



М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина,  
Н. В. Петерсон, М. М. Мельников

# Фізіологія рослин

НОВА КНИГА  
ВИДАВНИЦТВО



М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина,  
Н. В. Петерсон, М. М. Мельников

# Фізіологія рослин

Затверджено Міністерством аграрної політики України  
як підручник для підготовки бакалаврів напрямку 1301 «Агрономія»  
в аграрних навчальних закладах II–IV рівнів акредитації

За редакцією члена-кореспондента УААН,  
доктора сільськогосподарських наук,  
професора М. М. Макрушина



ББК 28.573 я 73

Ф 50

УДК 581.7(075)

Гриф надано Міністерством аграрної політики України  
(лист № 18–1–1–128/1144 від 20.09.2005 р.)

Рецензенти:

д-р біологічних наук, професор *О. М. Бугара*

(Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського);

д-р хімічних наук, професор *В. Г. Дрюк*

(Південний філіал «Кримський агротехнологічний університет» НАУ)

**Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В., Мельников М. М.**

Ф50      Фізіологія рослин. /За редакцією професора М. М. Макрушина.

Підручник. – Вінниця: Нова Книга, 2006. – 416 с.

ISBN 966–382–036–5

У підручнику висвітлюються основні фізіологічні та біохімічні процеси, що відбуваються в рослинах: функції основних компонентів у клітині, обмін речовин, фотосинтез, дихання, водообмін, мінеральне живлення, фізіологія онтогенезу, стійкість рослин щодо несприятливих факторів зовнішнього середовища (зимостійкість, холодостійкість, жаростійкість, посухостійкість), а також стійкість проти хвороб.

Наводиться словник важливих понять і термінів у сфері фізіології та біохімії рослин, а також предметний показник.

Для студентів, магістрантів, аспірантів та викладачів агрономічних спеціальностей ВНЗ, а також спеціалістів сільськогосподарського виробництва.

**ББК 28.573 я 73**

© М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина,  
Н. В. Петерсон, М. М. Мельников, 2006

© А. Б. Єна, ілюстрації, 2006

© ПП «Нова Книга», 2006

ISBN 966–382–036–5

## ЗМІСТ

|                                                                                                           |           |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>ВСТУП .....</b>                                                                                        | <b>9</b>  |
| <b>1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ.....</b>                                                               | <b>13</b> |
| 1.1. Введення у фізіологію і біохімію рослинної клітини. Історія вивчення клітини і клітинна теорія ..... | 13        |
| 1.2. Сучасні методи вивчення клітин .....                                                                 | 14        |
| 1.3. Еволюція клітини .....                                                                               | 16        |
| 1.4. Структура рослинної клітини .....                                                                    | 16        |
| 1.4.1. Біологічні мембрани .....                                                                          | 19        |
| 1.4.2. Ядро.....                                                                                          | 27        |
| 1.4.3. Цитоплазма.....                                                                                    | 29        |
| 1.4.4. Ендоплазматична сітка.....                                                                         | 30        |
| 1.4.5. Рибосоми .....                                                                                     | 32        |
| 1.4.6. Апарат Гольджі.....                                                                                | 34        |
| 1.4.7. Мітохондрії .....                                                                                  | 35        |
| 1.4.8. Пластиди .....                                                                                     | 36        |
| 1.4.9. Мікросоми .....                                                                                    | 37        |
| 1.4.10. Вакуолярна система.....                                                                           | 38        |
| 1.4.11. Будова і функції клітинних стінок .....                                                           | 39        |
| <b>2. ОБМІН РЕЧОВИН У РОСЛИННОМУ ОРГАНІЗМІ.....</b>                                                       | <b>42</b> |
| 2.1. Основні особливості обміну речовин .....                                                             | 42        |
| 2.2. Амінокислоти.....                                                                                    | 45        |
| 2.2.1. Структура та функції.....                                                                          | 45        |
| 2.2.2. Біосинтез амінокислот.....                                                                         | 47        |
| 2.3. Нуклеїнові кислоти .....                                                                             | 49        |
| 2.3.1. Структура і властивості ДНК .....                                                                  | 50        |
| 2.3.2. Структура і властивості РНК.....                                                                   | 53        |
| 2.4. Білки .....                                                                                          | 54        |
| 2.4.1. Загальна характеристика білків.....                                                                | 54        |
| 2.4.2. Будова білків .....                                                                                | 55        |
| 2.4.3. Класифікація білків .....                                                                          | 58        |
| 2.4.4. Синтез білків .....                                                                                | 60        |
| 2.4.5. Гідроліз білків .....                                                                              | 63        |
| 2.5. Ферменти.....                                                                                        | 64        |
| 2.5.1. Ферменти як каталізатори.....                                                                      | 64        |
| 2.5.2. Механізм ферментативного каталізу .....                                                            | 65        |
| 2.5.3. Кінетика ферментативного каталізу .....                                                            | 65        |
| 2.5.4. Регуляція ферментного апарату клітини .....                                                        | 67        |
| 2.5.5. Класифікація і номенклатура ферментів .....                                                        | 69        |
| 2.5.6. Кофактори ферментів .....                                                                          | 70        |
| 2.6. Вуглеводи.....                                                                                       | 73        |
| 2.6.1. Загальна характеристика вуглеводів.....                                                            | 73        |
| 2.6.2. Моносахариди. Загальні властивості.....                                                            | 73        |
| 2.6.3. Олігосахариди .....                                                                                | 76        |



|                                                                                                                     |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| 2.6.4. Полісахариди.....                                                                                            | 76        |
| 2.6.5. Біосинтез вуглеводів.....                                                                                    | 79        |
| 2.6.6. Розпад вуглеводів .....                                                                                      | 82        |
| 2.7. Ліпіди. Жири і жироподібні сполуки. ....                                                                       | 83        |
| 2.7.1. Загальна характеристика і значення ліпідів.....                                                              | 83        |
| 2.7.2. Жирні кислоти і нейтральні ліпіди .....                                                                      | 84        |
| 2.7.3. Полярні ліпіди.....                                                                                          | 85        |
| 2.7.4. Кутин, суберин, віск .....                                                                                   | 86        |
| 2.7.5. Біосинтез жирів.....                                                                                         | 86        |
| 2.7.6. Катаболізм триацилгліцеролів (жирів).....                                                                    | 89        |
| 2.8. Вторинні рослинні речовини.....                                                                                | 90        |
| 2.8.1. Терпени і терпеноїди.....                                                                                    | 91        |
| 2.8.2. Алкалоїди .....                                                                                              | 92        |
| 2.8.3. Рослинні феноли .....                                                                                        | 94        |
| 2.9. Вітаміни.....                                                                                                  | 93        |
| 2.9.1. Водорозчинні вітаміни .....                                                                                  | 94        |
| 2.9.2. Жиророзчинні вітаміни .....                                                                                  | 95        |
| 2.9.3. Мінливість вмісту вітамінів у рослинах в онтогенезі й у залежності від факторів зовнішнього середовища ..... | 96        |
| <b>3. ФОТОСИНТЕЗ.....</b>                                                                                           | <b>97</b> |
| 3.1. Планетарне значення фотосинтезу та історія його відкриття.....                                                 | 97        |
| 3.2. Лист як орган фотосинтезу.....                                                                                 | 98        |
| 3.2.1. Хлоропласти.....                                                                                             | 99        |
| 3.2.2. Пігменти рослин .....                                                                                        | 100       |
| 3.3. Світлові реакції фотосинтезу .....                                                                             | 103       |
| 3.3.1. Біофізика фотосинтезу .....                                                                                  | 103       |
| 3.3.2. Фотосистеми.....                                                                                             | 104       |
| 3.3.3. Компоненти окислювально-відновних систем хлоропластів.....                                                   | 107       |
| 3.3.4. Модель світлової фази фотосинтезу. Нециклічне і циклічне фотофосфорилування .....                            | 109       |
| 3.4. Фотосинтетична фіксація CO <sub>2</sub> (темнова фаза фотосинтезу).....                                        | 117       |
| 3.4.1. Цикл Кальвіна (C <sub>3</sub> -шлях фотосинтезу).....                                                        | 117       |
| 3.4.2. C <sub>4</sub> -шлях фотосинтезу.....                                                                        | 120       |
| 3.4.3. Фотосинтез за типом товстянкових .....                                                                       | 125       |
| 3.4.4. Фотодихання .....                                                                                            | 126       |
| 3.5. Ендогенні механізми регуляції фотосинтезу.....                                                                 | 128       |
| 3.6. Транспорт асимілятів .....                                                                                     | 129       |
| 3.6.1. Загальні уявлення і значення транспорту асимілятів.....                                                      | 129       |
| 3.6.2. Транспорт асимілятів у листку.....                                                                           | 131       |
| 3.6.3. Транспорт речовин по флоемі .....                                                                            | 132       |
| 3.7. Екологія фотосинтезу .....                                                                                     | 134       |
| 3.7.1. Вплив інтенсивності і якості світла на фотосинтез.....                                                       | 134       |
| 3.7.2. Фотосинтез і концентрація вуглекислоти .....                                                                 | 136       |
| 3.7.3. Фотосинтез і концентрація кисню в атмосфері .....                                                            | 138       |
| 3.7.4. Фотосинтез і температура повітря .....                                                                       | 138       |

|                                                                                         |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 3.7.5. Фотосинтез і водний режим.....                                                   | 140        |
| 3.7.6. Фотосинтез і мінеральне живлення рослин .....                                    | 140        |
| 3.7.7. Денний, віковий і сезонний ритми фотосинтезу .....                               | 141        |
| 3.8. Фотосинтез і урожай.....                                                           | 142        |
| 3.8.1. Параметри фотосинтетичної діяльності рослин .....                                | 142        |
| 3.8.2. Теорія фотосинтетичної продуктивності рослин .....                               | 145        |
| 3.8.3. Світлокультура рослин.....                                                       | 148        |
| 3.8.4. Агроенергетика .....                                                             | 149        |
| <b>4. ДИХАННЯ.....</b>                                                                  | <b>150</b> |
| 4.1. Значення дихання в житті рослин.....                                               | 150        |
| 4.2. Дихання і бродіння.....                                                            | 150        |
| 4.3. Анаеробна фаза дихання (гліколіз) .....                                            | 152        |
| 4.4. Аеробна фаза дихання .....                                                         | 155        |
| 4.4.1. Окисне декарбоксилування піровиноградної кислоти .....                           | 156        |
| 4.4.2. Цикл трикарбонових кислот (ЦТК) .....                                            | 156        |
| 4.4.3. Ефективність перетворення енергії і значення циклу Кребса.....                   | 159        |
| 4.5. Електронотransпортний ланцюг і окисне фосфорилування.....                          | 160        |
| 4.5.1. Електронотransпортний ланцюг .....                                               | 160        |
| 4.5.2. Окисне фосфорилування.....                                                       | 167        |
| 4.6. Інші шляхи дихання .....                                                           | 168        |
| 4.6.1. Гліоксилатний цикл.....                                                          | 168        |
| 4.6.2. Пентозофосфатний шлях дихання .....                                              | 170        |
| 4.7. Функціональні складові дихання.....                                                | 172        |
| 4.8. Дихання і фотосинтез .....                                                         | 172        |
| 4.9. Інтенсивність дихання і його залежність від зовнішніх та внутрішніх факторів ..... | 174        |
| 4.9.1. Інтенсивність дихання, дихальний коефіцієнт .....                                | 174        |
| 4.9.2. Мінливість інтенсивності дихання в онтогенезі.....                               | 175        |
| 4.9.3. Вплив вологості .....                                                            | 175        |
| 4.9.4. Вплив температури.....                                                           | 177        |
| 4.9.5. Вплив газового складу атмосфери .....                                            | 178        |
| 4.9.6. Вплив інших факторів.....                                                        | 179        |
| 4.9.7. Способи керування диханням рослин .....                                          | 180        |
| <b>5. ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН.....</b>                                                      | <b>183</b> |
| 5.1. Значення води в життєдіяльності рослин .....                                       | 183        |
| 5.2. Структура води та її властивості .....                                             | 184        |
| 5.2.1. Молекулярна будова води .....                                                    | 184        |
| 5.2.2. Особливості структури води у твердому і рідкому станах .....                     | 185        |
| 5.2.3. Фізичні властивості води .....                                                   | 186        |
| 5.3. Стан води у клітині .....                                                          | 188        |
| 5.4. Водний обмін рослинних клітин.....                                                 | 190        |
| 5.4.1. Термодинамічні основи водного обміну .....                                       | 191        |
| 5.4.2. Рослинна клітина як осмотична система.....                                       | 192        |

|                                                                                                |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 5.5. Механізм пересування води по рослині.....                                                 | 195        |
| 5.5.1. Форми ґрунтової води .....                                                              | 195        |
| 5.5.2. Шляхи пересування води через корінь .....                                               | 198        |
| 5.5.3. Обсяг кореневої системи і кількість води, поглинутої коренями.....                      | 199        |
| 5.5.4. Кореневий тиск, “плач” рослин та гутація .....                                          | 201        |
| 5.5.5. Транспірація .....                                                                      | 204        |
| 5.5.6. Пересування води по судинній системі.....                                               | 208        |
| 5.5.7. Водний баланс рослин.....                                                               | 210        |
| <b>6. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ .....</b>                                                            | <b>214</b> |
| 6.1. Розвиток уявлень про мінеральне живлення рослин .....                                     | 214        |
| 6.2. Принципи складання поживних сумішей .....                                                 | 215        |
| 6.3. Ґрунтове живлення рослин.....                                                             | 218        |
| 6.3.1. Ґрунт як природне поживне середовище для рослин.....                                    | 218        |
| 6.3.2. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин.....                                         | 221        |
| 6.3.3. Надходження іонів.....                                                                  | 225        |
| 6.3.4. Радіальний і ксилемний транспорт іонів.....                                             | 231        |
| 6.3.5. Ризосфера .....                                                                         | 233        |
| 6.3.6. Мікориза .....                                                                          | 234        |
| 6.3.7. Алеропатія .....                                                                        | 235        |
| 6.4. Фізіологічні і біохімічні властивості мінеральних елементів.....                          | 236        |
| 6.4.1. Загальні властивості і функції в житті рослин мінеральних поживних речовин.....         | 236        |
| 6.4.2. Макроелементи-неметали .....                                                            | 237        |
| 6.4.3. Макроелементи-метали.....                                                               | 242        |
| 6.4.4. Мікроелементи.....                                                                      | 247        |
| 6.5. Азотне живлення рослин .....                                                              | 255        |
| 6.5.1. Кругообіг азоту в природі.....                                                          | 255        |
| 6.5.2. Біологічна фіксація азоту.....                                                          | 258        |
| 6.5.3. Функції азоту в рослині. Форми азоту, які споживає рослина.....                         | 264        |
| 6.6. Діагностика дефіциту поживних елементів.....                                              | 267        |
| 6.7. Фізіологічні основи застосування добрив .....                                             | 272        |
| <b>7. ФІЗІОЛОГІЯ ОНТОГЕНЕЗУ РОСЛИН.....</b>                                                    | <b>275</b> |
| 7.1. Поняття про онтогенез рослин.....                                                         | 275        |
| 7.2. Ріст, розвиток і розмноження рослин.....                                                  | 281        |
| 7.2.1. Поняття про ріст і розвиток рослин .....                                                | 281        |
| 7.2.2. Клітинні основи росту і розвитку .....                                                  | 281        |
| 7.3. Фітогормони як фактори, що регулюють ріст і розвиток цілісної рослини .....               | 283        |
| 7.3.1. Загальна характеристика фітогормонів .....                                              | 283        |
| 7.3.2. Особливості дії фітогормонів на ріст тканин і органів, формування насіння і плодів..... | 284        |
| 7.3.3. Вплив фітогормонів на ріст і морфогенез рослин .....                                    | 288        |
| 7.3.4. Механізм дії фітогормонів.....                                                          | 290        |
| 7.3.5. Використання фітогормонів та інших фізіологічно активних речовин .....                  | 291        |



|                                                                                                               |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 7.4. Локалізація росту у рослин .....                                                                         | 294 |
| 7.5. Особливості росту органів рослини .....                                                                  | 295 |
| 7.5.1. Ріст стебла .....                                                                                      | 295 |
| 7.5.2. Ріст листка .....                                                                                      | 296 |
| 7.5.3. Особливості росту коренів.....                                                                         | 296 |
| 7.6. Залежність росту від внутрішніх факторів .....                                                           | 298 |
| 7.7. Ростові явища .....                                                                                      | 298 |
| 7.7.1. Періодичність і ритмічність росту .....                                                                | 298 |
| 7.7.2. Закон великого періоду росту .....                                                                     | 299 |
| 7.7.3. Ростові кореляції.....                                                                                 | 301 |
| 7.7.4. Регенерація .....                                                                                      | 302 |
| 7.7.5. Полярність .....                                                                                       | 302 |
| 7.8. Залежність росту від екологічних факторів.....                                                           | 303 |
| 7.8.1. Світло як фактор, що регулює ріст і розвиток рослин.....                                               | 303 |
| 7.8.2. Вплив температури на ріст рослин .....                                                                 | 304 |
| 7.8.3. Вплив на ріст рослин вологості ґрунту .....                                                            | 306 |
| 7.8.4. Газовий склад атмосфери (вплив аерації) .....                                                          | 306 |
| 7.8.5. Мінеральне живлення.....                                                                               | 307 |
| 7.8.6. Вплив хімічних засобів захисту рослин, забруднення ґрунту і повітря.....                               | 307 |
| 7.8.7. Закон мінімуму і взаємодія факторів росту .....                                                        | 307 |
| 7.8.8. Зворотні порушення росту. Карликовість і гігантизм .....                                               | 308 |
| 7.9. Ритми фізіологічних процесів.....                                                                        | 308 |
| 7.10. Рух рослин.....                                                                                         | 309 |
| 7.10.1. Фототропізм .....                                                                                     | 309 |
| 7.10.2. Геотропізм .....                                                                                      | 311 |
| 7.10.3. Інші види тропізмів .....                                                                             | 313 |
| 7.10.4. Настії.....                                                                                           | 313 |
| 7.11. Розвиток рослин .....                                                                                   | 314 |
| 7.11.1. Яровизація .....                                                                                      | 314 |
| 7.11.2. Фотоперіодизм .....                                                                                   | 316 |
| 7.11.3. Фізіологія старіння рослин .....                                                                      | 319 |
| 7.11.4. Циклічне старіння й омолодження рослин та їх органів в онтогенезі.....                                | 321 |
| 7.12. Фізіологія формування насіння, плодів і інших продуктивних частин рослин. Типи розмноження рослин ..... | 323 |
| 7.12.1. Типи розмноження.....                                                                                 | 323 |
| 7.12.2. Фізіологія цвітіння.....                                                                              | 323 |
| 7.12.3. Фізіологія запилення і запліднення .....                                                              | 324 |
| 7.12.4. Формування насіння як ембріональний період онтогенезу рослин.....                                     | 328 |
| 7.12.5. Нагромадження і перетворення речовин при формуванні насіння ...                                       | 328 |
| 7.12.6. Взаємодія вегетативних і репродуктивних органів у процесі формування насіння .....                    | 335 |
| 7.13. Фізіологія спокою і проростання насіння.....                                                            | 338 |
| 7.13.1. Типи спокою насіння і фактори, що їх обумовлюють .....                                                | 338 |
| 7.13.2. Фактори порушення спокою насіння.....                                                                 | 339 |

|                                                                                                            |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 7.14. Фізіологія проростання насіння.....                                                                  | 341        |
| 7.14.1. Фази проростання насіння .....                                                                     | 341        |
| 7.14.2. Утилізація загальних білків і активність протеолітичних ферментів<br>при проростанні насіння ..... | 342        |
| 7.14.3. Утилізація вільних амінокислот при проростанні насіння.....                                        | 345        |
| 7.14.4. Динаміка вмісту нуклеїнових кислот при проростанні насіння .....                                   | 347        |
| 7.14.5. Утилізація ліпідів при проростанні насіння.....                                                    | 349        |
| 7.14.6. Утилізація вуглеводів при проростанні насіння.....                                                 | 351        |
| 7.14.7. Дихання як основний енергетичний процес у проростаючому насінні.....                               | 352        |
| 7.15. Вплив внутрішніх і зовнішніх факторів на якість насіння.....                                         | 353        |
| 7.16. Фізіологія формування, нормування плодоносіння і збереження<br>соковитих плодів .....                | 355        |
| 7.16.1. Перетворення речовин при дозріванні соковитих плодів .....                                         | 355        |
| 7.16.2. Прийоми нормування плодоносіння і прискорення дозрівання<br>плодів і овочів .....                  | 357        |
| 7.16.3. Фізіологічні основи зберігання насіння, плодів, овочів, соковитих<br>і грубих кормів .....         | 357        |
| <b>8. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ.....</b>                                        | <b>360</b> |
| 8.1. Зимостійкість рослин .....                                                                            | 362        |
| 8.1.1. Морозостійкість .....                                                                               | 364        |
| 8.1.2. Випрівання та снігова пліснява .....                                                                | 368        |
| 8.1.3. Інші несприятливі фактори осінньої та зимово-весняної вегетації<br>озимих рослин .....              | 369        |
| 8.2. Холодостійкість.....                                                                                  | 371        |
| 8.3. Жаростійкість та посухостійкість.....                                                                 | 372        |
| 8.3.1. Жаростійкість.....                                                                                  | 372        |
| 8.3.2. Посухостійкість .....                                                                               | 374        |
| 8.3.3. Фізіологічні основи зрошення.....                                                                   | 380        |
| 8.4. Солестійкість рослин .....                                                                            | 381        |
| 8.5. Стійкість рослин проти вилягання .....                                                                | 384        |
| 8.6. Стійкість рослин до забруднення навколишнього середовища .....                                        | 386        |
| 8.6.1. Газостійкість рослин .....                                                                          | 386        |
| 8.6.2. Радіостійкість рослин .....                                                                         | 388        |
| 8.7. Стійкість до хвороб.....                                                                              | 389        |
| <b>СЛОВНИК НАЙВАЖЛИВІШИХ ПОНЯТЬ І ТЕРМІНІВ .....</b>                                                       | <b>392</b> |
| <b>ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЗНИК.....</b>                                                                            | <b>401</b> |
| <b>СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ .....</b>                                                                             | <b>413</b> |

## ВСТУП

**Предмет фізіології та біохімії рослин.** Демографічна ситуація у світі, основною рисою якої є стрімкий приріст населення, а також катастрофічне погіршення стану навколишнього середовища спонукають людство до відповідного збільшення виробництва продуктів харчування та рослинницької сировини з одночасним поліпшенням їх якості. Досягнення цієї мети можна здійснити шляхом створення генетичних форм рослин з високою потенціальною продуктивністю і стійких до несприятливих факторів та розробки інтенсивних малоенергоємних, екологічно чистих технологій їх вирощування, зберігання та переробки.

Рішення цих глобальних у рослинництві проблем потребує глибоких знань метаболічних функцій організмів та найважливіших процесів синтезу й утилізації органічних речовин. Такі знання дають фізіологія та біохімія рослин.

**Фізіологія рослин** – наука, що вивчає закономірності життєдіяльності рослин у зв’язку з умовами їх існування.

**Біохімія рослин, біологічна хімія** – наука, яка відокремилася від фізіології і вивчає хімічний склад рослин та хімічні процеси, що у них відбуваються й лежать в основі життєдіяльності організмів.

Ці дві науки, як і процеси, які вони вивчають, органічно пов’язані між собою, а тому вивчення їх у єдиному комплексі цілком раціональне.

**Специфічні завдання галузі** – вивчення фізіологічних та біохімічних процесів рослинного організму в онтогенезі, що забезпечують поліпшення технології вирощування, зберігання та переробки сільськогосподарської продукції.

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

**Методологія фізіології та біохімії рослин** ґрунтується на уявленнях про рослинний організм як складну саморегулюючу систему, що включає різні структурні рівні – від макромолекул до цілої рослини. Методами фізіології та біохімії рослин є лабораторні та польові дослідження, а також культура клітин і тканин. Вони включають вивчення фізіолого-біохімічних процесів клітин, 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.

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

**Біотехнологія** – це наука про використання живих організмів та біологічних процесів у виробництві. На сьогодні це один із пріоритетних напрямків біологічної науки. В основі біотехнології лежить тотипотентність клітин – здатність рослинної клітини розвиватись у цілий організм.

**Історія та перспективні напрями розвитку фізіології і біохімії рослин.** Фізіологія рослин спочатку розвивалася як складова частина ботаніки. Експериментальна фізіологія починається від дослідів Яна ван Гельмонта по живленню рослин у першій половині XVII ст.

М. В. Ломоносов (1711–1765) висловив думку про те, що рослина формується з допомогою листя за рахунок оточуючої атмосфери. Ця мудра здогадка через два десятиріччя була підтверджена відкриттям фотосинтезу Дж. Пристлі та Ж. Сенеб'є. Ч. Р. Дарвін (1809–1882) вивчав ростові рухи рослин – тропізми.

Класичними дослідями Ю. Лібіха (1803–1873) та Ж. Бусенго (1802–1887) розроблено теорію мінерального живлення рослин. У кінці XIX – на початку XX ст. В. І. Палладіним (1859–1922) та О. М. Бахом (1857–1946) проведено дослідження механізмів дихання рослин.

Зародження фізіології рослин у Росії належить до другої половини XIX ст. О. С. Фамінцин (1835–1918) при Петербурзькому університеті створив першу кафедру фізіології рослин. Значний внесок у розвиток цієї науки зробив К. А. Тімірязєв (1831–1920) своїми класичними працями з фотосинтезу та розвитку рослин. Пізніше фізіологія рослин у Росії розвивалася такими відомими вченими, як Д. М. Прянишников, Я. В. Пейве (живлення рослин), Є. П. Вотчал, В. І. Палладін, В. М. Любименко, А. О. Ничипорович, Т. М. Годнев (фотосинтез), М. О. Максимов, І. І. Туманов, Ф. Д. Сказкін, Б. С. Мошков (екологічна фізіологія), А. Л. Курсанов, Д. А. Сабінін, М. Х. Чайлахян, В. І. Кефелі, Ф. М. Куперман, В. С. Шевелюха, (фізіологія розвитку рослин).

Значних здобутків у розвитку фізіології рослин досягли українські вчені. М. Г. Холодний (1882–1958) вивчав гормональну теорію розвитку рослин, П. А. Власюк (1905–1980) – фізіологію живлення, І. Ф. Бузанов (1903–1984) – фізіологію цукрового буряка, А. С. Оканенко, С. І. Лебедєв – фотосинтез. Досить значні дослідження з фізіології онтогенезу рослин провели П. І. Гупало, С. О. Гребінський, Р. А. Бейліс-Вирова, М. М. Маркушин, позакореневого живлення – Ф. П. Мацков, з фізіології стійкості до несприятливих умов – Д. М. Гродзінський.

На сьогодні у вирішенні наукових проблем у галузі фізіології рослин та в поліпшенні викладання цього предмета в сільськогосподарських вузах зроблено немало. Але існує ще багато завдань, які потребують свого вирішення.

Вважаємо, що фізіологічну науку потрібно скеровувати в таких напрямках:

- фізіологія повинна бути теоретичною основою сучасних технологій вирощування, зберігання та переробки сільськогосподарської продукції. Необхідно вивчати й створювати оптимальне поєднання основних факторів росту та розвитку рослин, що є запорукою досягнення їх високої продуктивності в умовах інтенсивної технології вирощування та програмування врожаїв;
- усунення від'ємної кореляції між продуктивністю рослин, якістю продукції та стійкістю до несприятливих факторів навколишнього середовища;



- дослідження шляхів підвищення ефективності використання сонячної енергії зеленими рослинами;
- комплексне вивчення стресового синдрому у рослин із залученням знань із фізіології, біохімії, генетики, біотехнології, екології тощо;
- вивчення дії та пошук фізіологічних і генетичних шляхів захисту рослин від іонізуючої радіації у зв'язку з чорнобильським лихом, а також від забруднення атмосфери, ґрунту і води промисловими відходами, нерозумним застосуванням добрив, пестицидів, фізіологічно активних речовин та ін.;
- створення фізіологічних основ селекції рослин, звертаючи увагу насамперед на конструювання габітусу рослин, кут стояння та коефіцієнт вигину листка, співвідношення розвитку кореневої системи, надземних вегетативних та репродуктивних органів, а також здатність рослини вбирати мінеральні речовини з ґрунту, їх утилізації у метаболічних системах та реутилізації під час формування плодів і насіння;
- розробка фізіолого-біохімічних тестерів прогнозування біологічних властивостей насіння;
- глибоке фізіологічне обґрунтування біотехнологічних процесів та методів культури клітин та тканин *in vitro*.

З метою поліпшення викладання курсу фізіології рослин у першу чергу потрібно звертати увагу на такі положення:

- кінцевою метою навчання є не лише самі знання, а й уміння втілювати їх у професійну справу. Спеціаліст повинен вміти аналізувати фізіологічний стан рослин й створювати оптимальні умови для формування врожаю;
- більшу увагу студентів звертати на фізіологію окремих видів рослин;
- потрібно всемірно використовувати конкретний живий рослинний матеріал, вирощений у різних агротехнічних ситуаціях (сівозміни, попередники, добрива, способи сівби, сорти тощо), також *in vitro*. Це дозволить пов'язувати курс фізіології з практикою землеробства, рослинництва, овочівництва, плідництва, селекції і насінництва, біотехнології, технології зберігання та переробки сільськогосподарської продукції;
- практика викладання показує, що найбільші труднощі у студентів викликає засвоєння основ біохімії, що зумовлено значним об'ємом матеріалу, складністю його побудови при недостатньому використанні рисунків, схем, діаграм. Отже, поряд із складними схемами біохімічних циклів у підручниках та на заняттях необхідно подавати більш прості, узагальнені схеми, які не лише несуть інформативне навантаження, а й забезпечують зв'язок з майбутньою практичною роботою спеціаліста;
- одним із серйозних прорахунків у викладанні в аграрних вузах є орієнтація навчального процесу на підготовку спеціаліста для оптимальних умов виробництва, яких не завжди можна досягти. Отже, при вивченні фізіології рослин потрібно особливу увагу звертати на одержання максимально можливого урожаю в умовах обмежених ресурсів у сільському господарстві.

Головний недолік існуючих підручників та програм з фізіології рослин – недостатній зв'язок з сільськогосподарським виробництвом, у них неповно відображено те положення, що фізіологія рослин є науковою основою землеробства.

У даному виданні автори намагалися уникнути вказаних недоліків. Структура його відзначається логічною послідовністю викладення матеріалу з чітким визначенням понять та термінів і детальною рубрикацією. У першому розділі висвітлюються основні фізіологічні функції клітини без повторення питань, які вивчаються в ботаніці, цитології та генетиці. У ньому не порушуються також хімічний склад та ферментативна діяльність клітини. Усі питання, пов'язані з біохімією клітини, висвітлюються у відповідних розділах – обмін речовин, фотосинтез та дихання, де вони розглядаються в цілісних метаболічних системах.

Фізіологія розвитку рослин вивчається у суворому дотриманні послідовності етапів онтогенезу – від ембріонального (утворення зиготи) до сеньйного (старіння та природна смерть).

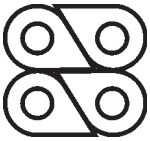
При викладанні матеріалу витримано принцип теоретичного плюралізму з одночасним спрямуванням на певну опорну позицію. У багатьох випадках немає кінцевої відповіді на те чи інше питання, що стимулює у студента розвиток аналітичного мислення й уміння знаходити правильну відповідь.

У підручнику широко використано результати досліджень авторів. Вагома частина змістовного навантаження перенесена на велику кількість оригінальних рисунків та схем.

За час після виходу з друку підручника “Фізіологія сільськогосподарських рослин з основами біохімії” (Київ, 1995) ця наука збагатилася новими теоретичними положеннями, що розроблені вітчизняними та зарубіжними вченими. Автори отримали цінні зауваження та побажання щодо поліпшення вказаного видання. При написанні підручника “Фізіологія рослин” всі вони враховані.

Розділ “Фізіологія онтогенезу рослин” написано у співавторстві з членом-кореспондентом РАСГН, професором М. М. Третьяковим та А. С. Лосєвою. Ряд оригінальних та модифікованих рисунків виконані доцентом А. В. Єною.

Автори висловлюють щире подяку за технічну допомогу у створенні підручника В. Є. Астаф'євій та К. А. Сас.



## 1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

### 1.1. Введення у фізіологію і біохімію рослинної клітини. Історія вивчення клітини і клітинна теорія

Людське око дозволяє бачити предмети розміром не менше 0,1 мм, що в багато разів більше діаметра більшості клітин. Саме тому відкриття клітини і розвиток клітинної теорії тісно зв'язані з розвитком оптики і створенням мікроскопа.

Оптичні лінзи вироблялися вже в середні віки. Вони використовувалися вченими для вивчення дрібних об'єктів, але були низької якості і давали збільшення в кращому випадку у 2–5 разів. Перший мікроскоп, що складався з двох чи більше лінз, було винайдено голландськими механіками братами Янсен у 1600 році. Згодом він був значно удосконалений англійським фізиком Робертом Гуком. У своїй книзі “Мікрографія” (1664), при описі малюсіньких пор, видимих у тонких зрізах кори коркового дуба, він застосував термін “клітина” (*cellula*). І, хоча цей термін у той час остаточно не закріпився, проте у дослідників з'явилася думка про те, що частини рослин справді складаються з окремих порчи комірок. Виступаючи в Лондоні на зборах Королівського товариства, Роберт Гук продемонстрував можливості свого нового приладу, і, незважаючи на те, що мікроскоп усе ще залишався грубим і недосконалим інструментом, популярність його почала рости. Стала з'являтися велика кількість робіт, присвячених мікроскопічним дослідженням.

У 1672 році італійський біолог і лікар Марчелло Мальпігі у своїй книзі “Анатомія рослин” докладно описує мікроскопічні структури рослинних тканин. У цей же час нідерландський натураліст Антоні Ван Левенгук, використовуючи мікроскоп з однією лінзою ( $\times 150\text{--}300$ ), спостерігав і змалював сперматозоїди, еритроцити, найпростіших та ін. У 1682 р. англійський ботанік Неемія Грю, ґрунтуючись на своїх спостереженнях, робить такий же висновок, що і Р. Гук – рослини складаються з маси пухирців чи клітин. У своїх роботах він уперше використовував такі нові поняття, як “тканина” і “паренхіма”.

За десятки років, що пройшли після відкриття Р. Гука, величезне число дослідників використовувало мікроскопи, накопичилась велика кількість повідомлень, описів і малюнків різних типів клітин, тканин і мікроорганізмів. Однак усі вчені того часу головною частиною клітин вважали їх стінки, не приділяючи належної уваги внутрішньоклітинним структурам. У кращому випадку вміст комірок згадувався як “клітинний сік”. Так продовжувалося аж до ХІХ століття, тобто до значного поліпшення мікроскопічної техніки, яке дозволило вченим приділити більш пильну увагу вмісту клітин.

Так, у 1825 р. чеський натураліст Ян Пуркінє вперше описує ядро тваринної клітини, вводить термін “протоплазма” і стверджує, що саме вона, а не клітинна стінка, є живою речовиною. У той же період (1826 р.) російський вчений Карл Бер відкриває яйцеклітину і вивчає ембріогенез, що затвердило його як засновника ембріології як науки. У 1830 році англійський ботанік Роберт Браун описує ядро рослинної клітини, вказуючи на те, що ця структура є обов’язковим компонентом усіх клітин. У 1846 році німецький ботанік Гуго фон Моль дає класифікацію тканинам рослин, а також уперше розділяє поняття “протоплазма” і “клітинний сік”.

Незважаючи на те, що протягом 170 років після робіт Р. Гука в науці нагромадилася велика кількість даних про будову і функції клітин і тканин, весь цей матеріал був розрізнений, і вчені не мали ясного уявлення про повне значення своїх відкриттів. У 1839 р. німецький зоолог Теодор Шванн узагальнив інформацію, що була наявна на той час, і сформулював клітинну теорію. У своїх теоретичних міркуваннях він широко використовував роботи ботаніка Маттіаса Шлейдена, якого по праву вважають співавтором клітинної теорії. Основна її ідея полягала в тім, що всі живі істоти складаються з клітин, які функціонують автономно і взаємозалежно в цілісній системі організму. Після визнання клітинної теорії вона почала інтенсивно розвиватися й уточнюватися. У своїх роботах Т. Шванн помилково стверджував, що нові клітини утворюються шляхом викристалізування з рідини, або утворюються усередині старої клітини. Наприкінці XIX століття німецький медик і біолог Рудольф Вірхов довів, що клітини утворюються з інших клітин шляхом їх поділу (“*omnis cellula e cellula*”).

Завдяки подальшим удосконаленням мікроскопа друга половина XIX століття ознаменувалася великою кількістю відкриттів. Відбувається становлення цитології як науки про будову клітин. За короткий період часу (1883–1898 рр.) відкрито пластиди рослинних клітин, більш глибоко вивчено клітинний поділ і описані хромосоми, виявлені мітохондрії й апарат Гольджі.

У 30–40 роки XX сторіччя з винаходом електронного мікроскопа почалася нова ера в розвитку біології. Стало можливим вивчати ті деталі клітин, про які раніше людина не мала уявлення. З цього часу в цитології і фізіології рослин наступив різкий перелом – замість роздільного вивчення структури клітин і їхніх функцій вони стали розглядатися в органічній єдності, що дозволило розкрити найважливіші фізіологічні процеси, які в них протікають.

## 1.2. Сучасні методи вивчення клітин

Нині існує безліч методів вивчення рослинних клітин. З них найбільш широко використовуваний – класичний мікроскопічний метод, що полягає у вивченні живих і фіксованих клітин і тканин на тимчасових і постійних препаратах за допомогою звичайних світлових мікроскопів. Вирішувальна здатність світлового мікроскопа складає приблизно 500 нм. Тоншу структуру клітини виявляють за допомогою електронного мікроскопа, який забезпечує збільшення у 100 разів вище, ніж у світлового (рис. 1.1).

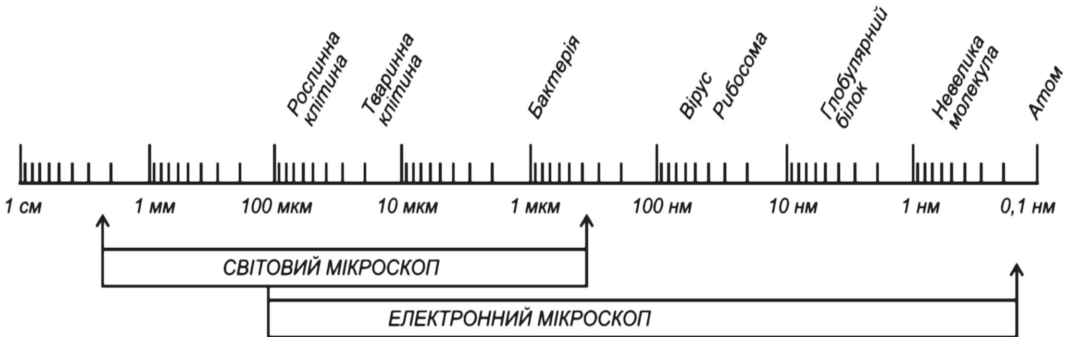


**Рис. 1.1.** Розміри клітин і клітинних компонентів, а також робочі діапазони світлового й електронного мікроскопів, зображені в логарифмічній шкалі.

У мікроскопії прийнято користуватися наступними одиницями довжини:  
 мкм (мікромметр) –  $10^{-6}$  м; нм (нанометр) –  $10^{-9}$  м; Å (ангстрем) –  $10^{-10}$  м.

Широко використовуваним методом в електронній мікроскопії є метод “**заморожування – сколювання**”. При цьому заморожену тканину ( $-196^{\circ}\text{C}$ ) розколюють лезом і площина відколу в багатьох випадках проходить через гідрофобну зону мембран, що дозволяє по-новому глянути на мікроструктури клітин і установити положення окремих макромолекул.

Для вивчення хімічного складу і функцій окремих клітинних структур з успіхом застосовуються **методи фракціонування** клітин чи їхнього вмісту. Екстракти зруйнованих клітин ділять на фракції, піддаючи їх високошвидкісному центрифугуванню. Крупні компоненти екстракту осідають першими (ядра, хлоропласти, мітохондрії). При підвищенні швидкості центрифуги осаджуються дрібніші органели (мікосоми, рибосоми й ін.). Швидкість седиментації (від лат. – *sedimentum* – осідання) кожного компоненту залежить від його розмірів і форми, і звичайно виражається **коефіцієнтом седиментації** – *S* (*Сведберг*) на честь шведського фізика Теодора Сведберга, який розробив даний метод. Коефіцієнт седиментації вимірюється в секундах ( $1S = 1 \cdot 10^{-13}$  с). Таким чином, чим вищий коефіцієнт, тим більша маса чи частка молекули. Так, наприклад, розміри і типи рибосом позначають через коефіцієнт седиментації – *70S-рибосоми* (дрібніші), *80S-рибосоми* (крупніші).

Виділення органел чи інших субклітинних компонентів можливе не тільки за допомогою центрифугування. Для вивчення функціональної активності різних компонентів клітини іноді використовують методи **мікрохірургії**. В таких експериментах за допомогою мікроманіпуляторів різної конструкції проводять операції по вилученню тих чи інших органел клітини і їх трансплантації в інші клітини.

Великі можливості у вивченні фізіології клітини відкрилися з розвитком методів **генної інженерії і біотехнології**. Вони дозволили ефективно прослідковувати процеси формування клітинних оболонок, вакуоль, диференціацію анатомічних елементів і закономірність їх утворення в онтогенезі. Подібні методи використовуються не тільки дослідниками клітин. Так, технології рекомбінантних ДНК у прикладних галузях дозволяють створювати трансгенні організми з новими властивостями й ознаками, необхідними людині.



### 1.3. Еволюція клітини

В даний час за основу еволюційної теорії органічного світу приймається біохімічна гіпотеза російського біохіміка О. І. Опаріна (1922), відповідно до якої із простих неорганічних сполук – карбідів, окислів гірських порід, аморфного вуглецю і водню – могли створюватися первинні органічні речовини – можливо, вуглеводні. Енергію для цих реакцій, імовірно, постачала інтенсивна сонячна радіація (головним чином ультрафіолетова). У такий же спосіб, завдяки радіації, газовим розрядам, високій температурі і хімічним реакціям утворювалися сполуки, подібні до ліпідів, амінокислот, нуклеїнових кислот та ін. Сполуки ці накопичувалися як у земній атмосфері, так і в океані. Знаходячись у воді, ці речовини утворювали згустки в результаті об'єднання молекул і побудови їхніх комплексів. Такі згустки називають *коацерватними краплями* чи *коацерватами*. Такі коацервати, завдяки гідрофільним і гідрофобним властивостям молекул, що входять в них, здатні вибірково адсорбувати речовини з навколишнього середовища і набирати певну структуру, тобто між коацерватами і середовищем установився прообраз обміну речовин. На границі між коацерватами і зовнішнім середовищем скопичувалися молекули ліпідів, що приводило до утворення примітивної клітинної мембрани. В міру росту коацервати могли розпадатися на дрібніші краплі, що було прообразом розмноження – більшість дрібних коацерватів також були здатні до вибіркової адсорбції. Таким чином, коацерватні краплі мали первинні властивості живого – обмін речовин і здатність до розмноження.

Ряд описаних О. І. Опаріним процесів був відтворений у лабораторії. Так, у 1953 р. Стенлі Мішер у своїх експериментах моделював умови, які існували на первісній Землі. У створеному їм приладі, піддаючи дії електричних розрядів суміш метану, аміаку, водню і парів води, він синтезував амінокислоти, спирти, цукри, альдегіди й ін. У 1959 році російські вчені А. П. Терентьєв, Т. Е. Павловська й ін. показали, що синтез складних органічних сполук прискорюється при впливі ультрафіолетового випромінювання. Пізніше був розроблений лабораторний метод синтезу РНК у результаті проведення подібних експериментів. Це стало переломним моментом, тому що полінуклеотиди здатні вже до якісно нової хімічної реакції – *матричного синтезу*, тобто до самоподвоєння. З тих пір теорія Опаріна завоювала наукове визнання. Однак переконливо пояснити виникнення механізму, за допомогою якого РНК направляла б синтез білків, появу ДНК і здатність живих систем до самовідтворення, ця теорія не змогла.

Можлива послідовність подій повинна була привести до виникнення перших клітин – примітивних, прокаріотичних, гетеротрофних організмів, що живилися органічними речовинами “первинного бульйону”. Це відбулося приблизно 3–3,5 млрд років тому. Перші організми розмножувалися і живилися, виснажуючи запаси їжі в океані. Передбачається, що в ході біохімічної еволюції утворювалась величезна кількість складних органічних речовин. Деякі з них виявилися здатними до фотохімічних реакцій. Включення цих речовин у вже існуючі клітини дозволило останнім здійснювати ці реакції з одночасним синтезом нових клітинних матеріалів. Так,

деякі клітини стали автотрофними. Поява автотрофів прискорила конкуренція гетеротрофів за їжу. Одні з перших фотосинтезуючих організмів були подібні до сучасних прокаріотичних синьозелених водоростей. Це були перші рослинні організми на Землі. Поступово з поширенням фотосинтезуючих організмів кількість кисню в океані й атмосфері стала збільшуватися. Його іонізація привела до утворення озонового шару атмосфери, зменшивши тим самим інтенсивність ультрафіолетової радіації, що досягає Землі. Синтез складних органічних речовин різко зменшився, що зменшило кількість гетеротрофів, але одночасно підвищило стійкість процвітаючих форм життя – автотрофів. Якщо до цього світ був багатий анаеробними прокаріотичними організмами, то в присутності великої кількості кисню вони опинилися в невідповідних для природного добору умовах, тому що в цей час вже існували організми, які використовували аеробне окислювання молекул їжі. У таких умовах деякі анаероби вимирають, інші заповнюють екологічні ніші, практично позбавлені кисню. Треті вступають у *симбіоз* з аеробними клітинами і пізніше утворюють з ними міцну асоціацію. Так виглядає сучасне уявлення виникнення клітин *еукаріотичного* типу. Головна їх особливість полягає в тім, що на відміну від прокаріот вони вже мають оформлене ядро, у якому знаходиться велика частина клітинної ДНК.

Таким чином, усі сучасні одноклітинні і багатоклітинні організми поділяються на дві групи – прокаріоти і еукаріоти. До прокаріот відносяться тільки бактерії і синьозелені водорості (ціанобактерії). До еукаріот – зелені рослини (у тому числі й інші водорості), гриби, слизовики і тварини. Перші еукаріоти виникли близько 3 млрд років тому і донині залишаються пануючою формою організмів на Землі.

## 1.4. Структура рослинної клітини

**Клітина** – основна структурно-функціональна одиниця живої матерії, елементарна біологічна система всіх організмів, за винятком вірусів. У клітині здійснюються всі життєві процеси: живлення, генерація енергії, виділення, новоутворення її елементів, розподіл, реакція на подразнення і т. д. (рис. 1.2).

Поняття про клітину як складну відкриту біологічну систему постійно розвивається. Е. Ліберт (1976) вважає, що доцільно виділити три складові частини клітини: оболонку, протоплазму і вакуолю, а в ряд структурних елементів протоплазми він ставив ядро, мітохондрії і пластиди як носіїв генетичної інформації. Рибосоми, що містяться як у ядрі, так і цитоплазмі, він виділяє окремо.

В. Г. Хржановський (1982) пропонує поділяти клітину на протопласт і його продукти, а вакуолю розміщує між ними. Рибосоми знаходяться в комплексі цитоплазми.

С. І. Лебедев (1988) розділяє клітину на дві основні частини – вміст (протопласт) і оболонку. Протопласт включає ядро і цитоплазму, у якій знаходяться органели. В. В. Полевой (1989), перелічуючи складові частини клітини, не дотримується ніякої систематизації.

Узагальнюючи всі ці погляди, Є. М. Макрушина (1995) пропонує таку логічну схему структури рослинної клітини (рис. 1.3).

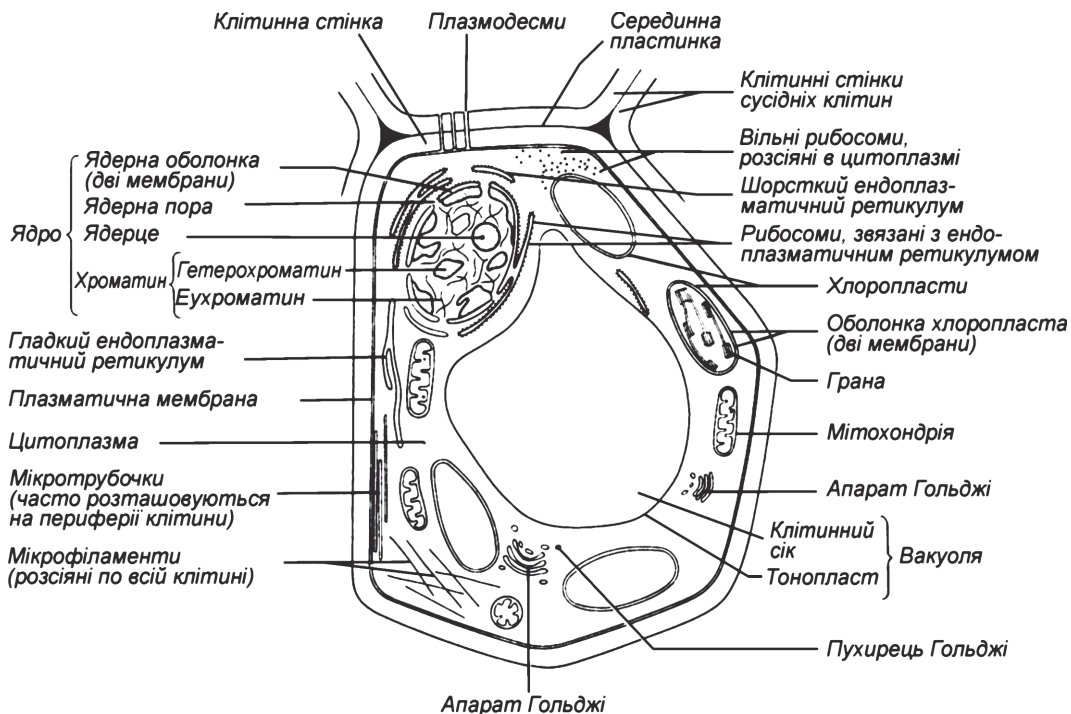


**Рис. 1.2.** Ультраструктура узагальненої рослинної клітини, що виявляється за допомогою електронного мікроскопа<sup>1)</sup>.



**Рис. 1.3.** Схема структури рослинної клітини.

<sup>1)</sup> Рис. 1.2, а також рис. 1.5–1.18, 1.20–1.23 запозичено: Албертс Б. и др. Молекулярная биология клетки. – М.: Мир, 1994.

### 1.4.1. Біологічні мембрани

**Структура і функції мембран.** Мембрани – пограничні цитоплазматичні структури, що забезпечують діалектичну єдність розмежування і зв'язку клітинних компонентів. До мембран відносяться ультратонкі структури, що оточують протопласт (плазматична мембрана, плазмалема), вакуолі (тонопласт), ядро, пластиди, мітохондрії, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, мікросоми й інші компоненти цитоплазми (рис. 1.4).

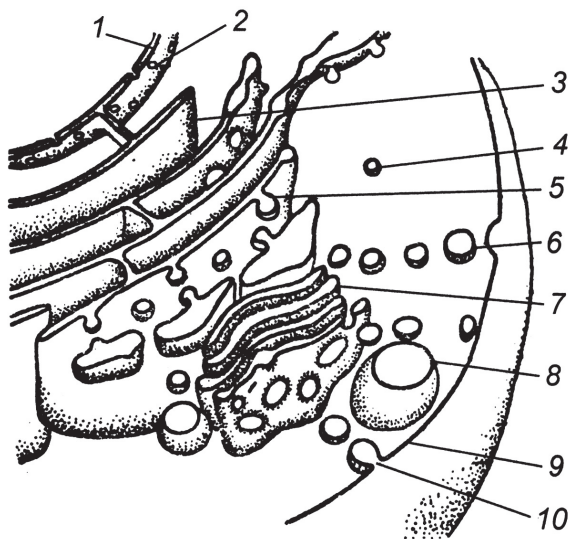


Рис. 1.4. Система внутрішніх мембран клітини:

1 – ядерна мембрана; 2 – ядерна пора; 3 – ендоплазматична сітка; 4 – мікросома; 5 – перехідний міхурчик; 6 – везикула; 7 – диктиосома; 8 – тонопласт; 9 – плазмалема; 10 – екзоцитоз.

Існує самостійна наука – **мембранологія**, що займається вивченням мембранних систем різного походження. Проблема мембран має велике значення не тільки для теоретичної, але й для прикладної біології.

Найважливішими функціями мембран є:

- забезпечення діалектичної єдності розмежування і зв'язку клітинних компонентів;
- підтримка гомеостазу – сталості складу середовища в кожному компартменті клітини;
- здійснення обміну речовин, енергії й інформації між клітиною і навколишнім середовищем;
- з мембранами зв'язані найважливіші біохімічні процеси клітини, оскільки в них локалізовані ферменти, що каталізують синтез, гідроліз, окислювання;
- на мембранах хлоропластів і мітохондрій здійснюються складні процеси біоенергетики, що забезпечують клітину енергією;
- мембрани виконують також рецепторно-регуляторну функцію: сприймаючи зовнішні і внутрішні подразнення і передаючи сигнали про них, забезпечують адаптивні відповіді клітин.

Основні компоненти мембран – ліпіди і білки. Їх співвідношення залежить від функціональної активності мембран. Якщо останні виконують захисно-ізоляційну функцію, то вони складаються головним чином з ліпідів. Мембрани мітохондрії відрізняються високим вмістом білків (ферментів).

До складу мембран входять в основному амфіпатичні ліпіди, які, крім двох залишків високогідрофобних карбонових кислот, містять гідрофільні лактози в гліколіпідах і фосфорну кислоту у фосfolіпідах.

Мембранні білки поділяють на три групи:

- 1) структурні білки, зв'язані з іншими компонентами мембран. Вони у значній мірі гідрофобні, хімічно малоактивні;
- 2) скорочувальні білки, що здатні в присутності АТФ змінювати густоту, в'язкість, світлорозсіювання. Вважається, що вони здатні здійснювати активний транспорт речовин через мембрану;
- 3) білки-ферменти, зв'язані з мембраною досить лабільно, що обумовлює зміну їх каталітичної активності в широкому діапазоні.

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

Хімічний склад мембран визначає їхні структурно-функціональні властивості.

В останні роки досягнуто великих успіхів у вивченні структури мембран і хімічної природи їхніх компонентів. Однак, такі дослідження усе ще зіштовхуються з деякими проблемами. Основною причиною цього є труднощі виділення окремих компонентів зі збереженням активності, властивій кожному з них. Тому існуючі гіпотези і моделі мембран не передають усієї складності їхньої структури. Проте принцип побудови в них єдиний і основну масу мембранних компонентів складають ліпіди і білки.

Особливе місце серед клітинних мембран займає **плазматична мембрана** (плазмалема, цитолема). Ця периферична структура відмежовує клітину від зовнішнього середовища і в той же час забезпечує зв'язок з ним. Плазмалема є структурою, що здійснює вибіркоче надходження речовин у клітину, а також визначає швидкість і спрямованість їх переміщення. Вона першою контактує з поживними й отруйними речовинами, фітогормонами й іншими сполуками і, взаємодіючи з ними, чітко їх розпізнає.

Вивчення клітин різних органів рослин показало, що плазмалема трохи товща (10 мкм), ніж інші цитоплазматичні мембрани, і в ній найчіткіше виражена тришаровість (темний – світлий – темний). Таку структуру називають триламінарною, і вона добре помітна під електронним мікроскопом. Грунтуючись на цьому, а також на проведених фізичних і хімічних аналізах, у 1935 році Д. Данієллі і Х. Давсон запропонували тришарову модель мембрани, у якій центральний ліпідний бішар укладений між двома шарами білка. Ця гіпотеза панувала в біології досить тривалий час, зазнаючи лише деяких змін, поки в 1972 році С. Сінгер і Г. Ніколсон не запропонували рідинно-мозаїчну модель структури біологічних мембран (рис. 1.5). Відповідно до цієї моделі, основу мембрани складає подвійний ліпідний шар, у якому присутні ліпіди трьох ти-



пів – **фосфоліпіди**, **холестерол** і **гліколіпіди**. Усі вони відносяться до **амфіпатичних** молекул (мають гідрофільну і гідрофобну частини). Так, наприклад, типова молекула фосфоліпиду має полярну головку (рис. 1.6), основу якої складає гліцерол, і два гідрофобних вуглеводневих хвості, представлені насиченими чи ненасиченими жирними кислотами. І одночасно з гліколіпідами у водному середовищі мимовільно утворюється бішар. При цьому гідрофобні хвості виявляються захованими й у контакті з водою залишаються тільки полярні головки (рис. 1.7). Схоже поведяться і молекули холестеролу, досить велику кількість якого містять саме плазматичні мембрани. Вважають, що його роль зводиться до збільшення механічної міцності бішару.

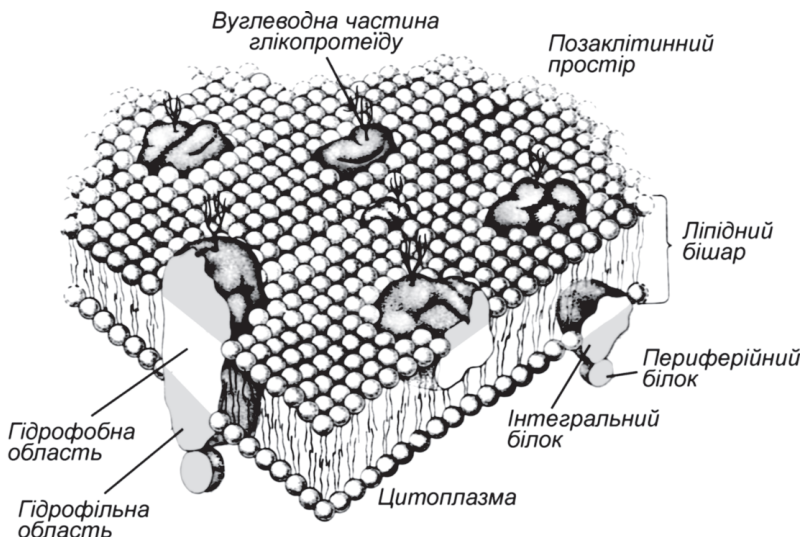


**Рис. 1.5.** Рідинно-мозаїчна модель мембрани.

Взагалі, ліпідний склад внутрішнього і зовнішнього моношарів мембрани різний, але в сукупності весь ліпідний компонент уявляє із себе двовимірну рідину, у якій окремі молекули ліпідів здатні переміщуватися в межах свого моношару.

Хоча основні структурні особливості біологічних мембран визначаються властивостями ліпідного бішару, їхні специфічні функції здійснюються головним чином білками. У плазматичній мембрані білки складають близько 50 % маси. Як правило, вони не розчинні у воді і погано розчинні в органічних розчинниках. В даний час поки не можна дати повну строгу схему локалізації й організації білкових компонентів у мембранах, однак з'ясовано, що одні з них зв'язані з ліпідами в міцні комплекси, а інші легко відокремлюються. Білки ці часто називають відповідно **інтегральними** і **периферичними**. Серед перших широко представлені **трансмембранні** білки, що пронизують мембрану наскрізь і контактують з водним середовищем по обидва боки бішару ліпідів. Інші білки лише частково занурені в мембрану чи просто примикають до неї. Для взаємодії з ліпідами молекул білків мають гідрофобні ділянки, а гідрофільні частини протеїнів знаходяться в контакті з водою з тієї чи іншої сторони мембрани.

У цілому білки утворюють на мембрані своєрідну мозаїку, іноді вільно переміщуючись по ліпідному бішару, а іноді й утримуючись на місці.

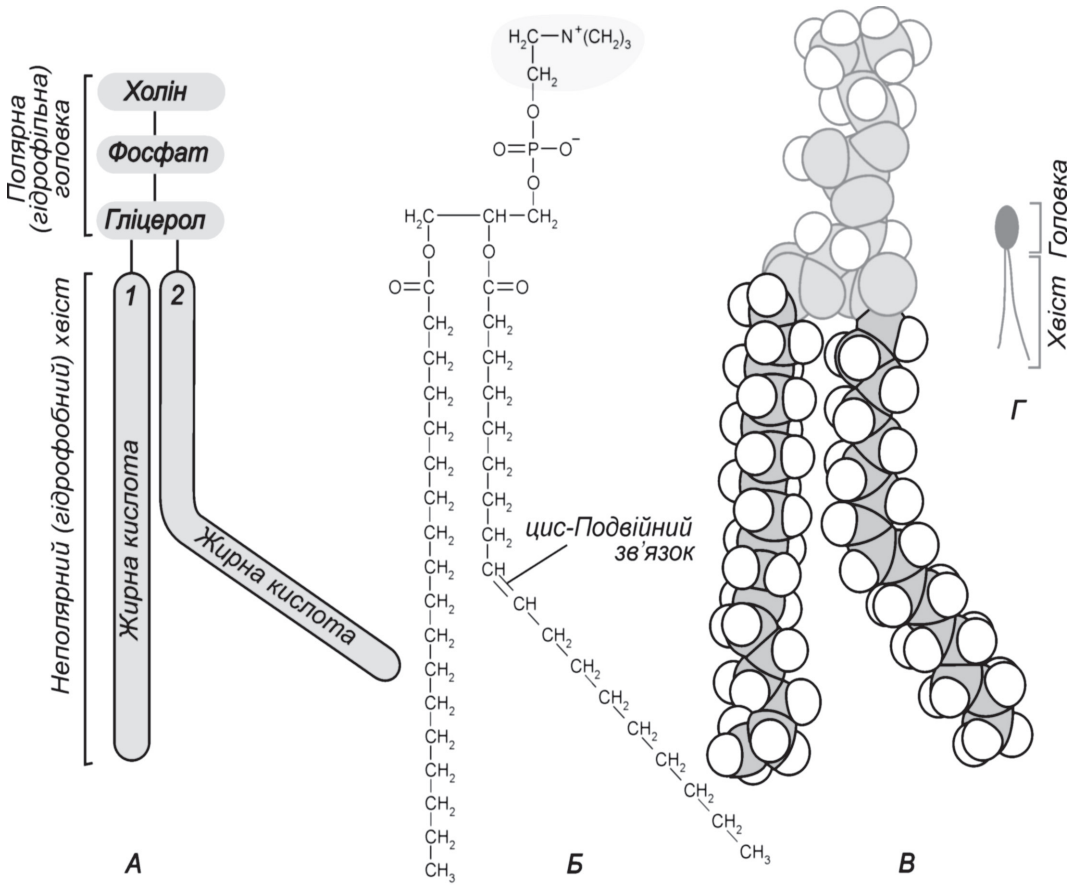


**Рис. 1.6.** Молекула фосфоліпиду фосфатидилхоліну, представлена схематично (А), хімічною формулою (Б), у вигляді просторової моделі (В) і символом (Г).

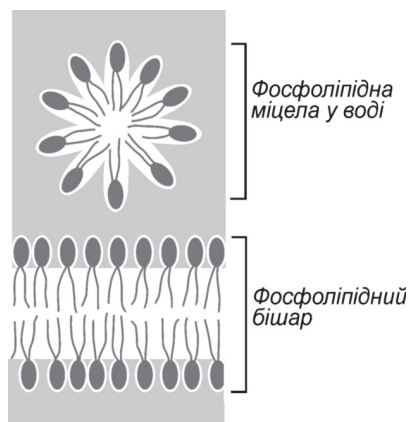


**Рис. 1.7.** Схематичне зображення фосфоліпідної міцели та фосфоліпідного бішару в поперечному розрізі. Фосфоліпідні молекули самовільно утворюють подібні структури у воді.

**Транспорт речовин через мембрани.** Життєдіяльність організму, функціонування всіх його органів і систем можливі лише при постійному обміні речовин. Клітина поглинає речовини із сусідніх клітин чи з навколишнього середовища й одночасно передає метаболіти, що утворюються в ній, сусіднім клітинам чи виділяє їх у зовнішнє середовище. Транспорт речовин повинний забезпечувати підтримку в клітині відповідного рівня рН і певної концентрації іонів, що сприяють ефективній роботі ферментів. У результаті транспорту всі тканини організму забезпечуються поживними речовинами, що служать джерелом енергії, а також будівельним матеріалом для утворення клітинних компонентів. Від характеру транспорту залежать виведення з клітини токсичних відходів, секреція різних речовин і створення протонних градієнтів, необхідних для протікання ряду найважливіших хімічних реакцій фотосинтезу і дихання.

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

Відомі механізми пересування речовин через мембрани поділяються на дві категорії – **пасивний і активний транспорт**. *Пасивний транспорт* – це рух речовин за законами дифузії й осмосу, який не вимагає витрат енергії. *Дифузія* – це переміщення молекул чи іонів за градієнтом концентрації: з області з вищою в область із нижчою концентрацією. *Осмос* – це дифузія води через напівпроникну мембрану з області з низькою концентрацією розчиненої речовини в область із високою (докладніше див. розділ 5 “Водний обмін рослин”).

Поряд з цими механізмами на характер дифузії впливає і загальний **електричний градієнт** мембрани. Тому речовини рухаються за електрохімічним градієнтом.

У принципі будь-яка молекула шляхом дифузії може проникнути через ліпідний бішар (рис. 1.8). Однак швидкість, з якою різні молекули дифундують, значно варіює залежно від їхнього розміру і відносної розчинності в ліпідах. Чим менша і гідрофобніша (неполярна) молекула, тим швидше вона проходить крізь мембрану. Так, дрібні неполярні молекули ( $CO_2$ ,  $Na_2$  та ін.) легко проходять ліпідний бішар. Незаряджені полярні молекули ( $O_2$ ,  $H_2O$  та ін.) також дифундують з великою швидкістю, якщо вони досить малі. Набагато повільніше транспортуються великі полярні молекули (глюкоза, сахароза, амінокислоти).

Дуже тяжко проходять крізь мембрани заряджені іони ( $H^+$ ,  $N^{++}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  та ін.). Заряд і високий ступінь гідратації перешкоджають їх проходженню, тому ліпідні ділянки мембран у  $10^9$  разів менш проникні для них, ніж для води.

У цілому клітинні мембрани проникні для різних полярних молекул. Відомо, що за їх перенос відповідальні специфічні білки. Такі транспортні білки присутні у всіх мембранах, але механізм їх роботи відрізняється певною специфічністю (рис. 1.9). Одні з них просто переносять яку-небудь розчинену речовину з однієї сторони мем-

брани на іншу. Такий транспорт називають **уніпортом**. Інші функціонують як **ко-транспортні** системи, у яких перенос однієї речовини залежить від переносу іншої речовини: або в тому ж напрямку (**симпорт**), або в протилежному (**антипорт**).

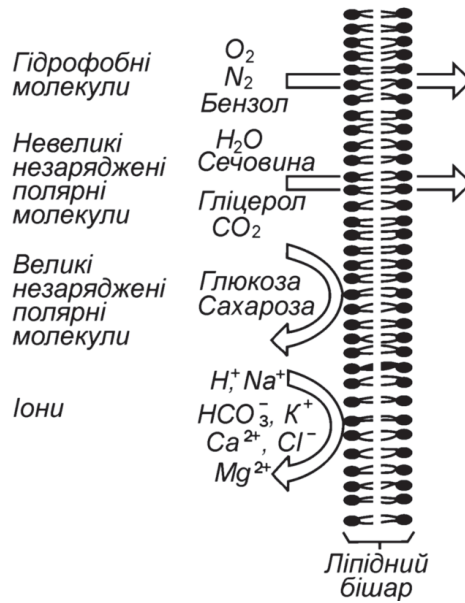


Рис. 1.8. Відносна проникність ліпідного бішару для різних класів молекул.

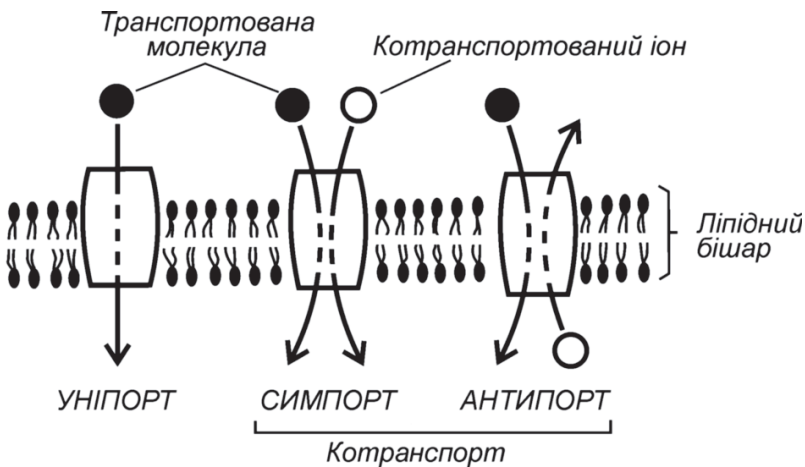


Рис. 1.9. Схема роботи транспортних білків, що функціонують за принципом уніпорту, симпорту та антипорту.

Деякі транспортні білки, що здійснюють пасивний транспорт, формують гідрофільні канали, які дозволяють окремим молекулам проходити бішар мембран за рахунок простої дифузії. Такі білки називаються **каналоутворюючими** (рис. 1.10). Інші білки здатні зв'язувати молекулу речовини, що транспортується-

ся, і переносити її через мембрану. Вони називаються **білками-переносниками**, а весь процес – **полегшеною дифузією**.

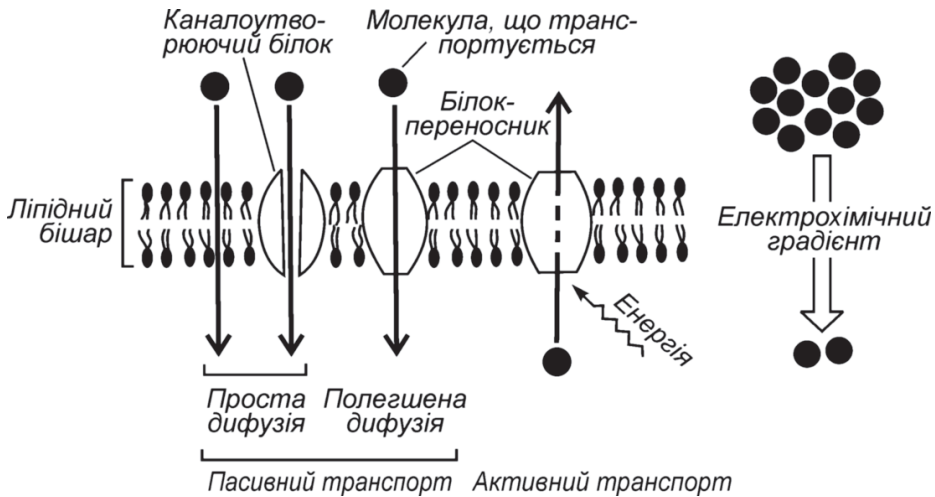


**Рис. 1.10.** Схема пасивного транспорту за електрохімічним градієнтом і активного транспорту проти електрохімічного градієнта.

Оскільки внутрішня частина ліпідного бішару мембран гідрофобна, вони являють собою практично непроникний бар'єр для більшості полярних молекул. Завдяки такому бар'єру запобігається витік водорозчинного вмісту клітин. Однак через наявність подібного бар'єра клітини виявилися змушеними створити спеціальні шляхи для переносу полярних молекул і іонів через мембрани. Оскільки такий транспорт здійснюється проти електрохімічного градієнта, він сполучений зі споживанням енергії АТФ і називається **активним**.

Механізми активного транспорту досить складні і до кінця не вивчені. Відомо, що спеціальними насосами, які перекачують розчинені речовини проти електрохімічного градієнта, є особливі білки-переносники. У більшості клітин у плазматичній мембрані діє так званий **калій-натрієвий насос**. Про його фізіологічне значення свідчить той факт, що більше третини АТФ, споживаного клітиною, витрачається на перекачування натрію і калію. Активно діючий насос бере участь в осморегуляції клітин, а також шляхом симпорту чи антипорту разом з іонами викачує чи накачує цукри, амінокислоти і багато інших речовин. Один із пропонованих механізмів його дії зводиться до наступного: у клітинах між двома сторонами плазматичної мембрани підтримується різниця потенціалів. Внутрішній вміст клітини заряджений негативно стосовно зовнішнього середовища. Тому, відповідно до електричного градієнта, катіони прагнуть у клітину, а аніони відштовхуються. Концентрація іонів калію усередині клітини вища, ніж зовні. Для іонів натрію характерно зворотнє співвідношення (рис. 1.11). Тому відповідно до градієнта концентрації, іони  $\text{Na}^+$  прагнуть у клітину, а іони  $\text{K}^+$  дифундують за її межі. Висока концентрація калію необхідна клітинам для білкового синтезу, гліколізу, фотосинтезу й інших життєво важливих процесів. Тому



$\text{Na}^+$  активно видається з клітини, а  $\text{K}^+$  активно накачується в неї. При цьому на кожні два поглинені іони калію з клітини виводиться три іони натрію. Унаслідок цього вміст клітини стає більш електронегативним стосовно зовнішнього середовища і між двома сторонами мембрани зберігається різниця потенціалів.

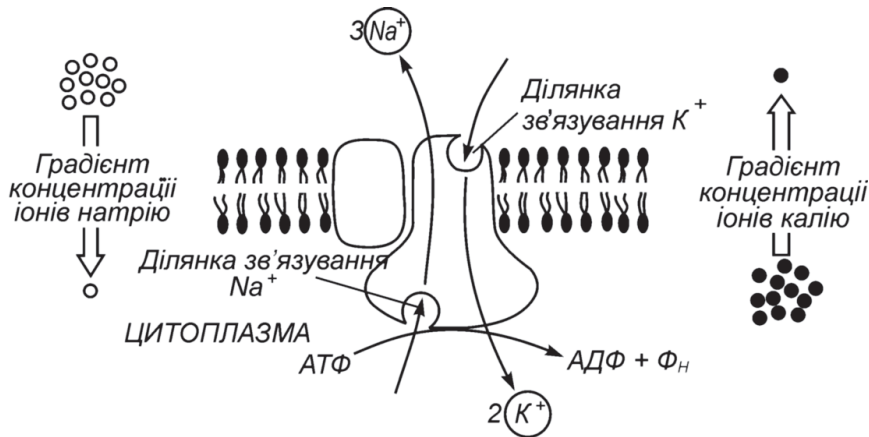


**Рис. 1.11.** Схематичне зображення  $(\text{Na}^+ + \text{K}^+) - \text{АТФ-ази}$ , що активно качає  $\text{Na}^+$  назовні, а  $\text{K}^+$  усередину клітини проти їх градієнтів концентрації.

Викачаний натрій зазвичай пасивно дифундує назад у клітину, однак набагато повільніше, ніж калій із клітини. Сам же активний перенос іонів здійснюється за рахунок конформаційних змін самого білка. Після зв'язування іона натрію з транспортним білком відбувається гідроліз АТФ. Білок, що звільнився, виступає в ролі ферменту АТФ-ази. Фосфат, що звільнився, приєднується до білка, у результаті останній фосфорилується. Це викликає зміну конформації білка, і  $\text{Na}^+$  переноситься на зовнішню сторону мембрани і вивільняється. Потім транспортний білок захоплює іон  $\text{K}^+$ , що веде до деформування білка і зворотної зміни його конформації –  $\text{K}^+$  виявляється усередині клітини і вивільняється.

Калій-натрієвий насос характерний для клітин галофітів (рослин засоленних місць). У інших вищих рослин, грибів і водоростей у клітинах присутній протонний насос ( $\text{H}^+$ -помпа). У цьому випадку транспортний білок, формуючись при гідролізі АТФ, здійснює викид протонів водню. Унаслідок цього на мембрані генеруються електричний і концентраційний потенціали. Перший забезпечує рух катіонів, а другий – дифузійний відтік протонів у клітину. Такий транспорт супроводжується переміщенням аніонів (симпорт), катіонів (антипорт) чи рухом протонів і органічних молекул.

Транспортні білки опосередковують проникнення через клітинні мембрани багатьох полярних молекул невеликого розміру, однак вони не здатні транспортувати макромолекули, наприклад полісахариди. Проте у більшості клітин певні макромолекули можуть проходити в обох напрямках. Механізми, за допомогою яких здійснюються ці процеси, сильно відрізняються від механізмів, що здійснюють транспорт іонів і невеликих молекул. При переносі макромолекул відбувається послідовне утворення і злиття оточених мембраною пухирців. Виділення речовин із клітини зветься

**екзоцитоз.** При цьому мембрана пухирців вбудовується у плазматичну мембрану і їх вміст виходить за межі клітини. Екзоцитоз характерний як для тваринних, так і для рослинних клітин. У рослин таким способом відбувається доставка вуглеводних компонентів до споруджуваної клітинної стінки. Процес, зворотний екзоцитозу, називають **ендоцитозом**, але такий транспорт речовин у рослинних клітин спостерігається рідко через наявність у них твердої полісахаридної оболонки.

Молекулярні механізми, що забезпечують приведення цього транспорту в дію, ще до кінця не вивчені. Однак встановлено, що такий транспорт має потребу в енергії АТФ і, отже, відноситься до активних процесів.

### 1.4.2. Ядро

Уперше ядро було описано в 1833 році Робертом Броуном, що знайшов його в цитоплазмі клітин тичинкових ниток традесканції. Згодом ядра були описані у всіх клітинах вищих рослин, за винятком зрілих члеників ситоподібних трубок флоєми, у яких вони відсутні. Основні функції клітинного ядра – це збереження, передача і реалізація спадкової інформації, а також регуляція більшості процесів у клітині за допомогою гормонів і ферментів, інформація про будову яких знаходиться в ядрі. Носієм спадкової інформації, що передається в поколіннях, служить ДНК, яка в основному входить до складу ядерної речовини будь-якої клітини, а також міститься й в цитоплазмі.

Як правило, клітини рослин бувають одноядерними, однак у деяких нижчих рослин можуть переважати двоядерні і багатоядерні клітини. Форма і розміри ядер коливаються не тільки у різних рослин, але також і в окремих тканинах однієї й тієї ж рослини. Зазвичай ядра мають кулясту чи яйцеподібну форму з діаметром від 10 до 30 мкм. Клітинне ядро, що не поділяється, укладене в щільну ядерну оболонку, утворену двома мембранами, що розділені порожнинами шириною 20–40 нм – **перинуклеарним** простором (рис. 1.12).

**Зовнішня ядерна мембрана** складає єдине ціле з мембранною системою ендоплазматичної мережі і також як гранулярна ЕПС, вона, із зовнішньої сторони часто буває засіяна функціонуючими рибосомами. В окремих ділянках ядерної оболонки, називаних **ядерними порами**, зовнішня мембрана стуляється з **внутрішньою ядерною мембраною**. Пори особливо помітні на препаратах, отриманих методом заморожування-сколювання (рис. 1.13). Через них відбувається обмін різними речовинами між ядром і цитоплазмою (вихід у цитоплазму і-РНК і рибосомних субодиниць, надходження в ядро рибосомних білків, нуклеотидів і речовин, що регулюють активність генів в молекулі ДНК). Кількість пор залежить від функціонального стану клітини – чим вища активність спадкоємного апарата, тим більше їх число. В області пор із внутрішньої сторони починається щільний білковий шар, що називається **фібрилярною ламіною**, чи ядерною пластинкою. Вона на всьому протязі підстилає внутрішню мембрану ядра і відіграє ключову роль як у формуванні ядерної оболонки, так і в організації нижчерозташованого хроматину. Припускають, що поліпептиди ламіни відповідають за руйнування і реорганізацію ядерної оболонки під час мітозу.

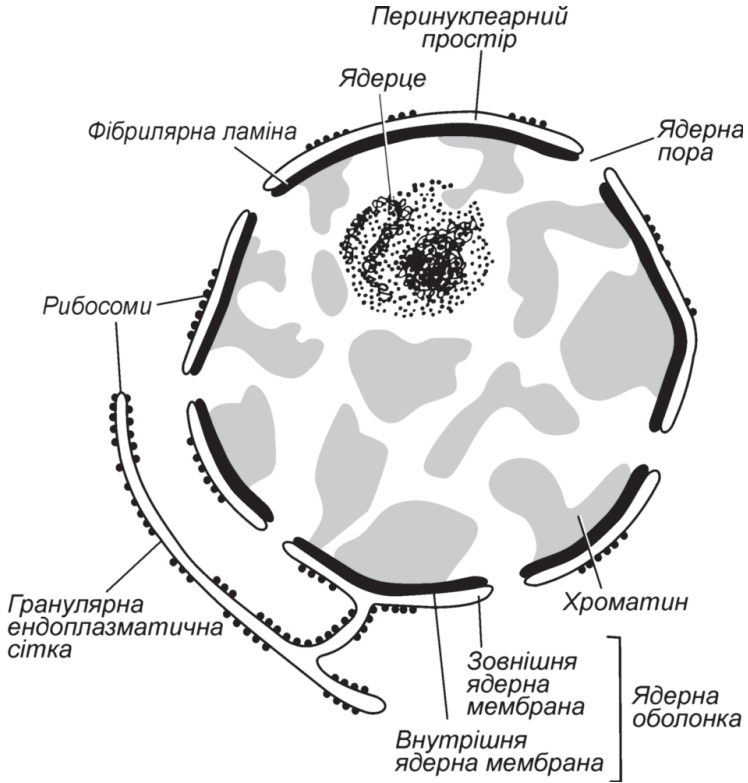


**Рис. 1.12.** Схематичне зображення поперечного зрізу типового клітинного ядра.

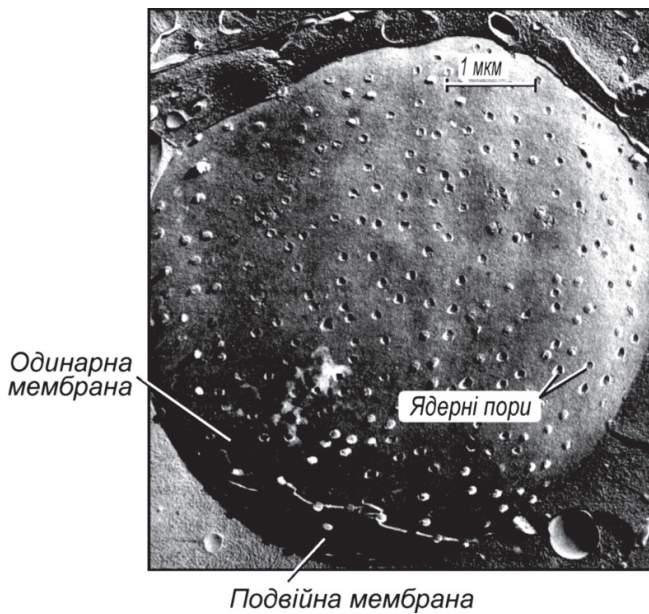


**Рис. 1.13.** Електронна мікрофотографія ядра, на якій видно ядерні пори,  $\times 30\,000$ .

Вміст ядра являє собою гелеподібний матрикс, називаний **ядерним соком** чи **нуклеоплазмою** (від лат. *nucleos* – ядро і *plasma* – речовина). Вона містить різні хімічні речовини – іони, білки, ферменти і нуклеотиди у вигляді колоїдного чи справжнього розчину. У нуклеоплазмі розташовується хроматин, що складається з комплексу ДНК, РНК і білків **гістонів**. Гістони об'єднані з ДНК у структури, що нагадують намистини (**нуклеосоми**) і виконують структурну і регуляторну роль.

Під час поділу клітини хроматин піддається конденсації з утворенням туго скручених, спіралізованих ниток – **хромосом** (нуклеогістоновий комплекс із нуклеосомною структурою). В інтерфазі (період між двома поділами ядра) хроматин переходить у більш деспіралізований стан. Сукупність хромосом у клітині називають **хромосомним набором**. Розрізняють два типи наборів – **гаплоїдний** і **диплоїдний**. Гаплоїдний набір за числом хромосом удвічі менший диплоїдного і типовий для генеративних клітин і гаметофіту. Диплоїдний набір складається з двох гаплоїдних наборів материнського і батьківського організмів і міститься у всіх соматичних клітинах рослин і тварин. Число хромосом специфічне для кожного виду і є одним з найбільш постійних ознак при визначенні таксономічного положення організмів.

У нуклеоплазмі ядер різних клітин може знаходитися одне чи кілька ядерць. На відміну від цитоплазматичних органел, ядерце не має мембрани й утворюється на певних ділянках молекули ДНК – **ядерцевих організаторах**, на яких знаходиться велике число генів, що кодують рибосомальну РНК. Тут же відбувається її синтез і з'єднання з білками при формуванні великих і малих субодиниць рибосом. Надалі субодиниці через ядерні пори залишають ядро і виходять у цитоплазму, де відбувається їх остаточна збірка у функціонально зрілі рибосоми.

