений передусім процесами росту і зміною тургорного тиску.

Рослини здійснюють свої рухи тим, що накопичують або віддають воду. Якщо поглинання води зворотне, то рухи вважаються тургорними. При незворотному поглинанні води мову треба вести про ростові рухи.

---

---

Передумовою тургорних рухів є наявність клітин, які здатні поглинати воду і розтягуватися (наприклад, замикаючі клітини продохів).

Ростові рухи пов'язані з ростом органів у довжину внаслідок збільшення об'ємів клітин за рахунок надходження води до вакуолі й одночасного росту клітинної оболонки.

З чисто механічних рухів дуже поширені такі, які викликані набуханням. Набухання є суто фізико-хімічним процесом, який може відбуватися у живих і мертвих об'єктах. До набухання здатні білки, пектини, целюлоза. Особливо велику роль при здійсненні гіроскопічних рухів мають клітинні оболонки.

Серед численних рухів найбільш значне місце належить **тропізмам** – змінам положення органів у закріплених у ґрунті рослин, які викликаються односторонньою дією зовнішнього подразника. Залежно від характеру подразника (світло, сила тяжіння, дотик, хімічні речовини, вода, електричний струм, тепло, пошкодження), розрізняють фото-, гео-, тигмо-, хемо-, гідро, електро-, термо- і травмотропізми. За типом відповідної реакції тропізми можуть бути позитивними або негативними. У їхній основі, як правило, лежать процеси росту.

**Фототропізм.** Із зовнішніх факторів, які впливають на рух рослин, особливе значення має світло (синьо-зелене і синьо-фіолетове). При позитивному фототропізмі вигинання органа у бік джерела світла відбувається перш за все внаслідок затримки росту освітленого боку органа і посиленого росту його затіненого боку. Місце сприйняття подразнення світлом знаходиться ближче до верхівки органа, ніж зона вигину, а між цими ділянками відбувається проведення подразнення.

**Геотропізм.** Поряд зі світлом сила тяжіння є головним фактором, який визначає положення рослин у просторі. Геотропізмом називають здатність рослин сприймати і реагувати на земне тяжіння. Наочним прикладом геотропної реакції є напрям росту дерев на гірських схилах: розташування дерев не залежить від стрімкості схилу і спрямоване від центру Землі. Негативно геотропні органи або їх частини ростуть у напрямі від центру Землі. Геотропний вигин, як і фототропний, це рух, зумовлений ростом. В органів чи їх частин, які завершили ріст, можливий індукований геотропізмом вторинний ріст (наприклад, у полеглих злакових і деревних хвойних рослин).

**Хемотропізм.** Хімічні речовини також можуть викликати спрямовані ростові рухи. Корені виявляють позитивний хемотропізм у першу чергу до фосфатів, двоокису вуглецю і кисню. Цей рух сприяє

---

---

наближенню їх до багатих поживними речовинами і добре аерованих зон ґрунту.

**Гідротропізм.** Його можна розглядати як особливу форму хемотропізму. Сприйняття подразнення, що зумовлює гідротропізм, проходить у кінчику кореня. Механізм сприйняття подразнення вивчений недостатньо. Можливо, перш за все має значення різниця тургорного тиску у клітинах, а в наступних процесах беруть участь і ростові речовини.

**Тигмотропізм** – це спрямована відповідна реакція, яку викликає дотик; спостерігається позитивна у вусиків, колеоптилю, негативна – у коренів.

Інші тропізми можуть бути викликані термічними, електричними і травматичними подразниками.

**Настії.** На відміну від тропізмів, при настіях немає залежності між напрямом дії подразника і відповідною реакцією. Настії проявляються завдяки змінам тургорного тиску. Назва їхня, як і тропізмів, залежить від подразника.

Широко відомі фотонастії у квітів. Одні квітки (родина кактусові, складноцвіті та ін.) при освітленні відкриваються, інші (смілки) – закриваються. При кожному новому відкриванні і закриванні відбувається ріст у довжину, відповідно, верхньої сторони листочків оцвітини. В основі руху листків, які завершили ріст, завжди лежать коливання тургорного тиску (конюшини, кислиці звичайної, мімози).

Зміни температури також можуть викликати настичні рухи листочків оцвітини у багатьох рослин (крокус, тюльпан, пролісок).

У тісному зв'язку з фото- і термонастіями перебувають зміни положення органів, залежно від дня і ночі – ніктинастії, або “рух сну”.

Сеймонастичні реакції – це найбільш швидкі і найбільш помітні у світі рослин рухи, які викликаються механічними причинами (трясіння, удари). Найбільш відомі сеймонастичні зміни положення у листків мімози. В основі їх лежать **клітинно-фізіологічні** процеси.

Інші приклади сеймонастій – рух пиляків у барбарису (*Berberis vulgaris*), сонццевіту (*Helianthemum*), кімнатної липи (*Spartmannia africana*), волошок (*Centuירה*). Сеймонастичні рухи виявляються і в листків росянок. Рослина наших водойм альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa*), венерина мухоловка із зони Північної Америки (*Bionaea muscipula*) мають спеціальні пристосування для того, щоб ловити комах. Листки мухоловки можуть дуже швидко складатися. На їхній верхній стороні по краях зубців знаходяться травні залозки,

---

---

подразливі сосочки і щетинки. При подразненні половини пластинки зближуються, зубці однієї з них заходять у проміжки між зубцями іншої, і таким чином надійно утримується здобич. Це зближення зумовлене втратою тургору моторними клітинами верхньої сторони листкової пластинки і розтягненням клітин нижньої поверхні пластинки. За цим швидким ловчим рухом відбувається більш повільне зближення половин пластинки за рахунок процесів росту зовнішньої поверхні листка. Якщо спійманим виявиться живий об'єкт, то половинки залишаються зближеними протягом декількох днів і навіть тижнів. Якщо об'єкт “неїстівний”, то через кілька годин половинки листків розходяться. Очевидно, при цьому діють хімічні рецептори.

### **1.6.9. Морфологічні і біохімічні ознаки загальних вікових змін у рослин**

Життєвий цикл рослинного організму супроводжується закономірними морфологічними, фізіологічними і біохімічними змінами, які стосуються як рослини в цілому, так і окремих органів, частин її і структурних компонентів.

**Онтогенез (життєвий цикл)** – це процес розвитку відкритої системи. Зміни його етапів зумовлені внутрішніми причинами, а фактори зовнішнього середовища мають роль умов, у яких відбувається розвиток і які можуть впливати на порядок і темпи проходження цих етапів. Для окремих частин рослини (органів, тканин, клітин) поняття “середовище” вміщує як зовнішні фактори, так і ті, що надходять від інших частин рослинного організму, тобто фактори внутрішнього середовища.

Онтогенез насінної рослини – це система послідовних явищ, основою яких є фізіолого-біохімічні процеси метаболізму, що зумовлені спадковою інформацією і ведуть до створення специфічних морфоструктур. У свою чергу ці морфоструктури є передумовою для нових комплексів фізіолого-біохімічних процесів і визначають наступну морфоструктуру. Життєвий цикл вміщує власне життя особини і відтворення нової особини. Власне життя складається із вікових етапів (життєвих фаз) і проходить від зиготи до природної смерті, а відтворення нової особини починається від зиготи і завершується утворенням гамет. На початку онтогенезу власне життя і відтворення нової особини становить життєвий процес.

---

---

Власне життя особини за В.В.Скрипчинським (1971) можна поділити на чотири фази – ювенільну, віргінільно-ювенільну, генеративну і сенільну.

М.Х.Чайлахян ділить його на п'ять етапів – ембріональний, ювенільний, зрілості, розмноження і старіння.

Відтворення у насінних рослин складається з послідовних фаз, кожна з яких завершується відповідною морфоструктурою: проембрію, кормус, спорангій, спори, гамети.

Протягом ембріональної фази (етапу) формується зародок насіння і проембрію. У рослин з вегетативним розмноженням на цьому етапі формуються бруньки органів вегетативного розмноження. У цей період відбувається прихований ріст, тобто проходить синтез основних метаболітів ядра, ростових гормонів.

У віргінільно-ювенільній фазі відбувається початковий розвиток листостеблової рослини, вегетативний ріст. Під час цієї фази внаслідок інтенсивного росту збільшуються розміри органів, йде новоутворення елементів. Така рослина фізіологічно ще не здатна утворити квітку.

За фазою вегетативного росту, для якої характерним є подовження стебла і збільшення кількості і розмірів листків, настає генеративна фаза (етапи зрілості і розмноження). Процеси росту поєднуються з процесами генеративного розвитку, формуються пагони з органами відтворення. Фізіологічні процеси виходять за межі власного життя особини, утворюються квітки, припиняється ріст стебла. Квітка становить укорочений і дуже обмежений у рості спороносний пагін. Стеблова частина квітки (квітколоже) несе на собі частини квітки: чашолистки, пелюстки, пиляки і плодолистки. Утворення квітки індукується відповідними генами. Першими закладаються чашолистки, потім послідовно – примордії пелюстків, пиляків, плодолистків, насінневих зачатків, які потім розростаються і перетворюються у відповідні частини квітки. У пиляках і насінневному зачатку формуються генеративні клітини.

Процес утворення квітів може супроводжуватися дуже слабкими ростовими процесами. Інтенсивний вегетативний ріст затримує цвітіння. Причина затримки зумовлюється не лише конкуренцією між вегетативним і генеративним ростом, але і наявністю інгібіторів цвітіння. Співвідношення гормонів цвітіння і його інгібіторів регулює саме цвітіння.

У сенільній фазі (старість) власне життя рослини ще продовжується, але здатність до відтворення нащадків втрачається, ріст майже не виявляється.

---

---

Всі етапи онтогенезу не ізольовані, а взаємно переходять один в інший шляхом змін, які їх супроводжують. Вікові зміни клітин, тканин і органів залежать від їх власного віку, від загального віку організму і від характеру взаємозв'язків з іншими частинами рослини.

Згідно з основними положеннями *теорії циклічного старіння та омолодження рослин* (М.П.Кренке, 1940), під час онтогенезу індивідуум неодмінно старіє і вмирає. Тривалість життя особини зумовлена еволюційними факторами, які можуть змінюватися під впливом зовнішніх умов розвитку. Старіння відбувається безперервно, але нерівномірно – як цілого організму, так і окремих його частин. При загальному індивідуальному старінні утворення нових частин рослини обов'язково веде до нерівномірного циклічного омолодження. Утворені дочірні клітини є тимчасово омолодженими. Механізм та інтенсивність процесів старіння клітин у стані спокою і тих, що активно діляться, дуже відрізняються. Найбільш повільно старіють клітини меристемних тканин у стані спокою. Інтенсивно старіють клітини при активному діленні.

Існує два поняття віку – власний вік частини рослини (строк від моменту її закладання до даного моменту) і загальний вік цієї ж частини рослини (складається з її власного віку і віку рослини до моменту закладання цієї частини).

У теперішній час *старіння* розглядається як посилене з віком послаблення процесів життєдіяльності організму, яке приводить у кінцевому підсумку до природного відмирання. Старіння виявляється як прогресуюче порушення біосинтезу білків, послаблення регулюючих систем, накопичення малоактивних структур і припинення фізіологічних функцій; омолодження, навпаки, – як посилення процесів життєдіяльності, пов'язаних з інтенсифікацією синтезу нуклеїнових кислот і білків, активація ділення клітин та їх росту, виникнення і накопичення ембріональних тканин, загальне активування фізіологічних функцій.

Розвиток пагона з первинної бруньки зародка насіння і пазушних бруньок складається з дванадцяти основних етапів органогенезу (за Ф.М.Куперман, 1959):

**I етап** – диференціація первинної меристеми конуса наростання на групи спеціалізованих клітин і тканин органів;

**II етап** – диференціація конуса наростання на зачаткові вузли, міжвузля стебла і зачаткові стеблові листки, закладання точок росту осей другого порядку;

---

---

**III eman** – утворення сегментів, вузлів і міжвузлів головної осі зачаткового суцвіття і покривних листків;

**IV eman** – поява на осі суцвіття конусів наростання другого порядку.

На **III і IV emanax** органогенезу визначаються будова і тип суцвіття.

**V eman** – формування квітки: закладання покривних органів і власне генеративних органів – пиляків, приймочок, утворення архегоніальних клітин;

**VI eman** – мікро- і мегаспорогенез;

**VII eman** – гаметогенез, який супроводжується посиленням ростом осей суцвіття і покривних органів квітки, ростом пилякових ниток і стовпчика приймочки;

**VIII eman** – завершення процесів формування органів суцвіття і квітки:

**IX eman** – цвітіння і плодоутворення;

**X eman** – ростові і формотворчі процеси, які забезпечують будову плода і насіння;

**XI eman** – відкладання запасних речовин насіння;

**XII eman** – завершення процесів диференціації зародка та ендосперму, перетворення поживних речовин у малорозчинні запаси.

Встановлена тісна кореляційна залежність ростових процесів від стадій розвитку та етапів органогенезу. I–II етапи характеризуються помірним ростом, розеточним станом пагонів. На III–IV етапах відбувається ріст нижніх міжвузлів. V–VII етапи відзначаються найбільшими темпами росту середніх міжвузлів стебла і відповідних листків. IX–X етапи ведуть до посилення росту міжвузлів, які несуть суцвіття і квітконоси.

### **1.6.10. Фізіологія цвітіння, формування насіння і плодів**

Процес цвітіння є першим ступенем до статевого відтворення рослин. Цей надзвичайно складний процес привертає увагу багатьох дослідників. Проте, вивчення його хімізму не привело до виявлення певної речовини, утворення і наявності якої можна було б з ним пов'язати. У 1937 р. М.Х.Чайлахян назвав речовину гормональної природи, яка генерується листком і є сигналом до цвітіння, **флоригеном**. Ця концепція отримала широке визнання. Експериментальний доказ присутності флоригену одержано в численних дослідах з прищеплюванням, у яких попередньо індукована

---

---

рослина-донор спонукала до цвітіння прищеплену рослину-рецептор, яка до цього була в неіндукованому стані. Стимул цвітіння передавався незалежно від того, чим був донор – підщепою чи щепою. Отже, він здатний переміщуватися як знизу вгору, так і зверху вниз. Проте, дослідникам не вдалося визначити хімічну структуру флоригену.

Відомі сполуки, що мають флоригенову активність (гібереліни, ауксини, цитокініни, етилен), але вони не відповідають універсальності флоригену, тобто здатні викликати перехід до цвітіння лише в окремих видів рослин. Тому прихильники теорії флоригену вважають, що ці речовини не можуть бути гормонами цвітіння. Сам М.Х.Чайлахян висунув модифіковану теорію флоригену, згідно з якою гормон цвітіння складається з двох комплементарних речовин, одна з яких належить до гіберелінів, інша – до антизинів.

Відома концепція про мінімальну кількість листків, згідно з якою в оптимальних для росту умовах закладанню квітів обов'язково передедує період вегетативного росту, який неможливо скоротити.

У багатьох рослин уздовж стебла виявляється чіткий градієнт здатності до утворення репродуктивних органів. Здатність бічних бруньок до цвітіння знижується у базипетальному напрямі, тобто зверху вниз. Бічні бруньки, які знаходяться в апікальній частині стебла, починають цвісти раніше, ніж ті, що розташовані у нижній частині стебла. Тобто, закладання квіток перебуває під контролем кореляційних зв'язків.

При переході до цвітіння виявляються деякі макроскопічні ознаки. Так, на початку репродуктивного розвитку дуже змінюється характер росту стеблової верхівки, прискорюється ріст молодих міжвузлів. Багато видів при переході до цвітіння прискорюють закладання листків. Останні листки, які формуються перед квіткою чи суцвіттям, звичайно мають менші розміри і простішу форму, ніж усі попередні.

Змінюється і ультраструктура клітинних компонентів. Найбільш ранніми змінами при цьому є такі: збільшується кількість мітохондрій і пластид; відбувається редукція вакуолей. Значна частина цих змін у різних видів рослин має дивовижну схожість і є типовою для клітин з високою активністю.

При формуванні квітки в апікальній меристемі активуються гени, що відповідають за морфогенез квітки. У сформованій внаслідок складних процесів її зав'язі міститься яйцеклітина (жіноча гамета) з двома синергідами на одному полюсі, на протилежному – знаходяться

---

три ядра (антиподи), а у центрі – центральна клітина. У пиляках шляхом послідовних мейозу і мітозу утворюються чотири мікроспори. Якщо така мікроспора потрапить на прийомочку, вона проросте, її ядро розділиться мітотично й асиметрично з утворенням вегетативної і генеративної клітин. Функція вегетативної клітини полягає у забезпеченні життєдіяльності пилкового зерна і росту пилкової трубки. З генеративної клітини шляхом ділення утворюються дві чоловічі гамети (два спермії).

Мікроспора (пилкове зерно) містить запасні речовини, вітаміни, активатори та інгібітори росту. Проростання пилку на прийомці маточки забезпечується завдяки секретам, які виділяють її клітини. Проростають лише сумісні пилкові зерна, інші гинуть. Пилкова трубка під час росту поступово переміщується по стовпчику прийомки у напрямі до мікропіле (пилковходу). Цьому проростанню сприяє і тканина стовпчика. Спермії, які знаходяться на кінці пилкової трубки, під час її надходження до зародкового мішка виходять. Один із них зливається з яйцеклітиною й утворює зиготу, а другий – з центральною клітиною і служить для формування ендосперму. Цей процес, відкритий наприкінці минулого століття С.Г. Навашиным, називається подвійним заплідненням. До зародкового мішка можуть потрапляти кілька пилкових трубок пророслих пилкових зерен, але спермії лише одного з них беруть участь у заплідненні, інші – дегенерують.

Запилення, запліднення й утворення зиготи та первинного ендосперму подібні у більшості рослин. Після запліднення насінного зачатка формується насіння, до складу якого входять зародок, запасні поживні речовини і насіннева оболонка. Зародок утворюється із заплідненої яйцеклітини (зиготи). Продукт злиття центральної клітини із сперматозоїдом (триплетне ядро) дає початок утворенню ендосперму. У злаків триплетне ядро ендосперму швидко ділиться, і через 2–3 дні після запліднення вже нараховується до 5000 вільних ядер. Потім починається утворення клітинних стінок, з'являються мітохондрії, пропластиди, ендоплазматичний ретикулум і апарат Гольджі. Меристематична активність зосереджена у зовнішніх клітинах ендосперму, з яких у кінцевому рахунку утворюється алейроновий шар клітин, заповнених білком і крапельками жиру. Розвиток зародка починається після перших чотирьох ділень ядра в ендоспермі. Оточений ендоспермом зародок шляхом послідовних фаз диференціюється у щиток і корінчик з пагоном. Для розвитку зародка і формування насіння необхідне надходження органічних речовин з листків та інших органів рослинного організму. Воно забезпечується

---

завдяки тому, що при розвитку насіннєвий зачаток, дозріваюче насіння й утворені плоди перетворюються в домінуючі центри, де виробляється велика кількість фітогормонів. Існує пряма залежність між кількістю ауксинів та інтенсивністю ростових процесів у зав'язі. На початкових етапах розвитку зародка фітогормони надходять від інших тканин, перш за все – з ендосперму. Потім їх синтез здійснюється у самому зародку. При формуванні насіння ауксини виділяються з нього у прилеглі тканини й активують ріст оплодня. Посилений ріст оплодня можна викликати штучно, виключивши запліднення. З цією метою насінний зачаток треба обробити фізіологічно активними речовинами. Отримані при цьому плоди не мають насіння (вони партенокарпічні), відрізняються значно більшими розмірами, ніж звичайні.

Зрілий зародок містить багато жирів і білка. Тому зрілу насініну можна розглядати як дуже зневоднений запасуючий орган, оточений щільною і звичайно непроникною оболонкою. Різниця у будові насіння у більшості випадків пов'язана з різним співвідношенням розмірів ендосперму і зародка, а в деяких випадках – з різною товщиною зовнішніх покривів. У зернівках злаків ендосперм становить 70–80% сухої маси насіння. Тут зосереджена основна частина запасів крохмалю і білка. Зернівка злаків має лише одну сім'ядоллю, тому злаки належать до односім'ядольних рослин. У бобових, на відміну від злаків, ендосперм існує недовго і у процесі дозрівання насіння перетворюється у тонкий шар, який оточує зародок. Місцем зосередження запасних поживних речовин у бобових є дві сім'ядолі. Вони ж одночасно є частиною зародка двосім'ядольних рослин. За хімічним складом насіння бобових, до яких належать деякі олійні культури (соя, арахіс), горох, квасоля, істотно відрізняються від злаків. У насінні арахісу, наприклад, може бути до 50% жиру і 30% білка.

Насіння міститься у плодах. Тканини плодів формуються із зав'язі. Нерідко в утворенні плоду беруть участь й інші частини квітки: квітколоже, оцвітина, квіткові луски. Ріст плоду взаємопов'язаний з розвитком насіння. Синтезовані під час розвитку насіння фітогормони регулюють ріст плодів, визначаючи надходження до них поживних речовин від листків. Тому у рослин, які формують плоди, помітно зменшується вегетативний ріст. Видалення плодів затримує процеси старіння рослинного організму.

---

---

### 1.6.11. Перетворення речовин при дозріванні плодів

Дозрівання плодів і насіння включає накопичення у них запасів поживних речовин, досягнення певних розмірів. Воно супроводжується значними метаболічними і фізіологічними змінами.

Процес дозрівання зернівок злакових культур – це послідовність етапів молочної, воскової і повної зрілості. При дозріванні насіння втрачає воду, у ньому накопичуються вуглеводи і білки, збільшується загальна маса сухої речовини.

У рослин пшениці відтік органічного азоту з вегетативних органів до колоса починається з моменту виходу їх у трубку. У міру формування колоса і дозрівання зерна у листках і соломі знижується абсолютний вміст клітковини, геміцелюлози і лігніну, незважаючи на те, що у рослині продовжується інтенсивний фотосинтез.

Спочатку в зернівках синтезуються головним чином білки. Тому незріле зерно має відносно високий вміст білків. Починаючи з кінця молочної фази, змінюється якісна спрямованість синтезу органічних речовин у зерні: різко збільшується синтез крохмалю, серед білків зростає частка спирторозчинних та лугорозчинних фракцій. Змінюється вміст і співвідношення мінеральних елементів: підвищується кількість фосфату, а кальцію і магнію – зменшується. Одночасно відбуваються морфологічні зміни – колір зерна від зеленувато-сірого стає золотисто-жовтим.

У дозріваючому насінні бобових культур, крім сої, основними процесами є синтез білків, крохмалю і клітковини. У насінні сої синтез жирів перевищує синтез крохмалю. Бобові, як правило, накопичують менше вуглеводів. Під час дозрівання насіння олійних культур переважають реакції синтезу жирів і білків. Біосинтез жиру починається відразу ж після запліднення і триває до повного дозрівання, яке відрізняється лише інтенсивністю самого процесу і якісним складом жирних кислот. У початковому періоді переважають насичені жирні кислоти, а потім – ненасичені. Так, в олії насіння соняшнику кількість насичених жирних кислот знижується з 84,6 до 6,7% від загального вмісту жирних кислот. Значно збільшується вміст ненасичених жирних кислот і при дозріванні насіння льону. Таким чином, зріле насіння має олію більш високої якості.

Дозрівання соковитих плодів також супроводжується зміною фізичних і хімічних властивостей тканин, накопиченням поживних речовин. Ці поживні речовини не використовуються для живлення зародка насіння, а лише приваблюють птахів і тварин, які сприяють

---

розповсюдженню насіння цих рослин. М'ясиста тканина соковитих плодів (оплодень, або перикарпій) зрілого плоду містить значну кількість цукрів, характеризується пом'якшенням, ароматом. Процеси дозрівання соковитих плодів можна прискорити штучно, використовуючи газоподібний етилен. Для цього зелені плоди помідорів, хурми витримують 2–3 доби в атмосфері з етиленом (1 об'єм газу на 1000 об'ємів повітря) при температурі 18–20°C і вологості 70–85 %. Дія етилену полягає у збільшенні проникності цитоплазми і тим самим полегшенні надходження кисню до клітин, де він підсилює процеси окислення органічних кислот і дубильних речовин та сприяє пом'якшенню тканин плодів. Етилен утворюється при анаеробних процесах у тканинах плодів при дозріванні і виділяється назовні. Тому, якщо розміщувати недозрілі плоди разом з дозрілими, можна також прискорити їх дозрівання.

З метою прискорення дозрівання насіння деяких культур застосовують й інші заходи: роздільне збирання злаків, обробку посівів бавовнику дефоліантами та ін.

Дозрівання таких частин, як бульби і корені, у яких накопичуються запасні поживні речовини, має певні особливості. Утворення бульб у більшості сортів картоплі починається поступово у процесі онтогенезу і виявляється після завершення ювенільного періоду, тобто у фазі бутонізації рослин. Бульби формуються на кінцях підземних пагонів (столонів). Процес ініціації бульб залежить від температури, тривалості дня. Стимулом бульбоутворення є фітогормони, синтезовані в листках. Ауксини затримують утворення бульб, гібереліни підсилюють ріст пагонів, зокрема столонів, цитокініни сприяють формуванню бульб. Взаємодія цих груп фітогормонів регулює процеси ініціації і росту бульб. При формуванні бульб відбувається інтенсивне надходження пластичних речовин від наземних органів. Більша частина цукрів у молодих бульбах перебуває у вільному стані, і тому співвідношення крохмаль – цукри є відносно низьким. У міру дозрівання бульб посилюється синтез крохмалю, і наприкінці вегетації рослин це співвідношення досягає 50–60 і більше. Бульби однієї рослини за добу можуть накопичити до 6 г крохмалю, а приріст маси бульб може становити 30–40 г. У більшості сортів картоплі максимальний вміст крохмалю спостерігається до припинення вегетації рослин. На момент відмирання бадилля крохмалистість бульб знижується, тому збирати урожай доцільно раніше. Причина зниження вмісту крохмалю пояснюється витратою його на дихання, коли від наземних органів не надходять продукти

---

---

фотосинтезу. Тривале знаходження дозрілих бульб на рослинах веде до втрати не лише крохмалю, але і сухих речовин, вітаміну С.

Найвищий вміст крохмалю (16–20% і більше) мають бульби пізніх сортів картоплі, у яких більш тривалий період бульбоутворення. Бульби сортів різних груп стиглості мають різний біохімічний склад. Так, у бульбах ранніх, середньоранніх і середньостиглих сортів картоплі серед цукрів переважає сахароза. У пізніх сортів значною частиною цукрів є редуруючі цукри. Одночасно з накопиченням крохмалю у бульбах відбувається біосинтез білків. Дозрілі бульби містять близько 2% білка, який має високу поживну цінність. Свіжозібрані бульби мають у своєму складі 1% лимонної кислоти, високий вміст ряду вітамінів, особливо вітаміну С (до 25 мг%).

### **Питання для самоконтролю**

1. Ріст і розвиток як інтегральні процеси.
2. Локалізація процесу росту.
3. Принципи регуляції росту і розвитку.
4. Фізіологія проростання насіння.
5. Спокій рослин, його фізіолого-біохімічні ознаки.
6. Типи спокою у рослин.
7. Фактори, які регулюють ріст і розвиток рослинного організму.
8. Основні принципи росту (фотоперіодизм, ритмічність, кореляції, полярність, рух).
9. Морфолого-біохімічні ознаки вікових змін в онтогенезі рослин.
10. Фізіологія цвітіння, формування насіння та плодів.
11. Перетворення речовин при дозріванні плодів.
12. Що ви візьмете з собою із знань з фізіології розвитку рослин у майбутню виробничу діяльність?

---

---

## 1.7. ПРИСТОСУВАННЯ І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН

### 1.7.1. Холодостійкість рослин. Способи підвищення холодостійкості

Під холодостійкістю розуміють здатність рослин витримувати низькі позитивні температури – від 0 до 10°C. До холодостійких належать рослини помірних і південних широт, зокрема більшість сільськогосподарських культур. Тропічні і субтропічні рослини при таких температурах ушкоджуються або відмирають.

Для оцінки холодостійкості часто користуються поняттям “біологічний нуль”. Це температура, при якій припиняються активні ростові процеси. Для більшості сільськогосподарських рослин біологічний нуль знаходиться близько +4°C. Чим вище значення його, тим менша холодостійкість відповідної групи рослин.

Про холодостійкість певне уявлення дає сума біологічних температур. Чим менша ця величина, тим вища стійкість до холоду і тим скоріше у рослини завершується життєвий цикл.

Показники суми біологічних температур характеризують скоростиглість рослин, сортів. У дуже ранньостиглих вона становить 1200°, у середньостиглих – 2200–2800, пізньостиглих – 3400–4000°C.

До холодостійких належать яра пшениця, ячмінь, овес, горох; середньостиглих – люпин однорічний, боби, льон, соняшник, гречка; малостійких – просо, кукурудза, соя, сорго, квасоля; нестійких – рис, бавовник, баштанні культури.

Негативна дія понижених температур позначається передусім на стані цитоплазми (підвищення густини), проникності мембран, дезорганізації обміну нуклеїнових кислот, білків. Порушення структури мітохондрій і хлоропластів призводить до погіршення аеробного дихання, пригнічення фотосинтезу.

Заходами, що забезпечують стійкість рослин до дії низьких температур, є створення умов вирощування для забезпечення високого рівня енергетичних процесів у клітинах тканин. Це добра освітленість, підвищена вологість повітря, внесення фосфорних і калійних добрив. Досить ефективним є змінний вплив оптимальних і знижених температур на проростаюче насіння і молоді рослини. Позитивне значення має також намочування насіння у слабких розчинах (0,25%) мікроелементів, азотнокислого амонію та інших солей.

Дуже важливою є роль селекції у створенні холодостійких сортів сільськогосподарських культур.

---

---

### 1.7.2. Морозостійкість рослин. Процеси, що відбуваються у клітинах при їх замерзанні

Значних збитків сільському господарству завдають заморозки, що нерідко трапляються у період вегетації рослин. Заморозки можуть бути весняними, осінніми. Найбільш небезпечними є літні приморозки.

Стійкість рослин до заморозків визначається видом, фізіологічним станом, умовами вирощування їх.

Найбільш стійкі до весняних заморозків рослини раннього посіву – ярі зернові і зернобобові культури, які можуть витримувати короткочасні температури до  $-7-10^{\circ}\text{C}$ . При пізніх посівах рослини не встигають підготуватися до дії низьких температур. Коренеплоди, більшість олійних культур, льон, конопля переносять нетривале зниження температури до мінус  $5-8^{\circ}\text{C}$ ; соя, картопля, сорго – до  $-2-3^{\circ}\text{C}$ ; рис, бавовник – до  $-1,5-2^{\circ}\text{C}$ . Найменша стійкість до заморозків у баштанних культур. Зниження температур навіть до  $-0,5-1,5^{\circ}\text{C}$  викликає у них значні ушкодження.

Стійкість рослин до заморозків значною мірою визначається фазою розвитку.

Для зменшення ушкоджуючої дії заморозків проводять різні захисні заходи. До них, у першу чергу, належать оптимальні строки посіву і садіння, використання розсади як посадкового матеріалу для овочевих і квіткових культур, що дозволяє висаджувати рослини у відкритий ґрунт при настанні стійких сприятливих температур. Добрий ефект забезпечує дощування рослин перед заморозками або весняний полив. Розповсюдженими засобами є димові завіси, накривання рослин паперовими або плівковими ковпаками, матами із соломи та ін.

**Процеси, що відбуваються у клітинах при їх замерзанні.** Морозостійкість, під якою розуміють здатність витримувати низькі негативні температури, зумовлюється особливостями рослин. Однорічні рослини в морозний період перебувають у формі дозрілого насіння. Більшість багаторічників до настання низьких негативних температур частково або повністю втрачають наземні органи і перезимовують на значній глибині у ґрунті у вигляді цибулин, бульб, кореневищ.

Проте, озимі культури і деревні рослини відчувають вплив негативних температур і нерідко страждають від їх дії. Причина загибелі рослин від морозу полягає у коагуляції білків протопласта,

---

---

фізичній дії кристалів льоду на клітинні структури. Ушкоджені рослини втрачають тургор, листки набувають вигляду опшарених, буріють і засихають. Із м'ясистих тканин при таненні виділяється вода.

Якщо промерзання тканини відбувається поступово, то лід утворюється в міжклітинниках і клітинних стінках. Утворені кристали льоду відтягують воду з клітин і викликають підвищення рН клітинного соку, зневоднюють цитоплазму, змінюють осмотичні властивості клітини. Крім того, кристали льоду мають фізичний тиск на цитоплазму. При таненні льоду промерзлі клітини можуть зберігати життєздатність, якщо лід не ушкодив механічно їхню цитоплазму.

Стійкі до морозу рослини володіють рядом захисних функцій, основою яких є певні біохімічні зміни.

У клітинах рослин при низьких температурах спостерігається підвищений вміст цукрів, захисних білків, змінюється склад полярних ліпідів, зменшується обводнення клітин.