### 1.4.3. Цитоплазма

**Цитоплазма** являє собою основну речовину клітини: цитоплазматичний матрикс (гіалоплазму) і мережу різних мембранних компонентів. Відповідно до сучасних уявлень, отриманих за допомогою високовольтних електронних мікроскопів, гіалоплазма не є гомогенним колоїдним розчином, а має складнішу структуру. Вона має вигляд своєрідних тривимірних решіток, побудованих з тонких білкових тяжів діаметром 3–6 нм, що заповнюють усю клітину. Усі компоненти цитоплазми виявляються немов підвішеними до цієї **мікротрабекулярної решітки**. Разом з **мікротрубочками** і **мікрофіламентами** вона складає так називаний **цитоскелет** клітини. **Мікротрубочки** – це тонкі органели діаметром 24 нм, побудовані з білка тубуліну, що сягають у довжину кількох мікрометрів. При розподілі клітин вони складають основу веретена поділу і також беруть участь у внутрішньоклітинному транспорті. Мікрофіламенти – це теж тонкі білкові нитки (діаметром 5–7 нм), що складаються з актино- і міозиноподібних білків. Вони утворюють рухову систему клітини при рухах цитоплазми чи деяких структур всередині неї.

Цитоскелет поділяє клітку на дві фази: багату білком і багату водою, що заповнює простір між тяжами. Обидві фази разом мають консистенцію гелю чи золю (більш рідкий стан), що може регулюватися самою клітиною. При цьому цікаво відзначити, що

присутність іонів двохвалентних металів ( $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ) підвищує активність деяких білків, які у свою чергу підсилюють полімеризацію білків цитоскелету, у тому числі формування поперечних зшивок між ними. Це виявляється за збільшенням в'язкості цитоплазми.

Подібна структура гіалоплазми пояснює ще одну її важливу властивість – явище **тиксотропії**. Тобто гіалоплазма знаходиться на грані між розчинністю і нерозчинністю. У результаті цього навіть найменшої зміни умов цілком достатньо, щоб порушити ці співвідношення на користь розчинності чи нерозчинності. Отже, в основі таких взаємних перетворень лежить функціональний стан клітини.

Гіалоплазма не тільки підтримує внутрішню структуру клітини. Тут же протікають тисячі біохімічних реакцій гліколізу, біосинтезу і розпаду цукрів, ліпідів, нуклеїнових кислот, білків тощо. Доведена її роль у напрямку внутріклітинного транспорту й у здійсненні зв'язку між окремими частинами клітини.

#### 1.4.4. Ендоплазматична сітка

Одним з важливих відкриттів, зроблених за допомогою електронного мікроскопа, було виявлення в 1945 р. К. Портером складної системи мембран, що пронизує цитоплазму всіх еукаріотичних клітин. Ця мережа мембран, що одержала назву **ендоплазматична сітка** чи **ендоплазматичний ретикулум** (від лат. *reticulum* – сітка) являє собою систему субмікроскопічних каналців, трубочок, округлих пухирців і плоских мішечків, обмежених одинарною мембраною. Вважають, що, хоча мембрана ЕПС має численні складки і вигини, вона утворює одну, практично безперервну поверхню, що обмежує єдиний замкнутий мішок (рис. 1.14). Цей внутрішній простір, який називають **порожниною ЕПС**, часто займає близько 10–16 % загального обсягу клітини. Мембрани ЕПС складають єдине ціле з зовнішньою ядерною мембраною, але не зв'язані з плазмалею (рис. 1.15). У клітинах можна виділити дві функціонально різні області ЕПС: **шорсткувата (гранулярна) ЕПС**, мембрана якої, так само як і зовнішня мембрана ядра, усяна рибосомами (а частіше полісомами), розташованими на зверненій до цитоплазми стороні мембрани, і **гладенька (агранулярна) ЕПС**, позбавлена рибосом. Ці дві області значно розрізняються і за формою: шорсткувата ЕПС являє собою стінки сплюснених мішечків, які називають **цистернами**, а гладенька ЕПС складається з мережі тонких трубочок. У гранулярній мережі синтезуються різні білки. Серед них – мембранні білки, у тому числі й глікопротеїди, ферменти, необхідні для синтезу полісахаридних клітинних стінок та ін. Транспортуючись по цистернах, деякі з цих сполук доставляються в апарат Гольджі, відтіля вони виходять із клітини назовні (секретуються) або надходять в інші органели чи відкладаються у вигляді запасних гранул. Інші білкові речовини після синтезу виділяються в цитозоль для використання в цій же клітині.

Одною з головних функцій гладенької ЕПС є синтез ліпідів, серед яких – фосфоліпіди і холестерол, що являють собою основні будівельні блоки всіх мембран. Крім цього, існує припущення, що гладенька ендоплазматична мережа рослинних клітин, так само як і тварин, містить ферменти, що каталізують ряд реакцій детоксикації, у результаті яких знешкоджуються отруйні речовини, що утворюються в процесі метаболізму чи надходять у клітину ззовні.



По каналцях і трубочках ЕПС здійснюється не тільки транспорт речовин усередині клітини. Вона бере участь також у міжклітинних взаємодіях через плазмодесми, зв'язуючи цитоплазми клітин у єдину систему – **симпласт**.

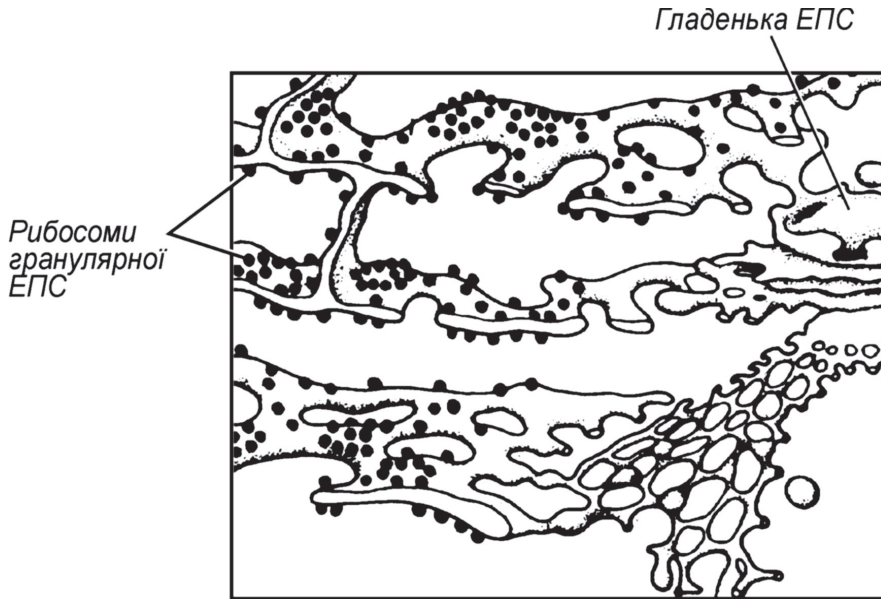


Рис. 1.14. Схематичне зображення ендоплазматичної сітки.

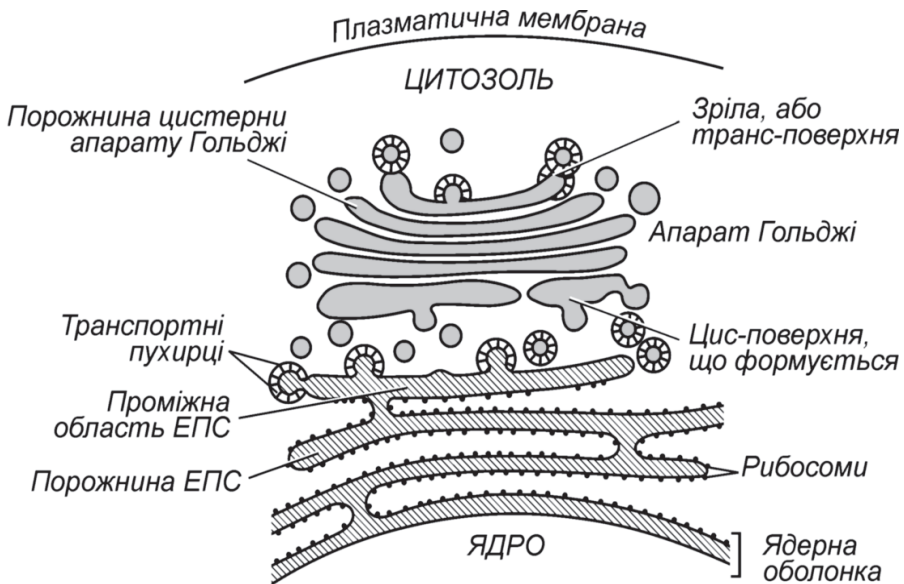


Рис. 1.15. Схема, що показує, яким чином порожнина ЕПС відокремлена від трьох інших внутрішньоклітинних компартментів, з якими вона взаємодіє.

### 1.4.5. Рибосоми

**Рибосомами називають** сферичні чи грибоподібні, дуже дрібні органели діаметром близько 22 нм. Вони вперше були описані в 1953 році американським біологом Д. Е. Паладе, який довів, що рибосоми являють собою нуклеопротейди.

Кожна рибосома складається з двох субодиниць – великої і малої. Для характеристики рибосом використовують їхню властивість, як і всяких часток і молекул, осаджуватися з постійною швидкістю під дією відцентрової сили при диференційованому центрифугуванні. Досліди по седиментації виявили існування двох головних типів рибосом, що були названі 70S і 80S-рибосомами. Перший тип виявляється у прокаріот, а більші 80S-рибосоми – в еукаріотичних клітинах (рис. 1.16).

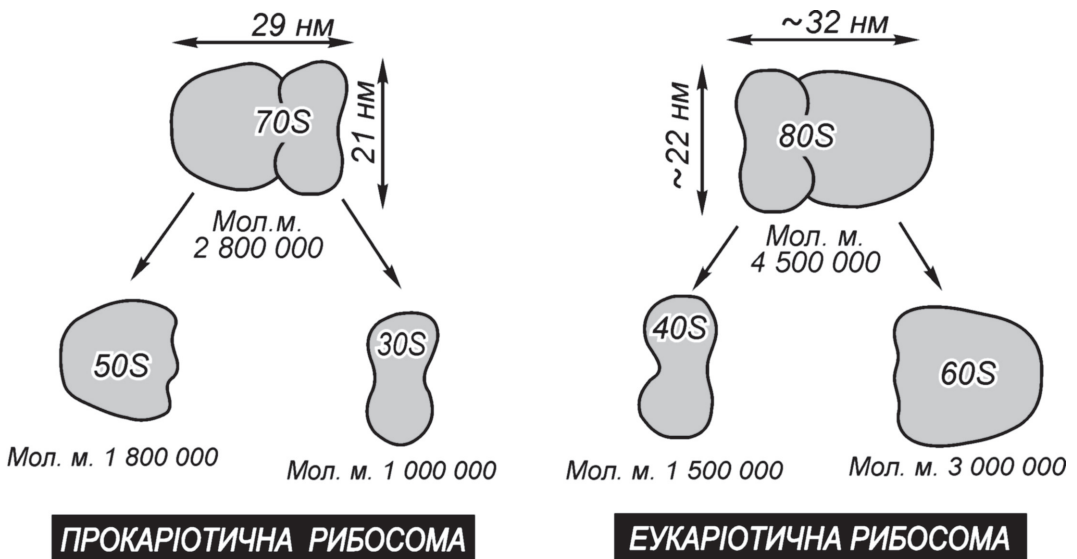


**Рис. 1.16.** Порівняння структур прокаріотичних і еукаріотичних рибосом. Незважаючи на розходження в структурі, ці рибосоми дуже подібні у функціональному відношенні.

Рибосоми з константою седиментації 70S поділяються на субодиниці 50S і 30S (зі співвідношенням маси 2:1), а 80S-рибосоми – на субодиниці 60S і 40S. Розпад на субодиниці відбувається при зниженні в середовищі концентрації двовалентних іонів металів (Mg, Ca, Co, Mn). Цей процес зворотний: при відновленні концентрації іонів субодиниці об'єднуються, утворюючи нативні рибосоми. Рибосоми складаються з приблизно рівних за масою кількостей РНК і білка, тобто являють собою рибонуклеопротейнові частки. РНК, що входять до їх складу, **називається рибосомною РНК (рРНК)** і синтезується в ядерці. РНК і білки разом утворюють складну компактну структуру, що має здатність до самозбирання. Хоча синтез рибосомних субодиниць відбувається в ядрі, їх складання у рибосоми здійснюється в цитоплазмі після виходу субодиниць через ядерні пори.

У клітинах вищих рослин рибосоми звичайно зв'язані з мембранами гранулярної ендоплазматичної сітки, розташовуючись безладно лінійно, а іноді у ви-

гляді розеток чи спіралей на їх зовнішній поверхні. Зустрічаються рибосоми на зовнішній ядерній мембрані, у мітохондріях і пластидах, а також можуть вільно лежати в цитоплазматичному матриксі.

У різних рослинних клітинах число рибосом коливається від декількох тисяч до декількох десятків тисяч одиниць. Їх концентрація у клітинах і тканинах може змінюватися в процесі онтогенезу і залежить від живлення, водного режиму, температури й інших умов, а також функціональної активності клітин.

Установлено, що на рибосомах відбувається біосинтез білка, тобто зв'язування активованих амінокислот і укладання їх у поліпептидний ланцюг відповідно до генетичної інформації, отриманої з ядра через інформаційну (матричну) РНК. На поверхні іРНК відбувається взаємодія між комплексами “амінокислота – транспортна РНК” і самою рибосомою. Причому одночасно з рибосомою можуть з'єднатися тільки два таких комплекси і замикається тільки один пептидний зв'язок. Потім рибосома переміщається по іРНК, до неї підходить наступний комплекс “амінокислота – тРНК” і замикається новий пептидний зв'язок. Так продовжується до закінчення синтезу поліпептидного ланцюга. Цей процес називається **трансляцією**. Рибосоми діють в основному не ізольовано, а спільно й упорядковано. Угрупування рибосом, що транлює одну іРНК і синтезує той самий білок, одержало назву **полісоми**. В одній полісомі може знаходитися від 5 до 70 рибосом. На ЕПС полісоми виявляються у вигляді характерних завитків (рис. 1.17).

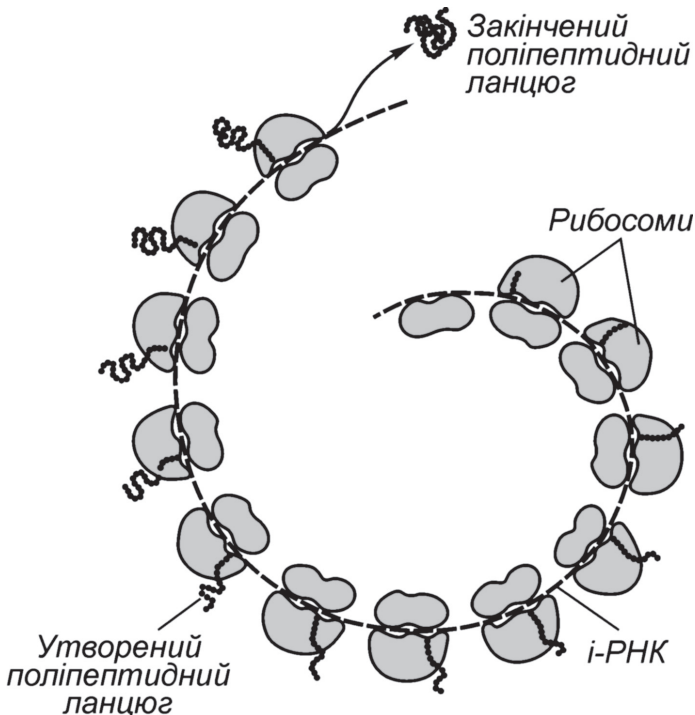


Рис. 1.17. Схематичне зображення полірибосоми.

### 1.4.6. Апарат Гольджі

Структуру, відому тепер як **апарат Гольджі** (комплекс Гольджі) уперше знайшов у тваринних клітинах у 1898 р. італійський гістолог К. Гольджі. Однак у рослинних клітинах існування подібних структур було достовірно встановлене в результаті робіт із застосуванням електронного мікроскопа Бюва і Портером лише в 1957 році. Апарат Гольджі являє собою купку сплосчених мембранних мішечків, так званих цистерн, і зв'язану з ними систему пухирців, які називають **пухирцями Гольджі**, чи **везикулами**. Ряд окремих купок називають **диктіосомами** (від греч. *dictyon* – сітка і *soma* – тіло) (рис. 1.18). У зоні диктіосоми розрізняють дві ділянки. З однієї сторони шляхом злиття пухирців, що відбруньковуються від гладенької ЕПС, постійно утворюються нові цистерни. Ця сторона купки, що формується, опукла, тоді як інша, де завершується дозрівання і цистерни знову розпадаються на пухирці, має увігнуту форму. Так різні компоненти АГ зв'язані між собою і можуть виникати один із одного. Причому локалізація, величина і розвиток елементів змінюються залежно від типу клітини і її фізіологічного стану. Так, АГ найбільш розвинутий в активно функціонуючих клітинах, у процесі старіння він поступово атрофується, а потім зникає.

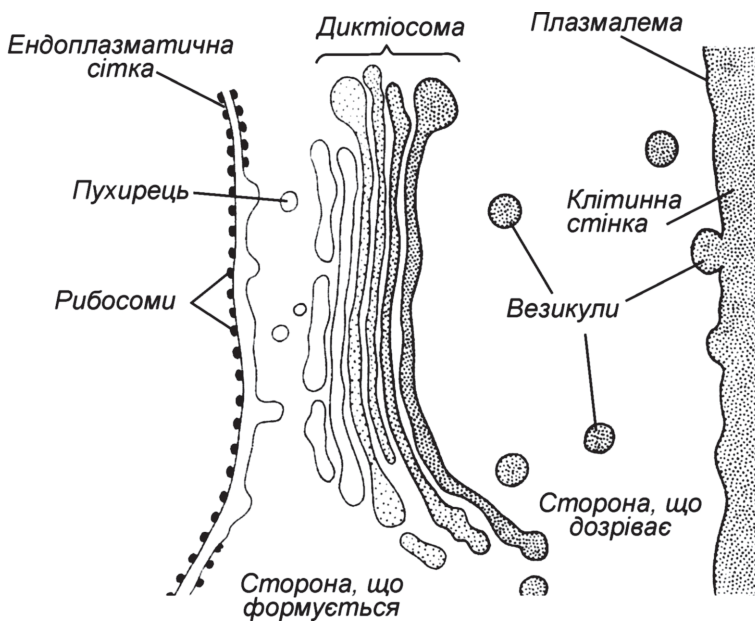


Рис. 1.18. Схема роботи апарату Гольджі.

Функції, які виконує апарат Гольджі, численні і різноманітні. З його участю здійснюються секреторні процеси, регулювання вмісту води в клітині, нагромадження вуглеводів, виділення слизів та ін. У зоні апарату Гольджі можуть здійснюватися такі метаболічні процеси, як модифікація різних білків і ліпідів (приєднання глікозильних груп з утворенням глікопротеїдів і гліколіпідів), фосфорилування, ацилювання амі-

нокислот тощо. У рослинних клітинах вдалося простежити участь АГ в утворенні серединної пластинки і росту клітинних стінок. Установлено, що за допомогою везикул вуглеводні компоненти постачаються до плазмалеми, при цьому транспорт у певному напрямку здійснюють мікротрубочки; мембрана пухирців вбудовується у плазмалему, сприяючи її росту і відновленню, а секретизовані речовини виявляються в клітинній стінці, де за допомогою ферментів синтезуються целюлозні мікрофібрини.

Таким чином, мембранні елементи апарата Гольджі є сполучною ланкою між мембранами ЕПС і плазмалею.

#### 1.4.7. Мітохондрії

(від греч. *mitos* – нитка і *chondros* – зерно)

У рослин мітохондрії були уперше виявлені в 1904 р. Ф. Мевесом в клітинах пиляків латаття. Вони являють собою округлі чи гантелеподібні тіла, розміри яких надзвичайно мінливі і значною мірою залежать від функціонального стану клітин, осмотичного тиску і рН середовища. Наприклад, мітохондрії збільшуються в гіпотонічних розчинах і зменшуються в гіпертонічних, а в кислому середовищі набувають пухирчастої форми. Проте товщина мітохондрії постійна (близько 0,5 мкм), у той час як довжина помітно коливається, досягаючи 7–10 мкм і більше.

Електронномікроскопічні дослідження показали, що мітохондрії обмежені двома мембранами (рис. 1.19). Міжмембранний простір, чи **перимітохондріальний простір**, заповнений основною безструктурною речовиною, що містить глобулярні білки і деякі ферменти. Зовнішня мембрана гладенька, а внутрішня утворює численні гребнеподібні складки – **кристи**. Вони істотно збільшують її поверхню, забезпечуючи площу для розміщення **мультиферментних систем**. Мембрани відокремлюють від цитоплазми внутрішній вміст мітохондрій – **матрикс**. У матриксі містяться рибосоми і мітохондріальна ДНК, що має кільцеву будову. Такі власні генетичні і біосинтетичні системи дозволяють мітохондріям поділятися незалежно від поділів клітини і синтезувати свої білки.

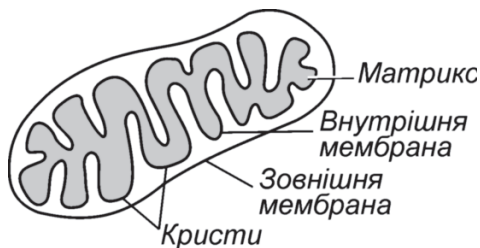


Рис. 1.19. Мітохондрія.

Сучасні методи дозволили виявити присутність особливих “елементарних часток” на внутрішній мітохондріальній мембрані (рис. 1.20). Це ферменти АТФ-синтетази, що забезпечують сполучення фосфорилювання АДФ із реакціями в дихальному ланцюзі. В основі цих часток розташовані компоненти самого ди-



хального ланцюга. Таким чином, **основна задача мітохондрій** – це синтез АТФ у результаті циклічного окислювання ди- і трикарбонових кислот (цикл Кребса) і аеробних реакцій електронотранспортного ланцюга дихання.

Кількість мітохондрій варіює від десятків до десятків тисяч на клітину, змінюючись в онтогенезі (в ембріональних клітинах їх більше, ніж у старіючих), отже вона визначається рівнем метаболізму. У залежності від ділянки клітини, де необхідні енергетичні витрати, мітохондрії з течією цитоплазми переміщуються в ту чи іншу ділянку.

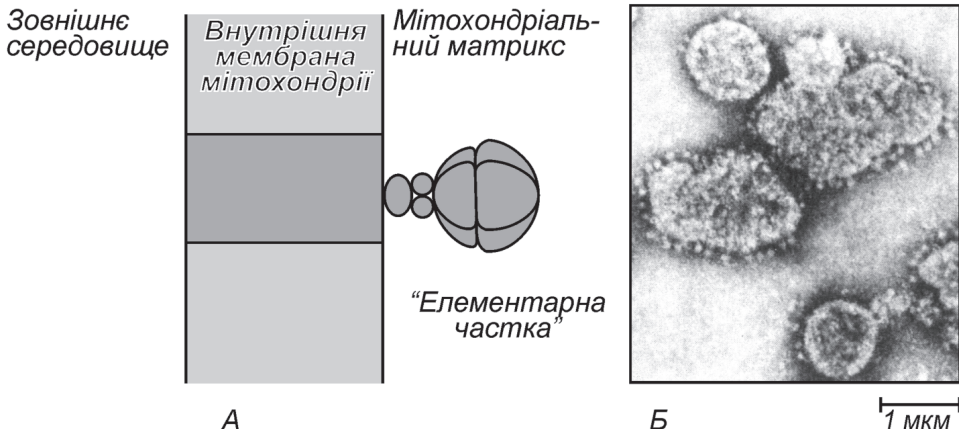


**Рис. 1.20.** Схема ферментного комплексу АТФ-синтетази (А). На електронній мікрофотографії (Б) видно “елементарні частки”, що усявають мембрану мітохондрії.

#### 1.4.8. Пластиди

(від греч. *plastos* – виліплений і *eidos* – подібний)

Перші описи пластид були зроблені в 1676 р. Антоні ван Левенгуком, але детальні дослідження цих структур провів Шимпер у 1882 р.

Система органоїдів, називаних пластидами, типова для клітин рослин. Це обмежені подвійною мембраною округлі чи овальні органоїди, що містять внутрішню систему мембран. Пластиди можуть бути безбарвними чи забарвленими. Серед безбарвних розрізняють **пропластиди**, **лейкопласти** і **етіопласти**. Забарвлені пластиди – це **хлоропласти** і **хромопласти**.

У вищих рослин усі типи пластид утворюються з пропластид, що є присутніми у клітинах меристематичних тканин. Їхня внутрішня мембрана має лише невеликі інвагінації (утягування). Якщо такі структури зберігаються в зрілих клітинах, їх називають **лейкопластами**. Оскільки в лейкопластах відкладаються запасні речовини, то назву вони одержують залежно від типу запасної сполуки: якщо запасається крохмаль – **амілопласти**, жири – **олеопласти**, білки – **протеїнопласти**. **Етіопласти** утворюються при вирощуванні рослин у темряві. При освітленні вони перетворюються в хлоропласти.

**Хлоропласти** – зелені пластиди рослин. У них здійснюються найважливіші для всього живого процеси перетворення енергії поглиненого світла в хімічну енергію ор-

ганічних речовин – **фотосинтез**. Це овальні тіла довжиною 5–10 мкм і 2–3 мкм у діаметрі (рис 1.21). Внутрішня мембрана утворює безліч плоских, заповнених рідиною мішків, так званих **тилакоїдів**. Декілька таких тилакоїдів формують купку – **грану**. Окремі грані з'єднані довгими поодинокими тилакоїдами – **ламелами** (тилакоїди строми). На мембранах тилакоїдів локалізовані зелені пігменти – **хлорофіли**, а також жовті і червоні – **каротиноїди**. На мембранах тилакоїдів відбуваються **світлові реакції фотосинтезу**. Внутрішнє, гомогенне середовище хлоропластів називається **стромою**. У ній знаходяться розчинні ферменти, що здійснюють **темнові реакції фотосинтезу**. Надлишок вуглеводів, що утворюється в процесі цих реакцій, може запасатися у вигляді зерен крохмалю. З мембранами часто бувають зв'язані кулясті краплі ліпідів, у яких акумулюються ліпідні компоненти мембран. Кільцева ДНК і рибосоми дозволяють пластидам, так само як і мітохондріям, ділитися незалежно від поділів самої клітини. Іноді кількість хлоропластів може збільшуватися не шляхом поділу, а брунькуванням.

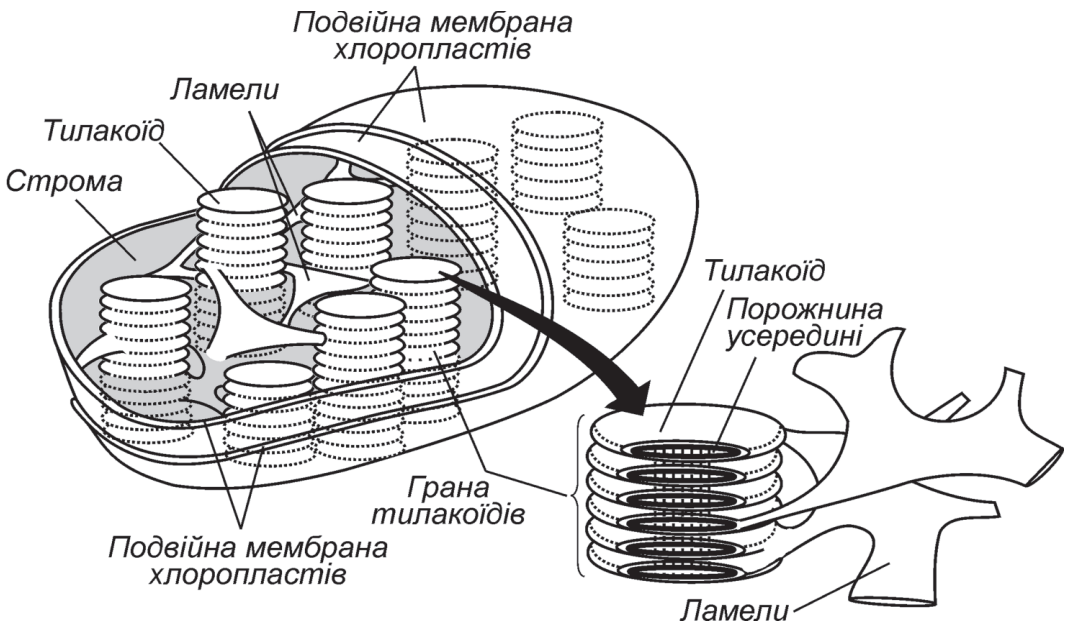


Рис. 1.21. Будова хлоропласта.

Хлоропласти містять у стромі велику кількість каротиноїдів (ксантофіли, каротин). Пігменти, що розташовані не на мембранах і знаходяться в аморфному стані, часто представлені у вигляді кристалів. Присутністю каротиноїдів пояснюється забарвлення плодів томата, горобини, осіннього листа, коли хлорофіл у них руйнується і виявляється колір інших пігментів.

#### 1.4.9. Мікросоми

Уперше були виявлені в 1880 р. Ганштейном. Мікросоми являють собою кулясті тіла діаметром від 0,2 до 1,5 мкм, обмежені елементарною мембраною. Первинні мі-

кросоми утворюються за рахунок діяльності ендоплазматичної сітки. У клітинах рослин виявлені два типи мікросом, що виконують різні функції – пероксисоми і гліоксисоми.

Пероксисоми численні в клітинах листків, де вони тісно зв'язані з хлоропластами. У них відбувається окислювання синтезованої в процесі фотосинтезу гліколевої кислоти з утворенням амінокислоти гліцину, яка вже в мітохондріях перетворюється в серин. Таким чином, пероксисоми в листках вищих рослин беруть участь у фотодиханні. При роботі ферментних систем пероксисом утворюється перексид водню, який руйнується в цих органоїдах ферментом каталазою, що міститься в цих органоїдах.

Гліоксисоми з'являються при проростанні насіння, у якому запас поживних речовин представлений здебільшого жирами. Вони містять ряд ферментів, необхідних для перетворення жирів у цукри в процесі  $\beta$ -окислювання жирних кислот і реакцій гліоксилатного циклу.

#### 1.4.10. Вакуолярна система

Важливу особливість рослинних клітин мають одна чи кілька порожнин, названих **вакуолями**, що відділені від навколишньої цитоплазми одинарною мембраною – **тонопластом**. Як правило, вакуолі займають більше 50 % всього обсягу клітини. Спочатку вакуолі утворюються в молодих клітинах шляхом злиття пухирців, що відокремлюються від ендоплазматичної сітки й апарата Гольджі. Як у структурному, так і у функціональному відношенні вони близькі до лізосом тваринних клітин. Разом з тим функції вакуоль у рослинних клітинах різночленовані. Вакуолі служать для транспортування і нагромадження поживних речовин, метаболітів і непотрібних продуктів обміну. Так, вакуоля може служити місцем відкладання запасних білків (алеїронові зерна), цукрів (коренеплоди цукрового буряка, моркви й ін.). Вакуолярний сік має складний склад і включає як органічні речовини, так і мінеральні солі. Крім вуглеводів, органічних кислот, амінокислот і білків, що можуть бути удруге використані в обміні речовин, вакуолі містять феноли, таніни, алкалоїди, що виводяться з обміну речовин і ізолюються від цитоплазми. Ці ж сполуки можуть надавати рослинній тканині неприємного смаку, що відштовхує травоядних тварин. Іноді у вакуолях присутні пігменти, так звані **антоціани**. У цю групу входять антоціани, що мають червоне, синє чи пурпурне забарвлення, і деякі близькі до них сполуки, що мають жовтий чи кремовий колір. Саме ці пігменти визначають забарвлення квітів у рожевих фіалок, жоржин та ін.

Вакуолярний сік може містити ряд гідролітичних ферментів, і тоді при житті клітини вакуолі діють як лізосоми, здійснюючи автофагію – знищення непотрібних клітинних структур (старих хлоропластів, мітохондрій і т. д.) з утворенням окремих **автофагічних** вакуоль. Після загибелі клітини тонопласт як і всі інші мембрани втрачає свою вибірну проникність і вже не здатний виконувати бар'єрну роль. Тоді ферменти вивільняються, викликаючи автоліз клітини, тобто її саморуйнування. При деяких процесах диференціювання автоліз являє собою нормальне явище, але частіше є наслідком хвороб чи результатом ушкодження клітини.

Одна з головних функцій вакуолі – **це участь в осмотичних явищах**. Вода звичайно надходить у концентрований клітинний сік шляхом осмосу через вибірково проникний тонопласт. У результаті в клітині розвивається **тургорний тиск** і цитоплазма притискається до клітинної стінки. Такий тиск – необхідна умова росту клітин розтяганням, причому обсяг клітин збільшується без збільшення обсягу самої цитоплазми.

#### 1.4.11. Будова і функції клітинних стінок

Оболонку клітин, що поділяються і ростуть, називають **первинною стінкою**. Вона складається з целюлозних мікрофібрил, занурених у матрикс (рис. 1.22). Мікрофібрили являють собою пучки довгих тонких молекул целюлози. До складу матрикса входять полісахариди і білки, багато з яких є ферментами, що каталізують синтез речовин, які входять до складу оболонки. Полісахариди матриксу представлені пектиновими сполуками (полімерами галактуранової кислоти, арабінози і галактози) і геміцелюлозами – змішаною групою полімерів манози, ксилози й інших моносахаридів. Стінки сусідніх клітин з'єднує серединна пластинка, що складається з клейких, желеподібних пектитів кальцію і магнію (рис. 1.23). Клітинні стінки гідратовані – 60–70 % їхньої маси звичайно складає вода. Разом з міжклітинниками вони складають так званий вільний простір – **апопласт**. По апопласту відбувається переміщення води і розчинених у ній речовин. Частина апопласту адсорбує різні іони, полегшує їхній подальший рух у клітину. У деяких клітин, наприклад, у клітин мезофілу листка, протягом усього життя зберігається тільки первинна стінка. Однак така структура оболонки не може служити твердим каркасом. У більшості клітин після закінчення росту на внутрішню поверхню первинної клітинної стінки відкладаються додаткові шари целюлози, унаслідок чого виникає **вторинна клітинна стінка**. Ріст клітинної стінки можливий завдяки діяльності апарата Гольджі. Речовини матрикса і вуглеводні компоненти майбутнього целюлозного каркасу переносяться до плазмалемі 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. 1.24). Орієнтація мікрофібрил контролюється мікротрубочками, розташованими на внутрішній поверхні плазматичної мембрани.

Вторинна стінка не суцільна, а має пори, розташовані на різних ділянках. Пори сусідніх клітинних стінок завжди розташовуються одна проти одної і крізь них проходять цитоплазматичні тяжі – плазмодесми. Останні являють собою канали, що утворюються з плазмалемі і з'єднують сусідні клітини. Таким чином, протопласти окремих клітин з'єднуються в єдину систему – **симпласт**.

Вторинна стінка, що виникає в клітинах диференційованих тканин, піддається значним структурним і хімічним змінам. Наприклад, трахеальні елементи ксилеми і клітини склеренхіми піддаються інтенсивній **лігніфікації** (тобто одеревінню). Це відбувається при просочуванні шарів целюлози **лігніном** – складною по-

лімерною речовиною, що відноситься до поліфенолів. Лігнін скріплює целюлозні волокна й утримує їх у єдиній структурі. Він діє як твердий матрикс, що підсилює міцність клітин на стискання і розтягання. Характер і ступінь одеревіння можуть бути різними. Лігніфікація характерна для механічних і провідних тканин.



Рис. 1.22. Целюлозні мікрофібрили первинної клітинної стінки.

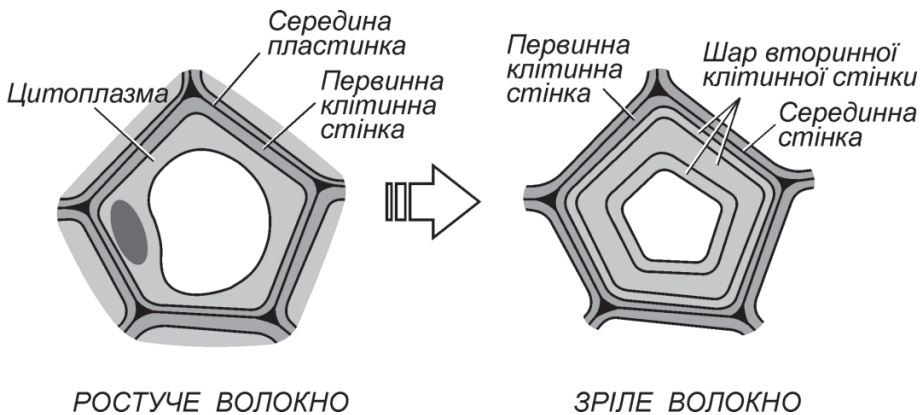


Рис. 1.23. Формування вторинної клітинної стінки.

У вторинних покривних рослинних тканинах відбувається опробкування клітинних стінок. При цьому у вторинній клітинній стінці відкладається **суберин** – жироподібна речовина, до складу якої входять жирні кислоти і їх ефіри з гліцерином та іншими спиртами. Опробковані клітини швидко відмирають і перетворюються у захисний шар. Суберин надає їм непроникності щодо води, газів, грибної та мікробної інфекції.





**Рис. 1.24.** Електронна мікрофотографія, на якій видно целюлозні волокна в окремих шарах клітинної стінки.

Зовнішні клітинні стінки епідермальних тканин деяких видів рослин можуть бути покриті **кутикулою** – тонкою плівкою, що складається з **кутину** (суміш високомолекулярних жирних кислот і їх ефірів). Часто кутикула покривається шаром воску, товщина якого у деяких рослин досягає 5 мм. Епідермальні тканини можуть піддаватися також ослизненню, тобто покриваються сумішшю високомолекулярних вуглеводів, білків, ферментів і органічних кислот. Кутинізація й ослизнення захищають рослини від перегріву і надмірної втрати води.



## 2. ОБМІН РЕЧОВИН У РОСЛИННОМУ ОРГАНІЗМІ

### 2.1. Основні особливості обміну речовин

Під **обміном речовин**, або **метаболізмом**, розуміють сукупність ферментативних реакцій, що відбуваються у клітинах і забезпечують синтез складних сполук, їх розщеплення та взаємоперетворення. Ці реакції супроводжуються виділенням та поглинанням енергії. У організмів різних систематичних груп кількість реакцій, що складають обмін речовин, коливається від сотень до декількох тисяч. Кожна реакція має своє призначення, але життя залежить від їх спільної складної динаміки, узгодженої в просторі і часі.

Живі організми – рослини, тварини, людина містять переважно одні і ті ж хімічні компоненти. Загальне походження живої матерії, єдність життя і подібність хімічного складу дозволяють припустити існування універсальної системи основних хімічних процесів у всіх живих організмах. В процесі еволюції, при пристосуванні до конкретних життєвих умов у деяких груп живих організмів, крім універсальних, виникли унікальні метаболічні процеси. У зелених рослин це *фотосинтез* та *фотодихання*.

Зелені рослини – **автотрофи**, вони в процесі фотосинтезу з неорганічних сполук (вуглекислоти і води) створюють органічні речовини, необхідні їм для росту і розвитку. Автотрофами є також ряд мікроорганізмів, які перетворюють  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  в органічні речовини свого тіла за рахунок енергії окислення неорганічних речовин, тобто в процесі **хемосинтезу**. Ці організми називають **хемосинтетиками**.

Більшість бактерій, грибів, тварини, люди є **гетеротрофами**, тобто вони одержують необхідні їм органічні речовини в готовому вигляді із зовнішнього середовища, тому існування гетеротрофних організмів залежить від продукування органічних речовин автотрофами. Вищі рослини в стадії проростання також живляться гетеротрофно – за рахунок запасів органічних речовин у насінні.

Обмін речовин живих організмів складається з двох потоків реакцій – катаболізму й анаболізму. **Катаболізм** – це процеси розпаду, дисиміляції. При катаболізмі великі органічні молекули, що містяться в організмі, розпадаються до простих речовин з одночасним вивільненням хімічної енергії. Частина вільної енергії запасється у вигляді хімічних енергетичних еквівалентів, наприклад, АТФ. В клітині ця енергія може бути використана для різних видів біохімічної роботи: 1 – хімічної (синтез макромолекул), 2 – осмотичної (поглинання і транспорт речовин), 3 – механічної, 4 – електричної. До процесів катаболізму відносяться різноманітні реакції розщеплення й окислення.

**Анаболізм**, асиміляція – це поглинання, засвоєння, накопичення організмом простих хімічних сполук з оточуючого середовища для синтезу власних органічних сполук різного ступеня складності. У клітині протилежні процеси катаболізму – анаболізму відбуваються одночасно, але незалежно, що пояснюється їх окремою локалізацією у про-

сторі. Наприклад, окислення жирних кислот до ацетату відбувається в гліоксисомах, а синтез жирних кислот з ацетату – у цитоплазмі. Катаболічні й анаболічні шляхи між даною речовиною і відповідним їх продуктом не співпадають, також неможливо енергетично безпосередньо використати шляхи катаболізму для анаболізму. Регулюються ці процеси також незалежно. Їх пов'язують центральні, або амфіболічні шляхи, які можуть бути використані і в катаболізмі, і в анаболізмі. Тісний зв'язок між катаболізмом і анаболізмом виявляється і в тому, що багато продуктів катаболізму можуть бути вихідними субстратами анаболізму. Зв'язок існує на енергетичному рівні: в процесах катаболізму утворюються АТФ та інші високоенергетичні продукти, а також відновлені еквіваленти ( $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$ ,  $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$ ), які використовуються в процесах анаболізму (рис. 2.1).

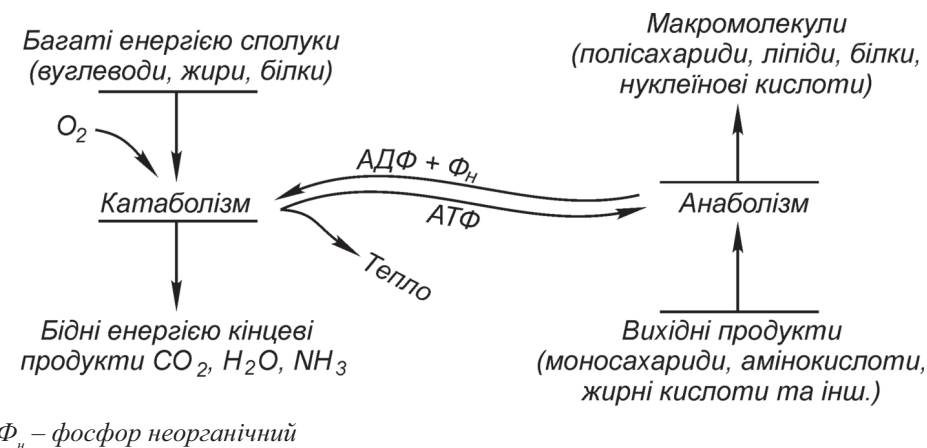


**Рис. 2.1.** Зв'язок між катаболічними і анаболічними шляхами.

В цілому обмін речовин являє собою діалектичну єдність протилежних процесів – анаболізму і катаболізму, асиміляції і дисиміляції.

До складу живих організмів, у тому числі рослин, входять білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, ліпіди (жири і жироподібні сполуки), мінеральні солі, вода. Крім того, у них присутні карбонові кислоти, спирти, альдегіди, вуглеводи. Рослини синтезують також сполуки, притаманні лише їм: терпени, алкалоїди, флавоноїди та ін. У малій кількості утворюються гормони, фітонциди, вітаміни та ін.

Наявні у кожній клітині органічні речовини, які приймають активну участь в обміні речовин, відносять до **первинних речовин**: білки, нуклеїнові кислоти, ліпіди, цукри. До **вторинних речовин** відносять сполуки, характерні лише для рослин, наприклад, алкалоїди, вони не мають значення ні як запасні речовини, ні як джерела енергії.

До вторинних речовин відносять фітогормони, захисні, сигнальні речовини, алкалоїди й ін. Багато вторинних речовин залишаються в клітинах за місцем утворення, але деякі, наприклад, нікотин, транспортуються з коренів у листя. Багато вторинних речовин мають фізіологічні чи екологічні функції – ароматичні (терпеноїди) і забарвлені (антоціани) речовини приваблюють комах, отруйні захищають від шкідників (алкалоїд димісин захищає дикі види картоплі від колорадського жука). Проте чіткої границі між первинними і вторинними речовинами не існує.

За функціями речовини рослинного організму поділяють на структурні (конституційні), запасні та транспортні. До **структурних** відносять білки, жири, вуглеводи, які беруть безпосередню участь в побудові органів рослинної клітини і її метаболізмі. Більшість рослин, крім того, частину утворених речовин відкладають про запас у насінні, кореневищах, зимуючих коренях, бульбах, цибулинах. У деревних порід запасні речовини можуть нагромаджуватись у стеблї, коренях, бруньках. **Запасні** речовини за хімічною природою дуже різноманітні, але переважають білки, жири, вуглеводи.

**Транспортними** формами органічних речовин є метаболіти, енергетичні продукти та фізіологічно активні сполуки, що пересуваються як **ближнім**, так і **дальнім** шляхами. Функцію дальнього транспорту виконує в основному флоема.

Основною транспортною формою вуглеводів є сахароза. Але по флоемі здатні переноситись і інші олігосахариди, а також відновлені моносахариди – спирти, фосфорні ефіри моносахаридів. У тонконогових, лінійних та деяких інших рослин транспортною формою вуглеводів, крім сахарози, можуть бути олігосахариди, що складаються із залишків фруктози, – фруктозиди.

Азотисті речовини транспортуються в рослині переважно у вигляді амінокислот та їх амідів. У соковій флоемі зустрічаються також низькомолекулярні білки, а також органічні кислоти, вітаміни, фітогормони.

Крім флоемного шляху, амінокислоти та амідів, що синтезуються у коренях, переносяться також по ксилемі.

Накопичені в **олеосомах** жири не здатні до транспорту, вони попередньо перетворюються у вуглеводи.

Насіння за хімічним складом поділяють на три групи: 1 – **багаті на крохмаль**, 2 – **багаті на білок**, 3 – **багаті на жир**. У таблиці 2.1 наведені дані про хімічний склад насіння різних рослин за В. Л. Кретовичем.

Таблиця 2.1.

*Середній хімічний склад насіння різних видів рослин, %*

| Види рослин            | Вода | Білок | Жири | Вуглеводи | Клітковина | Зола |
|------------------------|------|-------|------|-----------|------------|------|
| Пшениця м'яка          | 14,0 | 12,0  | 1,7  | 68,7      | 2,0        | 1,6  |
| Пшениця тверда         | 14,0 | 13,8  | 1,8  | 66,6      | 2,1        | 1,7  |
| Жито                   | 14,0 | 11,0  | 1,7  | 69,6      | 1,9        | 1,8  |
| Ячмінь                 | 14,0 | 10,5  | 2,1  | 66,4      | 4,5        | 2,5  |
| Кукурудза              | 14,0 | 10,0  | 4,6  | 67,9      | 2,2        | 1,3  |
| Овес                   | 12,8 | 10,2  | 5,3  | 59,7      | 10,0       | 3,0  |
| Рис                    | 12,0 | 6,7   | 1,9  | 63,8      | 10,4       | 5,2  |
| Просо                  | 12,5 | 10,6  | 3,9  | 61,1      | 8,1        | 3,8  |
| Гречка                 | 13,3 | 11,4  | 2,7  | 58,8      | 11,4       | 2,4  |
| Горох                  | 14,0 | 22,4  | 2,4  | 54,1      | 4,7        | 2,4  |
| Квасоля                | 14,0 | 23,2  | 2,1  | 53,8      | 3,6        | 3,3  |
| Соя                    | 10,0 | 36,5  | 17,5 | 26,0      | 4,5        | 5,5  |
| Соняшник <sup>1)</sup> | —    | 16,0  | 34,0 | 20,0      | 25,0       | 3,8  |

<sup>1)</sup> у % від сухої маси.

Людина для харчових і кормових цілей вирощує переважно крохмалисті рослини: рис, пшеницю, кукурудзу й ін. Однак у природі близько 90 % видів рослин мають насіння, багате на жир. Половину необхідного їй білка людина одержує з рослинних джерел.

Хімічний склад рослин залежить від видового складу, але в межах одного виду у різних сортів він може значно варіювати: вміст білка у зерні пшениці коливається від 9 до 26 %, кукурудзи – від 5 до 20, вівса – від 8 до 21, жита – від 9 до 19 %. Сучасний селекційний процес, направлений на одержання сортів, які поєднують високу урожайність з покращеною якістю – підвищеним вмістом відповідно вуглеводів, білка, жиру, алкалоїдів або інших господарсько цінних речовин.

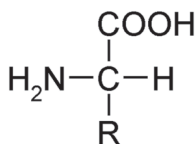
## 2.2. Амінокислоти

### 2.2.1. Структура та функції

Легкорозчинні азотовмісні органічні сполуки представлені в рослинах головним чином амінокислотами, амідами, амінами.

**Амінокислоти** – основні структурні одиниці білків і важливі субстрати метаболізму азоту в організмі. З амінокислот утворюються пурини, піримідини (з них далі – нуклеїнові кислоти), похідні піролу – порфірини, пептиди, білки, ферменти і багато інших речовин з високою фізіологічною активністю. При необхідності амінокислоти можуть бути використані і як джерело енергії шляхом окислення їх вуглецевого скелету.

Амінокислоти містять аміногрупу ( $-\text{NH}_2$ ) і карбоксильну групу ( $-\text{COOH}$ ). У білкових амінокислот аміногрупа розташована біля С-2 атому (за старою номенклатурою  $\alpha$ -атому), тому їх називають  $\alpha$ -амінокислотами. У всіх амінокислот (крім гліцину) С-2 атом має 4 різних замісники і тому є оптично активним, хіральним. Амінокислоти можуть існувати у вигляді пари оптичних антиподів *L* та *D*.



Прототип *L*- $\alpha$ -амінокислоти

До *L*-(*лівого*) ряду, у якого  $\text{NH}_2$ -група знаходиться зліва від осі, відносяться природні амінокислоти. *D*-(*правої*) амінокислоти зустрічаються рідко, наприклад, у клітинній стінці бактерій. Оптичні антиподи відрізняються також тим, що вони обертують площину поляризації праворуч (+) або ліворуч (–). Оптичні антиподи мають однакові хімічні і фізичні властивості, але в біохімічних (ферментативних) реакціях між собою реагують тільки хіральні партнери одного, наприклад, *L*-ряду.

*R*-бічні ланцюги, радикали – варіюють у різних амінокислот, саме *R*-радикали визначають індивідуальність амінокислот, що дозволяє поділити їх на 4 групи



(рис. 2.2). У **першій групі** радикал – це вуглеводний ланцюг, який надає амінокислоті гідрофобних властивостей (аланін, валін, лейцин, ізолейцин, пролін, фенілаланін). **Друга група** – неіонізована, поляризуєча група, до якої входять: сірковмісна меркаптогрупа (цистеїн, цистин, метіонін), гідроксигрупа (серин, треонін, тирозин), амід карбонової кислоти (аспарагін, глутамін) чи гетероцикл (триптофан). **Третю групу** складають амінодикарбонові кислоти (глутамінова та аспарагінова). **Четверта група** – діаміномонокарбонові, основні амінокислоти (лізин, аргінін, гістидин). Найпростіша амінокислота (гліцин) нетипова, оптично неактивна і не входить до жодної з вищевказаних груп.

Крім 20 білкових (протеїногенних) амінокислот, рослини містять у невеликих кількостях ще понад 200 видів вільних амінокислот. Вільні амінокислоти беруть участь у різних процесах обміну, в побудові небілкових сполук. У своєму обміні вільні амінокислоти пов'язані з білковими.

При написанні послідовності амінокислот у білках користуються скороченням у три або одну літеру: аланін – ала – (А), цистеїн – цис – (С).

У водних розчинах  $\alpha$ -амінокислоти дисоціюють, карбоксильна й аміногрупи несуть протилежні заряди, тобто вони існують у вигляді біполярних іонів, цвіттер-іонів. У кислому середовищі карбоксил нейтралізується, тому амінокислота реагує як катіон. В лужному середовищі, втрачаючи протони, амінокислота реагує як аніон.

Значення рН, при якому сумарний заряд амінокислоти дорівнює нулю, тобто молекула електронейтральна, називається **ізоелектричною точкою**. Такий стан характерний також і для білків. Якщо в білках багато кислих амінокислот, то і білок має кислу природу, білки з переважанням гідрофобних амінокислот мають гідрофобний характер і т. д.

Вищі рослини синтезують всі білкові амінокислоти. Тварини частину амінокислот синтезують самі, а частину повинні одержувати з їжею; такі амінокислоти називають **незамінними**. Незамінними є 10 амінокислот: аргінін, валін, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, триптофан, треонін, фенілаланін, гістидин. Біологічна цінність білків визначається вмістом незамінних амінокислот, і в першу чергу трьох найбільш дефіцитних: триптофану, лізину, метіоніну. Білки, до складу яких входять у певному співвідношенні всі незамінні амінокислоти, звуть **повноцінними**, такими є тваринні білки. Рослинні білки переважно **неповноцінні** і гірше засвоюються (табл. 2.2).

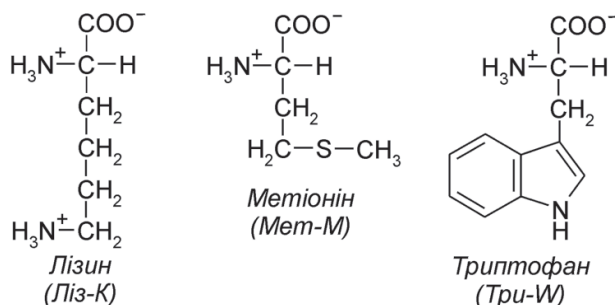
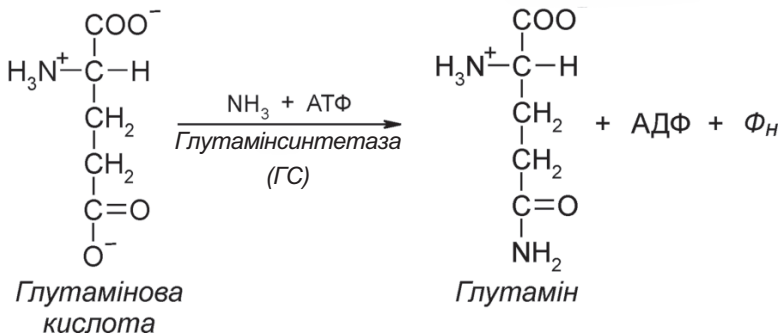


Рис. 2.2. Найбільш дефіцитні незамінні амінокислоти.

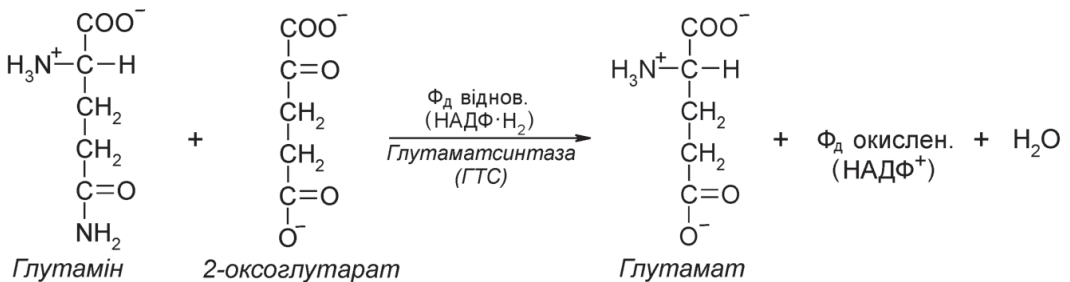


ланцюга шляхом: 1) відновного амінування, 2) з утворенням амідів, 3) переамінуванням. Аміак може засвоюватися рослиною з утворенням первинних амінокислот – глутамінової, аспарагінової амінокислот, аланіну, гліцину й амиду глутаміну. При синтезі глутамінової кислоти (глутамату) відбувається *відновне амінування* 2-оксоглутарату – проміжного продукта аеробного дихання. Каталізує цю реакцію фермент глутаматдегідрогеназа (ГДГ), який міститься і в коренях, і в листі рослин.

До 70-х років XX ст. вважали, що це основний шлях включення неорганічного азоту у формі  $\text{NH}_3$  у  $\alpha$ -амінний азот глутамінової кислоти і далі в азотний обмін рослин. Використання нових високочутливих методів визначення активності ферментів показало, що ключовий шлях асиміляції аміаку забезпечує послідовна дія двох ферментів – глутамінсинтетази (ГС) і глутаматсинтази (ГТС). Перша каталізує включення  $\text{NH}_3$  у глутамінову кислоту з утворенням амиду глутаміну.



Кофакторами цього ферменту служать катіони  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Mn}^{2+}$ ,  $\text{Co}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ . Фермент міститься у всіх органах рослин. Глутаматсинтаза (ГТС) каталізує відновне переамінування – перенос аміногрупи від глутаміна на 2-оксоглутарат з утворенням двох молекул глутамату. У листя донором електронів для ГТС служить ферредоксин ( $\text{Ф}_\text{д}$ ), в коренях цей фермент працює разом з нікотинамідним коферментом – ( $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$ ).



Вважають, що на світлі в листках при поглинанні рослиною як джерела азоту нітратів, більш активний шлях ГС–ГТС. Однак в темряві і при поглинанні як джерела азоту іонів амонію більш активна ГДГ. Внаслідок роботи кожного з цих шляхів як первинний продукт асиміляції азоту в рослинах нагромаджується глутамінова кислота.

Крім 2-оксоглутарової, акцепторами аміаку можуть бути й інші кето- і альдо-кислоти – щавлевооцтова, пірвіноградна, гліоксилева. За допомогою відповідних

ферментів відбувається їх відновне амінування з утворенням так званих первинних амінокислот – аспарагінової, аланіну, гліцину, але кількість їх невелика.

Другий шлях синтезу амінокислот зв'язаний з реакціями *переамінування* (транс-амінування). Аміногрупи від донорів переносяться на відповідні 2-оксокислоти з утворенням нових (вторинних) амінокислот. Ферменти, які каталізують ці реакції, звать амінотрансферазами (трансаміназами), вони працюють разом з піридоксаль-фосфатом (модифікованим вітаміном  $B_6$ ). У рослин донором аміногруп є переважно глутамінова й аспарагінова амінокислоти і їх аміди – глутамін і аспарагін, що вказує на їх центральну роль у кругообігу азоту. У процесі трансамінування аміногрупи переносяться на ті ж кето- і альдокислоти, які є первинними акцепторами аміаку.

Первинні амінокислоти і деякі вуглецеві ланцюги – проміжні продукти фотосинтезу і дихання є попередниками при біосинтезі інших протеїногенних амінокислот. Механізми реакцій можуть бути різними – від простого переамінування до перебудови вуглецевого ланцюга і введення нових функціональних груп.

### 2.3. Нуклеїнові кислоти

Нуклеїнові кислоти відкрив у 1868 р. швейцарський дослідник Ф. Мішер, але лише через століття після досліджень великого кола вчених з'ясували їх будову і функції. Нуклеїнові кислоти зберігають і передають генетичну інформацію і приймають безпосередню участь у біосинтезі білка.

**Нуклеїнові кислоти** – це полімери нуклеотидів. Кожен *нуклеотид* складається з трьох компонентів: фосфорної кислоти, п'ятивуглецевого цукру (рибози чи дезоксирибози) і похідних ароматичних сполук двох типів – піримідину і пурину.

Нуклеїнові кислоти є двох типів – ДНК (*дезоксирибонуклеїнова кислота*) і РНК (*рибонуклеїнова кислота*). ДНК клітини служить первинним носієм і нагромаджувачем генетичної (структурної) інформації, необхідної для синтезу всіх біологічних макромолекул. ДНК також містить регуляторну інформацію, яка визначає час, місце і об'єм біохімічного синтезу. Вторинні носії генетичної інформації (мРНК, тРНК, рРНК) переносять і реалізують її.

ДНК і РНК містять однакові пуринові основи: аденін і гуанін. До складу ДНК входять також дві піримідинові основи – тимін і цитозин, до складу РНК – цитозин і урацил. До складу ДНК входить цукор дезоксирибоза, РНК – цукор рибоза.

При з'єднанні пуринової або піримідинової основи з цукром утворюються нуклеозиди: аденін + рибоза → аденозин, гуанін + рибоза → гуанозин, цитозин + рибоза → цитидин, урацил + рибоза → уридин, тимін + дезоксирибоза → дезокситимідин, аденін + дезоксирибоза → дезоксиаденозин і т. д. Пурини приєднуються до цукру через атом азоту в положенні 9, піримідини – в положенні 1.

При приєднанні до нуклеозиду фосфорної кислоти утворюється його фосфорний ефір – нуклеотид. Залишок фосфорної кислоти приєднується до цукру в положення 5 чи 3. Якщо залишок фосфорної кислоти приєднується до аденозину, то утворюється аденозинмонофосфат (АМФ), до гуанозину – гуанозинмонофосфат (ГМФ), до уридину – уридинмонофосфат (УМФ) і т. д. Всі нуклеотиди – сильні кислоти, бо залишок фосфорної кислоти легко дисоціює. Нуклеотиди в клітині виконують різні функції: з аденозинтри-

фосфатом (АТФ) та аденозиндифосфатом (АДФ) пов'язані енергетичні процеси. Нуклеотиди є коферментами, наприклад, в окислювально-відновних реакціях беруть участь нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД) і нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ).

### 2.3.1. Структура і властивості ДНК

**Структура ДНК.** Нуклеотиди – це молекулярні цеглинки для побудови нуклеїнових кислот. Із великої кількості нуклеотидів виникають полінуклеотиди – ланцюги різної довжини. Роль містка між нуклеотидами виконує 5'–3' фосфодієфірний зв'язок, який з'єднує С–5' атом дезоксирибози (чи рибози) одного нуклеотида з С–3' атомом цукру другого. У зв'язку з цим полінуклеотидний ланцюг має певну спрямованість, полярність. Початком ланцюга вважають вільну групу ОН біля С–5' атома, кінцем – вільну С–3'–ОН групу. Полярність має фундаментальне значення для структури і функції ДНК. Полінуклеотидний ланцюг несе багато легко дисоціюючих фосфатних груп і в цілому має від'ємний заряд, тому в ядрі нуклеїнові кислоти зв'язані з лужними білками. Чим вище організований організм, тим довший у нього ланцюг ДНК і вища її молекулярна маса: у бактерій –  $10^9$ , у людини –  $3,8 \cdot 10^{10}$ . Хоча в основі ДНК лежать всього 4 дезоксирибонуклеотиди (дАМФ, дГМФ, дЦМФ, дТМФ), завдяки зміні їх кількості й послідовності розташування можливі безмежні кількості варіантів. Кожен організм має властивий йому нуклеотидний склад ДНК. Послідовність дезоксирибонуклеотидів у полінуклеотидному ланцюгу ДНК (*Sequenz*) – це її **первинна структура** (рис. 2.4, а). Саме в первинній структурі зберігається чи передається генетична інформація живого організму.

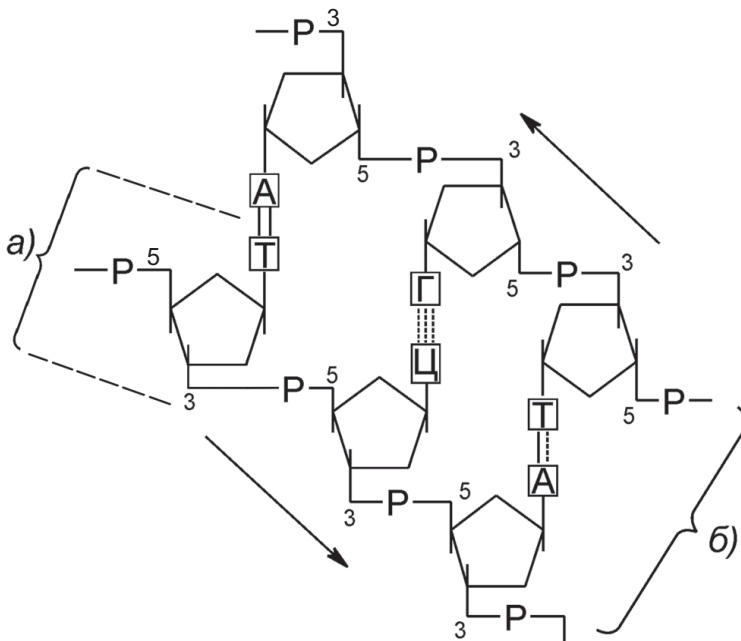


Рис. 2.4. Схема первинної (а) та вторинної (б) структур ДНК.



Американський вірусолог Д. Натане у 70-х роках розробив спосіб картування ДНК, принциповою основою якого є здатність рестрикуючих ферментів (рестриктаз) розривати молекули ДНК у специфічних ділянках.

У результаті локалізації точок розриву будують *рестрикційну карту*, що являє собою лінійну послідовність сайтів, у яких ДНК розщеплюється різними специфічними рестриктазами.

Процес розщеплення молекул ДНК за допомогою рестриктаз називають хімічною деградацією ДНК, або *методом секвенування*.

В кінці XX ст. завдяки успішному розвитку методів секвенування вдалось розшифрувати геноми багатьох організмів, у тому числі геном людини.

Відкриття вторинної структури ДНК – одне з найвидатніших досягнень біології XX століття, тому що одночасно був відкритий механізм передачі спадкової інформації. Англійський учений Є. Чаргафф (1950) установив універсальні кількісні закономірності нуклеотидного складу ДНК. Згідно правила Чаргаффа, молекулярні відношення аденіну і тиміну, тобто пуринові і піримідинові основи, представлені в ДНК в однаковій кількості і селективними парами:

$$\frac{A}{T} = \frac{G}{C} = 1$$

На основі кількісних правил Є. Чаргаффа, рентгеноструктурних досліджень препаратів ДНК, виконаних М. Уілкінсом і Р. Франклін, Дж. Уотсон та Ф. Крік в 1953 р. дійшли висновку, що, на відміну від білкової спіралі, ДНК є гігантською тісно переплетеною подвійною спіраллю. Подвійна спіраль – це **вторинна структура** ДНК (рис. 2.4, б). Два ланцюги, закручені один відносно другого, антипаралельні: проти 3' кінця одного ланцюга знаходиться 5' кінець другого. По краях ланцюга чергуються дезоксирибоза і фосфати. Відстань між ланцюгами 2 нм, що дозволяє всередині спіралі розташувати специфічні пари основ: гуанін  $\equiv$  цитозин, зв'язані трьома, і аденін = тимін – двома водневими зв'язками. Специфічність поєднання пар обумовлює комплементарність, тобто доповнення ланцюгів. Знаючи порядок розташування основ на одному ланцюгу, можна точно передбачити порядок їх розташування на другому ланцюгу. Кількість пар може коливатися від 5000 у простих вірусів до  $5 \cdot 10^9$  в хромосомі людини. У стабілізації вторинної структури ДНК, крім водневих зв'язків, приймають участь гідрофобні взаємодії між азотистими основами одного й того ж ланцюга. Крім того, іонізовані фосфатні залишки утворюють комплекси з оточуючими лужними білками (гістонами), металами ( $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ), а також водневі зв'язки з водою.

Нарешті, важливим фактором стабільності є властивість молекули ДНК утворювати різні суперспіралі, характерні для хромосом еукаріотів. У більшості прокаріотів, деяких вірусів, а також у хлоропластах і мітохондріях еукаріотів ДНК має вигляд кільця і не зв'язана з білками. Суперспіраль, а також кільцева форма – це **третинна структура ДНК**.

**Реплікація ДНК.** Молекули ДНК мають унікальну здатність до самоподвоєння, **реплікації**, механізм якої був уперше запропонований Дж. Уотсоном і

Ф. Криком. Завдяки реплікації з одної молекули ДНК утворюється дві, такі самі, як і материнська. За рахунок цього генетична інформація передається при поділі клітин. У прокаріотів, еукаріотів, у тому числі рослин, реплікація відбувається за одним взірцем, різниця лише в деталях.

В реплікації приймає участь значна кількість допоміжних білків і ферментів, головні серед них ДНК-полімерази. У спрощеному вигляді основні етапи реплікації зображені на рисунку 2.5.

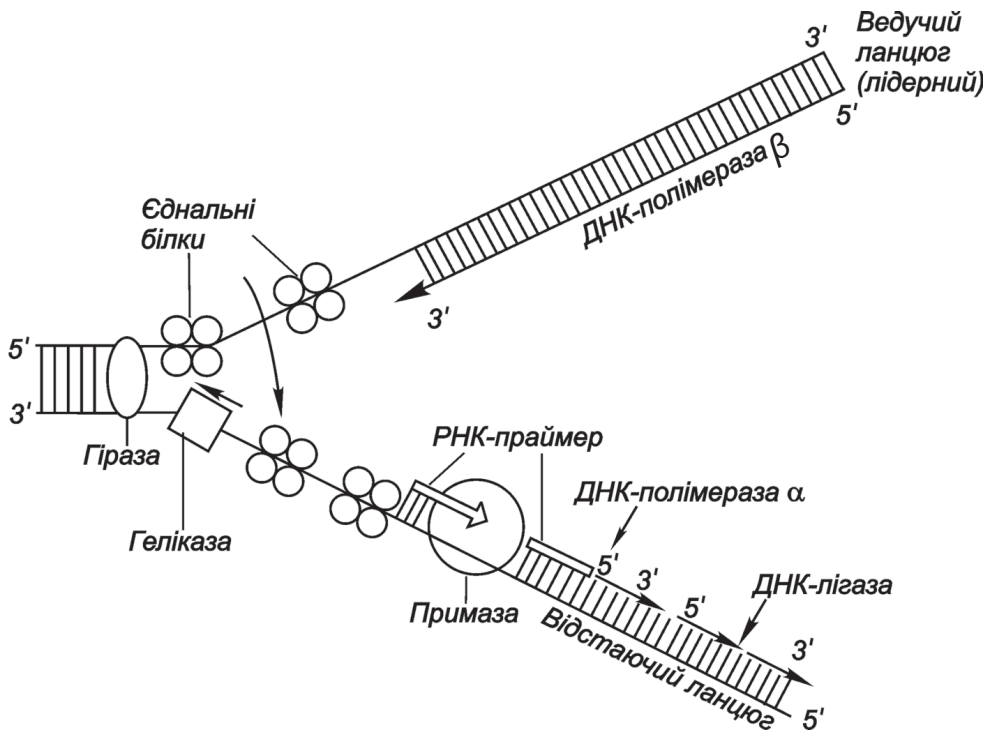


Рис. 2.5. Реплікація ядерної ДНК у клітині еукаріотів.

Стартові пункти реплікації одночасно утворюються в багатьох місцях ДНК. Ферменти гіраза і геліказа розплітають подвійну спіраль, утворюючи вилку з двох реплікаційних ланцюгів, які є матрицями для комплементарної побудови нових дочірніх антипаралельних ланцюгів ДНК. Оскільки в процесі приймають участь два старих ланцюги і утворюються два нових, йдеться про **напівконсервативну реплікацію**, внаслідок якої утворюється дві молекули ДНК. Роз'єднані ланцюги неоднакові: лідерний (ведучий), багатший піримідиновими основами, реплікується швидше, другий – відстаючий – трохи повільніше. На лідерному ланцюгу з допомогою фермента ДНК-полімерази β йде безперервний синтез комплементарного ланцюга в напрямку 5'–3'. На відстаючому спочатку з допомогою ДНК-примази прибудовується праймер, або стартер, – відрізок з 6–10 РНК-нуклеотидів, який пізніше вирізається. Далі ДНК-полімераза α починає комплементарний синтез дискретних коротких ланцюгів, які пізніше з'єднуються ДНК-лігазою. Обидві ДНК-полімерази здатні вирізати з ДНК

помилково вбудовані нуклеотиди і забудовувати дірки. Після завершення реплікації формуються дві нові подвійні спіралі.

При реплікації рідко, але бувають помилки, коли в новий ланцюг вбудовується не той дезоксирибонуклеотид (одна помилка на  $10^9$  пар основ). Більшість цих помилок виправляється шляхом *репарації*. За рахунок не виправлених помилок реплікації виникають мутації, еволюційні пристосування.

### 2.3.2. Структура і властивості РНК

**Рибонуклеїнова кислота (РНК)** – це полінуклеотид, до складу мононуклеотидів якого входять: цукор *D*-рибоза, залишок фосфорної кислоти й органічні основи – аденін, гуанін, цитозин, а замість тиміну – урацил. Принцип з'єднання мононуклеотидів у ланцюг аналогічний такому у ДНК. Деякі форми РНК набувають вторинної будови. Кількість мононуклеотидів у складі РНК коливається від  $10^2$  до  $10^4$ . РНК в клітині представлена формами, назви яких відображають виконувані ними функції: транспортна (тРНК), рибосомна (рРНК), інформаційна (іРНК) або матрична (мРНК), а також маловивчені – гетерогенна ядерна РНК та мала ядерна РНК. Перелічені форми РНК приймають участь у складному процесі синтезу білка.

**Транспортні РНК (тРНК)** мають відносно малі молекули, побудовані з 94 нуклеотидів. На тРНК в клітині припадає 25 % всіх РНК. Функція тРНК – активування амінокислот і їх транспорт до місця синтезу білка в рибосоми. Для кожної з 20 білкових амінокислот існує декілька різновидів специфічних до неї молекул тРНК. Молекула тРНК – це одинарний закручений ланцюг, вторинна будова якого нагадує лист конюшини (рис. 2.6). Відкрита частина ланцюга 5'-кінець і 3'-кінець розташовані на протилежних сторонах, або антикодона, три нуклеотиди якого комплементарні кодону певної амінокислоти на іРНК і зв'язуються з ним у процесі синтезу білка.

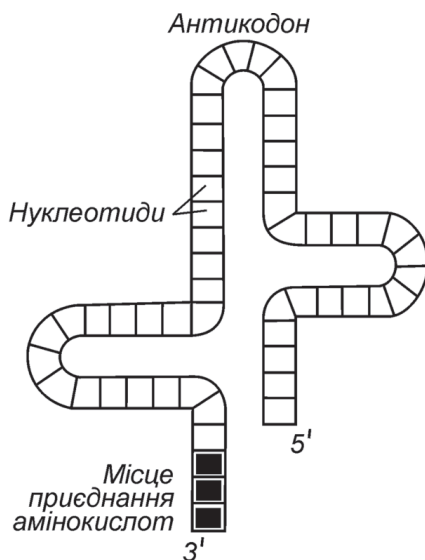


Рис. 2.6. Структура тРНК.

Специфічність окремої тРНК визначається як будовою антикодона, завдяки якому вона впізнає свій кодон на іРНК, так і здатністю зв'язуватися з амінокислотою, відповідною до антикодону. Ця здатність залежить від активуючих ферментів, які впізнають як певні амінокислоти, так і їх тРНК, тобто ці ферменти є ключовими при трансляції генетичної інформації. У всіх тРНК акцепторний 3'-кінець закінчується триплетом ЦЦА, амінокислоти приєднуються до 3' або 2'-ОН групи рибози останнього залишку аденозину, утворюючи аміноациладенілат. Звичайно клітини мають тРНК-синоніми, тобто кожній амінокислоті відповідають декілька тРНК, що свідчить про **виродженість коду**. Уже встановлено послідовність нуклеотидів у більше ніж 100 тРНК з про- та еукаріотів, у тому числі вищих рослин.

**Рибосомні РНК (рРНК)** – важливі структурні частини рибосом, де на них припадає до 65 % загальної маси. Рибосомні рРНК розрізняються молекулярною масою, послідовністю основ та їх співвідношенням. Рибосомні РНК мають вторинну структуру у вигляді коротких двоспіральних ділянок, з'єднаних одинарними ланцюгами.

**Інформаційна, матрична РНК (іРНК)** утворюється в ядрі в процесі транскрипції, дуже відрізняється довжиною ланцюга (100–1000 нуклеотидів), на неї припадає менше 5 % загальної РНК клітини. За своїм складом іРНК комплементарна до одного з ланцюгів ДНК, вона несе інформацію про послідовність амінокислот у певному білку. Більшість еукаріотичних генів і з них транскрибовані попередники іРНК (пре-іРНК) мають, крім кодуючих ділянок (ексони), багато ділянок, які не несуть генетичної інформації (інтрони). В процесі дозрівання (процесингу) інтрони вирізаються і утворюється дозріла іРНК. Послідовність нуклеотидів на 5'-кінці іРНК метильована, ніби заблокована “ковпачком”, а на 3'-кінці багатьох іРНК є довгий “хвіст” – послідовність (50–200) аденілових нуклеотидів (полі-А). Наявність “ковпачка” і полі-А “хвоста” імовірно продовжує життя іРНК: у прокаріотів іРНК не мають таких структур, тривалість їх існування не перевищує декількох хвилин. А у еукаріотів, чий іРНК мають “ковпачок” і полі-А хвіст, іРНК існує багато годин і навіть днів.

## 2.4. Білки

### 2.4.1. Загальна характеристика білків

Білки посідають особливе місце серед органічних сполук живих організмів. Структурні білки утворюють основу цитоплазми й органел живих кліток. *Білки-ферменти* каталізують усі біохімічні реакції. *Запасні білки* рослин – важливий компонент їжі людей і кормів тварин. За медичними нормами, потреба людей у білках складає 120 г на добу, і ніякими іншими речовинами замінити білки неможливо. Інша назва білків – протеїни (від греч. *протос* – перший, найважливіший) відображає уявлення про білок, як про основну речовину живої матерії.

Загальна кількість індивідуальних білків величезна. В організмі тварин на білки припадає біля 40–50 % сухої маси. Вміст білків в організмі більшості рослин відчутно менший: у вегетативних органах культурних рослин білки складають 5–15 % сухої маси, в зерні злаків – 10–20, у насінні бобових і олійних рос-

лин – 25–40 %. Елементарний склад білка пшениці (за Т. Б. Осборном) такий: вуглець 5,1–5,3 %, азот – 16,8–18,4, водень – 6,0–6,9, кисень – 21,7–23,0, сірка – 0,7–1,3 %. Деякі білки містять також фосфор (0,2–2 %), залізо, цинк, мідь та інші елементи. Метали зустрічаються переважно в білках-ферментах.

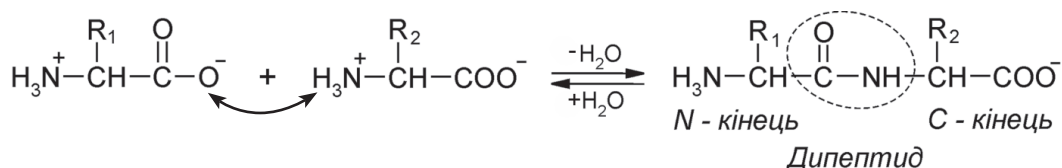
Середній вміст азоту в білках приймають рівним 16 %. Відносно постійний вміст цього елемента, характерного для всіх білків, дає можливість використовувати його для кількісного визначення вмісту білка у більшості рослин. Необхідно відносний вміст загального азоту в процентах перемножити на фактор перерахунку 6,25 ( $100 \div 16 = 6,25$ ). Але у пшениці цей коефіцієнт дорівнює 5,7, оскільки в білках пшениці середній вміст азоту 17,54 %, для рису коефіцієнт – 5,95.

**Білки** – високомолекулярні гетерополімери, побудовані з амінокислот. Їх специфічність у тому, що кожний конкретний білок має постійний амінокислотний склад і послідовність розташування амінокислотних залишків у білковій молекулі.

В клітинах у водному фізіологічному розчині молекули білків є полівалентними іонами, заряд яких залежить від заряду амінокислот, які входять до їх складу, від заряду бокових ланцюгів та ін. У лужних білків переважають амінокислоти з лужними групами (лізин, аргінін), у кислих – з карбоксильними (аспарагінова, глутамінова кислоти). Як і амінокислоти, білки мають *ізоелектричну точку* – значення рН, при якому вони перестають рухатися в електричному полі і здатні випасти в осад. Ці властивості, поряд з іншими, використовують для одержання індивідуальних білків у чистому вигляді.

## 2.4.2. Будова білків

Після того як було встановлено, що білки є полімерами амінокислот, виникло питання, як амінокислоти сполучені між собою в білку. А. Я. Данилевський вперше (1888 р.) вказав на наявність зв'язків  $\text{CO-NH}$  між амінокислотами. На початку ХХ ст. німецький хімік Е. Фішер синтезував білковоподібну сполуку з амінокислот, при цьому аміногрупа однієї амінокислоти реагувала з карбоксильною групою другої амінокислоти, утворюючи ковалентний зв'язок  $\text{CO-NH}$ , який він назвав **пептидним**.



При сполученні амінокислот утворюються полімери, які зуть **пептидами** або **білками** залежно від кількості амінокислотних залишків. Дипептид об'єднує дві амінокислоти, трипептид – три, олігопептид – до 20 амінокислотних залишків. Пептидні ланцюги, де більше 100 амінокислотних залишків і молекулярна маса перевищує 10000 Да, відносять до макропептидів, або білків. Функціональні групи пептидів, як правило, вступають у ті ж самі реакції, що й амінокислоти. У пептидах і білках розрізняють *N*-кінець, тобто кінець з вільною аміногрупою, і *C*-кінець з вільним карбоксилем  $\text{COOH}$ . Послідовність амінокислот у пептидах, білках домовились записувати починаючи з лівого *N*-кінця.



Олігопептиди можуть виконувати в організмі важливі біологічні функції. Наприклад, трипептид глутатіон, що містить залишки трьох амінокислот – глікокола, цистеїна і глутамінової кислоти, підпадає в організмі окисно-відновним перетворенням, чим регулює активність багатьох ферментів. Бактерії, гриби утворюють пептиди-антибіотики: граміцидин, валіномицин, які здатні переносити іони крізь мембрани. Отруйні пептиди містяться в грибах роду *Amanita*. Вітамін фолієва кислота також є пептидом.

Кількість білків у природі величезна, їх розмаїтість пов'язана з амінокислотним складом і порядком розташування амінокислот в ланцюгу. Теоретично з 20 білкових амінокислот може утворитися  $2 \cdot 10^8$  ізомерів. Однак у процесі еволюції збереглась лише обмежена кількість білків з необхідною стабільною і функціонально виправданою будовою.

Функціональні властивості білків закріплені генетично, визначаються складом і розташуванням амінокислот, а також просторовою будовою молекули в цілому. Для опису будови білків ввели поняття про первинну, вторинну, третинну і четвертинну їх будову.

**Первинна будова білкової молекули**, або *Sequenz* – це лінійна послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюгу, характерна для кожного типу білка (рис. 2.7).

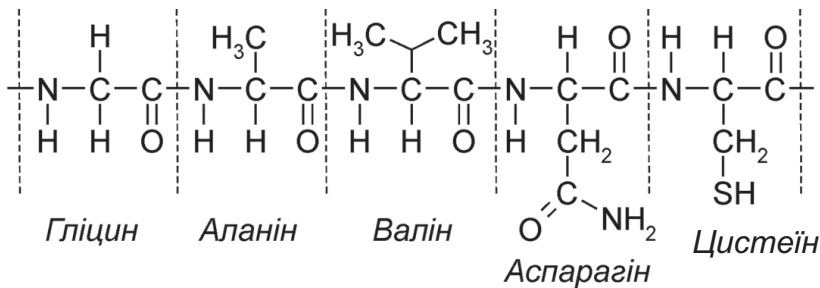
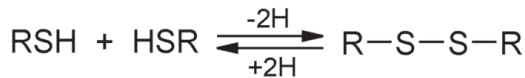


Рис. 2.7. Первинна структура білка.

Основний зв'язок первинної будови – жорсткий ковалентний пептидний зв'язок. Можуть бути присутні також поперечні дисульфідні зв'язки ( $-S-S-$ ), утворені SH-групами двох залишків амінокислоти цистеїну:



Вперше послідовність амінокислот у білку була встановлена роботами Ф. Сенгера (1951–1953 р.) у гормону інсуліну, нині первинна будова відома для багатьох білків.

**Вторинна структура білка** – це упорядковане самовільно відтворюване просторове розташування поліпептидного ланцюга.

Всі передумови для просторової вторинної будови, чи конформації, закладені в первинній будові білка. Найбільш поширеною вторинною будовою білка є  $\alpha$ -спіраль ( $\alpha$ -Helix), яку підтримують слабкі водневі зв'язки в межах одного поліпептидного ланцюга, але зв'язків утворюється максимальна кількість. Вони утворюються між атомом кисню карбоксильної групи однієї амінокислоти й атомом водню аміногрупи, розташованої через 4 амінокислотних залишки на сусід-

ньому витку спіралі. Бокові радикали амінокислот у  $\alpha$ -спіралі повернуті назовні і розташовані по обидва боки її осі.

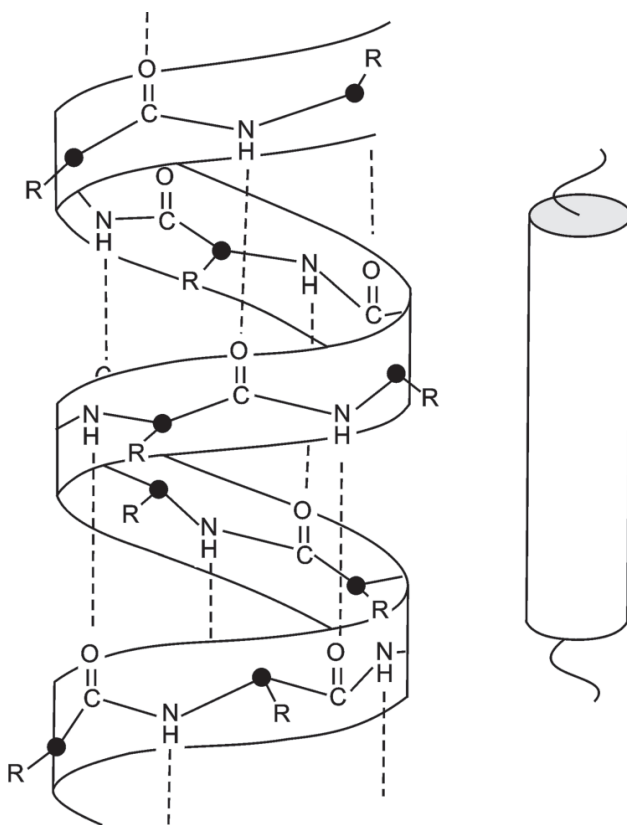


**Рис. 2.8.** Ділянка  $\alpha$ -спіральної структури білка (вторинна структура).  
Поруч циліндр – символічне позначення  $\alpha$ -спіралі.

Відомі й інші типи вторинної будови білків, наприклад,  $\beta$ -складчасті шари, у яких водневі зв'язки утворюються між складчастими ділянками ланцюгів або групою близько розташованих поліпептидних ланцюгів.

**Третинна будова білка** характеризується компактним розташуванням у просторі поліпептидного ланцюга в цілому (рис. 2.9).

Тривимірна структура білка високоспецифічна, унікальна і виникає унаслідок взаємодії бокових радикалів амінокислот (*R-груп*). Вона підтримується слабкими нековалентними зв'язками – іонними, водневими, але головним чином гідрофобними взаємодіями неполярних бічних груп. В утворенні третинної будови також беруть участь дисульфідні містки, утворюючи міцні ковалентні зв'язки.

Зв'язки, що підтримують третинну будову, досить легко руйнуються під впливом фізичних і хімічних змін у середовищі, наприклад, підвищення температури або підкислення середовища. Розрив зв'язків, які утворюють третинну будову, веде до денатурації білка, втрати білком біологічної активності.

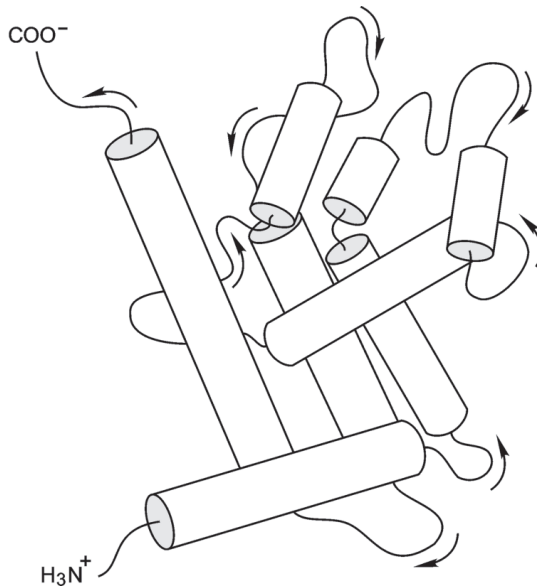


**Рис. 2.9.** Третинна будова білка.

Третинна будова має пряме відношення до форми молекули білка, що може бути різною – від ниткоподібної (фібрилярної) до кулястої (глобулярної). Три рівні структури мають всі білки.

При утворенні **четвертинної структури** об'єднується кілька (від 2 до 20) однакових чи різних поліпептидних ланцюгів для виконання специфічних біологічних функцій. Білки, які мають четвертинну будову, звуть олігомерами, а кожний окремий поліпептидний ланцюг зі складу такої молекули – субодиницею. Прикладом може бути білок вірусу тютюнової мозаїки, гемоглобін, ферменти – РНК-полімераза, глутаматдегідрогеназа, уреаза та ін.

Всі рівні будови білкової молекули пов'язані. Біологічна активність білків залежить від вищих рівнів їхньої структурної організації. Структура білка не тверда, застигла, а має певну рухомість. Зміни просторової будови (конформаційні зміни) мають у клітині фундаментальне значення, особливо для каталітичної активності ферментів і регуляції їх дії.

### 2.4.3. Класифікація білків

У клітинах, тканинах рослин і тварин виявлено величезну кількість білків. За основу їх класифікації прийняли форму молекули і фізико-хімічні властивості. Залежно від просторової будови (конформації) білки поділяють на лінійні й кулясті (глобулярні). У **лінійних** (склеропротейнів) поліпептидні ланцюги витягнуті паралельно вздовж однієї осі. Склеропротейни – це опорні і захисні речовини: білки волосся, пір'я, рогів, білки клітинних стінок рослин. У **глобулярних** білків поліпептидні ланцюги скручені і нагадують кулю. Глобулярні білки – це більшість білків клітин, в тому числі ферменти.

За складом білки поділяють на **прості**, побудовані тільки з амінокислот, і складні. У **складних** (протеїдів) в молекулі, крім амінокислот, є також небілкові сполуки (вуглеводи, ліпіди, нуклеїнові кислоти). Небілкову частину складних білків звуть **простетичною групою**.

Прості білки розділяють на групи за розчинністю, складні – за складом небілкової частини молекули. Прості білки – це головним чином запасні білки насіння, при проростанні після ферментативного розкладу їх амінокислоти використовуються для росту проростка. Запасні білки мають важливе господарське значення як їжа людей і корми для худоби. **До простих білків відносять** альбуміни, глобуліни, проламіни, гістони, протаміни. Альбуміни поширені в природі, їх багато в цитоплазмі рослинних і тваринних клітин. Роль альбумінів як запасних білків другорядна.

*Глобуліни* – це головні запасні білки насіння дводольних, є вони й у насінні олійних рослин. У насіння квасолі на фазеолін припадає 50 % усіх запасних білків. У насінні гороху знаходиться легумін. Однак легуміноподібні білки знаходяться також в насінні небобових – бавовнику, рису.

*Проламіни і глютеліни* – це основні запасні білки тонконогових. У однодольних вони заміняють типові для дводольних глобуліни. Проламіни не розчиняються у воді, але розчинні в 70 % етиловому спирті. Проламіни містять багато залишків амінокислот проліну і глутаміну, але мало сірковмісних амінокислот (лізин, цистеїн, метіонін), тому вони бідні сіркою, їх біологічна цінність не така висока. До проламінів відноситься зеїн (на нього припадає 60 % усіх запасних білків зерна кукурудзи). Овес містить гордеїн, зерно жита і пшениці – гліадин.

Глютеліни містяться в насінні і зелених частин рослин тонконогових. У рису, вівса глютеліни – основні запасні білки насіння.

До *складних білків* відносяться глікопротеїни, ліпопротеїни, фосфопротеїни, нуклеопротеїни і металопротеїни.

*Глікопротеїни* – складні білки, до яких входять вуглеводи або їх похідні. Глікопротеїни виконують різні функції – входять до складу мембран, де відіграють важливу роль у процесах розпізнавання (лектини), входять до складу деяких ферментів (пероксидаза, глюкозооксидаза й ін.).

*Ліпопротеїни* – група складних білків, що містять жироподібні речовини – ліпіди. Вони – обов'язковий компонент усіх клітинних мембран. Фосфопротеїни містять ортофосфорну кислоту. Вони беруть активну участь у живленні молодих організмів – це казеїн молока, вітелін яєць та ін. Деякі фосфопротеїни мають ферментативну активність (пепсин, фосфорилаза та ін.).

*Нуклеопротеїни* – складні білки, що містять білки і нуклеїнові кислоти. Білковий компонент звичайно представлений гістонами, протамінами й іншими простими білками. Нуклеїнові кислоти – це рибонуклеїнова кислота (РНК) і дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК).

*Металопротеїни* – це комплекс іонів металів з білками, у яких метали є складовою частиною білкових молекул. До металопротеїнів також відносяться білки, що мають металозв'язуючі простетичні групи, наприклад, порфіринова група у хлорофілі, гемоглобіні. До складу металопротеїнів входять Си, Fe, Zn, Мо та ін.

До типових металопротеїнів відносяться багато ферментів (цитохромоксидаза), переносники електронів (пластоціанін) та ін.

#### 2.4.4. Синтез білків

У процесі синтезу білків реалізується генетична інформація, закодована у вигляді послідовності нуклеотидів у ДНК. **Ген** – це структурна і функціональна одиниця генетичної інформації, ділянка молекули ДНК. У геномі рослин міститься 10000–30000 генів, на кожен ген припадає 600–1200 нуклеотидів. Гени відрізняються один від одного чергуванням пар нуклеотидів. Усі процеси, що відбуваються в клітині, знаходяться під генетичним контролем. Гени кодують інформацію про структуру молекул білка. Розрізняють гени структурні і регуляторні. **Структурний ген** (цистрон) – це послідовність нуклеотидів у ДНК, що визначає структуру якого-небудь специфічного поліпептидного ланцюга. **Регуляторні гени** утворюють комплекси з речовинами-регуляторами, забезпечують тривалість і продуктивність біосинтезів.

Спосіб запису генетичної інформації через певну послідовність нуклеотидів називається **генетичним кодом**. Кожна з 20 білкових амінокислот кодується групою з трьох нуклеотидів, отже, генетичний **код триплетний**. Триплети нуклеотидів у молекулі іРНК, що відповідають певним амінокислотам, називаються **кодонами**, а комплементарні їм триплети нуклеотидів у молекулі тРНК, що переносять амінокислоту до місця синтезу білка, – **антикодонами**. Усього існує 64 кодони (триплети), з них 61 триплет кодує 20 амінокислот, тобто одну й ту ж амінокислоту можуть кодувати різні триплети.

Синтез білка, крім генетичної інформації, закладеної в геномі, вимагає координованої взаємодії більше 150 макромолекул. Він здійснюється двома процесами, розділеними в просторі і часі: процесом транскрипції і процесом трансляції.



**Транскрипцією називають** перенос інформації з двохланцюгової молекули ДНК на одноланцюгову молекулу іРНК. Транскрипція – це експресія гена, що відбувається тільки у певний час і пов'язана з активацією гена. При транскрипції послідовність нуклеотидів ДНК переводиться в послідовність нуклеотидів рухливої копії гена іРНК, далі в процесі трансляції за допомогою іРНК відтворюється послідовність амінокислот певного поліпептидного ланцюга (білка).

В ядрі рослинних клітин у каталізі транскрипції беруть участь ферменти: ДНК-залежні РНК-полімерази I, II, III. РНК-полімераза I каталізує транскрипцію різних рРНК, РНК-полімераза II – транскрипцію попередників і РНК, РНК-полімераза III – утворення всіх тРНК і деяких рРНК.

**Трансляція** відбувається в рибосомах – субмікроскопічних рибонуклеобілкових часточках цитоплазми, пластид, мітохондрій. Рибосоми складаються з двох субодиниць: великої і малої, здатних самоасоціюватися в єдину монорибосому. В кожній субодиниці знаходиться рибосомна РНК і багато різних білків, одні функціонують як ферменти, інші – як регуляторні і допоміжні фактори. Для роботи цього складного макромолекулярного комплексу необхідна присутність іонів і певне значення рН середовища.

Першим етапом трансляції є активування кожної з 20 білкових амінокислот за участю “своїх” тРНК. Реакції допомагає фермент аміноацил-тРНК-синтетаза (арсаза). Кожний з ферментів арсаз специфічний до двох партнерів – амінокислоти і “правильної” тРНК.

Синтез білка на рибосомі (трансляцію) прийнято розділяти на три стадії: ініціацію, елонгацію, термінацію. **В ініціації** (початку) беруть участь: а) рибосома, дисоційована на дві субодиниці – малу і велику, б) ініціююча тРНК, навантажена стартовою амінокислотою метіоніном (метионил-тРНК), в) зріла іРНК, г) білкові фактори ініціації, д) джерело енергії – гуанозинтрифосфат (ГТФ).

Метионіл-тРНК реагує з білковим фактором ініціації, зв’язаним із ГТФ, і асоціюється з малою субодиницею рибосоми. Потім 5-’кінцем, де розташована шапочка (сар), до них приєднується іРНК, також зв’язана з білковими факторами ініціації. Виниклий комплекс поєднується з великою субодиницею рибосоми. За рахунок енергії ГТФ у рибосомі відбуваються конформаційні зміни, виникає два функціональних центри зв’язування молекул – аміноацильний (*A*) і пептидильний (*P*).

На пептидильному центрі (*P*) з ініціюючим кодоном АУГ за допомогою антикодона встановлюється метіонінова тРНК частина білкових факторів звільнюється, а частина комплексу, що залишилася, готова до **елонгації** (подовження). Початком елонгації вважають момент, коли аміноацильну (*A*) ділянку займе наступний триплет іРНК і до нього приєднається відповідна аміноацил-тРНК, зв’язана з ГТФ, і білковий фактор елонгації. Перша амінокислота є *N-кінцем* синтезованого поліпептидного ланцюга. Подовження ланцюга починається з утворення пептидного зв’язку між карбоксилем метіоніну й аміногрупою амінокислоти, що займає *A*-ділянку. У реакції як фермент бере участь пептидилтрансфераза. Метіонін відокремлюється від своєї тРНК, яка залишає *P*-ділянку і переходить у цитоплазму. Новостворений дипептид виявляється приєднаним до тРНК, яка потім переходить (транслокується) з *A* ділянки на *P* ділянку. При цьому ділянка *A* звільняється. Рибосома – це механохімічна система, що рухаючись, як мускул, просувається на один триплет іРНК у напрямку 5’→3’. Переміщення забезпечуються енергією за рахунок гідролізу ГТФ до ГДФ і залишку фосфорної кислоти.

Далі на *A*-ділянку надходить аміноацил-тРНК з антикодоном, комплементарним третьому кодону іРНК; між дипептидом і третьою амінокислотою утворюється пептидний зв’язок. Трипептид переміщується з *A*-ділянки на *P*-ділянку і т. д. Рибосома продовжує рухатися уздовж іРНК, і з кожним циклом пептидний ланцюг росте на один амінокислотний залишок. Процес елонгації відбувається за участю іонів  $Mg^{2+}$ ,  $K^{+}$ , білкових факторів елонгації і ГТФ. **Термінація** (закінчення синтезу поліпептидного ланцюга) відбувається тоді, коли рибосома, переміщуючись від кодона до кодона по ланцюгу іРНК, досягне кодона термінатора, що не кодує амінокислот, а служить сигналом термінації. Кодони-термінатори пізнаються особливими білками-термінаторами і зв’язуються з ними. Це викликає дисоціацію поліпептидного ланцюга від тРНК, звільнення іРНК, поділ рибосоми на дві субодиниці. Субодиниці рибосоми здатні вступити в новий цикл і з’єднуватися знову тільки після утворення нового комплексу ініціації. У більшості випадків з однією іРНК зв’язано 5–30 рибосом (полісоми), тому одночасно синтезується багато поліпептидних ланцюгів. На рибосомі білки синтезуються як лінійний ланцюг, а після звільнення вони спонтанно отримують тривимірну форму. Це тривимірне унікальне розташування атомів



у молекулі називають **конформацією**. Швидкість синтезу поліпептидного ланцюга при трансляції досить велика: у бактерії *E. coli* з'єднується 10–20 амінокислот у секунду, в еукаріотів – повільніше. Швидкість транскрипції і трансляції узгоджені в часі і просторі.

Поліпептиди, синтезовані на вільних рибосомах, залишаються в основному в цитоплазмі. Ті з них, що будуть функціонувати як ферменти, піддаються хімічній модифікації (ацетилюванню, глікозилюванню і т. п.), у деяких відщеплюється частина амінокислот.

Поліпептиди, утворені на ендоплазматичному ретикулумі, транспортуються в інші компартменти: ядро, хлоропласти, мітохондрії, клітинну стінку, вакуолі. Вони повинні бути забезпечені “пізнавальними знаками”, що дозволяє їх сортувати, знаходити місце призначення, інтегруватися там. Звичайно на *N-кінці* вони несуть сигнальну чи трансфер-послідовність. Трансфер-послідовність допомагає їм не тільки проникнути через біологічні мембрани, але і досягти своєї мети, після чого ця послідовність ферментативно відщеплюється, тобто поліпептиди синтезуються як пробілки.

### 2.4.5. Гідроліз білків

У процесі життєдіяльності, у рамках підтримки клітинного “домашнього господарства” і в результаті пристосування до мінливих умов зовнішнього середовища, одні речовини стають більш необхідними клітині, ніж інші. Запаси речовин, енергії та простір у клітині обмежені, тому непотрібні молекули розпадаються, продукти розпаду частково реутилізуються. Постійному розпаду і відновленню піддаються також білки. **Гідроліз білків** – це комплекс послідовних реакцій, здійснюваних протеолітичними ферментами – протеазами, пептидгідролазами. Білки, призначені до гідролізу, маркуються невеликим білком убіквітином. Убіквітин складається з 76 амінокислотних залишків, малоспецифічний, за допомогою АТФ утворює ковалентний зв'язок з білком. Розкладання білків відбувається в протеосомах – великому комплексі з 15–20 АТФ-залежних протеаз, які впізнають маркований білок, гідролізують його, а убіквітин звільнюється неушкодженим. Протеази за місцевим розривом поліпептидного ланцюга поділяють на ендо- і екзопептидази. *Ендопептидази* впливають на центральну частину поліпептидного ланцюга, розщеплюючи його в специфічному місці на більш дрібні фрагменти. Ендопептидази присутні в організмі в основному у вигляді своїх попередників –проферментів, здатних активуватися в певних умовах (папаїн із плодів динного дерева, пепсин шлункового соку).

*Екзопептидази* відщеплюють амінокислоти з вільного *C*- чи *N-кінця* поліпептидного ланцюга і називаються відповідно карбокси- чи амінопептидазами. Дія екзо- і ендопептидаз при гідролізі білків добре узгоджена, і за короткий час білок розпадається на окремі амінокислоти. Розпад білків до амінокислот називають **вторинним шляхом утворення амінокислот**. Особливо швидко розпадаються запасні білки у проростаючому насінні.

Амінокислоти, що утворилися при розпаді білків, частково пересуваються до місць утворення нових білків. Але значна частина амінокислот піддається подальшим катаболічним перетворенням: дезамінується з утворенням кетокислот і  $\text{NH}_3$ . Кетокислоти надалі можуть використовуватися в процесі дихання. Аміак реасимілюється з утворенням нових амінокислот і амідів, що використовуються на місці

утворення, чи переносяться в інші клітини, тканини. У деяких рослин (щавель, бегонія) аміак нейтралізується органічними кислотами з утворенням їх амонійних солей. У грибах аміак знешкоджується, входячи до складу сечовини.

Оскільки в більшості ґрунтів азот міститься в недостатній кількості, рослини використовують атоми азоту дуже ощадливо, багато разів передаючи їх з одних сполук в інші.

## 2.5. Ферменти

### 2.5.1. Ферменти як каталізатори

**Ферменти** (ензими) – це спеціалізовані білки, що специфічно і винятково ефективно каталізують біологічні реакції. Уперше їх знайшли при вивченні процесів бродіння, що і відбилося в назві (від лат. *fermentum* – бродіння, закваска, від грец. *enzyme* – закваска, опара). Партнер у реакції, на який впливає фермент, називається **субстратом**, а метаболіт, що утворюється, називається **продуктом реакції**.

Ферменти функціонують у всіх живих організмах. Одна клітина містить до ста тисяч молекул ферментів, що каталізують 1000–2000 хімічних реакцій, тобто на кожен процес припадає 50–100 молекул ферментів.

Білки ферментів мають молекулярну масу  $10^4$ – $10^6$  Да, можуть містити один поліпептидний ланцюг (протомер), але частіше є олігомерами з декількох протомерів (субодиниць). Ферменти мають стійку просторову структуру, зміна чи втрата якої супроводжується зміною каталітичної активності, а іноді впливає на специфічність у виборі субстрату.

Тільки з білка складаються ферменти групи гідролаз, у них функціональні групи утворюються з різних амінокислот, і саме вони вступають у реакцію із субстратом. Більшість ферментів, крім білкової частини – **апоферменту**, містять і небілковий компонент (молекулярна маса 100 Да) – **кофермент** або **простетичну групу**, що безпосередньо реагує із субстратом. Однак самі по собі без білка ні кофермент, ні простетична група реакції не каталізують. Якщо небілковий компонент легко відокремлюється від білка, його називають коферментом (наприклад, НАД<sup>+</sup>, НАДФ<sup>+</sup>). Коферменти – це в більшості вітаміни чи їх похідні. Для коферментів характерне те, що під час ферментативної реакції вони переходять від одного апоферменту до іншого. Молекулу ферменту в цілому називають **холоферментом**: холофермент → апофермент + кофермент. Небілкову частину ферменту, що тісно зв'язана з білком і виступає на його поверхню, називають **простетичною групою** (наприклад, гем, флавіннуклеотиди). Кофакторами ферментів є іони металів (Zn, Fe, Mo й ін.).

Специфічність до субстрату визначає білок, а одна і та ж простетична група, як і кофермент, залежно від того, з яким білком зв'язані, реагують з різними субстратами: гем у складі простетичної групи цитохромоксидази редукує молекулярний кисень, а в складі каталази – редукує H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>.

У клітині більшість ферментів вибірково зв'язані з певними органоїдами – ядрами, пластидами, мітохондріями і т. д. Так, майже усі ферменти гліколізу виявляються в цитоплазмі, а ферменти циклу трикарбонових кислот – у мітохондріях.

### 2.5.2. Механізм ферментативного каталізу

Молекули ферментів у порівнянні із субстратом – велетні: молекулярна маса ферментів –  $10^5$  Да, а середня молекулярна маса субстратів –  $10^2$ – $10^3$  Да, тому в акті каталізу з молекулою субстрату взаємодіє невелика ділянка молекули ферменту – його активний центр. **Активний центр** – це тривимірна порожнина, кишеня поблизу поверхні між звинин поліпептидного ланцюга, де зв'язується субстрат і відбувається каталітична реакція. У представника протомірних ферментів протеаз – папаїну з плодів папаї – активний центр утворений ділянкою поліпептидного ланцюга з 80 амінокислот, для каталітичної активності на цій ділянці важливими є одна сульфгідрильна ( $-SH$ ) і одна карбоксильна ( $-COOH$ ) групи. У двохкомпонентних ферментів активний центр утворюється при взаємодії білка і небілкових компонентів. Амінокислоти, що формують активний центр, не обов'язково знаходяться поруч у поліпептидному ланцюзі, але часто належать різним ланцюгам, а центр формується в результаті вигинів і перекручування поліпептидних ланцюгів. Активний центр умовно поділяють на дві зони – **зону зв'язування і позиціювання** субстрату і **каталітичну**, де каталітичні групи перетворюють субстрат у продукт реакції.

Субстрат і активний центр комплементарні за формою і полярністю, що забезпечує специфічність ферментативної реакції. В активному центрі можуть міститися також коферменти і метали, необхідні для акту каталізу. Деталі каталітичного механізму у різних ферментів неоднакові: це може бути кислотно-лужний каталіз, електрофільний чи нуклеофільний каталіз, деформація основного стану шляхом електростатичного чи механічного розтягування субстрату. Це веде до прискорення реакції і перетворення фермент-субстратного комплексу у фермент-продукт комплекс, що розпадається. Денатурація ферментного білка веде до втрати ферментативної активності.

**Специфічність ферментативного каталізу** – одна з найважливіших властивостей живої матерії, яка забезпечує жорстку упорядкованість біохімічних реакцій. У кожного ферменту є специфічність до типу каталізованої реакції і специфічність стосовно субстрату. Специфічність до типу реакції полягає в тому, що кожен фермент каталізує певну реакцію чи групу реакцій одного типу. **Субстратна специфічність** полягає в тому, що фермент атакує субстрат певної хімічної структури. Субстратна специфічність може бути абсолютною, якщо фермент каталізує перетворення суцього однієї речовини, і відносною, якщо перетворенням піддається невелика група речовин із близькою будовою і властивостями. Прикладом ферменту з абсолютною специфічністю може бути уреаза, яка гідролізує тільки одну речовину – сечовину на аміак і вуглекислий газ. Відносну специфічність мають ліпази, що гідролізують різні жири (триацилгліцероли), протеїнази, що розщеплюють велике число різних білків, однак гідроліз різних субстратів відбувається з різною швидкістю. Через високу специфічність практично для кожного субстрату чи для кожного перетворення є індивідуальний фермент, чим і пояснюється їх велика кількість.

### 2.5.3. Кінетика ферментативного каталізу

Спонтанні реакції протікають дуже повільно, тому що для переходу всіх реагуючих речовин в активний стан необхідний певний запас кінетичної енергії – **енергії активації**. Суть ферментативного каталізу в тому, що в результаті утворення проміжних

комплексів – фермент-субстрат, фермент-продукт – знижується вільна енергія активації в порівнянні з некаталізованою реакцією (рис. 2.10). У результаті зниження енергії активації швидкість реакції в закритій системі може збільшуватися в  $10^8$ – $10^{10}$  раз. Процес ферментативного перетворення субстрату в продукт складається з декількох фаз: приєднання ферменту до субстрату, у результаті субстрат, змінюючись, стає реакційно-здатним. Далі відбувається сама реакція, потім кінцеві продукти відокремлюються від ферменту, нарешті, сам фермент може знову реагувати з новою молекулою субстрату.

Швидкість ферментативних реакцій залежить від багатьох факторів; одним з найважливіших є **концентрація субстрату**. При дуже низькій концентрації субстрату швидкість реакції мала, але в міру збільшення його концентрації швидкість наближається до плато. Максимальна швидкість ( $V_{max}$ ) настає тоді, коли всі молекули ферменту, утворивши фермент-субстратний комплекс, наситилися субстратом.

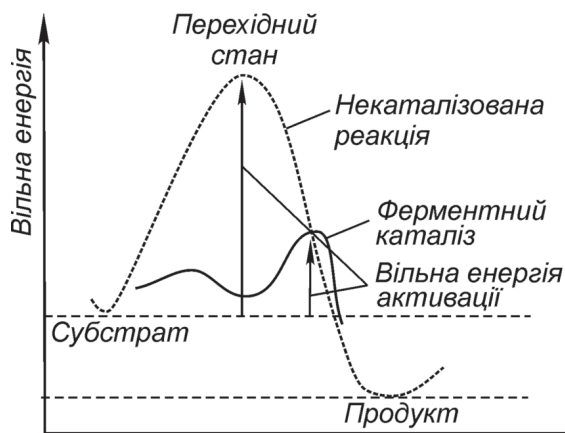


Рис. 2.10. Крива енергії активації реакції без каталізатора і з каталізатором-ферментом.

Прикладом високоактивних ферментів можуть бути рибулозобісфосфат-карбоксилаза і фосфоенолпіруват-карбоксилаза, що беруть участь у фотосинтезі і діють при низькій концентрації  $\text{CO}_2$ -субстрату.

Швидкість ферментативних реакцій залежить від рН середовища. Кожен фермент має своє оптимальне рН, відхилення в лужну чи кислу зону від рН-оптимума сповільнює чи зовсім зупиняє дію ферменту.

Швидкість ферментативних реакцій, як і всіх хімічних реакцій, росте при підвищенні температури. Для більшості ферментів при підйомі температури на кожні  $10^\circ$  швидкість ферментативних реакцій подвоюється, але при температурі вище  $50$ – $60^\circ\text{C}$  більшість ферментів інактивується. Зниження швидкості реакцій при високих температурах пов'язане з тепловою денатурацією білка. Від впливу низької температури на ферменти залежить стан спокою та активність росту рослин.

Речовини, що знижують швидкість ферментативної реакції або зумовлюють повну її зупинку, називаються **інгібіторами**. Інгібітори й активатори дуже важливі для внутрішньоклітинної регуляції активності ферментів. Широко застосовувані в сільському господарстві *інсектициди* і *гербіциди* є інгібіторами ферментів.

**Інтернаціональною одиницею** будь-якого ферменту є **катал** (кат) – це така кількість ферменту, що в оптимальних умовах ( $t^\circ$ , pH і т. д.) каталізує перетворення 1 моля субстрату за секунду. У практиці мають справу з мікрокаталом ( $\mu_{\text{кат}}$ ) і нанокаталом ( $n_{\text{кат}}$ ). Якщо відома молекулярна маса ферменту, можна визначити його молекулярну активність (число обертів): скільки молекул субстрату перетворюється як активним центром ферменту за одиницю часу.

#### 2.5.4. Регуляція ферментного апарату клітини

Дивовижним у живій клітині є те, що всі реакції в ній жорстко погоджені і регулюються. У клітині індивідуальні ферменти розташовуються і діють у певних органах, компартментах відповідно до виконуваної функції: у ядрах знаходяться ферменти синтезу нуклеїнових кислот (ДНК- і РНК-полімерази). У стромі хлоропластів діють рибулозобіфосфаткарбоксилаза й інші ферменти, що беруть участь у синтезі вуглеводів із  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ . У мембранах хлоропластів містяться АТФази і переносники електронів, що беруть участь у перетворенні світлової енергії в енергію хімічних зв'язків. Вакуолі містять гідролітичні ферменти – протеази, рибонуклеази, глікозидази, фосфатази, у клітинній стінці знаходяться пероксидази, глікозидази. Таке чітке просторове розміщення ферментів у клітині сприяє погодженості їх дії.

Робота ферментів упорядкована також завдяки тому, що окремі біохімічні реакції поєднуються в метаболічному шляху, де продукт однієї реакції служить субстратом наступної, і так по всьому шляху. Хоча більшість реакцій метаболічних шляхів оборотні, у дійсності оборотність метаболічних шляхів мінімальна, оскільки кожен метаболіт використовується швидко в наступній реакції. Важливо також те, що в здоровому організмі непотрібних продуктів накопичується дуже мало, клітина синтезує необхідні продукти в необхідній кількості, уникаючи даремних витрат речовини й енергії.

Регуляція ферментного апарату клітини здійснюється двома шляхами: регуляцією біосинтезу білків і зміною їх активності. Обидва механізми в результаті дають один ефект – зміну швидкості каналізованої реакції. Рівень синтезу ферментних білків, як і будь-яких білків, визначається генетично. Регуляція активності ферментів залежить від багатьох внутрішніх і зовнішніх факторів. У клітині факторами, що лімітують роботу ферментів, є доступність субстрату, кофакторів, проміжних донорів, акцепторів, активаторів, інгібіторів, тому швидкість роботи ферментів у більшості випадків далека від максимуму.

Найважливішим способом регуляції ключових ферментів, що діють на початку чи близько до початку метаболічних шляхів чи в точках їхнього розгалуження, є регуляція алостеричного типу. Ферменти, здатні до алостеричного регулювання, називають **алостеричними**. У більшості таких ферментів, крім каталітичного центру, сформувалися особливі регуляторні центри – **алостеричні центри**. До алостеричних центрів можуть оборотно приєднуватися речовини ефектори (регулятори), після чого змінюється просторова структура ферменту і, як наслідок, зростає чи зменшується його активність. Одним зі шляхів регуляції алостеричних ферментів є **ретроінгібування** – пригнічення кінцевим продуктом того метаболічного шляху, що починається з реакції, яка каталі-

зується даним алостеричним ферментом. Діючи на алостеричний фермент як негативний ефектор, кінцевий продукт виключає не тільки стартову реакцію, але і весь метаболічний шлях; це дуже ощадливо. Якщо через вичерпання в клітині запасу даного кінцевого продукту знову виникає потреба в ньому, то речовина-активатор включає ключовий алостеричний фермент. Так, у процесі гліколізу пусковим алостеричним ферментом служить фосфофруктокіназа, її алостеричними регуляторами можуть бути АМФ, лимонна кислота, неорганічний фосфат і інші речовини.

Алостерично регулюються і ланцюги метаболічних реакцій, здатні до розгалуження. Звичайно це відбувається за участю алостеричних ізоферментів. **Ізоферменти** мають однаковий субстрат, специфічність, розрізняються вони тільки за структурою. Як показано на рисунку 2.11, амінокислоти лізин і треонін синтезуються з одного попередника 4-фосфоаспартату, що утворюється шляхом фосфорилування аспартату за участю АТФ і ферменту аспартат-кінази. Як інактивується цей фермент у випадку надлишкового синтезу однієї з амінокислот? Вихід – у наявності двох ізоферментів аспартат-кінази, один із яких інактивується у випадку надпродукції лізину, інший – треоніну.

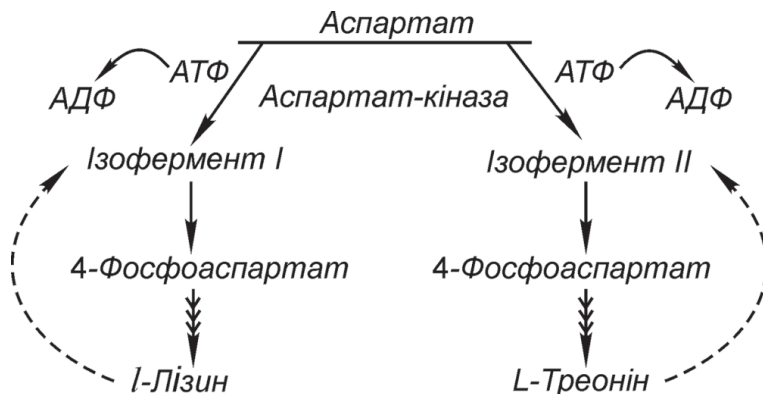


Рис. 2.11. Регуляція біосинтезу амінокислот лізину і треоніну.

Більшість ізоферментів побудовані з декількох субодиниць від 2 до 20, які не завжди ідентичні. Взаємодія між субодиницями впливає на активність усього комплексу. Така кооперативна взаємодія спостерігається, наприклад, при зв'язуванні кисню гемоглобіном. Деякі регуляторні ферменти можуть модифікуватися шляхом фосфорилування, коли фосфорильована форма активна, а нефосфорильована – неактивна. Цей контрольний механізм вимагає витрат енергії АТФ.

Протеїнкінази і протеїнфосфатази, що регулюють ступінь фосфорилування білків, є компонентами усіх відомих сигнальних ланцюгів, а сигналами для них служать субстрати, кінцеві продукти, метаболіти чи фітогормони.

Деякі ферменти синтезуються в неактивній формі, наприклад, папаїн; пізніше він активується після гідролізу пептидного зв'язку.

Активність ферментів залежить від водного, газового, температурного, світлового режимів навколишнього середовища. В останні роки отримано дані, що активність ферментів хлоропластів може регулюватися освітленням.



### 2.5.5. Класифікація і номенклатура ферментів

Багато років на початковому етапі вивчення назви ферментам давали за випадковими ознаками, зв'язаними з передбачуваним характером дії чи місцем виявлення. Наприклад, назва ферменту пепсин походить від *pepsis* (лат. – травлення), папаїн – від назви динного дерева (*Carica papaya*), із плодів якого вперше його виділили. Пізніше робочі назви ферментів будувалися в такий спосіб: назва ферменту складалася з назви субстрату і характерного закінчення “аза”: *амілум* (крохмаль) – амілаза, *ліпос* (жир) – ліпаза, *уреа* (сечовина) – уреаза. Сучасна, або систематична назва ферменту повинна включати раціональну хімічну назву субстрату, назву реакції, яка каталізується ферментом, а якщо реакція супроводжується перенесенням груп, то і хімічну назву акцептора. Був складений список усіх відомих ферментів, що постійно доповнюється новими відкриттями. У списку поряд з новими назвами наводиться стара робоча назва ферменту.

Усі ферменти розділені на 6 класів відповідно до реакцій, які вони каталізують.

- 1. Оксидоредуктази** каталізують окислювально-відновні реакції. Один учасник реакції (донор) окисляється (віддає  $e^-$  чи  $H$ -атоми), а інший (акцептор) – відновлюється (приймає  $e^-$  чи  $H$ -атоми). До цієї групи відносяться ферменти дегідрогенази, що відбирають  $H$ -атом від субстрату, оксидази – переносять  $e^-$  чи  $H$ -атом прямо на  $O_2$ , оксигенази – переносять кисень.
- 2. Трансферази** каталізують реакції переносу. Атомні групи (радикали) переносяться від одної сполуки на іншу, при цьому відбувається перебудова молекул:



Радикали кислот називаються ацили, радикали цукрів – глікозили. Особливо важливе значення в обміні речовин має перенос радикала фосфорної кислоти – фосфорилу, його позначають символом  $P$ . У живому організмі найважливішим донором фосфорильних груп є аденозинтрифосфат (АТФ).

- 3. Гідролази** каталізують реакції гідролітичного розщеплення речовин, утворені при цьому вільні зв'язки приєднують радикали  $H$  і  $OH$  від молекули води:



Гідролази розщеплюють глікозидні, ефірні, пептидні зв'язки в крохмалі, целюлозі, глікогені, ліпідах, білках та інших сполуках. Гідролазою є АТФаза, яка гідролітично розщеплює АТФ на АДФ і неорганічний фосфат, що позначається  $P_H$ . АТФази вмонтовані в клітинні мембрани і відіграють важливу роль у транспорті метаболітів.

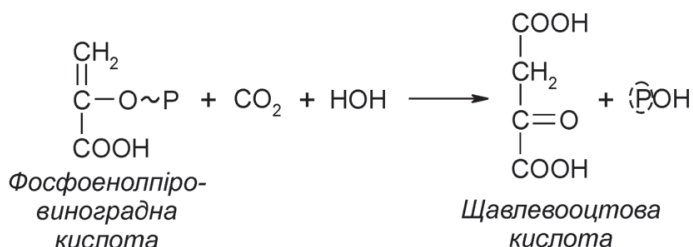
- 4. Ліази** каталізують негідролітичне розщеплення речовин з утворенням подвійних зв'язків чи реакції приєднання по подвійних зв'язках. Прикладом ліаз можуть бути ферменти декарбоксилази, що розривають  $C-C$  зв'язки, реакція супроводжується виділенням  $CO_2$ .



**5. Ізомерази** каталізують перетворення ізомерних молекул одну в іншу. Прикладом може бути перетворення альдофосфату (фосфогліцеринальдегіду) у кетофосфат (дегідроксиацетонфосфат).



**6. Лігази (синтетази)** каталізують реакції з'єднання двох молекул з використанням енергії АТФ чи аналогічних нуклеозидтрифосфатів. Лігази каталізують утворення  $\text{C} \rightarrow \text{N}$ ,  $\text{C} \rightarrow \text{C}$ ,  $\text{C} \rightarrow \text{O}$  зв'язків. Прикладом можуть бути ферменти карбоксилази, що утворюють  $\text{C} \rightarrow \text{C}$  зв'язки, наприклад, фосфоенолпіруват-карбоксилаза.



Енергія, необхідна для цієї реакції, виділяється при розриві макроергічного зв'язку у фосфоенолпіровиноградної кислоти.

Усі класи ферментів поділяють на підкласи, а останні на підпідкласи чи групи. Міжнародна комісія присвоїла кожному ферменту чотиризначний номер, або шифр. Наприклад, шифр ферменту алкогольдегідрогенази (алкоголь: НАД-оксидоредуктази) – КФ 1.1.1.1. Це означає, що вона відноситься до першого класу, першого підкласу, першого підпідкласу, де має порядковий номер 1. Літери КФ, що стоять перед шифром, позначають “Комісія ферментів”. Фермент фруктокіназа (АТФ: Фруктозо-6 фосфотрансфераза) має шифр КФ2.7.1.4, що ідентифікує її як трансферазу (клас 2), яка переносить фосфатний залишок від АТФ (підклас 7) на спиртову групу (підпідклас 1), де вона має порядковий номер 4.

### 2.5.6. Кофактори ферментів

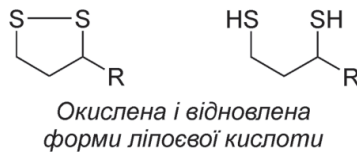
Більшість ферментів при виконанні своїх функцій асоційовані з одним чи декількома небілковими речовинами, що беруть участь в акті каталізу. Як небілкова частина ферментів функціонують органічні і неорганічні речовини. Їх називають **кофакторами** (активними групами), білкову частину ферментів – апоферментом.

Розрізняють три групи кофакторів:

- 1) коферменти** – органічні сполуки з невеликою молекулярною масою, термостабільні, під час ферментативної реакції відокремлюються від одного апоферменту і переходять до іншого, тобто коферменти мають потребу в іншому апоферменті;

- 2) **протестичні** групи – органічні сполуки, міцно зв'язані з апоферментом, мають потребу в іншому субстраті;
- 3) **активатори** – метали, що відновлюють агенти, які переводять ферменти в активний стан.

Коферменти і протестичні групи під час каталітичного акту функціонують як проміжні переносники електронів, спеціальних атомів чи функціональних груп. При цьому вони хімічно змінюються, а в початковий стан повертаються в наступній ферментативній реакції. За хімічною природою активні групи ферментів (коферменти, протестичні групи) поділяються на аліфатичні, ароматичні, гетероциклічні, похідні нуклеозидів і нуклеотидів. Багато вітамінів є активними групами чи частиною активних груп ферментів.



Ліпоєва кислота є представником **аліфатичних активних груп**. Її активна циклічна група містить атоми сірки, а при відновленні цикл розривається.

Окислена і відновлена форми ліпоєвої кислоти беруть участь у багатьох процесах, наприклад, в окисному декарбоксілюванні  $\alpha$ -кетокислот (піровиноградної,  $\alpha$ -кетоглутарової).

До **ароматичних коферментів** відносяться убіхінони, наприклад, пластохінон – переносник електронів у хлоропластах.

До **гетероциклічних коферментів** належать похідні вітаміну  $B_6$ , вони каталізують реакції за участю амінокислот.

Похідними нуклеозидів і нуклеотидів є аденозинтрифосфат (АТФ) і інші нуклеозидтрифосфати, нікотинаміди, флавинові, залізопорфіринові активні групи і коензим  $A$  (КоА).

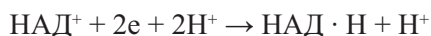
АТФ і аналогічні йому нуклеозидтрифосфати (ГТФ, УТФ, ЦТФ) – активні групи трансфераз, що каталізують перенос фосфатного чи пірофосфатного залишку на різні акцептори з активацією останніх:



При гідролітичному розщепленні АТФ до АДФ вивільняється  $34 \text{ кДж/моль}^{-1}$  енергії, яка йде на утворення у сполук, що активуються, багатих енергією зв'язків (позначаються  $\sim$ ).

**Нікотинамідні коферменти**  $\text{НАД}^+$  (нікотинамідаденіндинуклеотид) і  $\text{НАДФ}^+$  (нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат) функціонують як коферменти в складі понад 200 оксидоредуктаз-дегідрогеназ. Ці ферменти специфічні до  $\text{НАД}^+$  чи  $\text{НАДФ}^+$ . До складу НАД входять два п'ятиуглецевих цукри (рибози), з'єднані двома фосфатними групами, і два нуклеотиди. Один з цукрів зв'язаний з нуклеотидом аденіном, інший – з нуклеотидом нікотинамідом (вітаміном  $B_2$ ).  $\text{НАДФ}^+$  відрізняється від  $\text{НАД}^+$  тим, що містить на один залишок ортофосфату більше. Дегідрогенази, що мі-

створюють НАД<sup>+</sup> чи НАДФ<sup>+</sup>, каталізують перенос водню від субстрату до нікотинамідного кільця коферменту, при цьому субстрат окислюється. А при відновленні коферменту Н-атом прямо прикладається до нікотинамідного кільця в положенні С-4. Електрон притягається позитивно зарядженим *N-атомом* і вирівнює позитивний заряд нікотинамідного (піридинового) кільця. У цій редукованій формі кофермент реагує, зв'язуючись з іншим апоферментом для передачі водню іншому субстрату.



Передаючи електрони і протони акцептору, зв'язаному з іншим ферментом, відновлені НАД·Н чи НАДФ·Н легко окислюються, тобто піддаються циклічним перетворенням. У клітині велика частина НАД перебуває в окисленій формі, а НАДФ – у відновленій, що зв'язано з різною їх функцією: НАД<sup>+</sup>-залежні дегідрогенази беруть участь у постачанні клітини енергією, а НАДФ<sup>+</sup>-залежні каталізують реакції відновного біосинтезу клітинних компонентів.

**Флавінові нуклеотиди** – ФМН (флавінмононуклеотид) і ФАД (флавінадеіндинуклеотид) також переносять водень. Вони міцно прив'язані до ферментного білка і служать простетичними групами в складі окислювально-відновних ферментів. В окисленому стані флавінові нуклеотиди жовті, у відновленому – безбарвні. Вони містять рибофлавін (вітамін В<sub>2</sub>).

ФМН і ФАД сильніші окислювачі, ніж НАД·Н і НАДФ·Н, і здатні відбирати в них водень. Флавінові ферменти містять метали, а деякі – ще і високоактивні атоми сірки. Флавінові ферменти переносять водень у дихальному ланцюзі, при окисному розпаді амінокислот, жирних кислот та ін.

**Кофермент А**, *КоА* (кофермент ацетилювання) містить вітамін пантотенову кислоту. Кофермент А складається з аденозин-3', 5'-дифосфату і пантотеїн-4'-фосфату. За його біологічну активність відповідає вільна SH-група, здатна приєднувати ацильні групи багатого енергією тіоефірного зв'язку ( $\text{RCO} \sim \text{SКоА}$ ). Найбільш характерна для *КоА* участь у реакціях активування і переносу ацетильних ( $\text{CH}_3\text{CO}$ ) і інших ацильних груп. Перетворення вуглеводів, жирів, а частково й амінокислот відбуваються за участю *КоА*.

**Залізопорфіринові простатичні групи** містять гем. Гем – це тетрапірольна сполука, куди входить залізо. До залізовмісних ферментів відносяться каталаза, пероксидаза, цитохромоксидаза та ін. Ці ферменти переносять лише електрони, що супроводжується зміною валентності заліза  $\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+}$ . Гемовмісні ферменти цитохроми відіграють найважливішу роль як переносники електронів у процесах дихання і фотосинтезу.

У багатьох окислювально-відновних системах бере участь негемінове залізо. Головним чином воно представлене *FeS*-білками, у яких сірка утворює місток між двома атомами заліза, інші *S-атом*и належать залишкам амінокислоти цистеїну. Відомі бінуклеарні й тетрануклеарні *FeS-комплекс*и. Бінуклеарними *FeS-комплекс*ами є ферредоксини. Фізіологічна функція ферредоксину – прийом і передача  $e^-$ .

Ферменти, що функціонують у комплексі з металами, називають металоферментами. За міцністю зв'язку з білками їх поділяють на справжні металоферменти, з

якими метал зв'язаний міцно, і ферменти, від яких метал легко відокремлюється, але його присутність активує фермент. Справжніх металоферментів відомо понад 100, до їх складу входять мідь, цинк, залізо, молібден. Залізопорфірини відносяться до справжніх металоферментів. Фермент аскорбатоксидаза, що каталізує окислювання киснем повітря аскорбінової кислоти (вітаміну С), містить мідь. Мідь міститься також у складі ферменту тирозинази (окислювання фенолів до хінонів).

Іони багатьох металів належать до активаторів ферментів ( $Mg^{2+}$ ,  $K^+$ ,  $Mn^{2+}$ ,  $Co^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  і аніон  $Cl^-$ ). Вони полегшують утворення фермент-субстратного комплексу, допомагають приєднанню коферменту до ферменту, забезпечують підтримку просторової структури ферментів. Двовалентні катіони, особливо  $Mg^{2+}$  чи  $Mn^{2+}$ , утворюють місток між АТФ і ферментом, впливають на реакцію фосфорилування. Кальцій відіграє виняткову роль в активації кальмодуліну – поліпептиду, що набуває характерної конформації тільки після зв'язування чотирьох атомів кальцію. Сам кальмодулін присутній у всіх клітинах, де активує ферменти, зв'язані з перетворенням АТФ в АМФ.

## 2.6. Вуглеводи

### 2.6.1. Загальна характеристика вуглеводів

Вуглеводи – це група органічних речовин, яких у біосфері більше, ніж всіх інших разом узятих. Вони – важлива складова частина клітин рослин, тварин, мікроорганізмів. У рослин вуглеводи складають 80–90 % сухої речовини, у тварин тільки 2 %, але їх значення для тварин також дуже велике. Всі органічні речовини біосфери беруть свій початок від вуглеводів, синтезованих зеленими рослинами в процесі фотосинтезу.

Вуглеводи в організмах виконують різноманітні функції. При їх розпаді в процесі дихання звільняється основна кількість енергії, необхідна для підтримки життя організмів. Вуглеводи входять до складу нуклеїнових кислот, комплексних білків, ліпідів. З вуглеводів утворюються органічні кислоти, що потім використовуються для синтезу амінокислот, білків, ліпідів та ін. У рослин зовнішній кістяк клітини – їх клітинні стінки – побудовані з вуглеводів, що виконують механічну, опорну, а також захисну функції. Вуглеводи входять також до складу клітинних мембран. Вуглеводи відкладаються в запас, а при нестачі знову використовуються.

Вуглеводи – це полігідроксикальдеїди або кетони; як правило, їм відповідає сумарна формула  $(CH_2O)_n$ . У залежності від складу, структури, властивостей вуглеводи поділяють на моно-, оліго- і полісахариди.

### 2.6.2. Моносахариди. Загальні властивості

**Моносахариди** – це продукти окислення багатоатомних спиртів: при дегідруванні первинної спиртової групи утворюється альдегід, вторинної спиртової групи – кетон. Відповідні цукри позначаються як альдози чи кетози.

Моносахариди містять від 3 до 7 і більш вуглецевих атомів, що утворюють незгалужений ланцюг. У складі моносахаридів, крім карбонільних і спиртових груп, можуть бути карбоксильні групи, аміногрупи. Для позначення різноманітних похід-

них моносахаридів у молекулі нумерують атоми вуглецю, починаючи від альдегідної групи чи з того кінця, що ближче до кетогрупи, положення заступника вказують цифрою. *Моносахариди* – це безбарвні кристалічні речовини, солодкі, оптично активні. Усі моносахариди містять один або кілька асиметричних атомів, тому їм властива стереоізомерія: вони існують у двох різних стереоізомерних формах *D* чи *L*, залежно від конфігурації *ОН-групи* у передостаннього атома вуглецю в порівнянні з її конфігурацією в *D*-гліцеринальдегіді. Якщо вона розташована праворуч від осі вуглецевих атомів, то молекулу відносять до *D*-ряду, якщо ліворуч – до *L*-ряду (рис. 2.13). У рослин і інших організмів мономери представлені переважно *D*-конфігураціями. Моносахариди з асиметричним атомом вуглецю *оптично активні*: обертають площину лінійної поляризації світла вправо чи вліво. Напрямок обертання площини поляризації позначають знаком (+) чи (–), який ставлять після символів *D* чи *L* перед назвою цукру. Позначення *D* чи *L* можуть не збігатися з напрямком обертання площини поляризації деякі моносахариди, віднесені до *D*-ряду, є лівооборотними, а представники *L*-ряду можуть бути правооборотними.

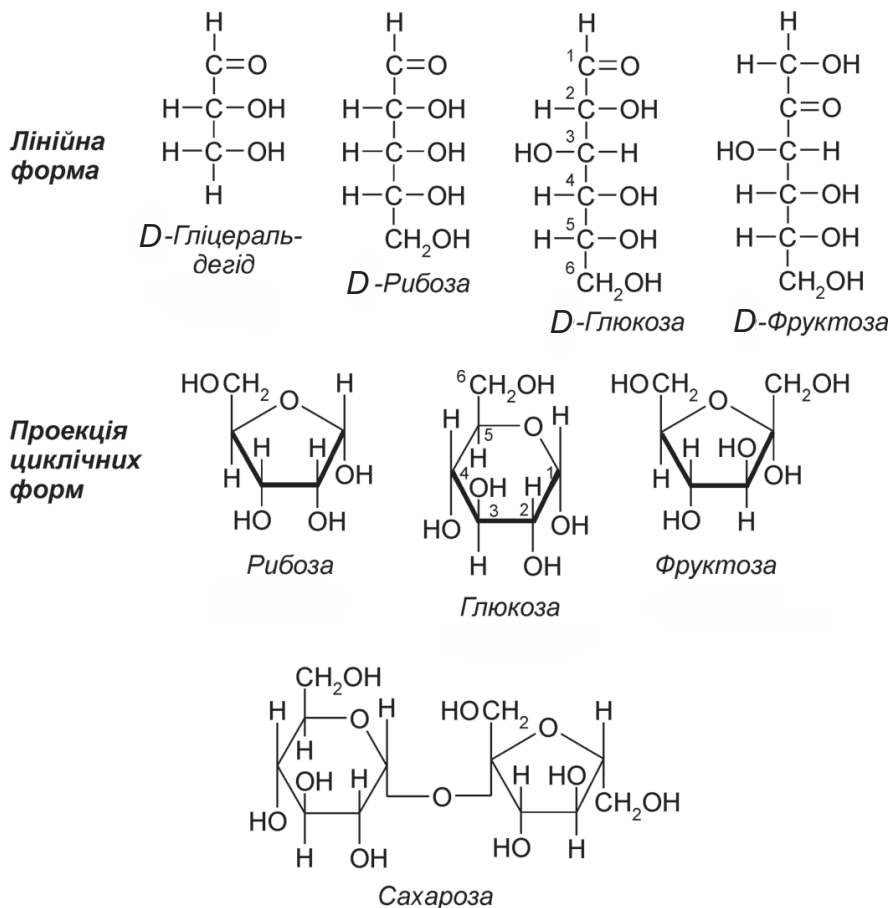
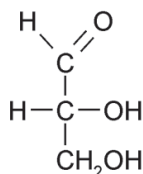


Рис. 2.12. Біологічно важливі моно- і дисахариди.

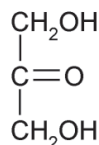


Моносахариди можуть існувати у двох формах: лінійній (з відкритим вуглецевим ланцюгом) і циклічній (кільцевій). Обидві форми перебувають у динамічній рівновазі. При написанні циклічних форм атоми вуглецю не позначаються, їх присутність передбачається в кожному куті кільця. Залежно від того, гідроксильна група якого з вуглецевих атомів бере участь у реакції з карбонільною групою, одержують п'ятичленні цикли (чотири атоми *C* і один атом *O*, фуранозна структура) чи шестицленні цикли (п'ять атомів *C* і один атом *O*, піранозна структура). При утворенні циклічних форм у молекулі пентоз чи гексоз з'являється ще один асиметричний атом вуглецю (аномірний вуглець) і нова пара аномерів ( $\alpha$ - і  $\beta$ -форми). Розрізняють  $\alpha$ - і  $\beta$ -форми за розташуванням в просторі гідроксилу останнього асиметричного вуглецю. Якщо вони розташовані по одну сторону вуглецевого ланцюга (цис-положення), то це буде  $\alpha$ -форма, якщо ці гідроксильні групи розташовані по різні сторони вуглецевого ланцюга (транс-положення) –  $\beta$ -форма.

**Окремі групи моносахаридів (простих цукрів).** *Тріози* – найпростіші форми моносахаридів ( $C_3H_6O_3$ ). Основні представники – гліцеринальдегід, дигідроксиацетон – у вільному стані в живих організмах не зустрічаються. Утворюються у вигляді фосфорних ефірів, як продукти проміжного обміну при гліколізі, спиртовому бродінні, а також у процесі фотосинтезу.



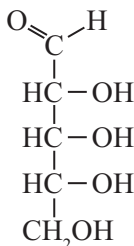
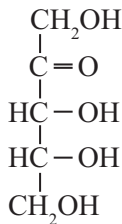
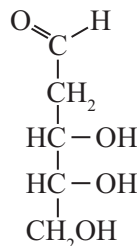
Гліцеринальдегід



Дигідроксиацетон

Важливим представником тетроз є еритроза ( $C_4H_8O_4$ ), що утворюється у вигляді фосфорного ефіру як проміжний продукт фотосинтезу, а також при пентозофосфатному окислюванні вуглеводів.

**Пентози** ( $C_5H_{10}O_5$ ) у вільному стані в клітині зустрічаються рідко. Звичайно вони входять до складу інших речовин. У рослинах найбільш поширені арабіноза, ксилоза, рибоза і дезоксирибоза (рис. 2.13). Арабіноза входить до складу пектинових речовин, геміцелюлоз, слизів, гумі. *Ксилоза* – деревний цукор, дуже солодкий, міститься у вигляді ксиланів у деревині, соломі, качанах кукурудзи. З останніх її одержують для використання в кондитерській промисловості. Пентози – рибоза і дезоксирибоза – входять до складу нуклеїнових кислот і вільних нуклеотидів.

 $D^{(+)}$  – Рибоза $D^{(+)}$  – Рибулеза

Дезоксирибоза

Рис. 2.13. Пентози.

**Гексози** ( $C_6H_{12}O_6$ ) – найбільш розповсюджені в природі вуглеводи. Вони зустрічаються у вільному стані, а також як мономері входять в оліго- і полісахариди.

**Глюкоза** – виноградний цукор, альдогексоза. Це один з найбільш розповсюджених цукрів. Багато вільної глюкози в плодах, насінні, листях, квітах рослин. Глюкоза – основний субстрат процесу дихання. Глюкоза входить до складу дисахаридів (мальтоза, сахароза, целобіоза), полісахаридів (крохмаль, клітковина, глікоген).

**Фруктоза** – плодовий цукор – відноситься до кетогексоз. Вільна фруктоза знаходиться в плодах, зелених частинах рослин, у нектарі квітів. У бджолиному меді міститься до 45 % фруктози. Фруктоза входить до складу дисахариду сахарози, полісахариду інуліну, що міститься в бульбах жоржин, топінамбуру. Фруктоза – найсолодший із цукрів. Якщо ступінь солодкості сахарози прийняти за 100, то у фруктози вона – 173, у глюкози – 74.

### 2.6.3. Олігосахариди

**Олігосахариди** містять від 2 до 10 залишків моносахаридів. Більшість олігосахаридів має солодкий смак, добре розчиняється у воді. Олігосахариди можуть бути побудовані з однакових (гомоолігосахариди) і різних (гетероолігосахариди) мономерів. Олігосахариди можуть бути лінійними чи розгалуженими. Найбільш розповсюджені олігосахариди – дисахариди ( $C_{12}H_{22}O_{11}$ ). Моносахаридні залишки в олігосахаридних молекулах можуть бути зв'язані по-різному. Якщо глікозидний зв'язок між моносахаридами утворюється за рахунок глікозидних гідроксилів обох моносахаридних компонентів, то дисахариди не відновлюють рідину Фелінга. Це нередукуючі дисахариди типу сахарози. У дисахаридів типу мальтози зв'язок між двома залишками моносахаридів утворюється через кисневий місток від глікозидного гідроксилу одного моносахариду до якого-небудь гідроксилу іншої молекули. Такі дисахариди мають один вільний глікозидний гідроксил, тому вони дають характерні реакції на альдегідні чи кетонні групи: відновлюють рідину Фелінга. Основні представники групи дисахаридів, що редукують: мальтоза, целобіоза, лактоза.

**Сахароза** – буряковий чи тростинний цукор, побудована з фруктози і глюкози, зустрічається у всіх органах рослин, особливо багато її в ягодах і фруктах. Сахароза відіграє важливу роль у харчуванні людей. Одержують її з коренеплодів цукрового буряка, де її вміст може доходити до 24 %, чи із стебел цукрової тростини, де її до 20 %. Сахароза – це головна сполука, у вигляді якої вуглець і енергія транспортуються по рослині.

**Мальтоза** – солодовий цукор, утворюється як проміжний продукт при гідролізі крохмалю і глікогену під дією ферментів амілаз. Зустрічається в багатьох рослинах, але в малій кількості.

**Целобіоза** – основна будівельна одиниця целюлози. У вільному вигляді зустрічається в пасоці деяких дерев. Целобіоза утворюється при ферментативному гідролізі целюлози при участі ферменту целобіози.

### 2.6.4. Полісахариди

**Полісахариди** – високомолекулярні сполуки, побудовані з великого числа залишків моносахаридів (до декількох десятків тисяч). Розрізняють **гомополісахариди** –

ди, побудовані з залишків моносахаридів одного типу, і **гетерополісахариди**, що містять два чи більш типів моносахаридних залишків. Представники гомополісахаридів – крохмаль, глікоген, клітковина (целюлоза), інουλін. Гетерополісахариди – це геміцелюлоза, агар-агар, гіалуронова кислота, що міститься в капсулах грамдодатних бактерій. За функцією полісахариди поділяють на *структурні* (целюлоза, пектинові речовини) і *запасні* (крохмаль, інουλін).

*Крохмаль* – основний запасний полісахарид рослин і одна з найважливіших поживних речовин для людей і тварин. Він відкладається у вигляді крохмальних зерен різної форми і розмірів. Крохмаль – білий хрусткий гігроскопічний порошок без смаку і запаху, у холодній воді не розчинний, у гарячій воді утворює крохмальний клейстер. Основним мономером, з якого будується крохмаль, є залишки  $\alpha$ -D-глюкози. Природний крохмаль – суміш двох полісахаридних фракцій: амілози й амілопектину, 15–25 % припадає на амілозу, 75–85 % – на амілопектин, їх співвідношення залежить від виду рослин і знаходиться під генетичним контролем.

*Амілоза* побудована з залишків  $\alpha$ -D-глюкози, зв'язаних між собою глікозидними ( $\alpha 1 \rightarrow 4$ ) зв'язками. Одна молекула амілози містить від 200 до декількох тисяч залишків глюкози, що утворюють довгий нерозгалужений ланцюг, гвинтоподібно закручений у воді. Молекулярна маса амілози картоплі близька до 400 тис., насіння кукурудзи і рису – 100–200 тис. Амілоза легко розчиняється в теплій воді, утворюючи нестійкий розчин з порівняно малою в'язкістю. З розчином йоду дає синє забарвлення. *Амілопектин* складається із сильно розгалужених деревоподібних ланцюгів, що містять 2000–22000 залишків  $\alpha$ -D-глюкози. Крім зв'язків  $\alpha 1 \rightarrow 4$ , у межах коротких лінійних ділянок, приблизно через 20–25 залишків глюкози утворюється відгалуження за допомогою зв'язків ( $\alpha 1 \rightarrow 6$ ). Молекула амілопектину має молекулярну масу від  $5 \cdot 10^4$  до  $1 \cdot 10^6$  (рис. 2.14). Амілопектин погано розчиняється у воді, з йодом дає червоно-фіолетове забарвлення. Крохмаль широко використовується в харчовій, паперовій, текстильній, фармацевтичній та інших галузях промисловості. Найбільш багаті крохмалем зерна рису (62–86 %), пшениці (57–75 %), кукурудзи (62–70 %), бульби картоплі (14–24 %).

*Целюлоза* (клітковина) – найпоширеніший структурний полісахарид рослинного царства, на неї припадає третина всіх органічних речовин Землі. У листках її міститься до 30 %, у деревині хвойних дерев – 54, листяних дерев – до 45 %. Найбільшу кількість клітковини містять волоски насіння бавовнику (понад 90 %). Корм сільськогосподарських тварин на 25 % складається з клітковини. Чиста целюлоза – біла волокниста речовина без смаку і запаху, нерозчинна у воді, спирті, ефірі, але розчиняється в аміачному розчині гідроксиду міді. Від целюлози залежить механічна міцність і еластичність клітинних стінок рослин. Лінійні молекули целюлози складаються з залишків  $\beta$ -D-глюкози, з'єднаних ( $\beta 1 \rightarrow 4$ ) зв'язками. На молекулу припадає близько 8–25 тис. залишків глюкози в піранозній формі, кожна наступна молекула глюкози повернена стосовно попередньої на  $180^\circ$ . Водневими зв'язками зв'язується до 36 ланцюгів целюлози, утворюючи мікрофібрили, дуже стійкі до хімічних і біологічних атак. Деякі бактерії, гриби, а також тварини, наприклад, жуйні, виробляють фермент целюлазу, що розкладає целюлозу. У клітинній стінці мікрофібрили целюлози лежать в аморфному матриксі, утвореному геміцелюлозою і пектином.

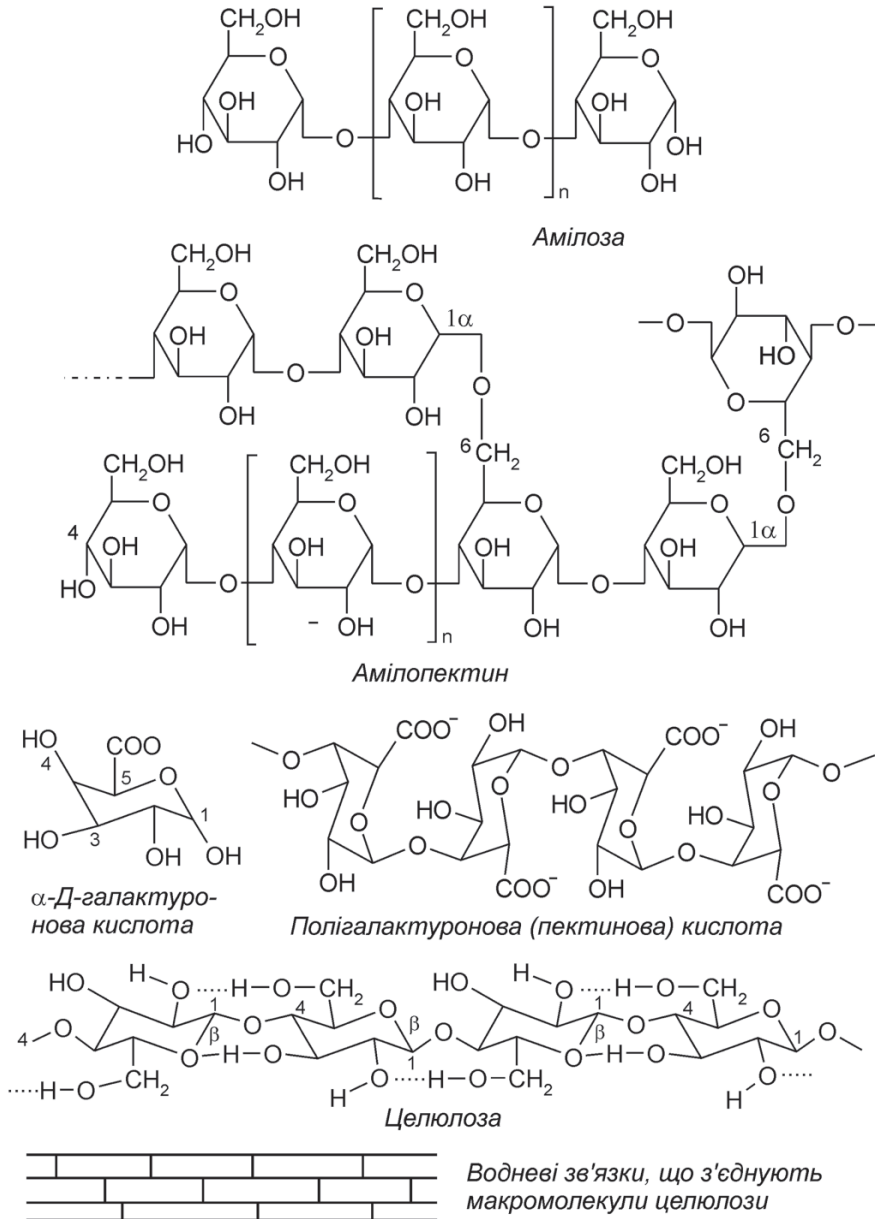


Рис. 2.14. Біологічно важливі полісахариди.

Геміцелюлози – група високомолекулярних гетерополісахаридів рослинного походження. Вони не розчиняються у воді, але розчинні в слабких розчинах лугів. У складі макромолекули геміцелюлози розрізняють основну (лінійну) і бічні (розгалужені) частини. Геміцелюлози легко гідролізуються ферментами і слабкими розчинами мінеральних кислот. У залежності від продуктів гідролізу розрізняють кілька груп геміцелюлоз – ксилани, галактани, манани, арабани та ін.

Найбільш поширені геміцелюлози, у яких основні ланцюги з *D*-ксилози, а бічні містять арабінозу й інші вуглеводи. На геміцелюлози припадає від 6 до 27 % маси в здерев'янілих частинах рослин (деревині, соломі, горіхах). Багато їх також у насінні, качанах кукурудзи.

**Пектинові речовини** – група полісахаридів і близьких до них за структурою речовин, у яких основним компонентом служить  $\alpha$ -*D*-галактуронова (пектинова) кислота, похідне глюкози. Молекула пектинової кислоти – ланцюг з 200 одиниць, має довжину 100 нм, у центральному відрізку ланцюга зберігаються вільні карбоксильні групи. З  $\text{Ca}^{2+}$  ланцюг утворює поперечні зв'язки і сітки – аморфний пектиновий гель, що надає еластичності і заважає агрегації й ушкодженню целюлозної сітки, від нього залежить проникність клітинної стінки для макромолекул. У первинній клітинній стінці (на суху вагу) приблизно 25 % целюлози, 25 % геміцелюлози, 35 % пектину і 1–8 % структурних білків, функція яких ще не з'ясована (рис. 2.15).

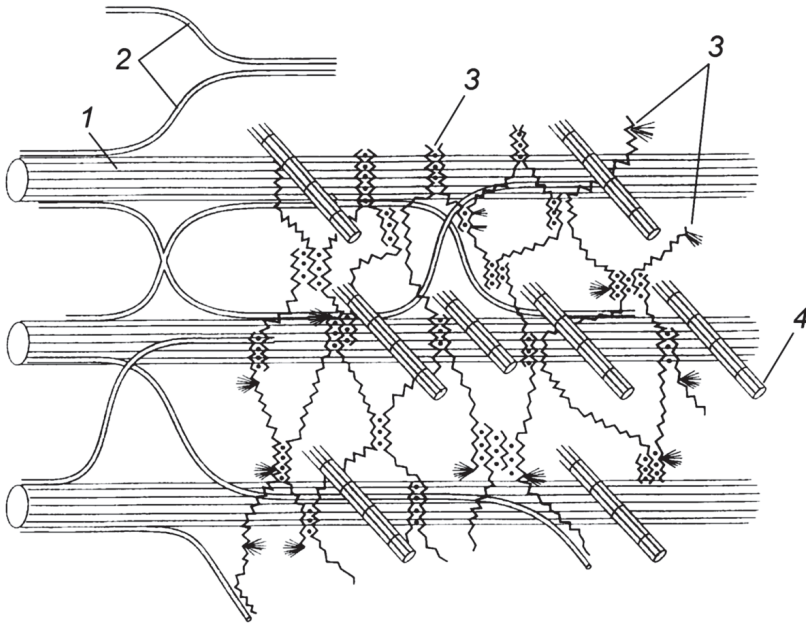


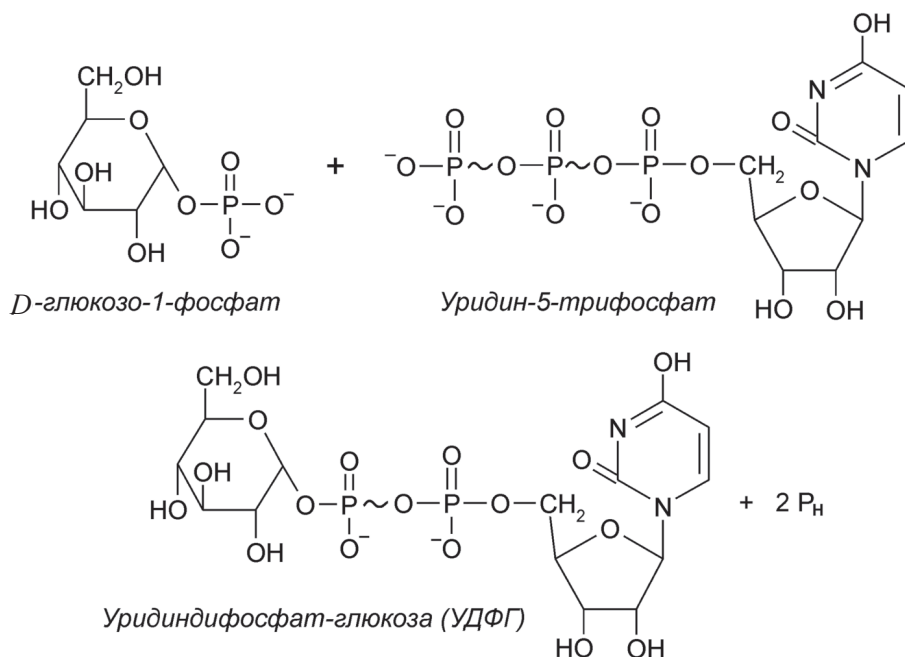
**Рис. 2.15.** Структура первинної клітинної стінки рослин:

1 – мікрофібрили целюлози; 2 – геміцелюлоза; 3 – пектин; 4 – структурні білки.

### 2.6.5. Біосинтез вуглеводів

Перш ніж моносахариди зможуть взяти участь у синтезі ди- і полісахаридів, вони повинні бути “активовані”, тобто перетворитися у сполуки, багаті енергією. Активованій моносахарид зв’язаний глікозидним зв’язком з кінцевим фосфатним залишком нуклеозиддифосфату (уридин-, цитидин-, гуанозин-, аденозиндифосфату).

“Активна” глюкоза утворюється в результаті ферментативної реакції між *D*-глюкозо-1-фосфатом і уридин-5-трифосфатом

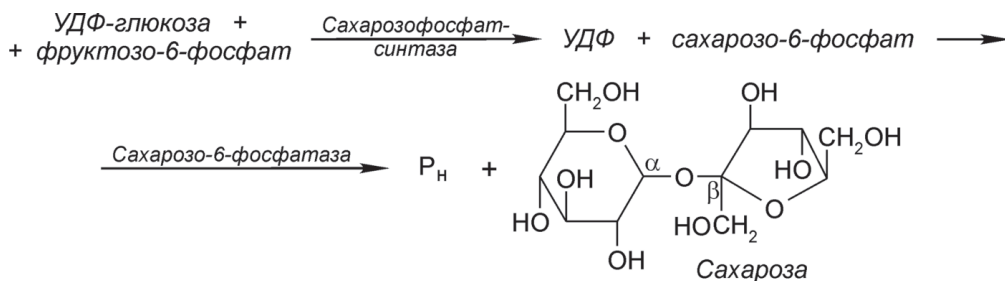


Каталізує реакцію УДФ-глюкозо-пірофосфорилаза.

Використання УДФ-глюкози чи інших нуклеозиддифосфатмоносахаридів енергетично вигідне, тому що вільної енергії зв'язку між залишком моносахариду і нуклеозиддифосфатом цілком достатньо для синтезу глікозидних зв'язків в оліго- і полісахаридах.

**Синтез сахарози.** Вуглець, фіксований при фотосинтезі, транспортується з фотосинтезуючих клітин в усі інші частини рослин головним чином як сахароза. Сахароза також служить запасною молекулою для  $\text{C}_6$ -цукрів – глюкози і фруктози, що використовуються і як джерело енергії у численних біосинтезах. Синтез сахарози відбувається в цитоплазмі фотосинтезуючих клітин в основному в нічний час, тому що в денний час продукти фотосинтезу використовуються на побудову асиміляційного крохмалю.

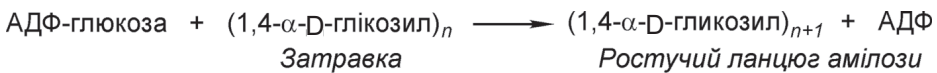
Вихідною сполукою для синтезу сахарози служать  $\alpha$ -*D*-фруктозо-6-фосфат і уридиндифосфат-глюкоза. Синтез каталізує сахарозофосфат-синтаза, що переносить глікозильний залишок з УДФГ на фруктозо-6-фосфат з утворенням сахарозо-6-фосфату, далі сахарозо-6-фосфатаза відщеплює залишок фосфорної кислоти від сахарозо-6-фосфату й утворюється вільний дисахарид – сахароза.





**Синтез полісахаридів.** Полісахариди синтезуються в рослинах за допомогою послідовних реакцій, у яких бере участь велика кількість молекул-донорів глікозильних залишків і молекула-акцептор, яку називають **затравкою**. Молекула затравки подовжується шляхом послідовного переносу глікозильних залишків від молекули донора до одного кінця молекули-затравки.

*Крохмаль* синтезується в хлоропластах листків. Донором глікозильних залишків при синтезі крохмалю служить АДФ-глюкоза, рідше УДФ-глюкоза. За допомогою ферменту крохмаль-синтази, що лежить у стромі пластид, до нередукуючого кінця крохмального ланцюга з  $n$  членів (затравка) переноситься залишок глюкози від АДФ-глюкози з утворенням глікозидного зв'язку ( $\alpha 1 \rightarrow 4$ ).



Біосинтез крохмалю – двоступінчастий процес. Спочатку, як більш проста, синтезується амілоза. За допомогою крохмаль-синтази утворюються зв'язки  $\alpha 1 \rightarrow 4$  в амілозі й амілопектині. Утворення зв'язків  $\alpha 1 \rightarrow 6$  в амілопектині зв'язано з перебудовою частини амілози у складніший амілопектин. Фермент трансглікозилаза (розгалужуючий фермент, чи  $Q$ -ензим) відрізає короткий фрагмент (5–7 залишків глюкози) від лінійного ланцюга і зв'язує його з глюкозним залишком через 6-гідроксильну групу. До цього бічного відрізка можуть через зв'язок  $\alpha 1 \rightarrow 4$  добудуватися ще залишки глюкози, поки він не досягне остаточної довжини.

Синтез сахарози і синтез крохмалю – це конкуруючі шляхи біосинтезу в листку. Вони протікають у різних компартментах клітини: синтез сахарози – головного транспортного вуглеводу – у цитозолі, синтез крохмалю – у хлоропластах. Обидва процеси як вихідні продукти використовують триозофосфати, утворені при фотосинтезі. Між компартментами працює фосфаттриозофосфат-транслокатор (переносник). Низька концентрація в цитозолі ортофосфату пригнічує транспорт триозофосфату в цитозоль, а висока стимулює його перехід у цитозоль і синтез сахарози. Ортофосфат і триозофосфат алостерично контролюють активність різних ферментів, що беруть участь у синтезі сахарози і крохмалю. Наприклад, АДФ-глюкозо-пірофосфорилаза – ключовий регуляторний фермент у синтезі крохмалю – активується 3-фосфогліцератом і інгібується ортофосфатом. Більша концентрація 3-фосфогліцерату, ніж ортофосфату, характерна для освітлених хлоропластів, де йде синтез крохмалю; у темряві – навпаки: крохмаль розкладається, а сахароза синтезується.

**Синтез целюлози** і зв'язування молекул целюлози у фібрили тісно асоційовані з плазмомемою, тому що ферментна система целюлозо-синтаза (целюлозоглікозилтрансфераза) – це інтегральний комплекс поверхневої клітинної мембрани. Целюлозо-синтаза складається з багатьох білків, інтегрованих у мембрану, і глобулярного термінального комплексу, що виступає з мембрани назовні. Інтегральні білки оточують термінальний комплекс на зразок розетки. Субстратом для синтезу целюлози служить УДФ-глюкоза (активована глюкоза). У результаті синтезу утворюється нерозгалужений ланцюг із глюкوپіранозних одиниць, з'єднаних

$\beta 1 \rightarrow 4$  глікозидними зв'язками. Кожна з інтегральних субодиниць целюлозо-синтази утворює один елементарний ланцюг, який швидко поєднується термінальним комплексом у мікрофібрилу. Продукт синтезу надходить на поверхню плазмалеми і прямо вбудовується в клітинну стінку (рис. 2.16).

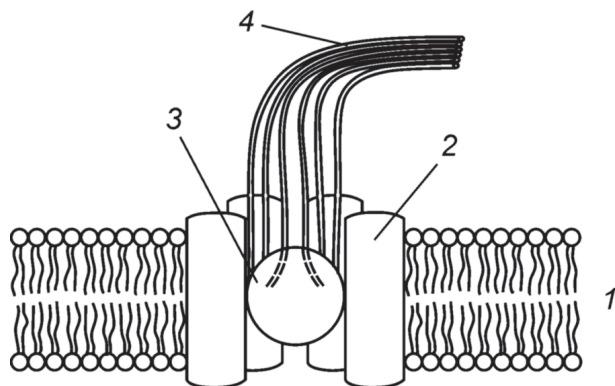


**Рис. 2.16.** Модель будови і роботи целюлозо-синтазного комплексу:

1 – плазмалема; 2 – інтегральні білки; 3 – термінальний комплекс; 4 – мікрофібрила.

**Пектин** і інші полісахариди матриксу синтезуються в апараті Гольджі, окремі етапи відбуваються в його цистернах, де утворюється головний ланцюг, іде метилування і т. п., після закінчення синтезу полісахариди секретуються в клітинну стінку. У біосинтезі пектину бере участь фермент глікозилтрансфераза. Цей фермент переносить залишок Д-галактуронової кислоти від УДФ-галактуронату на зростаючий кінець полісахариду. При синтезі полігалактуронової кислоти (пектину) ряд її кислотних груп може заміщатися метил-, ацетил- і іншими ефірними групами, що знижує здатність пектину до гелеутворення. Однак уже в клітинній стінці пектинестерази можуть видаляти ефірні групи. Руйнування ефірних зв'язків і поява вільних карбоксильних груп збільшує щільність заряду в клітинній стінці, впливає на активність її ферментів і на нагромадження в ній іонів.

### 2.6.6. Розпад вуглеводів

У сухому насінні вуглеводи можуть зберігатися без змін тривалий час. Однак якщо насіння намочити, то відразу ж починаються складні біохімічні процеси. Наприклад, розпад оліго- і полісахаридів, що відбувається шляхом гідролізу і фосфоролізу.

Серед запасних вуглеводів найважливішим є крохмаль, його розпад у рослинних клітинах відбувається за участю декількох ферментів. Більшість з них належить до класу гідролаз. До класу гідролаз належать  $\alpha$ -амілаза,  $\beta$ -амілаза, амілопектин-6-глюкангідролаза,  $\alpha$ -глюкозидаза, а до класу трансфераз – крохмаль-фосфорилази. Вважають, що першою в рослинах розкладання крохмалю починає  $\alpha$ -амілаза. Непроросле насіння не містить  $\alpha$ -амілаз. Синтез  $\alpha$ -амілаз в алеїроновому шарі клітин, що оточують ендосперм, починається з початком проростання. Імовірно, синтез  $\alpha$ -амілаз стимулюється фітогормоном гібереліном, що синтезується в щитку

набряклого насіння і надходить в алейроновий шар разом з різними ферментами. До цих ферментів відноситься целюлаза, що приймає участь у руйнуванні клітинних стінок паренхімних клітин ендосперму.

Розкладання целюлози відбувається в результаті послідовно-рівнобіжної дії декількох ферментів, що відносяться до  $\beta$ -D-глікозидаз. Фермент целюлаза гідролітично розриває  $\beta$ -глікозидні зв'язки в целюлозі з утворенням дисахариду целобіози. Вважають, що целобіоза – основа будови целюлози, хоча вона і не використовується для її синтезу. Атака целюлази звичайно супроводжується дією ферменту целобіози, що розкладає дисахарид до вільної глюкози. Ферменти целюлазного комплексу виявлені в пророслому зерні, у деяких бактерій, у плісневих грибів. У людей і ссавців ферменти целюлази і целобіози відсутні. У них переварювання целюлози відбувається завдяки мікроорганізмам-симбіонтам кишкового тракту.

## 2.7. Ліпіди. Жири і жироподібні сполуки

### 2.7.1. Загальна характеристика і значення ліпідів

Термін “ліпіди” охоплює широкий спектр малополярних природних речовин різної хімічної природи. Ліпіди нерозчинні у воді (гідрофобні), але розчинні в органічних розчинниках (етанол, ацетон, бензол, ефір та ін.). Функції сполук, що відносяться до ліпідів, дуже різноманітні:

- жири й олії – резерв метаболічного палива, джерело енергії і важливих проміжних метаболітів;
- гліцерофосфати, сфінго- і гліколіпіди – структурні компоненти мембран;
- воски, кутин, суберин – захисні бар'єри на поверхні клітин, зменшують втрати води;
- каротиноїди (що відносяться до терпеноїдів) беруть участь у процесі фотосинтезу;
- вітаміни і гормони – сполуки з найважливішими біохімічними функціями.