Захисна роль цукрів полягає в утворенні гідрофільних зв'язків з білками цитоплазми і запобіганні їх денатурації. Крім того, цукри знижують температуру замерзання цитоплазми, збільшують її водоутримуючу здатність. Велика кількість захисних білків і модифікованих ліпідних молекул підвищує структурованість клітин.

Підвищення морозостійкості рослин тісно пов'язане з процесами загартовування, тобто з постійною підготовкою рослин до впливу низьких температур.

Теоретичні основи морозостійкості започаткував академік М.О.Максимов. Продовжуючи його дослідження, І.І.Туманов виділив у озимих дві фази загартовування. Перша фаза проходить при достатньому освітленні і низьких позитивних температурах у нічні години. На цій фазі світло необхідне не тільки для фотосинтезу, але і для підтримання ультраструктур клітини. За таких умов ще здійснюється фотосинтез, але значно гальмуються процеси росту і дихання. Тому цукри, що утворилися при освітленні, накопичуються у клітині. Тривалість першої фази загартовування становить близько двох тижнів.

Друга фаза не потребує світла і відбувається при поступовому зниженні температур. Вона супроводжується вивільненням надлишків води з клітин і тканин рослини. При цьому відбувається зближення молекул у цитоплазмі, підвищення її густини, уповільнення теплового руху молекул у просторі. Друга фаза теж триває близько двох тижнів.

Таким чином, морозостійкість є тимчасовою адаптацією, а не постійною властивістю рослини. Розвиток її залежить значною мірою

---

---

від зовнішніх факторів. Визначальним фактором, у першу чергу, є співвідношення сонячних днів із зниженими температурами вночі і кількості похмурих дощових днів з відносно зниженими і високими температурами. Чим вищим є це співвідношення, тим ефективніші умови для загартовування. Суттєво впливають на морозостійкість умови ґрунтового живлення. Стійкість рослин на кислих ґрунтах зростає при регулярному вапнуванні і внесенні під озимі достатньої кількості калійних і фосфорних добрив. Найбільш ефективним і надійним заходом запобігання зимовій загибелі посівів є виведення морозостійких сортів і застосування науково обґрунтованих технологій вирощування.

### **1.7.3. Зимостійкість рослин. Причини зимової загибелі сільськогосподарських рослин**

Взимку істотно змінюються погодні умови – температура, опади, волога. Значні морози змінюються короточасними і тривалими відлигами. Часто спостерігаються завірюхи, а при безсніжних зимах – суховії. Така постійна зміна погодних факторів значно виснажує організм рослин і може навіть призвести його до загибелі. У несприятливі роки загибель посівів озимої пшениці досягає інколи 70–80%. Гинуть не тільки озимі зернові, але і багаторічні трави, особливо конюшина і люцерна. Деревні породи за морозних зим ушкоджуються не менше від озимих рослин. Комплекс несприятливих факторів взимку може викликати у рослин такі явища, як випрівання, вимокання, випирання, зимову посуху.

**Випрівання** рослин має місце теплої зими з великим сніговим покривом, особливо коли сніг випав на неохолоджений вологий ґрунт. За таких умов у рослин спостерігається інтенсивне дихання, яке призводить до великої витрати запасних поживних речовин, насамперед цукрів. Виснажені такими умовами рослини навесні гинуть від голоду і весняних заморозків.

**Вимокання** спостерігається під час тривалих відлиг, коли на поверхні ґрунту збирається багато води, яка затоплює посів, погіршує газообмін у рослині, призводить до посилення анаеробного дихання, токсичні продукти якого викликають отруєння і загибель її.

Якщо після відлиги настають морози, то утворюється льодова кірка, яка може бути навислою над посівом або контактною. Навислі кірки легко руйнуються котками, і рослини вивільнюються. Якщо ж кірка контактна, то рослини вмерзають у лід; аерація припиняється,

---

---

втрачається стійкість рослин. Якщо вмерзають тільки вузли кущіння, а листки знаходяться на повітрі, то повітря від листків до кореневої системи проникає по міжклітинниках, і рослини виживають.

Рослини, що виходять з-під снігу весною при низьких температурах повітря і ґрунту, стійкі до затоплення. З підвищенням температури їхня стійкість різко знижується.

**Випирання** спостерігається при відсутності снігового покриву або коли верхній шар ґрунту сухий. У таких випадках промерзання ґрунту починається з більш низьких шарів, що містять вологу. Утворений на певній глибині ґрунту шар льоду поступово потовщується за рахунок вологи ще глибших горизонтів і виштовхує верхній шар ґрунту разом з рослинами, внаслідок чого коренева система їх розривається. Рослини залишаються на поверхні ґрунту. Щоб попередити їх загибель, необхідне своєчасне коткування весною для встановлення контакту кореневої системи з вологим ґрунтом.

**Зимова посуха** має місце при постійних сильних вітрах у зимовий період, особливо при нестачі опадів. Це призводить до значного зневоднення ґрунту. Рослини страждають як від нестачі вологи, так і від переохолодження ґрунту.

Таким чином, **зимостійкість** – це здатність рослин протистояти комплексу несприятливих факторів зовнішнього середовища у зимовий період. Для визначення зимостійкості використовують польові і лабораторні методи. З польових найчастіше застосовують метод діагностики стану зимуючих рослин у відібраних монолітах ґрунту. До лабораторних методів належить визначення зимостійкості рослин за реакцією забарвлення цитоплазми клітин конуса наростання (інтенсивність забарвлення збільшується при ушкодженні організму).

Підвищити стійкість рослин можна застосуванням різних агротехнічних заходів, до яких належить і вапнування кислих ґрунтів. Своєчасне вапнування і внесення добрив зменшує рН ґрунтового розчину, покращує іонний баланс у тканинах і цим сприяє підвищенню зимостійкості. Взимку слід проводити снігозатримання.

**Вимокання** – це загибель озимих хлібів, багаторічних трав, садів від застою на полях талих або дощових вод, чи вод від розливу рік. Загибель є наслідком отруєння організмів токсичними речовинами, що утворюються в анаеробних умовах, порушення надходження поживних речовин і води, відмирання кореневої системи.

---

---

#### 1.7.4. Вилягання рослин і його причини

Проблема вилягання посівів особливо гострою стала у зв'язку з інтенсифікацією землеробства й рослинництва, різким зростанням застосування органічних і мінеральних добрив. Вилягання зернових культур зазнають 30–60% посівних площ. Найбільш часто вилягають озимі зернові.

На полеглих посівах, крім недобору врожаю, значно погіршується якість зерна (натура, склоподібність, вихід муки та ін.), ускладнюється збирання, сушіння зерна, знижується продуктивність праці.

Вилягання рослин спостерігається при порушенні співвідношення між масою наземної частини рослин і міцністю нижньої частини стебла. Це явище зумовлюється недостатнім потовщенням соломини і слабким розвитком у ній механічних елементів. При виляганні у рослин порушується геотропічна реакція, відбувається етіоляція стебла.

Основними факторами, що індукують вилягання рослин, є надмірне зволоження ґрунту і повітря, загущення посівів, надмірне внесення добрив, сильні вітри з дощем, морфологічні ознаки сорту рослин (довгостеблові форми більш схильні до вилягання, ніж короткостеблові).

Багато сучасних інтенсивних сортів пшениці на високому агрофоні спроможні забезпечити врожай зерна 70–80 ц/га і більше, але практично у виробничих умовах збирають 40–50 ц/га. Однією з важливих причин цього є вилягання. Це явище має місце не тільки у зоні достатнього зволоження, але і в районах з напівпосушливим кліматом. У Лісостепу і на Поліссі України вилягання спостерігається фактично кожного року. При цьому ступінь його прояву залежить як від метеорологічних умов, так і від особливостей сорту.

Залежно від фактора, можна виділити кілька типів вилягання: прикореневе (слабке укорінення рослин, особливо при зрошенні); вилягання внаслідок нахилення і наступного злому стебла (дія маси наземної частини рослини, вітру, дощу, грибних хвороб); похилення верхньої частини стебла під масою репродуктивних органів.

Негативні наслідки від вилягання зернових значні і різноманітні. Це і ураження полеглих рослин хворобами, заростання посівів бур'янами, значне ускладнення умов механізованого збирання врожаю, неоднчасне дозрівання зерна, зниження врожаю і його якості. Урожай з полеглих хлібів не може бути використаний на

---

---

насіння внаслідок зниження маси 1000 зерен та польової схожості насіння на 30–50%.

Численні дослідження з вивчення морфологічних параметрів стебла злаків дозволили встановити певну залежність між відношенням висоти стебла до його діаметра, міцністю стебла у зоні другого міжвузля і його висотою, експериментально обґрунтувати зв'язок стійкості до вилягання з розвитком і життєдіяльністю кореневої системи, розвитком вторинних коренів. Доведено, що підвищення міцності стебла і стійкості рослин до вилягання досягається при певному співвідношенні мінеральних елементів, які опосередковано впливають на протікання фізіологічних процесів.

Стійкими до вилягання можуть бути рослини, у яких протягом вегетації відбувається постійне нарощування сухої речовини і нагромадження запасних вуглеводів у стеблі.

Боротьба з виляганням у кожному конкретному випадку повинна передбачати відповідні агротехнічні заходи: правильний обробіток ґрунту, глибину заробки насіння, оптимальні норми висіву і густоту стояння рослин, збалансоване мінеральне живлення, добір стійких до вилягання сортів. Поряд із заходами, що запобігають виляганням, широко використовують ретарданти, які викликають укорочення та потовщення стебла, збільшують листові пластинки, посилюють ріст коренів. Найбільш поширеними ретардантами є хлорхолінхлорид (ССС) і його аналоги, наприклад, дегідрел, компазан. Дія ретардантів залежить від застосування хімічних засобів захисту, азотних добрив і системи їх внесення.

Радикальним заходом боротьби з виляганням вважають створення короткостебельних сортів. Але ця ознака в озимій пшениці часто сполучена із слабкою зимостійкістю, недостатньо розвинутою кореневою системою, пониженою якістю зерна, невисокою стійкістю до грибних хвороб.

### **1.7.5. Жаростійкість рослин**

Жаростійкість – це здатність рослин витримувати дію високих температур. За цією ознакою рослини можна умовно поділити на 3 групи: головним чином нижчі рослини (термофільні бактерії, синьо-зелені водорості), що переносять без ушкоджень температуру 75–90°C; жаровитривалі рослини посушливих зон (сукуленти, що витримують температуру до 60°C і ксерофіти – до 54°C); нежаростійкі – мезофітні і водні рослини, що витримують температуру до 40°C.

---

---

Рослини, що ростуть на сухих, світлих, добре прогрітих місцях, більш стійкі до високих температур, ніж тіньовитривалі.

Жаростійкість значною мірою залежить від абсолютних значень температури і тривалості її дії. Короткочасний вплив надто високих температур (43–45°C) може бути таким же згубним, як і тривала дія дещо нижчих, які перевищують оптимальне значення.

Під впливом високої температури повітря зменшується площа листків та їх фотосинтетична активність. Практично всі генеративні клітини зазнають структурних змін, втрачають активність і здатність до поділу. За високих температур пилок стає стерильним, гальмується проростання фертильних пилкових зерен на приймочці. Це є однією з причин зниження врожаю пшениці.

Під час спеки при достатньо високій вологості повітря регуляція температури листків рослин шляхом транспірації обмежена. За таких умов перевищення оптимального температурного рівня призводить до часткової або повної денатурації білків, що викликає ушкодження білково-ліпідних комплексів мембран. У результаті цього відбувається дезорганізація багатьох фізіологічних процесів.

Підвищення температури особливо небезпечне при інтенсивній інсоляції. У рослин існує ряд адаптивних пристосувань для захисту від теплових ушкоджень, зокрема такі, як транспірація, вертикальне орієнтування листків, фототаксис хлоропластів, більш світле забарвлення листової поверхні, захисні шари кіркової тканини, шар кутикули, висока концентрація вуглеводів у цитоплазмі і деякі інші.

У польових умовах на ступінь ушкодження рослин високою температурою має вплив комплекс факторів середовища, зокрема нестача вологи у ґрунті. Найбільш чутливими ланками є реакції Хілла і фосфорилування. Гальмування, або інгібування, цих процесів високими температурами супроводжується зниженням у клітинах білків і нуклеїнових кислот, хлорофілу, фотохімічної активності хлоропластів, розриванням цілісності і висиханням мембран, порушенням вуглеводного, азотного і ліпідного обміну рослин. Тому короткочасний тепловий шок понад 45°C може пригнічувати захисні реакції рослин щодо вірусних і окремих грибкових інфекцій.

Реакція рослин на екстремальну температуру визначається функціональними і структурними особливостями клітин. Серед цитоплазматичних змін, викликаних дією високих температур, слід відзначити інгібування руху, збільшення густини і коагуляцію цитоплазми, ядерні зміни, втрату мембранної напівпроникності.

---

---

Висока температура викликає у рослин патологічне дихання й утворення токсичних речовин.

Жаростійкість значною мірою визначається стадією розвитку рослин: молоді, активно ростучі рослини менш стійкі, ніж старі і ті, що перебувають у стані спокою. Тому найбільшої шкоди високі температури завдають рослинам на ранніх стадіях їх розвитку. Наприклад, у фазі кушіння пшениці у конусі наростання відбувається диференціація колосків. Висока температура гальмує цей процес, внаслідок чого зменшується число колосків у колосі і число квіток у колоску, що призводить до зниження врожаю. Для багатьох рослин спека особливо небезпечна під час цвітіння, оскільки викликає стерильність квіток і обпадання зав'язей.

Стійкість різних органів рослин є неоднаковою: менш стійкі підземні органи, більш стійкими є пагони і бруньки. При дозріванні плодів високі температури навіть корисні, якщо рослина взагалі витримує їх нормально. Серед тканин найбільш стійкими є камбіальні.

Для підвищення жаростійкості рослин П.О. Генкель запропонував насіння окремих культур (цукрові буряки, морква, томати, дині) обробляти перед висіванням 0,2%-им розчином хлористого кальцію. Але цей захід не завжди забезпечує надійний ефект. Не дає бажаних наслідків і загартування рослин проти високих температур.

Для жаростійкості використовують ті ж методи, що і для діагностики посухостійкості. Заходами запобігання шкідливій дії високих температур є впровадження полезахисних смуг і штучне зрошування. Для деревних рослин рекомендують побілку стовбурів.

### 1.7.6. Посухостійкість рослин

Під посухою розуміють тривалу нестачу вологи. Це найбільш часте явище серед несприятливих факторів зовнішнього середовища, особливо на півдні і сході України. Посуха призводить до великих втрат урожаю сільськогосподарських культур. Шкідливість її залежить від фази розвитку і тривалості дії. Найбільшої шкоди посуха завдає під час активного росту і при формуванні генеративних органів рослин.

Здатність рослин витримувати тривалі періоди нестачі вологи називається **посухостійкістю**. Є два види посухи – атмосферна і ґрунтова.

Суто атмосферна посуха може спостерігатися весною, коли температура повітря значно перевищує температуру ґрунту, який на цей час ще недостатньо зволожений за рахунок танучого снігу. При

---

цьому відносна вологість повітря є досить низькою (у межах 10–20%). Атмосферна посуха сприяє зростанню транспірації. Якщо надмірна втрата води рослинами не поповнюється поглинанням її кореневою системою з ґрунту, то виникає водний дефіцит і рослини починають в'янути.

Тривала атмосферна посуха призводить до ґрунтової посухи, яка для рослин є більш небезпечною. Вона спостерігається найчастіше у середині або наприкінці літа. Нестача вологи у ґрунті призводить до ушкодження кореневої системи, порушення водного режиму всієї рослини, негативно позначається на фізіолого-біохімічних процесах. При цьому у клітинах посилюються гідролітичні процеси: відбувається розпад полімерних сполук, у першу чергу полісахаридів, а при більш жорсткій посусі – і білків. Це призводить до накопичення шкідливих концентрацій аміаку, порушення цитоплазматичних структур, зниження інтенсивності фотосинтезу.

При тривалій посусі пригнічується і дихання рослин, одночасно порушується транспорт речовин у рослині, припиняються ростові процеси.

Посухостійкість є генетично зумовленою ознакою, тісно пов'язаною з місцем вирощування рослин та їх адаптацією до водного дефіциту. Вона відображає здатність рослин витримувати значне зневоднення за рахунок розвитку високого водного потенціалу (сисної сили) тканин при збереженні функціональної активності клітинних структур, а також за рахунок адаптивних морфологічних особливостей стебла, листків і генеративних органів.

Найбільшою посухостійкістю відзначаються *ксерофіти* – рослини посушливих місць. Вони включають кілька груп рослин, що відрізняються морфологічною та анатомічною будовою (кактуси, сукуленти, тонколисткові ксерофіти – полин, верблюдяча колючка та ін.; шорстколисткові ксерофіти – степові трави, ковила, типчак, перекотиполе).

Рослини помірного клімату – *мезофіти* – характеризуються помірною стійкістю до посухи. До цієї групи рослин належать основні сільськогосподарські культури, їх стійкість зумовлена пристосованістю, яка полягає у здатності регулювати інтенсивність транспірації за допомогою продихового апарату, шляхом обпадання листків і навіть зав'язі плодів. Рослини мають добре розвинену кореневу систему, високу водоутримуючу здатність тканин.

*Гігрофіти* – це рослини вологих місць, які є нестійкими до посухи.

---

---

Для боротьби з посухою проводять зрошення разом із внесенням мінеральних добрив. Зрошення слід проводити таким чином, щоб рослини встигли використати всю воду і не відчували нестачі вологи. Для визначення правильних строків і доз поливу необхідно проводити контроль за вологістю ґрунту (вона повинна бути вищою за коефіцієнт в'янення рослин), станом продохів листків, визначити водний потенціал тканин, концентрацію клітинного соку та ін.

Кращий спосіб поливу – дощування, завдяки якому не тільки зволожується ґрунт, але і покращується мікроклімат.

### 1.7.7. Солестійкість рослин

Ряд ґрунтів містять надлишкову кількість розчинних солей, яка є шкідливою для росту і розвитку рослин. Цей надлишок спостерігається здебільшого у зонах з недостатнім зволоженням, коли процеси промивання ґрунтів і вимивання солей незначні. Засолення може викликатися і підняттям розчинів солей із глибших ґрунтових горизонтів і створенням високої концентрації цих солей у зонах розміщення кореневої системи. Аналогічному засоленню сприяє систематичне внесення високих доз мінеральних добрив, особливо у формі сирих калійних солей.

Надмірне засолення ґрунту призводить до зростання осмотичного тиску ґрунтового розчину й ускладнює поглинання води кореневою системою рослин. Крім того, надлишок розчинних солей є токсичним для рослини.

ґрунти, що містять 0,25 % легкорозчинних солей, належать до слабозасолених, при концентрації солей до 0,5 % вважаються середньозасоленими (солончакуваті). Сильнозасолені ґрунти (солончаки) містять понад 0,5% солей.

За реакцією на засолення ґрунту рослини поділяють на *галофіти* і *глікофіти*. У природних умовах на солончакових ґрунтах росте досить велика кількість видів, що пристосувалися до високої концентрації солей у них. Це група галофітів, які можуть рости на живильному середовищі, що містить 3–5% натрієвих солей. Серед галофітів можна виділити три основні групи рослин, що відрізняються анатомічними і фізіологічними властивостями: евгалофіти – соленакопичувальні рослини з м'ясистими стеблами і листками, клітини яких відзначаються дуже високим осмотичним потенціалом, що перевищує осмотичний потенціал ґрунтового розчину. Такі

---

рослини вільно поглинають різні катіони й аніони із засолених ґрунтів; криногалофіти – солевиділяючі рослини, їх протоплазма відзначається високою проникністю для солей, ніби фільтруючи і перепускаючи їх крізь себе. При цьому вміст солей у самих клітинах залишається постійним. Рослини цієї групи мають спеціальні секреторні клітини – міхурчасті волоски на листках, у яких накопичуються солі. Повністю заповнені солями волоски розриваються, і сіль залишається на поверхні листка. На місці відмерлих волосків виростають нові; глікогалофіти – соленепроникні рослини, у яких солепроникність крізь цитоплазму клітин дуже незначна. Клітинний сік їх має великий осмотичний тиск, що зумовлюється високою концентрацією органічних сполук, особливо вуглеводів. До таких рослин належать полин і деякі інші.

Більшість культурних рослин слабостійкі або зовсім не мають стійкості до засолення.

Фізіологічна дія засолення проявляється зміною осмотичних властивостей клітин, руйнуванням цитоплазматичних мембран і зменшенням активності ферментів, яке призводить до порушення взаємозв'язку фотосинтетичного й окислювального фосфорилування. Засоленість викликає порушення білкового обміну, внаслідок чого накопичуються вільні амінокислоти, утворюються токсичні сполуки (кадаверин, пут-ресцин, аміак).

Здебільшого рослини найменш стійкі до засолення на початкових етапах онтогенезу. З віком їх стійкість змінюється.

За ступенем солестійкості культурні рослини поділяються на слабостійкі (пшениця, гречка, льон, огірки, квасоля, яблуна, вишня), середньостійкі (овес, просо, кукурудза, соняшник, жито, картопля, цибуля, морква, томати, виноград, люцерна) і сильностійкі (ячмінь, гірчиця, конюшина, капуста, цукровий буряк).

Солестійкість визначають прямим і побічним методами. Цей вид стійкості можна визначити за енергією проростання насіння, відсотком схожості тощо. З лабораторних методів застосовують такі, як визначення швидкості відкриття і закривання продихів у розчинах солей, ступеня вицвітання хлорофілу та ін.

Для боротьби із засоленістю і зменшенням її шкідливості проводять гіпсування ґрунтів, застосовують інші методи хімічної меліорації.

Одним з основних методів боротьби є створення солестійких сортів. До сильного засолення можуть адаптуватися тільки рослини з інтенсивним метаболізмом органічних кислот, сахарози, а також

---

---

аспарагінової і глютамінової амінокислот, які можуть знешкоджувати аміак шляхом утворення амідів.

П.О. Генкель пропонував здійснювати передпосівний обробіток насіння окремих сільськогосподарських культур розчинами солей  $\text{CaCl}$ ,  $\text{MgSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  для підвищення стійкості, відповідно, до дії хлоридного, сульфатного і содового засолення. Вважається, що при цьому заході відбувається загартування насіння до засолення, наслідком якого є зменшення проникності мембран цитоплазми і значне зростання порога токсичної дії солей.

### **1.7.8. Стійкість до шкідливих газоподібних виділень промисловості і транспорту**

Інтенсивний розвиток промисловості, сільськогосподарського виробництва, активна діяльність людей супроводжуються значними змінами навколишнього середовища. Щорічно зростає газоподібне забруднення атмосфери, у ґрунті і воді накопичуються різні хімічні сполуки. Все це гальмує нормальний розвиток, викликає захворювання і навіть зникнення багатьох рідкісних видів рослин і тварин, призводить до порушення екологічної рівноваги, зменшення врожаю сільськогосподарських культур, погіршення його якості.

При спалюванні нафти, кам'яного вугілля і різних органічних відходів в атмосферу виділяється велика кількість різних вуглеводнів, оксидів азоту і сірки, вуглекислого газу та інших речовин, а також тверді компоненти – пил, сажа. Дим і гази не тільки отруюють оточуюче середовище, але впливають на клімат. Як правило, на територіях, що прилягають до великих промислових підприємств, вологість повітря й освітленість нижчі за норми, а температура вища, ніж у незадимлених місцях.

Промислове забруднення середовища токсичними сполуками завдає великих збитків сільському господарству й екологічній системі в цілому.

Для розробки профілактичних заходів з охорони рослин на основі контролю забруднення повітря, ґрунту і води необхідно чітко уявляти токсичну дію токсикантів на рослинний світ, які функціональні зміни вони можуть викликати, шляхи їх надходження до рослинного організму.

Двоокис сірки, окисли азоту, галогеноводневі та інші шкідливі газоподібні сполуки проникають у рослину з повітря внаслідок газообміну, а також з дощем і при осіданні туману або пилу на

---

---

поверхню пагонів. Основна ж маса токсичних газів надходить до листка через продихи. Потрапляючи до міжклітинників, вони контактують із губчастою паренхімою мезофілу, потім дифундують через плазмалему до протопласта клітини і там викликають різні хімічні, біохімічні, структурні і функціональні зміни. Швидкість надходження газу обумовлена стійкістю до нього рослинного організму, а ступінь впливу залежить від властивостей і хімічних форм забруднюючої речовини.

У клітинах ушкоджених рослин спостерігається зниження рН клітинного соку, помітно активуються такі ферменти, як пероксидаза, порушується вуглеводно-азотний обмін, пригнічується рух цитоплазми і розтягування клітин, відбувається розпад хлорофілу і руйнування структури хлоропластів, спостерігається депресія фотосинтезу; порушується проникність і регуляторна діяльність замикаючих клітин продихів. Усі ці зміни в подальшому призводять до порушення росту і розвитку рослин, зменшують у 1,5–2 рази інтенсивність транспірації. Внаслідок цього значно зменшується урожай і погіршується його якість. В озимих культур різко зменшується морозостійкість.

Токсичні гази несприятливо впливають і на розвиток кореневої системи, оскільки при цьому значно зменшується загальна маса коренів та їх фізіологічна активність.

Загальними фенотипічними ознаками ушкодження рослин є некрози і хлороз листків, подальше їх відмирання і передчасне обпадання. Але за цими зовнішніми ознаками важко визначити, яким саме токсикантом ушкоджена рослина, тому що в цілому картина змін є досить неспецифічною для тієї чи іншої отруйної речовини. Дія токсиканту залежить від його дози, яка дорівнює добутку концентрації токсиканта на тривалість дії.

Для  $\text{SO}_2$  припустима концентрація в повітрі може становити не більше  $80 \text{ мкг/м}^3$  при тривалій дії і  $240 \text{ мкг/м}^3$  при короткочасному впливі; для фтористого водню – відповідно  $0,50 \text{ мкг/м}^3$  і  $1,0 \text{ мкг/м}^3$ ; для  $\text{HC1}$  –  $100 \text{ мкг/м}^3$  і  $200 \text{ мкг/м}^3$ . Але  $\text{HC1}$  не становить великої небезпеки, тому що лише в окремих місцях цей забруднювач зустрічається в концентраціях, що викликають ушкодження рослин. Токсичність газів залежить від факторів зовнішнього середовища, особливо від вологості повітря. Наприклад, при високих концентраціях  $\text{SO}_2$  в повітрі збільшення вологості призводить до утворення сірчатої, а потім сірчаної кислоти, внаслідок чого токсичність  $\text{SO}_2$  різко посилюється. Газоподібна сірка ( $\text{SO}_2$ ), що проникла через продихи, контактує з вологою поверхнею клітин листка і переходить у водний

---

розчин. Залежно від рН клітинного розчину, утворюються сульфати, гідросульфати та інші сполуки.  $\text{SO}_3^{2-}$  і  $\text{HSO}_3^{2-}$  токсичні для багатьох біохімічних і фізіологічних процесів. Ступінь фітотоксичності зменшується при переході  $\text{SO}_3^{2-}$  до  $\text{SO}_4^{2-}$ . Це окиснення в рослинних клітинах може здійснюватися ферментативним і неферментативним шляхом. У більшості рослин метаболічні активні молоді листки акумулюють більше сірки, ніж старі. При освітленні акумуляція здійснюється швидше, ніж у темряві. Окиснення  $\text{SO}_3^{2-}$  може здійснюватися у хлоропластах при освітленні, у мітохондріях. Крім того, воно стимулюється і такими ферментами клітин, як пероксидаза, цитохромоксидаза, ферредоксин-НАДФ-оксидаза, металами й ультрафіолетовим світлом.

Адсорбований листками двоокис сірки не локалізується в місцях проникнення. Він має високий ступінь рухомості і може транспортуватися з листків до коренів, в оточуюче середовище. Адсорбований листками  $\text{SO}_2$  може бути використаний у метаболічних процесах відновлення сірки.

Короткочасний вплив низьких концентрацій двоокису сірки у багатьох рослин призводить до посилення фотосинтетичних процесів. Навпаки, високі концентрації і тривала дія низьких концентрацій інгібують фотосинтез. Дія ця проявляється на реакціях карбоксилювання, транспорті електронів і реакціях фотосинтетичного фосфорилювання.

При ушкодженні дводольних трав'янистих рослин і листових дерев типовою є поява некротичних ділянок між жилками листка; в однодольних рослин – слабкий жовтуватий колір або некроз кольору слонової кістки, який розпочинається на кінчиках листка і розповсюджується на всю листову пластинку.

Некроз кінчиків і країв листків є типовим симптомом ураження широколистих рослин фтористим воднем. Некротизована тканина може відокремлюватися від неушкодженої вузькою червоно-коричневою смугою, що утворилася внаслідок відкладання смоли і танінів.

Численними дослідженнями доведено, що забруднюючі атмосферу речовини призводять до певного пригнічення росту і розвитку рослин без ознак видимих симптомів ураження. Їх дія проявляється в першу чергу на біохімічному рівні, потім розповсюджується на ультраструктурний і клітинний рівні, і вже після цього розвиваються видимі симптоми ушкодження.

Чутливість рослин до окремих шкідливих газів залежить не тільки від зовнішніх, але й від внутрішніх факторів. Наприклад, хлібні

---

---

злаки мають підвищену стійкість до  $\text{SO}_2$  на окремих критичних стадіях розвитку – стадії трьох листків і перед цвітінням. Для дводольних критичним є період між цвітінням і початком дозрівання.

Значний вплив на фізіологічні процеси в рослинах мають такі речовини і сполуки, як озон, окисли азоту, фториди.

Під впливом озону змінюється проникність рослинних тканин для води, глюкози, окремих іонів, а також проникність мембран мітохондрій і хлоропластів; інгібується фотосинтез – знижується не тільки активність електронтранспортної системи, але і вміст хлорофілу.

Дія газоподібних сполук  $\text{NO}$  і  $\text{NO}_2$  в концентраціях, що не призводять до появи видимих ушкоджень, викликає зниження інтенсивності фотосинтезу. Інгібування фотосинтезу окислами азоту може бути наслідком конкуренції процесів асиміляції  $\text{CO}_2$  і відновлення нітратів, що відбуваються у хлоропластах з участю універсального відновлювача НАДФ $\cdot\text{H}_2$ . Під впливом  $\text{NO}_2$  відбувається набрякання мембран хлоропластів, а будь-яке порушення у структурі мембран впливає на інтенсивність фотосинтезу.

Газоподібні фториди ( $\text{HF}$ ) надходять до рослини через продиhi листків і можуть впливати на їх функціонування. Фториди можуть впливати на фіксацію  $\text{CO}_2$ , послаблювати синтез хлорофілу, інгібувати активність реакції Хілла, стимулювати або пригнічувати дихання, залежно від тривалості дії. Зміни в диханні під впливом фторидів відбуваються внаслідок розбухання мембран мітохондрій і виходу з них білків, змін активності окислювальних ферментів.  $\text{NaF}$  порушує рибосомальні системи.

Речовини, які забруднюють атмосферу, знижують стійкість рослин до низьких температур і посухи.

Значному забрудненню ґрунту і води сприяє неправильне використання хімічних препаратів у боротьбі зі шкідниками і хворобами сільськогосподарських культур, з бур'янами. Деякі пестициди протягом кількох років або десятиліть не розкладаються і тому можуть накопичуватися у ґрунті, воді, потрапляти у харчові продукти.

Так, ще у 40-х рр. XX ст. для боротьби з деякими видами комах широко застосовувалися дуже ефективні хлоровмісні вуглеводи. На великих площах було внесено сотні тисяч тонн препарату ДДТ, який не піддавався розпаду і у великій кількості нагромаджувався у ґрунті, а потім з током води через ґрунтові води потрапляв у водоймища, накопичувався у рослинах, організмі тварин, з продуктами харчування потрапляв у організм людини, викликаючи тяжкі отруєння.

---

---

Застосування ДДТ давно заборонене. Але його запаси у воді і ґрунті до сьогодні дають про себе знати.

Адаптація багатьох видів шкідників до токсичних препаратів викликає необхідність постійного пошуку і синтезу нових, більш ефективних хімічних сполук для боротьби з комахами, бур'янами і різними хворобами сільськогосподарських рослин. Тобто відбувається постійне отруєння ґрунту і води новими хімічними речовинами. До них належать не лише пестициди, інсектициди, але й деякі регулятори росту. Ряд таких сполук погано розчиняються у воді, але відносно легко засвоюються живими організмами і накопичуються в них. Внаслідок такої біоаккумуляції відбувається накопичення і радіоактивних ізотопів деяких біологічно важливих елементів.

### **Питання для самоконтролю**

1. Поняття жаростійкості й посухостійкості рослин.
2. Дія понижених температур на рослину. Холодостійкість рослин.
3. Дія низьких температур на рослину. Морозостійкість рослин.
4. Зимостійкість рослин.
5. Загартування рослин у природних умовах щодо дії низьких температур.
6. Шляхи підвищення холодостійкості й морозостійкості рослин.
7. Солестійкість і газостійкість.
8. Як можна підвищити стійкість рослин при вирощуванні їх у виробничих умовах?