Ліпіди часто виконують свої функції в комплексі з іншими молекулами – гліколіпідами, ліпопротеїнами. Наприкінці ХХ ст. було встановлено, що ліпіди є найважливішими біоефекторами, які регулюють міжклітинні взаємодії і внутрішньоклітинні біохімічні реакції.

Жири містять багато вуглецево-водневих зв'язків, при окислюванні яких виділяється набагато більше енергії, ніж при окислюванні інших органічних речовин: жири дають 37,7 кДж/г, крохмаль – 15, 9 кДж/г. Саме тому в процесі еволюції жири набули роль головного енергетичного резерву. У 75 % видів вищих рослин у насінні в запас відкладаються жири.

У зв'язку з тим, що ліпіди – дуже неоднорідна група хімічних сполук, їх можна класифікувати різними способами. Звичайно їх поділяють на **нейтральні** (прості) і **полярні** (складні) ліпіди. У деяких класифікаціях виділяють ще групу похідних ліпідів, куди відносять усі сполуки з нечітко вираженими ознаками (наприклад, стероїди і вітаміни ліпідної природи, каротиноїди й ін.).

Рослинні жири (олії) мають величезне господарське значення.

### 2.7.2. Жирні кислоти і нейтральні ліпіди

У світі рослин відомо понад 200 різних жирних кислот, однак більшість з них мало поширені і зустрічаються тільки у деяких видів рослин. Жирні кислоти, які часто й у великій кількості зустрічаються у рослин і тварин, мають ряд загальних властивостей. Це насичені чи ненасичені монокарбонові кислоти з нерозгалуженим ланцюгом і парним числом атомів вуглецю. У **насичених жирних** кислот всі атоми вуглецю утримують стільки атомів водню, скільки взагалі можливо утримати. Це лауринова, меристинова і найбільш розповсюджені пальмітинова ( $C_{16}H_{32}O_2$ ) і стеаринова ( $C_{18}H_{36}O_2$ ) кислоти. У **ненасичених жирних** кислот наявні вуглецеві атоми, з'єднані подвійними зв'язками. Це олеїнова ( $C_{18}H_{34}O_2$ ), лінолева ( $C_{18}H_{30}O_2$ ) кислоти. Деякі жирні кислоти, наприклад, лінолева, ліноленова, не синтезуються ссавцями і тому обов'язково повинні надходити з рослинною їжею (незамінні кислоти, чи вітамін *F*). У вищих організмів найбільш поширені кислоти з 14–22 атомами вуглецю.

Жири з великим вмістом ненасичених жирних кислот маслянисто-рідкі, їх називають оліями. Це зв'язано з тим, що чим більш ненасичена жирна кислота, тим нижча температура її плавлення. Ненасичені жирні кислоти більш характерні для рослин, ніж для тварин, тому тваринні жири при кімнатній температурі залишаються твердими, а більшість рослинних – рідкими. Тільки у деяких тропічних рослин переважають жири з високим вмістом насичених кислот, тому вони тверді, наприклад, масло кокосових горіхів, масло какао.

У рослинній олії 60 % жирних кислот складають олеїнова і лінолева кислоти. В олії деяких рослин містяться специфічні жирні кислоти. Так, в олії рицини 95 % складають ненасичені кислоти, з них 85 % падає на рицинолову кислоту. В олії ріпаку, гірчиці багато ненасиченої ерукової кислоти (50–60 % від загальної кількості кислот).

**Нейтральні ліпіди** поділяють на ацилгліцероли, або гліцериди, і воски. Перші – ефіри вищих жирних кислот і триглідроксиспирту – гліцеролу. Їх ще називають нейтральними жирами. У жирів усі три гліцерольних гідроксили етерифіковані жирними кислотами (рис. 2.17). У триацилгліцеролі всі залишки жирних кислот можуть бути однаковими чи змішаними, якщо два чи більше з них різні. Природні жири й олії складаються головним чином із змішаних триацилгліцеролів.

Моно- і дигліцериди зустрічаються головним чином як проміжні продукти обміну речовин.

Жири, поряд із крохмалем і білками, можуть відкладатися в запас у насінні покритонасінних рослин, у деякому насінні їх багато (кукурудза – до 18 %), у бобових і злаків – тільки сліди. Як виняток, жири можуть накопичувати в плодах – в оливках, авокадо. Запасні жири – тригліцериди відкладаються в спеціальних органелах – олеосомах, мембрани яких відокремлюють жири від водяного середовища цитоплазми. Як запасні речовини, жири мають ряд переваг перед вуглеводами і білками: вони нерозчинні у воді і клітинному соку, тому не змінюють фізико-хімічні властивості цитоплазми, а також не вступають ні в які реакції у водному середовищі.

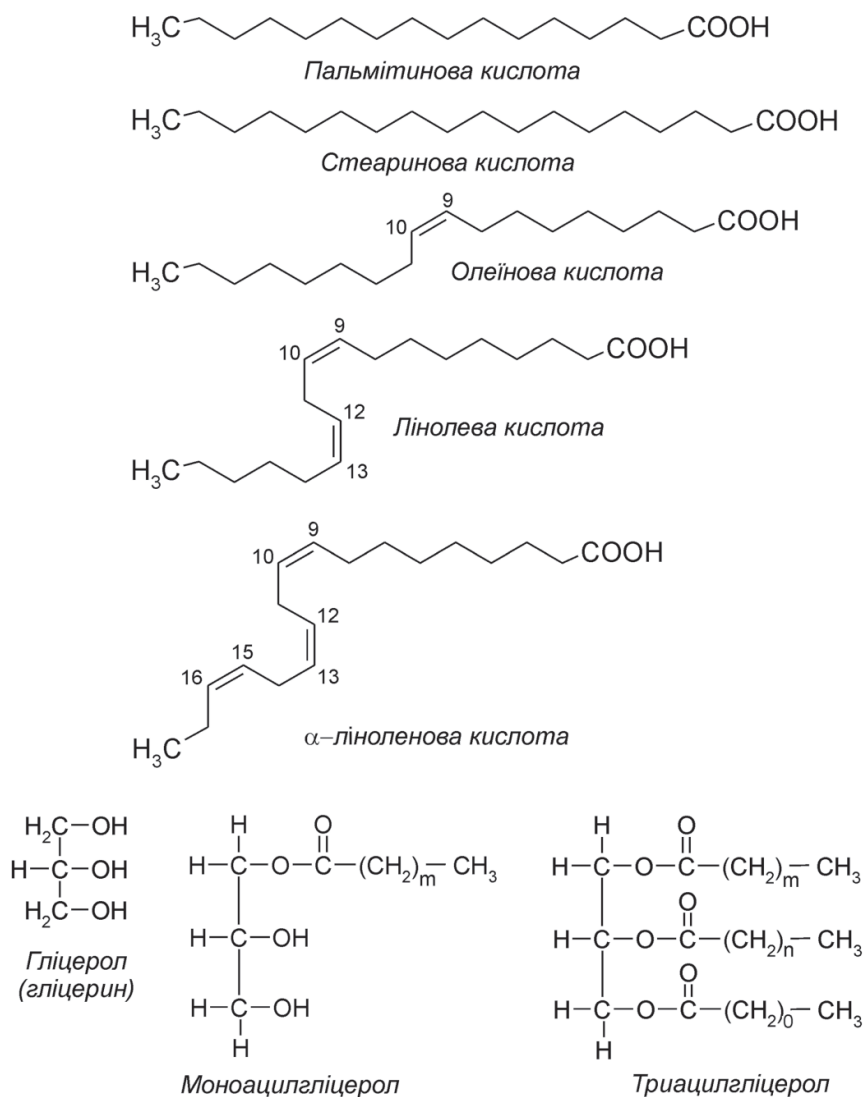


Рис. 2.17. Жирні кислоти. Нейтральні жири.

### 2.7.3. Полярні ліпіди

**Полярні ліпіди** – основний будівельний матеріал біомембран. У молекулі полярних ліпідів є гідрофобна ділянка –  $\text{C}_{16}$ - і  $\text{C}_{18}$ -жирні кислоти і гідрофільна “полярна головка”. Амфотерні (амфіфільні) молекули полярних ліпідів поверхнево-активні, у водному середовищі самоорганізуються в ряди: їх “полярні головки” повертаються назовні до водного середовища, а гідрофобний хвіст із жирних кислот – усередину, в результаті виникає подвійний ліпідний шар мембрани.

Головними структурними ліпідами мембран служать *гліколіпіди* (гліцероліпіди), що містять спирт гліцерин. До гліцеролу в положенні 1 і 2 приєднані жирні кислоти, утво-

рюючи його гідрофобну частину, а в положенні 3 – один чи кілька залишків моносахаридів (найчастіше *D*-галактози). **Цукри** служать “полярною головкою” гліцероліпідів.

Модифікованими гліколіпідами є сірковмісні сульфоліпіди, у них до цукру – глюкози зв’язком  $C \rightarrow S$  приєднаний сульфоновий залишок  $O_3S$ .

Важливими компонентами мембран служать *фосфоліпіди*, у їхній “полярній головці” знаходиться фосфорна кислота. Фосфорна кислота з однієї сторони приєднана до діацилгліцеролу, з іншого боку – до аміноспиртів холіну, етаноламіну, амінокислоти серину, цукрів. Азот, що міститься в цих сполуках, несе позитивний заряд, що протистойть негативному заряду фосфорної кислоти. Гліцерофосфоліпіди розрізняються будовою жирних кислот, природою речовин, що утворюють складний ефір з фосфорною кислотою.

Мембрани хлоропластів складаються головним чином із гліколіпідів, в інших мембранах клітини переважають фосфоліпіди. Гліцерофосфоліпіди є й у мембранах мітохондрій. Сульфоліпіди також локалізовані в мембранах хлоропластів, де вони входять у реакційні центри ФС I, ФС II і у світлозбираючі комплекси.

#### 2.7.4. Кутин, суберин, віск

Зовнішня поверхня стінок епідермальних клітин, звернена до атмосфери, покрита **кутикулою**. Основною речовиною кутикули є **кутин** – унікальний нерозчинний ліпідний полімер складної суміші жирних кислот, з’єднаних у тривимірну структуру. Більшість жирних кислот насичених і ненасичених, що використовуються для побудови кутину, мають 16 чи 18 атомів вуглецю.

**Суберин** – полімерна сполука, яка заміняє кутин у речовині, що покриває епідермальні клітини підземних частин рослин (корені, бульби). Суберин міститься в поясах Каспарі клітин ендодерми. До складу суберину входять насичені і ненасичені дикарбонові кислоти з числом атомів вуглецю від 16 до 22. Кутин і суберин – важливі компоненти клітинних стінок рослин. Вони утворюють основу, у яку занурений віск. Спільно вони створюють захисний бар’єр, що зменшує втрату вологи надземними і підземними частинами рослин.

Звичайно кутикула зовні покрита епікутикулярним воском кристалоподібної будови. **Воски** – це водонерозчинні тверді ефіри вищих жирних кислот зі спиртами з довгим ланцюгом (моногідроксиалкани з 16 і більш C-атомами) чи зі стероїдами. Зазвичай у восках виявляють також вільні жирні кислоти, вільні вищі спирти (від  $C_{22}$  до  $C_{32}$ ), ароматичні сполуки, барвники і т. п.

#### 2.7.5. Біосинтез жирів

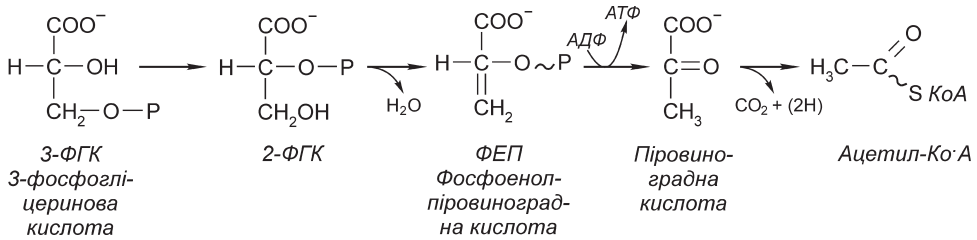
Триацилгліцероли (жири) використовуються в рослинах як будівельний і енергетичний матеріал, відкладаються в запас. Біосинтез жирів – активна ланка обміну речовин у рослинному організмі. Безперервно обновляються також полярні ліпіди, що входять до складу мембран.

Молекулярні складові триацилгліцеролів – жирні кислоти і гліцерол – синтезуються в компартментах рослинних клітин окремо: жирні кислоти – у пластидах, головним чином у хлоропластах, гліцерол – у цитоплазмі. Об’єднання в молекулу жиру і “упа-



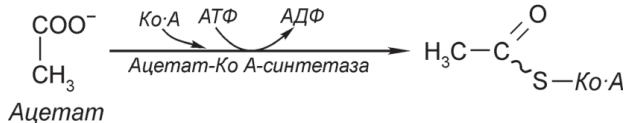
ковування” в олеосомі відбувається в ендоплазматичному ретикулумі. Синтезовані в хлоропластах жирні кислоти використовуються також на синтез мембранних ліпідів. Особливо детально синтез жирів вивчали в дозріваючому насінні *Arabidopsis thaliana*.

Вихідним продуктом для синтезу жирних кислот служить  $C_2$ -сполука – ацетилкоензим А, що утворюється безпосередньо в хлоропластах із прямого продукту фотосинтезу 3-фосфогліциринової кислоти. У результаті нескладних перетворень 3-фосфогліциринової кислоти в піровиноградну і її наступного декарбоксилювання утворюється “активна” оцтова кислота – ацетил-КоА.



У хлоропластах маються в наявності усі ферменти, необхідні для цих перетворень.

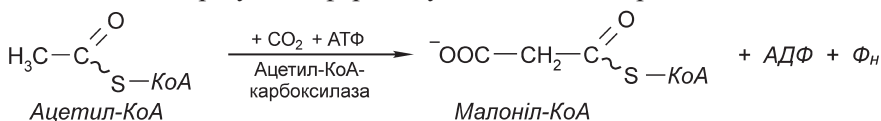
У зрілих хлоропластах перетворення 3-ФГК у піруват різко знижується, тому що 3-ФГК використовується цілком на побудову тріозо-і гексозофосфатів. Можливо тоді з цитоплазми в хлоропласти надходить готова оцтова кислота, що перетворюється в ацетил-КоА. Це перетворення вимагає витрати енергії АТФ і здійснюється ферментом ацетил-КоА-синтетазою.



Ацетил-КоА також утворюється в процесі  $\beta$ -окислювання жирних кислот, катаболізмі багатьох амінокислот, при катаболізмі вуглеводів з піровиноградної кислоти.

Багатоетапний процес синтезу жирних кислот відбувається як цикл конденсації  $C_2$ -одиниць. У результаті проходження одного циклу реакцій зростаючий ланцюг жирних кислот збільшується на два С-атоми. У реакціях циклу беруть участь сім ферментів, об’єднаних у комплекс – синтаза жирних кислот. Імовірно, це об’єднання збільшує ефективність дії ферментів. До комплексу синтази жирних кислот відноситься також ацилпереносний білок (АПБ). АПБ ковалентно зв’язує ацильні похідні, що утворюються в процесі синтезу жирних кислот, і, повертаючись як рука, переносить їх від ферменту до ферменту по всьому комплексу. АПБ – це вільний розчинний низькомолекулярний поліпептид, у якого активною групою служить пантотейн – частина коферменту А, через його *SH-групу* приєднуються ацильні залишки до АПБ.

Першим кроком у синтезі жирних кислот є карбоксилювання ацетил-КоА з утворенням малоніл-КоА при участі ферменту ацетил-КоА-карбоксилази.



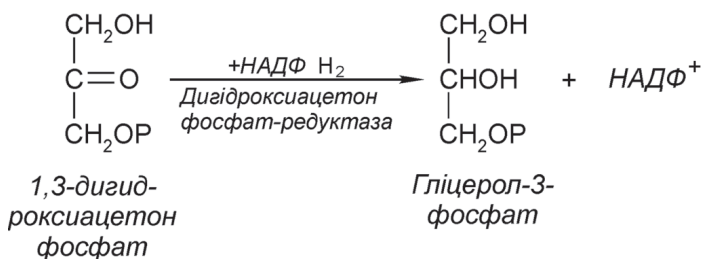
Малоніл-КоА зв’язується з АПБ.

Синтезовий малоніл-КоА з'єднується з АПБ. Ацетол-КоА в циклі необхідний як затравка. Ацильна група ацетил-КоА відокремлюється від КоА, приєднується до АПБ і реагує з малоніл-АПБ з утворенням  $C_4$ -сполуки-ацетоацетил-АПБ.

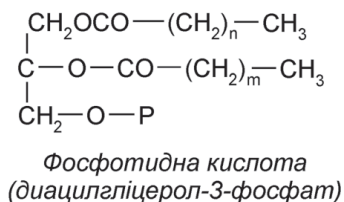
Новостворена  $C_4$ -сполука – ацетоацетил – зв'язана з АПБ. На наступному етапі за участі трьох ферментів відбувається його відновлення (видалення кетогрупи від третього С-атома). Необхідні для відновлення молекули НАДФ·Н<sub>2</sub> утворюються головним чином в окисному пентозофосфатному шляху. Утворюється масляна кислота (бутирил-АПБ), два перших атоми якої належать ацетил-КоА, два наступних – малоніл-КоА.

Цей  $C_4$ -ацил залишок і наступна молекула малоніл-АПБ служать новим субстратом для конденсуючого ферменту у наступному циклі, після чого ланцюг знову подовжується ще на два С-атоми. Цей циклічний процес продовжується доти, доки не виникне ланцюг з 16 чи 18 С-атомів – головний продукт біосинтезу жирних кислот у пластидах. У біосинтезі жирних кислот чергуються реакції карбоксилування і декарбоксилування. У кожному циклі  $CO_2$  вбудовується в ацетил з утворенням малонілу і знову  $CO_2$  відщеплюється при приєднанні малонілу до синтезованого ланцюга жирної кислоти. Зміст цього у тому, що приєднання малонілу з одночасним відщепленням  $CO_2$  відбувається з виділенням енергії, тому для утворення нового С–С зв'язку додаткової енергії не потрібно. Новостворені жирні кислоти відокремлюються від АПБ, можуть там же в пластидах використовуватися для синтезу хлоропластних ліпідів чи у вигляді КоА-ефірів експортуватися в цитоплазму.

Гліцерол-3-фосфат, необхідний для синтезу нейтральних ліпідів, утворюється шляхом відновлення 1,3-дигідроксиацетонфосфату при участі



дигідроксиацетонфосфат-редуктази. Далі гліцерол-3-фосфат ацилується – приєднує активовані жирні кислоти  $H_3C(CH_2)_n\cdot CO\sim SKoA$ . При ацилуванні гліцерол-3-фосфату на початку утворюється диацилгліцерол-3-фосфат, так звана фосфатидна кислота:



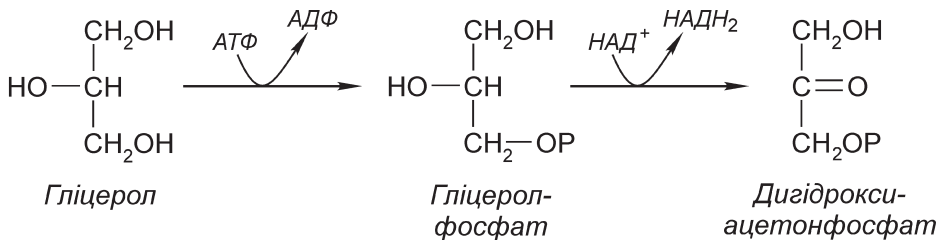
Фосфатидна кислота – це вихідний матеріал, з якого можуть утворюватися різні фосфоліпіди.

У випадку утворення нейтральних ліпідів фермент фосфатаза відщеплює залишок фосфорної кислоти від фосфатидної кислоти, і до третього вуглецевого атома гліцеролу фермент ацилтрансфераза переносить КоА-похідне третьої жирної кислоти. Готові молекули триацилгліцеролів (жирів) заповнюють олеосоми – спеціалізовані субклітинні структури. Синтез гліцероліпідів у хлоропластах і насінні олійних рослин проходить однаково. При проростанні насіння триацилгліцерол (жир) ремобілізується і перетворюється в цукор.

### 2.7.6. Катаболізм триацилгліцеролів (жирів)

Розпад жирів найбільш енергійно відбувається при проростанні насіння олійних рослин. Накопичені в олеосомах нейтральні жири не здатні перейти в корінь і стебло проростка, попередньо вони повинні перетворитися у вуглеводи. Транспортна форма вуглеводів – сахароза підтримує ріст проростка, поки він не перетвориться у фотосинтезуючу рослину. У катаболізмі жирів беруть участь різні компоненти клітини – олеосоми, гліоксисоми, мітохондрії, цитоплазма. Найбільш докладно участь кожної із субклітинних структур у катаболізмі жирів вивчена у *Ricinus communis*.

В ендоспермі жири накопичуються в олеосомах, субклітинних часточках, оточених одношаровою мембраною. На поверхні олеосом розташовуються ферменти ліпази, які гідролізують жири. При проростанні насіння активність ліпаз різко підвищується, а вміст жирів швидко падає. Ліпази гідролітично розривають ефірні зв'язки, відщепляючи одну за одною жирні кислоти. У результаті дії ліпаз з молекули жиру утворюється 3 молекули вільних жирних кислот і гліцерол, що направляються в різні компартменти клітини.



Гліцерол переходить у цитоплазму, де за допомогою АТФ фосфорилується і потім окислюється до дигідроксиацетонфосфату.

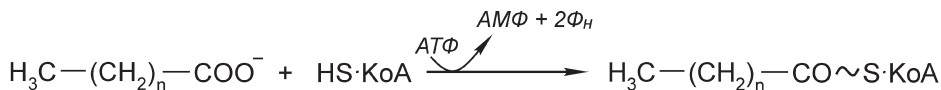
Дигідроксиацетонфосфат є метаболітом гліколізу і може перетворюватися в піровиноградну кислоту, що супроводжується утворенням 6 молекул АТФ. Піровиноградна кислота дифундує в мітохондрії, де окислюється з виділенням трьох молекул  $\text{CO}_2$  і утворенням 15 молекул АТФ. Якщо відминусувати молекулу АТФ, використану на фосфорилювання гліцеролу, то на одну молекулу окисленого гліцеролу валовий вихід АТФ складає 20 молекул.

Гліцерол також тісно зв'язаний з обміном вуглеводів і здатний перетворюватися в сахарозу.

Катаболізм жирних кислот може йти різними шляхами, але найголовніший з них – **шлях  $\beta$ -окислювання** (окислювання вуглецевого атома у 3 положенні), відбувається в

гліоксисомах (спеціальний тип пероксисом), оточених одношаровою мембраною і тісно контактуючих з олеосомами. У  $\beta$ -окислюванні задіяні багато ферментів і коферментів.

На початку  $\beta$ -окислювання молекула жирної кислоти активується за рахунок енергії АТФ, приєднуючи кофермент А макроергічним зв'язком.



В реакції бере участь фермент ацил-КоА-синтетаза.

У рослинному насінні процес  $\beta$ -окислювання відбувається тільки в гліоксисомах, у вегетативних тканинах – у пероксисомах, а в клітинах тварин – у мітохондріях. У результаті чотирьох реакцій циклу, при участі чотирьох ферментів ланцюг жирної кислоти коротшає на два вуглецевих атоми, утворюється молекула активної оцтової кислоти (ацетил-КоА) і КоА-похідне жирної кислоти. Новотворене укорочене похідне жирної кислоти знову використовується як субстрат, і процес  $\beta$ -окислювання повторюється доти, поки весь ланцюг жирної кислоти не розпадеться на молекули ацетил-КоА, якщо жирна кислота має парну кількість вуглецевих атомів. Якщо КоА-похідне жирної кислоти має непарну кількість вуглецевих атомів, то, крім ацетил-КоА, утворюється пропіоніл-КоА, що катаболізується за спеціальним механізмом. Жирні кислоти є головним джерелом ацетил-КоА в організмі.

У гліоксисомах одночасно з процесом  $\beta$ -окислювання йде інший процес – **гліюксилатний цикл**, у якому переробляється продукт розпаду жирних кислот ацетил-КоА. У результаті гліюксилатного циклу з двох молекул ацетил-КоА утворюється молекула янтарної кислоти (сукцинату) – додаткова вільна  $\text{C}_4$ -сполука, яка може бути використана поза циклом, без його розриву.

Сукцинат переходить із гліоксисом у мітохондрії, де включається в аеробний дихальний **цикл трикарбонових кислот** (цикл лимонної кислоти), і з сукцинату утворюється яблучна кислота. Остання може або окислятися далі в дихальному циклі, або вийти з мітохондрій у цитоплазму і взяти участь у синтезі гексозофосфатів. Процес синтезу гексозофосфату у цитоплазмі відповідає зворотному ходу процесу гліколізу і називається **глюконеогенез**. Наприкінці глюконеогенезу утворюється сахароза, яке транспортується в тканини проростка, що росте.

Незважаючи на те, що частина проміжних продуктів процесів перетворення жирів у цукри вилучається на інші потреби рослинного організму, у насінні рицини ці перетворення дуже ефективні: з 1 г ліпідів утворюється 1 г вуглеводів, що відповідає енергетичному виходу 40 %.

## 2.8. Вторинні рослинні речовини

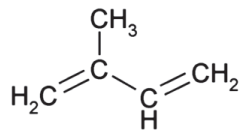
Крім білків, жирів і вуглеводів, у рослинних організмах міститься понад 80 000 речовин, що розглядаються як вторинні. Це терпени і терпеноїди, алкалоїди, фенольні сполуки. Людина по-різному використовує вторинні речовини, серед них,

крім корисних і нешкідливих, є також більш-менш отруйні, а окремі – канцерогенні чи смертельні. Детальні сучасні дослідження показали, що, хоча ці сполуки утворюються в результаті вторинних процесів і не мають значення як запасні речовини чи як джерело енергії, багато з них несуть важливі фізіологічні й екологічні функції, беруть участь у первинному обміні речовин.

### 2.8.1. Терпени і терпеноїди

До цієї групи речовин – простих ліпідів, що не гідролізуються і не містять жирної кислоти в молекулі, відносяться терпени, ефірні олії, смоли, стероїди, воски, різні рослинні пігменти (каротиноїди та ін.), вітамін *A*. Хімічно споріднені також вітаміни *E*, *K* тощо.

Усі терпени і терпеноїди – похідні  $C_5$ -одиниці – ізопрену:



Розгалужений кінець ізопренової одиниці позначають як “голову”, нерозгалужений – як “хвіст”. Найчастіше  $C_5$  одиниці з’єднуються між собою лінійно – “голова” до “хвоста”, але можливе також з’єднання “хвіст” до “хвоста”. Класифікують терпени за кількістю таких  $C_5$ -одиниць у молекулі: монотерпени (10 атомів C), сесквітерпени (15 атомів C), дитерпени (20 атомів C), політерпени (від  $7,5 \cdot 10^3$  до  $3 \cdot 10^5$  атомів вуглецю). Вихідною сполукою для синтезу ізопреноїдів служить ацетил-кофермент А.

Більшість моно-, сескві- і дитерпенів входять до складу ефірних олій, мають приємний аромат і широко використовуються в парфумерній промисловості. У м’я-ти в спеціальних залозах міститься *ментол*, що складає 70 % м’ятної олії. Ментол використовують також як складову частину ліків. Сесквітерпен *фарнезол* входить в ефірні олії троянди, акації, липи. Квіти ромашки містять сесквітерпен *проазулен*. Фітогормон широкого спектру дії – *абсцизову кислоту*, що індукує період спокою бруньок і насіння, опадання листя, також відносять до сесквітерпенів.

*Фітоалексини* – речовини захисної системи рослин (*phyton* – рослина, *alexin* – оборона), синтезовані рослиною у відповідь на дію різних стресових факторів – патогенних мікроорганізмів, високих температур, опромінення, поранення, – мають різну хімічну природу: сескві-, дитерпени, ізофлавоноїди, поліацетилени тощо.

До *дитерпенів* відноситься широко розповсюджений у рослин фітогормон гіберелін, що контролює ріст і розвиток. Дитерпеном є *каніфоль* – продукт, одержуваний із смоли хвойних; її широко використовують у хімічній промисловості. До *три-терпенів* відносяться стероли, сапоніни, серцеві глікозиди, стероїдні алкалоїди. У тварин головний стерол – холестерол(ин), у невеликих кількостях він зустрічається й у рослин. *Холестерол* – це попередник статевих гормонів і вітаміну Д, разом з іншими ліпідами холестерин входить у мембрани, регулює їх проникність.

*Каучук* – це макромолекулярний ізопреноїд з 5–10 тис. ізопреноїдних одиниць, з’єднаних у нерозгалужений ланцюг. Міститься в молочному сокові приблизно 2000 видів вищих рослин у кількості 1–20 %. Найбільше практичне значення має *Hevea brasiliensis* із родини *Euphorbiaceae*.

### 2.8.2. Алкалоїди

**Алкалоїди** – група органічних азотовмісних речовин рослинного походження. Найчастіше азот знаходиться у складі гетероциклів. В алкалоїди можуть входити також метил- і ацетилгрупи,  $C_5$ - і  $C_{10}$ - сполуки, фенольні тіла  $C_6C_1$  та ін. Більшість алкалоїдів мають лужні властивості, що відображено у їх назві (*алкалоїд* – рослинний луг, арабо-грецьке). У рослинах алкалоїди знаходяться у вигляді солей з органічними кислотами – яблучної, лимонної, оцтової, янтарної й ін., добре розчинних у воді. Всі алкалоїди виявляють сильну фізіологічну дію на людину і тварин, особливо на нервову систему: у малих дозах збуджуючи, у великих – пригнічуючи. Зловживання алкалоїдами-наркотиками (*морфін*, *кокаїн* та ін.), веде до фатальних наслідків. Багато алкалоїдів міститься в рослинах із родин макових, пасльонових, жовтецевих, бобових та ін. Алкалоїди кавового дерева утворюються в клітинах паренхіми листків. Алкалоїд *соланін* утворюється в бульбах картоплі при їх зберіганні на світлі. Алкалоїд *кофеїн* міститься в зернах кави (1–3 %), у листках чаю (2–4 %), у невеликій кількості є він і в бобах какао, горіхах коки тощо. Кофеїн збуджує нервову систему і серцеву діяльність. Ще в 1639 р. для лікування малярії стали вживати *хінін* – алкалоїд з кори хінного дерева. Відомі алкалоїди тютюну *нікотин* і *анабазин* використовуються також у сільському господарстві як інсектициди.

Більшість рослин, що накопичують алкалоїди, живе на півдні, на півночі їх небагато. Підвищена вологість під час вегетації зменшує вміст алкалоїдів.

Функцію алкалоїдів у рослинах вивчено недостатньо. Можливо, вони захищають рослини від поїдання тваринами, тому що гіркі й отруйні. Деякі алкалоїди функціонують як фітоолексини. Можливо, вони діють як регулятори росту, а саме, як інгібітори проростання. Оскільки азот – складова частина алкалоїдів, поліпшення азотного живлення сприяє збільшенню вмісту алкалоїдів у рослинах.

### 2.8.3. Рослинні феноли

Рослини синтезують тисячі сполук, що містять один чи більше фенольних залишків. **Феноли** – похідні ароматичних сполук, у яких гідроксильна група (ОН) безпосередньо зв'язана з ароматичним ядром. Найпростіший з них оксибензол –  $C_6H_5OH$  – ще називають фенолом. Розрізняють одно-, два-, три- і багатоатомні феноли. Більшість фенолів – це безбарвні кристалічні речовини, іноді рідини з різким запахом. Часто зустрічаються ароматичні ненасичені гідроксикоричні кислоти – кумарова, кавова – як у вільному стані, так і у вигляді різних ефірів. *Кумарин* – похідне гідроксикоричної кислоти – утворюється в зрізаних рослинах і обумовлює характерний запах свіжоскошеного сіна. У зіпсованій мікроорганізмами солодкій конюшині з кумарину утворюється *дикумарол* – речовина, що викликає гемоліз крові тварин.

**Флавоноїди** – велика група водорозчинних фенольних похідних червоного, жовтого, іншого кольору і безбарвних. Флавоноїди – глікозиди, основу структури їх агліконів представляє флаван, що складається з двох ароматичних кілець, з'єднаних  $C_3$  залишком ( $C_6-C_3-C_6$ ). Звичайно вони знаходяться у вакуолях, але можуть



акумулюватися в клітинах епідермісу, можливо, захищаючи асимілюючу паренхіму від ультрафіолетових променів. Деякі зустрічаються в хлоро- і хромопластах, забарвлюють квіти й інші тканини рослин. Забарвлення їстівних плодів визначається головним чином антоціанами, що утворюють комплекси з металами (Fe, Al, Mo й ін.) та білками, що впливає на колір.

**Танінами** називають рослинні речовини, які використовують для дублення шкір. Звичайно екстракт танінів одержують з кори дуба. Це ароматичні сполуки з молекулярною масою від 500 до 3000, що мають досить фенольних гідроксильних груп, щоб зв'язатися з білками. Прикладом можуть бути галотаніни, у яких глюкоза етерифікована галоювою кислотою. У галах листа *Rhus semialata* таких танінів до 64 %.

Функції фенолів у рослинах важливі і різноманітні. Відомо, що флавоноїдні пігменти відіграють важливу роль у запиленні квітів, поширенні насіння, тому що яскравими фарбами вони приваблюють комах і птахів. Безбарвні флавоноїди поглинають ті ж ультрафіолетові промені, що сприймаються і комахами.

Фенольні сполуки відіграють важливу роль в імунитеті рослин. Серед відомих у даний час специфічних захисних агентів – фітоалексинів – понад 80 % приходить на фенольні сполуки. Однак варто мати на увазі, що фунгіцидною чи фунгістатичною дією можуть володіти не самі фенольні сполуки, а продукти їх окислення – хінонні форми чи семіхінонні радикали. Це показано на прикладі збудника коричневої гнилі плодів *Sclerotinia fructigena*. Фенольні сполуки, що містяться в яблуках і інших плодах (хлорофенова, каваова кислоти, катехін та ін.) мають слабку фунгістатичну активність до цього патогену. Продукти ж їх ферментативного окислення (за участі фенолоксидази чи пероксидази) різко пригнічують проростання спор.

Ланцюг переносу електронів як у хлоропластах, так і в мітохондріях обов'язково містить специфічні похідні гідрохінону з ізопреноїдним бічним ланцюжком, що називаються відповідно пластохінонами чи убіхінонами. Пластохінони беруть участь як у циклічному, так і в нециклічному фотофосфорилуванні.

На початку 80-х років з листків мімози (*Mimosa pudica*), парнопір'ясті листочки якої складаються на ніч чи при дотику до них, були виділені фенольні сполуки, від яких залежить подібний рух. Вони одержали назву тургорини.

## 2.9. Вітаміни

**Вітаміни** – група органічних речовин, різного хімічного складу, що необхідні для нормальної життєдіяльності будь-якого організму і виконують у ньому безпосередньо чи в складі інших сполук каталітичні функції. Більшість вітамінів – вихідний матеріал для утворення коферментів. Деякі вітаміни несуть специфічні функції, не зв'язані з каталітичною активністю.

В організмі людини і тварин деякі вітаміни не синтезуються зовсім, інші синтезуються кишковою мікрофлорою в недостатній кількості, тому вітаміни повинні надходити разом з їжею. Вітаміни необхідні для життя, хоча і в дуже малих кіль-

костях. Наприклад, людині на добу необхідно 600 г їжі (у перерахуванні на суху масу) і 0,1–0,2 г вітамінів. Відсутність чи нестача вітамінів у їжі служать причиною багатьох хвороб. Розрізняють такі форми забезпечення організму вітамінами: **відсутність вітамінів** (чи одного з них) – авітаміноз, недостатнє забезпечення – гіповітаміноз. **Надлишкове** введення в організм одного з вітамінів приводить до комплексу порушень, який називають гіпервітамінозом.

Коли хімічна природа і механізм дії вітамінів ще не були відомі, їх позначали буквами латинського алфавіту. Тепер використовують раціональні хімічні назви, але для давно відкритих вітамінів зберігають і старе позначення буквами. Відповідно до прийнятої номенклатури вітаміни поділяють на:

- 1) розчинні у воді;
- 2) розчинні в жирах;
- 3) вітаміноподібні сполуки.

### 2.9.1. Водорозчинні вітаміни

До водорозчинних вітамінів відносяться вітаміни групи *B* і вітамін *C*.

**Вітамін  $B_1$**  (тіамін). У формі тіамінпірофосфату як кофермент входить до складу альдегідтрансфераз і ліаз. Тіамін бере участь у реакціях декарбоксилювання кетокислот (піровиноградної і  $\alpha$ -кетоглутарової). Відсутність вітаміну  $B_1$  у їжі приводить до захворювання *бері-бері*, що зв'язане із змінами в центральній і периферичній нервовій системі. Тільки рослинні клітини синтезують тіамін, особливо багаті на нього насіння злаків та бобових рослин.

**Вітамін  $B_2$**  (рибофлавін), так як і його похідні – флавін-мононуклеотид (ФМН) і флавінаденіндинуклеотид (ФАД), служать простетичними групами флавінових ферментів, що переносять електрони в дихальному ланцюзі і при окисному розпаді різних метаболітів (амінокислот, жирних кислот, пірувату). При  $B_2$  авітамінозі знижуються процеси тканинного дихання, що призводить до затримки росту та інших порушень. Рибофлавін міститься в овочах, плодах, молочних і м'ясних продуктах. Жуйні тварини одержують рибофлавін завдяки мікроорганізмам їхнього шлунково-кишкового тракту.

**Вітамін  $B_3$**  (пантотенова кислота) в організмі знаходиться у зв'язаній формі у складі коферменту А(КоА) і ацетилпереносного білка. Кофермент А бере участь у численних реакціях, зв'язаних з перетворенням вуглеводів і жирів, АПБ – в обміні жирів. Нестача пантотенової кислоти у людини і тварин веде до уповільнення росту, втраті маси, ушкодженню вовни, випаданню волосся. Особливо багаті пантотеновою кислотою картопля, цвітна капуста, помідори, пивні дріжджі. Синтезує її і кишкова мікрофлора.

**Вітамін  $B_5$**  (нікотинова кислота, вітамін *PP*) у природі зустрічається у вигляді нікотинової кислоти і нікотинаміді. Вітамін  $B_5$  як складова частина входить у піридиннуклеотида НАД і НАДФ, що функціонують як коферменти у більш ніж 200 оксидоредуктаз, які беруть участь в окислювально-відновних реакціях фотосинтезу, дихання, тканинного обміну. Нестача вітаміну  $B_5$  у їжі викликає в людей хворобу

*пелагру* (від італ. шорстка шкіра). Усі рослини містять нікотинову кислоту, багато її в зернових продуктах, найбільш багаті сухі дріжджі.

**Вітамін С** (аскорбінова кислота) виліковує *цингу* – хвороба, що виникає при відсутності в їжі свіжих овочів і плодів. Аскорбінова кислота – сильний відновлювач, легко віддає два атоми водню, перетворюючись в дегідроаскорбінову кислоту. Біологічна роль вітаміну С – участь в окислювально-відновних реакціях, підтримка сульфгідрильних груп ферментних білків у відновленому стані.

Крім людини, мавп і морських свинок, всі інші тварини, а також вищі рослини самі синтезують вітамін С. Джерелом вітаміну С служать овочі і плоди.

**Вітамін Р** (поліфеноли, біофлавоноїди) відноситься до фенольних сполук. Є багато даних про функціональний зв'язок між вітамінами С і Р, продукти з Р-вітамінною активністю зустрічаються там, де і вітамін С. Р-вітамінні речовини захищають вітамін С від окислювання. Відомо, що цитрусові плоди мають сильну антицинготну дію, хоча аскорбінової кислоти в них не так багато. Причина в тім, що вони багаті вітаміном Р, що підсилює дію вітаміну С.

## 2.9.2. Жиророзчинні вітаміни

До жиророзчинних вітамінів відносяться вітаміни А, D, К, Е. Усі вони утворюються з залишків ізопрену. Жиророзчинні вітаміни здатні накопичуватися в організмі у значних кількостях, тому їх відсутність у їжі може не виявлятися кілька місяців.

**Вітамін А** (каротиноїди, ретинол, антиксерофтальмічний). За назвою вітамін А поєднують групу похідних рослинних пігментів каротиноїдів. Вищі рослини не містять вітаміну А, але багаті його попередником каротином, який в організмі людини і тварин перетворюється у вітамін А.

При відсутності вітаміну А послаблюється імунітет, уражуються епітеліальні тканини, втрачається зір у сутінках (куряча сліпота). Послаблюється ріст молодняка. Джерело вітаміну А – молочні продукти, печінка, нирки великої рогатої худоби, джерело каротиноїдів – морква, помідори, зелень.

**Вітамін D** (кальциферол, антирахітичний). Під назвою вітамін D поєднують групу похідних стеролів рослинного і тваринного походження, які мають противорахітну активність. При захворюванні *рахітом* порушується фосфорно-кальцієвий обмін.

В зелених рослинах вітамін D не синтезується, але утвориться 7-дигідрохолестерин, необхідний для утворення вітаміну D. Вітамін D особливо необхідний для курок-несучок і дійних корів, тому що в шкаралупу яйця переходить 10 % усього кальцію курки, а на 1 л молока корова витрачає 1 г кальцію.

**Вітамін К** (філохінони, антигеморагічний). Основою молекули вітаміну К є 1,4-нафтохінон. У рослинах широко представлений вітамін К<sub>1</sub>-нафтохінон, мікроорганізми синтезують вітамін К<sub>2</sub>, що відрізняється будовою бічного ланцюга. Біологічно активніший вітамін К<sub>1</sub>, він необхідний для збільшення швидкості згортання крові. У рослин філохінони знаходяться в хлоропластах і зв'язані з процесом фотосинтезу.

**Вітамін E** (токоферол, антистерильний вітамін). Під терміном вітамін E поєднують групу похідних токолу і токотрієнолу, що відрізняються кількістю і положенням замісників в ароматичному кільці чи структурою бічного ланцюга. Найбільш поширені  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ -токофероли (від греч. *токос* – нащадки, *феро* – несучи). При нестачі вітаміну E у тварин втрачається здатність до розмноження, у вагітних самок гине плід, у самців перероджуються статеві залози, спостерігається дистрофія м'язів. У рослинах вітамін E синтезується протягом усього періоду росту. Особливо багаті ним рослинні олії: кукурудзяна, бавовняна, соняшникова. Конкретна функція вітаміну E ще вивчається.

### 2.9.3. Мінливість вмісту вітамінів у рослинах в онтогенезі і залежно від факторів зовнішнього середовища

Вищі рослини є головним джерелом вітамінів для людини, тому що містять усі відомі вітаміни, за виключенням вітаміну D і  $B_{12}$ . Зерно, овочі, плоди постачають людям водорозчинні вітаміни, жиророзчинні E та K, а також каротин – попередник вітаміну A і 7-дигідрохолестерин, необхідний для утворення вітаміну D. Вітаміни синтезуються у вегетативних органах, головним чином у листках, а при старінні пересуваються в зерно. У злаків в період повної зрілості в зерні кількість вітамінів  $B_1$  і  $B_2$  зростає в 1,5–2 рази. Зерно бобових дуже багате вітамінами, так у насінні сої вітаміну  $B_1$  у два рази більше, ніж у зерні пшениці. Насіння бобових, особливо таких, котрі містять багато жиру, накопичують вітаміну E в кілька разів більше, ніж зерно злаків, в олії бобових вміст вітаміну E досягає 200 мг на 100 г олії.

Відомо, що вміст вітамінів в овочах і плодах змінюється протягом періоду вегетації, але в різних рослин по-різному. У більшості овочів максимум вмісту вітаміну C спостерігається при повній фізіологічній зрілості. У капусти й огірків, навпаки, при дозріванні його кількість зменшується. У волоських горіхів у зеленій шкарлупі вміст аскорбінової кислоти складає 200 мг %, а у дозрілих – всього 5–10 мг %. Зелений перець містить у середньому 100 мг % вітаміну C, а до часу почервоніння кількість аскорбінової кислоти часто подвоюється.

У більшості овочів і плодів таких різких коливань вмісту вітаміну C не спостерігається, змінюється лише співвідношення форм аскорбінової кислоти. При дозріванні багатьох видів плодів при незначних змінах загального вмісту вітаміну C спостерігається зменшення кількості менш стійкої дегідроформи і збільшення вмісту відновленої форми, що менше губиться при переробці.

Важливим джерелом вітамінів служить картопля. Найбільше вітаміну C містить молода свіжозібрана картопля (до 40 мг %), а при дозріванні кількість вітаміну C в картоплі падає у 2–3 рази (10–15 мг %). Однак для людини середня доза вітаміну C складає приблизно 50 мг на добу, тому саме картопля взимку значною мірою задовольняє потребу у вітаміні C. Картопля містить більше вітамінів  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $B_6$ , PP, пантотенової кислоти, ніж капуста, огірки, морква, однак недостатньо для задоволення добової потреби людини. Спостереження за вмістом вітамінів у плодах показали, що плоди диких форм яблук, груш, олив містять більше вітамі-

ну *C*, чим плоди рослинних сортів. Також при вирощуванні на півночі в плодах накопичується більше аскорбінової кислоти, ніж на півдні. Плоди і ягоди містять багато вітаміну *P* (чорна смородина, цитрусові), каротину (горобина, абрикоси, сливи). Каротин добре зберігається при висушуванні і переробці плодів і ягід. Фолієва кислота, що охороняє від недовітності, у великій кількості міститься в суницях, малині, шипшині, вишнях.

Кормові трави багаті каротиноїдами, вітаміном *C*, особливо бобові. Хоча більшість тварин самі синтезують вітамін *C*, додаткова його кількість збільшує їхню продуктивність. Більше всього аскорбінової кислоти містить молода зелена трава. При дозріванні вміст вітаміну *C* зменшується, а при висушуванні він руйнується. У зеленій масі трав багато інших вітамінів, але до кінця вегетації їхній вміст падає. У висушеній траві зберігаються вітаміни  $B_1$ ,  $B_2$ ,  $B_6$ , нікотинова, пантотенова кислоти. Листя бобових трав, обліпиха і зелені овочі є цінним джерелом вітаміну *E*.



### 3. ФОТОСИНТЕЗ

#### 3.1. Планетарне значення фотосинтезу та історія його відкриття

**Фотосинтез** (від греч. *photos* – світло, *synthesis* – з'єднання) – це процес утворення зеленими рослинами, синьозеленими водоростями і деякими бактеріями органічних речовин із  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  за рахунок енергії світла.

Процес фотосинтезу – основний шлях надходження енергії Сонця в біосферу. Завдяки фотосинтезу сонячна енергія стає доступною всім живим організмам. К. А. Тімірязєв писав, що зелений листок, або вірніше – мікроскопічне зелене зерно хлорофілу, є тим фокусом, точкою у світовому просторі, у яку з одного кінця притікає енергія Сонця, а з іншого – беруть початок усі прояви життя на Землі. Щорічно в продуктах фотосинтезу запасасться  $5 \cdot 10^{17}$  ккал енергії – набагато більше, ніж використовується людством –  $1 \cdot 10^{17}$ . Акумулюючи сонячну енергію, рослини в процесі фотосинтезу поглинають і відновлюють діоксид вуглецю, стабілізуючи його вміст в атмосфері. Вважають, що в перерахунку на вуглець рослини щорічно фіксують його  $75 \cdot 10^9$  т і створюють  $5 \cdot 10^{10}$  т органічної речовини, головним чином вуглеводів.

Весь кисень нашої планети має фотосинтетичне походження. Щорічна глобальна продукція кисню складає приблизно  $10^{11}$  т.

Відкриття фотосинтезу пов'язують з роботами англійського вченого Дж. Пристлі, який у 1771 р. показав, що зелені рослини, поміщені в замкнутий простір, здатні “виправляти” повітря, зіпсоване горінням чи диханням тварин. На жаль, його думки не зацікавили сучасників.

У 1779 р. голландський лікар Я. І. Інгенгауз установив, що рослини очищають повітря тільки на світлі і “псують” вночі в тіні. У 1782 р. зроблено велике відкриття швейцарцем Ж. Сенеб'є, який установив, що виділення кисню рослиною відбувається тільки в тому випадку, якщо вона споживає вуглекислоту. У 1804 р. також швейцарець Т. Соссюр показав необхідність участі води в цьому процесі.

У 1862 р. німецький натураліст Ю. Сакс установив, що атмосферний вуглець є єдиним джерелом синтезу органічних сполук рослин. Пройшла майже половина XIX ст., перш ніж німецький лікар Ю. Р. Майєр (1845 р.), один із творців закону збереження енергії, прийшов до думки, що промінь світла, що упав на зелений лист, не зникає безвісти, а перетворюється в іншу форму енергії – хімічну, запасуючи її в листках. Видатний росіянин учений К. А. Тімірязєв у 1875 р. остаточно сформулював вчення про космічну роль зеленої рослини. Він експериментально довів, що процес фотосинтезу підпорядковується закону збереження і перетворення енергії.

Термін “фотосинтез” був запропонований у 1897 р. німецьким ученим В. Пфєффером за аналогією з терміном “хемосинтез”, запропонованим у 1890 р. мікробіологом С. Н. Виноградським.



### 3.2. Лист як орган фотосинтезу

Фотосинтез відбувається в зелених органах рослин, і насамперед у **листі**. Листок має плоску форму, що сприяє кращому поглинанню сонячної енергії. Також при плоскій формі на одиницю об'єму припадає найбільша поверхня, що сприяє кращому контакту з повітряним середовищем. Зверху і знизу листок покритий епідермісом, що захищає тканини листка, регулює газообмін і транспірацію. За винятком замикаючих клітин продихів, клітини епідермісу позбавлені хлоропластів і у фотосинтезі особистої участі не приймають. Через продихи, розташовані в більшості рослин на нижній стороні листа, у лист попадає вуглекислий газ, який засвоюється у процесі фотосинтезу.

Уся фотосинтетична діяльність листка локалізована в його мезофілі, диференційованому на **палісадну (стовпчасту)** і **губчасту паренхіму**. Клітини головної фотосинтезуючої тканини – палісадної паренхіми – прилягають до верхнього епідермісу листка (рис. 3.1).

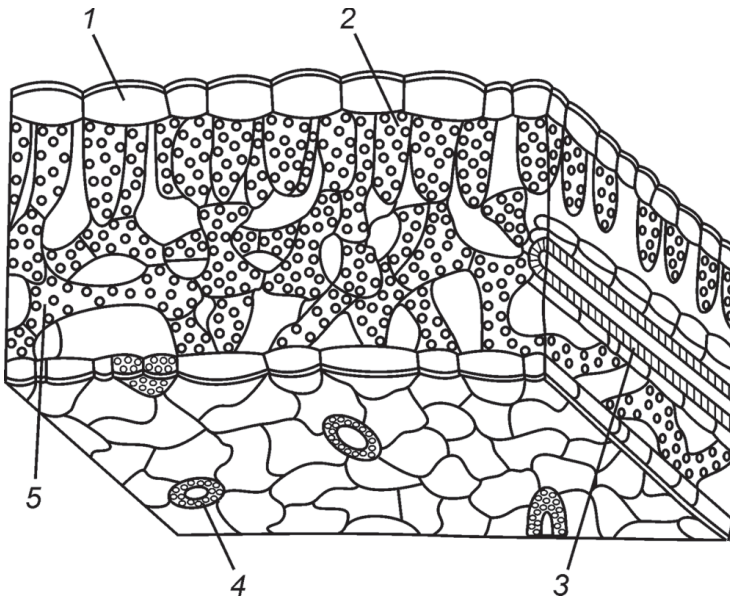


**Рис. 3.1.** Поперечний розріз листка соняшника (за М. О. Максимовим, 1958):

1 – епідерміс; 2 – палісадна паренхіма; 3 – жилка; 4 – продих; 5 – губчаста паренхіма.

Клітини стовпчастої паренхіми, що тісно прилягають одна до одної, містять по 60–80 хлоропластів, клітини ж губчастої – по 15–40 шт. До нижнього епідермісу прилягає пухка губчаста паренхіма з великими міжклітинниками. Обсяг міжклітинників складає 15–20 % обсягу листа. **За рахунок міжклітинників внутрішня поверхня листа** в 7–10 разів перевищує зовнішню поверхню. Міжклітинники заповнені повітрям і разом з продихами та іншими вихідними отворами в покривних тканинах забезпечують газообмін листа і рослин.

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

ність фотосинтезу падає. Листки розташовуються на рослині так, щоб мінімально перекривати один одного, тобто утворювати листову мозаїку.

### 3.2.1. Хлоропласти

В еукаріотів фотосинтез відбувається в особливих органоїдах листа – **хлоропластах**. Зазвичай хлоропласти мають форму дисків довжиною 3–10 мкм (у середньому 5 мкм) і діаметром 5 мкм (рис. 3.2).

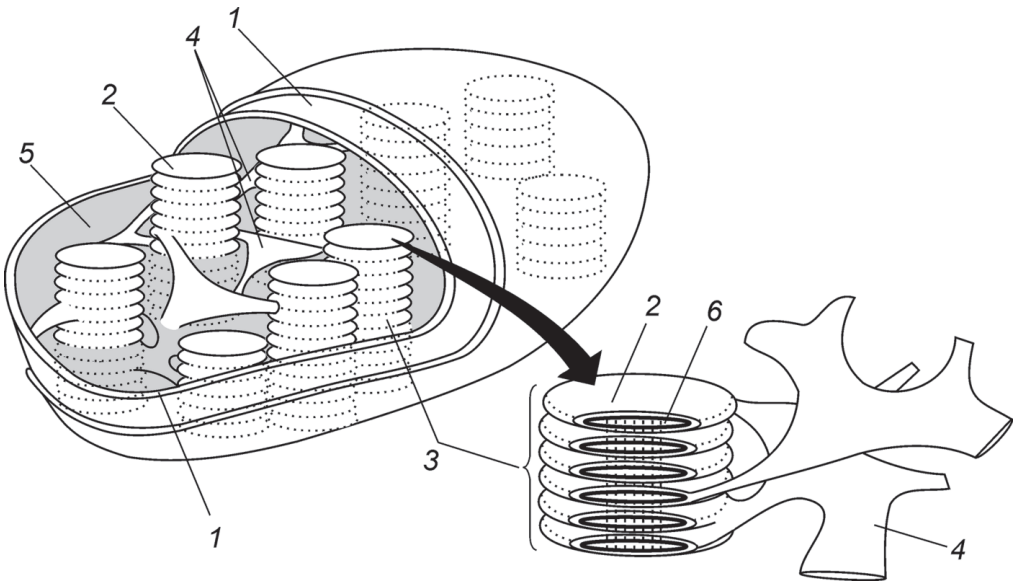


**Рис. 3.2.** Будова хлоропласта:

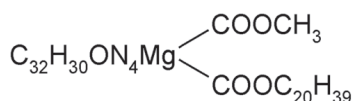
- 1 – подвійна мембрана хлоропластів; 2 – тилакоїд; 3 – грана тилакоїдів;  
4 – ламели; 5 – строма гран; 6 – порожнина усередині (лумен).

Кожен хлоропласт відділений від цитоплазми **подвійною мембраною**. Хлоропласт містить систему внутрішніх фотосинтетичних мембран, які іноді називаються **ламелами**. Ламели занурені в гідрофільний білковий гель – **строму**. У фотосинтетичних мембранах відбуваються світлові (**світлозалежні**) **реакції фотосинтезу**, у стромі – **темнові (світлoneзалежні)** реакції. Фотосинтетичні мембрани утворені складками внутрішньої мембрани хлоропласта і складаються з плоских заповнених рідиною ліпідно-білкових мішководних структур, які називають тилакоїдами. Тилакоїди, розташовуючись один над одним, утворюють стопки – **грані**. Грані з'єднуються між собою одиночними тилакоїдами-ламелами строми. У тилакоїдні мембрани вмонтовані строго впорядковані пігментні системи і чітко орієнтовані компоненти електронотransпортного ланцюга, що здійснюють світлові реакції фотосинтезу. Сформована грана хлоропласта складається з 10–30 тилакоїдів, кількість гран у хлоропласті коливається від 100 до 150.

До складу тилакоїдних мембран входять чотири головних функціональних білкових комплекси: фотосистема I (ФСІ), фотосистема II (ФСІІ), цитохром- $b_6f$ -комплекс і АТФ-синтаза ( $CF_1/CF_0$ -сполучний комплекс). Їх організація і функції будуть розглянуті нижче.



За хімічною природою хлорофіл – складний ефір дикарбонової хлорофілінової кислоти, який отримують етерифікацією карбоксильних груп двома спиртами – метиловим і фітолом.



Наявність атома  $\text{Mg}^{2+}$  у ядрі хлорофілу обумовлює зелений колір пігменту.

Кількість хлорофілу в рослині змінюється в процесі вегетації, поступово зростаючи до фази цвітіння і зменшуючись від цвітіння до кінця вегетації.

Рослини, вирощені в темряві (етіюляти), завжди блідо-жовті через відсутність хлорофілу. У проростків, що знаходяться в ґрунті і виносять листи на поверхню до світла, етіюляція – звичайне явище. На наступних фазах росту рослин етіюляція викликає морфологічні зміни в будові стебла, листів і є однією з причин полягання рослин у загущених посівах. У зелених рослин в результаті захворювань чи недостатнього мінерального живлення відбувається руйнування хлорофілу – хлороз. Він може викликатися відсутністю в поживному середовищі азоту, калію, сірки, марганцю, міді. Особливо важливе забезпечення рослин залізом, оскільки залізо бере участь в окислювально-відновних процесах при синтезі хлорофілу і його попередників.

Фотосинтетичні пігменти вибірково поглинають промені видимої частини сонячного спектру (рис. 3.4). Максимуми поглинання хлорофілів лежать у синій і червоній областях видимої частини спектру (що відповідає довжинам хвиль близько 450 і 650–700 нм). Каротиноїди і фікобіліни поглинають у межах 400–500 і 500–650 нм відповідно.

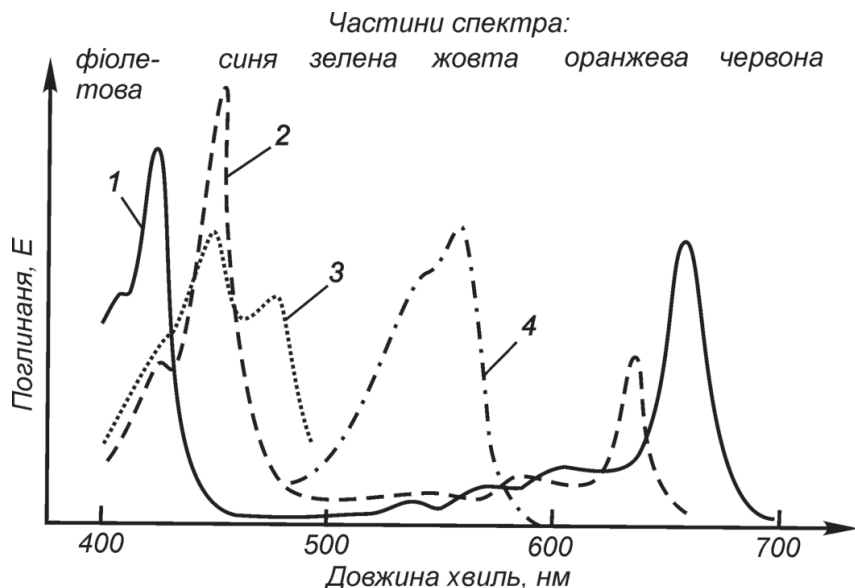


**Рис. 3.4.** Спектри поглинання фотосинтетичних пігментів:

1– хлорофіл а; 2– хлорофіл b; 3 – каротин; 4 – фікоеритин.

**Каротиноїди** – найбільш розповсюджені природні пігменти: жовті, оранжеві, червоні. Їх знаходять у всіх представників світу рослин – як у фотосинтезуючих, так і в нефотосинтезуючих. У вищих рослин вони містяться в зелених листах, пелюстках квітів, плодах, а також у нефотосинтезуючих органах. У листі на фоні хлорофілу каротиноїди непомітні, але восени після його руйнування надають листам жовтого і оранжевого забарвлення.

Каротиноїди поглинають у синьо-фіолетовій частині спектру і передають енергію на хлорофіли, тобто в процесі фотосинтезу їхня роль додаткова. Вони захищають тканини від шкідливого впливу надлишку світла, окислювання киснем, що виділяється при фотосинтезі, беруть участь в окислювально-відновних реакціях, важливі також у генеративних процесах рослин. У фотосинтетичних мембранах каротиноїди зв'язані з білками і ліпідами. Каротиноїди поділяють на каротини (безкисневі) і ксантофіли (кисневмісні).

**Каротини** являють собою ненасичені вуглеводні, їх хімічна формула  $C_{40}H_{56}$ . Каротин завжди міститься в хлоропластах зелених листів, у багатьох квітках, плодах. Культурна морква – класичне джерело каротину. У плодах шипшини, у томаті знаходиться пігмент цієї групи під назвою лікопін. Усі хребетні тварини здатні в процесі травлення розщеплювати  $\beta$ -каротин з утворенням двох молекул вітаміну А. При окислюванні вітаміну А утворюється ретиналь – пігмент, що приймає участь у зоровому акті.

**Ксантофіли** – окислені вуглеводні. Найбільш поширені: **лютеїн** ( $C_{40}H_{56}O_2$ ) – постійний супутник і похідне  $\alpha$ -каротину, **зеаксантин** ( $C_{40}H_{56}O_2$ ) – пігмент жовтих зерен кукурудзи; **криптоксантин** ( $C_{40}H_{56}O$ ) – також міститься в жовтих зернах кукурудзи, у шкірці мандарина, зародках пшениці; **фукоксантин** ( $C_{40}H_{56}O_6$ ) – пігмент бурих водоростей та ін. У пластидах вищих рослин розповсюджений також **віолоксантин**, який містить на два атоми кисню більше, ніж зеаксантин.

Всі автотрофні рослини здатні синтезувати жовті пігменти в темряві з ацетил-КоА. Під впливом світла інтенсивність синтезу набагато збільшується.

**Фікобіліни** характерні для червоних і синьо-зелених водоростей. Фікобіліни – це тетрапіроли з відкритим ланцюгом, що не містять металів і фітолу. Фікобіліни поглинають енергію в зеленій і жовтій частинах спектра (500–650 нм) і передають її хлорофілу, тобто вони є додатковими пігментами, що виконують роль світлозбираючого комплексу.

**Флавоноїди** – це широко розповсюджені водорозчинні рослинні пігменти. Зазвичай вони знаходяться у вакуолях, але деякі виявлені в хромопластах і хлоропластах. За ступенем окисленості їх поділяють на *антоціани*, *флаволи* і *флавоноли*. Головна функція флавоноїдів – пігментація тканин, в яких вони синтезуються і накопичуються.

*Антоціани* – пігменти вакуоль, вони обумовлюють жовтогаряче, червоне, синє забарвлення майже всіх червоно-синіх квітів. Є вони й у клітинній стінці.

Антоціани поглинають промені, що мало адсорбуються хлорофілом. Наплив антоціанів у листках спостерігають навесні і восени, тобто в холодні періоди вегетації. Поглинена антоціанами енергія перетворюється в тепло, що трохи підвищує температуру листків. Рослини, багаті антоціанами, стійкіші до несприятливих умов

середовища. Можливо, це пов'язано також з тим, що антоціани активують ферменти класу оксидаз. Антоціани використовують і як харчові барвники.

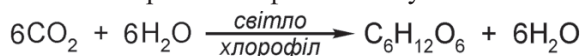
**Флавори і флавоноли** (від лат. *flavus* – жовтий) поширені в пелюстках квітів, зосереджуються переважно у вакуолях епідермальних клітин. Флавори самі безпосередньо не забарвлюють квітки, а підсилюють забарвлення жовтих флавонолів. Флаворами багаті тропічні й альпійські рослини, у яких вони захищають хлорофіл і цитоплазму від руйнівного впливу ультрафіолетових променів.

Разом з іншими рослинними фенолами флавоноїди, можливо, беруть участь у формуванні стійкості рослин до хвороб. Більшість пігментів цієї групи токсичні для паразитичних організмів.

### 3.3. Світлові реакції фотосинтезу

#### 3.3.1. Біофізика фотосинтезу

Відповідно до загального рівняння фотосинтезу



від світла залежить як утворення органічних речовин при фотосинтезі, так і виділення кисню. Послідовність і суть фотосинтетичних реакцій були розкриті багаторічними дослідженнями учених ряду країн.

Наприкінці XIX ст. англійський фізик Д. К. Максвелл установив, що ми бачимо лише незначну частину сонячної радіації (рис. 3.5).

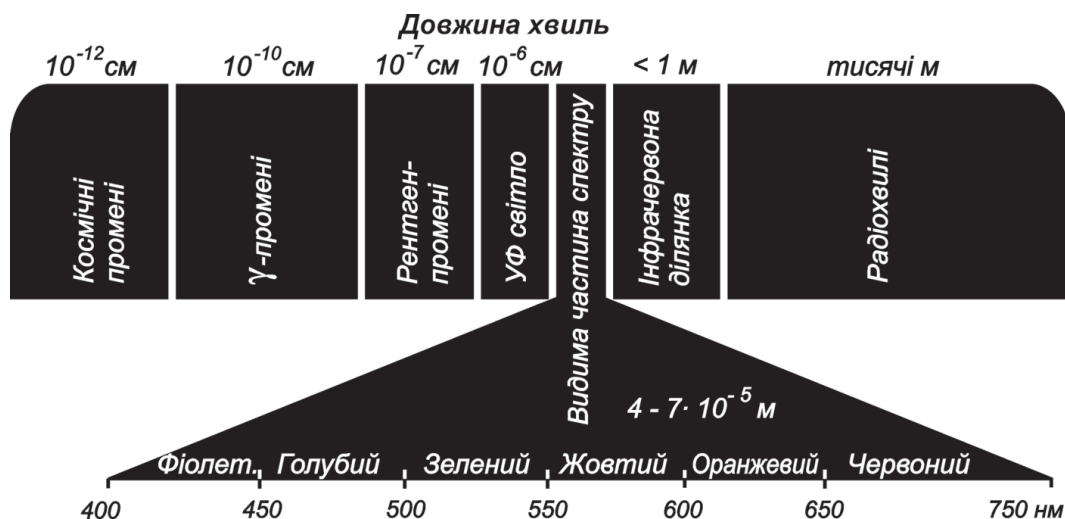


Рис. 3.5. Види електромагнітної радіації та розподіл довжини хвиль.

Джерелом енергії у фотосинтезі служить випромінювання видимої частини спектру (380–750 nm) з енергією 1–3 eV; це так звана фотосинтетично-активна радіація (ФАР).



Короткохвильові промені з великим запасом енергії здатні вибивати електрони з атомів, тому їх називають іонізуючими. Так радіація з запасом енергії більшим, ніж у променів синього світла, руйнує структуру і функції складних біологічних молекул. На щастя, короткохвильові промені високих енергій екрануються озоном у високих шарах атмосфери і киснем.

Довгохвильова інфрачервона частина спектру несе менше енергії (0,01–0,1 eV) і не досягає земної поверхні, тому що поглинається водяною парою і діоксидом вуглецю.

Поглинання світла пігментами визначається характером розподілу електронів на молекулярних орбіталях, числом і розташуванням подвійних зв'язків у їх молекулах та ін. У молекулі хлорофілу, як і в інших органічних молекулах з великою кількістю подвійних зв'язків у сполученій системі, за поглинання квантів світла відповідальні делокалізовані  $\pi$ -електрони. Коли молекула фотосинтетичного пігменту поглинає квант видимого світла, електрон у системі сполучених подвійних зв'язків переходить із ближчої на більш віддалену вакантну орбіталь. Молекула пігменту з основного стану, енергія якого мінімальна, переходить у збуджений стан з великим запасом енергії. Різниця енергії збудженого й основного стану відповідає енергії поглиненого кванта. Час життя збудженого стану дуже малий ( $10^{-9}$  с). Повертаючись в основний стан, молекула витрачає енергію різними шляхами.

Збуджена молекула може повернутися в основний стан, втрачаючи енергію у вигляді теплоти. Повертаючись в основний стан, вона може випромінювати фотон. Такий процес називають *флуоресценцією*. Оскільки енергія висвітленого кванта флуоресценції менша енергії поглиненого кванта світла, то довжина хвилі флуоресценції більша, ніж довжина хвилі поглинання хлорофілу. У хлорофілі флуоресценція спостерігається в найбільш довгохвильовій – червоній області спектра. Флуоресценція не грає істотної ролі при роботі пігментних систем у живих клітинах.

Головний, найефективніший канал використання високоенергетичного збудженого стану пігмента – це передача його енергії на генерування АТФ та НАДФН (відновлюючої сили). Пігменти світлозбираної антени збирають енергію електронного збудження і передають від короткохвильових пігментів до більш довгохвильових: каротин (440–550 нм) → хлорофіл *b* (660 нм) → хлорофіл *a* (660–675 нм) з меншим запасом енергії. Далі енергія передається особливо довгохвильовим пігментам (пасткам) у реакційних центрах (РЦ). Саме в реакційних центрах відбуваються фотохімічні реакції, тобто енергія світла використовується на виконання хімічної роботи.

### 3.3.2. Фотосистеми

Фотосинтетичні пігменти і зв'язані з ними молекули зібрані в тилакоїдах хлоропластів у функціональні одиниці – фотосистему I (ФСІ) і II (ФСІІ). Для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб рослини одночасно поглинали промені з різною довжиною хвилі, які б збуджували обидві фотосистеми, що приймають участь у фотосинтезі.

Кожна фотосистема складається із внутрішньомембранного світлозбирного (антенного) комплексу, як виняток він може виходити за межі мембрани і ядра, що включає реакційний центр (РЦ). Хоча всі пігменти поглинають фотони, однак світлозбиральні системи направляють енергію світла в РЦ, де специфічна форма

хлорофілу *a* (пастка енергії) здатна використовувати енергію світла у фотохімічних реакціях (рис. 3.6).

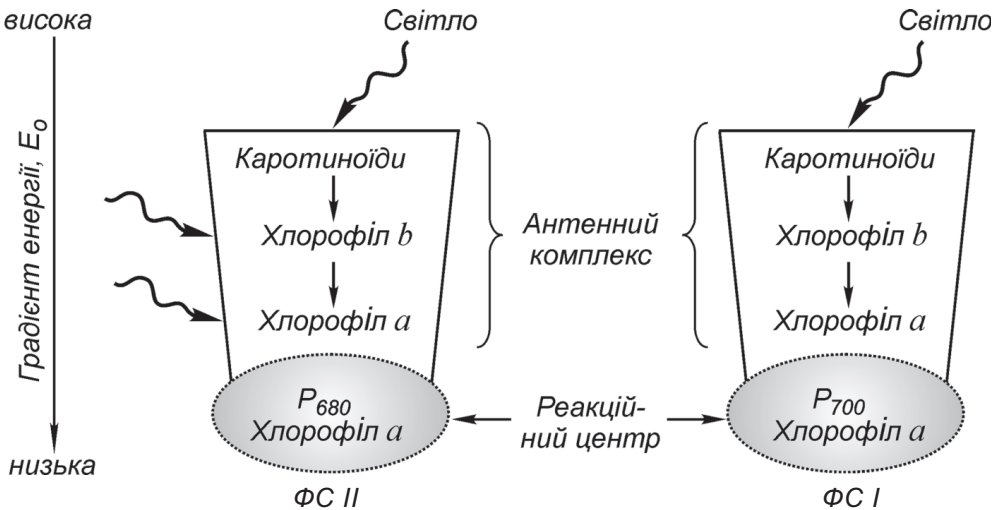


Рис. 3.6. Передача енергії від антенного комплексу в реакційний центр ФСII і ФСI.

Головний пігмент реакційного центру збуджується настільки сильно, що випускає електрон, багатий енергією, що перехоплюється первинним акцептором і надходить у електротранспортний ланцюг (ЕТЛ), що дозволяє перетворити енергію електронного збудження в хімічний потенціал. Наприкінці ЕТЛ утворюється стабільний редукуючий еквівалент НАДФ·Н+Н<sup>+</sup>. Деякі учасники окислювально-відновної системи входять у мембранний комплекс, вільний від пігментів, який за складом компонентів називають цитохром *b<sub>6</sub>/f*-комплексом.

У тилакоїдній мембрані на світлі також утворюється енергетичний еквівалент – АТФ, який поряд з відновленим еквівалентом необхідний для перетворення CO<sub>2</sub> у вуглеводи. Цим займається вільний від пігментів мембранний мультибілковий комплекс CF<sub>1</sub>/CF<sub>0</sub>, чи АТФ-синтетаза.

ФСI і ФСII виконують різні функції і розділені в просторі. Реакційний центр II, його антенний комплекс і асоційовані білки знаходяться в ламелах гран, а ФСI – майже винятково в ламелах строми і з боків штабелів гран, як і АТФ-синтетаза. ФСII діє тільки разом із ФСI, а ФСI в певних умовах працює самостійно.

Фотосинтетичний потік електронів бере свій початок від ФСII, тому вона буде розглянута першою. ФСII складається зі світлозбирного комплексу, ядерного комплексу з РЦ і ще водоокислювального (кисневидільного) комплексу. В утворенні ФСII беруть участь понад 26 білків, функції багатьох з них поки вивчаються. У світлозбирному комплексі виявлено 6 різних хлорофіл-білкових комплексів, що містять хлорофіли *a*, *b*, а також ксантофілові молекули. Світлозбирні пігменти асоційовано з білками тилакоїдних мембран, як правило, з одним білком асоційовані багато молекул пігментів. Мембранні білки мають певний напрямок: один кінець контактує зі стромою, інший – із внутрішньою порожниною тилакоїда. Відстані між молекулами пігментів та їх орієнтація фіксовані, що оптимізує передачу енергії в антенному комплексі і мінімілізує її втрати.

Ядро ФСII – це мультибілковий комплекс (рис. 3.7), куди входять інтегральні поліпептиди В і С, асоційовані з 11–30 молекулами хлорофілу, а можливо, вони є внутрішнім компонентом світлозбирної системи чи служать для стабілізації водоокислювального комплексу, що утворений зовнішніми білками *O*, *P*, *Q*. Водоокислювальний комплекс містить іони марганцю, хлору, кальцію, необхідні для виконання його функцій. У реакційний центр ФСII входять інтегральні білки  $D_1$  і  $D_2$ , що утворюють димер. До цих білків прив'язана спеціальна форма хлорофілу *a*, що поглинає світло при 680 нм ( $P_{680}$ , від англ. *P* – pigment), дві його молекули утворюють димер. До цих білків прив'язані також додаткові молекули хлорофілу *a*, безмагнієвий аналог хлорофілу *a* – феофітин, а також 2 молекули каротину і пластохінону ( $Q_a$ ,  $Q_b$ ). У реакційному центрі містяться також *Fe*-білок, що не містить у собі гем, і залізо-порфіриновий білок цитохром  $b_{559}$ , функції яких ще не з'ясовані. Усі частини мембранного комплексу ФСII єдині функціонально.

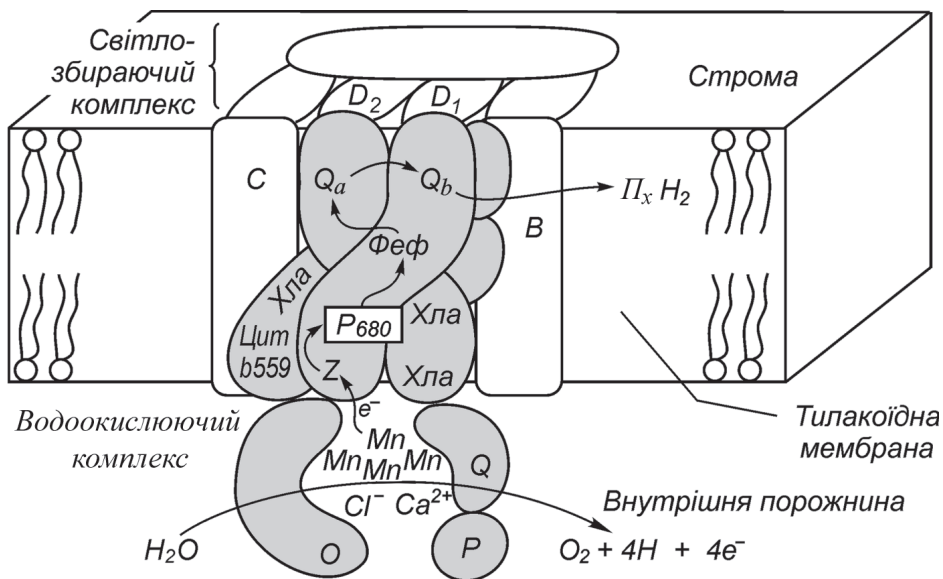


Рис. 3.7. Модель ядра ФСII та водоокислювального комплексу.

Мембранний комплекс ФСII складається із світлозбирного (антенного) комплексу і ядерного комплексу з РЦ. Світлозбирний комплекс у ФСII невеликий: у ньому два-три олігомери, що зв'язують хлорофіли *a*, *b* і каротиноїди. Антенний комплекс, як шаль, огортає ядро (рис. 3.8).

У ядрі, включаючи реакційний центр, виявлені 11 білків, причому у фотосинтезуючих організмів з різних таксономічних груп структура, біохімічні, біофізичні та імунологічні властивості білків дуже близькі. Реакційний центр утворюють два великих поліпептиди – 1*a* та 1*b* ( $M = 82,4\text{--}83$  кДа). Ці трансмембранні білки зв'язують 100 молекул хлорофілу *a* і кілька молекул каротиноїдів. З обома білками пов'язаний головний пігмент ФСII – одна молекула чи димер хлорофілу *a* з максимумом поглинання при 700 нм.  $P_{700}$  є первинним донором електронів, а первинний акцептор – це

мономер хлорофілу *a* (позначений  $A_0$ ). Наступний акцептор – молекула хінону  $A_1$  (допускають, що це вітамін *K*, філохінон) і, нарешті, послідовність із трьох асоційованих з мембраною залізо-сірчаних центрів ( $4\text{Fe} - 4\text{S}$ ). Вважають, що це зв'язаний фередоксин. На зовнішній стороні мембрани з боку строми знаходиться поліпептид II, до нього тимчасово приєднується рухливий переносник електронів – фередоксин ( $\Phi\delta$ ). З боку внутрішньої порожнини мембрани знаходиться поліпептид III, до якого зворотно приєднується рухливий переносник електронів пластоціанін. На периферійному поліпептиді VII знаходяться кінцеві акцептори електронів активні ( $4\text{Fe} - 4\text{S}$ ) центри, позначені *Fa*, *Fb*. Вони здатні передати багатий енергією електрон фередоксину, коли він приєднується до поліпептиду II. Усі переносники електронів в ФСІ у відновленому стані – сильні нестабільні відновники, що ускладнює їх ідентифікацію. Функція багатьох білків ФСІ теж ще вивчається.

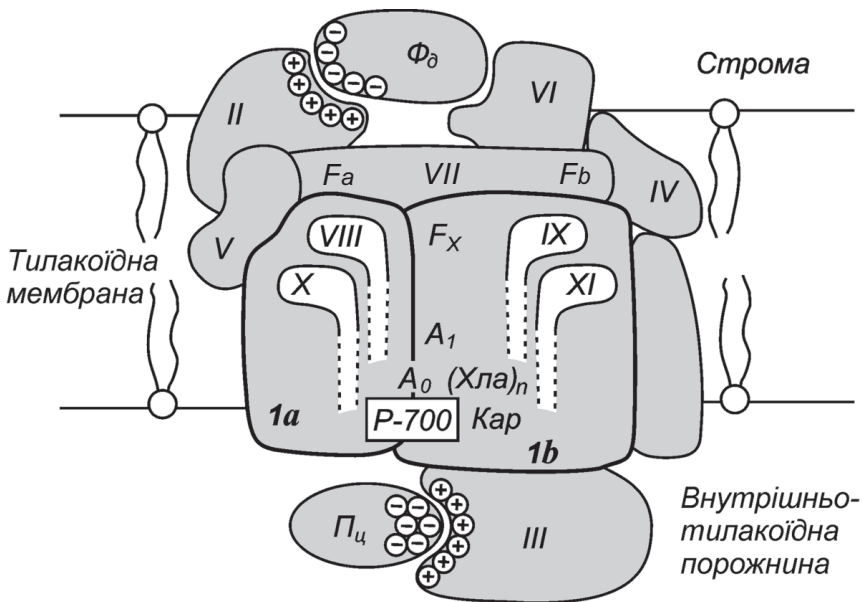


Рис. 3.8. Модель ядра ФСІ комплексу.

Для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб рослини одночасно поглинали промені з різною довжиною хвиль, які б збуджували обидві пігментні системи, що приймають участь у світловій фазі фотосинтезу.

Хоча всі пігменти поглинають фотони, однак лише головна молекула хлорофілу *a*, що знаходиться в серцевині реакційного центру “пастка енергії”, здатна використовувати енергію світла у фотохімічних реакціях. Інші пігменти фотосистеми називають світлозбирними антенами, чи допоміжними. Як і антени, вони ловлять світло і передають його енергію в пастку – молекулі головного пігменту в РЦ. У свою чергу, головний пігмент реакційного центру сполучений з компонентами ЕТЛ, що дозволяє перетворювати енергію електронного збудження в хімічний потенціал. Таким чином, це пігмент-білкові комплекси, що включають реакційний центр, пігменти антени і компоненти ЕТЛ.

Під електронним мікроскопом у мембранах тилакоїдів спостерігають частки двох типів, що розташовані в певному порядку. Вважають, що менші частки належать ФСІ, більші – ФСІІ.

### 3.3.3. Компоненти окислювально-відновних систем хлоропластів

Багато органічних сполук, що приймають участь у фотосинтезі, здатні віддавати чи приймати електрони, тобто брати участь в окислювально-відновних реакціях. У деяких окислювально-відновних реакціях передаються атоми водню.

Донор електронів (відновник) і акцептор електронів (окислювач) утворюють окислювально-відновні пари. Здатність відновника віддавати електрони окислювачу характеризують величиною окислювально-відновного потенціалу ( $E'_0$ ). За стандарт прийнятий окислювально-відновний потенціал реакції  $\text{H}_2 \rightarrow 2\text{H}^+ + 2\text{e}^-$ , тобто потенціал водневого електрода. У стандартних умовах (при тиску газоподібного  $\text{H}_2$  у 1 атм, концентрації іонів  $\text{H}^+$ , рівній 1 моль, що відповідає  $\text{pH} = 0$ ) окислювально-відновний потенціал водневого електрода вважають рівним 0,00 В за всіх температур. При біологічному значенні  $\text{pH} = 7$  і при температурі 25 °С величина стандартного водневого електрода дорівнює -0,42В. Окислювально-відновний потенціал кисневого електрода за  $\text{pH} = 7$  дорівнює +0,82В. У різних біологічних системах напрямок руху електронів залежить від їх окислювально-відновних потенціалів.

Відповідно до законів термодинаміки, якщо є окислювально-відновна пара, то речовина з більш негативним окислювально-відновним потенціалом (відновник) здатна віддавати електрони, а речовина з більш позитивним (окислювач) буде приймати їх. Перенос електронів від негативного до позитивного потенціалу відбувається спонтанно і супроводжується виділенням енергії. Такий потік електронів по термодинамічних сходинках зверху вниз відбувається в процесі дихання. У процесі фотосинтезу електрони рухаються від води з позитивним окислювально-відновним потенціалом ( $E'_0 = 0,82\text{В}$ ) і мінімальною енергією на рівень з досить негативним потенціалом і великим запасом енергії, щоб вони могли відновити НАДФ+ ( $E'_0 = -0,32\text{В}$ ). Отже, електрони рухаються по термодинамічних сходинках угору. Такий рух електронів вимагає значних витрат енергії, яку дає Сонце. Однак енергії одного фотона видимого світла (у межах довжин хвиль 400–700 нм) недостатньо. Тому підняття електрона від води до НАДФ+ відбувається при участі декількох фотонів і двох фотосистем.

При фотосинтезі від пігментів електрони передаються в окислювально-відновні системи – електронотransпортний ланцюг (ЕТЛ). Електронотransпортний ланцюг – це послідовність переносників, пов'язаних з мембраною так, що окислювально-відновна система з найбільш негативним потенціалом знаходиться зверху, а з найбільш позитивним – знизу. Краще інших вивчені такі компоненти електронотransпортного ланцюга, як пластоціанін, пластохінони, цитохроми, фередоксини.