---

---

## 2. МІКРОБІОЛОГІЯ

Мікробіологія (грец. *micros* – малий, *bios* – життя, *logos* – вчення) – наука про дивовижний світ найдрібніших, невидимих неозброєним оком живих істот – мікроорганізмів, або мікробів. Мікроорганізми – це одноклітинні організми – бактерії, актиноміцети, дріжджі, водорості, найпростіші; багатоклітинні – міцеліальні (нитчасті) гриби; неклітинні – мікоплазми, віруси. Мікробіологія вивчає морфологію, систематику, фізіологію, біохімію, генетику, екологію мікробів, їх роль в кругообігу речовин в природі, підвищенні родючості ґрунту, забезпеченні високої якості кормів та продуктів харчування. Вона досліджує значення мікроорганізмів у розвитку паталогічних процесів вироблення імунітету при інфекційних захворюваннях людини, тварин, рослин, у розробці ефективних засобів профілактики та боротьби з шкідливими мікробами – збудниками хвороб. Мікробіологія розглядає питання щодо застосування корисних мікроорганізмів у медицині, ветеринарії, кормовиробництві, інших галузях сільського господарства, промисловості, охорони навколишнього середовища.

### 2.1. МОРФОЛОГІЯ І СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ

#### 2.1.1. Загальні відомості із систематики мікроорганізмів. Прокаріоти і еукаріоти

Класифікація мікроорганізмів надзвичайно складна. Мікробіологи намагалися об'єднати подібні організми в окремі групи. Для цього були використані наступні таксонометричні одиниці: вид (*species*), рід (*genus*), родина (*familia*), порядок (*ordo*), клас (*classis*), відділ (*divisio*), царство (*regnum*).

Основною таксонометричною одиницею є вид. Види об'єднано в роди, роди – в родини, родини – в порядки, порядки – в класи, класи – у відділи, відділи – в царства. **Вид** – це сукупність особин, які мають загальне походження, генотип, морфологічні, фізіологічні та інші ознаки, а також здатні в певних екологічних умовах спричиняти однакові процеси. Види поділяються на підвиди або варіанти.

В мікробіології часто використовують і такі терміни:

**Культура** – мікроб, який вилучено з організму рослини, тварини або об'єктів навколишнього середовища і вирощено на

---

---

живильному середовищі. Чисті культури складаються з особин одного виду, змішані – скупчення клітин різних видів;

**Штам** – культура одного й того ж виду, яку виділено з різних джерел (грунту, водойм, організмів та ін.);

**Колонії** – нащадки або популяції однієї мікробної клітини. Це видиме неозброєним оком накопичення клітин одного виду;

**Клон** – це культура, отримана із однієї клітини.

Існує два основних типи клітинної будови мікроорганізмів (мікробів), які відрізняються за фундаментальними ознаками. Це еукаріотичні та прокаріотичні мікроорганізми. До еукаріотів відносять гриби, водорості та найпростіші, які за будовою подібні відповідно до рослинних і тваринних клітин. Бактерії та синьо-зелені водорості – прокаріоти.

В еукаріотичній клітині ядро відокремлене від цитоплазми ядерною мембраною з порами. В ядрі два ядереця – центри синтезу рибосомної РНК і хромосоми. При поділі (мітоз, мейоз) хромосоми розподіляються між дочірними клітинами. Цитоплазма еукаріотів містить мітохондрії і хлоропласти. Цитоплазматична мембрана, що оточує клітину, переходить у цитоплазмі в ендоплазматичний ретикулум.

Будова прокаріотичних клітин простіша. У них немає чіткої межі між ядром і цитоплазмою, відсутня ядерна мембрана. ДНК у таких клітинах не зв'язана з білком і не утворює структур, подібних до хромосом еукаріотів. У клітинах прокаріотів відсутні процеси мітозу і мейозу, крім того, в них немає мітохондрій та хлоропластів.

Розглянемо основи класифікації прокаріотів (бактерій). У 8-му виданні “Руководство Берги по определению бактерий” (1984) усі мікроорганізми об'єднано в царство прокаріотів (Procarvotae), куди включено два відділи: ціанобактерії, або синьо-зелені водорості, і бактерії. Бактерії в свою чергу розділено на 19 груп:

- фототрофні;
- хемотрофні;
- хламідобактерії;
- бактерії, що брунькуються, або стебелькові;
- спірохети;
- спіральні і зігнуті;
- грамнегативні аеробні палички і коки;
- грамнегативні факультативно-анаеробні палички;
- грамнегативні анаеробні;
- грамнегативні коки і кокобацили;

- грамнегативні анаеробні коки;
- грамнегативні хемолітотрофні;
- метаноутворюючі;
- грампозитивні коки;
- палички і коки, що утворюють спори;
- грампозитивні аспорогенні паличкоподібні бактерії;
- актиноміцети;
- рикетсії;
- мікоплазми.

### 2.1.2. Бактерії, їх коротка характеристика

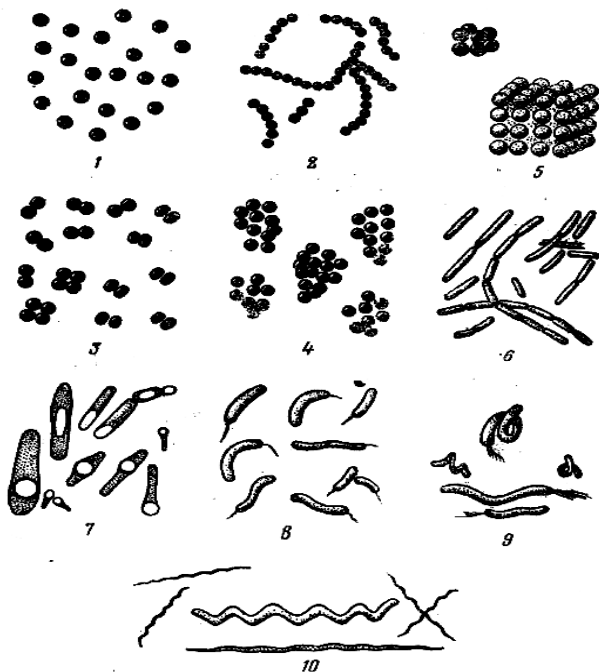
**Бактерії** – одноклітинні мікроорганізми, які не мають чітко відокремленого ядра (прокаріоти), без хлорофілу, розмножуються простим поділом, мають клітинну оболонку, що не містить в собі клітковину.

За зовнішніми ознаками бактерії поділяють на три основні групи: кулясті (коки), паличкоподібні (циліндричні) і звивисті (спіралеподібні) (вібріони, спірили, спірохети) (рис. 46).

Серед кулястих бактерій здебільшого діаметром 1–2 мкм залежно від кількості клітин та місця розташування перетинки розрізняють 6 груп (родів): **коки** (грец. *kokkos* – зерно) – поодинокі, безладно розміщені клітини; **диплококи** – клітини, зібрані в купі по дві; **тетракоки** – по чотири; **сарцини** – в пакетах по 8–16 клітин (це результат поділу клітин відповідно у двох і трьох взаємно перпендикулярних площинах); **стафілококи** – скупчення клітин, що нагадує гроно винограду, **стрептококи** – ланцюжки клітин, що зберігають зв'язок між собою (від 3 до 20 і більше клітин).

Паличкоподібні (циліндричні) форми поділяють на бактерії, які не утворюють спор (*Bacterium*), та бацили (*Bacillum*), що формують спори. Здебільшого вони мають циліндричну форму. Кінці паличок можуть бути заокругленими, гострими або обрубаними.

За аналогією з кулястими формами бактерій розрізняють **диплобактерії** і **диплобацили** (сполучення двох паличок по довжині); **стрептобактерії** та **стрептобацили** (ланцюжки паличок); **мікобактерії** (дають паростки і розгалуження); **коринебактерії** (мають булавоподібні потовщення на кінцях та особливі зернисті включення).



**Рис. 46. Основні форми бактерій:**

1 – мікрококи; 2 – стрептококи; 3 – диплококи; 4 – стафілококи;  
5 – сарцини; 6, 7 – паличкоподібні; 8 – вібріони;  
9 – спірили; 10 – спірохети

Іноді зустрічаються дуже дрібні палички (0,2 мкм), які важко відрізнити від витягнутих коків, їх називають **кокобактеріями**. Тетрад і пакетів паличкоподібні бактерії не утворюють, бо вони діляться в одній площині, перпендикулярно до поздовжньої осі.

Звивисті (спіралеподібні) форми бактерій об'єднують за ступенем звитості мікробної клітини в три групи залежно від будови, розміру, кількості та характеру обертів завитків клітини.

**Вібріони** (*Vibrio*) – завиткоподібні бактерії у вигляді коми; вони загнуті приблизно на 1/4 частину своєї довжини.

**Спірили** (*Spirillum*) – штопороподібні клітини, що мають до п'яти обертів спіралі.

---

---

*Спірохети* (Spirochaetae) – довгі та тонкі звивисті клітини з аксіальною віссю або стрижнем, навколо якого гвинтоподібно обернена цитоплазма.

*Простекобактерії* – відкриті останнім часом одноклітинні організми трикутної або іншої форми. У деяких з них променева симетрія. Свою назву вони одержали за гострокінцевими виростами – простеками. Простекобактерії розмножуються діленням або брунькуванням. Вони нерухливі, спор не утворюють, ростуть на картопляному агарі при температурі 28 °С.

Розміри бактерій, грибів, актиноміцетів визначаються в мікрометрах (1 мкм = 10<sup>-6</sup> м), вірусів – нанометрах (1 нм = 10<sup>-9</sup> м) або ангстремах (1 А = 0,1 нм).

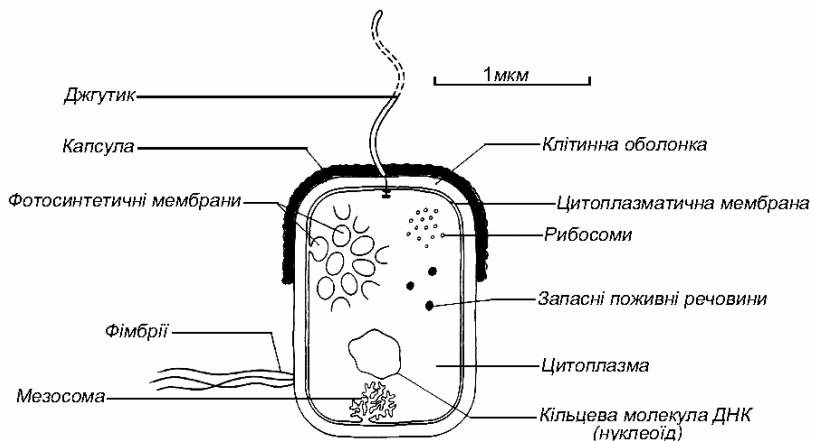
Мікробна клітина, не дивлячись на зовнішню простоту будови – це досить складний організм, якому властиві процеси, характерні для всього живого (рис. 47, 48).

Клітинна оболонка має складну структуру, характеризується багат шаровістю і різним характером розташування в ній окремих компонентів. Оболонка пластична, стійка до впливу зовнішніх факторів і внутрішньоклітинного тиску, надає форму клітині. В оболонці є отвори (пори) розміром від 1 нм і більше, через які можуть проходити лише певні сполуки (молекули чи їх комплекси).

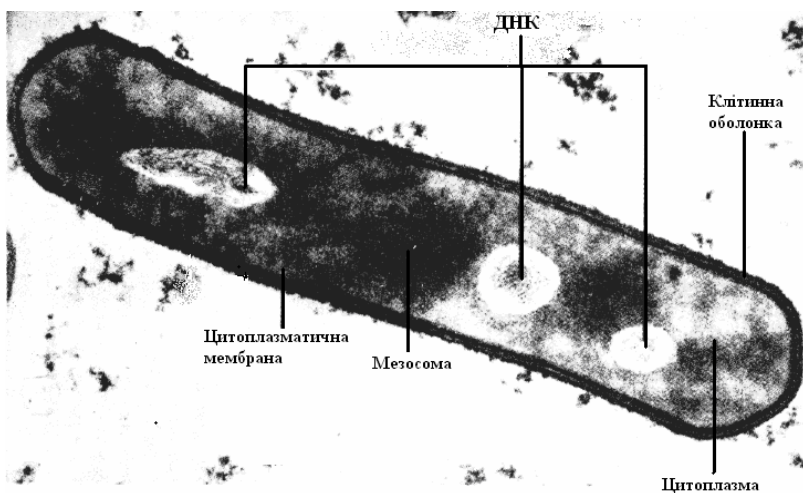
*Клітинна стінка* – основна структурна одиниця оболонки мікробної клітини. Вона багат шарова, до її складу входять пептидоглікан (муреїн, гліко- і мукопептид) і тейхоеві кислоти, які разом з фібрилярними компонентами утворюють ригідний шар стінки і зумовлюють поділ мікробів на грампозитивні та грамнегативні (за допомогою способу фарбування бактерій, який був розроблений датським вченим Х. Грамом у 1884 р., можна поділити бактерії на грампозитивні – фарбуються та грамнегативні – не фарбуються. Після фарбування генціанвіолетом і обробки розчином йоду клітини одних видів бактерій обезбарвлюються спиртом, а інших – залишаються зафарбованими в синьо-фіолетовий колір).

У деяких видів мікроорганізмів на зовнішній поверхні клітинної стінки утворюється слизовий шар різної товщини – *капсула*. Вона складається з полісахаридів або поліпептидів і води. Капсула містить до 98 % води, захищає клітину від висихання, несприятливих впливів макроорганізмів і зовнішнього середовища.

Клітини, що позбавлені клітинної оболонки, називаються протопластами, їм властиве ділення, процеси обміну – дихання, синтез білків, нуклеїнових кислот і ферментів.



**Рис. 47. Схеми будови клітини паличкоподібної бактерії. Справа перераховані структури, які зустрічаються в кожній клітині, зліва – не у всіх клітинах**



**Рис. 48. Електронна мікрофотографія типової паличкоподібної бактерії *Bacillus subtilis*. В світлих зонах розташовується ДНК × 50000**

---

---

**Цитоплазматична мембрана** знаходиться між оболонкою і цитоплазмою клітини, здебільшого складається з трьох шарів – фосфоліпідного і двох білкових. Головна фізіологічна функція мембрани – регуляція надходження та виходу речовин з клітини. Мембрана характеризується вибірковою напівпроникністю і є справжнім осмотичним бар'єром, в якому відбувається ферментативна “обробка” речовин, що надходять ззовні в клітину, а також утворення сполук для певних видів мікроорганізмів.

**Цитоплазма** – складна колоїдна система, де гомогенною (однорідною) фазою є вода, дисперсною – різні речовини і структури клітини. У цитоплазмі містяться **мезосоми**, або мітохондрії, які є центром окислювально-відновних процесів, що відбуваються в мікробній клітині.

У цитоплазмі клітини міститься значна кількість більш дрібних структур – **рибосом**. Вони мають вигляд дрібних (10–20 нм) зернинок різного розміру і форми, можуть бути поодинокими чи з'єднаними в лінійні ланцюги або клубки, характеризуються значним вмістом РНК та білка. Рибосоми синтезують білок. Синтез білка характеризується такою особливістю, як чутливість до антибіотиків (розвиток прокаріотів інгібується стрептоміцином). У клітині відсутній ендоплазматичний ретикулум.

У цитоплазмі залежно від фази росту мікробів та інших причин можуть відкладатися резервні продукти внутрішньоклітинних біохімічних реакцій (волютин, гранульоза, глікоген, жир, сірка, залізо та ін.).

Зокрема однією з особливостей бактерій, що зумовила їх поділ на дві групи – грамозитивні та грамнегативні – є різний хімічний склад оболонки та цитоплазми клітин. У грамозитивних бактерій відмічено наявність рибонуклеату магнію, полімеру пептидоглюкану й зв'язаних з ним полісахаридів та тейхоевих кислот. У грамнегативних бактерій у клітинній мембрані переважають білки, ліпопротеїди, ліпополісахариди.

**Нуклеоїд** (генофор) – ядерна речовина або ядерний апарат. Прокаріоти характеризуються відсутністю диференційованого ядра з нуклеоплазматичною мембраною, їх ядерний апарат складається з нуклеопротейдів і є ниткоподібною дволанцюговою молекулою дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК), що називається бактеріальною хромосоною. Вона може бути розташована в центрі клітини або у вигляді гранул розсіяна в цитоплазмі.

---

---

**Джгутики** – забезпечують рухомість бактерій – це ниткоподібна молекула білка розміром до 12–18 нм. Джгутик є цитоплазматичним виростом клітини, він закладається під її мембраною. Джгутики мають вигляд двох переплетених ниток, здебільшого спіральної чи гвинтоподібної будови, покритих чохлам білкового походження. Джгутик поєднується з клітиною базальним тілом, яке нижнім кінцем прикріплюється до цитоплазматичної мембрани.

**Фотосинтетичні мембрани** – у фотосинтезуючих бактерій у мішкоподібних, трубчастих або пластинчастих утвореннях цитоплазматичної мембрани розташовуються фотосинтетичні пігменти (зокрема бактеріохлорофіл).

**Фімбрії (пілі)** – на клітинній стінці деяких грамнегативних бактерій утворюються паличкоподібні білкові виступи (складаються з білка – піліна). Вони коротші і тонші джгутиків і використовуються для прикріплення клітин одна до одної або до якоїсь поверхні. Вони бувають різного типу, але найбільш цікаві F-фімбрії, які кодуються спеціальною плазмідною і пов'язані з статевим розмноженням бактерій.

**Спори** бактерій за стійкістю до несприятливих умов існування є унікальними морфологічними та фізіологічними структурами. При спороутворенні мікробна клітина втрачає значну кількість вільної води, її протоплазма згущується, збирається в спорогенній зоні і вкривається щільною оболонкою, насиченою смолистими і ліпоїдними речовинами. Спора вкрита двома оболонками: зовнішня – екзина – виконує захисну функцію; внутрішня – інтина – бере участь у проростанні нової вегетативної клітини. Спороутворення у бактерій на відміну від дріжджів, плісневих грибів та актиноміцетів – не процес розмноження, а захисне пристосування організму для збереження виду. Спори стійкі до дії різних фізико-хімічних факторів. Так, у висушеному стані вони можуть зберігатися протягом десятиріч у ґрунті, воді, трупах та інших субстратах. Спори витримують кип'ятіння протягом 2–6 год, тривалий час залишаються життєздатними при обробці патологічного матеріалу дезінфікуючими засобами (креоліном, карболовою кислотою, хлораміном, вапном тощо).

### 2.1.3. Рух, розмноження і живлення мікроорганізмів

Механізми руху мікробів різноманітні. Для представників еукаріотів характерна направлена рухливість протоплазми у напрямку, наприклад, до верхівки гіф або окремих органел клітини залежно від їх

---

метаболічної функції (рух мітохондрій, тілець Гольджі). Анебоїдний тип руху по поверхні субстрату властивий представникам, позбавленим клітинної оболонки. Це рух за типом плавання в рідкому середовищі (нижчі гриби, що розмножуються зооспорами).

Для прокаріотичних мікроорганізмів окремих видів характерний активний рух за типом ковзання на твердих і плавання у рідких середовищах за допомогою джгутиків. За характером розташування і кількістю джгутиків на клітині прийнято розрізняти: *монотрихи* – бактерії з одним джгутиком на одному з полюсів клітини; *лофотрихи* – мають пучок джгутиків; *амфітрихи* – це перехідна форма, містять по одному джгутику або їх пучку на кожному полюсі; *перитрихи* – джгутики розміщено по всій поверхні тіла. Залежно від форми клітини і способу джгутикування рух може бути прямим, направленим або безладним (перевертання). Швидкість пересування бактерій у середньому становить 10–20 мкм/с. Звивисті бактерії без джгутиків рухаються шляхом ритмічного вигинання та крутіння клітини навколо поздовжньої осі. Для міксобактерій характерним є реактивний спосіб руху, що відбувається шляхом відштовхування клітини під час набухання або підсихання слизу.

Рухливі реакції (таксиси) мікроорганізмів можуть спричинюватися подразненням хімічними речовинами (хемотаксис), молекулярним киснем (аеротаксис), світлом (фототаксис), водою (гідротаксис) тощо. При позитивному таксисі клітини рухаються до подразника, негативному – в зворотному напрямку.

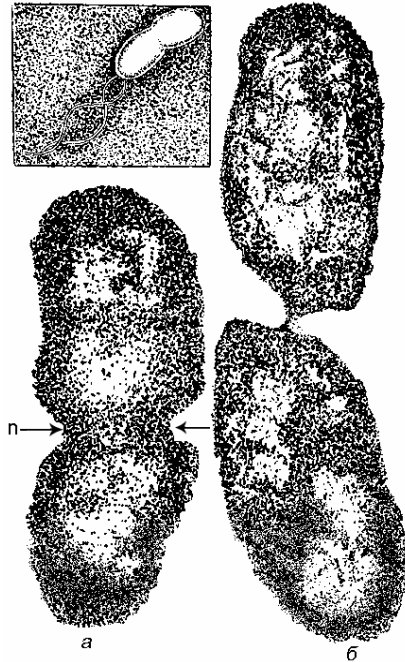
**Розмноження мікробів** відбувається дуже швидко (в сприятливих умовах кількість клітин подвоюється за 20–30 хв).

Бактерії розмножуються безстатевим поперечним поділом на дві особини, проте у спіральних форм поділ поздовжній, а у коків можливий в будь-якому напрямі (рис.49).

Безпосередньо перед поділом у мікробній клітині утворюється перетинка, здебільшого посередині (ізоморфний поділ) або на одному з її кінців (гетероморфний поділ). Нові дочірні клітини відділяються одна від одної або після поділу залишаються з'єднаними між собою. Внаслідок цього утворюються диплококи, диплобактерії, ланцюжки кулястих або паличкоподібних бактерій (стрептококи, стрептобактерії), а також інші утворення (сарцини, стафілококи).

Розмноження мікрофлори на штучних живильних середовищах відбувається через такі фази:

- лаг-фаза, або фаза затримки росту. Мікроорганізми, внесені в живильний субстрат, пристосовуються до нього, а частина з них може навіть загинути;
- період логарифмічного росту, для якого характерне бурхливе розмноження мікробних клітин, хоч в цей період певна кількість їх гине;
- стаціонарна фаза, або період зрілості мікробної культури, що може тривати від кількох годин до 3–5 діб;
- період старіння культури, який триває від 2–3 діб до декількох років. Для нього характерне поступове зниження концентрації клітин, у спороутворюючих з'являються спорові форми, і згодом культура гине.



**Рис. 49. Розмноження бактерій;  $\times 50000$ :**

*а* – початкова фаза поділу клітини;

*б* – утворення двох дочірніх клітин;

*п* – перетинка

---

---

**Живлення мікроорганізмів.** Мікроорганізми поглинають поживні речовини всією поверхнею тіла через напівпроникну цитоплазматичну мембрану шляхом дифузії або адсорбції. Інтенсивність цих процесів залежить від різних умов, найголовнішими з яких є різниця в осмотичному тиску мікробної клітини і навколишнього середовища, будова мікробної клітини і проникність цитоплазматичної мембрани.

Надходження поживних речовин в клітину можливе за умови розчинності їх у воді або ліпоїдах. Ті органічні речовини, які не розчиняються у воді, попередньо переводяться у водорозчинні дією на них гідролітичних ферментів, які виділяє мікробна клітина в навколишнє середовище.

За типом живлення мікроорганізми поділяють на дві основні групи: авто- і гетеротрофи. Залежно від джерел енергії і електронів їх поділяють на фотоліто-, хемоліто-, фотоорганно- і хемоорганотрофи.

**Автотрофи** – використовують вуглець з вуглекислого газу повітря і утворюють органічну речовину за допомогою енергії Сонця (фотосинтез) або енергії, що виділяється в процесі окислення деяких мінеральних і органічних сполук (хемосинтез). За способом одержання енергії їх можна умовно представити так: I – **Фототрофи** (джерело енергії – сонячне світло): 1) фотолітотрофи – пурпурні і зелені сіркобактерії, синьо-зелені водорості та ін. До складу їх цитоплазми входять хлорофілоподібні пігменти (бактеріохлорофіл, бактеріопурпурин, каротиноїди), за допомогою яких бактерії, як і зелені рослини, синтезують органічну речовину; 2) фотоорганотрофи – мікроорганізми, які для одержання енергії можуть використовувати крім фотосинтезу ще й органічні сполуки (пурпурні бактерії, що не здатні окислювати сірководень до сірки); II – **Хемотрофи** – джерело енергії – окислення неорганічних та органічних сполук: 1) хемолітотрофи – мікроорганізми, які одержують енергію при окисненні неорганічних сполук і елементів (сіркобактерії, залізобактерії, нітрифікатори); 2) хемоорганотрофи – мікроорганізми, які одержують енергію при окисненні або бродінні органічних речовин (більшість мікробів ґрунту, води, повітряного басейну).

**Гетеротрофи** – використовують для живлення вуглець органічних сполук. Їх поділяють на сапрофітів і паразитів. Сапрофіти, або метатрофи, – мікроби, які ростуть на мертвому субстраті (продуктах харчування, кормах, тваринних і рослинних рештках та ін.). Паразити, або паратрофи, – мікроби, що живляться органічними

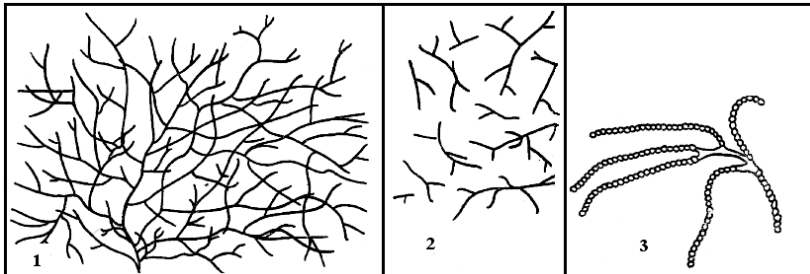
сполуками живих організмів (збудники інфекційних хвороб тварин – патогени і рослин – фітопатогени).

Більшість мікроорганізмів є **миксотрофами**, тобто здатними змінювати тип живлення.

Залежно від джерела азоту мікроби розділяють на дві групи: аміноавтотрофи – синтезують білок з мінеральних або найпростіших сполук азоту (нітратів, амонійних солей, а також з повітря); аміногетеротрофи – використовують для живлення головним чином готові амінокислоти.

#### 2.1.4. Актиноміцети, мікроскопічні гриби, віруси, фаги

**Актиноміцети**, або променисті гриби, – це велика група одноклітинних грампозитивних організмів, які мають тенденцію до галузнення. За будовою і хімічним складом актиноміцети займають проміжне положення між бактеріями і грибами. Від бактерій вони отримали всі компоненти грампозитивної бактеріальної клітини: багатшарову оболонку, що складається з білкових, ліпідних і мукополісахаридних елементів, цитоплазматичну мембрану, цитоплазму з вакуолями і волютиновими зернами, ядерну речовину; від грибів – типи розгалуження гіф (моноподіальне, дихотомічне і мутовчасте) та способи розмноження: спорами, які утворюються на спороносцях або спорангіях, простим діленням (сегментацією, фрагментацією міцелію), рідше – брунькуванням (рис. 50).



**Рис. 50. Актиноміцети:**  
1–2 – міцелій; 3 – спороносці

---

Актиноміцети мають розгалужену клітину, гіфи якої формують субстратний і повітряний міцелій. На агаризованих середовищах актиноміцети утворюють округлі колонії, які врастають у живильний субстрат.

Розмноження відбувається шляхом розпаду міцелію на окремі фрагменти – оїдії, які за сприятливих умов можуть дати початок новому міцелію, а також спорами. Спори формуються на гілках повітряного міцелію (спороносцях). Вони легко відділяються від міцелію і потрапивши на поживний субстрат швидко проростають. Окремі види актиноміцетів використовують для виготовлення антибіотиків (стрептоміцин, хлортетрациклін).

Актиноміцети широко розповсюджені в різних ґрунтах, у воді, в гної та інших субстратах. Їм належить велика роль у ґрунтоутворенні: вони пришвидшують розклад органічних речовин у ґрунті і беруть участь у створенні гумусу. Ґрунтові актиноміцети переважно аероби, але бувають і факультативні анаероби (живуть при відсутності вільного кисню). Оптимальна температура для розвитку актиноміцетів 23–37°C. Вони легко переносять висушування, можуть зберігатися в ґрунті більше десяти років. Найбільш сприятливі для них ґрунти з рН 6,8–8,0. Кількість їх в ґрунтах по відношенню до загальної мікрофлори залежить від пори року. Так, весною їх 20 %, осінню – 30 і зимою – 13 %. По мірі заглиблення в ґрунт їх кількість зменшується.

**Гриби** (Fungi) – нижчі еукаріотні одноклітинні і міцеліальні хемоорганотрофні організми. Гетеротрофний тип живлення обумовлює їх активну участь в розкладанні рослинних і тваринних залишків, завдяки чому вони відіграють важливу роль в утворенні органічних гумусних речовин в ґрунті.

Характерною морфологічною ознакою переважної більшості грибів є нитчаста будова їх тіла, яке складається з розгалужених гіф. У середині гіфи знаходиться цитоплазма, ядро чи ядра та інші клітинні елементи. У нижчих грибів гіфи не мають поперечних перетинків (несептований міцелій), у вищих – гіфи багатоклітинні. Міцелій – це скупчення розгалужених гіф, що створюють грибницю.

Гриби розмножуються вегетативним та статевим способами. Вегетативне розмноження відбувається шляхом регенерації обривків міцелію, брунькуванням, мідіями, хламідоспорами. Більш спеціалізованим є репродуктивне розмноження грибів за допомогою спор, які утворюються на спеціальних відгалуженнях міцелію – спорангієносцях, конідієносцях. Спори можуть бути ендогенними (спорангіоспори), екзогенними (конідії), безстатевого і статевого

---

---

походжень. За характером розмноження гриби поділяються на декілька основних класів:

Клас Хітрідіоміцети – мають слабозвинутий міцелій або тіло складається з голої протоплазми. Розмноження переважно безстатеве – зооспорами. Більшість видів цього класу – внутріклітинні паразити вищих і нижчих рослин. Деякі з них вражають розсаду капусти (чорна ніжка), бульби картоплі (рак).

Клас Ооміцети – мають розвинутий міцелій із багатоядерних несептованих гіф. При статевому розмноженні у них утворюються ооспори. Із патогенних грибів цього класу найбільш шкідливими паразитами є фітофтора картоплі і плазмopара винограду (мільдь).

Клас Зигоміцети – утворюють одноклітинний міцелій. Типові представники – гриби родини мукорових. Вони широко розповсюджені в природі, зустрічаються в ґрунті, розвиваються на різних органічних матеріалах і харчових продуктах у вигляді сірого або темного нальоту. Мукорові гриби мають плодоносні гіфи з кулеподібним спорангієм на верхівці, який заповнений спорами. При статевому розмноженні утворюються зигоспори. Безстатеве розмноження здійснюється нерухомими спорангієспорами.

Клас Аскоміцети – сумчасті гриби з добре вираженим багатоклітинним міцелієм, за виключенням дріжджів, у яких типовий міцелій відсутній. Розмноження відбувається брунькуванням, конідіями і аскоспорами, які утворюються в спеціальних сумках – асках. Серед аскоміцетів зустрічаються продуценти антибіотиків (*Penicilium*), збудники захворювань рослин, а також гриби, які використовуються в спиртовій і борошномельній промисловості (*Saccharomyces cerevisiae*, *Aspergillus niger* та ін.).

Клас Базидіоміцети – гриби з добре розвиненим септованим міцелієм, рухомі форми відсутні. Нестатеве розмноження відбувається конідіями, статеве – шляхом злиття вегетативних клітин міцелію (соматогамія) і утворення базидій, на яких виникають по чотири базидіоспори. Більшість грибів цього класу живуть на ґрунті і рослинних рештках. Окремі види є паразитами і вражають сільськогосподарські рослини. Із цієї групи найбільший інтерес для сільського господарства становлять домовий гриб (*Merulius*), гриби, здатні утворювати на коренях рослин мікоризу (*Boletus*), а також сажкові та іржасті гриби.

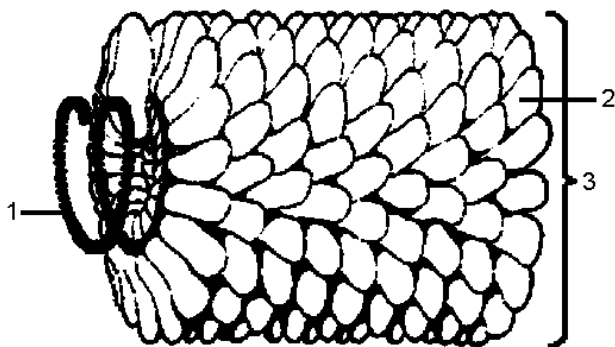
Клас Дейтероміцети, або незавершені гриби, – мають добре розвинений септований міцелій, розмножуються в основному нестатевими екзоспорами – конідіями. Типовий статевий процес

відсутній. Окремі види цього класу є безстатевими стадіями сумчастих, рідше базидіальних грибів. Незавершені гриби широко розповсюджені в природі. Деякі живуть на культурних рослинах. Особливий інтерес становлять такі роди, як фузаріум (*Fusarium*) і ботритіс (*Botritis*), які паразитують на овочах, плодах, картоплі.

**Віруси** – це особливий клас найдрібніших мікроорганізмів, які відрізняються від інших мікроорганізмів рядом морфологічних ознак і біохімічних властивостей. Віруси не мають клітинної структури. Їх розміри лежать в межах від 10 до 350 нм. Структурна одиниця вірусу – **вірон** – складається з молекул нуклеїнової кислоти (РНК або ДНК), що знаходиться в білковій оболонці – капсиді. Капсид побудована із багатьох ідентичних білкових субодиниць, які називають капсомерами. У більш складних вірусів нуклеокапсида має оболонку в якій містяться ензими (ферменти), які полегшують проникнення вірусу в клітину. Деякі віруси містять також вуглеводи, ліпіди і різні метали.

Віруси – це внутріклітинні паразити, які здатні жити і розмножуватися тільки в клітині живого організму. Всередину рослинної клітини віруси проникають через пошкодження, а в клітини тваринного організму і людини – шляхом фагоцитозу або піноцитозу. Розмножуючись в клітинах господаря, вони призводять до їх загибелі.

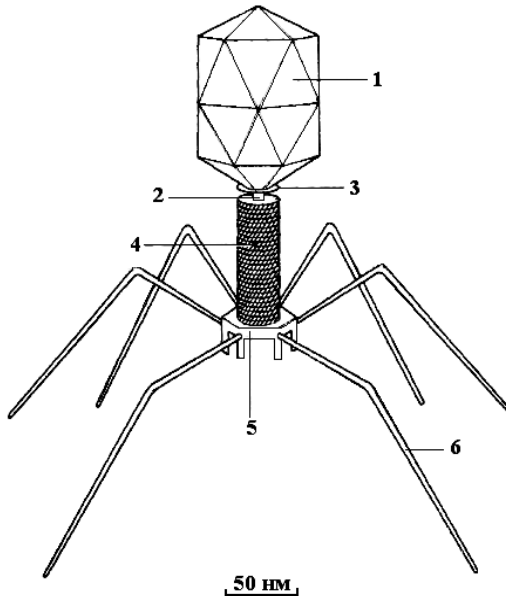
Деякі віруси отримані у вигляді кристалів (вірус тютюнової мозаїки). Кристалічний вірус складається з білка і нуклеїнової кислоти (рис. 51).



**Рис. 51. Будова вірусу тютюнової мозаїки:**  
1 – спіраль РНК; 2 – білкові субодиниці;  
3 – нуклеокапсида

На фізичні і хімічні подразники віруси реагують по-різному. Низькі температури не викликають загибелі вірусу. Підвищення температури до  $+50-60^{\circ}\text{C}$  призводить до загибелі вірусу. Віруси легко переносять висушування, деякі з них стійкі до тривалої дії етилового і метилового спирту, ефіру, а також інших сильновпливаючих на бактерії хімічних речовин.

**Фаги** – це віруси, які вражають бактеріальні клітини. За зовнішньою формою вони нагадують сперматозоїди, часто мають овальну або шестигранну голівку з відростком (хвостом), яку оточує білкова оболонка з ДНК усередині. Хвостова ділянка – це порожня трубка, поверхня якої вкрита білковим чохлам, здатним скорочуватися. На кінці відростка знаходиться базальна пластинка з 6 зубцями, від якої відходять фібрили довжиною до 150 нм. Розмір фага досягає 200 нм (рис. 52).



**Рис. 52. Будова бактеріофага (схема):**  
1 – голівка; 2 – порожня трубка; 3 – комірець;  
4 – чохол із спіральною симетрією; 5 – базальна  
пластинка; 6 – хвостові пагони (фібрили)

---

---

Взаємовідносини між фагами і бактеріями можуть проявлятися у формі паразитизму або коменсалізму.

**Фаг-паразит** – після прикріплення його до бактеріальної клітини за допомогою фібрил хвостової частини “проколює” оболонку клітини і вприскує свою ДНК. З цього моменту бактеріальна клітина продукує компоненти вірусу – фагових нуклеїнових кислот і білків. В міру дозрівання нових віронів, вони залишають бактеріальну клітину, лізуючи (розчиняючи) її.

**Фаг-коменсал** – після проходження всередину клітини не руйнує її; остання бере на себе “піклування” про вірус, забезпечуючи редуплікацію фага синхронно з бактеріальною хромосоною, і передає своїм нащадкам. Такий фаг називають *профагом*, а клітину – *лізигенною*. Результат взаємодії між ними в багатьох випадках залежить від клітини-хазяїна.

### Питання для самоконтролю

1. Чим відрізняються прокаріоти від еукаріот?
2. Перерахуйте основні форми бактерій і дайте їм характеристику.
3. Що таке поверхневі і внутрішні структури бактерій і які їх функції?
4. Які особливості грампозитивних і грамнегативних бактерій?
5. Назвіть види бактерій, які не мають клітинної оболонки.
6. В чому відмінність між нуклеотидом прокаріот і ядром еукаріот?
7. Чим пояснюється термостійкість бактерій?
8. Як відбувається розмноження, живлення і рух мікроорганізмів?
9. Дайте коротку характеристику актиноміцетам, мікроскопічним грибам, вірусам, фагам.
10. Дайте характеристику основним таксонометричним одиницям класифікації мікроорганізмів.

---

---

## 2.2. ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

### 2.2.1. Хімічний склад та дихання мікроорганізмів

До складу бактеріальної клітини входять вода (80–85%) і сухі речовини (15–20%). Для синтезу життєво важливих органічних сполук мікробам необхідні органогени – вуглець, азот, водень та кисень, вміст яких досягає 90–97% маси всієї сухої речовини. Крім названих елементів у мікробній клітині містяться зольні елементи – фосфор, сірка, натрій, магній, кальцій (3–10 %), у незначній кількості (0,1–0,5 %) – залізо, мідь, цинк, марганець, кобальт, молібден, а також вітаміни та інші фактори росту. Є мікроби, здатні використовувати для живлення нафту, газ, парафіни, мило та ін.

Основну масу сухої речовини мікробів складають білки, вміст яких залежно від виду мікроорганізмів та складу живильного середовища доходить до 80 %. Чим більше азоту в субстраті, тим більше білка входить до складу протоплазми мікробних клітин. У білку мікроорганізмів виявлено ті ж амінокислоти, що й в білках тварин і рослин.

Найбільше значення для життєдіяльності мікроорганізмів мають складні білки, особливо нуклеопроїди, до складу яких входять білки та нуклеїнові кислоти. Вони відіграють важливу роль у рості та розмноженні мікробів. З ними пов'язані видові особливості, спадкова передача специфічних властивостей, утворення нових рас, штамів та видів у бактерій, грибів, актиноміцетів, вірусів. Керування синтезом білка відбувається за допомогою РНК, що міститься головним чином у цитоплазмі клітини і відтворює структуру спадкової хімічної речовини – ДНК.

З вуглеводів у мікробній клітині найбільше всього полісахаридів. У протоплазмі зустрічаються глікоген, декстрин, глюкоза, глюкуронова кислота. Полісахариди у великій кількості виявляються у капсульних мікробів (азотобактера, пневмококів та ін.). Складні полісахариди містять 1–5 % азоту.

Ліпіди (жири та близькі до них жироподібні речовини – ліпоїди) знаходяться найчастіше в оболонці клітини та поверхневому шарі цитоплазми. Вони впливають на проникність клітинних оболонок, зумовлюють токсичні та антигенні властивості хвороботворних мікробів, захищають їх від впливу несприятливих умов навколишнього середовища, можуть накопичуватися як запасний живильний матеріал. Ліпіди становлять 3–7 % сухої речовини мікроорганізмів. З жироподібних речовин у мікробній клітині наявні вільні жирні кислоти,

---

---

фосфатиди, віск. Значна кількість ліпідів з іншими речовинами клітини утворює складні комплекси – ліпопротеїди, фосфоліпіди, що виконують важливу роль в окислювально-відновних та інших процесах метаболізму клітини.

**Дихання мікроорганізмів**, які живуть і розмножуються за наявності кисню повітря, відбувається за допомогою ферментів, що активізують дихальні субстрати і молекулярний кисень. У деяких мікробів реакція окислення не доходить до одержання кінцевих продуктів, тобто вуглекислоти. Наприклад, у певних видів плісневих грибів при окисленні цукру утворюються цитринова та щавлева кислоти.

У багатьох видів бактерій-автотрофів з групи хемосинтетиків дихальний акт – це окислення неорганічних сполук. Так, нітрифікуючі бактерії окислюють аміак та амонійні солі в азотисту, а потім азотну кислоти. Залежно від потреби забезпечення мікробів киснем Л. Пастер у 1861 р. поділив усі мікроорганізми на аероби та анаероби.

Хімізм дихання бактерій вивчено недостатньо. Відомо, що молекулярний кисень повітря не здатний окислювати речовини мікробної клітини. Необхідно спочатку активізувати молекулярний кисень або водень в окислювальному субстраті. Кисень активізується завдяки дихальним ферментам – *оксидазам*, водень – *дегідразам*.

**Аеробне дихання** мікроорганізмів – процес, при якому акцептором водню, протонів і електронів є молекулярний кисень. Внаслідок окислення складних органічних сполук енергія може виділятися у навколишнє середовище (термогенез) або накопичуватись у макроенергетичних фосфатних зв'язках АТФ.

Енергія мікробів-термогенів може підвищувати температуру навколишнього середовища. Це явище спостерігається при силосуванні кормів, біотермічному знезараженні гною, а також у скиртах або недосушених грубих кормах, сирому зерні. Теплоту, що виділяється мікроорганізмами, називають біопаливом. Його можна використовувати в сільському господарстві, наприклад, у парниках та при заготівлі бурого сіна.

**Анаеробне дихання** відбувається без участі молекулярного кисню. Акцепторами водню можуть бути окислені неорганічні сполуки, що легко віддають кисень і відновлюються (процеси денітрифікації і десульфідикації) або органічні речовини з ненасиченими зв'язками (альдегіди, кетони). Коли дихальний субстрат розкладається лише до проміжних продуктів (спиртів, органічних кислот), йдеться про процес *бродиння*. При анаеробному розщепленні молекули гексози

---

---

кількість звільненої енергії в 24,5 рази менша, ніж при аеробному окисненні цукру. Прикладами анаеробного дихання є спиртове, молочнокисле, маслянокисле, пектинове та інші види бродіння.

### 2.2.2. Ферменти, пігменти, токсини та ароматичні речовини мікробів

Біохімічні процеси, що відбуваються в мікробних клітинах, зумовлюються і спрямовуються **ферментами** (ензимами) – біологічними каталізаторами білкової та небілкової природи. У 1981–1986 рр. було встановлено, що рибонуклеїнові кислоти поєднують в собі функції носія генетичної інформації і ензиму.

Ферменти беруть участь у розщепленні та синтезі речовин. Вони специфічні, тобто виявляють свою активність щодо певних сполук, нестійкі до впливу несприятливих зовнішніх факторів: руйнуються при температурі 60°C, а також під дією лугів, кислот, солей важких металів тощо. Розрізняють **ендоферменти** та **екзоферменти**. Перші міцно зв'язані з цитоплазмою і здійснюють перетворення поживних речовин у складі частини клітини. Другі виділяються в живильне середовище, розчиняються в ньому, проходять через бактеріальні фільтри, розкладають складні сполуки на прості. Останні є пластичним матеріалом для побудови тіла мікробної клітини.

Каталітичну дію ферментів визначають надзвичайно малі їх кількості; 1 г амілази може розщепити 1 т крохмалю, а 1 г хімозину може зумовити зсідання 12 т молока; 1 г пепсину здатний розщепити 50 кг коагульованого білка, 1 молекула каталази при 40 °C за 1 с руйнує 550 тис. молекул пероксиду водню.

Ферменти діють при певному рН: пепсин активний тільки в кислому середовищі (рН 1,5–2,5), трипсин – слаболужному (рН 7,8–8,7), каталаза і уреаза – нейтральному (рН 7,0).

Ферменти не змінюються до кінця реакції, не входять до складу кінцевих продуктів. Вони не токсичні. Ця важлива властивість має велике значення для багатьох галузей народного господарства, особливо харчової промисловості і медицини.

На сьогодні відомо близько 2000 ферментів, які за класифікацією, розробленою Міжнародним біохімічним товариством (1961), об'єднані в шість класів: оксидоредуктази, трансферази, гідролази, ліази, ізомерази, лігази або синтетази (розділ 1.1).

---

---

Ферменти мікробного походження широко застосовують у харчовій промисловості, сільському господарстві, особливо тваринництві, медицині, а також інших галузях народного господарства. Наприклад, амілази використовуються при ферментативному одержанні глюкози з крохмалю, глюкозної та мальтозної патоки, в спиртовій, пивоварній та хлібопекарській промисловості. У ветеринарії високоактивні очищені препарати амілаз застосовують для лікування тварин, хворих на дистрофію, що зумовлене неперетравленням крохмалю.

**Пектинази** розщеплюють пектини – речовини, що “склеюють” окремі клітини рослин. Вони містяться в ягодах, фруктах, стеблах та коренях. Пектинази мікроорганізмів різних видів застосовують у технологічних процесах, що вимагають руйнування рослинних тканин, звільнення клітин та зміни структури клітинних оболонок. Пектинази використовують для мацерації фруктової або плодючої м’язги, що сприяє збільшенню виходу соку, його освітленню та руйнуванню розчинених у ньому пектинових речовин.

Ферменти мікроорганізмів **целюлази** розкладають основний компонент клітинної оболонки рослин целюлозу, і шляхи їх використання давно відомі людству.

**Протеїнази** здатні покращувати якість м’ясних виробів, рибопродуктів, збільшувати строки зберігання і підвищувати поживну цінність кормів тощо.

**Сичужний ензим**, який одержують з сичуга, використовують у виробництві сирів, де головним процесом є зсідання білків молока під дією цього ферменту.

**Пігменти мікробів.** Наявність пігментів у світі мікроорганізмів спадково закріплюється при їх розмноженні. Багато кольорових бактерій знаходиться в повітрі. Вважають, що пігменти виконують захисну функцію проти згубної дії на мікроорганізми ультрафіолетового випромінювання. Забарвлені колонії у кисневому середовищі та при освітленні зберігаються краще, ніж безпігментні. Більшість пігментоутворюючих мікробів – сапрофіти.

Першим пігментом, відомим людству, був криваво-червоного кольору продигіозин, який утворює чудова паличка і (*Bact. prodigiosum*). Синій пігмент піоціанін продукує *Pseudomonas aeruginosa*, фіолетовий – *Chromobacterium violaceum*. Ці види бактерій характеризуються антибіотичною активністю. Вони нерідко забруднюють рани, забарвлюючи гній у синьо-зелений колір. Жовтий

пігмент утворюють сарцини, стафілококи; чорний (меланіни) – деякі види дріжджів та міцеліальних грибів *Stachybotrys alternans* тощо.

Важливою групою мікробних пігментів є каротиноїди, які утворюють більшість фототрофних бактерій, деякі родини дріжджів, мікроміцетів та актиноміцетів. У фототрофів каротиноїди беруть участь у процесах фотосинтезу. У гетеротрофів вони локалізуються в цитоплазматичній мембрані. У гіфоміцетів каротиноїди зв'язані головним чином з ліпідами.

**Токсини мікробів.** Патогенні мікроорганізми в процесі життєдіяльності виробляють отруйні речовини – токсини, які спричиняють захворювання людини, тварин, рослин (токсикози). Розрізняють **екзотоксини** – токсичні речовини, що виділяються мікробами назовні, та **ендотоксини**, що тісно зв'язані з мікробною клітиною і вивільняються з неї лише після її розпаду. Ендотоксини синтезуються сальмонелами, ешерихіями, збудниками бруцельозу, туберкульозу та ін.

Екзотоксини бактерій мають білкову природу. Це високоактивні повноцінні антигени (збудники ботулізму, правця, дифтерії), на які організм виробляє антитіла. Антитоксична сироватка діє проти токсину, а не проти мікробної клітини.

За молекулярною будовою ендотоксини більш складні білки, що містять фосфоліпіди і полісахариди, про що свідчать основні ознаки екзо- і ендотоксинів, наведені нижче (за В. М. Аристовським):

Екзотоксини	Ендотоксини
Легко дифундують з клітини в навколишнє середовище.	Міцно з'єднані з тілом бактеріальної клітини.
Високотоксичні, здатні вибірково уражати окремі органи.	Менш токсичні, вибіркова дія слабо виражена.
Термолабільні.	Термостабільні.
Викликають утворення антитоксинів в організмі.	Антитоксична дія імунних сироваток незначна.
Мають білкову природу, руйнуються протеолітичними ферментами.	Належать до гліцидоліпідних комплексів, резистентні до дії протеолітичних ферментів.
Під дією формаліну переходять в анатоксини.	Під дією формаліну частково руйнуються.

---

---

Особливу загрозу для здоров'я людини та тварин становлять токсичні речовини грибів, що пошкоджують продукти харчування і корми. На сьогодні описано 300 видів плісеньових мікроміцетів, що продукують більше 120 мікотоксинів. Вони відрізняються за хімічною будовою (білки, полісахариди, кислоти, спирти тощо) і характером загальноплазматичної токсичної дії на живий організм.

**Ароматичні речовини мікробів.** Деякі види дріжджів, плісеньових грибів та актиноміцетів продукують ароматичні речовини – складні ефіри, леткі органічні кислоти та ін. Їх використовують для надання приємного запаху винам та деяким харчовим продуктам, особливо сиру, сметані та маслу. Грибний, хлібний, медовий, тютюновий та інші аромати властиві грибам багатьох видів.

### 2.2.3. Основні поняття метаболізму мікроорганізмів. Фотосинтез

Поживні речовини, які потрапляють в клітину мікроорганізму, беруть участь в багатьох різноманітних хімічних реакціях. Всі хімічні прояви життєдіяльності мікроорганізмів носять загальну назву метаболізму, або обміну речовин. Метаболізм включає дві групи життєво необхідних процесів – катаболізм (енергетичний обмін) і анаболізм (біосинтез).

**Катаболізм** – це комплекс процесів розщеплення поживних речовин – вуглеводів, жирів і білків, які відбуваються в основному за рахунок реакцій окислення, в результаті чого виділяється енергія. У мікроорганізмів розрізняють основні форми катаболізму – бродіння і дихання (аеробне і анаеробне). При бродінні спостерігається неповний розклад органічних речовин з вивільненням незначної кількості енергії і накопиченням високоенергетичних речовин (етилового спирту, молочної, масляної та інших кислот). При аеробному диханні проходить повне окислення органічних речовин з утворенням великої кількості енергії і утворення низькоенергетичних кінцевих речовин ( $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ ). Вивільнена при катаболізмі органічних речовин вільна енергія акумулюється у формі енергії фосфатних зв'язків аденозинтрифосфату (АТФ).

**Біосинтез**, або **анаболізм**, об'єднує процеси синтезу макромолекул клітини (нуклеїнових кислот, білків, полісахаридів та ін.) із більш простих сполук, які наявні в навколишньому середовищі. Реакції біосинтезу зв'язані із споживанням вільної енергії, яка

---

---

утворюється в процесах дихання, бродіння (а також фотосинтезу) і зберігається в формі АТФ. Катаболізм і біосинтез протікають одночасно, багато реакцій і проміжних речовин у них спільні.

Деяким групам мікроорганізмів (ціанобактеріям, пурпурним і зеленим бактеріям) властивий **фотосинтез** – спосіб утворення АТФ, при якому джерелом енергії є сонячне світло.

У рослин, водоростей і ціанобактерій донором електронів при фотосинтезі є молекула води, кисень, що виділяється в навколишнє середовище. Такий фотосинтез називають кисневим, або оксигенним.

На відміну від них пурпурні і зелені фотосинтезуючі бактерії не здатні використовувати воду як донор електронів, їх фотосинтез ніколи не проходить з утворенням кисню. Донорами електронів у таких бактерій є  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{H}_2$  або органічні сполуки, а даний вид фотосинтезу називають безкисневим або аноксигенним.

Головний акцептор електронів більшості фотосинтезуючих організмів –  $\text{CO}_2$ , однак вони частково можуть відновлювати нітрат, азот, іони водню. Процес фотосинтезу проходить в два етапи. Під час першого під дією світла проходить відновлення НАДФ і фосфорилування АДФ, на другому – енергія НАДФ· $\text{H}_2$  і АТФ використовується для відновлення  $\text{CO}_2$  до гексози. Асиміляція  $\text{CO}_2$  вищими і нижчими фотосинтезуючими організмами здійснюється через **пентозофосфатний цикл**, або **цикл Кальвіна**.

У фотосинтезуючих організмів АТФ утворюється при переносі електрона, який віддає молекула хлорофілу (або бактеріохлорофілу), при поглинанні енергії світла фотосинтетичною пігментною системою. Процес називають фотофосфорилуванням, він аналогічний окислювальному фосфорилуванню аеробних мікроорганізмів, тобто АТР утворюється при транспорті електронів через ланцюг переносу.

Оскільки молекулярний кисень не бере участі в реакціях утворення АТФ ні в одному із типів фотосинтезу, будь-який його тип може проходити в анаеробних умовах. Однак життєдіяльність рослин, водоростей і ціанобактерій, які здійснюють кисневий фотосинтез, проходить звичайно в присутності кисню. Більшість організмів з безкисневим фотосинтезом – анаероби, у факультативних аеробів фотосинтетичне утворення АТФ пригнічується киснем.

---

---

#### 2.2.4. Вплив різних факторів зовнішнього середовища на мікроорганізми

**Температура.** Розрізняють три основних температурних зони, що мають вирішальне значення для розвитку мікроорганізмів: **оптимум** (найбільш сприятлива для життєдіяльності мікробів); **мінімум** (нижче неї розвиток мікробів припиняється); **максимум** (вище неї спостерігається згубна дія).

За пристосуванням до певних температурних умов виділяють три фізіологічних групи мікробів: **психрофільні** (кріофільні), пристосовані до життя при низьких температурах (оптимум – 15–20°C, мінімум – 0, максимум – 10°C); **мезофільні** (оптимум – 30–37°C, мінімум – 10, максимум – 45°C); **термофільні** (теплолюбні) (оптимум – 50–60°C, мінімум – близько 35°C, максимум – 70–80°C).

До низьких температур мікроорганізми малочутливі. Дослідами доведено, що бактерії зберігають свою життєдіяльність після обробки їх протягом декількох годин рідким повітрям (–182, –100°C) або навіть рідким воднем (–252°C). Низькі температури призупиняють життєдіяльність мікроорганізмів, тому забезпечують тривале зберігання охолоджених продуктів харчування. Повторне заморожування після розмерзання згубно діє на мікроби.

Високі температури викликають загибель мікробної клітини в результаті звертання (коагуляції) білків цитоплазми та інактивації ферментів. Більшість безспоривих бактерій відмирають при нагріванні до 60–70°C протягом 15–30 хв, а при нагріванні до 80–100°C за час від декількох секунд до 1–3 хв. У вологому середовищі бактерії при високій температурі гинуть скоріше, ніж у сухому, так як водяна пара сприяє швидкій коагуляції білка. Спори багатьох бактерій витримують нагрівання до 100°C на протязі декількох годин. Навіть найбільш стійкі спори у вологому середовищі при 120°C гинуть через 20–30 хв, а при дії сухого жару (160–170°C) – протягом 1–2 годин.

На згубній дії високих температур базуються два способи знищення бактерій: пастеризація і стерилізація.

При пастеризації рідину нагрівають до 60–70°C протягом 20–30 хвилин або до 70–80°C протягом 5–10 хвилин, при цьому гинуть лише вегетативні форми бактерій. Пастеризацію застосовують переважно для зберігання молока, вина, ікри, фруктових соків і деяких інших продуктів.

При стерилізації гинуть всі живі організми. Це досягається нагріванням до 100–130°C протягом 20–40 хвилин.

---

---

**Вологість середовища.** Мікроорганізми здатні жити і розмножуватись тільки в присутності вільної води, яка знаходиться головним чином в краплиннорідкому стані. Розчинені в такій воді поживні речовини можуть надходити до мікробної клітини. Деякі види мікробів досить чутливі до нестачі вологи. Наприклад, нітрифікуючі і оцтовокислі бактерії після висушування швидко відмирають. Інші, навпаки, можуть зберігатись у висушеному стані протягом декількох місяців і навіть років (стафілококи, молочнокислі бактерії, дріжджі).

В ґрунті різні групи мікроорганізмів найбільш інтенсивно розвиваються при вологості, близькій до 60% повної вологоємності. Найбільш вологолюбними ґрунтовими бактеріями є азотфіксуючі (азотобактер і бульбочкові бактерії).

При висушуванні ґрунту, його мікробіологічна активність знижується або повністю припиняється. Нездатність мікроорганізмів розвиватись в умовах недостатньої вологості використовується для зберігання продуктів і кормів шляхом висушування (м'ясо, риба, овочі, фрукти, молоко та інші продукти, а також сіно, зерно).

В природних умовах мікроорганізми живуть в розчинах з різною концентрацією розчинених речовин. Підвищена концентрація солей в середовищі вище певної межі порушує нормальний обмін речовин між клітиною і навколишнім середовищем (плазмоліз). В такому стані більшість мікроорганізмів досить швидко гине. Згубна дія високих концентрацій солей на мікроорганізми використовується при консервуванні багатьох продуктів харчування в концентрованих розчинах солі (NaCl) або цукру при їх концентрації вище 70 %.

**Реакція середовища.** Відношення мікробів до реакції середовища дуже різноманітне. Якщо одні можуть розвиватися в широких межах величини рН, то для розвитку інших мікроорганізмів коливання рН повинно бути незначним.

Для багатьох плісневих грибів і дріжджів найбільш сприятливим є середовище з рН 3,0–6,0; більшість бактерій краще розвивається в нейтральному або слаболужному середовищі (7,0–7,5). Сильнокисла реакція на бактерії діє згубно. Виключенням є бактерії, які самі утворюють кислоту (оцтовокислі, молочнокислі, лимоннокислі і маслянокислі).

Мікроорганізми ґрунту і води зустрічаються зі значним коливанням рН, тому вони пристосувалися до широкого діапазону значень рН. Патогенні мікроорганізми, які живуть в тілі людини чи тварини, можуть розвиватись в дуже вузькому діапазоні рН.

---

**Світло.** Світло – фактор, необхідний для росту фотосинтезуючих мікроорганізмів, наприклад, ціанобактерій зелених і пурпурних бактерій. Для більшості інших бактерій світло є некорисним або навіть шкідливим, тому мікроорганізми, що живуть на поверхні субстрату, який освітлюється, містять в клітинах каротиноїдні пігменти, які захищають клітину від ушкодження ультрафіолетовим і видимим випроміненням. Багато бактерій, виявлених в повітрі (мікрококи), також містять каротиноїди, тому і не гинуть на сонячному світлі.

Бактерицидну дію світла використовують для знезараження повітря в приміщеннях (бактерицидні ртутно-кварцеві лампи).

**Наявність молекулярного кисню в середовищі.** По відношенню до молекулярного кисню всі мікроорганізми можна поділити на декілька груп. Мікроорганізми, які потребують кисню для життєдіяльності – **облігатні аероби** (велика кількість бактерій і грибів). Серед аеробів є мікроорганізми, які споживають кисень, але добре ростуть тільки при вмісті його в значно меншій концентрації, ніж у повітрі, – **мікроаерофіли**.

Присутність молекулярного кисню в середовищі може негативно впливати не тільки на мікроаерофіли, але і на облігатні аероби при вмісті його в атмосфері більше 50 %. В таких умовах ріст багатьох бактерій пригнічується. Більшість аеробних бактерій мають досить досконалі системи захисту від окислювачів і можуть рости в атмосфері чистого молекулярного кисню.

Широке розповсюдження мікроаерофільних бактерій можна пояснити тим, що в ґрунтах, водоймах та інших природних середовищах вміст молекулярного кисню значно нижчий, ніж в атмосфері. До мікроаерофільних організмів відносяться молочнокислі бактерії (рід *Lactobacillus*), нитчасті бактерії (рід *Beggiatoa*), ряд видів роду *Vacillus* та ін.

Деякі мікроорганізми взагалі не використовують кисень. Їх називають **анаеробами**. Вони бувають двох типів: облігатні анаероби – для них кисень токсичний і аеотолерантні анаероби – не гинуть при контакті з киснем. До облігатних анаеробів відносяться представники родів *Methanobacterium*, *Methanosarcina*, *Clostridium*, *Trigonema* та ін.

Існують факультативні анаероби – мікроорганізми, здатні переходити з аеробного на анаеробний тип метаболізму. Залежно від середовища вони можуть мати окислювальний або бродильний тип обміну. Так, багато дріжджів здатні при доступі повітря окисляти цукор до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ , а в анаеробних умовах вони викликають спиртове бродіння, при якому цукор перетворюється в етиловий спирт і

---

---

вуглекислий газ. До факультативно анаеробних бактерій відносяться представники родів *Bacillus*, *Vibrio*, *Escherichia*.

### Питання для самоконтролю

1. Хімічний склад бактеріальної клітини.
2. Типи дихання мікроорганізмів.
3. Ферменти і їх роль в життєдіяльності рослинного організму.
4. Назвіть основні ознаки екзо- і ендотоксинів.
5. Дайте визначення поняттям “метаболізм”, “катаболізм”, “біосинтез”.
6. Охарактеризуйте процес фотосинтезу у мікроорганізмів.
7. Поділ мікроорганізмів по відношенню до температури.
8. Що таке стерилізація, пастеризація і яке їх практичне застосування?
9. Як впливають на мікроорганізми фактори навколишнього середовища?

### 2.3. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ СПОЛУК ВУГЛЕЦЮ

Мікроорганізми відіграють головну роль в кругообігу всіх біологічно важливих елементів в природі, зокрема вуглецю і кисню. В кругообігу вуглецю розрізняють два процеси, пов'язаних з виділенням і поглинанням кисню: фіксація  $\text{CO}_2$  під час кисневого фотосинтезу і мінералізація органічних речовин з виділенням  $\text{CO}_2$ .

Перший процес здійснюють вищі рослини, водорості і ціано-бактерії. Вони забезпечують перетворення окисленої форми вуглецю  $\text{CO}_2$  у відновлену (в цій формі вуглець знаходиться в органічних речовинах), при цьому відновлений кисень ( $\text{H}_2\text{O}$ ) окисляється до молекулярного ( $\text{O}_2$ ). Другий процес здійснюють мікроорганізми, він проходить з поглинанням кисню і зв'язаний з відновленням молекулярного кисню і утворенням субстрату для кисневого фотосинтезу –  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ .

В повітрі міститься біля 0,03 %  $\text{CO}_2$  (за об'ємом). Така концентрація вуглекислого газу в атмосфері відносно постійна завдяки досить стійкій рівновазі між фотосинтезом і мінералізацією. Весь  $\text{CO}_2$  атмосфери Землі при відсутності його поповнення був би повністю використаний для фотосинтезу менш ніж за 20 років.

---

Після відмирання рослин, в результаті деструктивних біологічних процесів проходить розкладання органічних речовин. Залежно від умов середовища органічні речовини розкладаються анаеробними і аеробними мікроорганізмами. Кінцевими продуктами розкладання органічних речовин анаеробними мікроорганізмами, які здійснюють бродіння, є органічні кислоти і спирт, а аеробними – CO<sub>2</sub> і H<sub>2</sub>O.

### 2.3.1. Спиртове бродіння

Відбувається під впливом дріжджів, що виробляють ензим *зимазу*. Внаслідок бродіння цукристих речовин утворюються кінцеві продукти – спирт і вуглекислота:



Збудники бродіння відносяться до сумчастих грибів (кл. Ascomycetes родини Saccharomycetaceae – культурні дріжджі), які розділяють на дріжджі верхового та низового бродіння.

Дріжджі верхового бродіння *Saccharomyces cerevisiae* (хлібопекарські дріжджі) ведуть процес активно, утворюють мало спирту і багато CO<sub>2</sub>. Клітини дріжджів піднімаються разом з вуглекислим газом та піною у верхні шари сусла. Дріжджі верхового бродіння використовуються у хлібопеченні та для шампанізації вин.

Низове бродіння відбувається в нижніх шарах рідкого субстрату. Так, низові дріжджі *Saccharomyces ellipsoideus* (спиртові), *Saccharomyces vini* (винні) спричинюють спиртове бродіння, яке відбувається повільно, менш бурхливо, дріжджові клітини осідають на дно браги. Дріжджі низового бродіння застосовуються у виробництві спирту, виноробстві та пивоварінні, вони надають алкогольним напоям особливого смаку і аромату.

Спиртове бродіння можливе тільки в середовищах, вміст цукру в яких не перевищує 30 %. Припиняється воно, коли міцність спирту в субстраті, що бродить, досягає 15–17°. Ця межа нагромадження спирту й визначає міцність натуральних виноградних вин. У процесі спиртового бродіння крім дріжджів можуть брати участь також деякі види бактерій.