**Пластоціанін (ПЦ)** – це мідьвмісний білок. Перенос електронів відбувається при зміні валентності міді ( $\text{Cu}^{2+} \rightarrow \text{Cu}^+$ ). Назва пластоціанін (синій білок) пов'язана з тим, що двовалентна мідь – синього кольору. Пластоціанін пов'язаний з реакційним центром ФСІ. ПЦ переносить електрони від цитохрому  $b_6-f$ -комплексу до реакційного центру ФСІ –  $\text{P}_{700}$ .  $E'_0$  пластоціаніну дорівнює +0,37В.

**Хінони** містяться в хлоропластах у кількостях, що значно перевищують вміст усіх інших окислювально-відновних систем. Хінони представлені двома класами з'єднань: нафтохінони і бензохінони. Представником нафтохінонів є вітамін  $K_1$ . До класу бензохінонів відносяться пластохінони і токоферилхінон (вітамін  $E$ ). Пластохінони – це похідні бензохінону з бічним поліізопреноїдним ланцюгом (рис. 3.9). Оборотна окисно-відновна система пластохінон/пластохінол-ПХ/ПХ- $H_2$  переносить із двома електронами ще й два протони, що має винятково важливе значення для синтезу АТФ.

Функції хінонів у хлоропластах різноманітні і дуже важливі. Вони здійснюють зв'язок між компонентами ФСІ і ФСП.

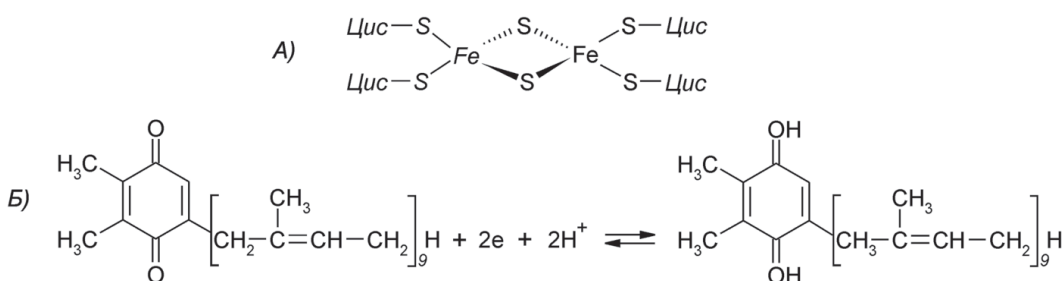


Рис. 3.9. Будова фередоксину (А) і пластохінону (Б).

**Цитохроми** – це гемвімісні білки. У порфіриновому кільці гема атом заліза змінює валентність від  $Fe^{2+}$  у відновленому стані до  $Fe^{3+}$  в окисленому. Ці дві форми цитохромів переносять електрони в ЕТЛ. У хлоропластах рослин зустрічаються різні цитохроми: цитохром  $f$  ( $E'_0 = +0,36$ ), цитохром  $b_6$  ( $E'_0 = -0,18V$ ), цитохром  $b_{559}$  ( $E'_0 = +0,06V$ ) та інші.

Цитохроми  $b$  та  $f$  утворюють єдиний комплекс (цитохром  $b_6-f$ -комплекс). У цей комплекс входить також  $2Fe - 2S$  білок, так званий “центр Ріске” з  $E'_0 = +0,29V$ .

**Фередоксини** – низькомолекулярні залізо-сірчані білки, що містять негемінне залізо, здатне змінювати валентність ( $Fe^{2+}$  на  $Fe^{3+}$ ). Крім заліза, фередоксини містять сірку. У структурному центрі фередоксину атоми заліза розташовані лінійно і прикріплені до залишків амінокислоти цистеїну. Неорганічна сірка, зв'язуючись з атомами заліза, утворює характерну структуру – залізо-сірчані центри. Фередоксини мають дуже низький окислювально-відновний потенціал ( $E'_0 = -0,43V$ ,  $E'_0 = -0,50 \dots -0,55V$ ) і займають ключову позицію у функціонуванні ФСІ, тому що беруть участь у відновленні НАДФ $^+$  (рис. 3.9).

Пластохінон, пластоціанін і фередоксин рухливі в мембрані, що важливо для здійснення електронного зв'язку між компонентами ЕТЛ.

### 3.3.4. Модель світлової фази фотосинтезу.

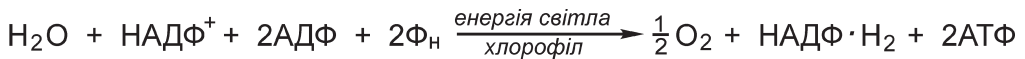
#### Нециклічне і циклічне фотофосфорилування

Світлозалежні реакції фотосинтезу завершуються утворенням НАДФ- $H_2$  і АТФ, необхідних для процесу асиміляції вуглецю. В освітленому хлоропласті електрони рухаються від води до НАДФ $^+$ , відновлюючи його. Транспорт електронів приводить



до утворення протонного градієнта і поділу електричних зарядів, що стимулює утворення АТФ. Розрізняють нециклічний шлях транспорту електронів і циклічний, або **нециклічне і циклічне фотофосфорилювання**. Шлях електронів від води до НАДФ<sup>+</sup> у мембранах хлоропластів **називають нециклічним потоком електронів**, він сполучений з нециклічним фотофосфорилюванням. Назва “нециклічний” указує на те, що шлях електронів не замкнутий, нециклічний. Назва “фото” указує на те, що рух електронів відбувається за рахунок енергії світла, а “фосфорилювання” пов’язане з тим, що перенос електронів поєднаний із синтезом АТФ з АДФ і ортофосфату.

Нециклічне фотофосфорилювання зображують сумарним рівнянням:



Щоб підняти енергію електронів від рівня води до рівня, необхідного для відновлення НАДФ<sup>+</sup>, необхідна спільна участь ФСII і ФСI, зв’язаних одна з одною послідовністю переносників. Відомо, що фотозалежне окислювання (фотоліз) води зв’язане з ФСII, а відновлення НАДФ<sup>+</sup> – із ФСI.

Схематичне зигзагоподібне зображення нециклічного потоку електронів називають *Z-схемою*. *Z-схема*, запропонована в 1960 р. Хіллом, зображує ймовірні послідовні етапи транспорту електронів у ФСII і ФСI – на основі даних про склад компонентів електронотранспортного ланцюга, величини їх окислювально-відновних потенціалів і про квантовий вихід фотосинтезу. Ця схема є гіпотезою, яка досить повно узагальнює експериментальні дані, отримані при вивченні світлової фази фотосинтезу. *Z-схему* (скорочений варіант) варто починати розглядати з подій, що відбуваються у ФСII (рис. 3.10).

Світлова енергія, зібрана антенами, передається від більш короткохвильових пігментів до більш довгохвильових і направляється в пастку РЦ ФСII – Р<sub>680</sub>. Переносу енергії сприяють малі відстані між пігментами (2 нм) і упорядкована структура пігмент-білкового комплексу. В основі передачі енергії лежить, імовірно, механізм індукованого резонансу. Молекула Р<sub>680</sub> в основному стані має малий запас енергії ( $E'_0 = 1,03$ ), після поглинання енергії світла переходить у збуджений стан Р<sub>680</sub><sup>\*</sup>, багатий енергією ( $E'_0$  від 0,7 до 0,98). Дуже швидко Р<sub>680</sub><sup>\*</sup> передає багатий енергією електрон у ЕТЛ первинному акцептору феофітину *a*. Феофітин – це хлорофіл, у якого центральний атом Mg<sup>2+</sup> замінений на 2H<sup>+</sup>. Передача електрона від молекули Р<sub>680</sub> феофітину створює в Р<sub>680</sub> дефіцит електрону (електронну дірку) і перетворює його у винятково сильний окислювач. Дефіцит покривається за рахунок з’єднання *Z*, і Р<sub>680</sub> знову готовий до фотохімічної реакції. Вважають, що *Z* – це тирозиновий залишок білка *D I*. Нейтралізація виниклого Z<sup>+</sup> здійснюється за рахунок води, як “вторинного донора електронів”. Докладніше фотоокислювання води буде розглянуто нижче.

Первинний акцептор феофітин дуже швидко передає електрон далі первинному пластохінону ПХ(*Q<sub>a</sub>*), а від нього – вторинному пластохінону (*Q<sub>b</sub>*). У РЦ знову відбувається фотохімічна реакція, Р<sub>680</sub> швидко віддає електрон феофітину, той першому хінону, а він – другому. Двічі відновлений хінон *Q<sub>a</sub>*<sup>2-</sup> бере із строми два протони і перетворюється в пластогідрохінон, пластохінол (*QH<sub>2</sub>*). Вважають, що зв’язані з РЦ пластохінони функціонують як шлюзи двох електронів. Пластохінол відокремлюється від комплексу

су ФСII, дифундує в мембрані і передає два електрони цитохром- $b_6-f$ -комплексу. Процес переносу електронів і протонів через мультибілковий цитохром- $b_6-f$ -комплекс ще вивчається. Вважають, що при прямому лінійному процесі один електрон надходить у білок Ріске ( $FeS_R$ ), що передає його цитохрому  $f$ . Від цитохрома  $f$  електрон переходить до рухливого переносника електронів пластоціаніна, а від нього – окисленому реакційному центру ФСІ  $P_{700}$ . Другий електрон включається в циклічний процес, так називаний цикл  $Q$ , при якому електрони транспортуються при участі цитохрома  $b$  і системи “пластохінон – пластохінол”. Одночасно через мембрану усередину порожнини тилакоїда транспортуються додаткові протони, створюючи протонний градієнт, необхідний для синтезу АТФ, тобто комплекс працює як протонний насос.

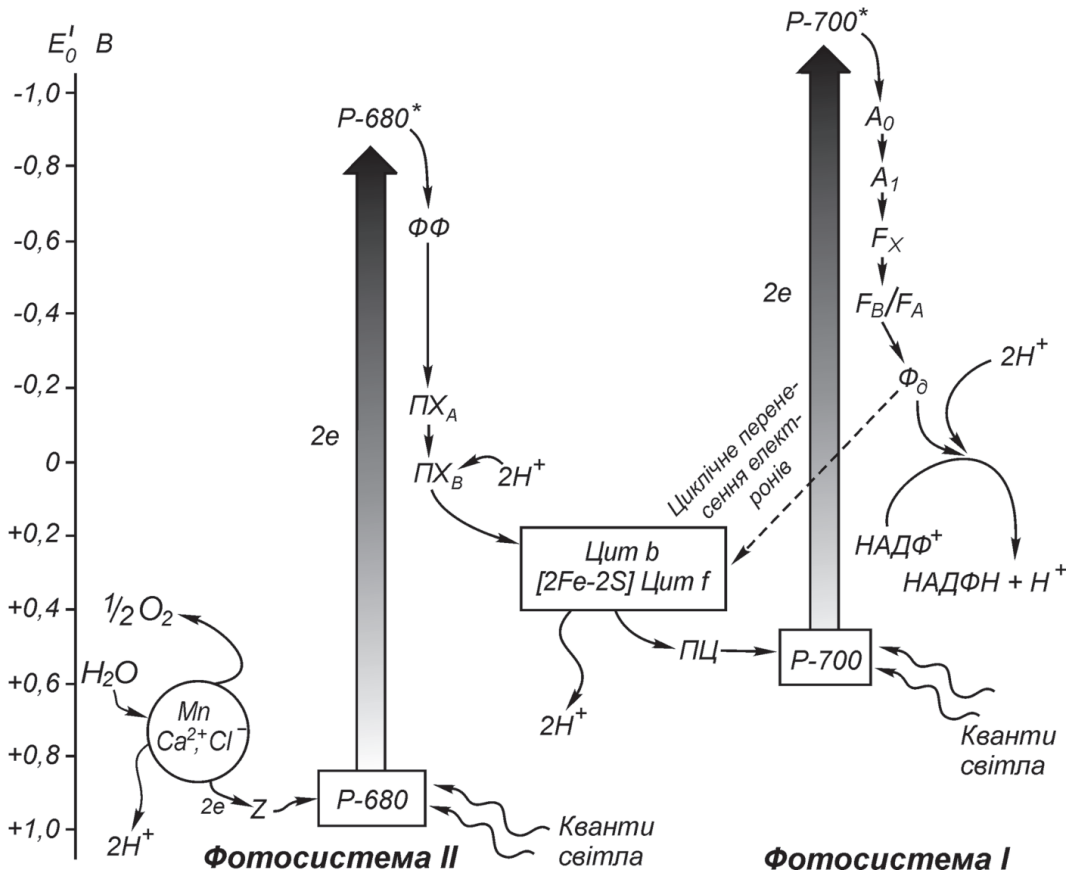


Рис. 3.10. Z-схема фотосинтетичного транспорту електронів комплексу.

У ЕТЛ від  $P_{680}$  до пластоціаніну електрони опускаються з рівня  $E'_0 = -0,78\text{В}$  ( $P_{680}$ ) до  $E'_0 = +0,37\text{В}$  (пластоціанін). Енергія, що виділяється при цьому, дорівнює  $79\text{ кДж}$  (з розрахунку на 2 моля електронів), що теоретично достатньо для синтезу двох молекул АТФ.

Після того як електрон спустився вниз згідно з градієнтом окислювально-відновного потенціалу, забезпечуючи синтез АТФ, його потрібно знову підняти на рівень з досить негативним потенціалом, щоб відновити  $\text{НАДФ}^+$ . Цю роботу виконує ФСІ.

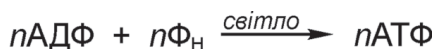
У фотосистемі I перепад енергії ще більший. Хлорофіл  $P_{700}$  в основному стані має  $E'_0 = +0,52$ , а після поглинання кванта довгохвильового червоного світла відбувається збудження і  $P_{700}$  стає сильним відновником ( $E'_0$  від  $-0,9$  до  $-1,2$ В). Він віддає електрон первинному акцептору  $A_0$ , імовірно, молекулі хлорофілу  $a$ . Катіон  $P_{700}^+$ , що залишається, нейтралізується електроном від пластоціаніну. Від переносника  $A_0$  електрон дуже швидко переходить до переносника  $A_1$  молекули вітаміну  $K$  і далі до переносника  $Fx$ . Переносник  $F_{x1}$  є залізо-сірчаним центром з низьким окислювально-відновним потенціалом ( $E'_0 = -0,7$ В). Потім електрон переноситься на центри  $F_A$  і  $F_B$ , теж  $Fe-S$  центри, прикріплені до поліпептиду VII. Нині важко установити, працювали ці центри послідовно чи паралельно. Переносники  $F_A$  і  $F_B$  відновлюють ферредоксин – невеликий рухливий водорозчинний  $Fe-S$  білок, що лежить на зовнішній стороні ФСІ, зв'язуючись з поліпептидом I. Від ферредоксину електрон переходить до акцептора з  $E'_0 = -0,38$ В – це флавопротеїновий фермент ферредоксин-НАДФ<sup>+</sup>-оксидоредуктази: у її простетичній групі знаходяться ФАД чи ФМН. Для відновлення ферредоксин – НАДФ<sup>+</sup>-оксидоредуктаза необхідні два електрони і два протони, що походять відповідно від двох молекул відновленого ферредоксину і з водяного середовища (цим врівноважується виділення двох протонів при фотолізі води). Нарешті, відновлений флавопротеїн відновлює НАДФ<sup>+</sup> з утворенням НАДФ· $H_2$ .

Так завершується нециклічний транспорт електронів, чи транспорт із відкритим ланцюгом, початий при окислюванні води. Основні його кінцеві продукти – це НАДФ· $H_2$ , АТФ (див. нижче), а побічний продукт – кисень.

**Циклічний перенос електронів.** У 1955 р. Д. Арнон показав, що навколо ФСІ можна штучно викликати циклічний перенос електронів за допомогою введення ззовні окислювально-відновних систем. Пізніше установили, що ФСІ може працювати незалежно від ФСП, що циклічний перенос електронів відбувається й у звичайних умовах.

Працюючи в режимі циклічного переносу електронів,  $P_{700}$  одержує енергію від пігментів-антен ФСІ, переходить у збуджений стан і піднімає електрони на високий енергетичний рівень. Ймовірним першим акцептором електронів від  $P_{700}$  є мономірний хлорофіл  $a$ . Наступний акцептор –  $F-S$ -центр із потенціалом  $-0,7$ В. Далі через ряд переносників електрон надходить до ферредоксину. Ферредоксин направляє електрон назад до цитохром- $b_6f$ -комплексу. Там електрон включається в цикл, а потім через пластоціанін повертається назад до донора  $P_{700}$ , і цикл замикається. При циклічному транспорті електронів вода не окислюється, НАДФ<sup>+</sup> не редукується, але відбувається транспорт протонів у порожнину тилакоїда. Виникає протонний градієнт, що може бути використаний для синтезу АТФ.

Процес циклічного фосфорилування може бути представлений рівнянням:

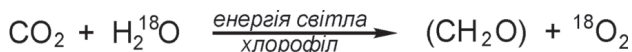


Синтез АТФ при циклічному транспорті електронів активно йде в хлоропластах клітин обкладки у  $C_4$ -рослин. Саме по собі циклічне фотофосфорилування не здатне підтримувати реакції темної фази фотосинтезу.

Вважають, що циклічне фосфорилування є найбільш примітивним і древнім механізмом збереження енергії Сонця, що відбувався ще в анаеробних умовах існування життя. У сучасних рослин воно відбувається в тому випадку, коли клітина має надлишок НАДФ·H<sub>2</sub>, а додаткова АТФ використовується не на темнові реакції фотосинтезу, а на інші синтези, що відбуваються в хлоропластах: на синтез крохмалю, пігментів, ліпідів, нуклеїнових кислот.

Хоча *Z-схема* – експериментально добре обґрунтована гіпотеза, в останні роки усе більше визнання знаходить припущення про існування декількох альтернативних шляхів транспорту електронів від H<sub>2</sub>O до НАДФ<sup>+</sup>.

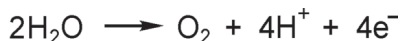
**Система виділення кисню.** У 1941 р. А. П. Виноградов і Р. В. Тейс (колишній СРСР) на основі дослідів з ізотопом кисню <sup>18</sup>O<sub>2</sub> остаточно довели, що джерелом O<sub>2</sub>, виділеного при фотосинтезі, є вода. Результати дослідів можна відобразити рівнянням:



Кисень, що утворився при фотосинтезі, був міченим тільки в тому випадку, якщо мітили кисень води.

Виділення кисню з води пов'язано з діяльністю ФСII, її реакційного центра P<sub>680</sub>. Послідовність подій подається у такий спосіб: після того як реакційний центр ФСII – P<sub>680</sub> передав електрони в ЕТЛ і окислився (P<sub>680</sub><sup>+</sup>), його потрібно відновити (передати електрони), щоб нециклічний потік електронів не перервався. Донором електронів для P<sub>680</sub> служить вода.

Катіон P<sub>680</sub><sup>+</sup> забирає електрон від сполуки Z, імовірно, тирозинового залишку в білку D<sub>1</sub>. У свою чергу катіон Z<sup>+</sup> відбирає електрон у води. Вода – дуже стабільна молекула, її окислювання з утворенням O<sub>2</sub> пов'язане з великими труднощами. Тільки унікальна система водоокислювального комплексу справляється з цією задачею і служить джерелом O<sub>2</sub> в атмосфері Землі. Хімічний механізм процесу вивчений слабо. У реакції окислювання води особисту участь приймає група з 4 іонів марганцю (Mn-кластер), асоційована з білками водоокислювального комплексу, білком D<sub>1</sub> і, можливо, D<sub>2</sub>, також потрібні іони Cl<sup>-</sup> і Ca<sup>2+</sup>.



Зараз припускають, що водоокислювальна система – це цикл, який продукує із двох молекул води кисень, 4 електрони і 4 протони, що надходять у порожнину тилакоїда і використовуються для створення протонного градієнта і синтезу АТФ.

Відношення кількості молекул O<sub>2</sub>, що виділилися, чи зв'язаного CO<sub>2</sub> до кількості поглинутих квантів називається **квантовим виходом**. Зворотна величина означає потребу в квантах. Відповідно до другого закону фотохімії для кожного акту збудження потрібний один квант. Для виділення однієї молекули O<sub>2</sub> необхідне поглинання 4 квантів (див. вище). Якщо врахувати, що потрібно збудити дві фотосистеми, то мінімальна квантова витрата дорівнює 8 квантам, а квантовий вихід відповідно 1/8. Реально на виділення однієї молекули кисню витрачається енергія 10–15 квантів.

**Механізм фосфорилування.** Багаторічні зусилля дослідників багатьох країн були спрямовані на з'ясування молекулярних механізмів, за допомогою яких вільна енергія, що вивільняється при транспорті електронів через мембрану, трансформується в енергію фосфатних зв'язків АТФ. Мембрани, у яких енергія зовнішніх ресурсів перетворюється в енергію АТФ, називають **спряженими**. До них відносяться тилакоїдні мембрани хлоропластів, внутрішні мембрани мітохондрій, а також мембрани і хроматофори деяких бактерій.

Хоча проблема вивчена не до кінця, у даний час для пояснення механізму синтезу АТФ найбільшим визнанням користується хеміосмотична теорія, сформульована в 1961 р. англійським біохіміком П. Мітчелом і доповнена в наступні роки. Хеміосмотична теорія припускає, що мембрана, яка розділяє внутрішній і зовнішній реакційні простори, повинна бути замкнутою і непроникною для протонів і гідроксидіонів. Розташовані в мембрані переносники електронів здійснюють векторний перенос: в одну сторону  $e^-$  і  $H^+$ , а в зворотну – тільки  $e^-$ . У результаті по одну сторону мембрани накопичується надлишок іонів  $H^+$ , тобто виникає електрохімічний потенціал іонів  $H^+$ . Він складається з двох частин: 1) різниці рН, чи осмотичного (хімічного) градієнту концентрації іонів  $H^+$  у міжмембранному просторі й у матриксі; 2) градієнту електричного потенціалу, обумовленого положенням іонів. Наприклад, катіон  $H^+$  накопичується на внутрішній і аніон  $OH^-$  – на зовнішній поверхні мембрани.

Таким чином, формою запасу вільної енергії, утвореної окислювально-відновними реакціями ЕТЛ, є створення високоенергетичного стану у вигляді електрохімічного потенціалу іонів  $H^+$ . Електрохімічний потенціал є рушійною силою для протікання реакції фосфорилування.

Далі хеміосмотична гіпотеза постулює, що протони можуть проходити через мембрану тільки на ділянці, де розташований мультибілковий АТФ-синтазний комплекс. Фермент АТФ-синтаза складається з ферментативно активного сполучного комплексу  $CF_1$ , що має вигляд сферичної головки, яка виступає з мембрани, та внутрішньомембранного компонента  $CF_0$ . Білок  $CF_0$  не проявляє каталітичної активності, він містить усередині канал для транспорту іонів  $H^+$  через мембрану до комплексу  $CF_1$ . Синтез АТФ сполучений зі зворотним пасивним транспортом іонів  $H^+$  через протонний канал АТФ-синтази. Молекулярний механізм цього явища досі не розкритий. Припускають, що синтез АТФ зв'язаний з енергозалежними змінами конформації каталітичних білків, що відбуваються в головці ( $CF_1$ ) АТФ-синтази.

Розглянемо схему процесу фотофосфорилування в тилакоїдах (рис. 3.11).

За допомогою переносників електронів протони “накачуються” через мембрану у внутрішній простір тилакоїда. Концентрація протонів зростає частково за рахунок окислювання пластохінону на внутрішній стороні мембрани, частково за рахунок фотозалежного розпаду води. У результаті внутрішня сторона мембрани тилакоїда здобуває позитивний заряд (низьке рН), зовнішня – негативний заряд (високе рН). Різниця на світлі між зовнішньою і внутрішньою сторонами тилакоїда може досягати 2–2,5 одиниць рН, а мембранний потенціал – 20–50 мВ і більше, після чого

повинна відбуватися “розрядка” системи. Відповідно до законів термодинаміки, із внутрішнього простору тилакоїда повинен відбуватися зворотний пасивний перетік протонів назовні в строму за градієнтом концентрації. Він здійснюється через протонний канал АТФ-синтазного комплексу і є рушійною силою синтезу АТФ.

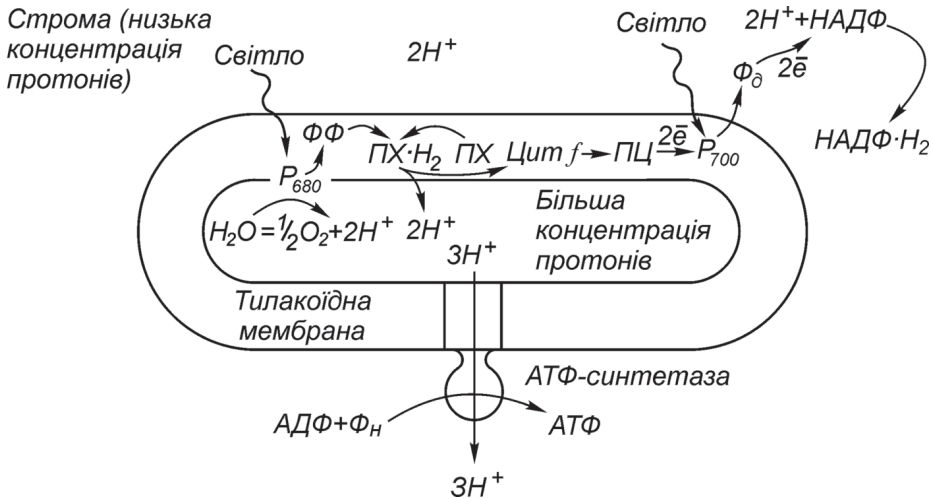


**Рис. 3.11.** Механізм фотифосфорилування згідно з хеміосмотичною теорією:

ПХ – пластохінон; ПЦ – пластоціанін; ФД – ферредоксин; ФФ – феофетин.

За розрахунками, на кожні три протони, що проходять через АТФ-синтазу, утворюється одна молекула АТФ.



Слід зазначити, що АТФ-синтаза є оборотною системою. При надлишку АТФ вона каталізує гідроліз АТФ, сполучений з виштовхуванням протонів у зворотному напрямку.

Оборотність реакції АТФ-синтази має надзвичайно важливе значення для клітини. АТФ клітини може бути використано АТФ-синтазою для створення протонного градієнту, тобто фермент може відігравати роль “протонного насоса”. Завдяки оборотності процесів, що протікають при цьому в мембрані, протонний градієнт і АТФ можуть як би взаємно перетворюватися один в одного. Це має велике значення для ряду інших процесів, таких як транспорт речовин, процеси біосинтезу.

Таким чином, у світловій фазі утворюються два основних типи хімічних речовин – сполуки з високим відновним потенціалом (ферредоксин відновлений, НАДФ·H<sub>2</sub>), необхідні для відновних процесів, і сполуки з макроергічними зв'язками (АТФ), універсальна форма запасу енергії в клітині. Але вони є активними метаболітами і не можуть бути накопичені у великих кількостях. Тому їхня енергія використовується для побудови більш інертних речовин – вуглеводів та ін. Завдяки тому, що вуглець здатний створювати багаті воднем, тобто енергією, комплекси, саме вуглеводи виявляються головним стабільним концентратом сонячної енергії. Їх синтез відбувається у темновій фазі фотосинтезу.



**Відновлення (репарація) і регуляція фотосинтетичного апарата.** Призначення фотосинтетичної системи – поглинання великої кількості світлової енергії і перетворення її в енергію хімічну. Енергія фотона на молекулярному рівні може викликати великі руйнування, але фотосинтетична система в нормальних умовах її успішно використовує, уникаючи ушкоджень. При надлишку світлової енергії не завжди вдається її переробити, можуть утворитися небезпечні сполуки і зашкодити фотосинтетичним системам. Щоб уникнути ушкоджень, фотосинтетичні організми мають багато реparatorних і регуляторних механізмів.

Для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб обидві фотосистеми одержували однакову кількість світла (енергії). Але протягом дня інтенсивність світла і його спектр змінюються, і то одна, то інша фотосистема виривається вперед. Перерозподіл світла між фотосистемами залежить від дії ферментів протеїнкази. Протеїнкази містяться в мембранах тилакоїдів і здатні фосфорилувати певні залишки амінокислоти треоніну на поверхні світлозбирного комплексу (СЗК) ФСII. У нефосфорильованому стані СЗКII передає енергію ФСII, а у фосфорильованому – ФСI. Протеїнказа активується, коли переносник електронів пластохінон знаходиться у відновленому стані, а це буває тоді, коли ФСII збуджується частіше, ніж ФСI. СЗКII фосфорильований переміщується в мембрані на її край, що сприяє передачі енергії ФСI. Але якщо більше збуджується ФСI, то пластохінон окислюється сильніше, протеїнказа інактивується, СЗКII не фосфорильовується і пересувається на вихідне місце в мембрані. У такий спосіб здійснюється точне регулювання розподілу світла між фотосистемами.

Існує інший спосіб регулювання освітлення за участю каротиноїдів, при якому значна кількість енергії іде в тепло; це своєрідне гасіння світлової енергії. Установлено, що наявність в антенах великої кількості зеаксантину пов'язане із сильним гасінням енергії, а якщо багато віолоксантину, то гасіння слабке. Ці каротиноїди здатні взаємоперетворюватися при участі ферментів епоксидози і дезепоксидози.



Сильніше освітлення активує дезепоксидазу, і, як наслідок, віолоксантин перетворюється в зеаксантин; слабке освітлення активує епоксидазу, і зеаксантин перетворюється у віолоксантин. Утворення зеаксантину вимагає участі аскорбінової кислоти, утворення віолоксантину – НАДФ·Н<sub>2</sub>.

При надлишковому опроміненні можуть утворюватися отруйні сполуки: триплетний стан хлорофілу, супероксид (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), синглетний кисень (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>), перекис водню (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>), гідроксил радикал (ОН). Детоксикації отруйних сполук сприяють фермент супероксиддисмутаза й аскорбінова кислота. Якщо це не спрацьовує, то ушкоджується D<sub>1</sub> білок ФСII. Настає фотоінгібування, білок D<sub>1</sub> – центральна частина РЦ фотосистеми II – руйнується. Фотосинтез відновлюється після нового синтезу білка D<sub>1</sub> і його входження у ФСII. ФСI чуттєва до дії супероксиду (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), тому що він здатний взаємодіяти з ферредоксином і перешкоджати використанню електронів для відновлення CO<sub>2</sub>.

### 3.4. Фотосинтетична фіксація $\text{CO}_2$ (темнова фаза фотосинтезу)

Реакції темної фази протікають у стромі хлоропласту і не обумовлені наявністю світла безпосередньо. Однак назва “темнова фаза” має більше історичний характер, оскільки, як тепер встановлено, світло й у цій фазі використовується для активації ряду ферментів. Цю фазу називають також біохімічною, чи ферментативною, тому що темнові реакції контролюються ферментами.

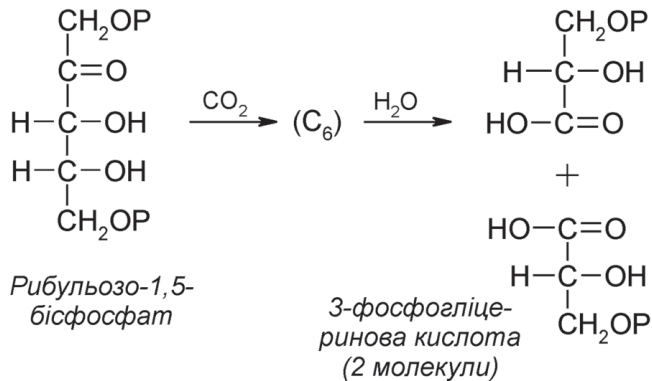
У вищих рослин відомо три різних механізми темнових реакцій, або вірніше вважати, що є один основний процес і два його варіанти. Основний процес – це фіксація  $\text{CO}_2$  у циклі Кальвіна, названого так на честь ученого М. Кальвіна (США). Рослини, у яких відбуваються тільки реакції цього циклу, називають  $\text{C}_3$ -рослинами. Вони поширені в географічних зонах з помірним кліматом, оптимальна денна температура для фіксації  $\text{CO}_2$  у них від 15 до 25 °С. Інші варіанти цього процесу –  $\text{C}_4$  – шлях і процес, який називають метаболізмом органічних кислот за типом товстянкових. Інакше цей процес називають САМ-метаболізм (від анг. *Crassulacean acid metabolism*). Рослини- $\text{C}_4$ , що здійснюють  $\text{C}_4$ -фотосинтез, поширені в зоні посушливого тропічного клімату, але можуть рости й у зонах з помірним кліматом. Багато сукулентів, що живуть у зонах з різко посушливим кліматом, здійснюють САМ-метаболізм. У  $\text{C}_4$ -рослин і САМ-рослин також відбувається цикл Кальвіна, але процес перетворення  $\text{CO}_2$  у вуглеводи також включає й інші реакції, специфічні для кожної групи рослин.

#### 3.4.1. Цикл Кальвіна ( $\text{C}_3$ – шлях фотосинтезу)

М. Кальвін зі співробітниками вивчав (1946–1953 рр.) послідовність перетворень вуглецю в реакціях фотосинтезу, використовуючи нові на той час методи. Він працював з радіоактивним довгоживучим ізотопом вуглецю  $^{14}\text{C}$  (період напіврозпаду 5720 років), а також використовував радіоавтографію і мало відому в той час паперову хроматографію. Після експозиції 5 с і менше мічений вуглець знайшли в першому продукті фотосинтезу. Цим продуктом виявилася фосфогліцерінова кислота, що має три атоми вуглецю. Звідси інша назва циклу Кальвіна – шлях  $\text{C}_3$ . Уже через одну хвилину після початку інкубації в рослині з  $^{14}\text{CO}_2$  синтезувалися цукри, органічні кислоти, різні амінокислоти.

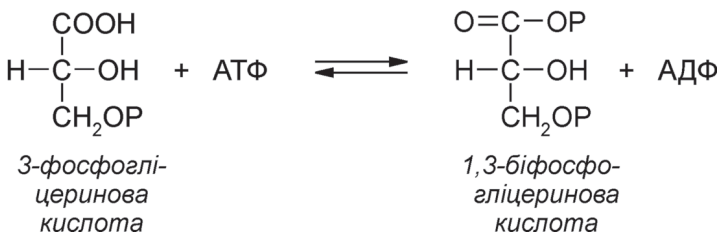
Пізніше Кальвін з'ясував весь ланцюг послідовних ферментативних перетворень цих сполук і виділив у ньому три етапи: **карбоксилювання, відновлення і регенерацію**. Енергія, що забезпечує цикл Кальвіна, надходить у формі АТФ і НАДФ $\cdot\text{H}_2$ , що утворилися у світловій фазі.

Вихідним, а також кінцевим продуктом циклу Кальвіна є п'ятивуглецевий цукор із двома фосфатними групами – рибульозо-1,5-бісфосфат (РБФ). Ключова реакція циклу Кальвіна – та, у якій бере участь  $\text{CO}_2$ . **Процес карбоксилювання починається**, коли  $\text{CO}_2$  входить у цикл і фіксується на РБФ. У результаті утворюється нестійкий проміжний продукт – цукор з 6 атомами вуглецю, що відразу ж розкладається на дві молекули 3-фосфогліцерінової кислоти (ФГК). ФГК і є першим продуктом фотосинтезу.

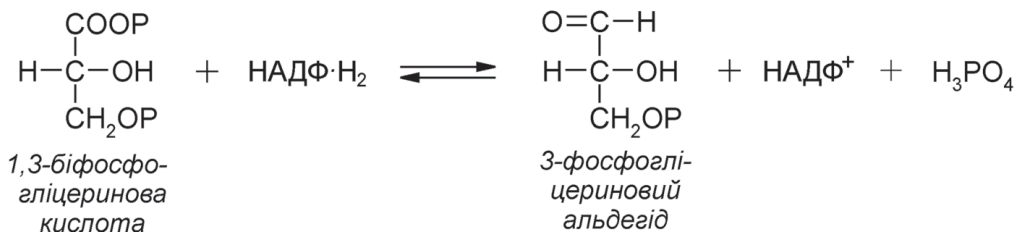


Карбоксилюючим ферментом є рибульозобіфосфаткарбоксилаза (Рубіско). Цей найважливіший фермент знаходиться в стромі хлоропластів у великій кількості: його вміст складає 50 % усіх розчинних білків листка. Вважають, що це найпоширеніший у природі білок. Фермент складається з 8 великих субодиниць, що виконують каталітичні функції, і 8 малих регуляторних субодиниць, організованих у єдину структуру. Для прояву каталітичної активності Рубіско має потребу в присутності іонів  $\text{Mg}^{2+}$ . Крім карбоксилазної, фермент має також оксигеназну активність, що виявляється в процесі фотодихання. Карбоксилазна чи оксигеназна активність ферменту залежить від концентрації  $\text{CO}_2$  і  $\text{O}_2$  у стромі хлоропласта. Субстрати  $\text{CO}_2$  і  $\text{O}_2$  взаємно конкурентні. Як субстрат РуБФ-карбоксилаза використовує переважно  $\text{CO}_2$ .

Далі 3-фосфогліциринова кислота фосфорилується з утворенням 1,3-біфосфогліциринової кислоти (1,3-БФГК). Фосфорилування відбувається при участі АТФ, синтезованого у світловій фазі фотосинтезу і ферменту фосфогліцераткінази.

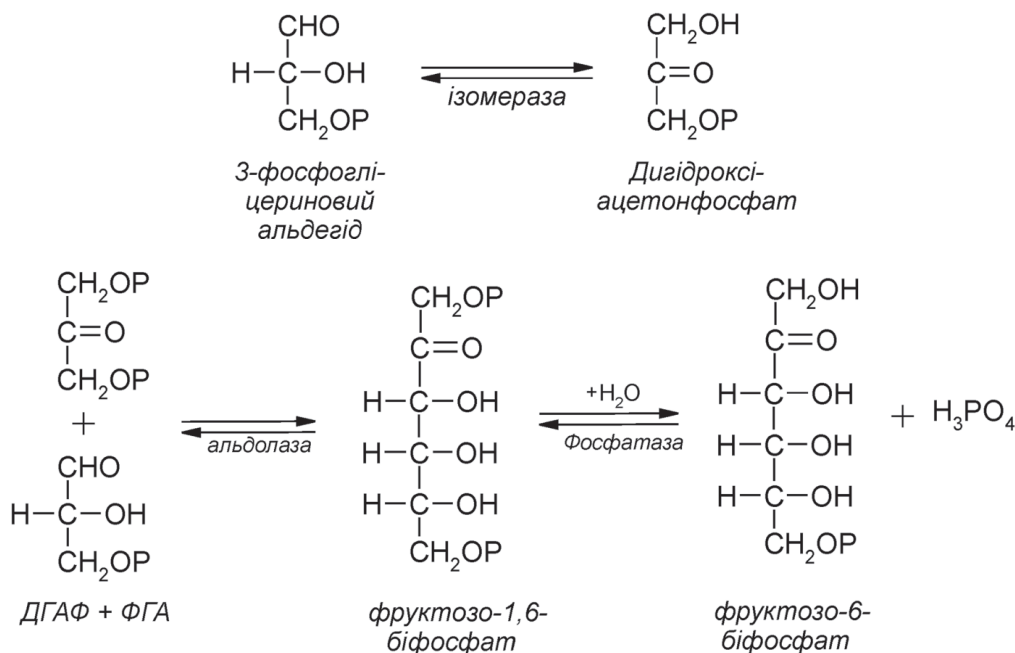


Далі відбувається **етап відновлення**: 1, 3-БФГК відновлюється до 3-фосфогліциринового альдегіду (3-ФГА) за участю  $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$  продукту світлової фази фотосинтезу. Цю реакцію каталізує фермент гліцеральдегід-3-фосфат-дегідрогеназа.

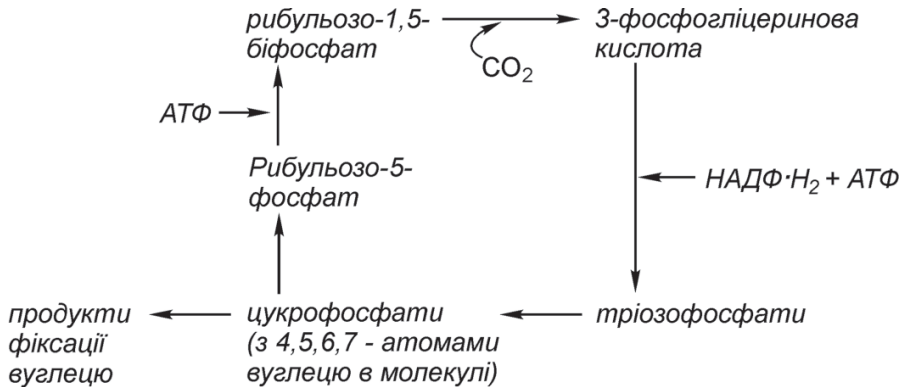


Тріоза 3-ФГА – це перший цукор, що утворюється при фотосинтезі. Як тільки утвориться 3-ФГА власне фотосинтез закінчується, тому що всі подальші реак-

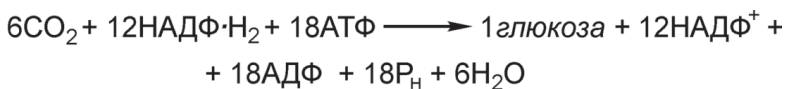
ції відбуваються й у нефотосинтезуючих організмах (тварин, грибів). Молекули 3-ФГА, утворені в циклі Кальвіна, використовуються різними способами: 1/6 їхня частина використовується на синтез вуглеводів, серед яких переважають сахароза і крохмаль, 5/6 – на регенерацію рибульозобіфосфату – первинного акцептора  $\text{CO}_2$ . У випадку, якщо 3-ФГА використовується для синтезу вуглеводів, він ізомеризується в дигідрооксиацетонфосфат (ДГАФ). Цю реакцію каталізує фермент тріозофосфатізомераза. Далі дві тріози – 3-ФГА і ДГАФ поєднуються й утворюється цукор фруктозо-1,6-біфосфат. Цю реакцію каталізує фермент фруктозобіфосфатальдолаза. Утворений фруктозо-1,6-біфосфат дефосфорилується з утворенням фруктозо-6-фосфату. Фосфатну групу відщеплює фруктозобіфосфатаза. Фруктозо-6-фосфат виводиться з циклу Кальвіна і за допомогою ферменту глюкозофосфатізомерази перетворюється в глюкозо-6-фосфат. Таким чином, з'являються монофосфати глюкози і фруктози, з яких пізніше утворюється два основних вуглеводи – сахароза і крохмаль.



Для безперервної фіксації  $\text{CO}_2$  необхідна постійна регенерація акцептора  $\text{CO}_2$  – рибульозобіфосфату. Тому цикл Кальвіна замикає фаза регенерації. Регенерація – це складний багатоетапний процес, у якому беруть участь цукрофосфати з 3, 4, 5, 6, 7-атомами вуглецю. У результаті їх перетворень утворюється рибульозо-5-фосфат. На його фосфорилування витрачається інший АТФ, синтезований у світловій фазі фотосинтезу, і утворюється рибульозо-1,5-біфосфат, тобто регенерується вихідна сполука циклу Кальвіна. По суті, у циклі Кальвіна рибульозо-1,5-біфосфат піддався карбоксилюванню, переніс ряд перетворень і був знову регенований. Схематично цикл Кальвіна, який називають також відновним пентозофосфатним шляхом, можна зобразити так:



У кожному обороті циклу одна молекула CO<sub>2</sub> відновлюється, а молекула рибульозобіфосфату регенерується. Для утворення глюкози необхідні 6 обертів циклу з поглинанням 6 атомів вуглецю. Сумарне рівняння синтезу глюкози в циклі Кальвіна записується так:



Робота циклу вимагає безупинного надходження АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub> у співвідношенні 3:2.

Світлом регулюються такі ферменти: Рубіско, НАДФ-гліцеринальдегід-3-фосфат-дегідрогеназа, фруктозо-1,6-біфосфат-фосфатаза і рибульозо-5-фосфат-кіназа. Регуляція здійснюється за допомогою фередоксин-тіоредоксин системи, окисно-відновного механізму сірковмісних груп.

Ці 4 ферменти містять одну чи більше дисульфідних груп (–S–S–). У темряві ці групи знаходяться в окисленому стані, тоді ферменти неактивні. На світлі дисульфідні групи відновлюються в сульфгідрильні (–SH–HS–) і ферменти активуються. Фередоксин-тіоредоксин-система регулює також ферменти C<sub>4</sub>-циклу.

Включення і вимикання світла викликає переміщення іонів Mg<sup>2+</sup> і протонів із внутрішнього простору тилакоїда і навпаки. Ці зміни концентрації іонів у стромі допомагають активувати вищезгадані ферменти.

До рослин C<sub>3</sub> належать такі економічно важливі рослини, як пшениця, жито, овес, ячмінь, рис, цукровий буряк, тютюн, картопля, бобові. Коли з'ясували деталі шляху C<sub>3</sub>, думали, що вже знають усе про асиміляцію вуглецю у фотосинтезі і нічого нового вже не буде. Однак такий оптимізм виявився передчасним.

### 3.4.2. C<sub>4</sub> – шлях фотосинтезу

C<sub>4</sub> – шлях фотосинтезу був виявлений у 50–60 р. XX ст. у двох тропічних злаків (кукурудзи і цукрової тростини), а пізніше й у багатьох інших рослин. У 1965 р. Ю. С. Карпілов із співробітниками знайшли продукти темної фази фотосинтезу, що відрізнялися від циклу Кальвіна. У короткострокових дослідках з <sup>14</sup>C у кукурудзи мічений вуглець знаходили в складі незвичних продуктів фотосинтезу – органіч-

них кислот з 4 вуглецевими атомами – щавлевооцтової, яблучної й аспарагінової. Аналогічні результати були отримані в дослідях із цукровою тростиною. У 1966 р. австралійські вчені М. Хетч і К. Слек описали шлях  $C_4$  як новий тип асиміляції  $CO_2$ , відмінний від циклу Кальвіна. У їх честь  $C_4$ -шлях фотосинтезу називають також циклом Хетч – Слека.

Вони встановили, що шлях  $C_4$  включає дві реакції карбоксилювання і що ці реакції розділені в просторі. Специфічність механізму фотосинтезу обумовлена особливостями фізіології й анатомічної будови листків  $C_4$ -рослин. Для листя цих рослин характерні численні повітряні порожнини, по яких  $CO_2$  з атмосфери безпосередньо проникає до дуже великої кількості фотосинтезуючих клітин. У рослин  $C_4$  навколо провідного пучка лежать щільно упаковані великі паренхімні клітини обкладки, утворюючи ніби корону. Навколо них менш щільними шарами розміщуються невеликі клітини мезофілу (рис. 3.12).

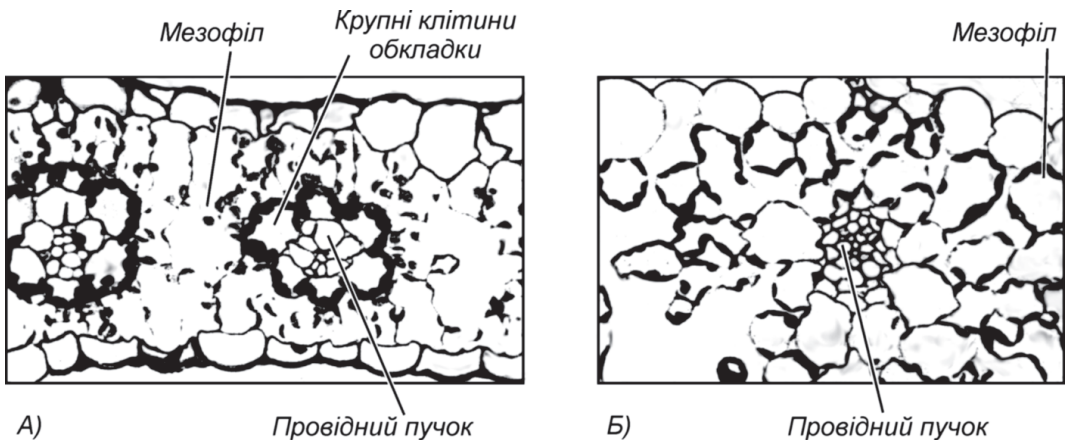


**Рис. 3.12.** Анатомічні відмінності поперечного зрізу листа між  $C_4$  та  $C_3$  рослинами (370X):

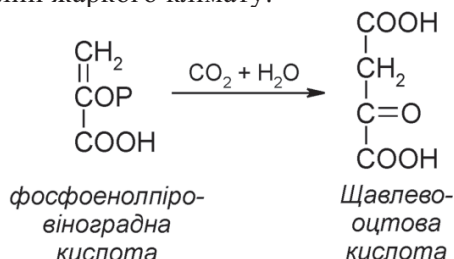
А – рослина *Zea mays*; Б – рослина *Avena Sativa*.

Хлоропласти клітин обкладки і клітин мезофілу різні за структурою: у хлоропластах клітин обкладки зовсім немає гран або вони дуже малі. Хлоропласти клітин мезофілу мають добре розвинуті грани. У хлоропластах клітин мезофілу накопичується дуже мало крохмалю, а в хлоропластах клітин обкладки утворюються численні великі крохмальні зерна. Клітини мезофілу й обкладки з'єднані великою кількістю плазмодесм.

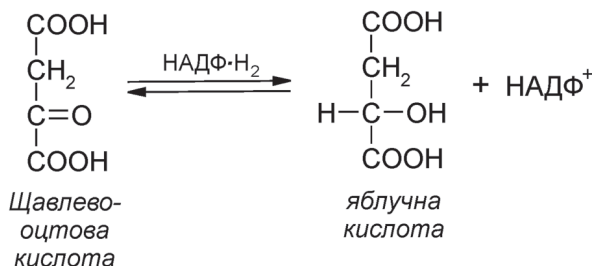
На противагу циклу Кальвіна в клітинах мезофілу  $C_4$ -рослин акцептором  $CO_2$  (у формі  $HCO_3^-$ ) виступає тривуглецева сполука – фосфоенолпіровиноградна кислота – ФЕП (фосфоенолпіруват). Тому першим продуктом асиміляції є чотири-вуглецева сполука – щавлевооцтова кислота (ЩОК, оксалоацетат). Звідси і назва циклу –  $C_4$ . Цю реакцію каталізує фермент фосфоенолпіруваткарбоксилаза (ФЕП-карбоксилаза) у присутності іонів магнію, що знаходиться не в хлоропластах, як рибульозобісфосфаткарбоксилаза, а в цитоплазмі клітин мезофілу. Таким чином, оксалоацетат утворюється в цитоплазмі. ФЕП-карбоксилаза має високу спорідне-



ність до  $\text{CO}_2$ , тому фотосинтез може відбуватися при майже закритих продихах, що характерно для рослин жаркого клімату.

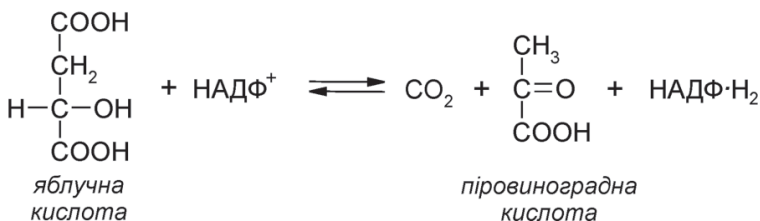


Синтезована щавлевооцтова кислота проникає в хлоропласти клітин мезофілу, де відновлюється в яблучну кислоту (малат) за рахунок  $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$ , що утворюється у світловій фазі фотосинтезу. Каталізує реакцію фермент малатдегідрогеназа, який активується світлом.



У присутності  $\text{NH}_4^+$  щавлевооцтова кислота може перетворюватися в аспарагінову амінокислоту ( $\text{COOH NH}_2 \text{ CH CH}_2 \text{ COOH}$ ). Якщо в таких рослин як кукурудза, цукрова тростина, сорго, в основному синтезується яблучна кислота, то в багатьох видів з родів *Atriplex*, *Panicum* – аспарагінова. На утворенні яблучної чи аспарагінової кислоти закінчується **стадія першого карбоксилювання**, що відбувається в клітинах мезофілу.

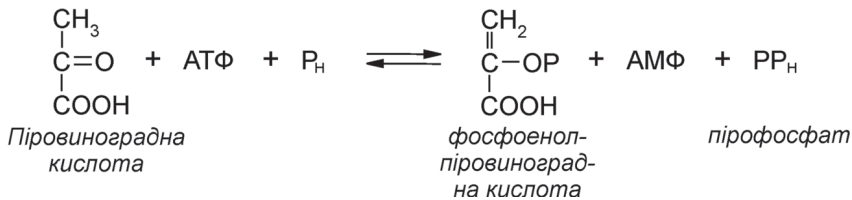
**Наступна стадія декарбоксилювання дуже важлива:** яблучна (чи аспарагінова, залежно від виду рослин) кислота проникає по плазмодесмах із хлоропластів клітин мезофілу в хлоропласти клітин обкладки судинного пучка. Там, у клітинах обкладки, відбувається декарбоксилювання яблучної кислоти. При участі ферменту декарбоксилюючої  $\text{НАДФ}^+$ -малатдегідрогенази яблучна кислота декарбоксилюється з одночасним відновленням  $\text{НАДФ}^+$ . При цьому утворюється піровиноградна кислота, що повертається в клітини мезофілу, а також  $\text{CO}_2$  і  $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$ , що включаються в цикл Кальвіна – **друге карбоксилювання**.



Ряд рослин транспортує в клітини обкладки аспарагінову кислоту. Аспарагінова кислота в хлоропластах клітин обкладки спочатку дезамінується до щавлевооцтової кислоти, що потім декарбоксилюється з утворенням піровиноградної кислоти і  $\text{CO}_2$ .

У клітинах обкладки містяться ферменти циклу Кальвіна. Тут вивільнена вуглекислота реагує з рибульозобісфосфатом за допомогою ферменту рибульозобісфосфаткарбоксилази з наступним утворенням 3-фосфогліцеринової кислоти й інших продуктів циклу Кальвіна. Далі в клітинах обкладки утворюється велика кількість крохмалю.

Піровиноградна кислота з клітин обкладки судинного пучка переміщується по плазмодесмах назад у хлоропласти клітин мезофілу, де реагує з АТФ з утворенням фосфоенолпіровиноградної кислоти. У свою чергу ФЕП карбоксилюється з утворенням щавлевооцтової кислоти, і цикл замикається.



Таким чином, просторовий поділ  $\text{C}_4$ -шляху і циклу Кальвіна в листках  $\text{C}_4$ -рослин ґрунтується на анатомічній і функціональній різниці між хлоропластами клітин мезофілу і клітин обкладки судинних пучків. Слід зазначити, що в хлоропластах мезофілу висока активність як ФСІ, так і ФСІІ. У хлоропластах обкладки активність ФСІІ скорочена, активність виділення  $\text{O}_2$  і нециклічного фосфорилування незначна, зате ФСІ поставляє велику кількість АТФ, необхідну для циклу Кальвіна. Необхідний для відновлення  $\text{CO}_2$  НАДФ $\cdot\text{H}_2$  утворюється при окисному декарбоксилюванні яблучної кислоти.

Фотосинтез у  $\text{C}_4$ -рослин вважають не тільки розділеним у просторі, але й коопера- тивним, тому що саме кооперація в роботі клітин мезофілу і клітин обкладки судинних пучків забезпечує високу фотосинтетичну продуктивність цих рослин (рис. 3.13).

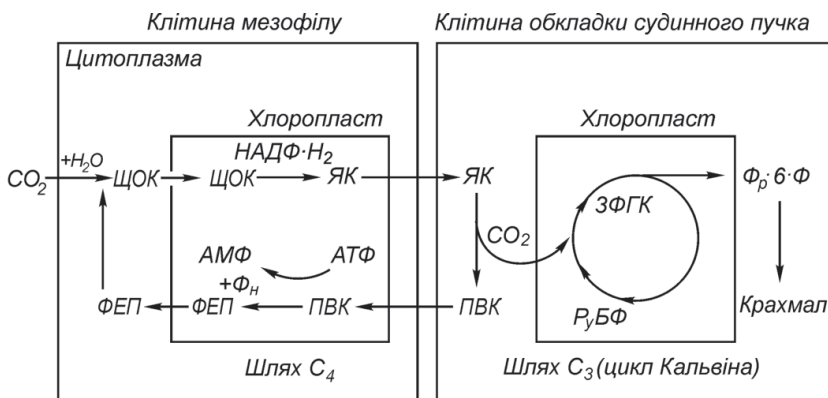


**Рис. 3.13.** Взаємозв'язок  $\text{C}_4$ - і  $\text{C}_3$ - шляхів фотосинтезу:

ЩОК – щавлевооцтова кислота; ЯК – яблучна кислота; ФЕП – фосфоенолпіровиноградна кислота; ПВК – піровиноградна кислота; РБФ – рибульозо-1,5-бісфосфат; 3ФГК–3-фосфогліцерінова кислота; Ф<sub>p</sub>-6-Ф – фруктозо-6-фосфат.

Оскільки кожна молекула  $\text{CO}_2$  у  $\text{C}_4$ -рослин повинна асимілюватися двічі, то і витрати енергії при  $\text{C}_4$ -фотосинтезі вдвічі більші, ніж при  $\text{C}_3$ -фотосинтезі. Однак  $\text{C}_4$ -рослини звичайно ростуть там, де інтенсивність освітлення дуже висока, тому енергія, як правило, не буває лімітуючим фактором. Потім фермент ФЕП-карбоксилаза, що каталізує перше карбоксилювання, має дуже високу спорідненість до вуглекислого газу і використовує низькі концентрації  $\text{CO}_2$  при майже закритих продихах, що важливо в жаркому кліматі. Яблучна (аспарагінова) кислота, що надходить з мезофілу, при декарбоксилюванні активно, як насос, постачає вуглекислим газом клітини обкладки. У клітинах мезофілу концентрація  $\text{CO}_2$  всього 1 мкмоль, у клітинах обкладки вона зростає до 13–40 мкмоль. За рахунок “накачування”  $\text{CO}_2$ , відсутності фотосистеми II і зв’язаних з нею процесів виділення  $\text{O}_2$ , у клітинах обкладки підтримується високе співвідношення  $\text{CO}_2:\text{O}_2$ . Це пригнічує фотодихання і забезпечує ефективну роботу РуБФ-карбоксилази. У рослин  $\text{C}_4$  більш високий температурний оптимум –  $35^\circ\text{C}$ , а в  $\text{C}_3$ -рослин –  $20^\circ\text{C}$ .

Усі перераховані фактори сприяють високій інтенсивності фотосинтезу у  $\text{C}_4$ -рослин: 40–80 мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$  поверхні листа за годину. Для  $\text{C}_3$ -рослин ця величина складає 15–40 мг  $\text{CO}_2/\text{дм}^2$  за 1 годину. Для  $\text{C}_4$ -рослин також характерні високі швидкості росту (4–5 г сухої маси на 1  $\text{дм}^2$  поверхні листа за день) у порівнянні з 0,5–2 г у  $\text{C}_3$ -рослин.  $\text{C}_4$ -рослини більш ефективно витрачають воду – 250–350 г на збільшення маси на 1 г, у той час як рослини  $\text{C}_3$  – 450–950 г.

$\text{C}_4$ -рослини більш урожайні в умовах посушливої тропічної зони. Вони ефективніше використовують високу температуру, високу інтенсивність освітлення, краще переносять посуху. Однак у прохолодних і більш вологих районах помірної зони  $\text{C}_3$ -рослини успішно конкурують із  $\text{C}_4$ -рослинами, тому що їм не потрібна додаткова енергія для дворазової фіксації  $\text{CO}_2$ , що дає їм деяку перевагу в умовах меншого освітлення. За продуктивністю  $\text{C}_3$ - і  $\text{C}_4$ -рослини рівні в умовах, де багато  $\text{CO}_2$  і води.

До групи  $\text{C}_4$ -рослин відносяться 500 видів із 13 родин. З найважливіших в економічному відношенні до рослин  $\text{C}_4$ -типу відносяться кукурудза, цукрова тростина, різні види проса. Багато злісних бур’янів є  $\text{C}_4$ -рослинами: свинорий, щиріця, смикавець, плоскуха звичайна.

У таблиці 3.1 систематизовані фізіолого-біохімічні відміни між  $\text{C}_3$ - і  $\text{C}_4$ -рослинами.

Таблиця 3.1.

### Порівняльна характеристика $\text{C}_3$ - і $\text{C}_4$ -рослин

| Параметри                        | $\text{C}_3$ -рослини                              | $\text{C}_4$ -рослини                                                    |
|----------------------------------|----------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| Походження та розповсюдження     | Помірна зона                                       | Тропічна та субтропічна зони                                             |
| Мезофіл                          | Диференційований на стовпчасту та губчасту тканини | Диференційований на основний мезофіл та клітини обкладки судинного пучка |
| Хлоропласти                      | Гранальні                                          | Гранальні та агранальні                                                  |
| Первинні продукти фотосинтезу    | ФГК, ФГА (тривуглецеві сполуки)                    | ЩОК, аспарат, малат (чотириуглецеві сполуки)                             |
| Первинний акцептор $\text{CO}_2$ | Рибульозодифосфат                                  | Фосфоенолпіруват ФЕП                                                     |

| Параметри                                               | C <sub>3</sub> -рослини           | C <sub>4</sub> -рослини                           |
|---------------------------------------------------------|-----------------------------------|---------------------------------------------------|
| Ключовий фермент CO <sub>2</sub> – компенсаційний пункт | РБФ – карбоксилаза 0,003 – 0,01 % | ФЕП – карбоксилаза 0,0005 %                       |
| Світлове насичення фотосинтезу                          | При середньому освітленні         | Не досягається навіть на повному сонячному світлі |
| Наявність фотодихання                                   | Є                                 | Немає                                             |
| Відтік асимілятів                                       | Повільний                         | Швидкий                                           |
| Продуктивність                                          | Середня (20–30 т/га)              | Висока (80 т/га)                                  |

### 3.4.3. Фотосинтез за типом товстянкових

Рослини, що здійснюють фотосинтез за типом товстянкових (САМ-метаболізм), є сукулентами. До типових САМ-рослин належать представники родин *Cactaceae* і *Crassulaceae*. Вони ростуть в умовах різко посушливого і жаркого клімату. Одним із важливих пристосувань сукулентів до умов життя є здатність відкривати продихи в темряві вночі і закривати вдень, тобто рухи їхніх продихів протилежні тим, що спостерігаються в інших рослин. Особливості руху продихів рослин цього типу привели до того, що процес фіксації CO<sub>2</sub> здійснюється в нічні години, а відновлення CO<sub>2</sub> – удень при закритих продихах, тобто фотосинтез у їх клітинах розділений у часі.

Уночі CO<sub>2</sub> надходить у фотосинтезуючі клітини листя чи стебел і взаємодіє з фосфоенолпіровиноградною кислотою з утворенням значної кількості щавлевооцтової кислоти. Потім ЦОК відновлюється до яблучної кислоти, що накопичується у великих вакуолях, характерних для рослин-сукулентів. Таким чином, уночі відбувається фіксація CO<sub>2</sub>, подібна до C<sub>4</sub>-шляху фотосинтезу.

Удень, коли продихи закриті і температура повітря висока, CO<sub>2</sub> ззовні у клітини не надходить. Яблучна кислота з вакуоль переміщується назад у цитоплазму, там декарбоксилюється з утворенням CO<sub>2</sub> і піровиноградної кислоти. CO<sub>2</sub> надходить у хлоропласти, де бере участь у реакціях C<sub>3</sub>-шляху, що відбувається за рахунок енергії світла. Як кінцевий продукт, вдень у хлоропластах накопичується крохмаль, а наступної ночі він використовується як джерело фосфоенолпіровиноградної кислоти, необхідної для темної реакції карбоксилювання.

Таким чином, у САМ-рослин уночі відбувається темнова фіксація CO<sub>2</sub> шляхом карбоксилювання ФЕП з утворенням C<sub>4</sub>-кислот. Удень фотосинтез відбувається за рахунок внутрішніх запасів CO<sub>2</sub>, що утворюється при декарбоксилюванні C<sub>4</sub>-кислот. У САМ-рослин карбоксилювання відбувається двічі, але в одній клітині. Ці процеси розділені в часі, а не в просторі, як у C<sub>4</sub>-рослин (рис. 3.14).

При достатній кількості вологи ряд рослин з фотосинтезом за типом товстянкових може поводитися як C<sub>3</sub>-рослини, а коли запаси води зменшуються, спостерігається зворотний перехід. Такі переходи C<sub>3</sub>-шляху до САМ-фотосинтезу можуть викликатися також добовими коливаннями температури, скороченням тривалості дня, підвищенням засоленості ґрунтів.

Таким чином, метаболізм за типом товстянкових є адаптацією, завдяки якій рослини можуть вижити в дуже посушливих і інших несприятливих умовах.

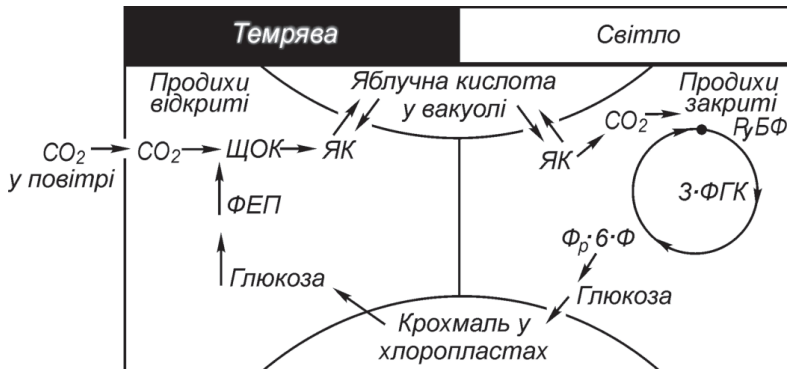


Рис. 3.14. Метаболічні шляхи САМ у темряві і на світлі (позначення див. на рис. 3.13).

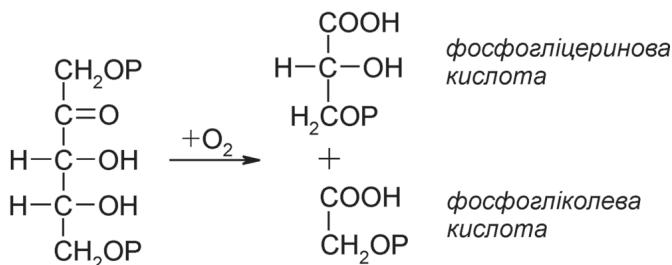
### 3.4.4. Фотодихання

**Фотодихання** – це катаболічний процес, що відбувається тільки на світлі: при цьому поглинається  $O_2$  і виділяється  $CO_2$ . Відкриття фотодихання зв'язане з дослідженнями О. Варбурга. Він установив, що кисень повітря, що є продуктом фотосинтезу, пригнічує фотосинтез. Із збільшенням концентрації  $O_2$  в повітрі зменшується асиміляція  $CO_2$  і виділення  $O_2$  (ефект Варбурга). Це явище спостерігається в усіх  $C_3$ -рослин. У  $C_4$ -рослин при природній концентрації  $O_2$  у повітрі ефект Варбурга відсутній.

За характером газообміну (поглинання  $O_2$  і виділення  $CO_2$ ) фотодихання нагадує звичайне темнове дихання. Однак фотодихання відбувається тільки на світлі та відрізняється за хімічною природою. Для нього необхідне нормальне функціонування фотосинтетичного апарату і тісна взаємодія хлоропластів, пероксисом і мітохондрій. Істотна відмінність фотодихання також у тім, що воно не супроводжується утворенням АТФ.

Біохімічною основою фотодихання є подвійна функція основного ферменту циклу Кальвіна – рибульозобіфосфаткарбоксилази, що при низькому вмісті  $CO_2$  і високому –  $O_2$  може функціонувати як оксигеназа. У природних умовах цей фермент на кожні два-три карбоксилювання викликає одне оксигенування.

У хлоропластах при високому вмісті  $O_2$  у повітрі рибульозобіфосфаткарбоксилаза-оксигеназа взаємодіє з киснем, в результаті відбуваються окисні розщеплення рибульозобіфосфату на фосфогліколеву і фосфогліциринову кислоти.



Фосфатна група відразу ж відщеплюється, і фосфогліколева кислота перетворюється в гліколеву (гліколат).

Утворенням гліколату в хлоропластах завершуються реакції, залежні від світла (рис. 3.15).

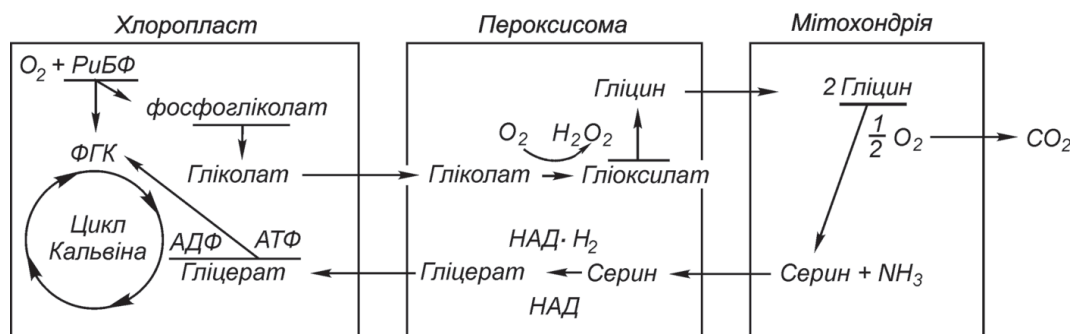


Рис. 3.15. Шлях фотодихання.

Гліколат із хлоропластів проникає в пероксисоми, де починається так називаний гліюксилатний шлях. Пероксисоми мають власну мембрану, що оточує гранульований матрикс, але ламел у них немає. У пероксисомах гліколат окислюється ферментом гліюксилатоксидазою до гліюксилату.  $\begin{pmatrix} CHO \\ | \\ COOH \end{pmatrix}$  Фермент гліюксилатоксидаза використовує одну молекулу  $O_2$  і утворює одну молекулу  $H_2O_2$  на кожен молекулу окисленого гліюксилату. У пероксисомах  $H_2O_2$  під дією ферменту каталази розпадається на  $H_2O$  і  $O_2$ .

У подальших реакціях фотодихання гліюксилат амінується з утворенням амінокислоти гліцину  $\begin{pmatrix} CH_2NH_2 \\ | \\ COOH \end{pmatrix}$ .

Гліцин транспортується в мітохондрії, де з двох його молекул утворюється одна молекула амінокислоти серину  $\begin{pmatrix} COOH \\ | \\ H-C-NH_2 \\ | \\ CH_2OH \end{pmatrix}$ , а також вивільняються вуглекислий газ і  $NH_3$ .

Це основна реакція виділення  $CO_2$  у фотодиханні. Вуглекислий газ виділяється назовні як кінцевий продукт фотодихання або частіше використовується в процесі фотосинтезу. Аміак проникає в хлоропласти, де використовується для синтезу амінокислот.

Серин надходить у пероксисоми, де після ряду перетворень утворюється гліцерінова кислота, яка у свою чергу переходить у хлоропласти, там фосфорилюється з утворенням 3-фосфогліцерінової кислоти, чим завершується процес фотодихання. 3-ФГК у хлоропластах включається у цикл Кальвіна. Загальне рівняння фотодихання записують так:



При розгляді реакцій фотодихання складається враження, що відбувається марний процес, тому що даремно використовуються вуглець і енергія. За розрахунками, фотодихання зменшує чисту продуктивність фотосинтезу  $C_3$ -рослин на 30–50 %. Для сільськогосподарських рослин розроблялися хімічні й генетичні способи штучного пригнічення цього процесу. Однак дослідження останніх років показали, що одночасно зі зниженням фотодихання зменшувалася швидкість асиміляції  $CO_2$  і чиста



продуктивність фотосинтезу, тобто пригнічення фотодихання не підвищувало продуктивність рослин.

Оскільки дотепер не знайдено рослин, у яких фотодихання цілком відсутнє, імовірно, цей процес рослинам корисний. Наприклад, фотодихання поглинає надлишок АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>, які можуть утворитися у світловій фазі при високій інтенсивності освітлення, а продиhi закриті і немає СО<sub>2</sub>. Потім при фотодиханні утворюється ряд важливих амінокислот (серин, гліцин), необхідних для вторинних біосинтезів.

Варто визнати: значення фотодихання досі не цілком розкрите.

### 3.5. Ендогенні механізми регуляції фотосинтезу

Процес фотосинтезу як первинний постачальник різноманітних пластичних речовин, а також сполук, багатих енергією (АТФ) і відновним потенціалом (НАДФ·Н<sub>2</sub>, ФД віднов.), насамперед є фізіологічною функцією рослинного організму, йому підлеглою і ним керованою. Інтенсивність і продуктивність фотосинтезу регулюється комплексом взаємозв'язаних і взаємозалежних факторів – як ендогенних, так і екзогенних.

Ендогенна регуляція фотосинтезу відбувається на всіх рівнях процесу: на стадії поглинання енергії, транспорту електронів, побудові багатих енергією сполук – АТФ, НАДФ·Н<sub>2</sub>, а також на рівні вуглецевих циклів. Серед ендогенних регуляторних систем виділяють генетичну, гормональну, метаболічну й онтогенетичну.

У зеленій рослинній клітині функціонують генетичні системи, локалізовані в ядрі, хлоропластах і мітохондріях.

Відомо багато прикладів розподілу функцій і взаємодії ядерного і пластидного геномів. Так, пластидна ДНК контролює синтез великої субодиниці рибульозобіфосфаткарбоксилази, а ядро кодує синтез малої субодиниці цього ферменту. Ядерний і пластидний геноми взаємодіють при кодуванні субодиниць АТФ-синтазного комплексу, частина субодиниць CF<sub>0</sub>-CF<sub>1</sub>-комплексу синтезується цитоплазматичними, а частина – хлоропластними рибосомами, а складання активного ферментного комплексу відбувається у хлоропластах.

Дистанційна дія гормонів та інгібіторів на фотосинтез може бути опосередкована їх впливом на процеси росту і розвитку, на активність донорно-акцепторної системи, тобто на транспорт метаболітів. Гормони й інгібітори частково продукуються в хлоропластах (індолілоцтова кислота (ІОК), фенольні інгібітори, абсцизова кислота, гібереліни). Частина гормонів надходить у хлоропласти ззовні: з коренів – цитокиніни, з апікальних меристем стебла – велика частина ІОК, із плодів – етилен. Кількість і співвідношення гормонів постійно змінюються в онтогенезі листка, а зміна гормонального статусу листка змінює інтенсивність і спрямованість фотосинтетичного метаболізму.

Найважливішим фактором регуляції метаболізму служить світло. На світлі протони починають швидко переходити із строми в тилакоїди, і її рН збільшується майже до 8. Вихід протонів із строми супроводжується надходженням у неї Mg<sup>2+</sup> з тилакоїдів. Лужний рН і наявність іонів магнію позитивно впливають на активність ферментів циклу Кальвіна, збільшують швидкість фіксації СО<sub>2</sub> і виділення О<sub>2</sub>. Ці умови позитивно впливають на швидкість електронного потоку в ЕТЛ, формування трансмембранного градієнту іонів Н<sup>+</sup> і активність фотофосфорилювання.

Світло діє також на багато ферментів  $C_4$ -шляху, на світлі їх активність зростає в 10–15 разів. На багато ферментів світло діє через фередоксин-тіоредоксин-редуктазну систему. Відновлений на світлі фередоксин при участі редуктази переводить тіоредоксин у відновлену *SH*-форму, що активує ряд ферментів  $C_3$  і  $C_4$ -шляху, а також сприяючий фактор фосфорилування ( $CF_1$ ).

Активність багатьох ферментів залежить від енергетичного стану системи, що визначається співвідношенням АТФ/АДФ. Ведуче значення в ендогенній регуляції цілої рослини має координована система донорно-акцепторних зв'язків. Основними донорними органами є листя, у них безупинно надходять “запити” від атрагуючих (що притягують поживні речовини) зон: апікальних меристем, квіток суцвіть, плодів, бульб. Поява нових споживачів, наприклад, ріст репродуктивних органів і тканин, призводить до збільшення швидкості фотосинтетичної фіксації  $CO_2$ , зниження включення вуглецю в крохмаль, збільшення включення в транспортну форму сахарози і посилення відтоку асимілятів. Збільшення “запиту” веде до появи нових листків. При відсутності обмежень з боку зовнішніх факторів (світло,  $CO_2$ , температура та ін.), швидкість фотосинтезу визначається сукупною активністю всіх атрагуючих зон рослини. В онтогенезі найбільш значною регуляторною функцією цілої рослини є безупинне коректування донорно-акцепторних відносин.

### 3.6. Транспорт асимілятів

#### 3.6.1. Загальні уявлення і значення транспорту асимілятів

У рослинному організмі розрізняють два види транспорту: ближній і далекий. Під **ближнім** мають на увазі пересування води, іонів, метаболітів між клітинами і тканинами. **Далекий транспорт** – це пересування речовин між органами в цілій рослині. Завдяки ближньому і далекому транспорту забезпечується взаємозв'язок клітин, тканин, органів і цілісність всього організму.

Транспорт води і мінеральних речовин (частково й органічних) від коренів до органів пагона здійснюється по спеціалізованому комплексу тканин – **ксилемі**. Це так звана **висхідна течія**.

**Флоема** – це комплекс тканин, по яких рухаються асиміляти від листків у зони використання (наприклад, до верхівок ростучих пагонів) чи до місць, де вони відкладаються в запас (наприклад, до плодів, насіння, до запасуючої паренхіми коренів, стебла). Рух по флоемі – це **нисхідна течія**, хоч вона може бути спрямована і догори.

Найголовніші провідні складові флоеми – це ситоподібні елементи двох типів – ситоподібні клітини (у нижчих судинних рослин і голонасінних) і членики ситоподібних трубок (покритонасінних рослин). Членики ситоподібних трубок розташовані упритул один до одного поздовжніми рядами, так званими ситоподібними трубками (рис. 3.16). Термін “сито” відноситься до скупчення пор (ситоподібне поле), через які з'єднуються між собою протопласти сусідніх ситоподібних трубок. Частина стінки, що несе ситоподібні поля, називається ситоподібною пластинкою. Хоча ці пластинки можуть зустрічатися на всіх стінках, вони знаходяться головним чином на кінцях клітин. У зрілих члениках ситоподібних трубок вміст цитоплазми редукований: відсутнє – ядро, рибосоми, диктіосоми, мікротрубочки. Флоема має власну паренхіму – великі клітини з менш щільною цитоплазмою,

ніж у клітин-супутників, з багатьма вакуолями. Паренхімні клітини здатні запасати в собі органічні речовини, тим самим регулюючи їх концентрацію в ситоподібних трубках.

Установлено, що далекий транспорт асимілятів в основному визначається і контролюється системою донорно-акцепторних зв'язків у рослинному організмі. Розрізняють первинні і вторинні донори (джерела) асимілятів. Первинні донори асимілятів – це в першу чергу зелені листки, а також нелистові хлорофілоносні тканини й органи (плоди, видозмінені стебла, елементи суцвіть і т. д.). Вторинні донори – це запасуючі органи (насіння, бульби, цибулини і т. д.).

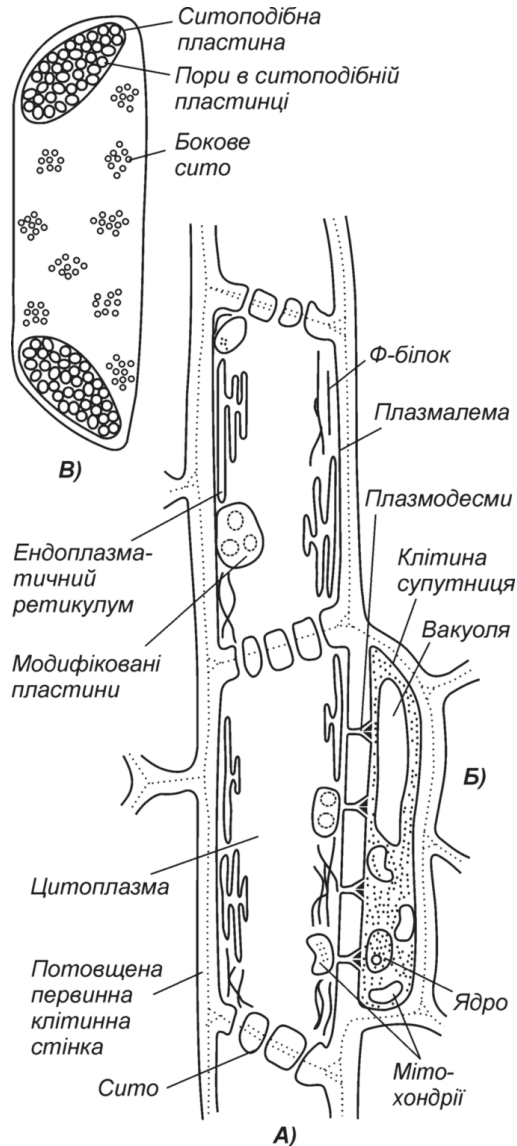


**Рис. 3.16.** Схематичне зображення ситоподібної трубки (А), клітини-супутниці (Б) та ситоподібної пластинки (В).

Усі частини рослини, не здатні самостійно задовольнити свої потреби в асимілятах, можуть бути акцепторами, тобто споживачами. Акцепторами, чи атрагуючими центрами, є:

- 1) зони активного росту і морфогенезу;
- 2) центри синтезу органічних сполук і відкладення їх у запас;
- 3) зони інтенсивного метаболізму, сполученого з поглинанням речовин чи вторинним метаболізмом.

Так, наприклад, асиміляти, що надходять у корені, використовуються там при асиміляції мінерального азоту, далі при синтезі амінокислот і амідів, що потім транспортуються в надземні органи.

Функція “донор – акцептор” не зафіксована строго, а може змінюватися в процесі онтогенезу. Відомо, що на ранніх етапах росту (до розгортання 30–40 % площі) листок сам споживає асиміляти з більш зрілих листків чи запасуючих тканин. Дорослий листок тільки 10–40 % асимілятів залишає собі, інше віддає атрагуючим зонам. Відрізняються також продукти фотосинтезу: у молодого листка це в більшій мірі органічні кислоти й амінокислоти, що використовуються на місці, у старого – цукор, що транспортується у флоему. Коли асиміляти надходять у запасуючі тканини, ці тканини виконують функції акцепторів. В інші періоди життя рослин вони передають раніше запасені речовини іншим тканинам і органам, функціонуючи як донори.

Донорно-акцепторні відносини можуть бути простими, як у молодих проростків, де єдиним донором поживних речовин є сім’ядолі, а єдиним споживачем – ростучі органи проростка. У процесі онтогенезу донорно-акцепторні відносини ускладнюються: верхні листки передають асиміляти верхівці пагона, нижні – частину асимілятів направляють нагору пагону, а частину передають кореням. Коли з’являється плід, він стає найбільш сильним акцептором і споживає асиміляти як з найближчих, так і з віддалених листків, що викликає зупинку чи зменшення вегетативного росту.

Для розподілу асимілятів велике значення мають генотипові особливості даного виду рослин. Існують види здатні концентрувати асиміляти в господарсько важливій частині рослини. Наприклад, *Triticum aegilopoides* у колос направляє 32 % асимілятів, *Triticum aestivum* – усі 92 %.

### 3.6.2. Транспорт асимілятів у листку

Шлях органічних речовин починається в головному донорі – у хлоропластах фотосинтезуючих клітин. Підраховано, що на 1 см<sup>2</sup> листової поверхні приходить в середньому 40 млн хлоропластів. За десять хвилин інтенсивної роботи один хлоропласт здатний створити стільки сухих речовин, скільки важить сам. Із хлоропластів у цитоплазму надходять триозофосфати: 3-фосфогліцеринальдегід і дигідрооксиацетонфосфат. Цей початковий етап здійснює білок-переносник, що виносить триозофосфати, а приносить у хлоропласт ортофосфат (*Фн*). При обмеженому вмісті в цитоплазмі неорганічного фосфору переносник припиняє роботу. Тоді надлишок триозофосфатів у хлоропластах перетворюється в гексозофосфати, а вони – у крохмаль. Якщо триозофосфати, що поступили в цитоплазму, не використовуються швидко, то відбувається нагромадження крохмалю, тобто крохмаль служить регулятором експорту триозофосфатів. Якщо крохмаль в хло-

ропластах багато, то він тисне на тилакоїди, що супроводжується активацією ферментів  $\alpha$ -амілази і мальтази, і запасений крохмаль перетворюється в глюкозу, що інгібує фотосинтез. До ночі хлоропласти звільняються від того крохмалю, що нагромадився за день.