### 2.3.2. Молочнокисле бродіння

Вперше людина зустрілася з цим видом бродіння при скисанні молока, квашенні овочів та фруктів. Молочнокисле бродіння зумовлюється дією ферментів молочнокислих бактерій, які пристосовані до життя в молоці, молочних продуктах, на вегетуючих рослинах, кормах, у шлунково-кишковому тракті людини та тварин і майже не зустрічаються у ґрунті і воді.

Молочнокисле бродіння, відкрите Л. Пастером в 1859 р., призводить до розщеплення цукрів (гексоз) молока на дві молекули молочної кислоти:



За морфологічними ознаками молочнокислі бактерії поділяють на кулясті (*Streptococcus*) та паличкоподібні (*Lactobacterium*) форми (рис. 53).



Рис. 53. 1 – *Streptococcus lactis*; 2 – *Lactobacterium bulgaricum*; 3 – *Lactobacterium acidophilum*

*Streptococcus lactis*, *S. cremoris* викликають бродіння лактози – молочного цукру – і застосовуються для виготовлення сметани, масла, ряжанки, сиру та інших молочнокислих продуктів.

*Lactobacterium plantarum*, *L. casei* беруть участь у квашенні овочів і фруктів. Лактобактерії відповідають за якість силосу, сінажу та інших консервованих кормових субстратів.

За фізіологічними властивостями молочнокислі бактерії поділяють на **мунові**, або гомоферментативні, що розщеплюють гексозу з утворенням тільки молочної кислоти, та **нетмунові**, або гетероферментативні, що крім молочної кислоти, утворюють інші продукти: янтарну, пропіонову, масляну кислоти, етиловий спирт, леткі ароматичні речовини, діоксид вуглецю та ін.

---

---

Нетипові молочнокислі бактерії мають слабку кислотоутворюючу здатність. Наприклад, кишкова паличка викликає скисання молока через 48–72 год. Смак такої простокваші неприємний.

До продуктів молочнокислого бродіння належать:

**лактобацилін**, який виготовляють шляхом бродіння пастеризованого молока культурами *Streptococcus lactis* і *Lactobacterium bulgaricum*;

**ацидофільне молоко** готують на заквасці *Lactobacterium acidophilum*. Ацидофільна паличка знаходиться у шлунково-кишковому каналі молодняку сільськогосподарських тварин, утворює молочну кислоту, а також сприяє нейтралізації токсичних сполук, що синтезуються внаслідок життєдіяльності гнильних бактерій;

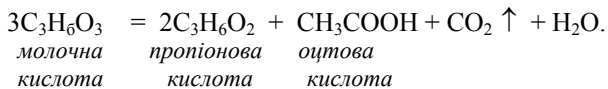
**кефір** – продукт змішаного бродіння (молчнокислого та спиртового) – симбіоз молочнокислого стрептокока з дріжджами (*Torula kephir*), що розмножуються в коров'ячому молоці;

**кумис** – напій, який виготовляють з сирого молока кобил, зброженого закваскою із *Streptococcus lactis* і *Torula cumis*.

### 2.3.3. Пропіоновокисле, маслянокисле, оцтове і ацетонобутилове бродіння

**Пропіоновокисле бродіння** подібне до нетипового молочнокислого бродіння. Воно спричинюється життєдіяльністю пропіоновокислих бактерій роду *Propionibacterium*, які знаходяться в молоці, молочних продуктах, ґрунті. Як енергетичний матеріал збудники пропіоновокислого бродіння використовують різні цукри та солі молочної кислоти; джерелом азоту для них є білкові речовини.

Кінцеві продукти пропіоновокислого бродіння – пропіонова та оцтова кислоти, а також діоксид вуглецю і вода:



Пропіоновокислі бактерії, зокрема культура *Bact. acidipropionici*, яка за морфологією – дрібна, нерухома, грампозитивна паличка; широко використовується для виготовлення твердих сирів: російського, швейцарського, голландського та ін.

**Маслянокисле бродіння** відбувається під впливом специфічних анаеробних спороутворюючих мікробів з групи *Bac. amylobacter*. Маслянокисле бродіння – складний біохімічний процес розщеплення

---

вуглеводів, а також нерідко жирів і білків з утворенням масляної кислоти, вуглекислоти, водню та інших продуктів (оцтова, молочна, мурашина та інші кислоти і деякі спирти):



*масляна кислота*

Збудників маслянокислого бродіння відкрив у 1861 р. Л. Пастер (рис. 54).



*Рис. 54. Clostridium pasteurianum*

У великій кількості вони містяться в ґрунті, гної, на рослинах, у молоці, сирах тощо. Маслянокислі бацили є фіксаторами атмосферного азоту, але така здатність різних представників роду неоднакова. Найбільш характерні збудники *Clostridium pasteurianum*; *Cl. felsineum*, що продукують фермент пектиназу, який викликає бродіння пектинових речовин; *Cl. butylicum*, *Cl. acetobutylicum* – розщеплюють вуглеводи з утворенням ацетону та бутилового спирту (ацетонобутилове бродіння).

**Оцтове бродіння** – аеробний процес окислення етилового спирту в оцтову кислоту оцтовокислими бактеріями, який відбувається в середовищах з вмістом не більше 14% спирту в атмосфері кисню і температурі 20–26 °С



Оцтове бродіння відкрито Л. Пастером у 1852 р. Він виділив з алкогольних напоїв, що перетворювалися на мутну воду, оцтові бактерії, і розробив методику запобігання “хвороб” натуральних виноградних вин і пива шляхом термічної обробки їх при температурі 70–80 °С протягом 30 хв (пастеризація).

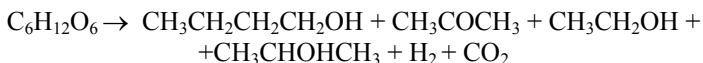
Оцтові бактерії мають паличкоподібну форму, спор і капсул не утворюють, аероби, відносяться до роду *Acetobacter*. Промислове значення як продуценти оцту мають *Acetobacter aceti*, *A. orleanense*,

---

*A. schutzenbachii*, які застосовуються також для виробництва оцту біологічним шляхом за французьким (із слабого вина) та німецьким (із спирту) способами. Оцтове бродіння відбувається в силосі, сінажі, жомі, при зберіганні гною, у ґрунті та інших субстратах.

**Ацетонобутилове бродіння.** Збудник ацетонобутилового бродіння *Clostridium acetobutylicum*, він широко розповсюджений в ґрунтах, має паличкоподібні клітини 0,6–0,9×2,4–4,7 мкм. Бактерії викликають бродіння моно-, ди- і полісахаридів, а також гліцерину, глюкозату, пірувату і ряду інших сполук, фіксують молекулярний азот. Оптимальна температура для їх росту – 37–38°C, оптимальна реакція середовища рН – 5,1–6,9. Ацетонобутилові бактерії здатні розкладати білок.

Бродіння вуглеводів за допомогою цих бактерій проходить по шляху Ембдена – Мейергофа – Парнаса. Утворений в результаті декарбоксілювання пірвіноградної кислоти (пірувату) ацетил-СоА відновлюється в етанол, використовується на синтез ацетату або конденсується в ацетоацетил-СоА. Останній декарбоксілюється, що призводить до утворення ацетону, або відновлюється бутирил-СоА, який може трансформуватись у бутират або відновлюватись через бутиральдегід до бутанолу. Сумарна схема ацетонобутилового бродіння:



Основні кінцеві продукти бродіння, як видно, – бутанол, етанол, ацетон, 2-пропанол, а також ацетат і бутират. Однак характер кінцевих продуктів визначається як видом мікроорганізму, так і умовами, в яких відбувається бродіння. Встановлено, що ацетонобутилове бродіння проходить у дві фази. На протязі першої фази спостерігається активний ріст бактерій, в середовищі накопичуються переважно органічні кислоти. Під час другої фази бродіння знижується значення рН середовища, ріст бактерій сповільнюється, переважає синтез нейтральних продуктів – ацетону, бутанолу і етанолу. Двофазність такого бродіння зв'язана з рН середовища. Якщо кислотність середовища в результаті накопичення органічних кислот зростає до рН 4,5 і більше, проходить інтенсивне утворення нейтральних продуктів, що попереджує подальше підкислення середовища, несприятливе для бактерій. Ацетонобутилове бродіння широко використовується в промисловому виробництві ацетону і бутанолу із кукурудзяного борошна та іншої крохмалевмісної сировини. Ацетон використовують

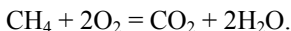
---

---

для виробництва штучного шовку і шкіри, фотоплівок, штучного цементу та інших продуктів, бутанол – при виробництві лаків. Гази, які утворюються при ацетонобутиловому бродінні, використовуються для синтезу метанолу.

#### 2.3.4. Окислення окремих органічних речовин

**Окислення вуглеводнів.** Вуглеводні відносяться до групи хімічно стійких органічних речовин, які, однак, можуть розкладатися багатьма мікроорганізмами. Встановлено, що руйнувати вуглеводні в природі можуть представники родів *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, а також дріжджі роду *Candida* та деякі види міцеліальних грибів. Вуглеводні віддають цим мікроорганізмам енергію, є вихідними речовинами у синтезі структурних компонентів мікробної клітини. Наприклад, аліфатичні вуглеводні розкладаються бактеріями родів *Flavobacterium*, *Achromobacterium* та ін. Облігатним окислювачем метану є *Methylomonas methanica*



Відомі мікроорганізми, що використовують як джерело вуглецю газу – етан, пропан, бутан тощо. Мікроорганізми, які засвоюють газуваті вуглеводні, застосовують для геологічної розвідки покладів нафти і газу в природі, а також для біологічної боротьби з накопиченням метану в шахтах. У теперішній час виділено багато видів мікроорганізмів, здатних рости на алканах з довжиною ланцюга від 1–5–10 до 16–34 атомів вуглецю.

Окислення вуглеводнів більшістю мікробів відбувається за допомогою адаптивних ферментів. Кінцевими продуктами окислення вуглеводнів є вуглекислота і вода, проміжними – спирти, органічні кислоти, ефіри та інші сполуки.

Принциповий інтерес має біосинтез білка без домішок канцерогенних речовин з природних газів за допомогою бактерій з роду *Pseudomonas*. Попередні розрахунки показують, що для країн, які мають багаті газові поклади, білок з метану буде обходитися значно дешевше ніж з вуглеводнів, крім того, одержану метанову продукцію не потрібно звільняти від канцерогенних забруднень або домішок.

**Окислення вуглеводнів.** При неповному окисленні мікроорганізмами органічних сполук накопичуються цитринова, шавлева, яблучна, янтарна, фумарова, коєва, глюконова та інші кислоти. Продуктантами згаданих метаболітів можуть бути мікроскопічні гриби.

---

---

Практичного значення набуло одержання цитринової кислоти мікробіологічним шляхом із вуглеводів за допомогою гриба *Aspergillus niger*, розроблене російськими вченими С.П. Костичевим і В.С. Буткевичем. За методом В.С. Буткевича гриб окислює до 60 % глюкози в цитринову кислоту, яку широко застосовують в харчовій промисловості, медицині тощо. Крім цитринової кислоти гриб синтезує ще глюконову та ітаконову кислоти, кількість яких залежить від штаму аспергіла і рН середовища. Глюконову кислоту використовують у медицині (глюконат кальцію), ітаконову – для виготовлення незамерзаючого скла.

В даний час розроблено промисловий спосіб мікробіологічного отримання лимонної кислоти, яка необхідна в медицині, фармацевтичній, харчовій і хімічній промисловості, а також при дублінні шкіри, в друкарській справі та ін. Лимонну кислоту отримують за допомогою плісневих грибів *Aspergillus*. Основною сировиною для виробництва лимонної кислоти є патока (побічний продукт цукрової промисловості). Розчин її, який містить біля 15 % цукру з додаванням різних мінеральних солей в плоских відкритих кюветах заселяють спорами гриба. При добрій аерації в спеціальних камерах процес триває 6–7 днів при температурі біля 30°C. Вихід лимонної кислоти складає 50–60 % використаного цукру. При недостатній кількості цукру гриби споживають саму лимонну кислоту.

**Окислення жирів і жирних кислот.** Жири і жирні кислоти, що входять до складу тваринних і рослинних решток, трансформуються в інші речовини під впливом мікроорганізмів. Утворені внаслідок гідролізу гліцерин і жирні кислоти окислюються до кінцевих продуктів  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ . Як руйнівники жирів відома більшість аеробних і анаеробних бактерій та грибів, що продукують фермент ліпазу. Найбільш енергійно мінералізують жири *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. ruasyana* представники роду *Bacillus*, а також плісеневі мікроміцети родів *Aspergillus* і *Penicillium*.

### 2.3.5. Мікробіологічний розклад клітковини

Клітковина (целюлоза) – складна органічна речовина, що є основою клітинних оболонок рослин. Це найбільш поширений природний рослинний полімер. Підраховано, що в процесі фотосинтезу близько 300000 млн тонн вуглецю у вигляді діоксиду ( $\text{CO}_2$ ) щороку трансформується в різноманітні органічні сполуки вищих рослин, а з них понад третини припадає на клітковину. Тому утворення целюлози

---

рослинами практично невичерпне і створює незліченні запаси її в коморах природи.

У той час, як полімеризація мономерів й створення клітковини з глюкози властиві майже виключно вищим рослинам, її деградація, розклад до мономерів відбувається лише за допомогою мікроорганізмів. Внаслідок цього перетворення атмосфера щороку поповнюється близько 85 млрд тонн вуглекислоти. Отже, ці два взаємопов'язані процеси складають один з найважливіших ланцюгів у кругообігу вуглецю в природі.

Мікробіологічний розклад целюлози відбувається завдяки наявності у целюлозоруйнуючих мікробів комплексу ферментів – целюлази і целобіази білкової природи з функціями каталізаторів певних біохімічних процесів, які здатні розщеплювати клітковину до глюкози. Переважна більшість мікроорганізмів спеціалізована, вони здатні розкладати целюлозу тільки в аеробних або анаеробних умовах. При цьому утворюються неоднакові як проміжні, так і кінцеві продукти її деградації. При окисленні клітковини головним продуктом розщеплення є целобіоза (цукор, що складається з двох молекул глюкози). При розкладі целюлози без доступу кисню анаеробними целюлозоруйнуючими бактеріями продуктами розпаду є різні кислоти – оцтова, пропіонова, масляна, спирти та інші речовини. Як встановив В.Л. Омелянський (1889–1902), *анаеробний розклад* целюлози здійснюється двома видами спороутворюючих целюлозоруйнівних бактерій – *Vac. cellulosaе metanicum* і *Vac. cellulosaе hydrogenicum*. При метановому бродінні, крім проміжних продуктів, утворюються метан і діоксид вуглецю, при водневому – водень і діоксид вуглецю. За формою збудники анаеробного бродіння клітковини нагадують барабанні палички, але вирізняються за розміром та швидкістю проростання спор. Бацили метанового бродіння мілкіші, а спори їх проростають раніше, ніж у бацил водневого бродіння.

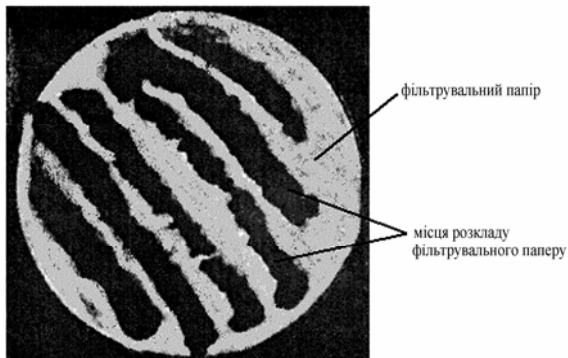
Процес бродіння клітковини має велике значення в травленні трав'янистих і особливо жуйних тварин, у яких бактерії, розкладаючи клітковину в передшлунках, сприяють кращому засвоєнню кормів. Нерідко утворені при цьому водень і метан викликають у великої рогатої худоби так званий метеоризм (гостре надимання рубця), у інших тварин подібне явище спостерігається при згодовуванні зеленої маси (наприклад, конюшини), яка легко зброджується.

Бродіння клітковини в ґрунті сприяє утворенню перегною (гумусу), що має велике значення для підвищення його родючості. Анаеробне розщеплення целюлози з виділенням великої кількості

болотних газів спостерігається в болотах, ставах, закритих водоймах, в яких бадили – збудники бродіння мулу – беруть участь в процесі біологічного очищення нечистот.

*Аеробне окислення* клітковини дуже поширене в природі. Збудники цього процесу були відкриті С.М. Виноградським і об'єднані в три групи: рід *Cellvibrio* – довгі, злегка зігнуті палички з полярно розташованими джгутиками; *Cellfalcicula* – короткі палички з загостреними кінцями; *Cytophaga* – зігнуті з загостреними кінцями палички.

Крім зазначених бактерій, в аеробних умовах клітковину мінералізують актиноміцети, плісеневі гриби, які продукують відповідно ферменти целюлазу та целобіазу. Поряд з мікроміцетами значною активністю характеризуються дереворуйнуючі гриби, зокрема гіфоміцети, що нерідко утворюють свої плодові тіла на стовбурах дерев, пеньках, а також рослинних рештках у вигляді різноманітних наростів шкірястої консистенції чи у вигляді шапинок. Гіфи грибів обплутують або щільно прилягають до волокна клітковини, часто проникають усередину, утворюючи міцеліальні тяжі. Для вилучення целюлозоруйнуючих мікроорганізмів з природних субстратів беруть паперовий фільтр і занурюють його в рідке середовище Омелянського, яке інокулюють досліджуваним матеріалом (грунтом, кормами тощо). На межі рідини і повітря через 48–72 год з'являються жовті або оранжеві колонії слизистої консистенції, а папір розповзається на волокна, а потім лізується, зникає, при цьому утворюються кінцеві продукти окислення органічних сполук –  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  (рис. 55).



**Рис. 55. Розкладання фільтрувального паперу в місцях росту бактерій роду *Cytophaga***

---

---

Останнім часом важливих успіхів досягнуто у вивченні умов культивування активних целюлозоруйнуючих мікроорганізмів, переважно грибів, на відходах деревної, будівельної, паперової промисловості, сільського господарства, побуту з метою одержання препаратів целюлозолітичних ферментів та визначення шляхів їх практичного застосування.

Вже визначено конкретні сьогоденні і більш віддалені завдання ефективного використання окремих рас мікроскопічних грибів – руйнівників клітковини, наприклад, для збагачення кормів легкозасвоюваними вуглеводами, білками, а також різними нетоксичними фізіологічно активними речовинами, синтезованими мікроміцетами. Зокрема ефективним може бути застосування целюлаз у тих галузях харчової промисловості, де необхідне руйнування клітинної оболонки рослин, наприклад, при одержанні крохмалю, олії, цукру. На основі цього принципу розроблено спосіб використання грибних целюлаз при виготовленні страв – рисових та гарбузових каш, горохових та квасолевих супів. Доведено, що очищені препарати целюлаз можуть бути використані в медицині та ветеринарії для лікування трофічних дистрофій, пов'язаних з перетравленням клітковини, а у тварин – для покращення її засвоєння.

Целюлази знаходять застосування при різних дослідженнях у галузі цитології та фізіології рослин, пов'язаних з необхідністю руйнування клітинних стінок для одержання протопластів та інших структур.

### **Питання для самоконтролю**

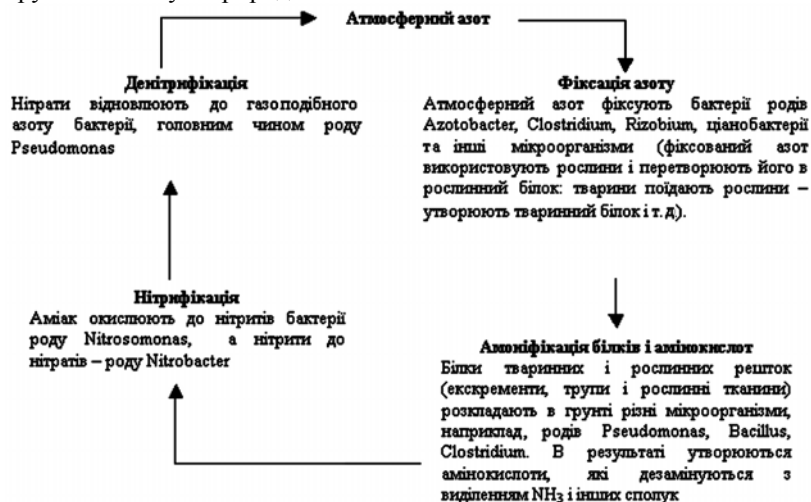
1. Характеристика збудників спиртового бродіння.
2. Назвіть оптимальні умови для спиртового бродіння.
3. Характеристика типових і нетипових збудників молочнокислого бродіння.
4. Яке практичне значення має молочнокисле бродіння?
5. Характеристика збудників маслянокислого і пропіоновокислого бродіння.
6. Характеристика збудників окислення етилового спирту в оцтову кислоту.
7. Характеристика ацетонобутилового бродіння.
8. Характеристика процесів окислення вуглеводнів і вуглеводів.
9. Мікроорганізми, які руйнують жири і жирні кислоти.
10. Характеристика мікробіологічного розкладу клітковини.

## 2.4. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ СПОЛУК АЗОТУ

### 2.4.1. Кругообіг азоту в ґрунті

Від азотного живлення в більшості залежить величина врожаю сільськогосподарських культур. Більшості рослин недоступний газоподібний азот, який у великій кількості знаходиться в атмосфері, а із різноманітних азотних сполук, які зустрічаються в ґрунті, вони можуть засвоювати тільки мінеральні. Тому таким важливим є процес перетворення сполук азоту в ґрунті під впливом мікроорганізмів.

Перетворення азоту і сполук, до яких він входить, досить складні, але в них можна виділити основні напрями, які визначають кругообіг азоту в природі:



Деяку частину атмосферного азоту зв'язують вільноживучі мікроорганізми або ті, що живуть у симбіозі з рослинами. Органічні азотовмісні сполуки в тканинах рослин і тварин, потрапляючи в ґрунт, піддаються мінералізації до амонійних сполук. Частина рослинних залишків трансформується в азотовмісну сполуку – гумус.

Амонійна форма азоту піддається в ґрунті окисленню нітрифікуючими бактеріями з утворенням солей азотної кислоти. За певних умов нітрати можуть відновлюватись до молекулярного азоту і

---

---

переходити із ґрунту в атмосферу. Значну кількість азотовмісних сполук мікроорганізми асимілюють, а азот в органічних формах практично недоступний рослинам. Наведені приклади показують, що мікроорганізми здатні викликати як мобілізаційні процеси і накопичувати доступні для рослин мінеральні азотовмісні речовини, так і іммобілізаційні – збіднюючі ґрунт на цінні для рослин азотовмісні сполуки.

#### 2.4.2. Амоніфікація азотовмісних органічних сполук

Амоніфікація – це мінералізація азотистих органічних речовин з утворенням аміаку:



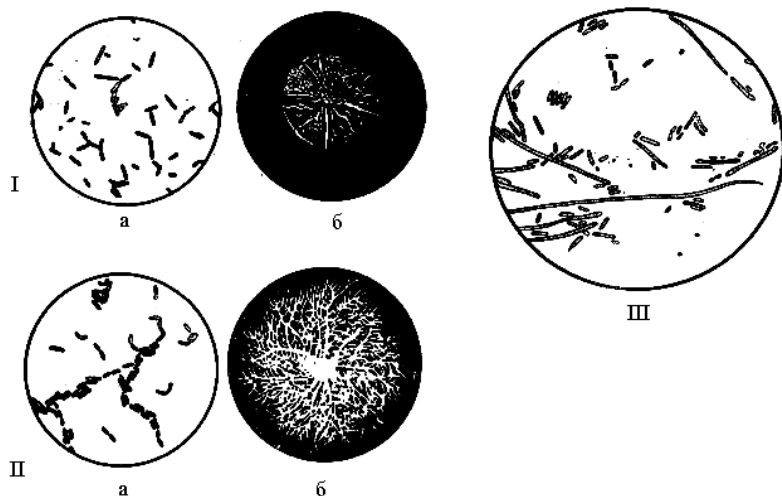
Амоніфікації підпадають білки, сечовина, хітин тощо.

**Амоніфікація білкових речовин.** В цитоплазмі клітин містяться білкові сполуки, які у формі решток рослин і трупів тварин потрапляють у ґрунт, де розщеплюються гнильними мікробами до простих речовин, доступних для живлення рослин та інших організмів.

Амоніфікація білків може відбуватися в різних умовах за участю різних груп мікроорганізмів: бактерій, бацил, актиноміцетів, плісєневих грибів, які продукують протеолітичні ферменти, що розкладають білкові сполуки з виділенням азоту у вигляді аміаку (амоніфікація, або гниття). Високі і низькі температури пригнічують ріст гнильних мікробів, які за відношенням до кисню розділяють на аеробів, факультативних аеробів і анаеробів.

Амоніфікацію білків за умов достатньої аерації викликають *Staphylococcus aureus*, *Bac. mycoides*, *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis* тощо. До факультативно-анаеробних мікроорганізмів відносяться *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*: та ін., до анаеробів – *Clostridium putrificus*, *Cl. sporogenes* тощо (рис. 56).

Одні види гнильних мікробів розщеплюють білкові речовини до проміжних продуктів (пептону, альбумінів та ін.), інші – до кінцевих (аміаку). Залежно від хімічного складу білкових сполук і виду мікроорганізму в процесі амоніфікації в середовищі накопичуються індол, скатол, токсичні речовини (наприклад, птомаїни).



**Рис. 56. Амоніфікатори білків**

*I – Bacillus subtilis: а – форма палочок; б – форма колоній;*  
*II – Bacillus mycoides: а – форма палочок; б – форма колоній;*  
*III – Proteus vulgaris*

**Амоніфікація нуклеїнових кислот.** Нуклеїнові кислоти – РНК і ДНК – органічні речовини великої молекулярної маси, що є полімерами. При їх гідролізі вивільнюються пуринові і піримідинові сполуки, цукор і фосфорна кислота. Цукор в РНК представлений рибозою, в ДНК – дезоксирибозою. Пурини – аденін і гуанін – знайдено в молекулах РНК і ДНК. Із піримідинів – цитозин знайдено в РНК і ДНК, урацил – тільки в РНК, а тимін – тільки в ДНК.

Довгі молекули нуклеїнових кислот при розкладі деполімеризуються. Спочатку відщеплюються невеликі фрагменти, які потім розпадаються на окремі мононуклеотиди. Процес розщеплення проходить при участі ферментів рибонуклеази і дезоксирибонуклеази, які синтезуються деякими видами грибів, актиноміцетами і деякими бактеріями. На наступному етапі від мононуклеотидів під впливом нуклеотидаз відщеплюється фосфорна кислота, потім – цукор, пуринові і піримідинові основи.

Залежно від типу обміну речовин мікроорганізмів цукор в подальшому може окислятися киснем до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  або піддаватися бродінню з утворенням органічних кислот і спиртів. Азотовмісні

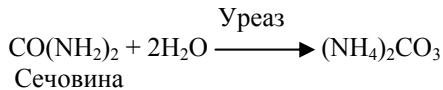
---

---

основи розкладаються до сечовини і амінокислот і в подальшому до аміаку і органічних кислот.

**Амоніфікація сечовини.** Тваринами і людиною виділяється більше 150 тис. т, а на рік – більше 20 млн т сечовинного азоту, тому сечовина вважається одним з концентрованих азотистих добрив. Сечовина непридатна для азотистого живлення рослин, і тільки після розкладу її уробактеріями переходить в засвоювану форму.

Уробактерії (*urea* – сеча) були відкриті в 1862 р. Л. Пастером. Серед них зустрічаються як паличкоподібні, так і кулясті форми. Вони утворюють фермент уреазу, є аеробами і добре розвиваються в лужному середовищі (рН 9–10). Найбільш активні збудники амоніфікації сечовини – *Sporosarcina urea*, *Vac. probatus*, *Vac. pasteurii*. Під дією мікроорганізмів, які містять фермент уреазу, сечовина в декілька етапів перетворюється в аміак і диоксид вуглецю:



Утворена на першому етапі вуглеаміачна сіль нестійка і швидко розкладається:



Фізіологічна роль розкладу сечовини зводиться до перетворення аміноної форми азоту до більш легкозасвоюваної аміачної.

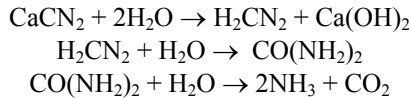
**Амоніфікація хітину.** Розклад хітину здійснюють багато ґрунтових мікроорганізмів, він постійно присутній в ґрунті. Це азотовмісний полісахарид, полімер ацетилглюкозамін. Хітин міститься в зовнішньому скелеті безхребетних тварин, в панцирних покривах комах, в клітинних оболонках багатьох грибів, особливо базидіоміцетів і аскоміцетів.

Під дією синтезованого мікроорганізмами фермента хітинази хітин спочатку розкладається на хітобіозу і хітотріозу, при цьому утворюється невелика кількість N-ацетилглюкозаміну. Потім хітобіоза і хітотріоза розщеплюються в присутності хітобіази до оцтової кислоти, глюкози і аміаку.

Властивістю розкладати хітин володіють близько 50 видів бактерій родів *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Bacillus*, *Cytophaga*, *Streptomyces*, *Nocardia*, *Micromonospora*. Із грибів – мукорові і аспергили. Особливо легко розкладають хітин актиноміцети.

---

**Амоніфікація ціанаміду кальцію.** Ціанамід кальцію ( $\text{CaCN}_2$ ) використовують як азотне добриво, яке рослини самостійно не асимілюють, але в ґрунті воно швидко перетворюється в аміак. Розклад ціанаміду кальцію проходить в три етапи. Перший проходить самовільно під впливом ґрунтової вологи до утворення ціанаміду. Ряд ґрунтових катіонів (Ca, Mn, Fe і ін.) викликає перетворення ціанаміду у сечовину. Далі гідроліз сечовини проходить під впливом уробактерій:



### 2.4.3. Іммобілізація азоту в ґрунті

За певних умов наявні в ґрунті мінеральні форми азоту переходять в недоступні для рослин сполуки. Один із таких процесів виникає в результаті інтенсивного розвитку мікроорганізмів, які споживають азот і перетворюють його в білок цитоплазми. Подібний процес називають **іммобілізацією азоту**.

Біологічно закріплений азот не втрачається з ґрунту. Після відмирання мікроорганізмів білкові речовини мінералізуються і перетворюються в аміак. Іммобілізація азоту спостерігається, наприклад, при внесенні в ґрунт значної кількості соломи. В результаті іммобілізації використання азоту рослинами помітно знижується, що призводить до зменшення врожаю. Таким чином, іммобілізація – процес протилежний мінералізації.

Експериментальні дані демонструють, що в середньому на кожні 100 г розкладеної органічної речовини (50 г C) мікроорганізми споживають 2 г азоту (C: N = 25). Відповідно, якщо вміст азоту в органічній речовині рослинних решток, які розкладаються, складає менше 2 %, він буде повністю іммобілізований клітинами мікробів, а при більшій кількості (C:N < 25) – почне накопичуватися амоній.

Знаючи умови іммобілізації неорганічного азоту, можна зробити важливі агротехнічні висновки. Так, удобрювати ґрунт, призначений під зернові культури, рослинними залишками, бідними на азот, досвідчений агроном не буде, так як це погіршить азотне живлення рослин. Рослинні рештки він буде вносити в ґрунт лише разом із певними нормами азотних добрив. В осінній період іммобілізація корисна, так як нітрати і аміак зв'язуються і не втрачаються зимою.

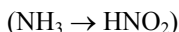
---

---

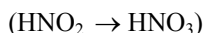
Весною азот, який входить до складу мікробної клітини, частково мінералізується і переходить в аміак і нітрати, які потім використовуються рослинами. Цікаво, що бобові рослини, які існують в симбіозі з бактеріями, що фіксують атмосферний азот, не відчувають депресії від внесення як добрив рослинних решток. Навпаки, останні збільшують їх врожай і сприяють кращому накопиченню азоту.

#### 2.4.4. Нітрифікація, денітрифікація

Аміак, який утворився в ґрунті, гної і воді при розкладанні органічних речовин, досить швидко окисляється до азотистої, а потім до азотної кислоти. Такий процес називають *нітрифікацією*. Продукти гниття білків і розкладу сечовини – аміак і аміачні солі – можуть бути безпосередньо засвоєні рослинами, але вони, як правило, перетворюються в нітрати – солі азотної кислоти. Цей процес здійснюють специфічні нітробактерії – хемосинтетики, відкриті в 1892 р. С.М. Виноградським при застосуванні елективних мінеральних поживних середовищ. Нітрифікація відбувається в дві фази. У першій аміак під впливом нітрифікаторів першої фази (*Nitrosomonas*, *Nitrosocystis*, *Nitrosospira*) окислюється до азотистої кислоти:



У другій азотиста кислота окислюється нітрифікаторами другої фази (*Nitrobacter*) до азотної кислоти:



Нітрифікуючі бактерії розвиваються при рН 6,0–8,6, оптимум реакції середовища складає рН 7,5–8,0. При значенні рН < 6 і вище рН 9,2 бактерії не розвиваються. Оптимальна температура для розвитку нітрифікаторів – 25–30°C.