У цитоплазмі з триозофосфатів утворюється сахароза. На першому етапі утворюється фруктозо-1,6-дифосфат. Потім у результаті гідролізу з нього утворюється фруктозо-6-фосфат і вільний ортофосфат, що повертається в хлоропласт за допомогою переносника тріоз. Із фруктозо-6-фосфату утворюються інші гексози, які потім використовуються для синтезу сахарози. Детально ці перетворення описані в розділі “Обмін речовин...”.

Сахароза звичайно не накопичується в цитоплазмі клітин листа, а експортується з клітин, або тимчасово накопичується у вакуолях, утворюючи резервний фонд. Далі сахароза пересувається двома шляхами: 1) по єдиній транспортній ендоплазматичній мережі, що переходить із клітини в клітину по плазмодесмах (симпластичний відтік), 2) по зовнішній поверхні плазмалемі і пористій клітинній стінці (апопластичний відтік). Можливий одночасний чи послідовний відтік по обох каналах.

### 3.6.3. Транспорт речовин по флоемі

У 1927 р. німецький учений Е. Мюнх запропонував гіпотезу “руху під тиском”, що стала основою сучасних уявлень про пересування речовин у рослинах. Вона найпростіша, тому що ґрунтується тільки на осмосі як рушійній силі току асимілятів. Схема, що відображає механізм генерованого осмосом руху під тиском, показана на рисунку 3.17.

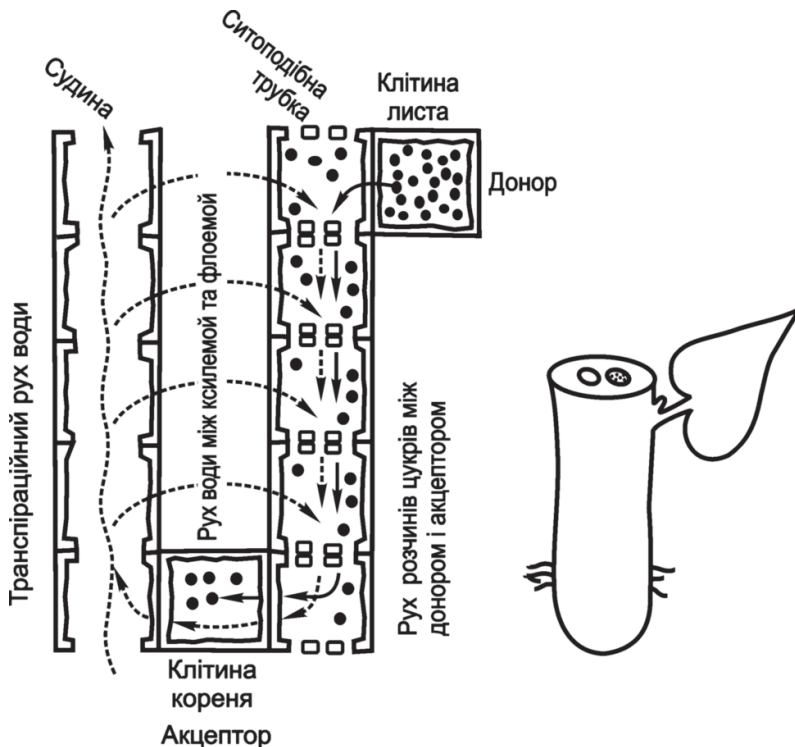


Рис. 3.17. Схема механізмів руху асимілятів по флоемі під тиском.

Сучасна модифікація гіпотези Е. Мюнха стверджує, що коли цукор, що надходить від донора, активно завантажується в ситоподібні трубки, це підвищує в них концентрацію і зменшує водяний потенціал. Це служить причиною переходу води з ксилеми листа в ситоподібні трубки, де збільшується тургорний (гідростатичний) тиск.

На іншому кінці флоєми біля акцептора, де сахароза використовується чи відкладається в запас, концентрація цукру зменшується і, як наслідок, зростає водний потенціал. Там вода виштовхується із ситоподібних трубок. Тобто в ситоподібних трубках виникає осмотичний градієнт, що перетворюється в градієнт гідростатичного тиску. Як наслідок, по флоемі виникає потік рідини під тиском від листа до кореня. Роль самих ситоподібних трубок при транспорті асимілятів пасивна. Рух асимілятів по флоемі під тиском подібний руху пасоки по ксилемі під впливом кореневого тиску. Основна кількість води повертається з флоєми в ксилему і рециркулює у транспортному потоці.

Можливі також і інші механізми транспорту асимілятів. Відповідно до іншої гіпотези, причиною руху асимілятів по флоемі є електроосмос калію. При роботі електрогенних насосів, розташованих у плазмалемі біля ситоподібних пластинок, створюється негативний заряд, що індукуює електроосмос  $K^+$  і інших катіонів. При їхньому пересуванні рухаються також молекули води і розчинений у ній цукор.

Певне значення при пересуванні розчину по флоемі може мати здатність  $\Phi$ -білків скорочуватися, що сприяє руху рідини по ситоподібних трубках.

Розвантаження клітин флоєми в акцепторній зоні відбувається подібно завантаженню в донорній зоні. У плазмалемі клітин акцепторної зони працює  $H^{\pm}$  насос. У результаті роботи насоса за участю мембранних переносників сахароза в симпорті з протонами переходить у симпласт акцепторних клітин. Іони  $K^+$  рухаються по електричному градієнту, що створюється на мембранах.

Для флоєми характерно, що асиміляти рухаються від донора до акцепторів, що знаходяться як унизу рослини (наприклад, корені), так і нагорі (наприклад, плоди). Така протилежна спрямованість руху можлива тому, що в кожному конкретному випадку рух по ситоподібних трубках йде лише в одному напрямку. Кожен донор з'єднується зі своїм акцептором індивідуальним рядом елементів ситоподібних трубок. Останні живуть не дуже довго. Коли вони відмирають, одночасно відмирають клітини-супутники, що підтверджує їх функціональну єдність.

За допомогою радіоактивних ізотопів встановлено, що у трав'янистих рослин середня швидкість транспорту речовин по флоемі складає від 30 до 150 см/годину. У дерев транспорт речовин по корі також відбувається зі швидкістю близької до 100 см/годину.

Швидкість пересування асимілятів залежить від загального стану рослин, рівня метаболізму і впливу факторів зовнішнього середовища. Відомо, що низькі температури і нестача кисню знижують швидкість пересування речовин по флоемі. Важливу роль у регуляції транспорту грають  $H^+$ -насоси, що завантажують і розвантажують сахарозу. Відомо, що присутність ауксину активує роботу цього насоса. Інший фітогормон – абсцизова кислота – блокує обмін.

Далекий транспорт значною мірою направляється і контролюється тими явищами, що відбуваються на старті цього шляху – у донорі, і на фініші – в акцепторі, тобто донорно-акцепторними відносинами. Донори й акцептори утворюють збалансовану



саморегульовану систему. Якщо акцептори не вибирають сахарозу із ситоподібних трубок, зменшується різниця гідростатичних тисків між донором і акцептором, що сповільнює рух по флоемі. Локальне збільшення тургорного тиску в результаті недостатнього розвантаження ситоподібних трубок, деформує переносники сахарози, сповільнює їхню роботу. Поява нових споживачів: ріст репродуктивних органів і тканин – приводить до збільшення асиміляції  $\text{CO}_2$ , збільшення включення вуглецю в його транспортну форму – сахарозу і посилення відтоку асимілятів з листків.

### 3.7. Екологія фотосинтезу

У природних умовах процес фотосинтезу залежить від безлічі мінливих факторів зовнішнього середовища.

Сонячна радіація (інтенсивність і якісний склад), концентрація  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  у повітрі і листі, температура, водний режим тканин листка, забезпеченість елементами мінерального живлення та інші фактори визначають швидкість фотосинтезу, ріст і розвиток рослини, а також кінцевий результат – формування урожаю.

#### 3.7.1. Вплив інтенсивності і якості світла на фотосинтез

Світло, промениста енергія – найважливіший з факторів, що визначає інтенсивність фотосинтезу. У процесі фотосинтезу використовується частина сонячного випромінювання – промені з довжиною хвилі від 380 до 750 нм, так звана **фотосинтетично-активна радіація** (ФАР). Умови освітлення рослин включають як інтенсивність, так і спектральний склад сонячного світла.

К. А. Тімірязєв провів більше 200 дослідів з вивчення світлової залежності швидкості фотосинтезу. Він установив, що з наростанням інтенсивності освітлення швидкість фотосинтезу спочатку стрімко зростає, потім росте усе повільніше і повільніше, досягає максимуму і стає стабільною. Іншими словами, світлова крива має вигляд логарифмічної кривої (рис. 3.18).

Занадто висока інтенсивність світла гнітить біосинтез пігментів, ростові процеси. У  $\text{C}_3$ -рослин насичення світлом відбувається при нижчій його інтенсивності, ніж у  $\text{C}_4$ -рослин. У  $\text{C}_4$ -рослин висока швидкість фотосинтезу спостерігається в основному при високому рівні освітленості.

Стосовно оптимуму освітленості рослини поділяють на світлолюбні і тіньовитривалі. Якщо у **світлолюбних** світлове насичення настає при освітленості  $100 - 300 \cdot 10^3 \text{ ерг/см}^2/\text{с}$ , то в **тіньовитривалих** – при освітленості набагато нижчій.

Екологічні групи рослин добре адаптовані до світлового режиму місць проживання. Адаптація досягається шляхом значної зміни структури і функції листя, кількості і співвідношення пігментів, кількості карбоксилуючих ферментів і компонентів електронотransпортного ланцюга, розмірів антенного комплексу. У світлолюбних рослин палісадна паренхіма часто буває багат шаровою, хлоропласти дрібні (рис. 3.19). Число прорихів на одиницю поверхні велике, що полегшує надходження вуглекислоти усередину листа. У світлолюбних рослин зменшений вміст зелених пігментів і

збільшений вміст каротиноїдів. Відношення “хлорофіл *a*: хлорофіл *b*” у світлолюбних рослин вище, ніж у затінкових, тобто пристосування до високої інтенсивності світла пов’язане зі зменшенням окислених форм пігментів: хлорофілу *b* і ксантофілу. У тіньовитривалих рослин збільшується розмір листків і хлоропластів, підвищується вміст хлорофілу, що дозволяє їм активніше використовувати низькі інтенсивності світла. У природних умовах верхні і найбільш виступаючі листки мають характер світлових, а листки біля основи гілки за своєю анатомією відповідають затінковим.

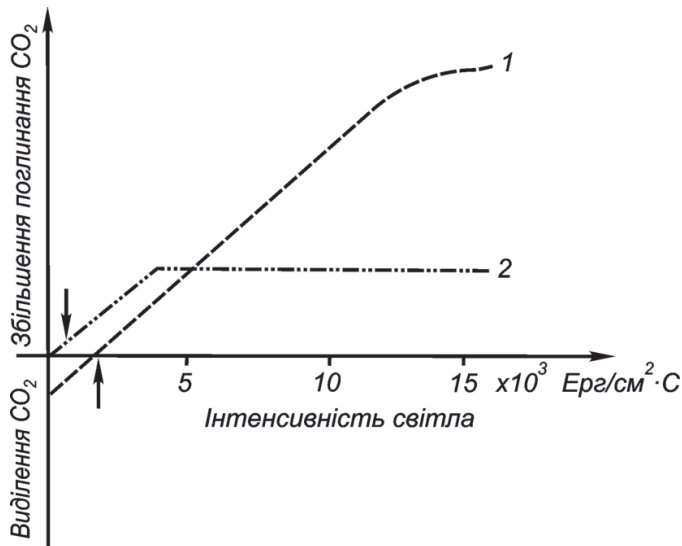


Рис. 3.18. Узагальнені світлові криві:

1 – світлолюбні рослини; 2 – тіньовитривалі рослини; ( $\uparrow\downarrow$ ) – світловий компенсаційний пункт тіньовитривалих ( $\downarrow$ ) і світлолюбних ( $\uparrow$ ) рослин.

Світлолюбні і тіньовитривалі рослини розрізняються за своїм відношенням до точки світлової компенсації. **Точка світлової компенсації** – це рівень освітлення, при якому поглинання  $\text{CO}_2$  у процесі фотосинтезу врівноважується виділенням  $\text{O}_2$  у процесі дихання в тих же самих листках (при  $20^\circ\text{C}$  і  $0,03\% \text{CO}_2$ ). Світлолюбні рослини мають досить високу інтенсивність дихання, їх компенсаційна точка складає 3–5 % повного сонячного освітлення, а у тіньовитривалих – приблизно 1 % від повного освітлення.

Точка світлової компенсації залежить також від концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі: при підвищенні концентрації  $\text{CO}_2$  вона зрушується у бік вищих значень освітленості. Подібне спостерігається і при підвищенні температури. Розташування точки світлової компенсації має важливе значення для продуктивності фотосинтезу.

Ще К. А. Тімірязєв установив, що для фотосинтезу, крім інтенсивності освітлення, істотний також спектральний склад сонячного світла. Установлено, що найбільш ефективні в процесі фотосинтезу рослин червоні і сині промені. Світлолюбні рослини інтенсивніше використовують червоні, а адаптовані до розсіяного світла рослини – синьо-фіолетові промені. Рослини, вирощені при червоному і синьому світлі, істотно відрізняються за складом продуктів фотосинтезу. За даними дослідників, під впливом синіх променів у продуктах фотосинтезу переважають речовини

невуглеводної природи – амінокислоти, білки, органічні кислоти; червоні ж промені сприяють утворенню і нагромадженню вуглеводів (сахароза та ін.).

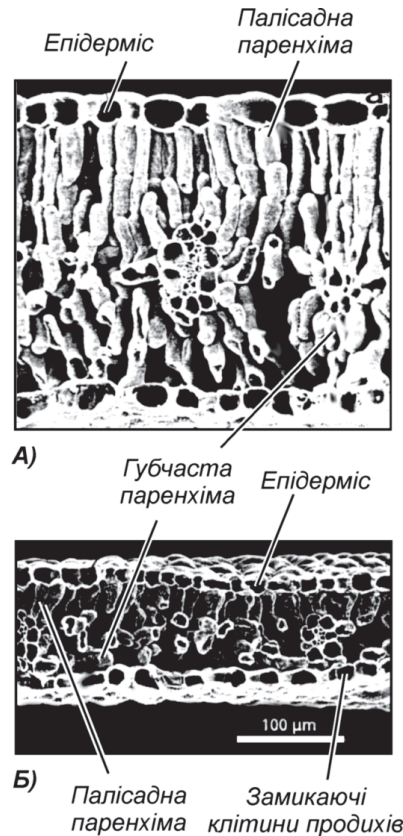


**Рис. 3.19.** Анатомія листа *Thermopsis montana* при розвитку рослин:

А – на світлі; Б – в тіні (фото в растровому електронному мікроскопі), (за Taiz, 2000).

Потреба рослин в інтенсивності і спектральному складі світла враховується у вирощуванні рослин при штучному освітленні (світлокультура рослин).

### 3.7.2. Фотосинтез і концентрація вуглекислоти

Щорічно рослинність нашої планети фіксує  $2 \cdot 10^{11}$  т С у вигляді вуглекислоти. Концентрація вуглекислоти в атмосфері порівняно невелика – 0,03–0,04 % і підтримується майже незмінною за рахунок буферних властивостей океанів і постійного руху повітряних мас.

Вважають, що диоксид вуглецю атмосфери на 90 % має ґрунтове походження. Процеси дихання і розкладання, що безупинно протікають у ґрунті, поповнюють атмосферні запаси  $\text{CO}_2$ . Інтенсивний обмін  $\text{CO}_2$  між атмосферою і ґрунтом приводить до добових і сезонних коливань концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі: удень за рахунок фотосинтезу його вміст у повітрі падає, уночі за рахунок дихання підвищується. У густих рослинних угрупованнях (посіви, ліси) добові коливання у повітрі можуть

досягати 25 % від середньої величини. Сезонні коливання концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі менш істотні, ніж добові.

Поряд з освітленістю низька концентрація  $\text{CO}_2$  у повітрі може бути чинником, що обмежує фотосинтез.

Залежність фотосинтезу від вмісту вуглекислоти в повітрі має вигляд логарифмічної кривої (рис. 3.20).

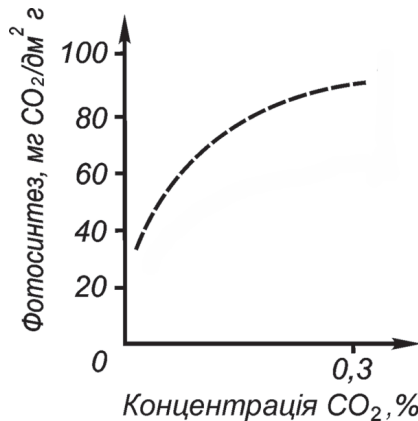


**Рис. 3.20.** Інтенсивність фотосинтезу в залежності від концентрації  $\text{CO}_2$  у людину.

Концентрація вуглекислоти, при якій її поглинання в процесі фотосинтезу і виділення в процесі темного дихання і фотодихання рівні, називається **вуглекислотним компенсаційним пунктом (ВКП)**. У  $\text{C}_3$ -рослин ВКП досить високий (0,005 %  $\text{CO}_2$ ), що пояснюється активним фотодиханням. У  $\text{C}_4$ -рослин фотодихання виявляється слабо, у той же час карбоксилуючий фермент має високу спорідненість до вуглекислого газу. Тому значення ВКП у таких рослин наближається до нуля (нижче 0,0005 %  $\text{CO}_2$ ). При збільшенні концентрації  $\text{CO}_2$  інтенсивність фотосинтезу росте і при 0,06–0,15 % настає насичення. Однак якщо одночасно збільшувати освітленість, то насичення вуглекислим газом настає при більш високій його концентрації, при цьому асиміляція вуглекислоти в короткострокових дослідках підвищується в кілька разів. Низька концентрація вуглекислоти в атмосфері утрудняє її дифузію у внутрішні повітряні порожнини листа, цитоплазму клітин, строму хлоропластів. Головними бар'єрами на шляху вуглекислоти є продиховий опір, опір мезофілу, а також система мембран у клітині.

Продиховий опір (зворотна величина – продихова провідність) контролюється рядом зовнішніх і внутрішніх факторів (світлом, температурою, водним режимом рослин, концентрацією  $\text{CO}_2$  у повітрі).

Усі фактори, зовнішні і внутрішні, котрі керують відкриттям продихів, одночасно регулюють газообмін. Таким чином, продиховий опір є одним з основних факторів, що впливає на швидкість асиміляції  $\text{CO}_2$ . Максимальний швидкості проникнення  $\text{CO}_2$  усередину листа відповідає щілина продиху розміром 10 мкм.

Із продихів  $\text{CO}_2$  попадає в міжклітинну систему, де виникає опір, що визначається наявністю двох потоків  $\text{CO}_2$  – із системи дихання і з повітря в хлоропласти, опором

клітинних стінок. Карбоангідраза каталізує утворення ( $\text{HCO}_3^-$  із  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ ) і регулює співвідношення в клітині вільної  $\text{CO}_2$ , карбонатного ( $\text{CO}_3^{2-}$ ) і бікарбонатного ( $\text{HCO}_3^-$ ) іонів, полегшує дифузію цих сполук у строму хлоропластів. Відомо, що карбоксилюючий фермент  $\text{C}_3$ -рослин – рибульозобісфосфаткарбоксилаза (Рубіско) використовує вільну  $\text{CO}_2$ , а карбоксилюючий фермент  $\text{C}_4$ -рослин – ФЕП-карбоксилаза – іон  $\text{HCO}_3^-$ .

Тривале вирощування рослин в атмосфері, збагаченій вуглекислотою, показало, що в цих умовах вона виступає і як субстрат фотосинтезу, і як регулятор ростових процесів. На початку вуглекислота інтенсифікує процес фотосинтезу, однак переповнення листа надлишковими асимілятами, переважно крохмалем, викликає гальмування фотосинтезу й одночасно служить сигналом до зміни гормонального статусу листа. У результаті активуються гормони синтезу (ІОК, гіберелова кислота) чи репресуються інгібітори росту й інших процесів (феноли, абсцизова кислота), і спостерігається збільшення площі листків, нагромадження біомаси і підвищення урожаю рослин, тобто активізується продукційний процес. Підвищення вмісту  $\text{CO}_2$  у повітрі збільшує також стійкість рослин до стресів, ефективніше використовується вода. У бобових при збільшенні концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі в три рази азотфіксація збільшується в 6 разів.

Вуглекислотне підживлення овочевих і зелених рослин у теплицях і оранжереях як ефективний спосіб підвищення їх продуктивності знайшло широке практичне застосування. Для овочевих рослин найбільш ефективна концентрація  $\text{CO}_2$  у повітрі 0,2–0,3 %. Методи підживлення можна розділити на технічні і біологічні. З перших частіше використовується спалювання природного газу чи пропану спеціальними пальниками-генераторами  $\text{CO}_2$ .

У полі підвищити вміст  $\text{CO}_2$  в атмосфері можна, активізуючи життєдіяльність ґрунтових мікроорганізмів шляхом внесення органічних, мінеральних добрив (карбонат амонію, карбонат калію), використовуючи для поливу воду, насичену вуглекислотою.

### 3.7.3. Фотосинтез і концентрація кисню в атмосфері

Фотосинтез вищих рослин відбувається в аеробних умовах, при концентрації кисню в атмосфері близько 21 %. Така концентрація кисню вища оптимальної, і зниження концентрації до 3 % не відбивається на інтенсивності фотосинтезу, а в ряді випадків у рослин з активним фотодиханням (боби та ін.) виявляється сприятливим.

Дуже низька концентрація кисню в середовищі пригнічує фотосинтез, тому що його присутність необхідна для регулювання роботи електронотransпортного ланцюга. Високі концентрації  $\text{O}_2$  (25–30 %) помітно знижують фотосинтез. Причиною служить інгібуючий вплив високих концентрацій кисню на ключовий фермент фотосинтезу – РубФ-карбоксилазу-оксигеназу. При зменшенні концентрації  $\text{CO}_2$  і підвищеному парціальному тиску  $\text{O}_2$  пригнічується карбоксилазна функція й активується оксигеназна функція РубФ-карбоксилази, стимулюється фотодихання.

### 3.7.4. Фотосинтез і температура повітря

Залежність фотосинтезу від температури виявляється перш за все у темнових ферментативних реакціях, зв'язаних з відновленням  $\text{CO}_2$ , та в процесах фотосинте-

тичного фосфорилювання. Залежать від температури також і реакції електронного транспорту. Однак фотофізичні реакції, що протікають в реакційних центрах, від температури не залежать. Загальна залежність фотосинтезу від температури має вигляд одновершинної кривої, на якій розташовані кардинальні (основні) точки: мінімум, оптимум та максимум (рис. 3.21).

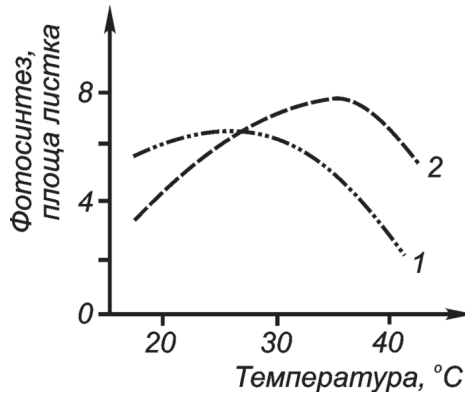


Рис. 3.21. Температурні оптимуми  $C_3$  – (1) і  $C_4$  (2) рослин (за А. Т. Макроносовим, В. Ф. Гавриленко).

**Мінімум** характеризується тією температурою, при якій фотосинтез починається. У більшості рослин помірної зони фотосинтез припиняється приблизно при 0 °C. Однак у деяких хвойних (ялина, сосна звичайна) він спостерігається і при –5, –3 °C. У озимих, альпійських і рослин, що квітнуть навесні, поглинання  $\text{CO}_2$  спостерігається при –7 °C, а в мохів, лишайників холодних областей – при –15 °C. У такий спосіб озимі зелені рослини й узимку ведуть фотосинтез.

При підвищенні температури швидкість фотосинтезу збільшується у 2–3 рази. **Оптимум** – це та температура, при якій фотосинтез найстійкіший і має найвищу швидкість. Оптимальні температури лежать у широкому інтервалі: у  $C_4$ -рослин жарких областей – при 35–45 °C, у сільськогосподарських  $C_3$ -рослин – при 20–30 °C. Температурний оптимум фотосинтезу строго не фіксований, залежить від стадії розвитку рослин і від даного комплексу зовнішніх факторів.

**Максимум** – це та температура, після досягнення якої фотосинтез припиняється. Максимуми знаходяться в широкому діапазоні температур між 35° і 50 °C. У більшості  $C_3$ -рослин при 35° відзначається гальмування фотосинтезу. У  $C_4$ -рослин жарких областей верхня межа температури для поглинання  $\text{CO}_2$  – 50–60 °C. Підвищення температури робить негативним вплив на фотосинтез  $C_3$ -рослин, тому що при цих умовах зменшується розчинність  $\text{CO}_2$ , збільшується відношення  $\text{O}_2/\text{CO}_2$  і, імовірно, змінюється активність РуБФ-карбоксилази-оксигенази. У  $C_4$ -рослин ФЕП-карбоксилаза не чутлива до кисню як інгібітора, у них є механізм концентрування  $\text{CO}_2$ , тому навіть при низьких концентраціях  $\text{CO}_2$ , що спостерігаються при підвищених температурах, у них проходить фотосинтез з відносно високою швидкістю. Варто мати на увазі, що температура повітря і температура асимілюючих органів неоднакові. Температура листка в першу чергу залежить від



кута падіння на нього променів сонця. Листки уникають перегрівання, розташовуючи паралельно лінії падіння сонячних променів. Рухаються не тільки листки, але і хлоропласти. При помірному освітленні вони збираються на освітлених передніх стінках клітини, а при інтенсивному – відходять на бічні стінки. Уночі хлоропласти збираються біля ядра чи розподіляються по всій протоплазмі.

У помірному кліматі в теплі місяці температура як фактор фотосинтезу особливої ролі не грає. У польових умовах продуктивність фотосинтезу у границях температури від 16 до 29 °C майже не змінюється. При високих температурах загальна інтенсивність фотосинтезу  $C_4$ -рослин вища, ніж у  $C_3$ -рослин.

### 3.7.5. Фотосинтез і водний режим

Кількість води – матеріального субстрату фотосинтезу – складає незначну частку від загальної її витрати рослинним організмом. Вплив водного режиму на фотосинтез обумовлений його впливом на весь комплекс життєдіяльності рослини.

Поки продихи залишаються оптимально відкритими, коливання водного балансу не впливають на дифузію  $CO_2$  у лист. Дослідним шляхом встановлено, що стадія максимальної продуктивності асиміляції припадає на період, коли спостерігається невеликий водний дефіцит (5–20 % від повного насичення). Це явище має пристосувальне значення й обумовлене тим, що стан недонасичення листа водою звичайний для наземних рослин.

Подальше зневоднення приводить до нагромадження абсцизової кислоти, що викликає закривання продихів. Інтенсивність фотосинтезу поступово знижується, а втрата 50 % води веде до повної його зупинки. В умовах тривалого водного дефіциту при закритих продихах гальмуються реакції вуглецевих циклів, циклічний і нециклічний транспорт електронів, фотосинтетичне фосфорилування, пригнічується ближній і далекий транспорт асимілятів, падає загальний рівень продуктивності рослин. Інтенсивність фотосинтезу знижується обернено пропорційно посухостійкості рослин.

Рослини  $C_3$ - і  $C_4$ - груп розрізняються за ефективністю використання транспірованої води на утворення сухої речовини.  $C_4$ -рослини ощадливіше витрачають воду: на утворення 1 кг сухої речовини вони витрачають 250–350 л води, а  $C_3$ -рослини – 600–800 л.

Якщо нестача вода приводить до в'янення листя, а потім рослина знову одержує воду, то нормальний фотосинтез відновлюється не раніше ніж через 2–7 днів. Щоб цього уникнути, у місцевостях, що піддаються посухам, застосовують зрошення, дощування рослин.

### 3.7.6. Фотосинтез і мінеральне живлення рослин

Вплив мінерального живлення рослин на процес фотосинтезу різноманітний. Елементи мінерального живлення можуть впливати прямо чи опосередковано через конструктивний обмін і ріст. Пряма дія на фотосинтез пов'язана з тим, що мінеральні речовини входять до складу пігментів, ферментів і безпосередньо беруть участь у фотосинтезі як активатори. Наприклад, N і Mg входять до складу хлорофілу, Fe, Co,

Си містяться в різних ферментах, Р – у нуклеотидах, Мп активує фотоліз води, К має відношення до переносу енергії через мембрани тилакоїдів. Нестача мінеральних речовин чи порушення співвідношення між елементами, що поглинаються, може вплинути на вміст хлорофілу, на ультраструктуру хлоропласта. При нестачі заліза й азоту виникають хлорози, які призводять до того, що поглинання  $\text{CO}_2$  знижується більш ніж втричі. Через низький вміст хлорофілу рослини вже не можуть використовувати сильне світло, а поводяться як тіньові. Крім того, мінеральне живлення впливає на анатомічну будову, розміри і тривалість життя листків, на реакцію продихів. При нестачі азоту розвивається дрібне листя з менш рухливими продихами. При нестачі N і Р порушується ультраструктура хлоропластів, біосинтез пігментів і нормальна функція хлоропластів, що веде до зниження продуктивності рослин.

Нормальне функціонування листка як фотосинтетичного органу зв'язано з забезпеченням рослин усім комплексом макро- і мікроелементів у необхідній кількості і співвідношенні.

### 3.7.7. Денний, віковий і сезонний ритми фотосинтезу

У зв'язку з тим, що на фотосинтез впливає багато факторів, денний його хід має складний характер. При вирощуванні рослин у рівнинних умовах середніх широт денний хід фотосинтезу наближається до одновіршинної кривої з максимумом у полуденні години. У жаркішому кліматі крива фотосинтезу стає двовіршинною, у полуденні часи спостерігається депресія асиміляції  $\text{CO}_2$ , а максимуми фотосинтезу переміщуються на ранкові і післяполуденні години (рис. 3.22). В міру збільшення континентальності клімату коливання в денному ході фотосинтезу збільшуються, тривалість активної фотосинтетичної роботи листа в денні години скорочується.

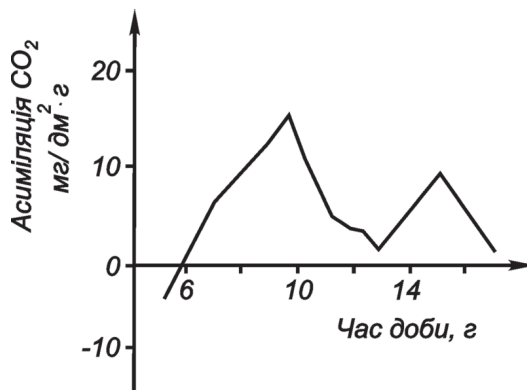


Рис. 3.22. Денний хід інтенсивності фотосинтезу листя яблуні (за А. Л. Курсановим).

Причини полуденної депресії фотосинтезу різноманітні: перегрівання листа і як результат – порушення діяльності фотосинтетичного апарату, порушення відтоку асимілятів, зневоднення, закривання продихів та ін.

Довгий час спостереження над онтогенетичними змінами швидкості фотосинтезу ускладнювалися тим, що вони залежать від характеру змін метеорологічних умов,

адаптивних властивостей рослин та ін. Однак з моменту появи фітотронів, коли вдалося відокремити вплив зміни факторів зовнішнього середовища, з'явилася можливість вивчати вплив віку рослин на швидкість фотосинтезу в чистому вигляді.

Установлено, що в онтогенезі рослин швидкість фотосинтезу істотно змінюється. Після порівняно невеликого періоду часу, необхідного для формування фотосинтетичного апарату, швидкість фотосинтезу досягає максимуму, а потім поступово знижується. За даними А. Т. Мокроносова й ін., максимальна активність фотосинтезу спостерігається в листках 7–10-денного віку, коли вони досягли площі 0,4–0,6 від максимальної. Листок, що завершив ріст, функціонує вдвічі слабкіше, ніж 10-денний: це пояснюється не стільки зниженням активності хлоропластів, скільки зменшенням числа пластид в одиниці площі листа. З віком змінюється структура мембран, активність електронного транспорту, його сполучення з реакціями фотофосфорилування, зменшується кількість утворених молекул АТФ і НАДФ·Н<sub>2</sub>, необхідних для роботи вуглецевих циклів, а також активність каталітичних систем цих циклів. Фактори, які затримують старіння хлоропластів – цитокініни, синє світло – здатні утримувати фотосинтез на порівняно високому рівні. Сюди ж відносяться такі фактори омолодження, як обрізка і формування плодових дерев і ягідних чагарників.

У рослин-ефемерів з коротким вегетаційним періодом максимальна інтенсивність фотосинтезу збігається з початком плодоношення. У рослин, активна вегетація яких закінчується на початку літа, сезонний максимум фотосинтезу спостерігається при настанні літнього спокою, у довгостроково вегетуючих рослин – на початку сухого і жаркого періоду. У вічнозелених рослин узимку фотосинтез іде дуже повільно.

Таким чином, фотосинтез найбільш інтенсивно відбувається в періоди найбільшої відповідності біологічних особливостей рослин метеорологічним умовам.

### 3.8. Фотосинтез і урожай

#### 3.8.1. Параметри фотосинтетичної діяльності рослин

Перетворюючи в процесі фотосинтезу природні речовини CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, макро- і мікроелементи, зелені рослини утворюють органічні сполуки, що складають основні життєві ресурси людства. Однак кінцева маса рослин залежить також і від інших фізіологічних процесів, у першу чергу від процесу дихання, що супроводжується витратою органічних речовин. Загальні дихальні витрати за вегетацію в різних рослин складають 30–40 % вуглецю, засвоєного при фотосинтезі. Деякі види рослин мають значні втрати на відмирання й обпадання частини вегетативних органів, пагонів, кореневої системи. Продуктивність і кінцевий урожай можуть залежати від таких фізіологічних процесів, як ріст, зв'язаний з розподілом і перерозподілом асимілятів, на утворення і розвиток нових структур (органогенез), у бобових рослин – з великими витратами асимілятів на азотфіксацію.

З метою пошуку шляхів підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин і для розробки способів керування продукційним процесом важливі знання про нього як на рівні окремої рослини, так і в агрофітоценозах та природних екоси-

стемах. При вивченні процесів фотосинтетичної продуктивності рослин використовують наступні кількісні характеристики.

**Інтенсивність фотосинтезу**, чи його швидкість – це кількість поглиненої вуглекислоти ( $\text{мг CO}_2$ ) листком на світлі в розрахунку на одиницю його поверхні ( $\text{дм}^2$ ) в одиницю часу (година).

Середнє значення ІФ, визначене в стандартних умовах, складає для  $C_3$ -рослин 10–20, для  $C_4$ -рослин 15–25  $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^2/\text{год}$ .

**Чиста продуктивність фотосинтезу (ЧПФ)**, швидкість нетто-асиміляції, інтенсивність приросту маси рослин (ІПР) – це приріст сухої маси рослини за визначений час (доба), віднесене до одиниці листової поверхні ( $\text{г/м}^2/\text{доба}$ ). У злаків цей показник коливається від 10 до 35  $\text{г/м}^2/\text{доба}$ .

**Урожай біологічний** ( $Y_{\text{біол.}}$ ) – це загальна маса рослин з надземною і підземною їх частинами. Урожай біологічний одержують як суму приросту сухої маси кожного дня по формулі:

$$Y_{\text{біол.}} = C_1 + C_2 + \dots + C_n,$$

де  $C$  – приріст сухої маси,  $\text{кг/га}$ ;  $n$  – число діб.

Для розрахунку **приросту сухої маси за добу** ( $\text{г/м}^2$ ) запропонована наступна формула:

$$C = \frac{\Phi_{\text{CO}_2} \cdot K_{\text{эф.}} \cdot L}{100},$$

де  $\Phi$  – інтенсивність фотосинтезу,  $\text{г/м}^2$  листової поверхні в добу;  $L$  – площа листової поверхні,  $\text{м}^2$ ;  $K_{\text{эф.}}$  – коефіцієнт ефективності фотосинтезу, що враховує витрати речовин на дихання і притік речовин з коренів (складає 0,5).

Біологічний урожай посівів різних рослин різний: у  $C_3$ -рослин він складає приблизно 25 т/га сухої речовини за рік, у  $C_4$ -рослин – 55 т/га, а в середньому по планеті – 4 т/га.

Значна частина біологічного урожаю не може використовуватися людиною як харчова чи промислова сировина, а використовується лише частина, заради якої вирощують ту чи іншу рослину: наприклад, зернівку у злаків, корені цукрового буряка, бульби картоплі і т. д. Цей корисний продукт, тобто **господарський урожай** ( $Y_{\text{госп.}}$ ), розраховують за формулою:

$$Y_{\text{госп.}} = Y_{\text{біол.}} \times K_{\text{госп.}},$$

де  $K_{\text{госп.}}$  – коефіцієнт господарської ефективності рослини, чи співвідношення  $Y_{\text{госп.}} : Y_{\text{біол.}}$ .

У залежності від виду рослин, сорту, умов вирощування та інших факторів  $K_{\text{госп.}}$ , коливається від 50 до 1 %. Вважають, що в майбутньому урожаї рослин будуть рости в основному за рахунок збільшення  $K_{\text{госп.}}$ , тобто за рахунок більш раціонального використання вегетативної маси на побудову зерна чи інших господарсько-цінних органів. 1 га сільськогосподарських угідь дає корисну продукцію (т/га):  $Y_{\text{госп.}}$  пшениці – 0,7–7,0; кукурудзи – 2,8–8,5; цукрового буряка – 6,0; картоплі – 3,0; рису – 1,6–7,3.

Оскільки саме ресурси сонячної енергії визначають межі фотосинтетичної продуктивності рослин, важливим є вивчення питання про надходження і використання

сонячної енергії у фітоценозах. Параметром ефективності фотосинтетичної діяльності фітоценозів служить **коефіцієнт корисної дії фотосинтетично активної радіації** (ККД ФАР). ККД ФАР визначають за теплою згоряння біомаси, утвореної за одиницю часу на одиниці площі агрофітоценозу. У помірних широтах більшість агрофітоценозів має ККД використання ФАР на рівні 0, 5–2 %, дикорослі – всього 0,2 %. Теоретично можливо збільшити ККД до 5–8 %.

Відомо, що ценози зернових і технічних рослин використовують для засвоєння вуглецю лише частину сприятливого для фотосинтезу періоду року. Підвищення ККД ФАР у польових сівозмінах рослин досягається шляхом вирощування поукісних і поживних рослин, які використовуються переважно для кормових цілей. Відомо також, що високі ККД ФАР мають ценози багаторічних трав'янистих рослин, а особливо високу продуктивність (до 60 т/га сухої речовини в рік) мають вічнозелені тропічні ліси і савани, їх ККД ФАР може наближатися до 5 %, а на плантаціях цукрової тростини – навіть до 10 %.

Найважливішою інтенсивною характеристикою фотосинтетичного апарату є **листова поверхня рослин (ЛПР)**. ЛПР складається як сума площ усіх функціонуючих зелених листків рослини (звичайно враховується площа однієї сторони листка) чи як добуток середньої площі листка на число листків рослини. Характерні величини (дм<sup>2</sup>): пшениця – 0,5–0,7; рис – 3,5–4,0; кукурудза – 50–60, соняшник 40–50.

**Асимілююча поверхня рослин (АПР)** включає як площу листків, так і інших зелених фотосинтезуючих органів – стебел, черешків, листових піхв, генеративних органів.

**Листовий індекс (ЛІ)**, польова листозабезпеченість ценозу (ПЛЦ), м<sup>2</sup> листа/м<sup>2</sup> поля – це відношення сумарної листової поверхні групи рослин до розміру площі поля, на якій виростає агрофітоценоз. ЛІ характеризує здатність ценозу поглинати подаючу світлову енергію. Ефективніший ценоз швидше досягає листового індексу, рівного одиниці. Листовий індекс рослин збільшується до оптимального значення, але потім зростає самозатінення рослин і знижується фотосинтетична здатність листя. ЛІ, рівний 1,0–1,5, вважають низьким, а 3–5 – середнім. У пшениці ЛІ дорівнює 2,5–4,0; рису – 5,7–7,5; у гороху – 8,2–11,0.

Потужність листового апарату ценозу виражають також **фотосинтетичним потенціалом ценозу (ФПЦ)**, що являє собою суму щоденних показників площі листя посіву за весь вегетаційний період чи за його частину. ФПЦ характеризує потенційні можливості фотосинтетичного апарату ценозу. Середні значення ФПЦ для скоростиглих рослин – 1,5–2,0 млн м<sup>2</sup>/доб./га, для пізньостиглих – 3–5 млн м<sup>2</sup>/доб./га. ФПЦ корелює з нагромадженням фітомаси ценозу.

Ряд учених вважають доцільнішим розрахунки продукційних процесів вести не на площу листа, а на **хлорофіловий індекс** – грам хлорофілу на м<sup>2</sup> чи в кілограмах хлорофілу на гектар посіву, а фотосинтетичний потенціал визначати як суму щоденних показників хлорофілового індексу за вегетаційний період чи його частину. Аналогічно чисту продуктивність фотосинтезу (наприклад, пшениці чи інших злаків) варто враховувати на усереднену кількість хлорофілу в цілій рослині (чи її частині) за час досліду, а інтенсивність фотосинтезу виражати в молях СО<sub>2</sub>/мг хлорофілу за годину.

### 3.8.2. Теорія фотосинтетичної продуктивності рослин

У 50–60-ті роки XX ст. у масштабах планети як ніколи раніше намітився великий розрив між швидким приростом населення Землі і недостатньою продуктивністю сільськогосподарських рослин. Навіть перед розвинутими країнами стояла задача значного підвищення продуктивності культурних рослин.

На початку 60-х років була прийнята Міжнародна біологічна програма, спрямована на вивчення потенціалу продуктивності сільськогосподарських рослин і способів його підвищення.

Відповідно до теорії фотосинтетичної продуктивності в агрофітоценозах є значні резерви підвищення ефективності використання сонячної радіації (ККД ФАР).

Нині асиміляційний потенціал сільськогосподарських рослин у середніх широтах знаходиться приблизно на рівні 0,5 млн  $\text{м}^2/\text{добу}$ . Однак за допомогою агротехнічних заходів його можна збільшити до 2 млн  $\text{м}^2/\text{добу}$ , що забезпечить формування високих урожаїв.

Система добрив повинна передбачати забезпечення рослин елементами кореневого живлення і надходження достатньої кількості вуглекислоти в повітря. Весь комплекс агротехнології повинен забезпечити швидке наростання площі листя, тому що сонячна радіація найкраще використовується в середині літа, коли вона найбільш інтенсивна. Однак збільшення щільності посіву і розмірів фотосинтетичного апарату поступово веде до взаємного затінення листів, погіршується аерація посівів, утруднюється перенос  $\text{CO}_2$ . Це погіршує умови фотосинтезу і знижує ефективність зростаючих рівнів добрив і водопостачання. Від умов освітлення залежать також усі формативні процеси й утворення репродуктивних органів. Оптимальне освітлення – необхідна умова для продуктивної куцистості й утворення багатоколоскового колосу, успішного наливу зерна і чутливості на азотні добрива. При недостатньому освітленні у злаків зростає кількість недорозвинених колосків, стерильних квіток, затримується налив зерна. Правильний вибір норми висіву, тобто густоти стеблестою рослин і способу їхнього розміщення, дають можливість уникнути втрат сонячної енергії на нагрівання ґрунту, що порушує водообмін рослин. Для ефективнішого використання променистої енергії рядки розміщають у північних областях з півночі на південь, тоді краще освітлюються рослини і ґрунт краще прогрівається. У посушливих місцевостях вигідніший напрямок рядків із заходу на схід, тому що міжряддя затінюються підростаючими рослинами, зменшується випаровування води і послаблюється розвиток бур'янистих трав. Різна спрямованість рядків впливає не тільки на освітленість, але і на кореневе живлення і водний режим.

У 60–70-х роках XX ст. були створені високопродуктивні сорти пшениці, рису й інших зернових рослин, появу яких називали “зеленою революцією”. Ці сорти карликові і напівкарликові, мають коротке стебло, добре розвинені суцвіття, не вилягають, стійкі проти хвороб, придатні для вирощування на зрошуваних землях і при внесенні високих норм мінеральних і органічних добрив. Підвищення зернової продуктивності пшениці в процесі селекції відбулося за рахунок укрупнення колосів, збільшення їх озерненості, з такою архітектонікою (просторовою організацією), коли листки усіх ярусів одержують максимальну кількість світлової енергії; у них збільшена площа верхніх листків, особливо флагового листа. Хоча короткостеблові сорти відрізняються більшою ефективністю використання сонячної радіації, вони більше знижують



урожай під впливом посухи, що зв'язано із зменшенням маси їх коренів у верхньому шарі ґрунту 40 см, у порівнянні зі старими сортами. У посушливих районах перевагу мають не короткостеблові, а високорослі сорти зернових, здатні забезпечити налив зерна за рахунок фонду реутилізації вуглеводів і особливо азоту з листків і стебла.

У озимої пшениці за рахунок раніше запасених вуглеводів формується 10–30 % маси зерна, за рахунок реутилізації накопичується до 30–50 % азоту до загальної його кількості в зернівках. Варто мати на увазі, що у пшениці головна роль у забезпеченні колосів асимілятами належить верхньому (“флаговому”) листу. У жита і тритікале 50–60 % асимілятів, що поставляються в колоси, утворюються в тканинах стебла (соломини). У вівса, проса і рису зелені елементи самої мітелки дають до 50 % асимілятів, необхідних для наливу зерна.

Для забезпечення надходження необхідної кількості сонячної радіації на одиницю поверхні і рівномірного освітлення всіх ярусів рослин у фітоценозі необхідне створення як просторової, так і часової організації листового (фотосинтетичного) апарату, створення певної структурної організації (архітекτονіки) ценозу. Вивчаючи архітектонику рослин озимої пшениці, М. М. Макрушин та В. О. Дорохова (1985) виявили ще один фактор, що впливає на фітоклімат посіву. Ним виявився **кут нахилу листка**, що змінюється в різних сортів (рис. 3.23).

У сорту Миронівська 808 він складає  $19,7^\circ$ , Поліська 70 –  $14,9^\circ$ , Одеська 51 –  $13,8^\circ$ , Кавказ –  $12,3^\circ$ , Аврора –  $11,7^\circ$ , Прибій –  $10,9^\circ$ . Між кутом нахилу листа і відносною вологістю повітря в посіві існує висока позитивна кореляція ( $r = 0,773$ ). З такими метеорологічними явищами як температура повітря і сумарна сонячна радіація, ця особливість листа перебуває у зворотній залежності – відповідно  $r = -0,824$  і  $r = -0,641$ . Автори установили новий параметр архітектоники листа злаків – **коефіцієнт вигину листка**:

$$K_{\text{в.л.}} = \frac{l_{\text{в}}}{l_{\text{л}}},$$

де  $l_{\text{в}}$  – довжина листової пластинки від місця її вигину до верхівки;  $l_{\text{л}}$  – загальна довжина листа. У різних сортів цей параметр змінюється від 0,269 до 0,442.

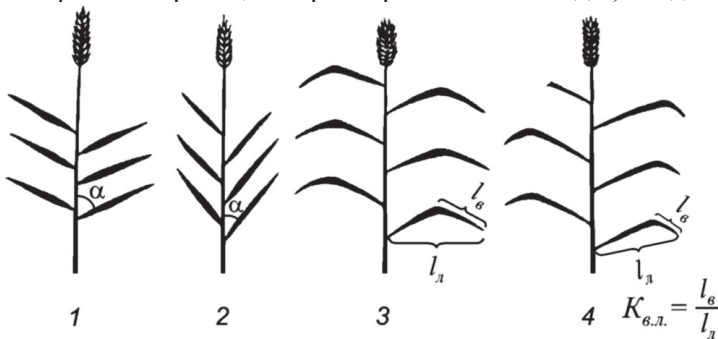


Рис. 3.23. Архітектоніка рослин пшениці:

- $l_{\text{л}}$  – загальна довжина листка;  $l_{\text{в}}$  – відстань від місця вигину листка до верхівки;  $\alpha$  – кут нахилу листка:  
 1 – розташування листка близько до горизонтального; 2 – розташування листка близько до вертикального;  
 3 – високий коефіцієнт вигину листка; 4 – низький коефіцієнт вигину листка (за М. М. Макрушиним, 1985).

Питання архітектоніки рослин і особливо їх основного фотосинтезуючого органу – листка добре вивчені у кукурудзи. У селекції цієї рослини існує спеціальний напрямок – одержання форм із вертикальною орієнтацією листків (еректоїдні листки), їх листовий індекс досягає 4–5, іноді 8–10. Така особливість дозволяє без взаємного затінення розміщати на одиниці площі майже у 2 рази більше рослин і тим значно підвищити урожай. Гібрид старої селекції Буковинський 3 ТВ у посіві звичайної густоти (50–60 тис. рослин на 1 га) і при оптимальній вологості ґрунту практично не поступався гібриду нової селекції Колективному 210 АТВ, а при густоті до 120–140 тис. рослин на 1 га зернова продуктивність нового гібриду в 1,5 рази вища. Сорти і гібриди кукурудзи також відрізняються за коефіцієнтом вигину листа. Сучасні гібриди кукурудзи ремонтантні, тобто здатні зберігати велику частину листового апарату у фотосинтетично активному стані до фази повної стиглості. Завдяки цьому в них у період наливу зерна зниження фотосинтезу відбувається значно повільніше, ніж у неремонтантних.

Введення в культуру гібридів кукурудзи замість сортів привело до підвищення  $K_{\text{зосп.}}$  від 24 % у сортів до 50–55 % у сучасних гібридів.

У процесі генетичного поліпшення були отримані форми гороху із редукованою листовою пластинкою. Такі афільні форми рослин дозволяють збільшувати в 1,5–2 рази число рослин на одиниці площі, а фотосинтез у них відбувається в стулках бобу, вусиках, ребристих стеблах, прилистках.

Важливим досягненням сільськогосподарської і біологічної науки, у тому числі фізіології рослин, є програмування врожаїв. Цей метод визначення потенційно можливого урожаю включає розрахунок норм внесення мінеральних і органічних добрив з урахуванням природної родючості ґрунтів і біологічних особливостей культурних рослин, складання технологічних карт, що включають всі агротехнічні прийоми, способи і строки їх виконання. За допомогою цього методу можна заздалегідь розрахувати норму висіву, густоту стояння рослин, площу листя, фотосинтетичний потенціал для посіву з заданою продуктивністю з урахуванням кліматичних умов, потенціалу сорту, природної родючості ґрунту і рівня забезпечення господарства матеріальними ресурсами. Програмування урожаїв дозволяє забезпечити продукційний процес усіма необхідними ресурсами і збалансувати їх споживання без порушення екологічної рівноваги.

В останні 10–15 років розвинуті країни з надлишком забезпечили себе продовольством, інтерес до дослідження фотосинтезу у зв'язку з продуктивністю рослин трохи знизився, хоча частка голодуючих у цілому на Землі не зменшилася. К. А. Тімірязєв понад 100 років тому писав, що, коли фізіологія з'ясує до дрібниць те, що відбувається в хлорофіловому зерні, коли будуть розкриті всі таємниці фотосинтезу, з'явиться спритний винахідник і запропонує здивованому світу апарат, що буде аналогом хлорофілового зерна: з одного кінця брати безкоштовні повітря і сонячне світло, а з іншого подавати “печені хліби”. Минуло багато років, багато таємниць фотосинтезу вже розкрито, але й зараз, щоб одержати печений хліб, потрібно вирощувати рослини. Нині вирішення глобальної проблеми забезпечення людства продовольством зв'язане не стільки з рішенням наукових задач, скільки із станом економіки різних країн, їх ґрунтово-кліматичними умовами, а також політикою.

### 3.8.3. Світлокультура рослин

У періоди року, коли невистачає природних тепла і світла, в оранжереях і теплицях вирощують овочеві, зелені, декоративні і лікарські рослини в умовах світлокультури. Під терміном **“світлокультура”** розуміють дозування, ритм, склад, інтенсивність світла, за допомогою якого регулюють як фотосинтез, так і прискорене формування, розвиток рослин. Світлокультура містить у собі також усі досягнення гідропоніки, агрономії й інших наук.

Ще в 30-ті роки XX ст. М. О. Максимов розробив технологію вирощування пшениці, ячменю і гороху з використанням електричних ламп. При цьому рослини досягали повної зрілості за 40–60 днів. Тоді ж електрика була рекомендована для практичного використання в селекційній роботі. Але у спектрі ламп розжарювання невистачає синьо-фіолетових променів. Це приводить до сильного витягування стебел, недорозвинення листків і зниження продуктивності рослин.

Подальші дослідження показали, що кожна з основних областей ФАР, узята окремо, мало придатна для вирощування рослин і одержання декількох урожаїв за рік. Припускають, що найбільш оптимальні результати одержують при співвідношенні 20–25 % синього світла (380–490 нм), 20–25 % зеленого (500–600 нм) і 50–60 % червоного (600–700 нм). Можливо, що зелене світло регулює взаємозв'язок росту і фотосинтезу. Однак необхідно враховувати, що потреби в інтенсивності, спектральному складі, ритмі променистої енергії в різних рослин індивідуальні, міняються протягом доби, у залежності від віку рослин. Відомо, що хлібні злаки, гречка, огірки, томати нормально розвиваються при освітленні лампами розжарювання, однак редиска, салат, капуста й особливо соняшник сильно витягуються при нестачі синьо-фіолетових променів. У зв'язку з цим було запропоновано інші джерела освітлення. Так, люмінесцентні лампи дають освітлення за спектром, близьким до природного. За дією на фізіологічні процеси до них близькі ксенонові лампи з водяним охолодженням. Вони мають широкий спектральний діапазон (300–1200 нм) і дають більшу освітленість у порівнянні з іншими типами ламп.

До інтенсивності освітлення особливо вимогливі томати, квасоля, огірки, що нормально розвиваються при освітленні близько 8 тис. лк. Редиска, шпинат, кріп добре ростуть при освітленості приблизно 4 тис. лк, а цибулі на перо досить освітленості 1–2 тис. лк.

При вирощуванні розсади узимку в теплицях недостатнє природне освітлення вдень підсилюють штучним освітленням і подовжують світловий день. При цьому зростає активність асиміляції підвищеної концентрації вуглекислоти.

Завдяки використанню штучного освітлення вдається одержувати кілька урожаїв у рік, що дає можливість скорочувати строки виведення нових сортів. При вирощуванні рослин в умовах світлокультури використовують не тільки ґрунт, але і керамзит, гранульований поліетилен, лігніт і інші штучні матеріали. Їх перевага в тому, що вони не зв'язують мінеральні поживні речовини і дають можливість регулювати водоповітряний режим кореневої зони.

Застосування світлокультури у квітництві дає можливість регулювати не тільки інтенсивність, але і час цвітіння рослин. Світлокультуру використовують при культивуванні одноклітинних водоростей – хлорели, сценедесмуса та ін. Світлокультура допомагає освоювати закинуті підземні виробки, печери, тунелі, де можна організувати зелений конвеєр, який не залежить від примх природи.

### 3.8.4. Агроенергетика

Розвинуте суспільство характеризується зростаючим споживанням енергії, в основному на транспорт і промисловість. Енергія витрачається із джерел пального, що не поновлюються і швидко виснажуються. Вважають, що світових запасів нафти вистачить на 30–50 років, кам'яного вугілля – на 200–300 років. У зв'язку з енергетичною кризою людство повинне навчитися одержувати енергію з джерел, здатних поновлюватися, таких як рослини.

Однак у даний час на одержання урожаю сільськогосподарських рослин витрачається набагато більше енергії, ніж міститься в самому урожаї у вигляді хімічної енергії.

Найбільших успіхів в агроенергетиці досягла Бразилія, де одержують 40 % необхідного моторного палива, переробляючи мікробіологічним шляхом біомасу цукрової тростини в етиловий спирт. Розроблено біотехнології переробки лісової деревини, трав'яної біомаси, цукрового буряка, кукурудзи в різні спирти, вуглеводні, газ метан і т. п. Джерелом пального можуть бути багато олій рослинного походження, однак низька продуктивність олійних рослин стримує поки їх використання як джерела дизельного пального.

Надзвичайно привабливі перспективи відкриває використання водню як енергоносія. Водень – джерело екологічно чистої енергії, тому що при його згорянні утворюється тільки вода.

Водень утворюється в хлоропластах при фотолізі води, однак він не виділяється назовні, а використовується для відновлення НАДФ. Для агроенергетики необхідний вільний водень, шляхи одержання якого за допомогою хлоропластів зараз вивчаються.

Розглядається також можливість безпосереднього перетворення сонячної енергії в електричну, оскільки це відбувається на мембранах хлоропластів зелених бактерій. Подають надію результати, отримані з мембранами галобактерій, що мешкають у солоних озерах.



## 4. ДИХАННЯ

### 4.1. Значення дихання в житті рослин

Дихання – універсальний процес, невід’ємна властивість усіх живих організмів, що населяють нашу планету.

**Дихання** – це система окислювально-відновних реакцій, при яких редуковані органічні молекули (в основному вуглеводи, жири) розпадаються на простіші із вивільненням значної кількості вільної енергії. Утворена вільна енергія зберігається у формі хімічних сполук АТФ і використовується для підтримання життєвих функцій і розвитку рослин. Енергія, що надходить в клітини, може перетворюватися з однієї форми в іншу і використовуватися для здійснення різних життєвих процесів. Це можуть бути біосинтези, осмос, транспорт, рухи і т. д.

Крім енергетичної (біофізичної), дихання виконує і біохімічну функцію – перетворення запасних речовин у конституційні. У рослин першоджерелом органічних речовин є процес фотосинтезу. Утворені при цьому органічні сполуки – це енергія у вигляді хімічно інертних речовин (сахароза, крохмаль). У процесі дихання ці речовини розпадаються, а проміжні продукти цього розпаду є активними метаболітами і мають виняткове значення як вихідні будівельні матеріали в синтезі нових компонентів клітини або для заміни використаних. Завдяки диханню неспецифічні продукти фотосинтезу переробляються у специфічні сполуки клітини.

### 4.2. Дихання і бродіння

Ще з часів А. Лавуазьє, видатного французького вченого XVIII століття, склалося уявлення про дихання як процес повільного горіння органічних речовин при участі кисню повітря. Кінцевими продуктами дихання, як давно відомо, є вуглекислий газ і вода.

Вивченню дихання рослин заважало відсутність чутливих методів газового аналізу і наявність у рослин процесу фотосинтезу з протилежним і більш інтенсивним газообміном. Наприкінці XIX – початку XX століть були удосконалені методи газового аналізу й отримані експериментальні дані, що дозволили зробити важливі загальнотеоретичні висновки про дихання рослин. Сміливу для того часу схему процесу дихання запропонував В. І. Палладін (1912 р.). Відповідно до його теорії, дихання – це процес, що має дві фази. **Перша фаза анаеробна** – відбувається у відсутності кисню, друга – **аеробна**, котрій кисень необхідний.

**Дихання аеробне** (окисне) – це розкладання органічних речовин за участі кисню з утворенням хімічно активних метаболітів та вивільненням енергії, яка використовується клітинами для процесів життєдіяльності. За сучасними даними, процес дихання у всіх аеробних організмів – рослин, тварин, грибів – це однаковий ланцюг

окислювально-відновних реакцій, що завершуються використанням кисню повітря як кінцевого акцептора електронів.

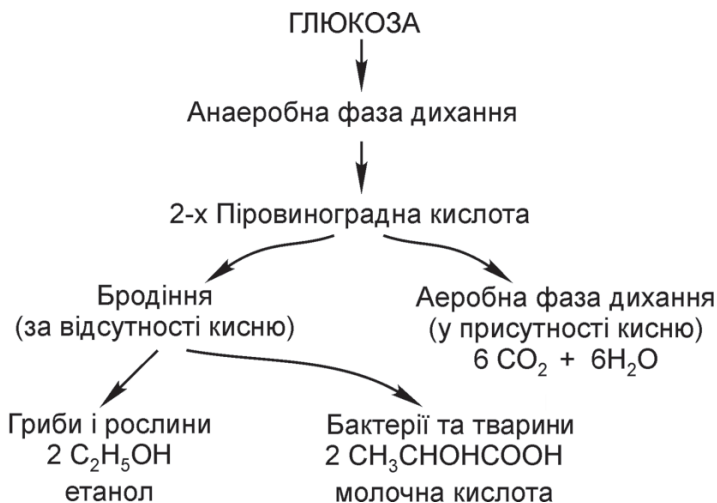
**Бродіння** відбувається в анаеробних умовах, це біологічне окислення складних органічних сполук з виділенням енергії, при якому кінцевим акцептором електронів і водню є не кисень, а органічні речовини, що утворюються у цьому процесі.

Багато видів мікроорганізмів, що живуть без доступу кисню (облігатні анаероби), чи такі, що можуть існувати як без кисню, так і в його присутності (факультативні анаероби), одержують енергію за рахунок різних процесів бродіння. Видатний французький учений Л. Пастер визначив бродіння як “життя без кисню”. Він показав, що і вищі рослини в анаеробному середовищі без кисню, крім  $\text{CO}_2$ , утворюють спирт, тобто й у їхніх тканинах можливе спиртове бродіння.

У багатьох рослинних клітинах в анаеробних умовах, наприклад при вимоканні, також накопичується спирт, що є однією з причин загибелі рослин. Спирт можна знайти навіть у воді біля рослин. Виявляють спирт також у плодах яблук, мандаринів та ін.

У результаті анаеробного процесу в клітинах багатьох бактерій, грибів і у тканинах тварин утворюється молочна кислота, тобто відбувається молочнокисле бродіння. Молочна кислота утворюється в м'язах тварин і людини при їх інтенсивній роботі (і викликає почуття стомлення), а також у бульбах картоплі при її зберіганні в анаеробних умовах.

Субстратом як дихання, так і бродіння служить глюкоза, що наштовхнуло вчених на пошуки зв'язку між цими процесами. Так, німецький фізіолог рослин К. Пфедфер припускав, що у рослин на першій анаеробній стадії дихання відбувається спиртове бродіння, при якому з глюкози утворюються етиловий спирт і вуглекислий газ. Далі, у присутності кисню, спирт окисляється до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ . Однак було показано, що етанол отруйний для рослинних тканин і окислюється ними значно гірше, ніж глюкоза. С. П. Костичев (1910) висунув припущення про генетичний зв'язок між бродінням і диханням. Згідно з експериментальними даними С. П. Костичева і німецького біохіміка К. Нейберга, бродіння і дихання зв'язує загальний проміжний продукт – піровиноградна кислота. Схема взаємозв'язку аеробної й анаеробної стадій дихання і різних видів бродіння представлена нижче:





На початку молекула глюкози розпадається до двох молекул піровиноградної кислоти. Ці реакції не вимагають присутності кисню і відбуваються однаково в цитоплазмі клітин аеробних і анаеробних організмів. Подальше перетворення піровиноградної кислоти залежить від того, чи присутній кисень у клітині. У аеробних організмів в присутності кисню піровиноградна кислота переноситься в мітохондрії, де окислюється до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$  (аеробне дихання). Якщо кисень відсутній, то піровиноградна кислота може бути перетворена в етиловий спирт і  $\text{CO}_2$  (спиртове бродіння) чи в молочну кислоту (молочнокисле бродіння). Енергетичний вихід процесів бродіння набагато нижчий у порівнянні з тією енергією, що може бути отримана при повному окисненні глюкози в процесі дихання. Наприклад, при анаеробному розпаді до етанолу утворюється:



$\Delta = -210$  кДж/моль\*, з енергетичною ефективністю 29,14 %, а при повному окисненні глюкози:



$\Delta = -2880$  кДж/моль, з енергетичною ефективністю 40,37 %.

Пояснюється це тим, що значна частина енергії при бродінні залишається в кінцевих продуктах – етанолі чи молочній кислоті. Енергія, що міститься в етанолі, залишається для рослин назавжди недоступною. З молочної ж кислоти у присутності кисню можна витягти велику кількість енергії, тому що вона в цих умовах легко перетворюється в піровиноградну кислоту. Остання надходить у мітохондрії, де цілком окисляється до  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$  з утворенням великої кількості АТФ.

### 4.3. Анаеробна фаза дихання (гліколіз)

Дихання – складний процес, і його можна розділити на кілька етапів: гліколіз, цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса), електронотransпортний ланцюг.

**Гліколіз** (від лат. *gluco* – цукор, *lysis* – розкладання) – це основний шлях катаболізму вуглеводів, послідовність реакцій, при яких шестивуглецева молекула глюкози розпадається на дві тривуглецевих молекули піровиноградної кислоти (пірувату) із вивільненням енергії. Ці реакції відбуваються в цитоплазмі клітин і не потребують присутності кисню. Оскільки у вищих рослин стан анаеробіозу буває рідко, гліколіз у їх клітинах зазвичай відбувається в присутності кисню. У клітинах, де відсутній фотосинтез (проростаюче насіння, нефотосинтезуючі клітини дорослих рослин), гліколіз є основним шляхом утворення АТФ.

У клітинах рослин головними субстратами гліколізу є моносахариди – D-глюкоза і D-фруктоза. D-глюкоза утворюється з крохмалю чи сахарози, D-фруктоза – із сахарози. При цьому витрачається крохмаль, що був відкладений у насінні чи тимчасово зберігався в хлоропластах рослин. Сахароза надходить у клітини через флоему з фотосинтезуючих чи запасуючих тканин. Кожна реакція гліколізу каталізується специфічним ферментом.

Значення гліколізу як частини дихального процесу – в утворенні АТФ, однак його початкові підготовчі реакції відбуваються з використанням АТФ (рис. 4.1).

Гліколіз починається з фосфорилування D-глюкози за рахунок АТФ з утворенням глюкозо-6-фосфату. Частина енергії, що звільнилася при розпаді АТФ, запасється у формі хімічного зв'язку фосфату з глюкозою.

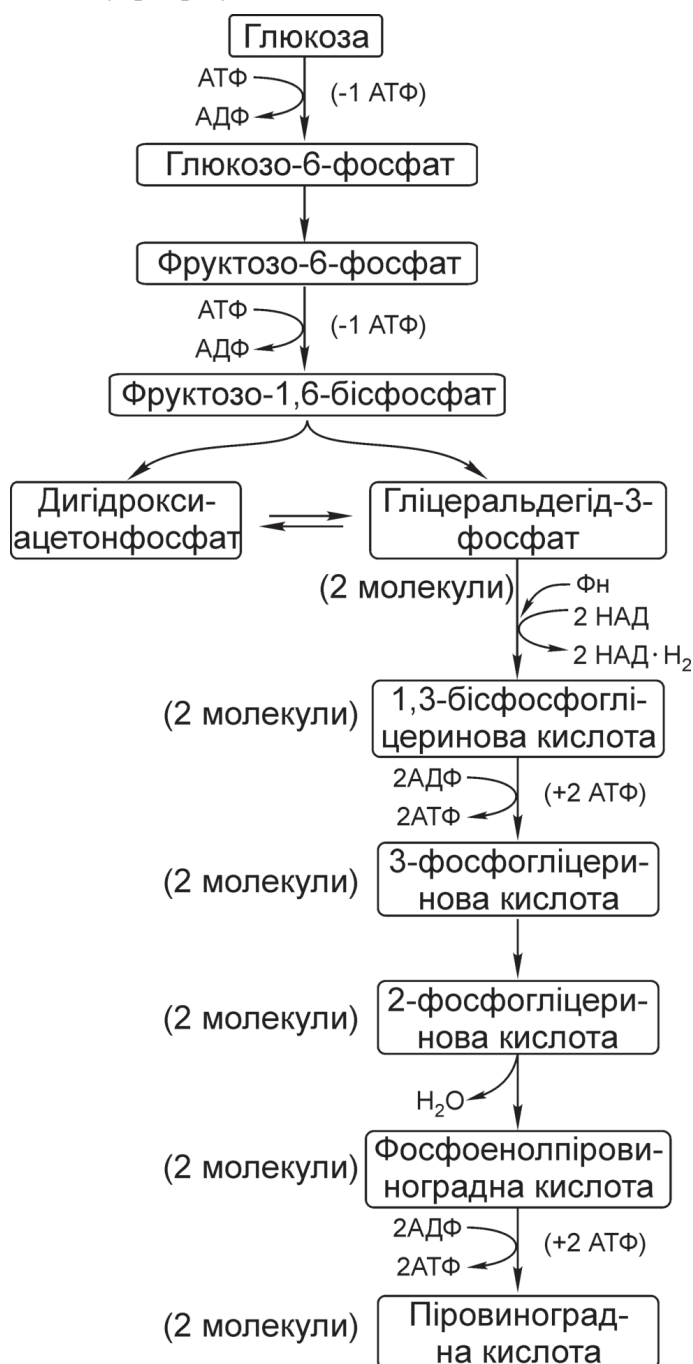


Рис. 4.1. Гліколіз.

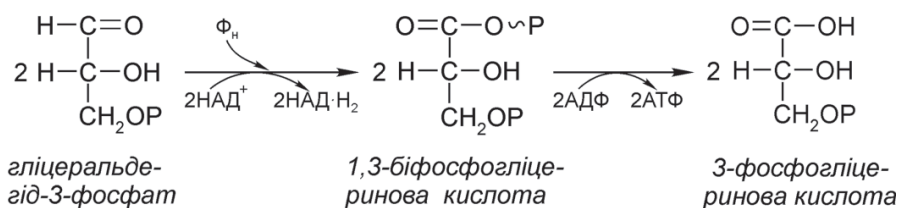
Це перетворення каталізується ферментом гексокіназою, що потребує присутності двовалентних катіонів  $Mg^{2+}$  чи  $Mn^{2+}$ . Далі глюкозо-6-фосфат ізомеризується у фруктозо-6-фосфат при участі ферменту глюкозофосфатізомерази. У наступній реакції відбувається фосфорилування фруктозо-6-фосфату з використанням другої молекули АТФ. Фермент фосфофруктокіназа в присутності іонів  $Mg^{2+}$  переносить кінцеву фосфатну групу АТФ на молекулу фруктозо-6-фосфату з утворенням фруктозо-1,6-біфосфату. Таким чином, утворення багатой енергією сполуки фруктозо-1,6-біфосфату супроводжується використанням двох молекул АТФ, витрата яких компенсується утворенням молекул АТФ на пізніших етапах гліколізу.

Це найбільш повільна реакція гліколізу, вона визначає швидкість усього процесу. Фермент фосфофруктокіназа, що каталізує цю реакцію, відноситься до числа регуляторних (алостеричних) ферментів. Його активність пригнічується при збільшенні концентрації АТФ і лимонної кислоти, підвищується – при збільшенні вмісту АДФ і АМФ у клітині.

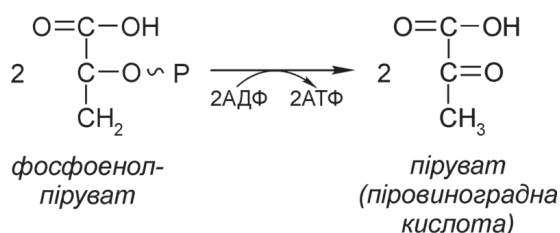
Фруктозо-1,6-бісфосфат розщеплюється на дві молекули тріозофосфатів: дигідроксиацетонфосфату і гліцеральдегід-3-фосфату (3-фосфогліцеринового альдегіду). Каталізує реакцію фермент фруктозобісфосфатаз. Утворений дигідроксиацетонфосфат відразу ж перетворюється в гліцеральдегід-3-фосфат під дією ферменту тріозофосфатізомерази. На цьому завершується підготовча стадія гліколізу, де з молекули глюкози утворюється дві молекули гліцеральдегід-3-фосфату, що надалі піддаються однаковим перетворенням.

Наступний центральний етап гліколізу – це окислювально-відновний процес, у результаті якого генерується АТФ. Дві молекули гліцеральдегід-3-фосфату окисляються під дією ферменту гліцеральдегідфосфат-дегідрогенази. Цей фермент складається з 4 субодиниць, кожна з яких містить молекулу НАД<sup>+</sup> і одну сульфгідрильну групу (SH-групу), важливу для каталітичної активності. Альдегідна група гліцеральдегід-3-фосфату окислюється в карбоксильну, віддаючи атоми водню з їхніми електронами, а молекула НАД<sup>+</sup> відновлюється до НАД·Н<sub>2</sub>. Енергія окислювання використовується для приєднання неорганічного фосфату макроергічним зв'язком у положення 1 молекули 1,3-бісфосфатгліцеринової кислоти. Символом  $\Phi_n$  позначають неорганічний фосфат, представлений у цитоплазмі фосфатним іоном.

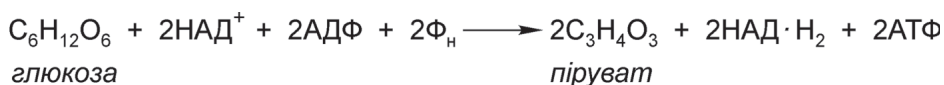
Далі 1,3-бісфосфогліцеринова кислота використовується для утворення АТФ: за допомогою ферменту фосфогліцераткінази високоенергетична фосфатна група передається від 1,3-бісфосфогліцеринової кислоти на АДФ з утворенням АТФ і 3-фосфогліцеринової кислоти. Фосфорилування, що відбувається в процесі гліколізу, називають фосфорилуванням на рівні субстрату (субстратним фосфорилуванням), тому що саме від субстрату забираються багаті енергією залишки фосфату і переносяться на АДФ з утворенням АТФ.



Далі 3-фосфогліцерина кислота ізомерується у 2-фосфогліцеринову кислоту. Після цього від 2-фосфогліцеринової кислоти відщеплюється вода під дією ферменту енолази. Внаслідок внутрішньої перебудови енергії (внутрімолекулярного окислювально-відновного процесу) утворюється фосфоенолпіровиноградна кислота, що містить високоенергетичний фосфатний зв'язок. У наступній реакції відбувається друге субстратне фосфорилування: для утворення АТФ використовується фосфоенолпіруват. Його фосфатна група переноситься на АДФ з утворенням АТФ і енолпіровиноградної кислоти. Каталізує цю реакцію фермент піруваткіназа. Енолпіровиноградна кислота спонтанно переходить у більш стабільну піровиноградну кислоту, чим і завершується гліколіз.



Процес гліколізу від глюкози до піровиноградної кислоти може бути записаний у вигляді рівняння:



Таким чином, у результаті процесу гліколізу з кожної молекули глюкози утворюється 2 молекули піровиноградної кислоти, дві молекули НАД·Н<sub>2</sub> і синтезуються дві молекули АТФ. Ще дві молекули АТФ, що утворюються при гліколізі, компенсують використання двох молекул АТФ на початкових стадіях гліколізу. З біологічної точки зору, гліколіз вважають досить примітивним процесом, що виник ще до появи кисню в атмосфері Землі і до формування клітинних органел. Значення гліколізу в тім, що він здійснює зв'язок між дихальним субстратом і наступною стадією – циклом Кребса.

Гліколіз поставляє клітині дві молекули АТФ і дві молекули НАД·Н<sub>2</sub>, а в анаеробних умовах є єдиним джерелом цих сполук. У процесі гліколізу утворюються проміжні метаболіти, що використовуються для синтезу білків, жирів, вуглеводів, нуклеїнових кислот. Оскільки при гліколізі з глюкози утворюється дві тріози, то він впливає також на осмотичний тиск і водний режим клітин.

#### 4.4. Аеробна фаза дихання

У природних для рослинних тканин аеробних умовах піровиноградна кислота, що утворилася в процесі гліколізу, дифундує в мітохондрії, де окисляється до СО<sub>2</sub> з утворенням великої кількості молекул АТФ.

Аеробна фаза дихання відбувається в мітохондріях. Вони менші хлоропластів, дуже різноманітні за формою і розміром. Мітохондрії оточені двома мембранами. Внутрішня мембрана утворює складки, так звані кристи. Простір між кристами заповнений рідким матриксом, у якому знаходяться ферменти, вода, фосфати й інші

молекули, що беруть участь у диханні. Подібно пластидам, мітохондрії є напівавтономними органелами, що містять компоненти, необхідні для синтезу власних білків, а саме: РНК, кільцеву ДНК, рибосоми. Зовнішня мембрана мітохондрій проникна для більшості молекул, внутрішня – тільки для деяких, таких як піровиноградна кислота й АТФ. Ферменти циклу Кребса присутні в матриксі мітохондрій, ферменти та інші компоненти електронотransпортного ланцюга вбудовані у мембрани крист.

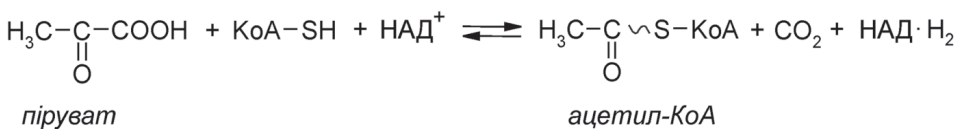
Окислення пірувату включає дві стадій: окисне декарбоксилювання піровиноградної кислоти до ацетил-КоА та окислення залишку ацетил-КоА в циклі Кребса.

#### 4.4.1. Окисне декарбоксилювання піровиноградної кислоти

Окисне декарбоксилювання піровиноградної кислоти – це послідовність п'яти окремих ферментативних реакцій, що здійснюються піруватдегідрогеназним комплексом. Цей комплекс містить численні копії трьох різних ферментів, що використовують 5 коферментів: тіамінпірофосфат (ТПФ), ліпоєву кислоту, кофермент А (КоА-SH), ФАД і НАД<sup>+</sup>. Кожний з них каталізує певну стадію процесу. Зв'язок між ними здійснює ліпоєва кислота, що, як своєрідна “рука”, повертається від ферменту до ферменту.

Спочатку піровиноградна кислота декарбоксилюється зі звільненням CO<sub>2</sub> і двовуглецевої ацетильної групи (CH<sub>3</sub>CO) і відразу окислюється. Кількість енергії, що при цьому виділяється, достатня для утворення макроергічного тіоефірного зв'язку C~S. Спочатку такий зв'язок утворюється між ацетилом і ліпоєвою кислотою, потім ацетильна група переноситься на кофермент А (КоА). Комплекс ацетильної групи і коензиму А називають ацетилкоензим А (H<sub>3</sub>C-C(=O)-S-КоА). Далі ацетил-КоА відокремлюється від фермен-

ту й існує самостійно. Під час цих реакцій з НАД<sup>+</sup> утворює НАД·H<sub>2</sub>, що переходить у дихальний ланцюг мітохондрій. Ацетил-КоА необхідний як “паливо” для циклу Кребса. Сумарна реакція окисного декарбоксилювання піровиноградної кислоти має вигляд:



Таким чином, кінцевими продуктами окисного декарбоксилювання пірувату є ацетил-КоА, CO<sub>2</sub> і НАД·H<sub>2</sub>.

Жири і деякі амінокислоти також здатні перетворюватися в ацетил-КоА й у такий спосіб включатися в процес дихання. Наприклад, з пальмітинової кислоти, у складі якої є 16 атомів вуглецю, може утворитися 8 молекул ацетил-КоА.

#### 4.4.2. Цикл трикарбонових кислот (ЦТК)

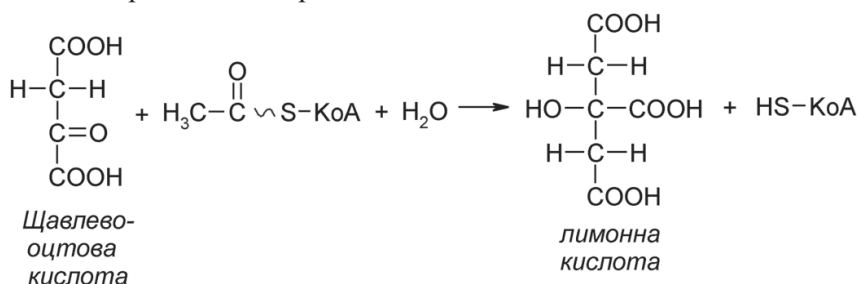
**Цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса)** – це друга стадія аеробного дихання, у ході циклічного процесу якої завершується повне розщеплення ацетил-КоА до кінцевих продуктів CO<sub>2</sub> і H<sub>2</sub>O.

Ацетил-КоА утворюється при катаболізмі вуглеводів, жирів, деяких амінокислот. Названо цей цикл на честь англійського дослідника Г. Кребса, що запропонував

у 1937 р. схему циклічного перетворення органічних кислот у процесі дихання. Реакції циклу йдуть у матриксі мітохондрій і здійснюються однаково у тварин і рослин, що служить ще одним підтвердженням єдності походження всього живого.

Загальна схема циклу трикарбонових кислот приведена на рисунку 4.2.

Багатий енергією ацетил-КоА, що утворився при окисному декарбоксилюванні піровиноградної кислоти, вступає в цикл Кребса. Він конденсується з чотирьохвуглецевою щавлевооцтовою кислотою з утворенням 6-вуглецевої лимонної кислоти. На цей синтез витрачається енергія ацетил-КоА:



Таким чином, цикл Кребса, як і гліколіз, починається з витрати енергії, однак відбувається не розпад, а синтез лимонної кислоти. Каталізує реакції фермент цитратсинтаза, що відноситься до регуляторних (алостеричних) ферментів. Інгібує цитратсинтазу АТФ. Цикл “відключається” при високій концентрації АТФ і знову “включається” при зниженні її рівня. Така регуляція цілком логічна, тому що цикл генерує АТФ і при високій концентрації АТФ він мусить “відключатися”, щоб знову “включитися” при зниженні кількості АТФ. У цьому і полягає особливість регуляції за типом зворотного зв’язку.

Далі відбувається перетворення лимонної кислоти в ізолимонну. Ця реакція за своєю суттю є внутрішньомолекулярною перебудовою лимонної кислоти і відбувається за участю води. Як проміжний продукт утворюється цис-аконітова кислота. Потім ізолимонна кислота дегідується і декарбоксилюється під дією ізоцитратдегідрогенази, коферментом у якої служить НАД<sup>+</sup>. Ймовірний проміжний продукт цієї реакції – щавлевоянтарна кислота, кінцеві – кетоглутарова кислота і СО<sub>2</sub>. У результаті цієї реакції генерується НАД·Н<sub>2</sub>. У тваринних клітинах саме ізоцитратдегідрогеназа є тим регуляторним ферментом, від якого залежить швидкість ЦТК. Активність ферменту сильно пригнічують АТФ і НАД·Н<sub>2</sub>, активують – АДФ і НАД<sup>+</sup>.

Наступна реакція – окисне декарбоксилювання α-кетоглутарової кислоти. Реакція каталізується α-кетоглутаратдегідрогіназним мультиферментним комплексом. Коферментами у нього служать тіамінпірофосфат (ТПФ), ліпоєва кислота, НАД<sup>+</sup>, ФАД<sup>+</sup>, кофермент А. Стадії окисного декарбоксилювання α-кетоглутарової кислоти ідентичні стадіям окисного декарбоксилювання піровиноградної кислоти. При цій реакції звільнюється СО<sub>2</sub>, утворюється сукциніл-КоА. Подібно ацетилкоферменту А, сукциніл-КоА є високоенергетичним тіоефіром. У наступній реакції сукциніл-КоА перетворюється в янтарну кислоту під дією ферменту сукциніл-КоА-синтетази. Енергія, що звільняється при розщепленні багатого енергією тіоефірного зв’язку, накопичується в АТФ шляхом приєднання фосфатного залишку до АДФ. Молекула КоА регенерує. Це єдина реакція субстратного фосфорилування в ЦТК.





На наступному етапі янтарна кислота окислюється з утворенням фумарової кислоти. Каталізує віднімання двох атомів водню від янтарної кислоти фермент сукцинатдегідрогеназа, у якій коферментом служить ФАД. Приєднуючи водень, він перетворюється у ФАД·Н<sub>2</sub>. На відміну від інших ферментів ЦТК, що знаходяться у матриксі мітохондрій, сукцинатдегідрогеназа вмонтована у внутрішню мембрану мітохондрій. Електрон і протони від ФАД·Н<sub>2</sub> безпосередньо переходять у дихальний електронотransпортний ланцюг.

Фумарова кислота під впливом ферменту фумарази приєднує водень і перетворюється в яблучну кислоту (малат). ЦТК завершується окисленням яблучної кислоти в щавлевооцтову. Каталізує цю реакцію НАД<sup>+</sup>-залежна малатдегідрогеназа. НАД<sup>+</sup> приєднує водень і перетворюється в НАД·Н<sub>2</sub>. Утворена в цій реакції щавлевооцтова кислота реагує з ацетил-КоА, і цикл трикарбонових кислот повторюється знову.

Єдина умова безперервності циклу – надходження нових порцій ацетил-КоА. Шлях утворення ацетил-КоА з піровиноградної кислоти – основний, але не єдиний. Ацетил-КоА утворюється при окисленні жирних кислот, деяких амінокислот. Таким чином, дихальним субстратом у рослин можуть бути всі основні запасні речовини: вуглеводи, жири, білки.

#### 4.4.3. Ефективність перетворення енергії і значення циклу Кребса

У результаті одного оберту циклу Кребса молекула піровиноградної кислоти цілком окисляється з використанням трьох молекул Н<sub>2</sub>О, утворенням трьох молекул СО<sub>2</sub> і звільненням п'яти пар атомів водню. Молекулярний кисень особистої участі в окисленні не приймає, окислювання відбувається шляхом приєднання води і дегідрування (так зв. “мокре” окислення). Водневі атоми приєднуються до НАД<sup>+</sup> і ФАД<sup>+</sup> з утворенням 4 молекул НАД·Н<sub>2</sub> і однієї молекули ФАД·Н<sub>2</sub>. Крім того, при субстратному фосфорилуванні утворюється одна молекула АТФ.

Однак з однієї молекули глюкози утворюється дві молекули піровиноградної кислоти, тому для окислення кожної молекули глюкози в процесі дихання необхідні два оберти циклу. У результаті при окисленні однієї молекули глюкози в ЦТК утворюється дві молекули АТФ, 8 молекул НАД·Н<sub>2</sub>, 2 молекули ФАД·Н<sub>2</sub> і виділяється 6 молекул СО<sub>2</sub>. Високоенергетичні відновлені сполуки НАД·Н<sub>2</sub> і ФАД·Н<sub>2</sub> далі опосередковано окислюються в окислювально-відновних системах, що створює електронотransпортний ланцюг. Їхнє окислювання в ЕТЛ мітохондрій супроводжується утворенням АТФ. Окислювання кожної молекули НАД·Н<sub>2</sub> дає по 3 молекули АТФ, окислювання ФАД·Н<sub>2</sub> – по дві. В сумі це складає 28 молекул АТФ та ще дві молекули АТФ утворюються при субстратному фосфорилуванні. Усього ж при окисленні двох молекул пірувату утворюється 30 молекул АТФ.

В анаеробній фазі дихання – гліколізі – при розщепленні глюкози на дві молекули піровиноградної кислоти утворюється ще 8 молекул АТФ. Разом, при аеробному окисленні одного моля глюкози клітина одержує до 38 молекул АТФ. Відомо, що при гідролізі АТФ до АДФ виділяється 30,6 кДж вільної енергії. Установлено, що при повному окисленні одного моля глюкози до СО<sub>2</sub> і Н<sub>2</sub>О виділяється 2880 кДж енергії. Таким чином, при аеробному розкладанні глюкози у вигляді високоенер-

гетичних зв'язків рослина акумулює  $\frac{38 \times 30,6 \times 100}{2880} = 40,37 \%$  енергії. Решта енергії

розсіюється у вигляді тепла. Кількість енергії, що запасасться у вигляді АТФ при аеробному диханні, у 19 разів більша, ніж при анаеробному.

Таким чином, ефективність перетворення енергії при аеробному диханні досить висока у порівнянні з бензиновим (25–30 %) чи паровим двигуном (8–12 %). Однак фізіологічна роль ЦТК не обмежується постачанням у клітини енергії.

Цикл трикарбонових кислот займає центральне місце в загальній системі обміну речовин. Реакції циклу і речовини, що в ньому утворюються, відіграють центральну роль у біосинтезі багатьох сполук, починаючи від органічних кислот, амінокислот і закінчуючи жирними кислотами, пуринами, піримідинами та ін. Наприклад, ацетил-КоА є необхідним компонентом для синтезу жирних кислот, поліізопренів. Кетокислоти, утворені в ЦТК, – це попередники амінокислот. Так,  $\alpha$ -кетоглутарова кислота може перетворюватися в глутамінову кислоту при відновному амінуванні за участю ферменту глутаматдегідрогенази.

Подібним чином відбувається утворення аспарагінової амінокислоти з щавлевооцтової чи з фумарової кислоти. Ця реакція вказує на ще одну важливу функцію НАД $\cdot$ H<sub>2</sub> (НАДФ $\cdot$ H<sub>2</sub>), що відбувається при окисленні речовин: вони не обов'язково передають атоми водню в дихальний ланцюг з утворенням АТФ і H<sub>2</sub>O, але можуть бути донорами водню в реакціях відновлення в клітині.

Таким чином, ЦТК пов'язаний не тільки з катаболічними процесами, але й з анаболічними, через його проміжні продукти встановлюються зв'язки між обмінами вуглеводів, жирів, білків. Маловивченим залишається питання про те, як відбувається маневрування атомами вуглецю, як визначається шлях, по якому вони будуть спрямовані: чи на одержання енергії, чи на синтез компонентів клітини? Чому в одних випадках ацетил-КоА окислюється в ЦТК, в іншому – конденсується з аналогічною молекулою, започатковуючи синтез жирних кислот?

## 4.5. Електронотransпортний ланцюг і окисне фосфорилування

### 4.5.1. Електронотransпортний ланцюг

Функція дихальних шляхів (гліколіз, цикл трикарбонових кислот, пентозо-фосфатний шлях) полягає в утворенні високоенергетичних відновлених сполук (НАД $\cdot$ H<sub>2</sub>, НАДФ $\cdot$ H<sub>2</sub>, ФАД $\cdot$ H<sub>2</sub>) за рахунок субстратів, що окисляються. Ці високоенергетичні відновлені сполуки у свою чергу окислюються в останній завершальній стадії дихання, віддаючи електрони кисню за допомогою окислювально-відновних систем, що функціонують як електронотransпортний (дихальний) ланцюг (ЕТЛ). З ЕТЛ сполучене окисне фосфорилування, відкрите в 30-х роках ХХ ст. В.О. Енгельгардом.

Рушійною силою транспорту електронів у ЕТЛ служить різниця окислювально-відновних потенціалів між донором електронів та їх акцептором. Електрони мимоволі спускаються по термодинамічних сходинах від дихального субстрату – високоенергетичної сполуки з низьким окислювально-відновним потенціалом ( $E'_0 = -0,5B$ ) – до кисню,

що має позитивну величину потенціалу ( $E'_0 = +0,82B$ ), але менший запас енергії. Електрони віддають свою енергію порціями. На ділянках, де перепади енергії досить значні, енергія окислювання перетворюється в енергію хімічних зв'язків АТФ (рис. 4.3).

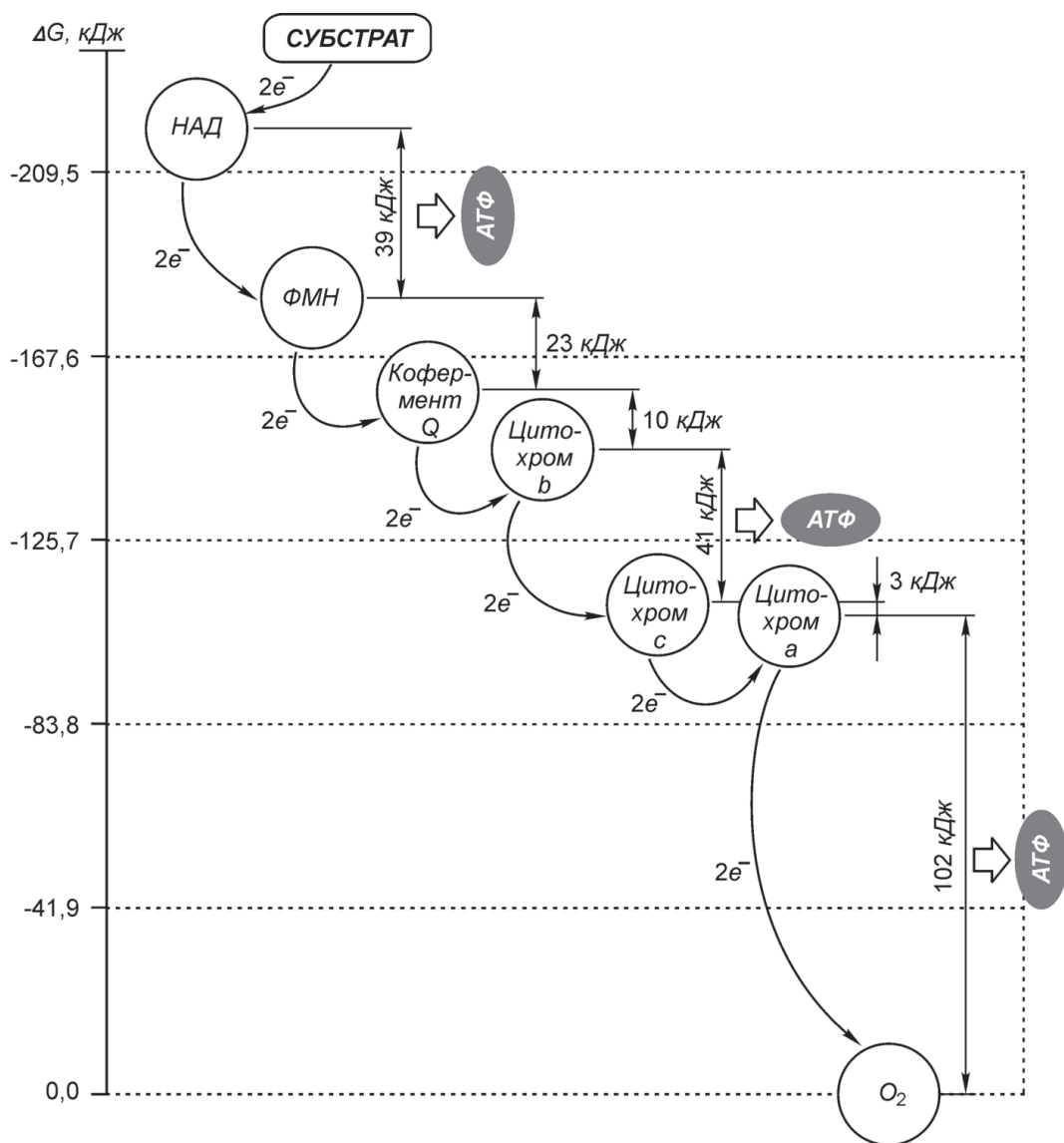


**Рис.4.3.** Перетворення вільної енергії  $\Delta G$  на окремих ділянках ланцюга переносу електронів від НАД на кисень.

Синтез АТФ з АДФ і неорганічного фосфату з використанням енергії, що вивільнюється при переносі електронів по дихальному ланцюгу, називається **окисним фосфорилуванням**. При цьому тільки невелика частина енергії розсіюється у вигляді тепла. Окисне фосфорилування – це завершальна фаза дихання.

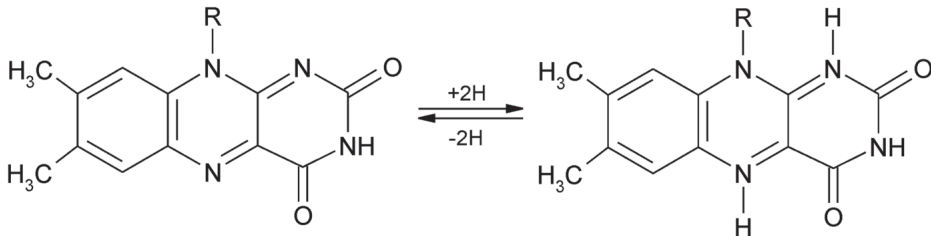
Установлено, що при переміщенні пари електронів від НАД $\cdot$ H $_2$  до O $_2$  виділяється 219,4 кДж вільної енергії. На утворення АТФ необхідно 34,5 кДж/моль $^{-1}$  енергії, або різниці потенціалів 0,2 В. Отже, при переносі однієї пари електронів по ЕТЛ виділяється енергія, достатня для синтезу декількох молекул АТФ.

Повний дихальний ланцюг складається з великої кількості молекул, занурених у подвійний ліпідний шар внутрішньої мембрани мітохондрій. Приблизно третина з них – безпосередні переносники електронів, інші – допоміжні білки. Вони функціонують у вигляді поліферментних комплексів. Оскільки перенос електронів здійснюється за градієнтом окислювально-відновного потенціалу, то і компоненти ЕТЛ повинні розташовуватися в напрямку зменшення негативного і збільшення позитивного окислювально-відновного потенціалу.

Основні компоненти ЕТЛ – флавопротеїни, залізо-сірчані білки, хінони, цитохроми. Усі компоненти ЕТЛ, за винятком убіхінону, – білки з характерними простетичними групами (від греч. *prosthesis* – додаткова частина).

**Флавопротеїни** – це ферменти, у яких за простетичну групу служить флавінмононуклеотид (ФМН), чи флавінаденіндинуклеотид (ФАД). ФМН і ФАД – це фосфорні ефіри рибофлавіну (вітаміну B $_2$ ).

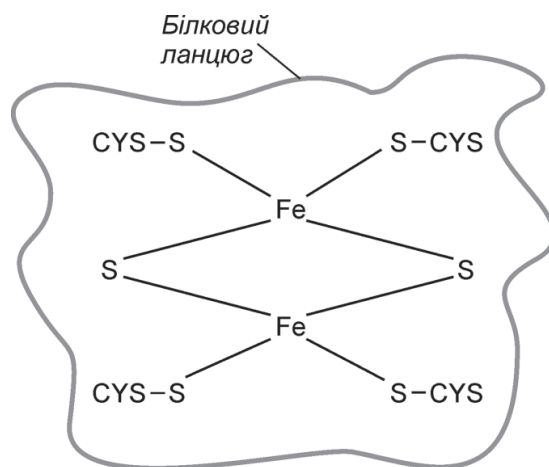
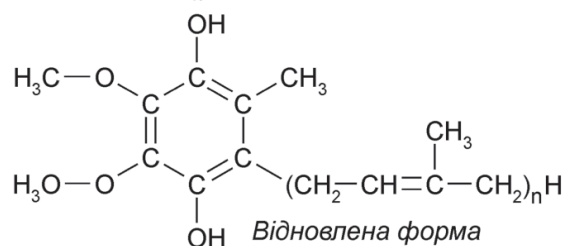
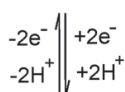
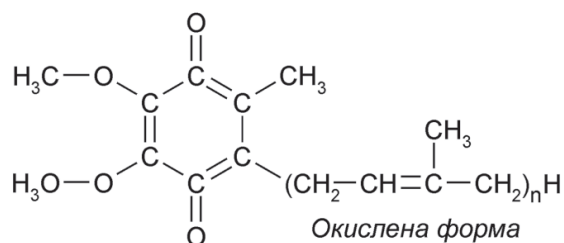
Саме вітамін B $_2$ , а точніше, його активна група – ізоалоксазин, діє як оборотна окислювально-відновна система, що переносить водень:



Різниця між ФМН і ФАД спостерігається не тільки за хімічною будовою, але й у тому, що ФМН має низький окислювально-відновний потенціал ( $E'_0 = -0,22\text{В}$ ), здатний віднімати водень від відновлених піридиннуклеотидів (НАД $\cdot$ H $_2$ ). ФАД з його  $E'_0 = 0,04\text{В}$  бере водень від субстратів з більш високим  $E'_0$ , таких, як янтарна кислота,  $\alpha$ -гліцерофосфат. Крім того, водень від деяких типів ФАД $\cdot$ H $_2$  за певних умов може безпосередньо передаватися кисню з утворенням H $_2$ O $_2$ . Ця група ферментів одержала назву аеробних дегідрогеназ.

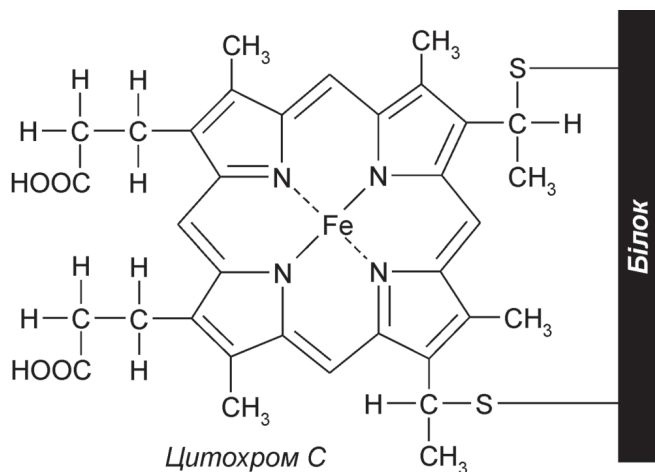
**Залізосірчані білки (FeS-білки)** – це окислювально-відновні системи, що переносять електрони. Вони містять атоми заліза, з'єднані з одного боку із сіркою амінокислоти цистеїну, з іншого боку – з неорганічною сульфідною сіркою. FeS-центри розглядають як простетичні групи поліпептиду. FeS-білки мають відносно малу молекулярну масу і  $E'_0$  від  $-0,2$  до  $-0,6\text{В}$ .

**Хінони** – це група окислювально-відновних систем терпенової природи. У мітохондріях знаходиться убіхінон (кофермент Q) – нейтральний ліпід, не пов'язаний з мембранними білками. Він складається з бензохінону і бічного ланцюга з 6–10 залишків ізопрену. За хімічною природою убіхінон близький до вітамінів K і E. Хінони здатні зворотно відновлюватися (дегідрогеназами) й окислюватися (цитохромами). Відновлений убіхінон називають **убіхінолом**.

**Залізосірчанний білок****Убіхінон (кофермент Q)**

*Цитохроми* – це окислювально-відновні системи, що переносять електрони (водень вони не транспортують). За простетичну групу цитохроми містять гем (залізопорфіринове кільце). Звичайне залізо в геміновому кільці буває в окисленій формі ( $Fe^{3+}$ ), але після приєднання електронів переходить у відновлений стан ( $Fe^{2+}$ ). До цитохромів електрони надходять від хінонів. При переносі електронів еквівалентна кількість протонів переходить у розчин. Цитохромоксидаза (цитохром  $a + a_3$ ) переносить електрони на кисень. Цитохроми забарвлені, розрізняються за спектрами поглинання й окислювально-відновними потенціалами. Розрізняють цитохроми  $a$ ,  $a_3$ ,  $b$ ,  $c$  та інші.

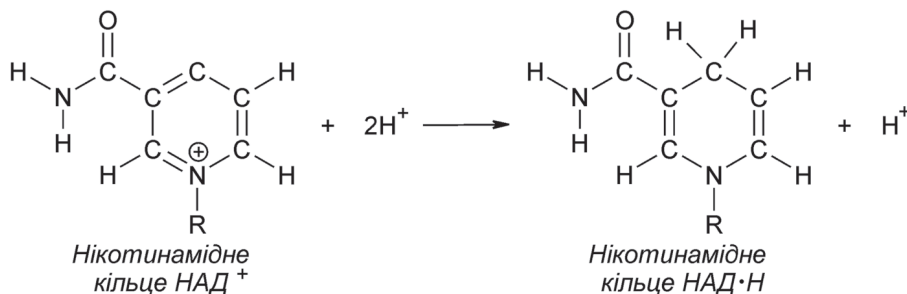




Відповідно сучасним уявленням дихальний ланцюг мітохондрій складається з 4 мультиферментних комплексів і двох невеликих за молекулярною масою компонентів – убіхінону і цитохрому *c* (рис. 4.4). Ці комплекси знаходяться у внутрішній мембрані мітохондрій, а комплекси I, III, IV пронизують мембрану.

У дихальних циклах першими з воднем субстрату взаємодіють ферменти дегідрогенази. Ці дегідрогенази знаходяться на зовнішній стороні мембран мітохондрій. Як коферменти дегідрогенази використовують два подібних за структурою піридиннуклеотиди: нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД<sup>+</sup>) і нікотинамідаденіндинуклеотид фосфат (НАД Ф<sup>+</sup>).

У живих клітинах НАД<sup>+</sup>-залежні ферменти беруть участь у катаболічному процесі. Ферменти, що каталізують реакції відновних біосинтезів, використовують НАДФ<sup>+</sup>. Молекули цих коферментів несуть позитивний заряд (у них відсутній один електрон). Функціональна частина коферменту – нікотинамід (вітамін *PP*) окислює субстрат, віднімаючи від нього два атоми водню. Але приєднує до себе тільки один атом водню. Електрон і протон іншого атома водню розділяються – електрон нейтралізує позитивний заряд біля атома азоту нікотинаміду, а водневий іон (протон) переходить у розчин і підкислює його.



Дегідрогенази з коферментом НАД<sup>+</sup> (або НАД Ф<sup>+</sup>) мають дуже низький окислювально-відновний потенціал ( $E'_0 = -0,328B$ ), що дозволяє їм легко відбирати водень у таких високовідновлених сполук, як пірвовиноградна, яблучна, ізолимонна,

$\alpha$ -кетоглутарова кислоти ( $E'_0 = -0,5B$ ). Відновлені коферменти НАД $\cdot$ H $_2$  (чи НАДФ $\cdot$ H $_2$ ) повинні бути окислені, щоб процес продовжував функціонувати. Через велику різницю окислювально-відновних потенціалів НАДФ $\cdot$ H $_2$  не може бути окислений киснем, тому НАД-залежні дегідрогенази називають **анаеробними дегідрогеназами**.

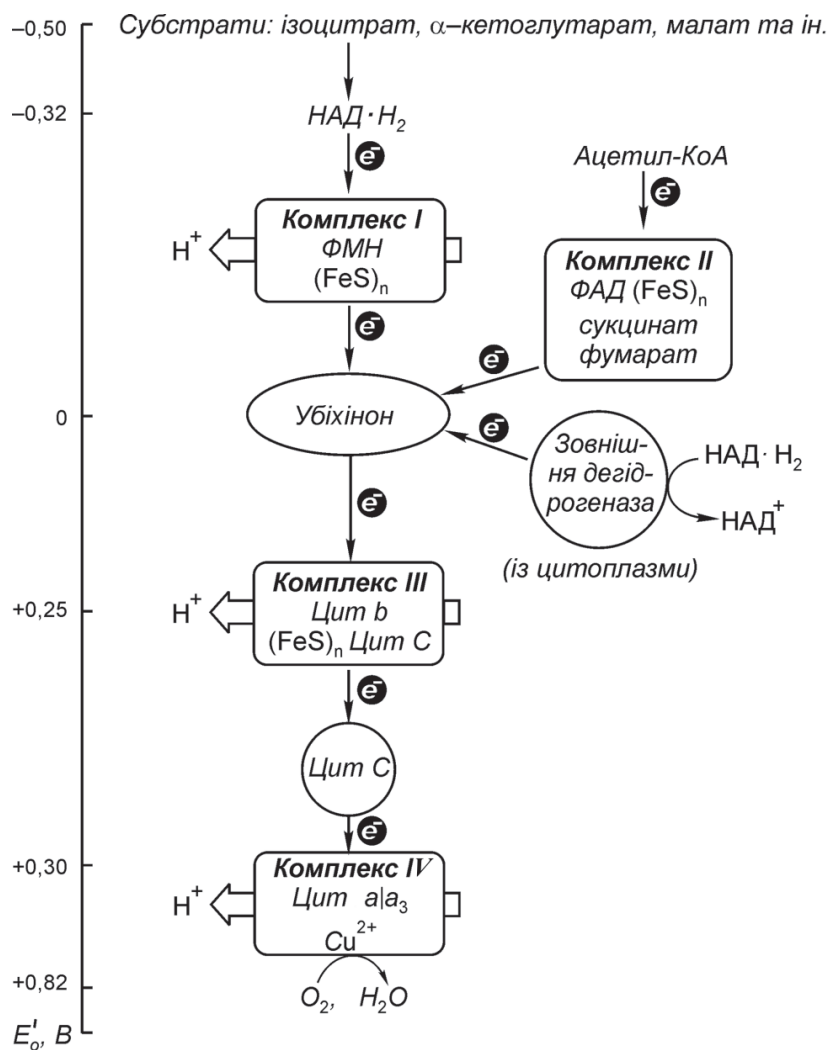


**Рис. 4.4.** Компоненти дихального ЕТЛ та їх окисно-відновний потенціал.

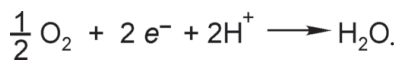
Найближче до НАД $\cdot$ H $_2$  за величиною окисно-відновного потенціалу прилягає флавінмононуклеотид (ФМН), що входить як активна група в НАД $\cdot$ H $_2$ -убіхінон-оксидоредуктазу (комплекс 1, рис. 4.4). У цьому комплексі ФМН функціонально пов'язаний з Fe-центрами (2Fe-2S) і (4Fe-4S). Саме ця редуктаза передає електрони убіхінону і вводить електрони в ланцюг переносу електронів (ЕПЛ). Цей перенос супроводжується також переносом протонів через мембрану назовні, тобто дегідрогеназа комплексу I працює як протонна помпа.

Завдяки сильній гідрофобній природі, убіхінон рухливий у ліпідній фазі біомембрани і є мобільним переносником електронів. Крім того, убіхінон виконує функцію збирача електронів, у тому числі і від комплексу II сукцинат-убіхінон-редуктази (дегідрогенази). Крім флавінаденіндинуклеотиду (ФАД), комплекс II містить кілька білків. Цей комплекс каталізує перенос  $2 e^-$  від янтарної кислоти (сукцинату) до убіхінону. Сукцинат окислюється до фумарату, а убіхінон відновлюється до убіхінолу. Перенос електронів від сукцинату до убіхінону не супроводжується трансмембранним переносом протонів. Тому, якщо як субстрат дихання використовується янтарна кислота, то протонна помпа працює лише на двох останніх ділянках ЕТЛ. Виконуючи функцію збирача електронів, убіхінон за допомогою додаткової НАДФ-специфічної дегідрогенази приймає також електрони з цитоплазми.

Відновлений убіхінон (убіхінол) знову окислюється за допомогою комплексу III (убіхінол: цитохром с-оксидоредуктази), до якого входять цитохроми *b*, *c*<sub>1</sub> і *FeS*-білки. Коли ферментний комплекс III окислює убіхінол, то кожен атом водню, що надходить від нього, розпадається на протон і електрон. Протони надходять у міжмембранний простір, тобто комплекс III працює як протонна помпа. Убіхінол окислюється в убіхінон, що здатний приймати нові електрони і протони. Убіхінон дифундує назад до комплексу I чи до комплексу II.

Електрон приєднується до іона заліза спочатку в цитохромі *b*, потім у цитохромі *c*<sub>1</sub>, згодом переноситься до ще одного незв'язаного компонента – цитохрому *c*-рухомої системи, що підтримує зв'язок між комплексами.

На заключному етапі дихального ланцюга електрони приймає термінальна оксидаза – цитохромоксидаза. Це не один будь-який фермент, а їх система – ферментний комплекс IV. У нього входять два цитохрома (*a* й *a*<sub>3</sub>) і асоційовані з ними два атоми міді. Цитохромоксидазу називають **термінальною оксидазою**, тому що завдяки саме її активності пара електронів, що переноситься по ЕТЛ, взаємодіє з киснем, завершуючи перенос електронів. Два електрони, передані цитохромоксидазою до  $1/2 O_2$ , з'єднуються з двома іонами  $H^+$ , що надходять з мітохондріального матриксу, з утворенням молекули води:



Кількість води, утвореної в процесі дихання, не така вже й мала. Завдяки цій воді рослини пустель – сукуленти здатні тривалий час витримувати посуху.

Транспорт електронів через комплекс IV також нерозривно зв'язаний з активним транспортом протонів, тобто і цей комплекс працює як протонна помпа.

Таким чином, при переносі кожної пари електронів по електронотransпортному ланцюгу від НАД·H<sub>2</sub> до кисню в комплексах I, III, IV через мембрану назовні виноситься як мінімум шість протонів. При використанні як субстрату янтарної кислоти протони виносяться назовні тільки в комплексах III і IV. Протони, переміщені протонними помпами через мембрану назовні, створюють можливість трансформування енергії електронів в енергію хімічних зв'язків.

#### 4.5.2. Окисне фосфорилювання

Процес утворення АТФ, сполучений з переносом електронів до дихального електронотransпортного ланцюга, називають **окисним фосфорилюванням**. Учених цікавило, яка кількість АДФ фосфорилюється внаслідок руху пари електронів по дихальному ланцюгу.

Вивчення перепадів вільної енергії в ЕТЛ підтвердило наявність у ньому трьох точок фосфорилювання. Ефективність запасання енергії в трьох точках фосфорилювання коливається від 60 до 72 %.

Зусилля багатьох учених були спрямовані на розкриття молекулярного механізму, за допомогою якого енергія, що звільняється при переносі електронів по ЕТЛ, використовується для утворення АТФ з АДФ і  $\Phi_H$ . Найбільшу увагу заслуговує хеміосмотична гіпотеза англійського біохіміка П. Мітчела. Згідно з цією гіпотезою, вільна енергія, утворена окислювально-відновними реакціями ЕТЛ, використовується для створення високоенергетичного стану у формі електрохімічного градієнту іонів  $H^+$  на внутрішній мембрані мітохондрій. Мембрана повинна бути непроникна для протонів, а переносники не тільки електронів, але і протонів повинні бути організовані в мембрані таким чином, щоб вони поглинали іони  $H^+$  тільки з матриксу, а віддавали їх тільки в міжмембранний простір. Кожна пара електронів тричі перетинає мембрану, переходячи від одного компонента ЕТЛ до іншого і, нарешті, до кисню.

Енергія, що виділяється при переносі електронів по ЕТЛ, є рушійною силою для системи ферментів – “протонних pomp”, що викачують протони (іони  $H^+$ ) з матриксу внутрішньої мітохондріальної мембрани назовні. Матрикс підкислюється, а зовнішня поверхня мембрани одержує позитивний заряд, обумовлений нагромадженням іонів  $H^+$  (рис. 4.5).

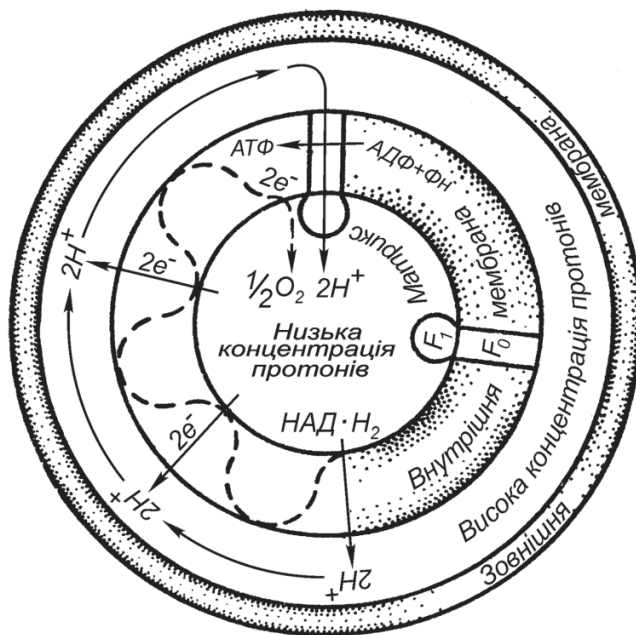


Рис. 4.5. Схема окислювального фосфорилювання.

На мембрані мітохондрій виникає електрохімічний потенціал іонів  $H^+$ , що включає хімічний, чи осмотичний градієнт  $pH$  і градієнт електричного потенціалу (мембранний потенціал). Таким чином, протонні помпи внутрішньої мембрани мітохондрій працюють у напрямку, протилежному до того, який спостерігається в мембранах тилакоїдів. Однак результат виходить аналогічний – утворення електрохімічного потенціалу протонів на мембрані. Електрохімічний трансмембранний потенціал і є протонорушійною силою, джерелом енергії для утворення АТФ. Утворення протонного градієнту залежить від швидкості і потужності потоку електронів по ЕТЛ.

Синтез АТФ відбувається за допомогою  $H^+$ -АТФазної системи, через яку протони повертаються назад у матрикс мітохондрій. АТФазна система складається з двох компонентів:  $F_0$  – протонний канал, що наскрізь пронизує мембрану, по якому протони рухаються до компонента  $F_1$ .

$F_1$  – велика глобулярна структура з 9 поліпептидних субодиниць, що випирають, як кулі, в матрикс. Обидва компоненти, працюючи разом, синтезують АТФ з АДФ і неорганічного фосфату. Ізольований комплекс  $F_1$  гідролізує АТФ до АДФ і  $P_i$ . Деталі механізму синтезу АТФ у комплексі  $F_1F_0$  поки ще вивчаються.

Таким чином, функцією дихання є утворення АТФ-енергетичної валюти клітини. У рослинному організмі АТФ утворюється також у процесі фотосинтезу, однак при фотосинтезі джерелом енергії служить промениста енергія Сонця, а при диханні – енергія окислювання органічних сполук. АТФ при фотосинтезі утворюється тільки в клітинах, що мають фотосинтетичний апарат, і тільки на світлі. При відсутності світла, а також у нефотосинтезуючих тканинах АТФ утворюється винятково в процесі дихання.

## 4.6. Інші шляхи дихання

### 4.6.1. Гліоксилатний цикл

**Гліоксилатний цикл** – це видозмінений цикл трикарбонових кислот, у якому відбувається послідовне перетворення активної форми оцтової кислоти (ацетил-КоА) через стадію утворення гліоксилевої кислоти (гліоксилату). Цей цикл відбувається в спеціалізованих мікротільцях – гліоксисомах. Тільки два ферменти в цьому циклі інші, ніж у циклі трикарбонових кислот – ізоцитратліаза і малатсинтаза, але саме вони забезпечують специфічність роботи гліоксилатного циклу. Відсутні також два етапи карбоксилювання, характерні для ЦТК.

Початкові стадії гліоксилатного циклу і ЦТК ідентичні (рис. 4.6). У пусковій реакції циклу ацетил-КоА конденсується з щавлевооцтовою кислотою, утворюючи лимонну кислоту. Далі лимонна кислота перетворюється в *цис*-аконітову, а потім у ізолимонну кислоту.

Наступна реакція специфічна для гліоксилатного циклу: фермент ізоцитратліаза розщеплює ізолимонну кислоту на янтарну і гліоксилевоу кислоти.

На наступному етапі специфічний для гліоксилатного циклу фермент – малатсинтаза каталізує реакцію конденсації гліоксилевої кислоти з другою молекулою ацетил-КоА з утворенням яблучної кислоти.

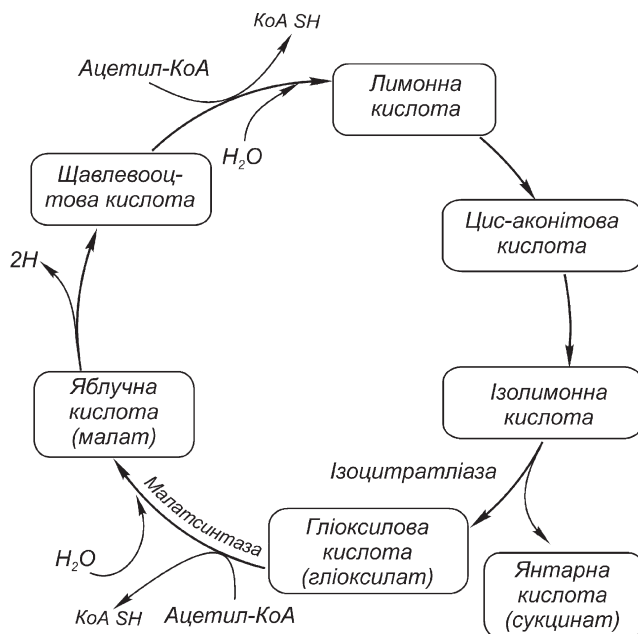


Рис. 4.6. Гліюксилатний цикл.

Яблучна кислота окислюється малатдегідрогеназою, для діяльності якої необхідний  $\text{НАД}^+$ . У результаті цієї реакції регенерує щавлевооцтова кислота, і цикл замикається. Пара атомів водню, що відділилася від яблучної кислоти і відновила  $\text{НАД}\cdot\text{H}_2$ , передається далі в ЕТЛ, у результаті чого синтезуються три молекули АТФ.

Таким чином, при кожному обороті циклу в нього включаються дві молекули ацетил-КоА, що поставляються запасними жирами. У кожному обороті циклу утворюються янтарна і яблучна кислоти, що можуть поповнювати ЦТК чи використовуватися як будівельні блоки в деяких біосинтезах, наприклад, при побудові полісахаридів клітинної стінки та інших вуглеводів, необхідних для росту проростка.

Гліюксилатний цикл має особливе значення для насіння олійних рослин. При проростанні цього насіння жир підтримує ріст проростка, поки останній цілком не перейде до фотосинтезу. Гліюксилатний цикл дає можливість перетворювати запасний жир у вуглеводи. Крім того, за один оборот циклу відновлюється одна молекула  $\text{НАД}^+$ , чия енергія може бути використана на синтез АТФ чи в інших процесах. У насінні, що проростає, гліюксилатний цикл відбувається в гліюксисомах. У гліюксисомах вільні жирні кислоти – продукти розпаду жирів перетворюються в ацетил-КоА, що вступає в гліюксилатний цикл. Гліюксисоми присутні також у багатому на жир алейроновому шарі зерна деяких злаків (ячмінь, пшениця).

#### 4.6.2. Пентозофосфатний шлях дихання

У 30-ті роки ХХ ст. було встановлено, що в рослинній і тваринній клітинах, крім гліколізу, присутній інший, прямий і більш короткий шлях окислювання глюкози, названий **пентозофосфатним шляхом** (ПФШ). ПФШ – це шлях східчастого



окисного розпаду глюкози з утворенням п'ятивуглецевих цукрів (пентоз), а також цукрів із коротшим чи довшим ланцюгом. Основну роль в окисному пентозофосфатному шляху грають пентози. ПФШ – це всього 12 реакцій, у той час як гліколіз і далі цикл Кребса включають більше 30 реакцій.

Окислювання глюкози в цьому шляху пов'язано з відщипленням першого (альдегідного) атома глюкози у вигляді  $\text{CO}_2$ . ПФШ-дихання відбувається в розчинній частині цитоплазми і має дві фази. **Перша фаза** окисна: глюкозо-6-фосфат окислюється до рибулозо-5-фосфату, у фізіологічних умовах вона незворотна. **Друга фаза** неокисна, це взаємоперетворення трьох-, чотирьох-, п'яти-, шести-, семивуглецевих цукрів, що приводять до регенерації глюкозо-6-фосфату. Таким чином, пентозофосфатний шлях, як і ЦТК, циклічний, тому що наприкінці регенерує вихідний субстрат глюкозо-6-фосфат.

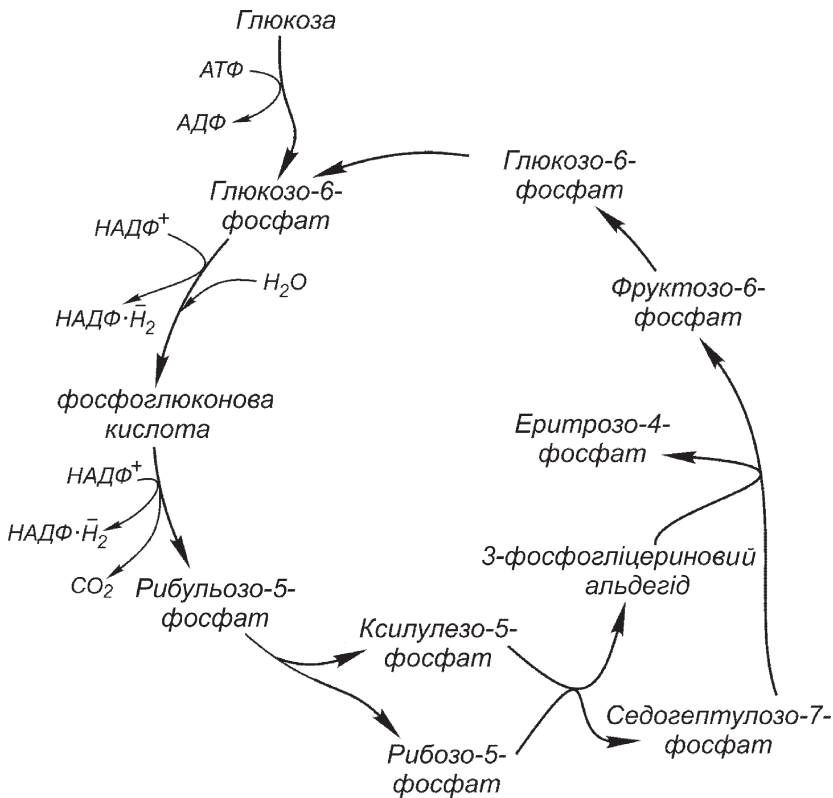
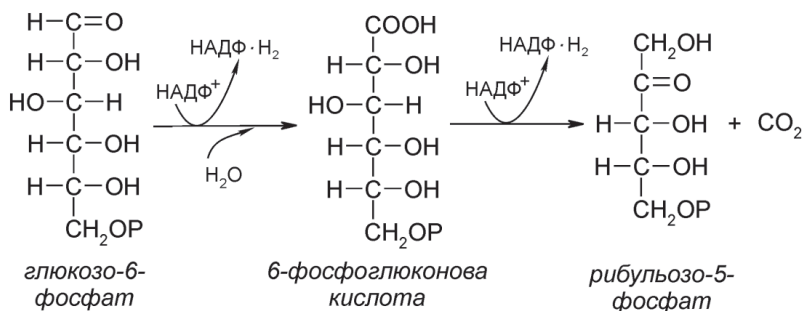


Рис. 4.7. Пентозофосфатний цикл.

Вихідним субстратом ПФШ служить глюкозо-6-фосфат, який може утворюватися в різних реакціях обміну речовин. Якщо ж у цикл вступає нефосфорильована глюкоза, то на початку вона фосфорильовується за допомогою АТФ, перетворюючись у глюкозо-6-фосфат. Глюкозо-6-фосфат окислюється шляхом дегідратування ферментом глюкозо-6-фосфатдегідрогеназою, що використовує як акцептор електронів НАДФ<sup>+</sup>. У результаті реакції утворюється 6-фосфоглюконова

кислота і НАДФ·Н<sub>2</sub>. У наступній реакції 6-фосфоглюконова кислота дегідрується і декарбоксилюється під впливом НАДФ<sup>+</sup>-залежної 6-фосфоглюконатдегідрогенази. У результаті утворюється п'ятивуглецевий цукор рибульозо-5-фосфат, виділяється СО<sub>2</sub> і виникає ще одна молекула НАДФ·Н<sub>2</sub>. На цьому закінчується перша фаза пентозофосфатного шляху:

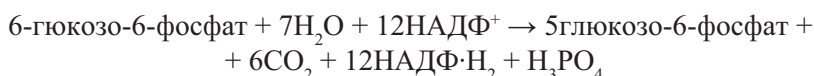


У другій неокислювальній фазі відбувається регенерація вихідного продукту – глюкозо-6-фосфату. Рибульозо-5-фосфат зворотно перетворюється або у свій альдоізомер – рибозо-5-фосфат, або в епімер – ксилульозо-5-фосфат.

У наступних реакціях при участі ферментів транскетолаз утворюється 3-фосфогліцеринний альдегід, цукор з 7 вуглецевими атомами – седогептульозо-7-фосфат, цукор з 4 вуглецевими атомами – еритрозо-4-фосфат, а також фруктозо-6-фосфат, що може ізомеризувати в глюкозо-6-фосфат. АТФ у реакціях ПФШ не утворюється.

При необхідності 3-фосфогліцеринний альдегід і фруктозо-6-фосфат можуть бути метаболізовані в процесі гліколізу.

За 6 оборотів ПФП може відбутися повне окислювання глюкозо-6-фосфату до СО<sub>2</sub>. При цьому із шести молекул глюкозо-6-фосфату п'ять регенерують і виділяється 6 молекул СО<sub>2</sub>. В узагальненому вигляді ПФШ можна записати у вигляді рівняння:



Якби 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub> передали протони в електронотранспортний ланцюг, то внаслідок окисного фосфорилування клітина одержала б 3 АТФ × 12 = 36 АТФ. Однак на початку ПФШ одна молекула АТФ може бути витрачена на фосфорилування глюкози. У такий спосіб загальний вихід міг би скласти 35 молекул АТФ, що наближається до енергетичного виходу гліколізу + цикл Кребса (38 молекул АТФ).

Як установлено, ПФШ особливо активний у тих клітинах і тканинах рослин, де йдуть процеси біосинтезу, тому НАДФ·Н<sub>2</sub> використовується не стільки в енергетичному обміні, скільки як відновлювач у реакціях синтезу жирних кислот, амінокислот і т. д. Особливо велике значення НАДФ·Н<sub>2</sub> у темний період доби, у нефотосинтезуючих клітинах.

Велике значення пентозофосфатного шляху в тому, що в ньому утворюються пентози, необхідні для біосинтезу нуклеїнових кислот, різних нуклеотидів. У ПФШ також утворюються цукри з кількістю вуглецевих атомів від 3 до 7. Серед них важливе місце належить еритрозо-4-фосфату, необхідного для синтезу шикимової кислоти – попередника ароматичних амінокислот, вітамінів, фітогормонів і інших фізіологічно

активних сполук. Пентозофосфатний окисний шлях дихання – це по суті зворотний до фотосинтетичного (відновного) цикл Кальвіна, тому деякі його проміжні продукти можуть брати участь у темновій фазі фотосинтезу.

Завершуючи розгляд різних дихальних циклів, слід зазначити, що гліколіз, цикл трикарбонових кислот, пентозофосфатний окисний шлях, гліоксилатний цикл – це система взаємозалежних процесів. Вони мають загальні субстрати і проміжні продукти, що здатні переходити з одного циклу в інший і там використовуватися. Який з циклів буде переважати в клітині, залежить від її функціонального стану й умов життя. Наприклад, в анаеробних умовах переважає гліколіз. Активність пентозофосфатного шляху зростає в несприятливих умовах: посуха, засолення ґрунту, калійне голодування, недостатнє освітлення, інфекція, старіння.

#### 4.7. Функціональні складові дихання

У 1970 р. роботами Мак-Крі, а також де Вітта було обґрунтовано уявлення про поділ дихання на дві функціональні складові: 1) дихання росту; 2) дихання підтримки.

**Дихання росту** забезпечує енергією процеси синтезу нових структурних сполук. Значення дихання росту пропорційне добовій сумі фотосинтезу або добовому приросту маси сухої речовини рослин. **Дихання підтримки** постачає енергією вже існуючу структурну організацію, дає енергію для відновлення молекул-ферментів, для підтримки іонних градієнтів у клітині, транспорту речовин тощо. Значення дихання підтримки пропорційне масі сухої речовини рослин. Відомо, що абсолютна швидкість споживання субстрату на процеси підтримки порівняно невелика – від 0,01 до 0,06 г вуглеводів на 1 г сухої маси за добу. Однак сумарні витрати на підтримку перевищують дихальні витрати на ріст у кілька разів. Витрати на дихання підтримки різко зростають у другій половині вегетації й у несприятливих умовах, до яких рослина змушена адаптуватися.

#### 4.8. Дихання і фотосинтез

Живі організми – це термодинамічні відкриті нерівноважні системи, що безперервно обмінюються речовинами й енергією з навколишнім середовищем. Вони мають потребу в постійному надходженні вільної енергії для процесів новоутворення, підтримки складної структурної організації і нерівноважного стану. Процес фотосинтезу – **це перший етап циклу обміну речовин і енергії** в зелених клітинах, при цьому поглинені кванти світла служать джерелом енергії. Синтезовані у світлових реакціях багаті енергією активні метаболіти АТФ, НАД $\cdot$ Н $_2$  у темнових реакціях перетворюються в багаті енергією, але малоактивні вуглеводи, жири, білки. Щоб клітина могла використовувати для біохімічної роботи енергію, накопичену в цих сполуках, необхідно їх енергію трансформувати в енергію макроергічних зв'язків АТФ. Саме такі перетворення відбуваються в процесі дихання – **другому етапі енергетичного циклу рослин**. У реакціях дихання водень органічних сполук активується при участі спеціальних

ферментів, концентрується в багатих енергією відновлених коферментах – НАД·Н<sub>2</sub>, НАДФ·Н<sub>2</sub>, ФАД·Н<sub>2</sub>, що передають атоми водню в електронотранспортний ланцюг. Переміщаючись по ЕТЛ, електрони втрачають свою енергію, тому що їхній рух по ЕТЛ сполучений із синтезом АТФ. Таким чином, обидва процеси – фотосинтез і дихання – пов'язані з перетворенням енергії й утворюють єдиний енергетичний цикл.

Загальні дихальні витрати за вегетацію у різних рослин складають 30–40 % засвоєного при фотосинтезі вуглецю. На перший погляд процеси фотосинтезу і дихання здаються протилежними. Фотосинтез відбувається на світлі у хлоропластах, при цьому накопичується енергія, поглинається і відновлюється СО<sub>2</sub>, синтезуються органічні речовини, виділяється кисень. Дихання від світла не залежить, відбувається в мітохондріях. При диханні органічні речовини окислюються з поглинанням кисню і виділенням енергії, СО<sub>2</sub> і води.

Однак ці процеси мають також багато загального. Обов'язковий учасник обох процесів – вода. При фотосинтезі вона служить донором водню для відновлення НАДФ<sup>+</sup>, а при диханні окислювання речовин відбувається за рахунок кисню води. Недарма В. І. Палладін назвав дихання “мокрим горінням”. Дихання і фотосинтез мають однакові проміжні продукти – 3-фосфогліцеринову кислоту, 3-фосфогліцериновий альдегід, фосфодіоксиацетон, фруктозо-1, 6-дифосфат, рибулозу, споріднені також ряд ферментів. У такий спосіб існує реальна можливість переключення з одного процесу на інший.

Дихання і фотосинтез поставляють клітині АТФ. Але в процесі фотосинтезу джерелом енергії для синтезу АТФ служить енергія сонячних променів, а в процесі дихання – енергія окислювання органічних речовин (субстратне й окисне фосфорилювання). Мітохондріальний АТФ використовується для забезпечення енергією різноманітних реакцій у різних частинах клітини. АТФ, синтезований у хлоропластах, призначений лише для внутрішнього використання.

В останні роки встановлено, що в посівах між фотосинтезом і диханням існує позитивна кореляція: інтенсивнішому фотосинтезу відповідає активніше дихання. Дихання є таким же фактором продуктивності, як і фотосинтез. Активність фотосинтезу залежить від донорно-акцепторних відносин, тобто від запитів зростаючих органів, а від дихання залежить транспорт асимілятів: воно постачає енергією транспорту по флоємі від органа донора до органа акцептора. Депонування асимілятів також відбувається за рахунок енергії дихання.

Співвідношення фотосинтезу і дихання в онтогенезі має велике значення для його продуктивності. Дослідженнями встановлено, що загальні дихальні витрати у різних рослин складають у середньому половину від асимільованого за період вегетації вуглецю.

В початкові фази вегетації співвідношення дихання і фотосинтезу зберігається приблизно на одному рівні чи трохи збільшується. До кінця вегетації частка дихання різко зростає за рахунок старіння фотосинтетичного апарату, збільшення частки гетеротрофних тканин і збільшення витрат на дихання підтримки. Спроби добору високопродуктивних генотипів рослин за низькою інтенсивністю дихання підтримки поки не дали позитивних результатів.

Фотосинтез властивий тільки організмам, що мають спеціалізовані органели – хлоропласти, тобто це процес унікальний. Дихання, навпаки, процес універсальний, властивий у тій чи іншій формі кожному окремому живому організму на Землі. Не-

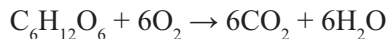
зважаючи на розмаїтість форм життя на Землі, механізми добування енергії для життя в процесі дихання у світі рослин і тварин майже однакові.

## 4.9. Інтенсивність дихання і його залежність від зовнішніх і внутрішніх факторів

### 4.9.1. Інтенсивність дихання, дихальний коефіцієнт

Дихання можна характеризувати за кількістю виділеного  $\text{CO}_2$  чи поглиненого  $\text{O}_2$ . Якщо вимірити кількість  $\text{CO}_2$ , виділеного 1 г рослинної маси за 1 годину, то одержимо величину, що характеризує **інтенсивність дихання**. Інтенсивність дихання вимірюють також за кількістю  $\text{O}_2$ , поглиненого за 1 годину 1 г рослинної маси. Інтенсивність дихання у різних об'єктів коливається в дуже широкому інтервалі – від 0,02–0,1 до 1750 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухої рослинної маси за 1 годину.

Відповідно до рівняння дихання, обсяги газів, що обмінюються при цьому процесі, однакові:

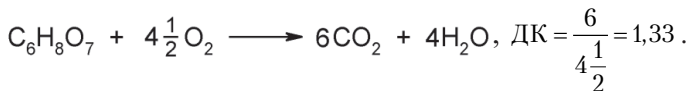


Однак це не завжди відповідає дійсності. Якщо одночасно визначати кількість виділеного  $\text{CO}_2$  і поглиненого  $\text{O}_2$ , і розрахувати їхнє співвідношення, то одержимо параметр, називаний **дихальним коефіцієнтом (ДК)**:

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

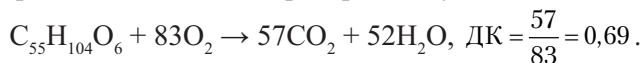
Якщо інтенсивність дихання – його кількісний параметр, то дихальний коефіцієнт – параметр якісний. ДК насамперед залежить від субстрату дихання. Основним дихальним субстратом у рослин служать вуглеводи, а саме глюкоза. Відповідно до вищенаведеного рівняння, у випадку, якщо дихальним субстратом є моносахарид, дихальний коефіцієнт буде дорівнювати одиниці. Так буде, якщо клітина цілком забезпечена киснем і процес дихання йде до утворення кінцевих продуктів  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ .

Дихальний коефіцієнт буде більший одиниці при диханні за рахунок речовин, що містять більше кисню, ніж вуглеводи. Такими сполуками, наприклад, є органічні кислоти. При диханні за рахунок лимонної кислоти дихальний коефіцієнт перевищує одиницю:



Але ДК може бути і менше одиниці, наприклад, при окислюванні ліпідів, у молекулі яких мало кисню і багато водню, отже, на окислювання “зайвого” водню необхідно більше кисню повітря.

Наприклад, при окислюванні гліцеролтриолеату:



Збільшення ДК спостерігається при перетворенні вуглеводів у жири, тому що при цьому в диханні використовується частина атомів кисню, що містяться в молекулі цукру. При зворотному перетворенні жирів у цукри (при проростанні насіння) ДК

буде менше одиниці. Дихальний коефіцієнт залежить і від інших причин, у тому числі від ферментативного апарату клітини, його здатності використовувати кисень.

Кількість енергії, що вивільняється при диханні, обернено пропорційна ДК: найбільше енергії дають ліпіди, найменше – органічні кислоти.

#### 4.9.2. Мінливість інтенсивності дихання в онтогенезі

Інтенсивність дихання в різних органах рослин, сортах, видах рослин різна, тому що обумовлена спадково. Вона залежить від особливостей рослинного організму, від його віку, походження, фізіологічного стану. Найбільшу швидкість дихання має проростаюче насіння. Інтенсивність дихання в коренях нижча, ніж у листках. Квіти дихають у 3–4 рази інтенсивніше, ніж листки. Пелюстки квітів – це видозмінені листки, але дихають у 18–20 разів інтенсивніше листків.

Листяні дерева дихають активніше хвойних, а в сукулентів швидкість дихання дуже низька. Швидкість дихання визначається також фізіологічною активністю тканин. Клітини камбію, що швидко діляться, флоємні клітини, що транспортують органічні речовини, поглинають близько  $200 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ , а малоактивні клітини деревини лише –  $15 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$  на 1 г сирої маси за годину.

Численними дослідженнями встановлено, що чим інтенсивніше дихання, тим, при рівних умовах, інтенсивніше росте окремих орган і рослина в цілому. Чим більше цитоплазми в клітинах молоді тканини, тим вища інтенсивність її дихання. В міру розвитку і старіння тканини відносний вміст у ній цитоплазми зменшується за рахунок зростання кількості целюлози, лігніну. У вакуолях накопичуються запасні речовини, а також токсичні продукти обміну, що веде до зниження інтенсивності дихання і гальмування росту. Загальна закономірність дихання в онтогенезі клітин, тканин, органів рослин полягає в тому, що на початку інтенсивність дихання росте, досягає максимуму, що майже відповідає періоду максимальної швидкості росту, а потім знижується. Частина рослин, що закінчили ріст, наприклад, старі листки, стебла, деревина мають невисоку інтенсивність дихання, але ніколи вона не доходить до нуля.

В онтогенезі більшості рослин бувають періоди значного зростання інтенсивності дихання. У соковитих плодів перед повним дозріванням спостерігається тимчасова (на 2–3 дні) активація дихання, що називають **клімактеричним підйомом дихання**. У цей період у плодах накопичується етилен, що, імовірно, активує синтез дихальних ферментів і впливає на проникність мембран для дихальних субстратів. Вивчення цього явища привело до його практичного застосування: соковиті плоди багатьох рослин (банани, томати й ін.) поміщують в атмосферу з етиленом з метою прискорення дозрівання. Сповільнити дозрівання плодів можна, витримуючи їх при зниженому парціальному тиску кисню, в атмосфері з високим вмістом  $\text{N}_2$  чи  $\text{CO}_2$ , при низькій температурі. Підйом дихання спостерігається і при пожовтінні листя.

#### 4.9.3. Вплив вологості

Вміст води в тканинах рослин має дуже сильний вплив на дихання. Від вмісту води залежить колоїдний стан цитоплазми, активність ферментів, відкривання порів, через які проходить газообмін.



При нестачі води в листі у першу чергу падає інтенсивність фотосинтезу, а невеликий водний дефіцит може навіть збільшувати інтенсивність дихання. Установлено, що в умовах водного стресу, як і при інших несприятливих умовах, зазвичай пригнічується дихання росту, як і сам процес росту, у той же час зростає дихання підтримки. Збільшення інтенсивності дихання підтримки підсилює постачання клітин метаболітами й енергетичними сполуками, необхідними для репараційних процесів, осмотичної адаптації, перерозподілу асимілянтів і т. д. Посилення дихання підтримки “вигідне” рослині, тому що дозволяє їй існувати в несприятливих умовах. Однак додаткова витрата вуглецю на дихання підтримки конкурує з використанням асимілянтів на ріст, а в умовах нестачі асимілянтів може загрожувати життєздатності рослин.

Збільшення вмісту води по-різному впливає на інтенсивність дихання окремих органів рослин, загального правила не існує. Багато досліджень виконано по вивченню впливу вологості на сільськогосподарську продукцію в зв'язку з проблемою її збереження. Водний режим тканин зерна, плодів, овочів дуже різний, однак для всіх них відомий вміст води, при якому інтенсивність дихання найнижча. Зерно в повітряно-сухому стані (10–12 % вологості) має мізерну інтенсивність дихання – приблизно 1,5 мг  $\text{CO}_2$  кг/рік. Уже при збільшенні вмісту води в зерні на 1–2 % інтенсивність його дихання зростає в 4–5 разів, а при збільшенні вологості до 20–30 % інтенсивність дихання росте в сотні і тисячі разів (рис. 4.8).

**Вологість насіння, при якій спостерігається різке зростання інтенсивності дихання, називається критичною.** У крохмалистого насіння вона дорівнює 14–15 %, а у олійного – 8–9 %. Збільшення вологості в зерні, при зберіганні, вище критичної веде до вивільнення тепла в процесі дихання, а якщо зерно зберігається високим шаром, то відбувається його псування в результаті самозигрівання. При цьому зерно втрачає частину своїх запасних речовин, схожість і стає непридатним для використання як посівний матеріал та для їжі.

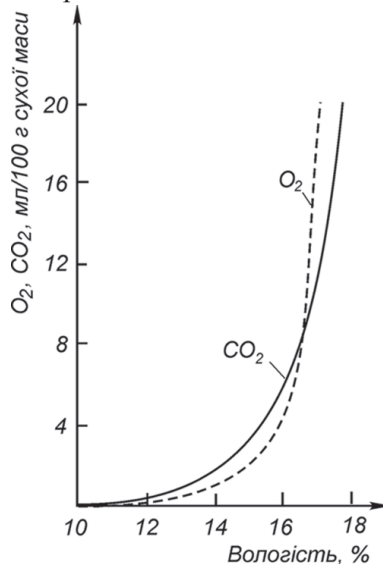


**Рис. 4.8.** Залежність інтенсивності дихання насіння проса від вологості в процесі зберігання (за В. Л. Кретовичем).

Протилежний процес поступового згасання дихальної активності спостерігається при дозріванні зерна, що зв'язано з його висиханням.

У листках рослин при збільшенні оводненості їхніх тканин знижується швидкість дихання. Причиною служить заповнення межклітинних просторів водою, що перешкоджає надходженню кисню в клітини. При зрошенні інтенсивність дихання в більшості рослин знижується, при посузі зростає за рахунок дихання підтримки. За тривалої посухи це може привести до значних втрат сухої речовини.

#### 4.9.4. Вплив температури

Вивчення температурної залежності дихання має дуже важливе значення, тому що температура сильно впливає на інтенсивність дихального метаболізму. Дихання рослин відбувається в широкому інтервалі температур від мінус 25 до плюс 50–60 °С. Реакцію дихання на певну температуру можна характеризувати за допомогою трьох кардинальних точок на кривій (мінімум, оптимум, максимум). При температурі нижче **мінімальної** дихання не відбувається. **Оптимум** – це температура, при якій дихання найбільше. При **максимальній температурі** дихання ще спостерігається. Положення кардинальних точок у різних видів рослин, а також в окремих органах, тканинах тієї ж самої рослини неоднакове. Положення кардинальних точок не фіксоване, воно змінюється протягом вегетаційного сезону, що вказує на адаптацію дихання рослин до закономірних змін температурних умов середовища. Відомо також, що всі рослини мають однакову інтенсивність дихання при середній температурі їхнього місцеперебування, тобто при тій температурі, до якої даний вид адаптований. У більшості рослин мінімальною температурою є 0 °С. Але ще М. О. Максимов установив, що в бруньках плодів дерев дихання спостерігається при –14 °С, а у хвої сосни – навіть при мінус 25 °С.

У певних межах залежність дихання від температури підкоряється правилу Вант-Гоффа: швидкість хімічної реакції при підвищенні температури на 10° приблизно подвоюється. Це збільшення швидкості реакції при підвищенні температури на 10 °С називають **температурним коефіцієнтом** і позначають  $Q_{10}$ . ( $Q_{10} = 2-4$ ). Величина  $Q_{10}$  коливається від 2 до 4. Однак у рослин це правило не завжди дотримується: в інтервалі температур від 0 до 20 °С  $Q_{10}$  дихання дорівнює 2–3, а при більш високій температурі найчастіше може знижуватися.

Оптимальна температура для дихання рослин дорівнює 35–40 °С, що на 5–10° вище оптимуму для фотосинтезу (рис. 4.9). Тому при високих температурах рослина інтенсивно витрачає органічні речовини, у той же час синтез їх майже припиняється, що приводить до зниження врожаю багатьох видів рослин. При температурі вище оптимуму інтенсивність дихання зменшується, що зв'язано з порушенням ферментативних процесів, нагромадженням шкідливих метаболітів, що ушкоджують мембрани. Максимальна температура для процесу дихання 50–60 °С.

Вплив температури на інтенсивність дихання зв'язаний із вмістом води в клітинах. При низькій вологості рослинних клітин вплив високих температур на інтенсивність дихання мінімальний. Практичним висновком з цього спостереження є необхідність зберігати насіння при мінімальній вологості, у цьому випадку вплив зростання температури на інтенсивність дихання і втрату органічних речовин буде

невеликим. Установлено також, що коливання температури викликає ріст інтенсивності дихання, тому насіння, бульби, коренеплоди необхідно зберігати при постійній температурі. Для кожного виду сільськогосподарської продукції температура збереження специфічна, зазвичай вона лежить у межах від 2 до 8 °С.

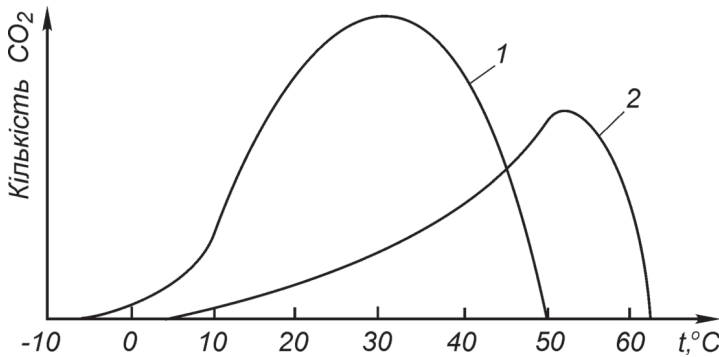


Рис. 4.9. Порівняння температурних кривих фотосинтезу (1) та дихання (2).

Дихання рослинних об'єктів, наприклад, пророслого насіння, супроводжується виділенням тепла, що може бути причиною його небезпечного самозігрівання. Однак при проростанні насіння у холодному ґрунті виділення тепла при диханні – корисний фактор. Відомо, що насіння ранніх сортів створюють навколо себе в ґрунті більш високу температуру. Збереженню тепла навколо насіння, що проростає, сприяє низька теплопровідність ґрунту.

При розпусканні квіток також підвищується температура. Ще Ж. Б. Ламарк спостерігав, що у деяких рослин температура квіток на 10–30 °С вища, ніж у навколишньому середовищі. Підвищення температури квіток важливе для їх запилення. У квітки, що при розкриванні розігріваються, особливо вночі, залітають погрітися комахи-запильники. В деяких суцвіттях тепло використовується для випаровування ароматизованих сполук.

**Утворення тепла (термогенез)** у квітках і суцвіттях зв'язують з особливим маловивченим диханням, яке називають **ціанідрезистентним** (стійким до ціаніду). Це дихання відбувається в термогенних тканинах суцвіть, які вимагають АТФ для здійснення метаболічних процесів. У цих тканинах кількість втраченого тепла (тобто енергії), що не запасється у формі АТФ, у 4,5 рази більша, ніж при звичайному диханні. Саме це надлишкове тепло і лежить в основі термогенезу.

#### 4.9.5. Вплив газового складу атмосфери

Для нормального проходження процесу дихання рослинам необхідний кисень. У великій концентрації кисень на дихання не впливає. Ще Д. А. Сабінін показав, що при зниженні вмісту кисню в повітрі з 21 до 9 % проростки пшениці продовжували виділяти CO<sub>2</sub> і поглинати O<sub>2</sub> майже з такою ж швидкістю, як і в повітрі звичайного складу. Лише зниження вмісту кисню до 3 % привело до сильного гальмування поглинання кисню. Пояснити це можна тим, що в диханні є

як анаеробні, так і аеробні процеси. Крім того, термінальна оксидаза аеробного дихання – цитохромоксидаза – має високу спорідненість до кисню і може функціонувати при його низькому парціальному тиску.

У процесі вегетації рослини іноді опиняються в умовах дефіциту кисню, наприклад, при затопленні. Б. Б. Вартапетян запропонував класифікацію рослин за їх стійкістю до анаеробних умов середовища з поділом їх на три категорії. **До першої відносяться рослини**, здатні існувати при повному дефіциті кисню в середовищі. До них відносяться проростаюче насіння рису, кореневищні пагони гігрофітів. **До другої категорії** відносяться рослини, корені яких живуть в анаеробних умовах, а кисень до них надходить із листків. Це водяні і болотні рослини, що живуть в умовах повного або часткового затоплення, наприклад, дорослі рослини рису. Листки у них відіграють роль своєрідних легень: кисень по міжклітинниках надходить до коренів, забезпечуючи нормальні умови для аеробного дихання. **До третьої категорії** відноситься переважна більшість культурних рослин, що не мають стійкості до аноксії (дефіциту кисню) і гинуть при його відсутності. Це ставить великі проблеми перед працівниками сільського господарства, меліораторами, селекціонерами.

Причини загибелі рослин при відсутності чи малому вмістові кисню в повітрі досить різноманітні. При відсутності кисню змінюється сам шлях розпаду глюкози, підвищується частка гліколізу в загальному диханні. При гліколізі утворюється мало АТФ, накопичуються спирти, що ушкоджують клітинні мембрани і збільшують їх проникність. Гальмування циклу Кребса через відсутність кисню викликає нестачу його проміжних продуктів, необхідних для клітинних біосинтезів. Короточасний вплив кореневої аноксії багато рослин витримують без серйозних наслідків, тривалий призводить до відмирання коренів і загибелі рослини.

При нагромадженні в середовищі високого вмісту  $\text{CO}_2$  знижуються і майже зупиняються процеси дихання і росту. Таке нагромадження вуглекислоти спостерігається в насінні з дуже щільною шкіркою. Воно не проростає, якщо механічно не пошкодити шкірку. Насіння бур'янів не проростає багато років і не втрачає схожості саме через нагромадження вуглекислоти під шкіркою. Вуглекислий газ у підвищеній концентрації має певну наркотичну дію і служить одним з факторів стану спокою насіння. В останні роки  $\text{CO}_2$  як наркотичний засіб стали використовувати при зберіганні плодів і насіння. У замкнутому просторі  $\text{CO}_2$  зупиняє розмноження фітопатогенних грибів, бактерій, сповільнює процеси старіння і розпаду плодів.

#### 4.9.6. Вплив інших факторів

Умови мінерального живлення виявляють помітну дію на інтенсивність дихання. Відомо, що нестача мінеральних елементів веде до руйнування мітохондрій, ушкодження окислювального фосфорилування і гальмування дихання. Однак дефіцит калію підсилює інтенсивність дихання, що зв'язують з порушенням азотного обміну й утворенням токсину путресцину, що активує дихання при інтоксикації тканин. Мінеральні елементи (Fe, Zn, Si, Mn, Mg) необхідні для біосинтезу і функціонування

дихальних ферментів. Зв'язок між мінеральним живленням і диханням полягає ще й у тім, що рослина одержує від процесу дихання іони  $\text{H}^+$  і  $\text{HCO}_3^-$ , необхідні для процесу поглинання мінеральних елементів.

Механічне ушкодження рослин під час збирання врожаю (розрізування бульб, коренів, стебел) викликає збільшення інтенсивності дихання у 2–3 і більшу кількість разів. Розрізані бульби картоплі мали в 10 разів вищу інтенсивність дихання, чим неушкоджені. Ушкодження рослин під час збирання приводить до великих втрат. Наприклад, зрубані стебла цукрової тростини за 15 днів лежання в полі втратили до 54–84 % цукру внаслідок активації інтенсивності дихання.

Дія світла на дихання в зелених рослин вивчена ще недостатньо, через те що одночасно з диханням відбувається фотосинтез. Однак відомо, що серед ферментів дихання є такі, що активуються світлом. У дослідях з незеленими рослинами було встановлено, що флавінові ферменти, цитохроми, що працюють у складі дихального ланцюга, активуються синім світлом. Ультрафіолетові промені поглинаються амінокислотою тирозином – складовою частиною ферментних білків. Імовірно, що світло може виступати як регулятор активності ферментів дихання у рослин. В останні роки виявлено специфічне світлове дихання рослин (фотодихання). **Фотодихання** – індуковане світлом поглинання  $\text{O}_2$  і виділення  $\text{CO}_2$ , що спостерігається тільки в зелених клітинах (див. розділ “Фотосинтез”). Інтенсивність фотодихання росте при підвищенні освітлення.

#### 4.9.7. 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. Однак потрібно вважати, що оптимальні умови збереження для кожного виду плодів і овочів специфічні і їх визначають експериментально.

Майже у всіх випадках необхідно зберігати зерно і плодоовочеву продукцію при вологості нижче критичної. Для зерна 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, що ще більше стимулює дихальні процеси. У зерні, що лежить товстим шаром, починається процес самозігрівання. Зерно повністю втрачає посівні і харчові властивості і лишається придатним, у кращому випадку, для використання в спиртовій промисловості.

Однак вологе зерно (з вологістю не вище 18 %) можна зберігати при зниженій температурі. При зниженні температури на кожні 10 °C інтенсивність дихання знижується не в 2 рази, а в 5–10 разів. Перед посівом для активування дихання і метаболічних процесів таке зерно має потребу в повітряному обігріві (витримці при температурі 40–50 °C певний час).

Спеціальних умов вимагає зберігання плодоовочевої продукції, що має високу природну вологість. Гальмування дихання – один з вирішальних факторів її успішного зберігання. Відомо багато способів впливу на дихальну активність

плодів і овочів, але не всі вони гарантують збереження якості продукції. Так, 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. Це особливо небезпечно для недоспілих плодів. Овочі досить стійкі до низьких концентрацій кисню, зниження її до 4–5 % для багатьох їхніх тканин ще не означає переходу до анаеробіозу. Найбільш стійкі до нестачі кисню бульби картоплі, що мають і в аеробних умовах низьку інтенсивність дихання. Найменш стійкий до анаеробіозу артишок, а морква займає проміжне положення. Моркву доцільно зберігати при підвищеній концентрації  $\text{CO}_2$ , що сприяє зберіганню і не погіршує якості продукції. Яблука і груші в атмосфері, збагаченій  $\text{CO}_2$ , не перестигають, що продовжує термін їх зберігання. Однак у багатьох об'єктів надмірне накопичення  $\text{CO}_2$  викликає серйозні порушення в обміні речовин, підсилюючи нагромадження органічних кислот, руйнуючи аскорбінову кислоту і т. п. У таких умовах швидко псуються апельсини, білоголова капуста, цибуля, тому що вони вимагають при зберіганні активної аерації.

Зберігання плодовоовочевої продукції в технічному азоті вільне від недоліків, властивих зберіганню в атмосфері, бідній киснем і багатій вуглекислим газом. Так, молода цибуля може зберігатися в такій атмосфері (азот +0,5 %  $\text{O}_2$ ) протягом 6–7 місяців, не втрачаючи при цьому здатності до росту. Азот придатний для найбільш повноцінного зберігання багатьох видів плодів і овочів, але концентрація кисню при цьому встановлюється для кожного конкретного 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. Чим нижча температура зберігання, тим повільніше протікають окисні процеси. Однак у холодильнику не можуть зберігатися на одній полиці різні плоди й 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. Це, імовірно, майже єдиний спосіб тривалий час користуватися продуктами з тими ж поживними властивостями, які вони мали відразу ж після збирання, оскільки дихання і метаболічні процеси в них цілком зупинені. Ще ефективніше висушування (сублімація) заморожених продуктів.

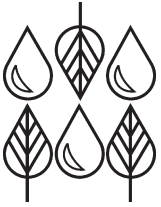
Як відомо, активування і гальмування росту вегетативних органів рослин відбуваються за допомогою фітогормонів і інгібіторів росту. В основі впливу цих сполук лежить регуляція окисних процесів. Так гетероауксин у низьких концентраціях ( $10^{-5}$  –  $10^{-6}$  М) стимулює ріст і інтенсивність дихання листків і стебел, збільшує



частку пентозофосфатного шляху перетворення глюкози, що поставляє різноманітні напівфабрикати для клітинних біосинтезів. Високі концентрації фітогормонів знижують окисну активність тканин, тому стимулювання росту не відбувається.

Інгібітори й отрути (2, 4-динітрофенол, іодацетат, фенолмеркурхлорид, трийодбензойна кислота й ін.) пригнічують дихання, гальмують транспорт і активність ауксинів. У ряді випадків це використовують на практиці. Так, обробка посівів цукрового буряка 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. Гідразид малеїнової кислоти за хімічною природою близький піримідиновій основі – урацилу, однак не замінює його при синтезі РНК. Гальмування синтезу РНК пригнічує ріст, але не заважає відкладенню речовин в запас, тому обробка рослин гідразидом малеїнової кислоти перед збиранням приводить до збільшення їх продуктивності.

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.



## 5. ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН

### 5.1. Значення води в життєдіяльності рослин

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

В. В. Полевой (1989) виділяє наступні її функції на рівні цілісного рослинного організму:

1. Водне середовище поєднує всі частини організму, починаючи від молекул у клітинах і завершуючи тканинами й органами, у єдине ціле. В тілі рослини водна фаза являє собою безперервне середовище на всьому протязі від вологи, що витягається коренями з ґрунту, до поверхні поділу “рідина – газ” у листку, де вона випаровується.
2. Вода – універсальний розчинник для всіх полярних речовин. Такі речовини називають **гідрофільними**. Сполуки, що погано чи зовсім не розчиняються у воді, називають **гідрофобними**. Однак у водному середовищі їх молекули зливаються, набуваючи упорядкованої структури і певної форми.
3. Вода бере участь в упорядкуванні структур у клітині. Саме вона визначає конформацію білків, укладання фосфоліпідів у біологічних мембранах і т. д.
4. Вода – метаболіт і безпосередній компонент біохімічних процесів. Так, при фотосинтезі вода є донором електронів. При диханні, наприклад, у циклі Кребса, вода бере участь в окислювально-відновних процесах. Вода необхідна для гідролізу і багатьох реакцій біосинтезу.
5. Вода – головний компонент у транспортній системі вищих рослин: у судинах ксилеми й у ситоподібних трубках флоєми, при переміщенні речовин по симпласту й апопласту.
6. Вода – терморегулятор рослинного організму. Маючи високу теплоємність і низьку теплопровідність, вона захищає клітини від різких температурних коливань зовнішнього середовища, що сприяє протіканню біохімічних процесів і знижує небезпеку їх порушення.
7. Вода – надійний амортизатор при механічних впливах на організм.
8. Завдяки явищам осмосу і тургору вода забезпечує пружний стан клітин, забезпечуючи певну форму не тільки їм, але й органам усієї рослини.
9. Вода є середовищем для життя багатьох, у тому числі і рослинних, організмів. Для спорових рослин вона є необхідним середовищем при статевому розмноженні.
10. Нестача води є чинником природного добору. Так, зміни морфології ксерофітів, спрямовані на ощадливу витрату води, часто здаються “чудом винахідливості” природи.

## 5.2. Структура води та її властивості

### 5.2.1. Молекулярна будова води

Лауреат Нобелівської премії Альберт Сент-Дьєрдьї писав, що вивчення структури води занурює дослідника у світ чарівний і фантастичний. Адже майже все різноманіття властивостей води і незвичайність їх прояву в кінці кінців визначаються фізичною природою атомів кисню і водню, а також способом їх об'єднання в молекулу.

У молекулі води, що складається усього з трьох атомів –  $\text{H}_2\text{O}$  – ядра водню і кисню так розташовані відносно один одного, що утворюють немов би рівнобедрений трикутник – з порівняно великим ядром кисню у вершині і двома дрібними ядрами водню в основі (рис. 5.1, а).

Електронна хмара молекули, утворена п'ятьма парами електронів, розподілена так (рис. 5.1, б), що внутрішня пара оточує ядро кисню, дві зовнішні пари нерівномірно поділені між атомами кисню і водню, прагнучи більше до кисню, а інші дві пари не ділять кисень з воднем, і їх заряди залишаються частково некомпенсованими. Таким чином, у молекулі води виявляється чотири полюси зарядів: два негативних – за рахунок надлишку і два позитивних – унаслідок нестачі електронної щільності з частково оголених ядер водню – протонів.

Ці заряди можна умовно уявити розташованими у вершинах частково перекрученого тетраедра (рис. 5.1, в). Унаслідок такої асиметричності розподілу зарядів молекула води має чітко виражені полярні властивості – вона є диполем.

Під впливом диполів води на поверхні занурених у неї речовин міжатомна чи міжмолекулярна сила послаблюється у 80 разів. Така властивість із усіх відомих нам речовин притаманна тільки воді. Цим і пояснюється її здатність бути універсальним розчинником.

Оскільки в молекулі води електрони міцніше зв'язані з атомом кисню, відбувається процес **іонізації**, внаслідок якого відщеплюються протони. При цьому спостерігається дисоціація молекул води на іони водню ( $\text{H}^+$ ) і гідроксиду ( $\text{OH}^-$ ). Однак вільний іон  $\text{H}^+$  не може самостійно існувати, а тому швидко гідратується молекулою води з утворенням іону гідроксонію:  $\text{H}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_3\text{O}^+$ . Сумарна реакція являє собою перехід протона від однієї молекули води до іншої й утворення іонів гідроксонію і гідроксиду:  $\text{H}_2\text{O} + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_3\text{O}^+ + \text{OH}^-$ . Для простоти викладу іон гідроксонію звичайно позначають як  $\text{H}^+$ .

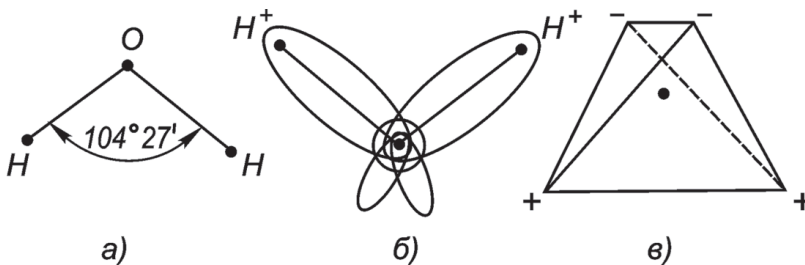


Рис. 5.1. Будова молекули води:

а – кут між зв'язками О – Н; б – структура хмари молекули; в – розташування полюсів заряду.

Власне вода в чистому вигляді містить дуже малу кількість іонів. Так, у 1 т води навряд чи набереться більш 2 мг іонів, з 1 млрд молекул води, що дисоціювали при звичайній температурі, виявляються лише дві. Отже, “допомагаючи” контактуючим з нею молекулам розкладатися на іони, сама вода виявляє велику стійкість.

Важливою характеристикою води є її **інертність**. Вода хімічно не змінюється під дією більшості тих сполук, які вона розчиняє і не змінює їх самих. Це важливо для живих організмів, оскільки необхідні їх тканинам поживні речовини надходять у водних розчинах у порівняно мало зміненому вигляді.

Високу розчинюючу здатність води пояснює ще одна її властивість, яка рідко зустрічається в неорганічних сполуках. Молекули води займають найрізноманітніші положення відносно одна одної, зближаючись протилежними зарядами. І тоді виникають електростатичні взаємодії чи молекулярні водневі зв'язки між ядрами водню і неподіленими електронами кисню, насичуючи електронну недостатність водню однієї молекули води і фіксуючи його стосовно кисню іншої молекули. Тетраедрична форма електронної хмари дозволяє утворити чотири водневі зв'язки для кожної молекули води, яка завдяки цьому може асоціювати з чотирма сусідніми (рис. 5.2). Водневі зв'язки у багато разів слабкіші ковалентних, і при звичайному тепловому русі молекул вони постійно виникають і руйнуються (час напівжиття їх складає  $1 \cdot 10^{-9}$  с). Макромолекулярна структура води з великою кількістю порожнин дозволяє їй, розірвавши водневі зв'язки, приєднувати молекули чи іони інших речовин і тим самим сприяти їх розчиненню.

Усі ці особливості молекулярної структури води є причиною того, що вона не підпорядковується багатьом фізико-хімічним закономірностям.

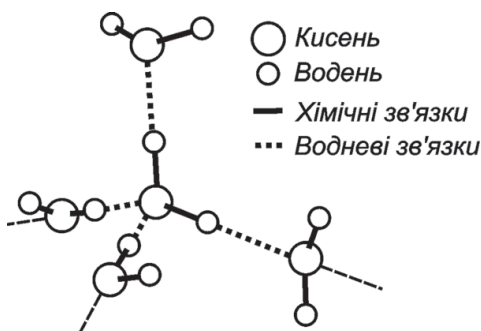


Рис. 5.2. Схема взаємодії молекул води.

### 5.2.2. Особливості структури води у твердому і рідкому станах

У структурі льоду за нормальних умов його одержання кожна молекула води оточена чотирма іншими, котрі утворюють тетраедр, у центрі якого розташовується молекула води, зв'язана чотирма водневими зв'язками з молекулами води, розташованими у вершинах тетраедра. У цілому виходить гексагональна кристалічна структура льоду.

Середня відстань між атомами кисню для льоду складає 0,276 нм. При плавленні льоду відстань між атомами кисню збільшується (при 15 °С вона дорівнює 0,290 нм).

Одночасно руйнується до 15 % водневих зв'язків. Замість 12 найближчих молекул у кожної молекули води виявляються від 3,4 до 4,5 сусідніх молекул.

Щодо структури рідкої води існує дві групи гіпотез. До **гіпотез першої групи** відноситься уявлення О. Я. Самойлова про те, що рідка вода має однорідну (ажурну) льодоподібну структуру, у порожнечях якої знаходяться мономерні молекули води, що не мають, чи мають мале число, водневих зв'язків. Структура льодоподібного каркасу води може порушуватися тепловим рухом молекул і іонами, що перевищують розміри порожнечі ( $K^+$ ,  $Rb^+$ ,  $Cs^+$ ), тоді як  $Ae^{3+}$ ,  $Li^+$ ,  $OH^-$ ,  $SO_4^{2-}$  зміцнюють однорідну структуру води. Тепловий рух молекул води здійснюється по порожнинах каркасу, не зв'язаних одна з одною водневими зв'язками.