Нітрифікатори – облігатні аероби. Використовуючи кисень повітря, вони окисляють аміак до азотистої кислоти (перша фаза), а потім азотисту кислоту до азотної (друга фаза). Отже, аміак – продукт життєдіяльності амоніфікуючих бактерій – використовує для отримання енергії *Nitrosomonas*, а нітрити, які утворюються в процесі життєдіяльності останніх, є джерелом енергії для *Nitrobacter*.

Згідно із сучасними уявленнями, процес нітрифікації здійснюється на цитоплазматичних мембранах і проходить в декілька етапів. Першим продуктом окислення аміаку є гідроксиламін, який потім перетворюється в нітроксил (NOH) або пероксонітрит (ONOOH),

---

---

який в свою чергу перетворюється в подальшому в нітрит, а нітрит в нітрат.

Нітрифікатори здійснюють фіксацію CO<sub>2</sub> через відновлювальний цикл (цикл Кальвіна). В результаті наступних реакцій утворюються не тільки вуглеводи, але й інші важливі для бактерій сполуки – білки, нуклеїнові кислоти, жири та ін.

В ґрунті проходить ряд процесів, в результаті яких окислені форми азоту (нітрати і нітрити) відновлюються до оксидів азоту або молекулярного азоту. Це призводить до суттєвих втрат з ґрунту цінних для рослин сполук. Відновлення нітратів і нітритів до газоподібних азотних сполук проходить внаслідок прямої і непрямої *денітрифікації*. Під прямою денітрифікацією розуміють біологічне відновлення нітратів, а під непрямою – хімічне відновлення.

Мікроорганізми володіють здатністю відновлювати нітрати в процесах як біосинтезу, так і катаболізму. Відновлення нітратів, яке здійснюється при біосинтезі і призводить до утворення азотовмісних клітинних компонентів, має назву асиміляційної нітратредукції. Такий процес здатні здійснювати рослини і більшість мікроорганізмів. В процесі дисиміляційної нітратредукції, або денітрифікації, нітрати використовуються як окислювачі органічних речовин замість молекулярного кисню, що забезпечує мікроорганізми необхідною енергією. При цьому проходить відновлення нітратів до таких кінцевих газоподібних речовин, як NO, N<sub>2</sub>O або N<sub>2</sub> (залежно від виду мікроорганізма і умов середовища). Денітрифікація здійснюється мікроорганізмами в анаеробних умовах і інгібується киснем повітря. Денітрифікуючі бактерії – факультативно анаеробні організми, здатні відновлювати нітрати тільки в анаеробних умовах. В присутності вільного кисню ці бактерії переходять на аеробне дихання, а нітрати споживають лише як джерело азоту. В результаті мікробіологічної денітрифікації в атмосферу щорічно надходить із ґрунту і водойм 270–330 млн т азоту.

Азот ґрунту може втрачатися і внаслідок різних хімічних реакцій (непряма денітрифікація). Так, в кислих ґрунтах при реакції середовища нижче рН 5,5 не виключається наступна хімічна реакція з втратою NO:



Молекулярний азот утворюється хімічним шляхом при реакції між азотистою кислотою і амінокислотами або солями амонію, яка проходить при такій же кислотності:



Денітрифікація відбувається в анаеробних умовах, тому її можна зменшити або зовсім припинити боронуванням та переорюванням ґрунту, що підсилює його аерацію. Денітрифікацію викликають денітрифікуючі мікроорганізми, наприклад, *Bact. Denitrificans*, *Pseudomonas fluorescens* тощо.

#### 2.4.5. Фіксація атмосферного азоту мікроорганізмами

Основна маса азоту на Землі знаходиться в газоподібному стані і складає більше  $\frac{3}{4}$  атмосфери (78,09 % за об'ємом або 75,6 % за масою). Ніякий інший елемент так не лімітує ресурси поживних речовин в агро системах, як азот. Він може стати доступним для живих організмів тільки в зв'язаному стані, тобто в результаті **азотфіксації**.

Азотфіксація – біологічний процес, і єдиними організмами, здатними його здійснити, є прокаріоти (еубактерії та архебактерії). Ці мікроорганізми частково самостійно, а частково в симбіозі з вищими рослинами перетворюють молекулярний азот ( $\text{N}_2$ ) в органічні сполуки та інтегрують його (безпосередньо або через рослину) в білок, який врешті-решт потрапляє в ґрунт. Згідно з останньою оцінкою, мікроорганізми на земній кулі щорічно фіксують 175–190 млн т молекулярного азоту в наземних екосистемах, із яких 99–110 млн т – на ґрунтах сільськогосподарських угідь. Щорічне виробництво мінеральних добрив в світі досягло 60–70 млн т; крім того в складі органічних добрив на поля вноситься біля 15 млн т азоту.

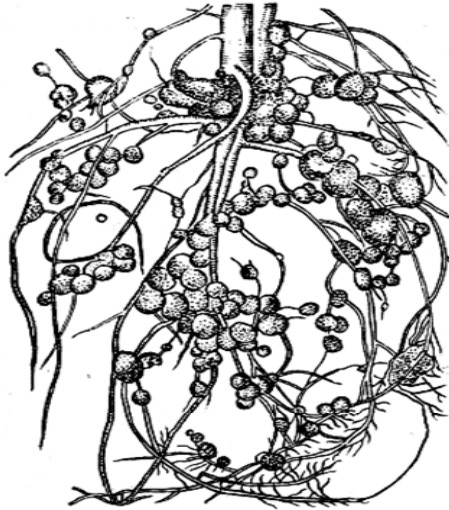
Азот, який надходить в рослину і включається в склад білків, нуклеїнових кислот та інших компонентів клітин внаслідок зв'язування мікроорганізмами, називається “біологічним”, а самі мікроорганізми, фіксуючі молекулярний азот атмосфери, – азотфіксаторами або діазотрофами.

За здатністю вступати у взаємодію з рослинами мікроорганізми, здійснюючі фіксацію молекулярного азоту, поділяються на дві групи – несимбіотичні і симбіотичні. Несимбіотичні азотфіксатори поділяються на підгрупу вільноживучих азотфіксаторів, безпосередньо не зв'язаних з коренями рослин і підгрупу асоціативних фіксаторів азоту, які живуть на поверхні підземних органів рослин. До групи симбіотичних азотфіксаторів відносяться мікроорганізми, які розвиваються в утворених на коренях рослин бульбочках і знаходяться в симбіотичних взаємовідношеннях з рослиною.

---

**Симбіотична фіксація азоту.** У 1866 р. російський вчений М.С. Воронін, досліджуючи бульбочки на корнях бобових рослин, встановив, що вони утворюються внаслідок реакції клітин тканини кореня на зараження його бактеріями, які в 1888 р. було виділено в чисту культуру М. Бейеринком і названо *Bact. radialiscola*. Пізніше їх віднесли до роду *Rhizobium* (Франк, 1889).

Бульбочкові бактерії – грамнегативні, безспорові, рухомі, аеробні палички. При старінні культури утворюють клітини з розгалуженням грушоподібної або кулястої форми – бактероїди. Бульбочкові бактерії можуть асимілювати різноманітні форми азоту – солі амонію, азотної кислоти, амінокислоти. Молекулярний азот вони фіксують в симбіозі з бобовими рослинами (рис. 57).



**Рис. 57.** Бульбочки на корнях люпину

Утворення бульбочок та активність засвоєння азоту бульбочковими бактеріями залежить від багатьох умов: типу ґрунту, наявності відповідних джерел живлення для бактерій у перші фази їх розвитку навколо оболонки кореневого волоска, забезпечення рослин азотом тощо. Відмічено, наприклад, що при азотному голодуванні бобових бульбочки утворюються швидше і в більшій кількості, ніж при рості рослин у ґрунті з достатньою кількістю азоту. Бульбочкові бактерії одержують вуглецеві сполуки (цукри тощо) рослини-хазяїна, а

---

бобові рослини від бульбочкових бактерій – азот, засвоєний ними з повітря. Встановлено, що приблизно 75 % засвоюваного ними азоту віддається рослині, а 25 % залишається в бульбочках. Найбільшу кількість азоту віддають бактерії бобовим під час їх цвітіння.

За М.О. Красильниковим, бульбочкові бактерії характеризуються специфічністю (здатність до утворення бульбочок лише на певних видах рослин), вірулентністю (здатність проникати у тканини і утворювати на корінні бобових бульбочки), активністю (здатність фіксувати атмосферний азот).

Після вивчення біології бульбочкових бактерій стало можливим штучне збільшення їх кількості у ґрунті. Розроблено бактеріальне азотне добриво – *нітрагін*. Мікробіологічна промисловість виготовляє дві форми нітрагіну: *ризоторфін* (суміш бульбочкових бактерій на стерильному торфі) та *ризобін* (висушену культуру бульбочкових бактерій з наповнювачем – бентоніном). Бактеризація насіння бобових культур сприяє кращому утворенню бульбочок на корінні і внаслідок цього значному збільшенню врожаю бобових рослин (від 20 до 40 %).

**Фіксація атмосферного азоту вільноживучими мікроорганізмами.** Як відомо, рослини засвоюють тільки мінеральний, зв'язаний азот. В такій формі він знаходиться у ґрунті, де кількість його відносно невелика, тому завжди створюється дефіцит азотних сполук.

С.М. Виноградському належить честь відкриття в 1893 р. анаеробного фіксатора атмосферного азоту *Clostridium pasteurianum*, який є паличкою з овальною спорою, розташованою в центрі клітини. В 1901 р. М. Бейеринк виділив з городнього ґрунту аеробну азотфіксуючу бактерію *Azotobacter chroococcum*, яка активно зв'язує азот повітря, збагачуючи ґрунт азотними речовинами. Азотобактер має кулясту форму, утворює капсули, тому в культурі нагромаджує багато бурого слизу. Молоді клітини – рухомі палички з джгутиками. Азотобактер вимогливий до складу живильного субстрату, особливо реагує на нестачу фосфору. Тому його часто використовують як індикатор на вміст у ґрунті фосфору і калію. Крім вуглецю, азотобактер потребує кальцію, сірки, магнію, а також мікроелементів, особливо молібдену. Якщо в середовищі є джерело зв'язаного азоту, азотобактер використовує його, якщо нема – фіксує молекулярний азот.

Фіксація атмосферного азоту мікроорганізмами, його зв'язування в азот органічних сполук – складний, багатоступінчатий біохімічний процес, що складається з активації молекулярного азоту ферментом нітрогеназою; переносу електронів до активного азоту, який здійснюється ензимами так званої цитохромної системи;

---

---

відновлення активованої молекули азоту шляхом приєднання молекул водню й утворення аміаку. Ці перетворення здійснюють гідрогенази і дегідрогенази. Утворений аміак вже іншими метаболічними шляхами включається в синтез амінокислот білків. Позитивна дія азотобактеру на рослини пояснюється не тільки його азотфіксуючою здатністю, але й тим, що він синтезує вітаміни та інші біологічно активні речовини: нікотинову та пантотенову кислоти, гіберелін, гетероауксини тощо.

З усіх відомих нам втручань людини в біохімічні цикли поширеним є промислова фіксація азоту в ґрунті. Створене на основі азотобактеру бактеріальне добриво – *азотобактерин* – успішно застосовується під зернобобові та технічні культури. Збалансований біогеохімічний цикл азоту в біосфері може бути порушений, якщо швидкість природної денітрифікації відставатиме від азотфіксації на 50 %. В умовах правильного ведення господарства відповідну кількість азоту потрібно вносити у ґрунт разом з органічними добривами.

### Питання для самоконтролю

1. Що таке амоніфікація білкових речовин?
2. Найбільш поширені збудники амоніфікації.
3. Умови і збудники розкладу сечовини.
4. Суть процесів нітрифікації і денітрифікації і збудники цих процесів.
5. Хімізм і умови, які сприяють нітрифікації, денітрифікації і азотфіксації.
6. Вільноживучі азотфіксуючі бактерії.
7. Симбіотичні бактерії, які здатні фіксувати атмосферний азот.
8. Характерні особливості бульбочкових бактерій.
9. Вплив бульбочкових бактерій на збагачення ґрунту азотом.

## 2.5. ТРАНСФОРМАЦІЯ СПЛУК СІРКИ, ФОСФОРУ І ЗАЛІЗА В ҐРУНТІ

### 2.5.1. Біологічний цикл сполук сірки

Сірка – один з необхідних елементів для живлення мікро- і макроорганізмів. В ґрунті сірка зустрічається у формі сульфатів (в основному  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ;  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ;  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ), сульфідів ( $\text{FeS}_2$ ;  $\text{Na}_2\text{S}$ ;  $\text{ZnS}$

---

---

тощо), а також білків рослин, тварин, мікробів. Органічні і неорганічні форми сірки під впливом діяльності мікроорганізмів підлягають різним перетворенням. За певних умов відновлені неорганічні сполуки сірки окислюються мікробами, а окислені (сульфати, сульфіти) можуть бути відновлені у сірководень.

**Окислення неорганічних сполук сірки.** Активними окислювачами сполук сірки до сірчаної кислоти є три групи мікробів: хемоліто-трофні бактерії роду *Thiobacillus*; нитчасті бактерії, представлені родами *Beggiatoa*, *Thiotrixoxida*, *Thioplaca* тощо; фотосинтезуючі пурпурні і зелені сіркобактерії.

Бактерії роду *Thiobacillus* – неспороносні, грамнегативні палички. Більшість видів цього роду рухомі, живуть за рахунок енергії, що виділяється в процесі окислення ряду неорганічних сполук сірки.

Тіонові бактерії – облігатні аероби; вони окислюють сірку і її відновлені неорганічні сполуки (сірководень, сульфіді, тіосульфати тощо). За сучасними уявленнями, сірка з середовища надходить до цитоплазми клітин тіонових бактерій шляхом дифузії і нагромаджується в ній у вигляді запасного матеріалу. Ця сірка окислюється внутрішньоклітинно. Сполуки сірки окислюють також фототрофні пурпурні та зелені сіркобактерії.

Пурпурні та зелені сіркобактерії – облігатні анаероби, за допомогою унікальних пігментних систем і енергії сонячного світла в анаеробних умовах здійснюють процес фотосинтезу. Існують в забруднених проточних та стоячих водоймах, сірчаних джерелах, лужних та нейтральних водах, окремі їх види здатні при відсутності кисню окислювати сірководень, елементарну сірку, сульфіді з утворенням сірчаної кислоти, яка у формі солей може відкладатися у вигляді копалін сірчаної руди.

**Відновлення неорганічних сполук сірки.** У воді лиманів, деяких морів та інших водоймищ в зоні анаеробіозу відбувається мікробне відновлення сульфатів до  $H_2S$ . Цей процес одержав назву десульфифікація.

Десульфифікуючі бактерії розділяють на два роди: неспороутворюючі – *Desulfovibrio* і спороутворюючі – *Desulfobacillus*. Вони можуть наносити збитки, руйнуючи матеріали, не стійкі до сірководню. Так, ці мікроорганізми спричиняють до 50 % загальної корозії трубопроводів під ґрунтом.

---

---

## 2.5.2. Перетворення сполук фосфору

В живих організмах фосфор входить до складу нуклеїнових кислот, біологічно активних речовин, а також сполук, що нагромаджують енергію. У деяких організмах, наприклад, хребетних, фосфор – важливий елемент будови скелета. Фосфор легко реагує з іонами двовалентних металів – кальцієм і магнієм, утворюючи при цьому нерозчинні у воді солі. Тому недостатність доступного для рослин фосфору знижує продуктивність врожаю.

Запаси фосфору повертаються до ґрунту у вигляді легко-розчинного фосфат-іона в процесі мінералізації мікробами решток рослинних та тваринних організмів. Частина його випадає з кругообігу у формі нерозчинних у воді солей. У природних умовах нестача фосфору в біосфері може поповнюватися діяльністю кислотоутворюючих мікроорганізмів. Нерозчинні у воді сполуки фосфору успішно розкладаються хемоавтотрофними бактеріями (нітрифікаторами та сіркобактеріями). Утворені ними сильні мінеральні кислоти (азотна та сірчана) з точністю хімічного цеху вступають в реакцію з кальцій- та магнійфосфатами, звільнюючи фосфорні кислоти. Не потребуючи органічних речовин, нітрифікуючі бактерії нерідко поселяються на гранітних розсипах та голих скелях, під покривами вічних снігів. Вони разом з іншими видами мікроорганізмів створюють умови для забезпечення вищих рослин поживними речовинами, зокрема фосфорними сполуками.

Таким чином, кругообіг фосфору в природі підтримується двома процесами: з одного боку, мінералізацією органофосфатів мікроорганізмами, що синтезують фермент фосфатазу (*Vac. megaterium*), з другого – розчиненням мінеральних сполук фосфору ( $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ) хемотрофами – кислотоутворювачами до фосфорних кислот. Щорічний перехід фосфору із суші в океани становить від 3,5 до 20 млн т. У зв'язку з інтенсифікацією рільництва надходження фосфору з поверхневими водами подвоїлось. Щороку з гірських порід на планеті добувають 5–6 млн т фосфору, який потім використовується як добриво. Повернення фосфору з океанів на сушу відбувається постійно, але повільно.

Фосфор не утворює летких сполук і не має атмосферного циклу міграції. Тому, крім активізації відповідних груп мікроорганізмів, для забезпечення рослин фосфором необхідно вживати інших ефективних заходів. Такими є внесення фосфорних

---

---

добрив, зокрема фосфобактерину, в якому діючою речовиною є фосфорні бактерії.

### 2.5.3. Перетворення сполук заліза

Залізо в невеликих кількостях необхідне всім живим організмам. В ґрунті воно міститься в органічній і неорганічній формах. Рослинні організми засвоюють неорганічні сполуки заліза, які знаходяться в ґрунті в розчинному вигляді. Суттєву, якщо не головну роль в перетворенні заліза в природі, особливо в переводі нерозчинних його сполук в розчинні і навпаки, відіграють мікроорганізми.

**Мінералізація органічних залізовмісних сполук.** Органічні залізовмісні сполуки представлені ферментами каталазою і пероксидазою, цитохромами, залізопорфіриновими сполуками та ін. Мінералізацію залізовмісних органічних сполук здійснюють більшість хемоорганогетеротрофних організмів (бактерії, актиноміцети і гриби). Органічну частину молекули, яка містить залізо, засвоює той чи інший мікроорганізм, а залізо вивільняється і в аеробних умовах осаджується у вигляді гідроксиду. Таким чином, осадження елемента часто проходить в результаті безпосередньої дії мікроорганізмів на органічну частину сполук, а не на саме залізо.

**Окислення відновлених сполук заліза.** Більшість мікроорганізмів прямо або опосередковано беруть участь в окисленні заліза. Їх називають залізобактеріями. Ці організми окислюють комплексні органічні сполуки заліза, а утворений в результаті гідроксид заліза відкладається на поверхні їх клітин. Залізобактерії представлені нитчастими бактеріями, одноклітинними бактеріями різних родів, мікоплазмами, ціанобактеріями.

Нитчасті залізобактерії окисляють неорганічні сполуки заліза в болотах, джерелах, озерах та інших вологих місцях. До них відносяться грамнегативні аеробні бактерії, які мають чохла із слизу і в яких накопичується окисне залізо (*Leptothrix*, *Toxothrix*, *Spirothrix*). Рід *Leptothrix* об'єднує бактерії, які утворюють ланцюжки клітин. Їх бокова поверхня виділяє гідроксид заліза, з якого утворюється циліндричний чохол, що вкриває весь ланцюжок. В міру потовщення чохла обмежується доступ до клітин закислого заліза, кисню і вуглекислого газу. Внаслідок цього бактеріальні клітини залишають старі чохла, виходять назовні і починають утворювати нові. Пусті чохла є матеріалом для утворення охристих осадів в водоймах. Окислення  $Fe^{2+}$  *Leptothrix* здійснює в результаті дії перекису водню,

---

---

який утворюється при окисленні органічних речовин і концентрується в чохлах, туди ж надходить і залізо, що за допомогою ферменту каталаза окислюється і накопичується у вигляді гідроксиду.

Одноклітинні бактерії можуть окислювати залізо в ґрунті (або інших середовищах) з нейтральною реакцією при наявності закисного заліза і органічних речовин (бактерії: *Arthrobacter siderocapsulatus*, *Seliberia stellata*).

До бактерій, які накопичують залізо в ґрунті, відносять і **мікоплазми**. Це дрібні бактерії, без клітинної оболонки, які асоціюються з прокаріотними або еукаріотними мікроорганізмами і володіють здатністю до паразитизму. Мікоплазми поліморфні, вони мають кокоподібні клітини, зв'язані тонкими нитками, на поверхні яких відкладаються окисли заліза. Ця група мікроорганізмів представлена родами *Gallionella*, *Siderococcus*, *Metallogenium*.

Більшість залізобактерій окислюють не тільки залізо, але і марганець. Наприклад, нитчаста бактерія *Leptothrix discophorus* володіє властивістю окислювати  $Mn^{2+}$  до  $Mn^{4+}$ . Виділений *Metallogenium symbioticum*, віднесений до залізоокислюючих мікоплазм, здійснюючий окислення марганцю в аеробних умовах. При наявності марганцю даний організм набуває форми “павучка” з нитками, які розходяться від центру і покриті окислами марганцю.

### Питання для самоконтролю

1. Які групи мікроорганізмів існують за рахунок енергії, яка виділяється при окисленні неорганічних сполук сірки?
2. Коротко охарактеризуйте основні напрями трансформації сполук сірки в ґрунті.
3. В яких формах фосфор може знаходитись в ґрунті?
4. Які види бактерій беруть участь у трансформації сполук заліза в ґрунті?

## 2.6. ВЗАЄМОВІДНОШЕННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ І РОСЛИН

### 2.6.1. Мікроорганізми зони кореня і їх вплив на рослину

На поверхні коренів і надземних частин рослин виділяються органічні речовини, які синтезуються організмом рослини. Це явище

---

---

називають *екзоосмосом*. Кількість сполук, які виділяє рослина на протязі життя, може становити до 10 % маси рослини і більше.

При кореновому екзоосмосі утворюються різні органічні кислоти – яблучна, янтарна, винна, лимонна, щавлева та ін. Виявлено і цукри, які представлені альдозами, кетозами, а також деякі амінокислоти (аланін, лізин та ін.). Склад продуктів екзоосмосу окремих рослин різний. У виділеннях коренів присутні фізіологічно активні речовини – вітаміни, ростові речовини, іноді алкалоїди та ін. Багато з них в деяких кількостях виділяються і надземними органами рослин. Тому на коренях і надземних органах рослин інтенсивно розмножуються сапрофітні мікроорганізми. Подібне явище обумовлює утворення біологічних співтовариств, які ґрунтовані на взаємодії рослин з широким спектром ґрунтових мікроорганізмів, що оселяються на поверхні коренів або проникають в рослинні тканини. Отримуючи від рослин доступну органічну речовину (кореневі виділення), ґрунтові мікроорганізми поставляють своїм партнерам легкозасвоювані сполуки азоту і фосфору, синтезують фітогормони і вітаміни, знижують чисельність і пригнічують активність ґрунтових фітопатогенів.

Розглянемо склад мікрофлори зони кореня. Зазвичай виділяють “кореневі” мікроорганізми, які оселяються на самій поверхні кореня – мікроорганізми *ризоплани* і мікроорганізми, які оселяються в прилягаючих до коренів рослин шарах ґрунту – мікроорганізми *ризосфери*. Кількість мікроорганізмів в ризоплані і ризосфері кореня в сотні разів більша, ніж в іншій масі ґрунту. В зоні молодого кореня в основному розмножуються неспороутворюючі бактерії (*Pseudomonas*, *Mycobacterium* та ін.). Тут же зустрічаються мікроскопічні гриби, дріжджі, водорості і інші мікроорганізми. Здатність специфічних груп мікроорганізмів розвиватися в ризосфері певних видів рослин і позитивно або негативно на них впливати визначила необхідність чергування культур, тобто *сівозміни*. Доцільність і навіть необхідність впровадження сівозміни виникла, коли було встановлено несприятливий вплив на родючість ґрунту тривалого вирощування на полі однієї і тієї ж культури – “ґрунтовтома”.

Мікроорганізми, які розвиваються в ризосфері рослин і на рослинних залишках можуть накопичувати в ґрунті токсичні для рослини речовини. Так, в результаті життєдіяльності бактерії роду *Pseudomonas* утворюються феназинкарбонова кислота, диацетилфлороглюцин та інші сполуки, шкідливі для рослин. Фітотоксини продукують ґрунтові гриби: *Aspergillus fumigatus* – гелволеву

---

кислоту, гриби роду *Penicillium* – патулін, *Trichoderma* – віридин і т. д. Ці фітотоксичні речовини здатні нагромаджуватися в ґрунті і негативно впливати на рослини.

Існують і інші причини, які обумовлюють вплив однієї рослини на іншу, зокрема хімічного характеру. Це так звана алелопатична дія рослин (хімічний вплив однієї рослини на іншу). Деякі покритонасінні рослини здатні виробляти токсичні речовини, зокрема алкалоїди. Ці речовини не тільки накопичуються в рослинних тканинах, але і частково виділяються в ґрунт. Так, коренева система вівса виділяє скополетин, льон – ряд ароматичних сполук (ферулову, гідроксibenзойну кислоти та ін.), люцерна – алкалоїди, цукрові буряки – також ароматичні сполуки (гідроксibenзойну, кумаринові, ферулову, ванілінову кислоти). В результаті досліджень було встановлено, що алелопатичну дію здійснюють багато летких сполук рослин, серед них альдегіди, терпени, етилен, ефірні олії та ін. В поживних залишках рослин знайдено деякі речовини, токсично діючі на рослину. Так, в соломі злакових рослин присутні кумаринові, гідроксibenзойна, ферулова кислоти та ін. Сильну алелопатичну дію спричинюють хінони.

Склад мікрофлори ризосфери змінюється з віком рослин. Наприклад, бацили, актиноміцети і целюлозоруйнуючі мікроорганізми практично відсутні в ризосфері молодих рослин, з'являються на більш пізніх етапах їх розвитку. Вірогідно, що зазначена група мікроорганізмів живе не за рахунок екзоосмосу рослин, а бере активну участь в розкладанні відмираючих коренів.

Мікрофлора поверхні кореня дещо відрізняється від ризосфери. Так, в ризоплані більше представників роду *Pseudomonas*, слабо розмножуються *Azotobacter*, целюлозоруйнуючі і деякі інші мікроорганізми. Мікрофлора зони кореня – це певний біологічний бар'єр, який впливає на взаємовідношення вищих рослин і паразитів.

В останній час встановлено, що серед різних представників ризосферних мікроорганізмів є певні види, які володіють здатністю не тільки знаходитись і розмножуватись на коренях рослин, але і проникати в корені, а потім мігрувати в стебла і листки. Такі мікроорганізми віднесені до *ендофітних ризобактерій*, тобто організмів, які здатні жити і розмножуватись в тканинах вищих рослин. Прикладом може бути ендофітна ризобактерія *Klebsiella planticola*, здатна проникати у внутрішні органи рослин, активно розмножуватись і знаходитись там тривалий час, мігруючи від кореня до листків і від листків до коренів. Подібні особливості цієї бактерії

---

---

дали можливість використати цей мікроорганізм в якості мікробного біопрепарату *біоплант-К* для підсилення росту сільськогосподарських рослин і боротьби з кореневими фітопатогенами, оскільки ця бактерія, розмножуючись в тканинах рослин, синтезує речовини і антибіотики, які позитивно впливають на продуктивність рослин.

### 2.6.2. Симбіоз мікроорганізмів з рослинами

Деякі рослини вступають в тісні симбіотичні взаємозв'язки з мікроорганізмами ґрунту. Проникаючи в кореневу систему або надземні органи рослин, вони живляться в них органічними речовинами, які синтезує рослина-господар. В свою чергу рослини отримують від мікроорганізмів-симбіонтів ряд необхідних їм речовин різного характеру.

Вище розглядався симбіоз бобових рослин з азотфіксуючими бактеріями. Встановлено також, що коренева система наземних рослин утворює з грибами так звану мікоризу, яка безсумнівно має симбіотичний характер. Складний комплекс, який утворюється коренями рослин і грибом називають *мікоризою* “грибний корінь”. Розрізняють ектотрофну, ендотрофну і перехідну (ектоендотрофну) мікоризу.

Ектотрофна мікориза – це мікориза, при якій гіфи гриба переплітаються і утворюють навколо кореня свого роду чохол або муфту. В цьому випадку поглинання поживних речовин із ґрунту здійснюється за допомогою міцелію гриба. При ендотрофній мікоризі гіфи гриба поширюються не тільки між клітинами екзодерми, але і проникають в клітини кори кореня рослини. При ектоендотрофній мікоризі гіфи гриба утворюють зовнішній чохол із міцелія, а також проникають всередину кореня, в клітини міжклітинного простору.

Мікориза позитивно впливає на поживний режим і розвиток рослини-господаря, що обумовлюється в певній мірі здатністю поглинати поживні речовини, які знаходяться в ґрунті. Міцелій за допомогою ферментів, які він виділяє, трансформує важкорозчинні мінеральні речовини і мінералізує складні органічні речовини, переводячи їх в доступні для рослин форми. Крім того, в гіфах грибів, які утворюють мікоризу, містяться ауксини, дія яких залежить від концентрації; в низьких концентраціях вони сприяють утворенню і росту коренів, а в більш високих концентраціях затримують розвиток великих коренів, одночасно підсилюючи ріст дрібних. Мікориза

---

---

виконує роль корневих волосків. Рослини з мікоризою краще переносять засуху.

Розвиток мікоризи у значній мірі залежить від вологості, аерації, температури, рН, кількості поживних речовин та інших факторів ґрунту. Багатьма дослідниками встановлено, що мікориза лісових дерев зустрічається частіше в кислих (в середньому рН 4,0), добре аерованих, багатих нерозкладеною органічною речовиною, але бідних на азот і фосфор ґрунтах.

Більшість рослин земної кулі – мікотрофи. Одні відносяться до облигатних мікотрофів – нормально ростуть і розвиваються лише в співжитті з грибами, інші – до факультативних, які можуть існувати і без мікоризи або одночасно з нею поглинають ґрунтовий розчин корневими волосками.

### 2.6.3. Епіфітні мікроорганізми і зберігання врожаю

Частина мікроорганізмів, які розвиваються в зоні коренів рослин під час їх вегетації, переходить на надземні органи і продовжує там розвиватися. Деяка кількість мікроорганізмів потрапляє на поверхню рослин з пилом і комахами.

Мікроорганізми, які розвиваються на поверхні рослин, отримали назву *епіфітів*, або *мікробів філосфери*. Ці мікроорганізми не паразитують на рослинах, а ростуть за рахунок нормальних виділень їх тканин і незначних кількостей забруднень органічного походження, які потрапляють на поверхню рослин.

Задовольнятися мізерними запасами поживних речовин на поверхні рослин можуть далеко не всі мікроорганізми, тому склад епіфітної мікрофлори досить специфічний. До 80 % загальної кількості епіфітів складають клітини *Erwinia herbicola*. Ця грамнегативна неспороутворююча бактерія на м'ясо-пептонному агарі утворює золотисто-жовті колонії. В деякій кількості на поверхні рослин знайдено і інші бактерії, зокрема фіксуючі молекулярний азот. Бацил і актиноміцетів серед епіфітних мікроорганізмів мало, частіше зустрічаються спори різних видів грибів (*Penicillium*, *Fusarium*, *Mucor* та ін.).

Існування епіфітних мікроорганізмів на здоровій рослині в значній мірі пов'язано з кліматом. Під час вологої погоди їх чисельність зростає, а в суху – навпаки, зменшується. У тих рослин,

---

---

які інтенсивніше виділяють продукти обміну речовин на поверхню тканин, епіфітна мікрофлора більша і різноманітніша.

Мікроорганізми живуть не тільки на стеблах, листках і інших надземних органах рослин, але і на насінні. Виключення складає насіння, яке щільно закрите плодовими або насінними оболонками, наприклад, плоди бобових культур. Під час збирання і обмолоту таке насіння сильно засмічується мікроорганізмами. Велике значення у цьому відіграє пил і ґрунт.

Ступінь обсіменіння різного насіння мікроорганізмами неоднакова і залежить від індивідуальних особливостей рослини, умов дозрівання насіння і його морфологічних ознак. Так, борозенка, шорстка поверхня епідермісу або квіткові луски сприяють накопиченню на поверхні насіння великої кількості пилу і мікрофлори. Тому на насінні злакових рослин більше мікроорганізмів, ніж на насінні деяких олійних або бобових з гладенькою поверхнею.

Вплив епіфітних мікроорганізмів на рослинний організм дуже різноманітний і залежить від навколишніх умов. На перших етапах проростання насіння епіфітні мікроорганізми починають розмножуватися і переходять на корені і проросток. При пониженій температурі інтенсивніше розвиваються холодостійкі мікроскопічні гриби, серед яких є і факультативні, і облигатні паразити. В результаті різко знижується польова схожість насіння. Попереднє протруювання насіння значно знижує шкідочинну дію епіфітних грибів. Цікаво, що протруювання насіння кукурудзи найбільш ефективно в умовах холодного клімату, так як при низькій температурі гриби більш агресивні, а імунітет рослин знижений.

Епіфітні мікроорганізми, розмножуючись на поверхні рослин, створюють біологічний бар'єр, який перешкоджає проникненню паразитів в рослинні тканини. Підсилюючи розмноження епіфітної мікрофлори оприскуванням рослин поживними для мікроорганізмів розчинами, вдається підвищити антагоністичну дію епіфітів на фітопатогенні мікроорганізми.

Велику роль епіфітні мікроорганізми відіграють при зберіганні насіння. Псування насіння під дією мікроорганізмів залежить, насамперед, від вологості і температури навколишнього середовища. Під час досягання насіння, вологість його сильно зменшується і досягає рівня, при якому розмноження мікроорганізмів стає неможливим. В досяглому насінні вся волога знаходиться в зв'язаному стані і недоступна мікроорганізмам.

---

Різні групи мікроорганізмів починають розвиватися на насінні при різних рівнях вологості. Так, при температурі біля 15–20°C деякі гриби можуть розмножуватися на насінні пшениці і кукурудзи з вологістю 14,5–15 %, а бактерії – при зволоженні насіння пшениці до 17,5–18 %. Насінню кожної групи культур характерна своя критична вологість, при якій на ньому можливий розвиток мікроорганізмів. Мікроорганізми починають розвиватися на насінні лише тоді, коли в ньому з'являється вільна вода, тобто ступінь зволоження перевищує рівень зв'язаної води.

Розвиток мікроорганізмів на насінні визначається також температурою. При збільшеній вологості насіння мікроорганізми розмножуються тим швидше, чим вища температура. Залежно від вологості насіння пшениці і температури середовища на ньому розвиваються різні групи мікроорганізмів. При температурі 10°C навіть досить вологе насіння (18–19 %) може добре зберігатися, а при 15–20°C воно починає швидко пліснявіти і псуватися. При зберіганні насіння при більш високій температурі, вологість його необхідно знизити. Активний розвиток мікроорганізмів в масі насіння різних культур при одній і тій же вологості починається в різні строки. Пшениця, жито, ячмінь, горох, боби і гречка досить стійкі, а в насінні проса, кукурудзи і соняшника мікроорганізми розвиваються швидше і інтенсивніше.

При відмоканні любого насіння, властива йому епіфітна мікрофлора швидко зникає, починають розвиватися різні міцеліальні гриби, переважно представники родів *Penicillium*, *Aspergillus*. Із бактерій на насінні спочатку інтенсивно розмножуються мікрококи, які повністю витісняють *Erwinia herbicola*, пізніше з'являються різноманітні неспорують палички, а при підвищеній температурі – бацили (*Bacillus mesentericus*, *B. Subtilis* та ін.). При більш тривалому розвитку мікроорганізмів в результаті їх життєдіяльності маса зерна може розігріватися до температури 60°C, насіння при цьому нерідко набуває темного кольору – “обвуглюється”, так як в ньому утворюються сполуки темного кольору меланоїдної природи.

Зберігання врожаю плодів і овочів, що мають високу вологість, визначається їх імунітетом і створенням зовнішнього середовища, яке не сприяє розвитку мікроорганізмів на їх поверхні.

---

---

#### 2.6.4. Розвиток на рослинах токсичних грибів

До біологічно активних речовин, які виробляються деякими групами мікроорганізмів, слід віднести **токсини** – речовини, які викликають захворювання вищих організмів. Вказані сполуки виробляються як патогенними мікроорганізмами, так і деякими сапрофітами. Існують токсини, які локалізовані в клітинах мікроорганізмів – ендотоксини, інші виділяються мікробами в зовнішнє середовище – екзотоксини.

При розвитку на злаках або кормах деяких грибів накопичуються отруйні речовини, які інколи викликають тяжкі отруєння – мікотоксикози. В деяких випадках винуватцями харчових і кормових отруєнь можуть бути бактерії. Прикладом мікотоксикозу є ерготизм – хвороба людини і тварин, яка виникає при споживанні зерна, ураженого ріжками (сумчастий гриб *Claviceps purpurea*). Токсичні властивості ріжків пояснюються наявністю в них ряду алкалоїдів – ергокрістину і його ізомерів, ергобазину та інших близьких за структурою сполук. Основа будови перерахованих алкалоїдів – лізергінова кислота, яка відноситься до похідних індолу. Вона зв'язана з однією або декількома амінокислотами. Захворювання ерготизмом проявляється по-різному, але при цьому вражається травний тракт, що поєднується з розладом нервової системи.

Тяжкі захворювання людей можуть викликати гриби роду *Fusarium*, які розвиваються на вегетуючих або скошених злаках. Гриб *Fusarium graminearum* утворює токсин, який шкідливий для людей і тварин. Хліб, випечений із борошна фузаріозного зерна, викликає симптоми, близькі до сп'яніння. Ця хвороба отримала назву “п'яний хліб”. Токсин гриба містить глюкозиди і алкалоїди. Із токсину *Fusarium sporotrichiella* виділено сапонін, який зв'язаний з холестеринном. В токсині знаходяться і сполуки, що відносяться до стеролів циклопентафенантронового ряду.

Корми, вражені токсичним грибом *Stachybotris alternans*, є причиною тяжкого захворювання тварин. До токсину чутлива і людина. Це захворювання називається стахіботритоксикозом. При хворобі виникають некрози слизової оболонки ротової порожнини та решти відділів травного тракту тварин. Із травного тракту токсини проникають в центральну нервову систему і викликають тяжкі ураження мозку. У людей, які працюють з цим кормом, також може виникнути ця хвороба.

---

---

При споживанні грубих кормів, на яких розвивається гриб *Dendrodochium toxicum*, спостерігається швидко загибель коней при симптомах розладу серцево-судинної системи і пригніченні кровотворення. При слабкому отруєнні розвивається затяжна хвороба з ураженням слизових оболонок ротової порожнини і кишківника. Потрапляння спор гриба на слизові оболонки людини викликає їх запалення. Ця хвороба носить назву дендродохіотоксикозу.

Отруєння тварин кормами можуть також викликати гриби родів *Aspergillus* (аспергілотоксикоз), *Penicillium* (пеніцилотоксикоз) і *Mucor* (мукоромікоз). Токсини утворюють і інші види грибів, які розвиваються на кормах, тому згодовування плісневих кормів недопустиме. Робота з ними також небезпечна, так як спори грибів, що містять токсичні речовини, потрапляють в ротову порожнину, дихальні шляхи і є причиною захворювань людини (зернова лихоманка та ін.).

### **Питання для самоконтролю**

1. Від чого залежить утворення епіфітної мікрофлори?
2. Які види мікроорганізмів можуть розвиватися на поверхні рослин?
3. Розкажіть про умови формування мікоризи.
4. Наведіть приклади розвитку на рослинах токсичних грибів.

## **2.7. МІКРОБНІ БІОПРЕПАРАТИ І ЇХ ВИКОРИСТАННЯ В СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ**

### **2.7.1. Біопрепарат ризоторфін на основі бульбочкових бактерій**

Вперше препарат бульбочкових бактерій під назвою “нітрагін” був виготовлений у 1896 р. в Німеччині Ф. Ноббе і Л. Гільтнером. У 1907 р. в Росії Л.Т. Будінов використав препарат *Rhizobium*, який також називався нітрагіном.

Препарати бульбочкових бактерій зараз широко використовують в багатьох країнах під різними назвами. Так, у Франції їх називають N-germ, в Чехії і Словачії – нітразон, в Росії і Україні – нітрагін, ризоторфін та ін.

---

---

Використання препаратів бульбочкових бактерій для зараження насіння бобових рослин надзвичайно необхідно, коли в даній місцевості вирощують нові бобові культури, а у флорі відсутні культури, які заражаються перехресно з ними. В доцільності використання інокуляції для нових культур бобових рослин, а також на новоосвоєних сільськогосподарських угіддях немає сумніву. Але чи необхідна вона на окультурених ґрунтах, де давно вирощуються певні види бобових рослин?

Пояснити це можна таким чином. По-перше, в природних умовах може відбуватися перехресне зараження, тобто бобові рослини заражуються бульбочковими бактеріями близьких груп рослин. В таких випадках бульбочки хоч і утворюються, але функціонують неповноцінно. В той же час при штучній інокуляції в корінь бобової рослини проникає активна раса *Rhizobium* або *Bradyrhizobium*, які нанесені на насіння. По-друге, бульбочкові бактерії, які знаходяться в ґрунті, не зайнятому бобовими рослинами, існують як звичайні сапрофіти. В деяких випадках ґрунтові умови є несприятливими для бульбочкових бактерій (кисла реакція ґрунтового розчину та ін.), їх кількість значно зменшується і природне зараження не дає ефективного симбіозу.

Бактеризація не тільки збільшує врожайність бобових рослин, але і підвищує його якість. В рослинах, заражених активними расами бульбочкових бактерій, значно підвищується вміст білка і вітамінів групи В. Оскільки позитивний вплив інокуляції поширюється і на корені рослин, то після збору врожаю поживні рештки більш ефективно діють на наступну культуру сівозміни.

Препарат, який містить бульбочкові бактерії, готують різними методами. Найчастіше використовують торфовий нітрагін – ризоторфін. Він представлений стерилізованим  $\gamma$ -променями низинним торфом, до якого додаються необхідні бульбочковим бактеріям поживні речовини. Розфасовану масу витримують в термостаті для розмноження внесених в неї бактерій. Інколи готують торфовий препарат, не стерилізуючи торф, але вносячи в нього велику кількість бульбочкових бактерій. Перед посівом насіння бобових обробляють водною суспензією того чи іншого препарату. Препарати для зараження бобових рослин можна застосовувати протягом обмеженого часу, так як бульбочкові бактерії поступово відмирають. Для кожної бобової культури або групи готують спеціальний препарат.

---

---

Протруювання насіння не виключає застосування бульбочкових бактерій, однак необхідно підбирати відповідні протруювачі і розділяти вказані заходи в часі.

В останні роки під бобові рослини використовується біля 1,5 млн га порцій ризоторфіну в рік. Агронімічна ефективність ризоторфіну для бобових культур в середньому складає 10–30 %, додатковий збір білка складає 2–5 ц/га.

### **2.7.2. Біопрепарат азотобактерин на основі *Azotobacter chroococcum***

Здатність *Azotobacter chroococcum* розмножуватися за відповідних умов в ризосфері сільськогосподарських культур дала основу вважати, що даний мікроорганізм може покращувати азотне живлення рослин. З тридцятих років двадцятого сторіччя почали застосовувати біопрепарат, який містить культуру *Azotobacter chroococcum* – *азотобактерин*.

Пізніше, коли з'ясувалося, що мікроорганізм здатний утворювати біологічно активні речовини, його дію на рослини стали пов'язувати не тільки з фіксацією азоту і покращенням азотного живлення, але і з надходженням в рослину утворюваних мікроорганізмом біологічно активних сполук (вітамінів і стимуляторів росту). Важливою властивістю азотобактера є те, що він виробляє фунгіцидну речовину, яка є метиловим ефіром аліфатичної тетраїнової кислоти, що містить гідроксильну і β-метильну групи. Знайдений антибіотик активний проти значної кількості фітопатогенних грибів.

Однак для польових культур азотобактерин малоефективний. Це пов'язано з його здатністю розвиватися лише в добре окультурених ґрунтах. Препарат добре впливає, наприклад, на овочеві культури, які вирощують на добре удобрених гноєм ґрунтах. Тут бактеризація насіння може підвищити врожай на 20–30% і, що особливо важливо, прискорити його дозрівання.

Для пояснення ефективності азотобактера перш за все слід в'яснити, чи може цей мікроорганізм, використовуючи кореневі виділення, накопичити достатню кількість азоту для розвитку рослин. Досліди з монобактеріальними культурами, в яких вищу рослину, вирощену із стерильного насіння, інокулювали культурою азотобактера, дають на це питання негативну відповідь. За рахунок корневих виділень бактерія не може засвоїти таку кількість азоту, яка б забезпечила високий врожай рослин.

---

---

Позитивний вплив азотобактера легко зрозуміти, враховуючи фізіологічні особливості даної бактерії. Вона активно розмножується лише в родючих ґрунтах, забезпечених органічною речовиною, фосфором і вологою. Дефіцит вологи азотобактер переносить гірше, ніж інші бактерії.

Препарат азотобактерин використовують в основному для оранжерейної і тепличної культури рослин. Зазвичай його готують, розмножуючи мікроорганізм в стерильному ґрунті або низовому торфі, які мають нейтральну реакцію і високий вміст гумусу. До ґрунту додають джерело вуглецю, доступне азотобактеру. Насіння рослин перед посівом змочують водною суспензією препарату. У розсади можна змочувати суспензією кореневу систему. Препарат азотобактера нестабільний і придатний до використання обмежений час.

### **2.7.3. Біопрепарати на основі асоціативних азотфіксуючих бактерій**

Явище вищої активності азотфіксації у зоні коріння небобових рослин порівняно з активністю процесу в ґрунті без них одержало назву “ризозенот”. Однак більшого поширення набув термін, запропонований Р. Харді зі співавторством – “асоціативна азотфіксація”, або “асоціативний симбіоз”.

Хоча асоціації “азотфіксуючі бактерії – коріння рослин” не виражені морфологічно, як при бобово-ризобіальному симбіозі, вони характеризуються тими самими основними особливостями. Активність азотфіксації в зоні коріння має добре виражену сезонну динаміку – зростає з появою проростків, сягає максимуму в період цвітіння, зменшується під час дозрівання і різко знижується після збирання урожаю та відмирання рослин. Активність асоціативної азотфіксації має також чітко виражену добову періодичність – вона максимальна вдень і знижується вночі.

На даний час виявлено більше 200 видів бактерій, які володіють різними рівнями активності азотфіксації. Найбільш поширені асоціативні азотфіксуючі бактерії, які живуть в ризосфері, ризоплані (на поверхні кореня) і гістосфері (в тканинах внутрішньої поверхні кореня і між клітинними стінками), належать до родів: *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Bacillus*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* та ін.

---

---

На основі відібраних штамів бактерій було створено ряд біопрепаратів для інокуляції насіння та іншого садивного матеріалу багатьох небобових рослин.

**Агрофіл** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Agrobacterium* (*A. radiobacter*, штам 10) – це порошкоподібний торф'яний субстрат, збагачений вуглеводами, вітамінами, мікроелементами, з вологістю 50–55%, інокульований бактеріями. В 1 г препарату міститься не менше 10 млрд активних бактеріальних клітин. Біопрепарат використовується при вирощуванні овочів в закритому ґрунті. Підвищує стійкість до інфекційних захворювань і підвищує врожайність огірків, помідорів, перцю, моркви, капусти, салату та інших овочевих культур. Препарат добре діє при обробці кореневої системи полуниці, малини, агрусу, яблуні, обліпихи та інших ягідних і плодкових культур. Покращує схожість насіння, стимулює ріст і розвиток рослин, підвищує їх стійкість до корневих гнилей, пришвидшує дозрівання врожаю на 7–10 днів.

В умовах закритого ґрунту приріст врожаю овочів складає 2–4 кг/м<sup>2</sup>. У відкритому ґрунті він забезпечує приріст врожаю 20–50 ц/га залежно від культури, сорту, ґрунтово-кліматичних умов.

**Діазофіт** – покращує азотне живлення рослин. За біоагент діазофіту править асоціативний діазотрофічний штам *Agrobacterium radiobacter* 204. Мікроорганізми, як основа цього біопрепарату, конкурують з хвороботворними грибами, і тим самим стримують розвиток фітопатогенних грибів. Препарат забезпечує рослини азотом, сприяє росту урожайності і якості зернових: озимої і ярої пшениці на 3–7 ц/га, озимого і ярого ячменю – на 4–5 ц/га, рису – на 4–10 ц/га. Використовується у вигляді гельної форми.

**Агрофор** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Agrobacterium* (*A. radiobacter*, штам 57/136). Застосовується для прискорення детоксикації пестицидів в тепличних ґрунтах і в ґрунті. Одночасно стимулює ріст рослин, особливо на ранніх етапах. Покращує якість і приживання розсади: качанного салату, цвітної і білокачанної капусти, томатів та інших овочевих культур. У оброблених рослин збільшується площа листової поверхні і потужність кореневої системи, підвищується продуктивність.

**Азоризін (діазобактерин)** і аналогічні їм препарати створені на основі штамів, які відносяться до роду *Azospirillum*. Азоспірили ефективні при внесенні в посіви пшениці, ячменю, рису, сорго, кормових злаків та інших культур.

---

**Біоплант-К** – створений на основі штаму бактерій роду *Klebsiella* (*K. planticola*, штам ТСХА-91). Рекомендований в якості бактеріального добрива під овочеві культури. Бактерії володіють високою азотфіксуючою активністю, здатні синтезувати ростові речовини і проявляти фунгіцидну дію відносно фітопатогенних грибів: *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Mucor* та ін. Застосування препарату дає можливість збільшити урожайність огірків на 21–23 %, томатів і гарбузів – на 31 %, картоплі – на 21 %.

**Мізорін** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Arthrobacter* (*A. mysorens*, штам 7). В 1 г торфового препарату міститься 8–10 млрд клітин бактерій. Це порошкоподібний торф'яний субстрат з вологістю 45–55 %, збагачений поживними речовинами. Висока ефективність препарату проявляється в посівах пшениці, ячменю, рису, сорго, кормових трав і овочевих культур. При передпосівній обробці насіння препарат збільшує урожайність кормового сорго на 2,5–3,0 т/га, кормових трав – на 1,0–1,5 т/га. Обробка препаратом збільшує схожість насіння, стимулює ріст і підвищує стійкість рослин до кореневих гнилей грибних хвороб. В останні роки виявлена ефективність препарату при вирощуванні картоплі. Приріст врожайності бульб складає 20–30 ц/га. Перспективним є застосування мізоріну для покращення приживання безвірусної картоплі. При застосуванні його в польових дослідах приріст урожаю бульб становив 17–29 %.

**Міколін** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Bacillus* (*B. cereus* var. *mycoides*). Бактерії добре приживаються в ризосфері капусти і картоплі, виявляючи при цьому стимулюючу дію на ріст рослин. Особливістю цих бактерій є стійкість до високих концентрацій аміаку в ґрунті. Це дозволяє використовувати препарат при внесенні високих доз азотних добрив у вигляді сульфату амонію і сечовини.

**Ризоагрин** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Agrobacterium* (*A. radiobacter*, штам 204). В 1 г торф'яного препарату міститься 8–12 млрд клітин бактерій. Бактерії добре приживаються в ризосфері пшениці, рису, ряду кормових злаків. При використанні цього препарату врожайність пшениці підвищується на 2–5 ц/га, при збільшенні вмісту білка – на 0,5–1,0 %. Витрата препарату: зернові, рис – 600 г на гектарну норму посіву насіння.

**Ризоентерин** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Enterobacter* (*E. aerogenes*, штам 30). В 1 г торф'яного препарату міститься близько 6 млрд клітин бактерій. Це порошкоподібний

---

торф'яний субстрат, збагачений поживними речовинами з вологістю 45–50 %. Витрата препарату – 300 г на гектарну норму посіву насіння. Застосовується для підвищення врожайності рису, озимої пшениці, жита, ячменю. Врожайність підвищується за рахунок постачання рослинам біологічного азоту.

**Флавобактерин** – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Flavobacterium* sp. штам 130. В 1 г торф'яного препарату міститься 5–10 млрд клітин бактерій. Це порошкоподібний торф'яний субстрат, збагачений поживними речовинами з вологістю 45–50 %. Відмінною рисою препарату є його широкий спектр дії: позитивні результати отримано в посівах пшениці, жита, рису, сорго, кормових трав, картоплі, капусти, буряків, огірків, томатів та ін. Бактерії препарату здатні використовувати молекулярний азот, стимулювати ріст, утворювати фітогормони, покращувати мінеральне живлення і водний обмін рослин. Використання препарату дає можливість отримати додатково 3–5 ц/га зерна, 20–60 ц/га овочів, 60–70 ц/га цукрових буряків. Витрати препарату: багаторічні злакові трави – 400 г на гектарну норму посіву насіння, зернові, соняшник, кукурудза, цукрові і кормові буряки – 600 г, картопля – 1200 г.

На основі представників роду *Pseudomonas* створено ряд перспективних препаратів, які мають широкий спектр дії. До них відносяться **псевдобактерин-2** і **псевдобактерин-3**. Ефект цих препаратів досягається за рахунок здатності бактерій синтезувати деякі антибіотичні речовини. Виявлена ефективність цих препаратів проти септоріозу, бурої іржі, твердої сажки та інших хвороб. Штами бактерій цих препаратів синтезують фітогормони, які стимулюють ріст рослин і трансформують важкорозчинні неорганічні сполуки фосфору в доступні для поглинання кореневою системою.

В дослідях з картоплею та іншими овочевими культурами перспективним є застосування бактеріальних препаратів на основі штамів, які відносяться до роду *Serratia* (*S. marcescens*, штам 218 Lg). В кожному грамі виготовленого на їх основі торф'яного препарату міститься не менше 6 млрд клітин, в рідкому препараті – не менше 10 млрд клітин в 1мл. Витрата препарату – близько 3 кг. Бактеріальні препарати на основі серратії проявили ефективність на овочевих культурах за рахунок хітинолітичної властивості по відношенню до деяких патогенів, особливо до фузаріозної інфекції.

Розроблена група біопрепаратів комплексної дії – **екстрасол**, яка є частиною стійкого біоорганічного землеробства. До складу біопрепаратів екстрасол входять наступні представники ґрунтових і

---

---

ризосферних бактерій: *Arthrobacter mysorens* K, *Flavobacterium* sp., *Pseudomonas fluorescens* 2137, *Azospirillum lipoferum* 137. Для виготовлення цих препаратів використовують окремі штами або декілька видів (асоціацій) залежно від виду або сорту рослини. Випускається екстрасол в трьох модифікаціях: екстрасол-90 – фунгіцидної дії, екстрасол-09 – стимулюючої дії, екстрасол- 55 – фунгіцидно-стимулюючої дії.

Зазначені біопрепарати безпечні для людини, тварин і навколишнього середовища.

#### 2.7.4. Інші мікробні ґрунтоудобривальні біопрепарати

Для практичного використання запропоновано бактеріальний ґрунтоудобривальний препарат **фосфобактерин**. Діючою речовиною в ньому є спороносна бактерія *Bacillus megaterium*, яка здатна розкласти фосфорорганічні сполуки і трансформувати їх в доступну для рослин форму. *B. megaterium* легко утворює спори, які після розмноження культури змішують з інертним наповнювачем. В життєдіяльному стані спори можуть зберігатися тривалий час. Препаратом обробляють насіння перед посівом.

Препарат позитивно впливає на ріст рослин і підвищує врожайність приблизно на 10 %. Він підсилює ріст кореневої системи, що пояснюється тим, що *B. megaterium* синтезує біологічно активні речовини, серед яких є тіамін, піридоксин, біотин, пантотенова і нікотинова кислоти, вітамін B<sub>12</sub> та інші сполуки. Ці речовини дещо підсилюють ріст рослин на перших етапах.

Препарат **АМБ** запропонований Н.М. Лазаревим для активування біодинаміки окультурюваних ґрунтів північної зони. Готують препарат на місці використання із подрібненого низинного торфу або торф'яного ґрунту. На 1 т торфу додають 100 кг дрібно подрібненого вапняку, 2 кг фосфоритного борошна і 1 кг маточної культури. Отриманий компост зволожують і витримують в теплому приміщенні при температурі близько 20°C протягом трьох тижнів періодично перемішуючи. На 1 га вносять 0,5 т компосту.

До складу маточної закваски препарату АМБ входить великий комплекс мікроорганізмів (амоніфікатори, целюлозоруйнуючі мікроорганізми, автохтонна мікрофлора та ін.). Препарат доцільніше використовувати в закритому ґрунті. Однак в зв'язку з складністю приготування широко його не використовують.

---

---

На даний час в сільському господарстві використовують цілий ряд біопрепаратів, які активізують ґрунтово-біологічні процеси.

**Бактогумін** – біопрепарат мікроорганізмів комплексної дії. Біопрепарат використовується для приготування біологічно активних ґрунтів, призначених для вирощування овочевих і квіткових культур в теплицях. Біологічно активні ґрунти сприяють швидкому розкладанню пестицидів, зниженню їх токсичності і оздоровленню ґрунту за рахунок антагонізму мікроорганізмів біопрепарату до фітопатогенів.

**Баміл** – біодобриво із відходів тваринницьких комплексів. Баміл містить значну кількість органічного азоту, фосфору, широкий набір мікроелементів. Основним вихідним компонентом бамілу є висушена мікробна біомаса, отримана при переробці відходів тваринництва. Баміл найбільш ефективний на овочевих культурах в закритому ґрунті, де він підвищує врожайність на 40–60 %. При цьому значно підвищується якість продукції.

**Біотрон** – комплексний біопрепарат ґрунтових мікроорганізмів, який застосовують під овочеві і плодові культури (виробництво США).

**Е-2001** – комплексний біопрепарат ґрунтових бактерій, який застосовується під овочеві культури (виробництво Греції).

### 2.7.5. Мікоризація рослин

В деяких випадках істотне значення має зараження рослин грибами-мікоризоутворювачами, або мікоризація рослин. На польових сільськогосподарських культурах нормальна мікориза зазвичай формується без спеціальної інокуляції. Це свідчить про широке розповсюдження грибів мікоризоутворювачів і по суті знімає питання про додаткове зараження насіння, що висівається.

Складніша справа з мікоризацією сіяців і саджанців деревних порід рослин. В лісовій зоні гриби-симбіоти дерев широко розповсюджені в ґрунті. Однак на півдні, де лісова рослинність зустрічається рідко, її немає.

Науковці дійшли висновку, що при посадці лісу на чорноземах, темно-каштанових та інших південних ґрунтах, де тривалий час не було лісових насаджень, слід вносити ґрунт, який містить гриби-мікоризоутворювачі. Для цього беруть ґрунт із одноіменних насаджень (на 1 га насаджень 30–50 кг ґрунту). Ще краще вносити лісовий ґрунт перед посівом під насіння в лунки, по 25–50 г в кожному.

Однчасне внесення органічних і мінеральних добрив, особливо фосфорних, значно покращує розвиток мікоризи і ріст рослин.

---

---

Мікоризація безумовно корисна при рекультивациі земель, так як створюваний поверхневий шар зазвичай бідний мікроорганізмами. В таких випадках мікоризація необхідна як дерев'янистій, так і трав'янистій рослинності. У Великобританії добрі результати отримано при мікоризації посівів конюшини повзучої (білої), яка висівалася на бідних фосфором гірських торф'яних ґрунтах.

Штучне культивування грибів-мікоризоутворювачів не вдається, тому із них не можна виготовити відповідні препарати. В цілому питання про мікоризу рослин, зокрема культурних, вивчене поки що недостатньо. В майбутньому імовірно будуть виявлені найбільш продуктивні симбіоти багатьох інших культурних вищих рослин для використання в сільському господарстві.

### **Питання для самоконтролю**

1. Де і коли застосували препарати бульбочкових бактерій для зараження бобових культур?
2. Поясніть позитивний результат зараження бобових рослин специфічними культурами *Rhizobium* на окультурених ґрунтах.
3. Бактерії яких родів використовують для створення ґрунто-удобрювальних препаратів?
4. В яких випадках проводять мікоризацію рослин?

## **2.8. ВИКОРИСТАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ І МІКРОБНИХ БІОПРЕПАРАТІВ ДЛЯ БОРОТЬБИ З ХВОРОБАМИ І ШКІДНИКАМИ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН**

### **2.8.1. Мікроби-антагоністи і їх використання для захисту рослин**

Відомо, що хвороби рослин широко поширені і завдають великої шкоди сільському господарству. Для боротьби з ними використовують хімічні засоби, а також більш безпечні для навколишнього середовища біологічні методи.

Увагу мікробіологів привертає використання мікробів-антагоністів для лікування рослин. На грибах-паразитах нерідко паразитують інші гриби, так звані гриби-паразити другого порядку. Так, на борошністоросяних грибах паразитує пікнідіальний гриб *Cicinnobolus cesati*; на збуднику бурої іржі пшениці *Puccinia triticina* – також пікнідіальний гриб *Darlusa filum*. Експерименти з грибами-

---

паразитами другого порядку, яких наносили у вигляді водної суспензії на поверхню рослин в профілактичних цілях і при боротьбі з хворобами, дали обнадійливі результати. Однак для профілактичних цілей ці мікроорганізми поки не застосовувалися.

Належний ефект дають культури мікробів-антагоністів при обробці насіння, зараженого фітопатогенами або при внесенні на поверхню вегетуючих рослин, а також в заражений ґрунт. Мікроб-антагоніст, знищуючи збудника хвороби, не завдає шкоди рослині-господарю. Мікроби-антагоністи пригнічують фітопаразитів не тільки в зоні кореня. Антибіотики, що виробляються ними, проникають в тканини рослин, підвищують стійкість рослин до збудника хвороби.

Я.П. Худяков (1935) виділив бактерії роду *Pseudomonas*, які лізують міцелій фітопатогенних грибів *Sclerotinia* і *Botrytis*. Цих мікробів-антагоністів успішно використовували в польових дослідах для боротьби з фузаріозом пшениці, льону та ін. Культурою *Pseudomonas* бактеризували насіння рослин. Оздоровленню сіянців сосни сприяло застосування Н.А. Красильниковим міколітичних бактерій для боротьби з фузаріозом. Як зазначалося, культура *Azotobacter chroococcum* попереджує захворювання сільськогосподарських рослин, які викликаються родом грибів, наприклад, *Alternaria*.

Ефективно боротися з борошнистою росою агрусу, яка викликається грибом *Sphaerotheca morsuuae*, дозволяє обприскування рослин настоєм гною. Це стимулює розмноження мікроорганізмів на поверхні рослини. В складі епіфітної мікрофлори знаходяться бактерії-антагоністи, які після такого обприскування починають розмножуватися.

Культуру деяких грибів-антагоністів застосовують для боротьби з ґрунтовою інфекцією. Встановлено, що гриби роду *Trichoderma* виділяють токсичні речовини, які вражають мікробів-фітопаразитів. При внесенні в ґрунт культури *Trichoderma lignorum* суттєво зменшується в'янення бавовника, враженого *Verticillium alboatum*, знижуються грибні захворювання картоплі та інших сільськогосподарських культур. Вносять культуру вказаного гриба в ґрунт при посіві рослин. На основі культури *Trichoderma lignorum* готують препарат *триходермін*.

Коротко зупинимося на техніці використання мікробів-антагоністів. Для знезараження насіння обприскують культурою мікроорганізмів, розведеною водою. Стерилізується не тільки поверхня насіння, але і зона кореня, куди переходять мікроорганізми і починають там розмножуватися. При висадці розсади і саджанців їх

---

---

корені змочують розведеними у воді відповідними мікробами-антагоністами. Також розведеними у воді мікробами-антагоністами можна обприскувати надземні частини пошкоджених рослин, а також в профілактичних цілях.

Препарати для боротьби з ґрунтовою інфекцією типу триходерміну вносять в ґрунт при посіві. Однак поки що мікроби-антагоністи систематичного застосування в сільському господарстві не отримали.

### **2.8.2. Використання антибіотиків для захисту рослин**

Серед мікробів-антагоністів виявлено види, що пригнічують ріст інших мікроорганізмів за допомогою синтезованих ними речовин, які називають антибіотиками. Кожен антибіотик має свій характерний спектр дії, тобто пригнічує розвиток певної групи мікроорганізмів.

Антибіотики відрізняються один від одного характером дії на мікроорганізми. Одні з них призупиняють ріст мікроорганізмів або діють бактерицидно, інші викликають не тільки загибель, але і лізують мікробні клітини. Часто дія антибіотиків змінюється залежно від його доз.

В останній час увагу дослідників привертає використання для боротьби з деякими хворобами рослин антибіотичних речовин, які мають ряд переваг порівняно з хімічними. Хімічні препарати шкідливо діють не тільки на фітопатогенів, але і на вищі рослини і мікрофлору ґрунту, в той час як антибіотики володіють селективною дією – вбивають збудника і не шкодять рослині, а в деяких випадках діють стимулююче. Серед антибіотиків можуть бути і речовини, токсичні для рослин, їх не слід використовувати для захисту рослин.

Використання в сільському господарстві антибіотиків медичного призначення також небезпечне. Це може сприяти появі резистентних форм патогенних для людини і тварин мікроорганізмів. Тому мікробіологи підшукують антибіотики, які можуть використовуватися в рослинництві.

Антибіотичні препарати широко використовуються в світі. Найпоширеніші з них такі:

**Трихомецин** – готують із культури гриба *Trichothecium roseum*. Цей препарат добре діє проти корневих гнилей пшениці і ячменю, а в теплицях – проти борошнистої роси огірків.

**Фітобактериоміцин (ФМБ)** – продуцентом його є *Streptomyces lavandula*. Препарат застосовують для обробки насіння

---

---

квасолі і сої для боротьби з бактеріозами; насіння пшениці проти кореневих гнилей.

**Гризин** – продуцент *Streptomyces griseus*, ефективний проти ряду грибних і бактеріальних хвороб рослин (гомоз бавовника, бактеріальне в'янення абрикоса та ін.). Володіє також стимулюючою дією на рослини.

**Валідоміцин** – продуцент *Streptomyces hygroscopicus* – специфічно активний проти фітопатогенних грибів роду *Rhizoctonia*, які викликають в'янення листкової піхви рису. Цей антибіотик застосовують також при боротьбі з чорною паршою і коричневою гниллю картоплі.

В США і Японії випускають декілька препаратів, які містять антибіотик **актидіон (циклогексимід)** – готують на основі *Streptomyces griseus*. Ці препарати активні проти іржі осони, цитоспорозу персика і сливи, борошністої роси троянд. Препарати на основі актидіона використовують при захворюванні пшениці і кукурудзи, яке викликається грибами родів *Fusarium*, *Helmintosporium*, проти твердої і летючої сажки ячменю, стеблової іржі пшениці та ін.

В Японії для боротьби з гнильною хворобою рису – пірикуляріозом – використовують **касугоміцин (касумін)**, який отримують із культури *Streptomyces kasugaensis*. Цей антибіотик вбиває також ряд грибів, які вражають овочеві, технічні культури і плодіві насадження, він не фітотоксичний, безпечний для людей і тварин.

### **2.8.3. Використання мікробних біопрепаратів для боротьби з шкідниками сільськогосподарських культур**

В першій половині ХХ сторіччя культури патогенних для комах бактерій стали застосовувати на практиці і в більшості випадків отримали добрі результати. Доцільність мікробіологічного методу полягає в тому, що ентомопаразити викликають захворювання певної вузької групи комах-шкідників. Для людини та інших різноманітних представників зооценозу ці мікроорганізми повністю безпечні. Крім того, хвороби комах набувають характеру епізоотій і широко поширюються. Хімічні засоби захисту рослин діють локально і часто забруднюють навколишнє середовище.

Ряд бактерій, грибів і вірусів знайшли поширення в якості промислових біоінсектицидів.

---

**Бактерії.** Описано більше 90 видів бактерій, які здатні інфікувати комах. Більшість промислових штамів бактерій належить до роду *Bacillus*, основна частина широко поширених біопрепаратів виготовлена із *Bacillus thuringiensis*. Представники цього виду токсичні для метеликів, жуків і двокрилих. Штами *B. thuringiensis* використовують також для боротьби з гусеницями і комарами. Другий промисловий вид – *Bacillus popilliae* – використовується для боротьби з японським хрущиком. Третій мікроорганізм, *Bacillus sphaericus*, характеризується високою патогенністю і застосовується для боротьби з комарами.

Клітини *B. thuringiensis* утворюють стійкі спори і білковий кристал. Кристал містить ендотоксин, стає інсектицидним після перетравлювання завдяки дії лужного середовища і протеаз в середній кишці сприйнятливих видів комах. Звільнений ендотоксин атакує епітеліальну вистілку кишківника комах, руйнуючи мембрану, що призводить до руйнування стінки кишківника; його вміст змішується з гемоцелом і швидко настає загибель комах.

Нижче наводиться коротка характеристика і призначення основних інсектицидних біопрепаратів.

**Бітоксібацілін (БТБ).** Мікробний біопрепарат на основі *B. thuringiensis* (H-1) subsp. *thuringiensis* широко використовується в якості біологічного засобу захисту рослин від шкідливих комах і в першу чергу проти колорадського жука і совок. Препарат призначений для боротьби з шкідниками: на овочевих культурах і картоплі (колорадський жук, білянки, молі, капустяна совка, лучний метелик); плодово-ягідних культурах (ягідна і плодова моль, американський білий метелик, листоверки, шовкопряди, п'явиця, трач, агрусова вогнівка, павутинний кліщ); троянда ефіроолійна (листоверка, п'явиця) та ін. Препарат безпечний для людини, теплокровних тварин, риб, не діє токсично на бджіл. Препарат не накопичується в ґрунті, воді, поверхні рослин і не забруднює навколишнє середовище.

**Бацикол.** Новий бактеріальний засіб боротьби з шкідливими жуками на основі *B. thuringiensis*. Випускається в режимі дослідного виробництва. Ефективний проти колорадського жука, хрестоцвітих блішок, п'явиці. Вивчення спектру його дії продовжується.

**Бактокуліцид.** Високоєфективний бактеріальний засіб боротьби з комарами безпосередньо у водоймах. Бактокуліцид специфічно діє на личинок комарів і негативно не впливає на інші групи комах. Встановлено його дію на личинок комарів більше 70 видів із 12 родів. Препарат відноситься до високоселективних препаратів, абсолютно

---

---

безпечний для людини, тварин та інших теплокровних організмів, риби, бджіл. Бактокуліцид викликає повну загибель личинок комарів роду *Aedes* в дозі 0,5–1 кг/га, *Culex* – 0,5 кг/га, *Anopheles* – 1,5–2 кг/га водної поверхні через 48–72 години після обробки. Добре себе зарекомендував в різних еколого-географічних регіонах, природних і штучних водоймах різних типів, зокрема затоплених підвалах жилих приміщень, метрополітені тощо.

**Актинін** – екологічно чистий акарицидний препарат. Він безпечний для акарифагів, ентомофагів і бджіл. Безпечний для людини і теплокровних тварин. Не фітотоксичний. Використання актиніну дозволяє скоротити масштаби хімічних обробок, що позитивно впливає на природу і здоров'я людини. Характерна риса актиніну – дуже висока ефективність. Доза його застосування – 30 грамів на 1 га.

**Бактороденцид**. Мікробний препарат на основі *Salmonella enteritidis* var. *Issatschenko* широко використовується для боротьби з мишоподібними гризунами – домашніми мишами, політками, щурами. Людина і домашні тварини несприйнятливі до цього мікроорганізму. Для боротьби з гризунами розмножену культуру бактерій наносять на хліб або на ній замішують тісто. При виготовленні приманок використовують і інші продукти. Продукти розкладають в норах або інших найбільш відвідуваних гризунами місцях.

**Гриби**. Відомо більше 400 видів грибів, вражаючих комах і кліщів, зокрема шкідників сільського господарства. Гриби зазвичай заражують комах шляхом прямої інвазії, і відповідно, здатні шкодити своїм господарям не будучи ними з'їденими. Крім того, одна з основних ознак грибів – їх здатність до споруутворення в мертвому тілі господаря. Таким чином, вони можуть поширюватися в популяції, викликаючи епізоотії (*епізоотичний процес – це безперервний ланцюг нових перезаражень і захворювань на інфекційну хворобу особин, організм яких є екологічним середовищем того чи іншого збудника. Епізоотія – прояв епізоотичного процесу, в період якого інфекція за певний проміжок часу вражає велику кількість особин, що населяють значну територію або акваторію*). Вони не тільки знищують ті особини, на яких оселяються, але і контролюють чисельність всієї популяції господаря протягом тривалого періоду. На жаль, ефективність грибів в достатній мірі залежить від вологості і температури. Якщо вологість або температура сильно відрізняється від оптимального значення, пригнічення шкідників буде слабким і бажана епізоотія навряд чи почнеться. З цієї причини деякі з нині існуючих промислових біоінсектицидів на основі грибів направлені проти

---

---

тепличних і оранжерейних шкідників, які вражають всесезонні овочі і квіти.

Уже багато років використовують гриб *Beauveria bassiana* у вигляді промислового біопрепарату – **боверин**. Після зараження комахи *B. bassiana* виділяє боверицин, токсин, який викликає її загибель. За хімічною природою токсин є циклодепсипептидом. Біопрепарат “Боверин” застосовують проти колорадського жука, а також проти інших видів шкідників сільськогосподарських рослин (гусениць метеликів соснового і тутового шовкопряда, яблуневої плодожерки, стеблового метелика, бурякового довгоносика та ін.).

На основі гриба *Entomophthora thaxteriana* створено препарат **ентомофторин**. Цей препарат особливо ефективний проти попелиць в умовах теплиць і оранжерей.

На основі ентомопатогенного гриба *Verticillium lecanii* успішно виробляються промислові біопрепарати. Ці препарати в умовах оранжерей можуть контролювати чисельність попелиць. Успішні випробування були проведені в багатьох країнах. Наприклад, в Англії на основі *V. Lecanii* випускаються два біопрепарати: **мікотел** і **вартолек**; препарати містять спори гриба і можуть зберігатися 6 місяців.

**Віруси.** Описано більше 1200 вірусних хвороб комах, причому три чверті із них припадає на хвороби лускокрилих. Основна увага була звернена на одну групу вірусів – збудників хвороб комах, це бакуловіруси. В цій групі відсутні віруси, патогенні для хребетних.

Бакуловіруси – дволанцюгові ДНК-віруси, серед яких біопестициди утворюються в трьох групах: віруси ядерного поліедрозу (ВЯП), віруси гранульозу (ВГ) і віруси, що фільтруються. Вони уражують комах при поїданні їх. Ефективність вірусних препаратів визначається часом і частотою застосування, дозою, методом і швидкістю обробки. Найбільше практичне значення мають віруси ядерного поліедрозу (ВЯП) і віруси гранульозу (ВГ). В даний час на основі вірусів ядерного поліедрозу створено декілька вірусних біопрепаратів: **Вірин-КШ, Вірин-ЕНШ, Вірин-ОС, Вірин-ХС, Вірин-ЕКС**, рекомендованих для застосування проти капустиної, озимої і бавовникової совок, непарного і кільчатого шовкопряда, американського білого метелика, яблуневої плодожерки.

В США на основі вірусу ядерного поліедрозу виготовляють біопрепарат **елькар**, ефективний проти шести видів совок.

Обмежене поширення вірусних біопрепаратів – технологія їх виробництва. Будучи облігатними патогенами, віруси розмножуються

---

---

лише в живому організмі – в комах-шкідниках і лише в незначній мірі в культурі клітин. Однак вважають, що майбутнє в боротьбі з шкідливими комахами належить вірусним біопрепаратам.

#### 2.8.4. Стимуляція росту рослин біологічно активними речовинами

Речовини, які впливають на ріст рослин, виробляють багато як сапрофітних, так і паразитних мікроорганізмів. За хімічною природою – це різноманітні сполуки, але в основному представлені безазотистими і порівняно низькомолекулярними речовинами. Регулятори росту, що виробляються мікроорганізмами, можна розділити на наступні групи.

Перша група – *гібереліни*. Вони виділені в 1926 році Е. Курасавою із гриба *Gibberella fujikuroi*, який вражає рис і викликає його гігантський ріст. *Gibberella fujikuroi* – це конідіальна стадія гриба *Fusarium moniliforme*. Гібереліноподібні речовини знайдено і у вищих рослин. Вони стимулюють ріст і цвітіння, вихід із стану спокою та ін.

Друга група – *ауксини*. Вони присутні у вищих рослин і мікроорганізмів і впливають на ріст клітин у фазі розтягування, на диференціювання ксилеми і утворення коренів, цвітіння та ін.

Третя група – *кініни*. Це речовини, які стимулюють поділ клітин і впливають на інші ростові процеси.

Четверта група – *біогенні інгібітори*. Це складні речовини, які володіють здатністю пригнічувати активність ауксинів і гальмувати ріст рослин. Вони входять в систему, яка керує спокоєм насіння і бруньок. В групу входять речовини, які затримують проростання картоплі і коренеплодів буряків при зберіганні, а також етилен і абсцизова кислота.

Біологічно активні речовини широко використовують в сільськогосподарському виробництві. Більшість із них отримують хімічним шляхом, окрім гіберелінів, які виробляються лише мікробним шляхом.

Гібереліни об'єднують велику групу споріднених речовин, яка нараховує до 60 речовин. Гібереліни володіють вражаюче високою фізіологічною активністю. Розчин, в якому на мільйон частин води припадає лише одна частина даної речовини, викликає сильну стимулюючу дію на ріст рослин. Гібереліни найбільш сильно стимулюють ріст стебел, пагонів, листків, плодів, в меншій мірі – ріст

---

---

коренів. Ріст стебел і пагонів проходить внаслідок подовження міжвузлів або збільшення їх кількості. Під впливом гіберелінів збільшується врожай вегетативної маси рослин, швидше настає цвітіння і плодоношення.

Застосування гіберелінів дає добрий результат на виноградниках. Обприскування суцвіть безнасінних сортів призводить до значного збільшення розміру ягід і грон. Вплив гібереліну на ці сорти винограду настільки великий, що основна кількість препарату, що виготовляється, використовується у виноградарстві.

Із фітогормонів, які виробляються ґрунтовими мікроорганізмами, зокрема тими, що знаходяться в ризосфері, слід згадати ауксини, представником яких є гетероауксин, або  $\beta$ -індолілоцтова кислота. Гетероауксин застосовують для покращення утворення коренів у черенків плодкових і ягідних культур і прискорення укорінення. Отримують цю сполуку хімічним шляхом.

### **Питання для самоконтролю**

1. Розкажіть про перспективи використання мікробів-антагоністів проти збудників хвороб рослин.
2. Які особливості використання антибіотиків у сільському господарстві?
3. Які переваги використання ентомопаразитів проти шкідників рослин?

---

---

## ГЛОСАРІЙ

**Адвентивні бруньки** – бруньки, що виникли з клітин і тканин в рослинах, які зазвичай їх не утворюють.

**Адгезія** – здатність стовпчика води прилипати до гідрофільних стінок судин ксилеми, що відбувається при його підніманні проти гравітаційних сил.

**Алелопатія** – кругообіг фізіологічно активних речовин (колінів), що відіграють роль регулятора внутрішніх та зовнішніх взаємовідношень, поновлення, розвитку і зміни рослинного покриву в біоценозі.

**Анаболізм, асиміляція** – сукупність ферментативних реакцій у живому організмі, які направлені на утворення та оновлення структурних частин клітин та тканин. При А. відбувається синтез складних молекул із простих з нагромадженням енергії.

**Антитранспіранти** – речовини, що зумовлюють зниження інтенсивності транспірації.

**Апікальне домінування** – гальмування верхівкою вегетуючого пагона росту бічних бруньок.

**Апопласт** – простір, що утворюється поза цитоплазматичними компонентами з клітинних оболонок та міжклітинників.

**Асиміляти, фотосинтати** – первинні органічні речовини, що утворюються у хлоропластах при фотосинтезі.

**Атрагуючі центри** – зони рослинного організму, що виникають у той чи інший період онтогенезу і притягують поживні речовини для формування певних органів.

**Бактерії** – одноклітинні мікроорганізми, які не мають чітко відокремленого ядра (прокаріоти), без хлорофілу, розмножуються простим поділом, мають клітинну оболонку, що не містить в собі клітковину.

**Біологічний нуль** – температура, при якій припиняється активний ріст рослин.

**Бродіння** – анаеробний ферментативний окислювально-відновний процес перетворення органічних сполук, внаслідок якого організми одержують енергію, необхідну для життєдіяльності. Залежно від кінцевого продукту буває спиртове, оцтове, молочнокисле бродіння тощо.

**Вид** – це сукупність особин, які мають загальне походження, генотип, морфологічні, фізіологічні та інші ознаки, а також здатні в

---

---

певних екологічних умовах спричиняти однакові процеси. Види поділяються на підвиди або варіанти.

**Вода вільна** (доступна) – частина води у ґрунті, що засвоюється рослинами (гравітаційна, капілярна, підґрунтова).

**Вода зв'язана** (недоступна) – вода, що утримується твердою фазою ґрунту й важко або зовсім не використовується рослинами (гігроскопічна, плівкова, хімічно зв'язана).

**Водний баланс рослин** – співвідношення між надходженням та витратою води.

**Всмоктуюча сила** – різниця між осмотичним та тургорним тиском.

**Гетеротрофні організми** – організми, які не здатні утворювати органічні речовини з неорганічних, а живляться готовими органічними сполуками.

**Гетеротрофний період живлення** – проміжок часу від зародження нового організму (зиготи), коли він перебуває на материнській рослині, до переходу його на самостійний процес фотосинтезу після проростання насіння, укорінення й розвитку первинних листків.

**Гетеротрофне ендоспермальне живлення** – фаза, при якій живлення проростка відбувається за рахунок запасних речовин ендосперму.

**Гідроліз** – розпад речовин, що відбувається з приєднанням молекули води.

**Гліколіз** – ферментативний анаеробний процес негідролітичного розпаду вуглеводів (глюкози) до піровиноградної кислоти. Відбувається у цитозолі та хлоропластах.

**Гліоксилатний цикл** – циклічний ферментативний процес (видозмінена форма циклу Кребса), в якому відбувається послідовне перетворення активної форми оцтової кислоти через стадію утворення гліоксилової кислоти. Відбувається в гліоксисомах.

**Гутація** – утворення краплин води з солями через кінчики листків або особливі утворення – гідатоди.

**Дифузія** – незворотний процес, що призводить до вирівнювання концентрації речовин у дифузійному середовищі.

**Дихання аеробне** – окисний процес за участю кисню, при якому відбувається розпад органічних речовин з утворенням хімічно активних метаболітів та вивільненням енергії, яка використовується клітинами для процесів життєдіяльності.

---

---

**Дихання анаеробне** – дихальний процес, при якому необхідний для окислення кисень поглинається не з повітря, як при аеробному диханні, а з води і гідроксильних груп цукрів. Різні типи бродіння є конкретними випадками анаеробного дихання.

**Дихальний коефіцієнт** – співвідношення об'єму  $\text{CO}_2$ , що виділяється з організму при диханні, до об'єму поглинутого за той же час  $\text{O}_2$ .

**Дихальний ланцюг перенесення електронів** – ступінчастий шлях передачі електронів від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується транспортмембранним перенесенням іонів  $\text{H}^+$ , утворенням молекул АТФ і акумулюванням у них енергії, яка поступово вивільняється з електронів ЕТЛ; відбувається у внутрішніх мембранах мітохондрій і виконує функцію окислювально-відновної  $\text{H}^+$ -помпи.

**Достигання насіння фізіологічне** – відбувається після технічної стиглості й характеризується анатомо-морфологічними змінами покривів насіння і тканин зародка, а також фізіологічними та біохімічними перетвореннями, внаслідок чого насіння набуває здатності до активного проростання. Цей процес є завершальною ланкою формування насіння і може відбуватися у дозбиральний період на материнській рослині (часто спостерігається в озимих), під час зберігання (у ярих) і навіть у ґрунті після сівби (женьшень).

**Екскрети** – речовини, що виділяються рослинами через кореневу систему та надземні органи.

**Імунітет, або фітоімунітет**, – несприйнятливість рослин до збудників хвороб.

**Інвазивність** – здатність мікроорганізмів проникати, поширюватися і розмножуватися в тканинах макроорганізму.

**Іонні помпи (насоси)** – молекулярні структури, що вмонтовані в біологічні мембрани й здійснюють перенесення іонів у бік вищого електростатичного потенціалу (активне транспортування).

**Каротиноїди** – жовті, оранжеві або червоні пігменти, що синтезуються головним чином бактеріями, грибами та вищими рослинами; до них належать каротини та ксантофіли.

**Катаболізм, дисиміляція** – сукупність ферментативних реакцій у живому організмі, спрямованих на розпад складних органічних сполук з вивільненням енергії.

**Клітина** – основна структурно-функціональна одиниця усіх живих організмів, елементарна жива система.

---

---

**Клітинна мембрана, плазмалема** – мембрана, що відокремлює цитоплазму клітини від оболонки клітини.

**Клітинна оболонка, стінка** – структурне утворення на периферії клітин, що забезпечує її міцність, зберігає форму й захищає протопласт, бере участь у поглинанні й транспортуванні речовин, транспірації, процесах виділення.

**Клітинний сік** – рідина, що заповнює вакуолі рослинних клітин і є продуктом їх життєдіяльності; справжній розчин різноманітних речовин – мінеральних солей, амінокислот, вуглеводів, органічних кислот, водорозчинних пігментів тощо.

**Клітинна теорія** – теорія, згідно з якою в основі будови й розмноження усіх організмів лежить клітина.

**Клітинне ядро** – обов'язкова і головна частина живої клітини багато- та одноклітинних організмів еукаріотів. У ньому міститься одне або кілька ядерець, хроматин та ядерний сік.

**Клон** – це культура, отримана із однієї клітини.

**Когезія** – зчеплення молекул води, яке відіграє значну роль у висхідній течії рослин, створюючи суцільний стовпчик води від корневих волосків до продихів.

**Коефіцієнт в'янення** – мінімальний запас вологи у ґрунті, при якому рослини залишаються зів'язаними доти, поки у ґрунт не надійде вода.

**Колонії** – нащадки або популяції однієї мікробної клітини. Це видиме неозброєним оком накопичення клітин одного виду.

**Кореневий тиск** – сила, що зумовлює направлений рух водного розчину в живих клітинах і виділення його у судини.

**Критичні періоди вегетації рослин** – частини вегетаційного періоду, коли рослини потребують якогось життєвого фактора або негативно реагують на нього.

**Ксенобіотики** – шкідливі для організмів сполуки, що забруднюють навколишнє середовище, порушують нормальний хід природних процесів у біосфері та викликають загибель організмів.

**Кутикула** – шар жирової речовини, що утворюється кутином, який виділяється клітинами епідермісу.

**Культура** – мікроб, який вилучено з організму рослини, тварини або об'єктів навколишнього середовища і вирощено на живильному середовищі. Чисті культури складаються з особин одного виду, змішані – скупчення клітин різних видів.

**Мембрана** – цитоплазматична структура, яка має властивість вибіркової проникності.

---

---

**Метаболізм, обмін речовин** – сукупність ферментативних реакцій, що відбуваються у клітинах й забезпечують синтез складних сполук, їх розщеплення та взаємоперетворення.

**Мікориза** – симбіоз міцелію гриба та коренів вищих рослин. Спостерігається у двох формах: облипання грибом поверхні кореня (ектотрофна) або проникнення гриба у тканини кореня (ендотрофна мікориза).

**Настії** – обертові рухи органів та частин рослин, зумовлені не односторонньою (як при тропізмах), а рівномірною дією подразників. Н. викликаються зміною тургору, стрясанням чи ударами, а також дією фітогормонів. Залежно від подразника рослинам властиві фото- (геліо-), гідро-, хемо-, сейсмо-, нікти-, тигмо- (від доторкання), травмота електронастії.

**Нижній кінцевий двигун** – механізм підняття води по рослині внаслідок кореневого тиску.

**Онтогенез, або індивідуальний розвиток**, – комплекс послідовних незворотних змін життєдіяльності та структури рослини від її виникнення з заплідненої яйцеклітини чи вегетативної бруньки до природної смерті.

**Органогенез** – процес утворення і розвиток нових органів рослин. Починається від утворення зиготи на материнській рослині.

**Осмотичний тиск** – зовнішній тиск, який необхідно прикласти до розчину для того, щоб протидіяти надходженню до нього розчинника через напівпроникну мембрану.

**Осмо́с** – повільне проходження розчинника в розчин, відокремлений від нього мембраною, здатною до вибіркового пропускання різних молекул та іонів.

**Пасока** – рідина, що виділяється із зрізу при основі стебел чи коренів рослин під дією кореневого тиску: містить солі, амінокислоти, органічні кислоти, аміді, цитокініни тощо.

**Пентозофосфатний шлях** – спосіб катаболізму гексоз, в якому беруть участь п'ятиуглецеві цукри – пентози. Окислення глюкози по цьому шляху пов'язано з відщепленням першого (альдегідного) атома вуглецю у вигляді  $\text{CO}_2$ .

**Пігменти** – барвні сполуки, що входять до складу тканин організму. Колір пігментів визначається присутністю в їх молекулах хромофорних груп, які зумовлюють вибіркоче поглинання світла.

**Плазмоліз** – зменшення об'єму протопласта живої клітини, з відставанням цитоплазми від оболонки, що відбувається під дією концентрованих розчинів.

---

---

**Плач рослин** – виділення рідини із зрізаної поверхні стебла.

**Поверхневий натяг** – фізичне явище, що створюється у межуючому шарі молекул води з повітрям внаслідок порушення тут дії сил зчеплення.

**Повна вологосмість** – максимальна кількість запасів води у ґрунті.

**Провітаміни** – речовини, з яких утворюються вітаміни. Наприклад, каротин є провітаміном А, тому що при розщепленні його молекули утворюються дві молекули вітаміну А.

**Реутілізація** – повторне використання рослинами із старіючих органів низькомолекулярних органічних сполук і елементів мінерального живлення в результаті їх відтоку по флоемі до молодих ростучих органів.

**Речовини запасні** – сполуки, що відкладаються у клітинах живих організмів про запас і не вступають в цей час у фізіологічні процеси, але використовуються організмом при потребі.

**Речовини конституційні** – речовини, з яких складаються протопласти та оболонки живих клітин. На відміну від запасних речовин та продуктів обміну конституційні речовини постійно присутні у клітині і не можуть бути видалені без її руйнування.

**Речовини первинні** – органічні сполуки, які зустрічаються в кожній живій клітині й інтенсивно перетворюються в обміні речовин (вуглеводи, ліпіди, білки, нуклеїнові кислоти).

**Речовини вторинні** – органічні сполуки, що утворюються внаслідок вторинних процесів і не мають значення ні як джерела енергії, ні як запасні речовини (антоціани, терпеноїди, алкалоїди тощо).

**Ризосфера** – шар ґрунту, що прилягає безпосередньо до кореня рослини. Характеризується підвищеним вмістом мікроорганізмів.

**Симпласт** – сукупність протопластів рослин, з'єднаних плазмодесмами.

**Спокій насіння вимушений** – припинення ростових процесів, викликане несприятливими факторами навколишнього середовища.

**Спокій органічний** – зумовлюється активною дією інгібіторів та особливостями структури насіння.

**Стрес** – сукупність усіх неспецифічних змін, що виникають в організмі під впливом будь-яких сильних факторів (стресорів), включаючи перебудову захисних сил організму.

---

---

**Тотипотентність** – властивість клітин реалізовувати генетичну інформацію ядра, що забезпечує їх диференціювання, а також розвиток до цілого організму.

**Транспіраційний коефіцієнт** – кількість води, що витрачається рослиною на синтез одиниці маси сухої речовини.

**Транспірація** – фізіологічний процес випаровування води рослиною; буває продихова і кутикулярна.

**Транспортування активне** – переміщення іонів через біологічні мембрани, що потребує витрат метаболічної енергії,

**Транспортування близьке** – переміщення іонів, метаболітів і води між клітинами і тканинами (на відміну від мембранного транспортування в кожній клітині).

**Транспортування далеке** – пересування речовин між органами у цій рослині.

**Транспортування пасивне** – рух речовин за фізико-хімічними градієнтами без витрати клітинної метаболічної енергії.

**Транспортування радіальне** – пересування води від корневих волосків через кору до судин ксилеми.

**Тропізми** – спрямовані ростові рухи (вигини) органів рослин, що викликаються одностороннім впливом різних факторів середовища. Т. виникають за рахунок швидшого росту клітин з одного боку стебла, кореня, листка внаслідок асиметричного розподілу гормонів росту рослин (ауксину, абсцизової кислоти). Залежно від подразника розрізняють гео-, фото- (геліо-), термо-, гідро-, тигмо- (від доторкання) тропізми.

**Тургор** – напружений стан клітинної оболонки, створений гідростатичним тиском внутрішньоклітинної рідини.

**Ферменти (ензими, біокаталізатори)** – специфічні білки, присутні в усіх живих клітинах, що відіграють роль біологічних каталізаторів.

**Фікобіліни** – пігменти червоних водоростей та ціанобактерій; беруть участь у фотосинтезі як супроводжуючі пігменти, що транспортують поглинену енергію світла до молекул хлорофілу.

**Фітохром** – голубий пігмент рослин із групи складних білків – хромопротеїдів. Бере участь у фоторегулюванні росту і розвитку рослин.

**Флавоноїди** – пігменти, що надають забарвлення різним органам рослин (антоціани, флаволи, халкони тощо).

**Формування насіння** – набуття насінням властивих певній рослині форм, розмірів, біохімічного складу, фізіологічного стану,

---

---

здатності проростати і давати потомство. Супроводжується виникненням нових органів, нагромадженням та перетворенням речовин. В онтогенезі формування насіння – це ембріональний період розвитку рослин.

**Фосфорилування** – включення в молекулу органічних сполук залишку фосфорної кислоти.

**Фотодихання, світлове дихання** – сукупність процесів, що відбуваються у рослинних клітинах під дією світла, внаслідок чого поглинається кисень і виділяється  $\text{CO}_2$ .

**Фотоліз води** (реакція Хілла) – здатність ізольованих хлоропластів під дією світла розкладати воду й виділяти кисень у присутності акцепторів електронів.

**Фотоперіодизм** – реакція рослин на добовий ритм освітлення, тобто на співвідношення світлого (довжина дня) і темного (довжина ночі) періодів доби, що виражається у зміні процесів росту та розвитку.

**Фотосенсибілізатор** – речовина, здатна поглинати світло й використовувати його енергію для фотохімічних реакцій.

**Фотосинтез** – процес побудови зеленими рослинами, синьо-зеленими водоростями та деякими бактеріями органічних речовин з вуглекислоти і води за рахунок енергії світла.

**Фотосистема (ФС)** – комплекс головного (реакційний центр), допоміжних (антенних) пігментів та ферментативних систем, що забезпечує поглинання та перетворення світлової енергії в хімічну.

**Фототрофічні мікроорганізми** – бактерії, прохлорофіти, а також еукаріотні організми з різних відділів водоростей, які за допомогою хлорофілу використовують енергію світла для біосинтезу органічних речовин.

**Хемосинтез** – процес утворення бактеріями органічних сполук із неорганічних, при якому для відновлення вуглекислоти використовується хімічна енергія, що утворюється при окисленні деяких мінеральних речовин (аміаку, сірководню тощо).

**Хлоропласти** – хлорофілоносні пластиди рослин, у яких відбувається фотосинтез.

**Хлорофіли** – група пігментів, є органічними сполуками, які містять чотири пірольних кільця, зв'язаних атомами магнію, і мають зелене забарвлення.

**Хромoplast** – пластиди з жовтим, оранжевим та червоним забарвленням, що зумовлюється вмістом каротиноїдів.

---

---

**Цитозоль** – частина мезоплазми, що заповнює простори між органοїдами клітини.

**Цитохроми** – складні білки, що переносять електрони. Локалізовані у мембранних структурах клітин усіх організмів і беруть участь у диханні, фотосинтезі, мікросомальному окисленні.

**Штам** – культура одного й того ж виду, яку виділено з різних джерел (грунту, водойм, організмів та ін.).

---

---

## ЛІТЕРАТУРА

1. Беренье Ж., Кине Ж.М., Сакс Р. Физиология цветения: В 2т. – М: Агропромиздат, 1985.
2. Власенко М. Ю., Вельяминова-Зернова Л.Д., Мацкевич В. В. Физиология растений с основами биотехнології. – Біла Церква, 2006.
3. Власенко М. Ю., Вельяминова-Зернова Л.Д. Физиология растений. – Біла Церква, 1999.
4. Винтер А.К. Заморозки и их последствия на растения. Новосибирск: Наука, 1981.
5. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982.
6. Гусев Н.А. Физиология водообмена у растений. Казань: Издательство Казанского университета, 1966.
7. Емцев В.Т., Мишустин Е. М. Микробиология. – М.: Дрофа, 2006.
8. Кефели В.И. Рост растений. – М.: Колос, 1984.
9. Лебедев С.И. Физиология растений. – М.: Колос, 1988.
10. Макрушин М.М., Макрушина Е.М., Петерсон Н.В., Мельников М.М. Физиология растений. – В.: Нова книга, 2006.
11. Макрушин М.М., Макрушина Е.М., Петерсон Н.В., Цибулько В.С. Физиология сельськогосподарських рослин з основами біохімії. – К.: Урожай, 1995.
12. Мусієнко М. М. Физиология растений. – К.: Фітосоціоцентр, 2001.
13. Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. – Л.: Наука, 1967.
14. Полевой В. В. Физиология растений. – М.: Высшая школа, 1989.
15. Современная микробиология. Прокариоты. В 2 т. / Пер. с англ.; Под ред. Й. Ленгелера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля. – М., 2005.
16. Харченко С. М. Микробиология. – К.: Сільгоспосвіта, 1994.

---

---

**Навчальне видання**

**Петренко С.Д., Петренко О.В.**

***Фізіологія рослин з основами мікробіології***

*Українською мовою*

Відповідальна за випуск *Н. Деркач*  
Редактор *Н. Цибенко*  
Комп'ютерна верстка *О. Давиденко*

Підписано до друку 08.09.2009 р.  
Умов. друк. арк. 12,5  
Наклад 1500 прим. Зам. № 245

Редакційно-видавничий відділ  
Наукметодцентру  
Міністерства аграрної політики України  
Технікумівська, 1, смт Немішаєве  
Бородянського Київської  
т/ф 8 (04477) 41-2-69

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру  
суб'єкта видавничої справи ДК № 2435