Відповідно до **гіпотез другої групи** вода являє собою рівноважну суміш льодоподібних утворень і мономерних молекул. У рідкій воді поява ділянок (кластерів, роїв), об'єднаних взаємодіючими водневими зв'язками, чергується з ділянками, де водневі зв'язки відсутні чи реалізовані лише частково.

Об'єднання і руйнування таких зв'язків розглядається як кооперативний процес. **Кооперативними називаються такі системи**, у яких зміни, що відбуваються на одній ділянці, поширюються на всю систему чи значну її частину. При утворенні водневих зв'язків між молекулами води відбувається зсув електронів, що взаємодіють із протонами інших молекул. Це підсилює поляризацію молекул води завдяки перерозподілу щільності зарядів з іншою молекулою, унаслідок чого відбувається кооперування молекул у рій. Час життя їх у роях складає  $10^{-10} \cdot 10^{-11}$  с. Потім структура води руйнується внаслідок теплового руху, і виникає нова з іншим розподілом роїв. Звідси назви “**мерехтливі кластери**”, “текучі кластери”, “рої”. Передбачається, що в утворенні роїв бере участь до 2/3 усіх молекул води, що знаходяться в рівновазі з навколишніми молекулами.

Отже, між наведеними гіпотезами немає принципових відмінностей. Загально для них таке: існування двох типів структур – з *упорядкованою орієнтацією молекул* (льодоподібна структура, кластери) і *неупорядкованою структурою* з маленькою кількістю водневих зв'язків; руйнування впливу теплового руху молекул на структуру води; кооперативні властивості води (В. В. Полевой, 1989).

### 5.2.3. Фізичні властивості води

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

Відомо, що всі речовини при нагріванні збільшують свій об'єм з одночасним зменшенням щільності. Однак при тиску 0,1013 МПа (1 атм.) в інтервалі від 0 до 4 °С при збільшенні температури обсяг води зменшується і максимальна щільність спостерігається при 4 °С (при такій температурі 1 см<sup>3</sup> води має масу 1 г). При замерзанні об'єм води зростає на 11 %, а при таненні льоду при 0 °С також різко зменшується. Зі збільшенням тиску температура замерзання її знижується.

**Температура кипіння і замерзання.** Вода – гібрид кисню і за своєю молекулярною будовою подібна гібридам елементів VI групи періодичної системи Менделєєва, наприклад, гібриду сірки –  $H_2S$ , селену  $H_2Se$  і телуру –  $H_2Te$ . Зміни температур замерзання і кипіння води графічно представлена на рисунку 5.3.

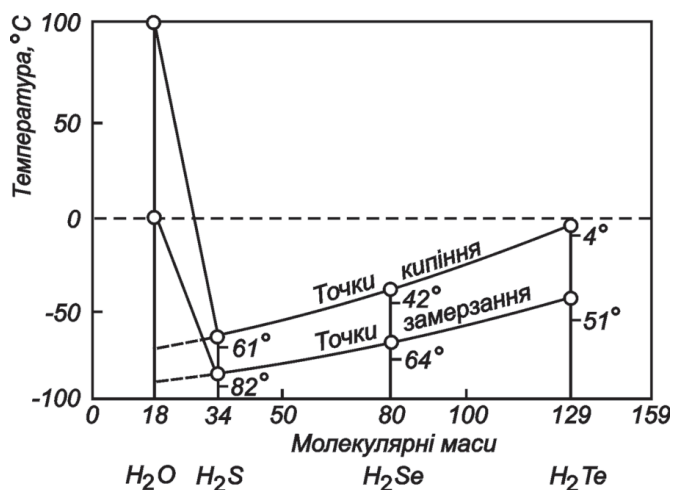


**Рис. 5.3.** Аномалії точок кипіння і замерзання води у порівнянні з іншими сполуками водню, що характеризуються аналогічною молекулярною структурою.

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

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

Щоб випарувати воду, необхідна величезна кількість тепла —  $2258,5\text{Дж/м}$ , що потрібно для руйнування її міжмолекулярної структури. При зворотних переходах — перетворення пари у воду і води в лід — з кожного грама води виділяється еквівалентна кількість тепла. Саме тому для захисту плодкових рослин від весняних заморозків використовують дощові крапельки води, що, осідаючи на органах рослин, перетворюються в лід, передаючи їм тепло.

**Теплоємність.** Величина теплоємності води (тобто кількість теплоти, необхідна для підвищення температури на  $1^{\circ}\text{C}$ ) у 5–30 разів вища, ніж в інших речовин. Це придає воді чудову особливість: у порівнянні з іншими речовинами вона здатна сприймати набагато більше тепла, істотно не нагріваючись. Однак теплоємність води аномальна не тільки за величиною, незвичайна і її температурна зміна: в інтервалі від  $0^{\circ}$  до  $37^{\circ}\text{C}$  вона падає і тільки після цього вже починає підвищуватися. У протилежній частині температурної шкали виявлено аналогічний мінімум при температурі біля  $-20^{\circ}\text{C}$ .

**Поверхневий натяг, когезія і адгезія.** Молекули, що знаходяться усередині маси води, зазнають притягання сусідніх молекул у всіх напрямках. Сила цього зчеплення (когезія) досягає 300–350 атм. Якщо ж молекула розташована на поверхні, то таке зче-



плення можливе тільки в нижній півсфері навколо молекули. Таким некомпенсованим притяганням створюється плівка **поверхневого натягу**, сила зчеплення молекул у якому складає 0,72 мН/см (вище тільки у ртуті – 5 мН/см). Вода має також високу здатність змочувати тверді тіла, тобто прилипати до них при зіткненні. Таке явище називають **адгезією**. При вивченні його було встановлено, що всі численні речовини, що легко змочуються водою, мають у своєму складі молекули з атомами кисню. Цей варіант пояснює природу адгезії: енергетично неврівноважені молекули поверхневого шару води одержують можливість утворювати додаткові водневі зв'язки з “чужими” атомами кисню.

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

### 5.3. Стан води у клітині

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

Н. В. Пільщикова (1990) пропонує змінити стану води у клітині розглядати на різних рівнях: молекулярному, мембранному, клітинному та цілісної рослини.

**Рівень взаємодії молекул води з іонами.** При цьому відбувається орієнтування диполів води в електричному полі іонів. Дослідженнями О. Я. Самойлова (1957) встановлено, що одні іони знижують трансляційний рух води, інші, навпаки, його підсилюють. У першому випадку мають на увазі *позитивну гідратацію*, в іншому – *негативну*. Позитивну гідратацію викликають іони  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Li^{+}$ ,  $Na^{+}$ ,  $SO_4^{2-}$ , негативну – іони  $K^{+}$ ,  $Cs^{+}$ ,  $NH_3^{+}$ ,  $Cl^{-}$ ,  $I^{-}$ ,  $NO_3^{-}$ .

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

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

Гідратація іонізованих ( $-NH_3^{+}$ ,  $-COO^{-}$ ) та гетерополярних ( $-COOH$ ,  $-OH$ ,  $-C(=O)-H$ ,  $>C=O$ ,  $>NH$ ,  $-NH_2$ ,  $-CONH_2$ ,  $-SH$ ) груп полягає в електростатичному притягненні молекул води. Між вказаними видами гідратації існують лише кількісні відмінності. Ступінь гідратації залежить від кількості цих груп на поверхні макромолекул, характеру їх розташування й відповідності структурі води. В основі полімолекулярної гідратації лежить кооперативний характер утворення водневих зв'язків.

Розрізняють дві категорії зв'язаної води: **необоротно зв'язана** – моношар гідратної оболонки, де рухомість молекул порівняно з чистою водою знижена

на 3–4 порядки; **менш міцно зв'язана** вода двох наступних шарів молекул, де рухомість води знижена на два порядки.

Кількість гідратної води у білків становить близько 0,3 г на 1 г білка. На гідратацію високополімерних речовин впливає рН середовища, яке визначає кількість іонізованих груп. Найменшою гідратація буде в ізоелектричній точці. Віднімання у білків зв'язаної води супроводжується зміною третинної структури макромолекул, що визначає індивідуальність та функції білків.

Взаємодія гідрофобних груп білка, наприклад решток аланіну, валіну, фенілаланіну, супроводжується послабленням їх взаємодії з водою. Явище, коли молекули води немовби виштовхуються із сфери, у якій виникає збільшення неполярних частин поліпептидних ланцюгів, що також стабілізує її структуру, називається **гідрофобною гідратацією**.

**Імобілізація води** – механічний захват води при конформаційних змінах макромолекул чи їх комплексів. При цьому вона опиняється поміщеною у замкненому просторі усередині макромолекули чи між макромолекулами. Частина такої води може брати участь у гідратації. Фізичні властивості останньої (більшої) частини майже не відрізняються від властивостей вільної води. Отже, з фізичної точки зору ця частина іммобілізованої води вважається водою з незмінними властивостями, тобто вільною. Оскільки така вода замкнена в якомусь малому просторі, вона не може вийти з нього, а тому не бере участі в загальному водообміні клітин. Показано, що при висушуванні насіння ця вода зберігалася навіть після випаровування гідратної води крохмалю. Вважається, що наявність іммобілізованої води зумовлює збереження життєздатності зародків насіння.

**Рівень мембран.** При переході до складніших структур можливості взаємодії води з неводними компонентами розширяються. Мембрани містять 25–30 % води, причому вона зв'язана не лише з білками, а й з полярними частинами ліпідів. У формуванні мембран вода відіграє структуроутворювальну роль. Це свідчить про те, що суворо орієнтовані ліпідні міцели утворюються лише у її присутності в результаті гідрофобних взаємодій неполярних частин молекул. Існує модель будови мембрани, де поверхневий шар являє собою структуровану воду. Внаслідок зневоднення відбувається зміна структури мембрани, закриття гідрофільних пор та зниження проникності (рис. 5.4).



Рис. 5.4. Схема фрагментів оводненої (а) і зневодненої (б) мембрани:

1 – ліпідні компоненти мембрани; 2 – інтегральні білки; 3 – структурована вода;  
4 – вільна вода; 5 – гідрофільна пора.

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

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

Вода у клітинах утримується за рахунок осмосу та набухання біоколоїдів. Навіть при наявності води нижче критичного рівня значна її кількість утримується частками гідратованих колоїдів, а також зв’язується гідратованими іонами та молекулами. Питома вага внутрішньоклітинної води, що перебуває у зв’язаному стані, дуже мінлива й залежить від виду, місцеположення та органу рослин, загального вмісту води у рослинних тканинах. У зрілій рослинній клітині можна виділити три основних компоненти, що різняться за станом води: клітинні стінки, протопласт, вакуоль. Об’єм води у клітинних стінках становить до 10 % об’єму листка, обводненість органел цитоплазми – 65 %, а гіалоплазми – 95–98 %. У ядрі міститься 20–30 %, в хлоропластах – 14–20, у мітохондріях – 5–7 % води протопласта. Вакуолі молодих коренів пшениці містять 75 % усієї клітинної води, оболонки – 20 % та цитоплазма – близько 5 %.

Водобмін органел клітин має автономний характер. Так, набухання мітохондрій при порушенні окислювального фосфорилування відбувається при зниженні обводненості клітин вузла кущення озимих під час другої фази загартування; хлоропласти також мають здатність набухати при зневодненні клітин листка.

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

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

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

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

## 5.4. Водний обмін рослинних клітин

### 5.4.1. Термодинамічні основи водного обміну

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

**Дифузію** можна визначити як рух молекул чи іонів з області з високої концентрації в область із нижчою концентрацією, – іншими словами, як рух по **градієнту концентрації**. Вона зв’язана з безладним і спонтанним тепловим рухом окремих молекул чи іонів і може йти одночасно в різних напрямках.

Наявність у клітинах мембран з вибіркою проникністю, а саме – плазмалемі і тонопласту, є перешкодою для деяких речовин, ускладнює процеси дифузії. Стосовно води, у цьому випадку, говорять про особливий вид дифузії – осмос. **Осмос** (від грецьк. *ōsmos* – поштовх, тиск) – це одnobічна дифузія молекул води через напівпроникну мембрану з ділянки з низькою концентрацією розчиненої речовини в ділянки з більшою концентрацією. Осмос обумовлений прагненням системи до термодинамічної рівноваги і вирівнювання концентрацій розчину з обох сторін мембрани. Таким чином, будь-яка осмотична система припускає наявність мембрани, проникної у першу чергу для молекул води (розчинника і двох розчинів різної концентрації, розділених цією мембраною) (рис. 5.5). Розчин з більшою концентрацією стосовно розчину з меншою концентрацією є **гіпертонічним**, а розчин з меншою концентрацією стосовно розчину з більшою концентрацією розчиненої речовини – **гіпотонічним**. У цих умовах буде спостерігатися реальне переміщення молекул води через мембрану з гіпотонічного розчину в гіпертонічний шляхом осмосу. Це відбувається доти, доки не наступить рівновага, і розчини стануть **ізотонічними** (рівними за концентрацією).

Осмос характеризується **осмотичним тиском** ( $P$ ) – це такий гідростатичний тиск, який потрібно прикласти до розчину з більшою концентрацією, щоб запобігти осмотичному надходженню в нього води. Чим вища концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск. Виміряти його як реальний тиск можна тільки у приладі, який називають **осмометром**. У звичайних умовах осмотичний тиск розчину – це потенційний тиск, тому замість терміну “осмотичний тиск” часто вживають термін **осмотичний потенціал** ( $\pi$ ). Чим більша концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск і тим нижчий його осмотичний потенціал, тому останній умовно вважають величиною негативною. Для молярного розчину сахарози, наприклад, при 20 °C осмотичний тиск складає +3510 кПа, а осмотичний потенціал – (–3510 кПа). Для розрахунку осмотичного потенціалу використовують формулу:

$$\pi = -RTC_p,$$

де  $R$  – газова постійна (0,082),

$T$  – абсолютна температура;

$C$  – концентрація розчину в молях;

$i$  – ізотонічний коефіцієнт Вант-Гоффа, рівний  $1 + \alpha (n - 1)$ ,

де  $\alpha$  – ступінь електролітичної дисоціації;

$n$  – кількість іонів, на яку розпадається молекула електроліту (для неелектролітів  $i = 1$ ).

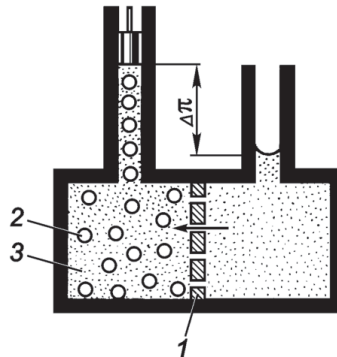


Рис. 5.5. Осмотична система:

1 – два компартменти, розділені напівпроникною мембраною; 2 – частки розчиненої речовини, що не проникають через пори; 3 – проникаючі частки розчинника (води); стрілкою показаний напрямок руху води.

У наш час фізіологи рослин для опису тенденцій молекул води до переміщення з однієї ділянки в іншу часто користуються поняттям **водяний потенціал ( $\Psi$ )**. Він виражає здатність води в даній системі виконати роботу, у порівнянні з тією ж роботою, яку за тих самих умов виконала б чиста вода. Здатність виконувати роботу у води знижується в міру збільшення концентрації розчину, тому що при гідратації іонів чи молекул ступінь свободи молекул води і їх активність зменшуються. Умовно прийнято вважати, що при звичайному атмосферному тиску водяний потенціал хімічно чистої води дорівнює нулю. Отже, усі розчини будуть мати нижчий водяний потенціал, і величина  $\Psi$  буде негативною. Тепер поняття “осмос” можна визначити по-іншому: це переміщення молекул води через напівпроникну мембрану, спрямоване з ділянки з вищим водяним потенціалом в ділянку з нижчим водяним потенціалом. При нормальному атмосферному тиску водяний потенціал розчину звичайно визначають за осмотичним потенціалом і виражають в одиницях тиску:

$$\Psi_{\text{розчину}} = -\pi_{\text{розчину}}$$

Таким чином, дану величину можна розглядати як прагнення води залишити дану систему, і чим вищий буде водяний потенціал, тим більше буде це прагнення. Це дозволяє оцінити не тільки переміщення води з однієї клітини в іншу, але, наприклад, і з ґрунту в корінь, з листка в атмосферу чи з ґрунту в атмосферу. Можна сказати, що через рослини вода просувається по безупинному градієнту водяного потенціалу від ґрунту до атмосфери.

#### 5.4.2. Рослинна клітка як осмотична система

Завдяки наявності в клітинному соку осмотично активних речовин (солі, цукри, органічні кислоти й ін.) вода за законом осмосу прагне потрапити в клітину. Силу, з якою вода входить у неї, називають **всмоктувальною силою ( $S$ )**. Величина ця визначається осмотичним потенціалом клітинного соку і тотожна водяному потенціалу клітини. Поглинання клітиною води приводить до збільшення об'єму клітинного вмісту, що спричиняє гідростатичний тиск на клітинну стінку. Такий тиск називається **тургорним тиском ( $T$ )**, а напружений стан клітинної стінки – **тургором**.

Полісахаридна клітинна стінка має певну еластичність і може розтягуватися обмежено, тому згодом вона починає чинити опір поглинанню води. Отже, клітини поглинають воду із силою, рівною різниці між осмотичним потенціалом клітинного соку і протитиском клітинної стінки (тобто різниці між здатністю і можливістю). Оскільки протитиск клітинної стінки чисельно дорівнює тургорному тиску, то рівняння сисної сили набуває такого вигляду:

$$S = \pi - T.$$

При повному насиченні клітини водою осмотичний тиск буде дорівнювати тургорному тиску, а всмоктувальна сила наближається до нуля. З випаровуванням води з клітини обсяг її зменшується, тургорний тиск знижується, а осмотичний потенціал зростає, отже, збільшується і всмоктувальна сила. Клітина в такому стані здатна інтенсивніше поглинати воду. При великій втраті води протопласт клітин продовжує зменшуватися в об'ємі і тягне клітинну стінку за собою. Зовні це проявляється в утворенні на поверхні клітин хвилеподібних вигинів (рис. 5.6). Таке явище називається **циторизом**. У цьому випадку пружність клітинної стінки прагне розтягти протопласт і тургорний тиск стає величиною негативною. Тому всмоктувальна сила таких клітин дорівнює сумі осмотичного потенціалу і тургорного тиску, тобто:

$$S = \pi - (-T) \text{ чи } S = \pi + T.$$

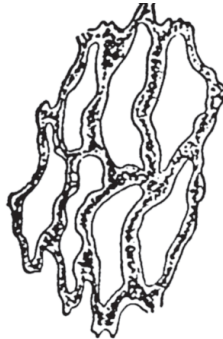


Рис. 5.6. Циториз рослинних клітин.

Явище втрати тургору клітинами можна спостерігати експериментально, поміщаючи рослинні клітини в гіпертонічний розчин якої-небудь солі. За законами осмосу вода починає виходити з клітин через плазмалему. Спочатку втрачається вода цитоплазми, а потім через тонопласт виходить вода з вакуолі. Об'єм протопласта зменшується, і він поступово відокремлюється від клітинних стінок. Простір між стінкою і протопластом, що скоротився, заповнює зовнішній розчин. Такий процес називають **плазмолізмом**, а клітини – **плазмолізованими** (рис. 5.7).

Вода виходить із клітини доти, поки її вміст не набуває такого ж водяного потенціалу, що і навколишній розчин. Швидкість плазмолізу залежить від концентрації розчину, його якісного складу (наприклад, у присутності солей двовалентних іонів латексів плазмоліз відбувається повільніше), в'язкості цитоплазми, стану мембран та ін. Процес плазмолізу може бути оборотний, якщо клітина не одержала ніяких



ушкоджень. Для цього плазмалізовані клітини поміщають у чисту воду чи гіпотонічний розчин, тобто в розчин із вищим, ніж у вмісту клітин, водяним потенціалом. Вода за законами осмосу надходить у клітину. Процес, зворотний плазмолізу, називають **деплазмолізом**.

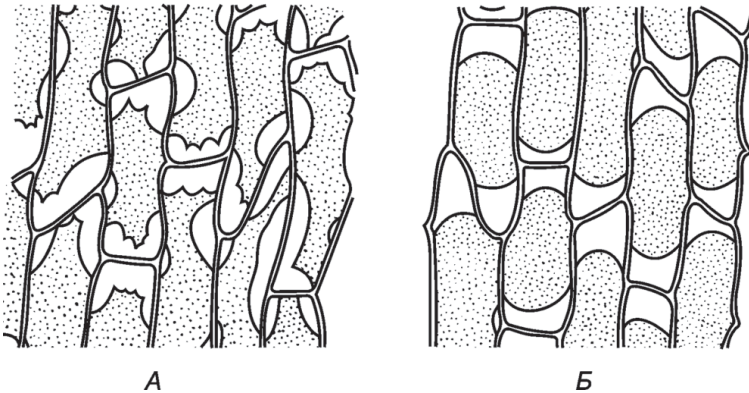


**Рис. 5.7.** Типи плазмолізу рослинної клітини:

*А* – увігнутий плазмоліз; *Б* – опуклий плазмоліз.

При вивченні осмотичних явищ у рослинних клітинах зазвичай розглядається спрощена модель, у якій напівпроникною мембраною вважається комплекс, що складається з плазмалемі і тонопласту одночасно. Однак проникність цих мембран для різних речовин неоднакова. При зануренні клітин у гіпертонічні розчини відбуваються не тільки осмотичні переміщення молекул води, але й повільна їх дифузія в клітини розчинених речовин. При цьому тонопласт виявляється менш проникним для них, ніж плазмалема. Розчинені речовини легко надходять у мезоплазму (частина цитоплазми між плазмалемою і тонопластом) і дуже повільно у вакуолю. Особливо чітко це явище відбувається при плазмолізі розчинами солей одновалентних металів. Їх іони накопичуються в мезоплазмі, поступово підвищуючи її осмотичний потенціал. З появою в клітинах вакуумного плазмолізу на якийсь час досягається осмотична рівновага, і водні потенціали протопласта і зовнішнього розчину зрівнюються. Однак іони солей продовжують дифундувати в мезоплазму. Сумарний осмотичний потенціал мезоплазми, створений власними розчиненими речовинами й іонами, що надійшли, стає вищим від осмотичного потенціалу клітинного соку вакуолі і навіть зовнішнього розчину. За законами осмосу вода з вакуолі і зовнішнього розчину починає надходити в мезоплазму, викликаючи збільшення обсягу. Спостерігається так називаний **ковпачковий плазмоліз** (рис. 5.8).

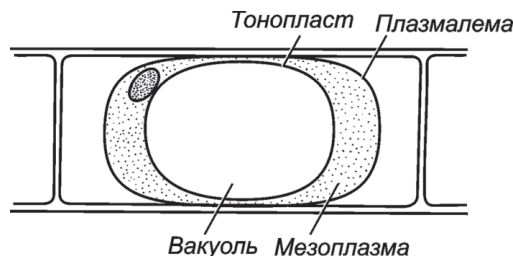


**Рис. 5.8.** Ковпачковий плазмоліз рослинної клітини.

Таким чином, осмотичний тиск усередині клітини являє собою надзвичайно складні процеси, обумовлені роботою клітинних мембран і найтіснішим чином зв'язані з їх складною структурою.

## 5.5. Механізм пересування води по рослині

### 5.5.1. Форми ґрунтової води

Ґрунт являє собою багатофазне середовище, головними компонентами якого є тверді мінеральні частки, органічні речовини (гумус), ґрунтовий розчин та ґрунтова повітря. Мінеральні частки та гумус утворюють ґрунтову структуру, а вода й повітря заповнюють порожнини цієї структури.

Вода, що міститься у ґрунті, не вся може використовуватись рослинами. Частина її, що засвоюється рослинами, – *вільна*, або *доступна*. Вода ж, яка міцно утримується твердою фазою ґрунту й важко або зовсім не використовується рослинами – *зв'язана*, або *недоступна*.

При надходженні води у ґрунт вона спочатку поглинається дуже швидко, потім цей процес відбувається повільніше і навіть різко знижується. У цей момент вологість ґрунту досягає рівня, який називають *повною вологоємністю*, що становить максимальний об'єм запасів води у ґрунті. Мінімальний запас вологи у ґрунті, при якому рослини залишаються зів'язаними до тих пір, поки у ґрунт не надійде вода, називається *вологістю стійкого в'янення*, або *коефіцієнтом в'янення*. Така волога недоступна рослинам і вважається мертвим запасом. Вологість стійкого в'янення являє собою нижню межу того інтервалу вологості ґрунту, в якому ще можливий ріст рослин.

Коефіцієнт в'янення – це не особливості рослин, а характеристика ґрунту. Чим легший ґрунт, тим повніше використовується рослинами наявна в ньому вода, тим менша його вологоємність.

*Доступна для рослин ґрунтова волога* – це кількість води, яка накопичується у ґрунті від рівня вологості стійкого в'янення до повної вологоємності. У середньому легкодоступна для рослин волога утримується у ґрунті з силою до 5 атм, середньодоступна – до 10–12, а важкодоступна – до 25–30 атм. Визначення доступної вологи має велике практичне значення для сільськогосподарської оцінки ґрунтів. Відомо, що у зонах з помірним кліматом за вегетаційний період рослини випаровують більше води, ніж її випадає за цей час у вигляді атмосферних опадів. Отже, потрібно враховувати ту частину вологи, яка була у ґрунті до початку вегетації рослин.

Вода у ґрунті пересувається завдяки різниці водних потенціалів між різними його елементами – від вищого до нижчого. В міру висихання ґрунту швидкість руху води у ньому значно загальмовується.

Вода, що міститься у порах ґрунту, має велику поверхневу взаємодію з твердою фазою ґрунту. Волога в ґрунті перебуває під дією кількох сил різної природи: гравітація, притягіння молекул як самої води, так і між молекулами води та твердої фази ґрунту. Усі ці сили діють одночасно, але залежно від властивостей ґрунту та вмісту в ньому вологи. У поведінці останньої переважає та чи інша категорія сил. У зв'язку з

цим ґрунтова волога матиме різну рухомість, яку й беруть за основу при визначенні різних форм ґрунтової вологи.

Виходячи з існуючих класифікацій, розглянемо такі форми води: хімічно зв'язану, сорбовану, гігроскопічну, плівкову, капілярну, гравітаційну, підґрунтову, пароподібну, тверду (рис. 5.9).

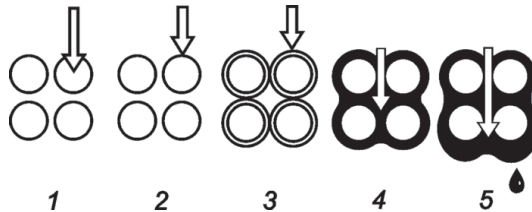


Рис. 5.9. Різні форми води у ґрунті:

1 – хімічно зв'язана вода; 2 – гігроскопічна; 3 – плівкова; 4 – капілярна;  
5 – гравітаційна (світлі кільця – частки ґрунту).

**Хімічно зв'язана вода.** Вона входить до складу хімічних сполук ґрунту (мінералів) у вигляді гідроксильної групи  $[\text{Fe}(\text{OH})_3 \text{ Al}(\text{OH})_3]$  або ж цілими молекулами ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$ ). Перша видаляється при прожарюванні ґрунту при температурі 400–800 °С, друга – при його нагріванні до 100–200 °С. Хімічно зв'язана вода – важливий параметр складу ґрунту, але для рослин вона недоступна.

**Сорбована вода.** Ця волога утримується на поверхні ґрунтових часток силами сорбції, тобто безпосередньою взаємодією між молекулами води з твердою фазою ґрунту. Розрізняють дві форми сорбованої води: гігроскопічну та плівкову.

**Гігроскопічна вода** адсорбується поверхнею ґрунтових часток. Здатність ґрунту поглинати пароподібну вологу, що перебуває в повітрі, називається **гігроскопічністю**, а поглинена таким чином вода – гігроскопічною.

Гігроскопічна волога вкриває поверхню ґрунтових часток у вигляді плівки завтовшки 2–3 молекули. Сила притягування, з якою утримується гігроскопічна волога, дуже велика – до 10 000 атм. на поверхні ґрунтових часток і 50 атм. на периферії плівки максимальної гігроскопічності. Отже, вона у багато разів перевищує всмоктувальну силу коріння, а тому для рослин недоступна. Видаляється з ґрунту при нагріванні до 100–105 °С.

**Плівкова вода** покриває частки ґрунту у вигляді плівки, що знаходиться на шарі максимальної гігроскопічної води. Товщина цієї плівки досягає кількох десятків молекул води. Плівкова волога утримується ґрунтовими частками силою до 50 атм. на межі з максимальною гігроскопічною вологою й до 3–4 атм. на периферії плівки. Для рослин вона доступна лише частково.

**Капілярна вода** знаходиться у тонких порах ґрунту й пересувається у них під впливом капілярних (меніскових) сил, що виникають на поверхні поділу твердої, рідкої та газоподібної фаз. Капілярні сили найповніше діють у порах 0,1–0,001 мм.

Сила, з якою ця вода утримується у ґрунті, незначна. Завдяки їй вода не може пересуватися в нижні шари ґрунту під дією своєї маси, але легко всмоктується кореневою системою рослин. Капілярна вода – основне джерело вологи для рослин.

**Гравітаційна вода** виповнює простори між великими ґрунтовими частками та великі капіляри, підкоряється дії своєї маси й пересувається у нижні шари ґрунту

після опадів чи зрошення. Вона легкодоступна для рослин, але не є основним джерелом вологи для них, оскільки дуже рухома й поповнюється у ґрунті лише новими опадами чи поливом, або ж підґрунтовими водами.

**Підґрунтова вода.** Гравітаційна волога, що просочується униз до водонепроникного шару, заповнює усі пори шару, що знаходяться над ним, у зв'язку з чим цей шар стає водоносним. Вода, що міститься у ньому, називається **підґрунтовою**.

Рівень підґрунтових вод непостійний, він змінюється як за роками, так і по сезонах. Глибина підґрунтових вод та їх хімічний склад значно впливають на властивості ґрунту та живлення рослин. При високому їх рівні капілярне підняття води досягає шару поширення основної маси коренів, що забезпечує додаткове постачання рослин водою. Але одночасно це явище є основним фактором розвитку процесів заболювання та засолення ґрунтів.

**Пароподібна вода** міститься у ґрунті в усіх порах, вільних від рідкої та твердої води або ж не повністю ними заповнених. Вона утворюється при випаровуванні усіх інших форм ґрунтової вологи і може пересуватися у ґрунті дифузно, з місць, де більша пружність водяної пари, в місця з меншою пружністю або разом з течією ґрунтового повітря.

Загальна кількість пароподібної води не перевищує 0,001 % маси ґрунту, але вона відіграє велику роль у перерозподілі води у ґрунті та запобігає пересиханню кореневих волосків рослин.

**Тверда вода.** Перехід вологи з рідкого у твердий стан (лід) починається при температурі близько 0 °С. Причому у великих порах вода замерзає швидше, ніж у дрібних капілярах.

Різні типи ґрунтів значно різняться між собою за характеристиками щодо водобміну рослин, що видно із даних, які наводить М. О. Максимов, 1959 (табл. 5.1).

Таблиця 5.1.

**Характеристика ґрунтів щодо водообміну рослин,  
% до сухого ґрунту**

| Тип ґрунту  | Коефіцієнт в'янення | Гігроскопічна вода | Повна вологоємність | Доступна вода при повній вологоємності |
|-------------|---------------------|--------------------|---------------------|----------------------------------------|
| Пісок:      |                     |                    |                     |                                        |
| великий     | 0,9                 | 0,5                | 23,4                | 22,5                                   |
| дрібний     | 2,6                 | 1,5                | 28,0                | 25,4                                   |
| Суглинок:   |                     |                    |                     |                                        |
| легкий      | 4,8                 | 2,3                | 33,4                | 28,6                                   |
| важкий      | 9,7                 | 6,5                | 47,2                | 37,5                                   |
| Важка глина | 16,2                | 13,2               | 64,6                | 48,4                                   |

Із даних таблиці видно, що чим легший ґрунт, тим повніше використовується накопичена у ньому вода, про що свідчать коефіцієнти в'янення та вміст гігроскопічної вологи. Але повна вологоємність у легших ґрунтах нижча. Отже, загальна кількість води, що використовується рослинами, на важких ґрунтах буде більшою.

Щодо різних видів рослин, то виявилось, що при досить повільному в'яненні всі вони залишають у ґрунті однакову кількість води, незважаючи на те, що їх кореневі системи можуть мати різну осмотичну сисну силу. Причина полягає у тому, що після вичерпання капілярної води водоутримуючі сили ґрунту зростають до кількох десятків атмосфер, в той час як за сисною силою рослини різняться усього лише на кілька атмосфер.

### 5.5.2. Шляхи просування води через корінь

Морфологічні та анатомічні особливості будови кореня пов'язані з важливішою його функцією – вбирати з ґрунту воду та мінеральні речовини. На рисунку 5.10 відтворено основні елементи первинної будови кореня: кореневий чохлак, апікальна меристема, ризодерма, первинна кора, ендодерма, перицикл та центральний циліндр, який складається з провідних тканин – ксилеми та флоеми.

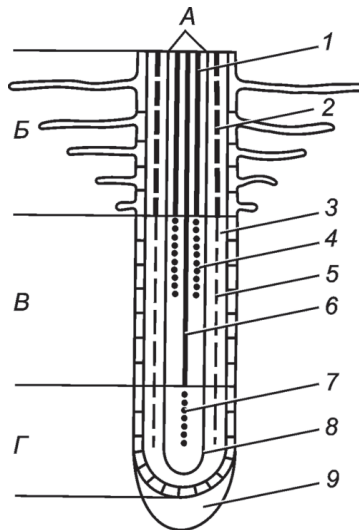


**Рис. 5.10.** Схема зон та диференціювання тканин кінчика кореня:

- А – центральний циліндр; Б – зона кореневих волосків; В – зона розтягнення;  
Г – зона меристеми; 1 – зрілі елементи ксилеми; 2 – ендодерма з поясками Каспарі; 3 – первинна кора;  
4 – незрілі елементи ксилеми; 5 – ендодерма без поясков Каспарі; 6 – зрілі елементи флоеми;  
7 – незрілі елементи флоеми; 8 – перицикл; 9 – кореневий чохлак.

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

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

Значну роль у вбиранні води відіграє мікориза у рослин, що її утворюють, – вона створює додаткову поглинаючу поверхню, особливо на старих ділянках кореня.

Від поверхні кореня через клітини кори, ендодерму та перицикл вода надходить до судин ксилеми (рис. 5.11). Через клітини кори є два можливих шляхи транспортування води: **симпластний** через цитоплазму по плазмодесмах і **апопластний** через клітинні стінки згідно з законами осмосу.

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

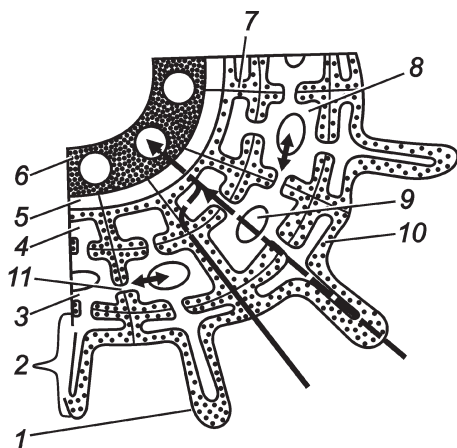


**Рис. 5.11.** *Схема шляхів радіального просування води та іонів через корінь до судин ксилеми:*

1 – кореневий волосок; 2 – ризодерма; 3 – паренхіма кори; 4 – ендодерма; 5 – перицикл; 6 – ксилема; 7 – пояс Каспарі; 8 – цитоплазма; 9 – вакуоля; 10 – клітинна стінка; 11 – плазмодесма.

Регулювання току води на рівні ендодерми відбувається внаслідок зміни швидкого апопластного транспортування на повільний симпластний, а також тому, що діаметр центрального циліндра, куди вона надходить через ендодерму, в 5–6 разів менший діаметра поверхні кори й сисної поверхні кореня. Якщо пояски Каспарі в ростучих зонах кореня не повністю формуються, непроникність клітинних стінок для води не є абсолютною. Крім того, в ділянках центрального кореня, де закладаються бокові корінці, ендодерма переривається, що полегшує проникнення води.

### 5.5.3. Обсяг кореневої системи і кількість води, поглинутої коренями

Кількість води, яку перепускає через себе рослина, дуже велика. Так, протягом вегетаційного періоду одна рослина кукурудзи чи соняшнику засвоює до 200 кг води (рис. 5.12). Однак у хімічних реакціях під час синтезу вуглеводів бере участь лише невелика її частка, яку засвоює рослина – до 0,2 % використовується на живлення, а 99,8 % проходить через рослину для підтримання тканин у тургорному стані та компенсації тієї води, що випаровується.



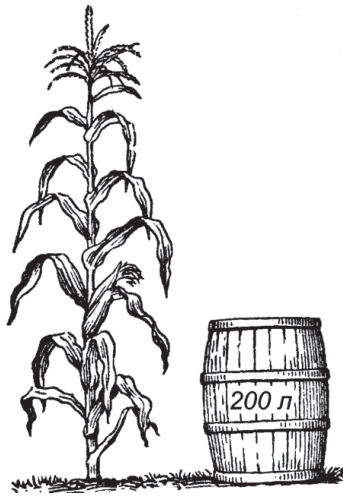


**Рис. 5.12.** Кількість води, яку випаровує за вегетацію одна рослина кукурудзи (за Максимовим М. О., 1958).

Таке інтенсивне витрачання потребує й не менш енергійного добування води рослиною. Для цього існує коренева система, об'єми якої набагато більші, ніж ми собі уявляємо, основуючись на рештках тієї частини, яку одержуємо при викопуванні коренів із ґрунту. Відомо, що коренева система навіть у хлібних злаків не обмежується орним шаром, а проникає на глибину 1,5–2 м й широко розгалужується в усі боки (рис. 5.13). У посухостійкій люцерни коріння проникає до 15 м у глибину. М. О. Максимов (1958) наводить цікаві дані про структуру кореневої системи озимого жита. На одній рослині у фазі колосіння виявилось 143 корені першого порядку, 35 тис. – другого, 2,3 млн – третього та 11,5 млн коренів четвертого порядку. Загальна довжина усіх коренів 600 км, а загальна їх поверхня – близько 225 м<sup>2</sup>. На цих коренях знаходилося до 15 млрд кореневих волосків загальною довжиною близько 10 тис. км та загальною площею 400 м<sup>2</sup>. Надземна частина таких рослин мала загальну поверхню 4,5 м<sup>2</sup>. Отже, загальна поверхня кореневої системи перевищує таку надземних органів у 130 разів. За одну добу загальна довжина коренів у жита приростає на 5 км, а кореневих волосків – на 80 км.

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

Дослідженнями М. М. Макрушина (1985) встановлено, що підвищене відношення розвитку кореневої системи до надземних органів є важливою особливістю сортів озимої пшениці інтенсивного типу. Так, у сорту Миронівська 808, який не витримує підвищених доз азоту й схильний до вилягання, у перерахунку на одне стебло розвивається 9,1 корінців, а у сортів інтенсивного типу: Поліська 70 – 11,2, Аврора – 10,9 та Кавказ – 13,8. Це сприяє активному поглинанню рослинами таких сортів води та поживних речовин з ґрунту, що значною мірою і зумовлює їх вищу урожайність.

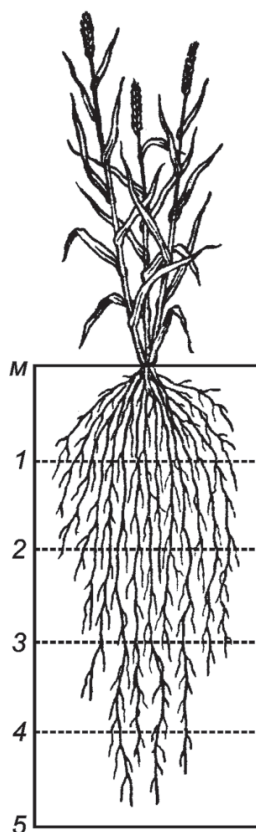


Рис. 5.13. Коренева система пшениці у фазі цвітіння (за Максимовим М. О., 1958).

#### 5.5.4. Кореневий тиск, “плач” рослин та гутація

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

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

Наявність у рослин кореневого тиску, який зумовлює активне поглинання води коренями, добре ілюструється явищами плачу рослин та гутації. **Плач рослин** – виділення рідини із зрізаної поверхні стебла. Ця рідина називається **пасокою**. Спочатку виділення її вважали процесом, пов'язаним з пораненням рослин, і що спостерігається він лише у деяких рослин у певні пори року. Згодом встановили, що це явище спостерігається у всіх рослин й відбувається у будь-якій фазі вегетації, послаблюючись і навіть зникаючи у кінці вегетаційного періоду. Це положення доведено дослідями, у результаті яких встановлено, що об'єм виділеної пасоки значно перевищує об'єм кореневої системи. Отже, пасока не може бути рідиною, що витікає внаслідок поранення тканин, а результат вбирання кореневою системою навколишнього розчину.

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

У деяких рослин (соняшник, льон) у нічні години спостерігається навіть від'ємний плач, тобто зворотне всисання виділеної раніше пасоки (Трубецькова О. М., 1960).

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

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

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

У **літній пасоці** органічних речовин значно менше, цукрів може зовсім не бути, але вона містить велику кількість органічних кислот, амінокислот, мінеральних речовин.

Збільшення концентрації речовин у ґрунті не призводить до помітної зміни хімічного складу пасоки.

Активна діяльність кореня проявляється у вигляді так званої **гутації**. Це явище можна спостерігати як у природних, так і в штучних умовах. В похмурий день восени або навесні, коли випаровування незначне, а надходження води достатнє, на проростках злаків і листках дорослих рослин картоплі, гречки, гарбуза, настурції, фуксії утворюються краплинки води з розчиненими у ній солями. Це виділення здійснюється через кінчики листків у злаків або через особливі утворення – гідатоди,

дно порожнини яких вистелене дрібноклітинною паренхімою – епітемою (рис. 5.14). Явище гутації можна штучно відтворити у лабораторних умовах. Для цього проростки злаків добре поливають водою й накривають склянкою.

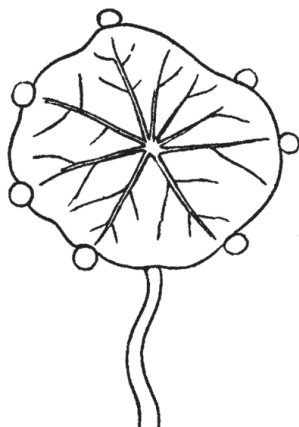


Рис. 5.14. Гутація на листку настурції.

При фільтрації через епітему сік залишає в її клітинах значну частину мінеральних речовин. Установлено, що у молодих рослин гарбуза при азотному голодуванні починається активна гутація після внесення азоту в поживне середовище. Відомо також, що вона відбувається під час інтенсивного росту рослин у період підсиленого вбирання поживних речовин. Отже, гутація – результат надмірного вбирання води, пов'язаного з підсиленням мінеральним живленням (О. Ф. Тусєва, С. А. Самолова, 1948; О. М. Павлов, 1960).

Активність плачу рослин та гутації, а отже і кількість виділеної пасоки, залежить від багатьох факторів. Н. А. Гусєв (1966) наводить широкую інформацію з цього питання. Насамперед кількість пасоки залежить від стану кореневої системи: відзначена висока ( $r = 0,979$ ) додатня кореляція між масою коренів й кількістю пасоки. На виділення пасоки значно впливають вологість, аерація, температура ґрунту та концентрація ґрунтового розчину.

Установлено, що плач у рослин припиняється внаслідок висушування ґрунту, коли його водоутримуюча сила стане рівною силі кореневого тиску. При поливі в нормі 2700 м<sup>3</sup>/га рослини дині виділяли 199 см<sup>3</sup> пасоки за день, а при 8000 м<sup>3</sup>/га – 259 см<sup>3</sup>. Але дуже висока вологість ґрунту може виявляти від'ємний вплив на плач внаслідок погіршення аерації коренів. Отже, аерація сприяє підвищенню кореневого тиску.

Низька температура ґрунту гальмує швидкість вбирання води коренями, особливо теплолюбних рослин. *P. J. Kramer* (1949) вказує на такі причини зменшення кореневого тиску при низькій температурі: гальмування росту коренів у довжину, зменшення швидкості пересування води, збільшення її в'язкості та цитоплазми, а також зменшення проникності клітин внаслідок зниження метаболічної активності. Зниження швидкості всмоктування води коренями при зниженні температури ґрунту залежить від збільшення опору руху води через живі клітини кореня. Це явище *Kramer* пояснює як зміною властивостей цитоплазми (підвищенням в'яз-

кості та зниженням проникності), так і зміною властивостей води (підвищенням в'язкості й зменшенням молекулярної рухливості).

Підвищення температури сприяє збільшенню вбирання води коренем, але лише до певної межі (до 20–25 °C), після чого відбувається негативний вплив. Така закономірність пояснюється зменшенням всмоктуючої поверхні внаслідок пошкодження одної частини коренів та швидкого старіння іншої.

### 5.5.5. Транспірація

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

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

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

**Механізми транспірації.** Органом, що випаровує основну кількість води, яка надходить до рослини через кореневу систему, є лист. Вода із стебла проникає у листок через черешок чи листову піхву, а потім по жилках листка. Кількість провідних елементів у кожній жилці в міру їх галуження поступово зменшується. Найдрібніші жилки складаються з поодиноких трахеїд. Система їх розподілу настільки ефективна, що рідко трапляється таке, щоб клітини листка були відокремлені від судин більше ніж двома іншими клітинами.

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

Процес транспірації має три фази: 1 – пересування води із листових жилок у верхні шари стінок клітин мезофілу; 2 – випаровування води з клітинних стінок у міжклітинні простори та порожнини навколо продихів; 3 – наступна дифузія в навколишнє середовище, через продихи (продихова транспірація) або випаровування з клітинних стінок епідермісу в атмосферу (кутикулярна транспірація).

**Продихова транспірація.** Продиховий апарат рослин можна розглянути на прикладі кукурудзи. Кількість продихів на 1 см<sup>2</sup> епідермісу нижньої частини листка цієї культури становить 7 684, а верхньої – 9 300. Загальна листовая поверхня однієї рослини дорівнює у середньому близько 6 000 см<sup>2</sup>. Отже, загальна кількість продихів на одну

рослину досягає приблизно 100 000 000. Середня площа однієї продихової щілини до 90 мк<sup>2</sup>, а площа, яку вони займають, становить 76 % усієї площі листової поверхні.

У більшості рослин щілина продиху утворюється двома замикаючими клітинами **бобоподібної** форми, у яких внутрішні стінки значно потовщені, а зовнішні тонші (рис. 5.15, А). У злаків замикаючі клітини **гантелеподібні** (рис. 5.15, Б).

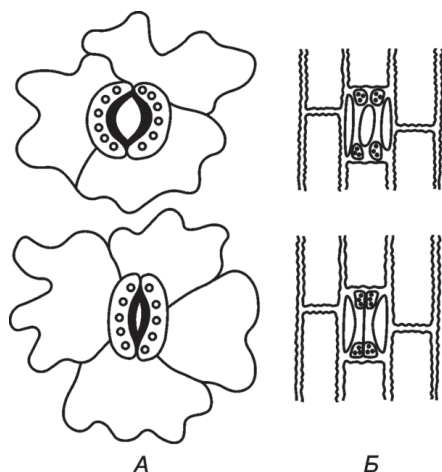


**Рис. 5.15.** Продихи у відкритому (угорі) та закритому стані (внизу):

А – бобоподібні дводольних рослин; Б – гантелеподібні у злаків.

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

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

**Добова періодичність продихової транспірації.** Протягом доби транспірація у рослин відбувається з різною інтенсивністю. В ясну, але не дуже суху погоду в більшості рослин продихи відкриваються на світанку й продихові щілини досягають максимуму в ранкові години. Відкривання продихів у цей період регулюється фотоактивним механізмом. Опівдні вони поступово звужуються й закриваються під час заходу сонця (рис. 5.16). У полуденні години закривання продихів відбувається у результаті дії гідроактивного механізму регулювання.

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



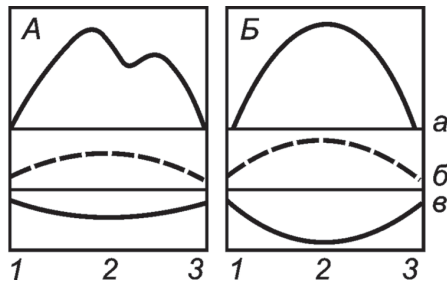


**Рис. 5.16.** Добовий хід транспірації, осмотичного тиску і вмісту води у клітинах гідростабільних (А) та гідролабільних (Б) видів рослин:

а – транспірація; б – осмотичний тиск; в – вміст води; 1 – ранок; 2 – полудень; 3 – вечір.

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

**Позапродихова транспірація.** Довгий час вважали, що основним і майже єдиним механізмом, що регулює транспірацію, є рух продихового апарату. Але класичними роботами Ф. Є. Ллойда (Lloyd, 1908) та М. О. Максимова (1926) встановлено, що в багатьох випадках зміни величини транспірації значно перевищують дифузійну здатність продихів. Наприклад, Ллойд спостерігав, що при підвищенні інтенсивності транспірації в 5,5 раза дифузійна здатність зростає лише у 1,3 раза. Дослідами М. О. Максимова доведено, що продихи соняшнику залишаються відкритими протягом усього дня і лише надовечір закриваються. Продихи ж люцерни, навпаки, починають закриватися уже з 11-ї години. Але, незважаючи на таку різну поведінку продихового апарату, добовий хід транспірації обох рослин суттєво не відрізняється. Отже, крім продихової, існує ще позапродихова транспірація, прикладом якої є *кутикулярна транспірація*.

**Кутикула** – шар жирової речовини, що утворюється кутином, який виділяється клітинами епідермісу. Товщину кутикули пронизує мережа гідрофільних пектинових капілярів, через які відбувається дифузія водяних парів.

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

Кутикулярна транспірація регулюється в основному товщиною кутикули, але вона залежить також і від роботи продихового апарату (табл. 5.2).

Таблиця 5.2.

**Вплив ширини продихової щілини на співвідношення продихової та кутикулярної транспірації (за Stalfelt, 1932)**

| Ширина продихової щілини, мк | Продихова транспірація, мг/год. на 25 см <sup>2</sup> | Кутикулярна транспірація, мг/год. на 25 см <sup>2</sup> |
|------------------------------|-------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| 1,10                         | 103                                                   | 8,7                                                     |
| 0,65                         | 83                                                    | 10,8                                                    |
| 0,35                         | 63                                                    | 14,3                                                    |
| 0,10                         | 45                                                    | 20,0                                                    |

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

**Параметри, що характеризують транспірацію.** Однією з важливих характеристик випаровування є її **інтенсивність транспірації (ІТ)**, що показує кількість води, яка випаровується рослинами з одиниці листової поверхні в одиницю часу. Звичайно для більшості рослин вона в середньому за 1 годину складає 15–250 м<sup>3</sup> на 1 м<sup>2</sup> вдень і 1–20 м<sup>3</sup> на 1 м<sup>2</sup> уночі.

Кількість синтезованої сухої речовини на 1 кг транспірованої води є параметром **продуктивності транспірації (ПТ)**. Вона характеризується утворенням у середньому 3 м<sup>3</sup> сухої речовини при проходженні 1 кг води. Величиною, зворотною продуктивності транспірації, є **транспіраційний коефіцієнт**, що показує кількість води, витраченої на нагромадження одиниці сухої речовини в грамах, кілограмах чи тоннах.

Транспіраційний коефіцієнт коливається від 125 до 1000, а в середньому 300, тобто для нагромадження 1 тонни сухої речовини рослини повинні транспірувати 300 т води. Приблизні транспіраційні коефіцієнти показані в таблиці 5.3.

Таблиця 5.3.

**Величини транспіраційних коефіцієнтів різних культурних рослин**

| Озима пшениця | Озимий ячмінь | Яриця | Овес | Кукурудза | Просо   | Сорго | Рис     |
|---------------|---------------|-------|------|-----------|---------|-------|---------|
| 400–500       | 340–420       | 400   | 470  | 200–250   | 200–250 | 200   | 500–800 |

| Гречка  | Цукровий буряк | Картопля | Конюшина | Соняшник | Бавовник | Льон    | Тютюн   |
|---------|----------------|----------|----------|----------|----------|---------|---------|
| 500–600 | 350–400        | 400–550  | 400–600  | 470–570  | 500–600  | 400–430 | 500–600 |

Умови вирощування рослин дуже впливають на величину транспіраційного коефіцієнта. Так, на ґрунтах, бідних мінеральними речовинами, рослини витрачають воду менш продуктивно. При цьому кількість води, необхідна для створення одиниці

сухої речовини, може зростати в 2–3 рази. Отже, при забезпеченні рослин поживними речовинами вони продуктивніше витрачають воду.

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

### 5.5.6. Пересування води по судинній системі

Після проходження через тканини кори кореня вода надходить у провідні елементи ксилеми. Разом з флоемою вона утворює провідну систему, яка з'єднує всі органи рослини. По ксилемі вода з розчиненими у ній мінеральними солями піднімається від кореня до листка – *висхідна течія*. По флоемі від листка до коренів транспортуються органічні речовини – *низхідна течія*. Але органічні сполуки з листків надходять не лише у кореневу систему, вони рухаються також до морфологічної верхівки, квіток та плодів. Отже, низхідну течію ще називають *потокм пластичних речовин*.

За часом та місцем утворення ксилема поділяється на *первинну* (похідну прокамбію) та *вторинну* (похідну камбію). Остання включає два типи водопровідних структур – *трахеальні* та *паренхімні*. Перші (судини та трахеїди) являють собою мертві порожнисті клітини й здійснюють *дальнє*, або *осьове*, *транспортування розчинів*. Паренхімні елементи (навколишні живі клітини, клітини променевої паренхіми) здійснюють *близьке*, або *радіальне*, *транспортування* розчинів та пластичних речовин. Крім провідних елементів, до складу ксилеми входять волокнисті трахеїди та волокна лібриформу, які виконують арматурну та частково запасуючу функції.

У тому, що вода пересувається саме по ксилемі, можна упевнитися з такого досліду. В одному з варіантів на стеблі вирізають кільця з флоемою. Якщо дослід не дуже тривалий, таке кільцювання не впливає на підняття води по стеблю. Коли ж відшарувати шматок кори й вирізати ксилему, рослина швидко зів'яне.

Відомо, що судини ксилеми – вузькі мертві трубки діаметром від 0,01 мм у літній деревині й до 0,2 мм у весняній. Швидкість руху води по ксилемі досить велика – у більшості рослин вона становить близько 1 м/год., а у високих дерев – до 8 м/год. Щоб підняти воду по таких трубках до верхівки високого дерева, необхідний тиск до 40 атм. Деякі дерева (секвоя, евкаліпти) ростуть у висоту понад 100 м.

Існує три механізми, що забезпечують ксилемний рух води. *Перший*: вода піднімається по тонких капілярних трубках завдяки високому поверхневому натягнню під дією капілярних сил. Але за рахунок цих сил по судинах діаметром 0,1 мм вода може піднятися не вище 30 см. Отже, це не єдина рушійна сила водяного потоку по ксилемі, оскільки висота рослин значно більша.

*Другий механізм* підкоряється теорії зчеплення, або *когезії*. Згідно з цією теорією, підняття води від коренів зумовлене її випаровуванням з клітин листка. Випаровування призводить до зниження водного потенціалу клітин, що примикають до ксилеми. Тому вода у ці клітини надходить із ксилемного соку, у якого вищий водний потенціал; при цьому вона проникає через вологі клітинні стінки судин ксилеми на кінцях жилок листка.

Судини ксилеми заповнені водою, і в той час, коли вона виходить із судин, у водяному стовпчику створюється натяг. Він передається вниз по стеблу на всьому шляху від листка до кореня завдяки когезії її молекул. Ці молекули намагаються за рахунок полярності притягуватися одна до одної електричними силами, а потім утримуються разом за допомогою водневих зв'язків.

Третім механізмом, що зумовлює висхідну течію, є явище **адгезії**, тобто прилипання молекул води до стінок судин ксилеми.

Отже, внаслідок дії вказаних механізмів натягіння у судинах ксилеми досягає такої сили, що може тягнути увесь стовпчик води доверху, створюючи масовий потік; при цьому вода надходить до основи такого стовпця з сусідніх клітин кореня. Мається на увазі, що стінки судин ксилеми також мають високу міцність і не вдавляються усередину. Таку міцність судин забезпечують лігнін та целюлоза.

Інколи, особливо у судинах з великим діаметром, не виключена можливість розриву стовпця води. Але такі розриви не дуже позначаються на швидкості її руху. Це пояснюється тим, що вода перетікає з однієї судини в іншу, або ж обтікає повітряну пробку, рухаючись по сусідніх клітинах паренхіми.

Таким чином, у водообмінній системі рослин існує ряд механізмів, що забезпечує рух води на клітинному, тканинному та організмовому рівнях. Вода з ґрунту всмоктується кореневими волосками й подається у судини ксилеми за рахунок роботи нижнього кінцевого рушія – кореневого тиску. Внаслідок дії верхнього кінцевого рушія вода пересувається по судинах та трахеїдах ксилеми до продихів й випаровується в атмосферу. Загальна схема руху води наведена на рисунку 5.17.

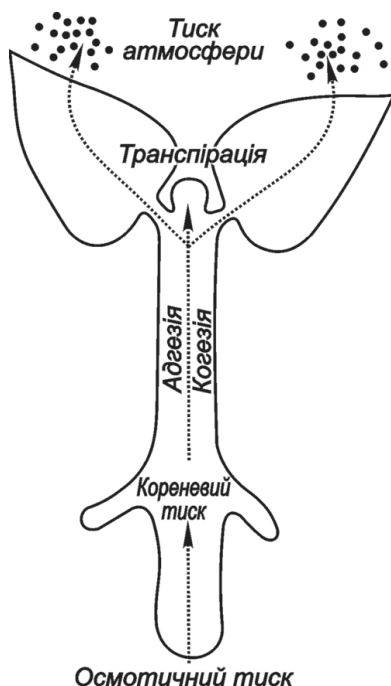


Рис. 5.17. Схема руху води по рослині від кореня до продихів.

### 5.5.7. Водний баланс рослин

Один з найдинамічніших процесів у життєдіяльності рослин – водний обмін, який є основою усього метаболізму організму. В основі водообміну лежить три процеси: вбирання, пересування та випаровування води рослинами. Співвідношення між надходженням та витратою води складає *водний баланс рослин*.

**Основні джерела надходження води.** Вода, що використовується рослинами, надходить у формі опадів (сніг, град, дощ, туман, роса), поверхневого стоку, підгрунтової води або ж штучного зрошення.

*Кількість, форма та інтенсивність опадів* залежно від географічного положення і пори року бувають різними. У вологих тропічних лісах їх сума може досягати до 25 м за рік, а в жарких сухих пустелях в окремих областях взагалі опадів протягом року не буває. Інтенсивність їх може коливатися від 75 см/год. до близько нульового значення (Р. Слейчер, 1970).

Роса має ряд джерел утворення: істинне утворення роси через конденсацію водяної пари, що надходить із атмосфери; конденсація водяної пари, що надходить з ґрунту, а також з поверхні нижніх частин рослин; гутація.

Велику роль у водному балансі відіграє *перехоплення опадів рослинністю*. Опади спочатку перехоплюються рослинним покривом, а після випадання до 2,5 мм вода починає стікати у ґрунт.

Нагромадження води у ґрунті зумовлюється не лише кількістю опадів, а й поверхневим стоком, який спостерігається за умови переважання інтенсивності опадів над інтенсивністю вбирання ґрунтом. Завдяки стоку запас води у ґрунті у верхній частині схилу зменшується, а в нижній – збільшується.

Важливий елемент водного балансу рослин – *водообмін між зоною поширення коренів та шарами ґрунту*, що знаходяться нижче. Це положення має значення особливо тоді, коли підґрунтові води залягають близько до поверхні. Інтенсивність такого водообміну визначається вмістом вологи у верхньому метровому шарі ґрунту, глибиною залягання підґрунтових вод, здатністю ґрунту до набухання та іншими факторами.

**Використання води рослинами.** *Сумарне випаровування води.* Витрачання води у біосфері відбувається шляхом споживання її рослинами для забезпечення біохімічних процесів та транспірації, випаровування ґрунтом і відкритою водною поверхнею. Випаровування з поверхні рослинних угруповань називається *сумарним випаровуванням*. До його складу входять транспірація рослин та випаровування поверхнею ґрунту, де вони ростуть.

Під час випаровування води ґрунтом і транспірації рослин відбуваються принципово подібні процеси. Ґрунт та рослини можна розглядати як різні шляхи, якими вода рухається до поверхні для того, щоб потім дифундувати в атмосферу. В рослинах неоднорідність випаровуючої поверхні й варіабельність опору руху води, що контролюється біологічно, – лише модифікація цієї загальної схеми, хоча вони істотні й дуже складні.

Випаровування води зумовлюється трьома взаємозв'язаними факторами. *Перший з них* – приплив енергії до випаровуючої поверхні, необхідної для пере-

творення рідкої чи твердої води у пару. Джерелами такої енергії є випромінювання сонця, неба, хмар, а також припливу тепла з оточуючого повітря та ґрунту. *Другий фактор* визначає градієнт або різницю тиску пари між значеннями у випаровуючої поверхні та в атмосфері, *а третій фактор* стосується явищ, що визначають опір руху води.

У природних умовах усі три групи факторів взаємодіють таким чином, що інтенсивність випаровування підтримується на якомусь певному рівні. При цьому зміна одного з факторів не обов'язково приводить до адекватної зміни випаровування; вона може також призвести до зміни інших факторів, у результаті чого встановиться новий стан рівноваги (Р. Слейчер, 1970).

Найбільш простим і поширеним в агрономічних дослідженнях є **лізіметричний метод визначення сумарного випаровування**. Для цього краще застосовувати вагові лізіметри різних розмірів – від невеликих лабораторних посудин до контейнерів розміром до кількох м<sup>3</sup>.

Випаровування води оголеним ґрунтом відразу після дощу чи поливу, коли його поверхня ще волога, не відрізняється від швидкості випаровування з відкритої водяної поверхні. Як тільки швидкість випаровування перевищує швидкість припливу води до поверхні ґрунту, випаровуюча поверхня починає зміщуватися у глибину ґрунту, що значно скорочує випаровування. Причина полягає у тому, що водна пара вимушена дифундувати через ґрунт, внаслідок чого зростає опір її руху. Оскільки потоки вологи й тепла усередині ґрунту тісно пов'язані, то добові й сезонні коливання потоку тепла у ґрунті можуть сильно впливати на швидкість потоку до поверхні ґрунту.

*Випаровування води рослинним покривом* відбувається шляхом транспірації. Випаровуюча поверхня листя складається із стінок клітин мезофілу, що знаходяться усередині листка й межують з міжклітинними повітряними просторами, а також зовнішніх стінок клітин епідермісу. Отже, сумарна випаровуюча поверхня листка значно перевищує його зовнішню поверхню (Esau K., 1965). Згідно з даними А. О. Нічіпоровича (1963), листкова поверхня фітоценозу перевищує у середньому в 5 разів площу ґрунту, яку він займає. Отже, фактична площа випаровуючої поверхні на ґрунті, вкритому рослинністю, буває значно більшою, ніж відповідна величина поверхні ґрунту. У результаті загальна величина сумарного випаровування рослинного угруповання на одиницю площі, яку воно займає, перевищує випаровування з тієї ж площі оголеного ґрунту.

У сільськогосподарській практиці досить широко використовуються дані про величину сумарного випаровування на агроценозах. У Автономній Республіці Крим та в ряді областей України діє “Служба урожаю”, яка через засоби масової інформації регулярно сповіщає величини сумарного випаровування, яке вимірюється за допомогою балансоміра на різних сільськогосподарських посівах та угіддях. Так, за станом на 13 вересня 1994 р. в Криму цей показник на посівах люцерни становив 15, кукурудзи на корм – 55, на стерні – 15 м<sup>3</sup>/га за добу. Ці відомості дають можливість судити про динаміку та запаси вологи у ґрунті і планувати строки й норми зрошення.



**Водний баланс та в'янення рослин.** При помірно вологій і не дуже жаркій погоді транспірація добре узгоджується з надходженням води, обводненість тканин зберігається досить стабільно, отже, складається сприятливий водний баланс рослин. У ясні сонячні дні ця рівновага порушується й у рослин настає *водний дефіцит*, який звичайно становить 5–10 %. Такий дефіцит вважається нормальним і не завдає особливої шкоди рослинам. При цьому спостерігається *тимчасове в'янення* рослин, листя частково втрачає тургесцентний стан, фотосинтез та ріст гальмуються. Але таке в'янення вважається нормальним явищем, воно не завдає великої шкоди рослинам, тому що протягом ночі рослини відновлюють нормальний стан за рахунок активної діяльності кореневої системи й зниження інтенсивності транспірації. Тимчасове в'янення часто спостерігається у цукрового буряка, огірка, гарбуза та інших сільськогосподарських рослин.

Коли ж у ґрунті дуже мало доступної вологи, водний дефіцит становить до 25 % і більше. У таких умовах водний баланс рослин за ніч не відновлюється, в результаті утворюється *залишковий водний дефіцит*, який зумовлює *тривале в'янення*. При цьому кореневі волоски відмирають, внаслідок чого навіть після поливу вбирання води рослинами відбувається дуже повільно, і лише з появою нових корневих волосків водопостачання нормалізується.

При тривалому в'яненні обезводнюються ембріональні тканини, що призводить до глибоких порушень властивостей та функцій протопласта й здатності клітин до поділу і росту. Ферменти, що регулюють перетворення крохмалю у цукор, піддаються змінам незворотного характеру.

Тривале в'янення призводить до змін властивостей колоїдів протопласта. У результаті підвищується його проникність, при зануренні рослин у воду спостерігається значний екзоосмос електролітів та органічних сполук. У таких клітинах дуже швидко відбувається плазмоліз, зменшується дисперсність біоколоїдів. Крім того, пошкоджуються хлоропласти, знижується їх сенсibilізаційна та синтезуюча здатність, гальмується фотосинтетична активність рослин, підсилюється дихання тканин, що зумовлює погіршення розвитку генеративних органів та формування зерна. Вода з ростучих частин рослини відтягується клітинами до органів, що мають вищу концентрацію осмотично активних речовин. Цим саме пояснюється так званий “захват” зерна, при якому вода з колосу переміщується у тканини листків та стебел.

Це положення розкривається дослідженнями М. М. Макрушина (1985), який під час вивчення формування насіння озимої пшениці при різних погодних умовах застосовував ізотопний метод (табл. 5.4).

При досяганні пшениці у валку температура та відносна вологість повітря були помірними (відповідно 18–20 °C та 70–75 %), а в сушувальній камері – 32–34 °C та 46–50 %. У валку скошені рослини висихали повільно й пластичні речовини зі стебла у зерно відтікали повніше, сприяючи нормальному формуванню зерна. При суховії висихання стебел відбувалося дуже швидко, а зернівки, захищені лусками, краще зберігали вологу. Отже, такі умови сприяли руху пластичних речовин не із стебла у зерно, а, навпаки, із зерна в колосовий стрижень та стебло. Про це свідчить підвищена радіоактивність цих органів при ін'єкції зерна під час досягання в умовах посухи.

Таблиця 5.4.

**Пересування  $^{32}\text{P}$  при ін'єкції радіоактивного розчину в зернівку у колосі, імпульсів/хв.**

| Умови до-<br>зрівання | Сорт               | Без ін'єкції        |        | Ін'єкція в зернівку |        |
|-----------------------|--------------------|---------------------|--------|---------------------|--------|
|                       |                    | колосові<br>стрижні | стебла | колосові<br>стрижні | стебла |
| Валок                 | Білоцерківська 198 | 5,6                 | 6,0    | 5,6                 | 6,4    |
|                       | Миронівська 808    | 5,2                 | 4,7    | 5,1                 | 4,7    |
| Суховійна<br>камера   | Білоцерківська 198 | 5,3                 | 5,7    | 12,8                | 9,9    |
|                       | Миронівська 808    | 5,3                 | 6,1    | 14,2                | 11,6   |

Різні рослини неоднаково реагують на дефіцит вологи. Так, у світлолюбних рослин соняшнику та кукурудзи може втрачатися 25–30 % води без зовнішніх ознак в'янення: клітинні стінки у таких рослин мають здатність сильно розтягуватися, що не позначається на їх зовнішньому вигляді. У рослин, що ростуть у тіні, наприклад під покривом лісу, при втраті 2–3 % води уже відбувається в'янення, оскільки їх клітинні оболонки не здатні сильно розтягуватися.

Водний дефіцит можна визначити за формулою:

$$W = \left( 1 - \frac{m}{m_1} \right) \cdot 100,$$

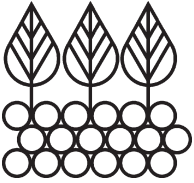
де  $W$  – водний дефіцит, %;

$m$  – маса висічок листка до насичення їх водою;

$m_1$  – маса висічок після насичення водою; експозиція насичення 60 хв.

Визначення рівня водного дефіциту культурних рослин має велике значення при зрошувальному землеробстві. Цей важливий фізіологічний параметр дає змогу судити про стан води у рослинах, рівень стресу при посуші та дає орієнтацію про строки і норми поливу посівів.

Вивчення водообміну рослин у цілому, найважливішими елементами якого є осмотичні явища, стан води у ґрунті та її доступність рослинам, вбирання вологи кореневою системою, її транспортування по рослині, транспірація, водний баланс та інше складають фізіологічні основи зрошення сільськогосподарських рослин.



## 6. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ

### 6.1. Розвиток уявлень про мінеральне живлення рослин

Багатовікова практика землеробства стверджує, що рослина живиться з ґрунту. Рослина утворює в ґрунті потужну кореневу систему, але якщо її витягти з коренем із землі, дуже швидко гине. Хлібороби дуже давно виявили, що є добрі родючі ґрунти, з яких збирають великі урожаї, і є ґрунти неродючі, вкриті миршавою рослинністю. Не відразу зрозуміли люди, що родючість ґрунтів є не дією якихось надприродних сил, а проблемою забезпечення рослин поживою.

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

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

Елементи вуглець, кисень, водень, азот називають органогенами, бо з них будуються органічні речовини. На них припадає 95 %, а на зольні елементи – 5 % сухої маси рослин. Назва “зольні елементи” пов'язана з тим, що їх визначають в золі, яка лишається після спалювання рослин.

Деякі, але не всі, рослини потребують натрію Na, або кремнію Si, або кобальту Co, або нікелю Ni.

Цілком імовірно, що список елементів, необхідних рослинам у дуже малій кількості, зростатиме.

## 6.2. Принципи складання поживних сумішей

При складанні поживних сумішей для рослин треба дотримуватись правил, сформульованих ще Ю. Лібіхом:

1. Всі обов'язкові елементи кореневого живлення рівнозначні, виключення будь-якого з них веде до загибелі рослин.
2. Жоден елемент не можна замінити іншим, навіть близьким за хімічними властивостями, тобто кожен елемент має своє специфічне значення.
3. Елементи повинні бути у певних співвідношеннях, щоб запобігти шкідливому взаємовпливу між ними.

Поживні елементи повинні бути в розчині у доступній для споживання формі, а їх загальний вміст не повинен перевищувати 2–3 г/л.

Для нормального росту і розвитку рослин надзвичайно важливим є підтримання в поживному розчині певної концентрації водневих іонів (рН). Основною причиною зміни величини рН є здатність коренів рослин в процесі живлення поглинати аніони і катіони поживних солей з різною швидкістю. У зв'язку з цією особливістю коренів рослин поживні солі поділяють на **фізіологічно кислі і фізіологічно лужні**. З фізіологічно кислих солей ( $\text{KCl}$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ) корені швидше поглинають катіони, а аніони нагромаджуються у середовищі і підкислюють його. З фізіологічно лужних солей ( $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NaNO}_3$ ) корені швидше поглинають аніон  $\text{NO}_3^-$ , а катіони нагромаджуються в середовищі і зміщують значення рН розчину в бік лужної реакції. На відміну від ґрунту, який має певні буферні властивості, у водному розчині рослина змінює рН розчину дуже швидко, протягом години або ще швидше, причому зміна може досягати одиниць рН. Відомо, що рослини різних видів ростуть на ґрунтах з величинами рН від 4 до 9, але для поглинання поживних речовин з розчину найбільш сприятливе значення концентрації водневих іонів знаходиться в досить вузьких межах – рН 5, 5–6, 5, тому при виготовленні поживних сумішей використовують взаємно компенсуючі фізіологічно кислі і лужні солі.

Причиною підкислення поживного розчину може бути також наявність у корневих виділеннях органічних кислот (оцтової, яблучної, лимонної та ін.) і неорганічних кислот (вугільної).

Між елементами мінерального живлення існують певні співвідношення: внесення в поживну суміш надміру одного з елементів може вплинути на поглинання, розподіл і функціонування інших елементів. Явище, коли іон, присутній у поживному середовищі в надлишку, пригнічує поглинання іншого виду іонів, одержала назву **антагонізм іонів**. Ще у 1907 р. Остергаут спостерігав, що проростки пшениці, які росли на односольових розчинах  $\text{CaCl}_2$  або  $\text{NaCl}$ , відчували їх отруйну дію і утворювали лише жалюгідні корінці. На розчині з суміші цих двох солей розвиток коренів був кращим, а на зрівноваженому розчині з суміші  $\text{NaCl} + \text{KCl} + \text{CaCl}_2$  – найкращим. Антагонізм звичайно виявляється між одновалентними і двовалентними катіонами, наприклад,  $\text{K}^+$  і  $\text{Ca}^{2+}$ , однак його спостерігають і між іонами однакової валентності:  $\text{Na}^+$  і  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  і  $\text{Mg}^{2+}$ .

Існує загальне правило, що збільшення постачання одного катіона веде до зменшення надходження в рослину катіонів інших видів і навпаки. Це явище добре вивчене на прикладі калію, поглинання якого регулюється активною системою. В дослідях Форстера і Менгеля (1969) ячмінь вирощували на повному поживному розчині (табл. 6.1). У дослідному варіанті з розчину на 8 днів видалили калій, а потім визначали концентрацію катіонів у коренях і стеблах.

З наведеної таблиці 6.1 видно, що перерва в постачанні  $K^+$  призвела до зменшення доз вмісту калію в коренях і стеблах. При відсутності  $K^+$  в поживному середовищі в рослинах зростає концентрація  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$  і  $Na^+$ . В цілому перерва в постачанні калію істотно не вплинула на загальний вміст 4-х катіонів, тобто нестача еквівалентів  $K^+$  покривалась за рахунок інших катіонів.

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

Таблиця 6.1.

***Вплив короткотермівової перерви в постачанні  $K^+$  (8 днів)  
на концентрацію катіонів у молодих рослинах ячменю***

|       | Корені               |        | Стебла   |        |
|-------|----------------------|--------|----------|--------|
|       | контроль             | дослід | контроль | дослід |
|       | мг-екв/кг сухої маси |        |          |        |
| K     | 1570                 | 280    | 1700     | 1520   |
| Ca    | 90                   | 120    | 240      | 660    |
| Mg    | 360                  | 740    | 540      | 210    |
| Na    | 30                   | 780    | сліди    | 120    |
| Разом | 2050                 | 1920   | 2480     | 2510   |

Урожай (г на посудину): контроль 108, дослід 86.

Антагоністичний взаємовплив відомий і у аніонів, особливо між  $Cl^-$  і  $NO_3^-$ . Високий вміст хлоридів у середовищі пригнічує поглинання нітратів і навпаки. Однак антагонізм аніонів виявлений значно слабше, ніж катіонів.

Розчини, в яких шкідлива дія іонів виявляється в найменшій мірі, називаються **зрівноваженими**. Прикладом природних зрівноважених розчинів є морська вода, плазма крові. Незрівноважені розчини містяться в засолених ґрунтах, виникають вони і при невмілому використанні мінеральних добрив. Щоб рослини добре росли, розчини природних ґрунтів, а також розчини штучних поживних сумішей повинні бути зрівноваженими. Вважають, що сольові розчини для рослин зрівноважені, якщо відношення концентрацій одно- і двовалентних катіонів приблизно дорівнює 10:1. Поширеною взаємодією іонів є **адитивність** (додавання): дія суміші компонентів розчину дорівнює сумі дій окремих солей. Адитивність дії суміші елементів має місце, наприклад, в явищах осмосу, бо осмотичний потенціал сольової суміші

поживного розчину дорівнює сумі парціальних осмотичних потенціалів солей, які входять в суміш. При використанні мінеральних добрив на засолених ґрунтах можна одержати негативний результат, бо, як наслідок адитивної взаємодії іонів, може погіршитись поглинання води.

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

Важливим і досить складним питанням є утримання в поживному розчині необхідного рослинам заліза в розчинному стані. Якщо давати залізо у вигляді неорганічних солей  $\text{FeSO}_4$  або  $\text{Fe}(\text{NO}_3)_2$ , то залізо випадає в осад у вигляді гідроксиду, а в присутності фосфату утворює нерозчинний залізофосфат. Для запобігання утворення недоступних рослині осадів заліза, тепер залізо додають у розчин у вигляді розчинних хелатних сполук ЕДТА (етилендіамінтетраацетат) або ДЕТПА (диетилен-триамінпентаацетат).

Існує багато рецептів поживних розчинів для конкретних сільськогосподарських рослин за різних умов вирощування. Перший поживний розчин з 4-х солей –  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  і солей заліза – запропонував у середині XIX ст. В. Кноп. У ті часи вважали, що лише ці елементи необхідні рослині. Але через те що не вміли добре очищувати хімікалії, в розчині завжди були присутні і домішки інших елементів. Пізніше вчені розробили різні за складом суміші поживних солей, які містили як макро-, так і мікроелементи. Дуже части використовують різні модифікації поживного середовища, запропонованого американським фізіологом Д. Хоглендом, яке містить всі необхідні рослинам макро- і мікроелементи і готується з хімічно чистих реактивів. Вміст поживних речовин в розчині Хогленда набагато вищий, ніж у звичайному ґрунті, але нетоксичний для рослин. У такому розчині рослини досить довго добре ростуть і немає потреби додавати до нього поживні речовини.

Універсальною є суміш В. О. Чеснокова та Є. М. Базиріної. Вона містить в 1 л води:  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  – 0,5 г;  $\text{KNO}_3$  – 0,4 г;  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  – 0,14 г;  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  – 0,16 г;  $\text{MgSO}_4$  – 0,28 г;  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  – 0,13 г;  $\text{FeCl}_3$  – 0,06 г. Мікроелементи додають з розрахунку 0,1–0,5 мг/л.

М. М. Макрушин, Ю. О. Косов, В. М. Хіміч (1985) у Миронівському інституті пшениці ім. В. М. Ремесла УААН розробили поживну суміш для колосових зернових рослин (пшениця, ячмінь, жито, тритікале) в умовах штучного клімату (фітотрон, теплиці). Вона містить в 1 л води: 30–50 г сахарози, 2 г лимонної кислоти, 0,35 г хлораміну (А. С. 1172312, 1985, СРСР).

Стебла з колосом зрізають через 2–6 днів після цвітіння й поміщують для подальшого дорощування в поживний розчин. Судини з поживним розчином утримують у звичайних лабораторних умовах, де відбувається гібридизація. Насіння на протязі 23–26 днів нормально розвивається й досягає високої схожості (рис. 6.1). Собівартість 1 м<sup>2</sup> закритого ґрунту при використанні такого способу знижується на 23–27 %.





**Рис. 6.1.** Дороцювання зрізаних стебел з колосом ячменю в поживному розчині  
М. М. Макрушина, Ю. О. Косова, В. М. Хіміча (1985).

### 6.3. Ґрунтове живлення рослин

#### 6.3.1. Ґрунт як природне поживне середовище для рослин

Ґрунт – це багатофазне гетерогенне природне тіло, утворене з твердої, рідкої і газової фаз та живої речовини організмів, які населяють ґрунт. Для наземних рослин ґрунт є фізичною опорою, забезпечує їх водою і мінеральними поживними речовинами, створює кореням певний газовий режим. У природних ґрунтах всі фази існують і функціонують як єдине ціле.

**Тверда фаза ґрунту**, її каркас утворюється внаслідок фізичного руйнування і хімічного розпаду гірських порід, мінералів і містить суміш часточок різного розміру від крупнозернистого піску (діаметр 200–2000 мкм) до тонких глин (діаметр менше 2 мкм). У тверду фазу входять неорганічні і органічні компоненти, з органічних на гумус припадає до 90 %. Мінеральні часточки твердої фази ґрунту – це первинне джерело поживних рослин. В процесі вивітрювання з мінеральних ґрунтових колоїдів звільняються переважно  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$  і важкі метали, а при розкладі органічних речовин – азот, сірка, фосфор. З часом всі ці елементи переходять в ґрунтовий розчин, а безпосередньо з нього поглинаються рослинами.

**Рідка фаза** – це вода і ґрунтовий розчин. Вода ґрунту – це його могутня транспортна система і ведучий терморегулюючий фактор. Досяжність ґрунтової води для рослин значною мірою визначає родючість ґрунту. Ґрунтова вода, яка містить розчинні солі, органічні і орґано-мінеральні сполуки, гази, найтонші колоїдні золі, зветься **ґрунтовим розчином**. В ґрунтовому розчині відбувається більшість фізико-хімічних і біологічних процесів. Ґрунтовий розчин є безпосереднім джерелом мінерального живлення рослин, і оптимізація його складу – важливе завдання агрономії.

Неорганічні поживні речовини, які поглинають корені рослин, знаходяться в ґрунтовому розчині у вигляді катіонів і аніонів. Важливі катіони ґрунтового розчину –  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{H}^+$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ . Залізо, алюміній і багато інших мікроелементів містяться в ґрунтових розчинах у вигляді комплексних органо-мінеральних сполук. Аніони ґрунтового розчину – це  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ . Склад ґрунтового розчину залежить від багатьох факторів: складу твердої фази ґрунту, кількості і якості атмосферних опадів, температури, життєдіяльності ґрунтових мікроорганізмів та ін. Концентрація ґрунтових розчинів досить динамічна, вона збільшується від весни до літа, що пов'язано з випаровуванням вологи.

Доступність мінеральних поживних речовин для рослин залежить від кислотності або лужності ґрунтів. Реакція ґрунтового розчину залежить від наявності і співвідношення в ґрунтовому розчині водневих ( $\text{H}^+$ ) і гідроксильних ( $\text{OH}^-$ ) іонів і характеризується показником рН. Діапазон рН різних ґрунтів широкий: від 2,5 (кислі сульфатні ґрунти) до 10–11 (лужні солонці і содові солончаки). Для більшості сільськогосподарських рослин найбільш сприятливі ґрунти з реакцією близькою до нейтральної, багато рослин витримують лише невеликі зміни рН ґрунту. Кисла реакція ґрунту несприятлива для більшості рослин і мікроорганізмів. Кислі ґрунти збіднені кальцієм, магнієм і можуть містити обмінний алюміній у токсичній кількості. В лужних ґрунтах Fe, Mg, Cu, Zn утворюють нерозчинні сполуки і стають недоступними для рослин. Внаслідок життєдіяльності рослин і мікроорганізмів можуть відбуватися зсуви реакції ґрунтового розчину. Діяльність людини – вапнування кислих ґрунтів, гіпсування лужних – призводить до зміни реакції ґрунтів і покращує умови мінерального живлення рослин.

Для живлення рослин важливе значення має осмотична концентрація ґрунтового розчину. У більшості рослин осмотична концентрація у вакуолях клітин кореня складає 0,3–1,2 МПа, а легко доступна для рослин вологи утримується в ґрунті з силою 0,5 МПа, середньодоступна – 1,0–1,2 МПа. Внесення великих доз мінеральних добрив або зменшення вологості ґрунту можуть підвищити осмотичну концентрацію ґрунтового розчину в 2–5 разів і припинити надходження води в рослину, що порушить нормальний розвиток сільськогосподарських рослин.

Ґрунтове повітря заповнює вільний від води поровий простір ґрунту. Від кількості і складу ґрунтового повітря залежить розвиток і функціонування рослин і мікроорганізмів. Із ґрунтовым повітрям в ґрунт надходить кисень і молекулярний азот і виноситься з ґрунту вуглекислий газ.

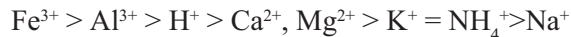
**Жива фаза ґрунту** – це організми, що її населяють: бактерії, гриби, водорості, найпростіші, хробаки та ін., а також кореневі системи рослин.

Ґрунти мають поглинальну здатність, тобто здатність обмінно або необмінно поглинати тверді, рідкі і газоподібні речовини або збільшувати їх концентрацію у поверхні своїх колоїдних часточок. Великий вклад у дослідження поглинальної здатності ґрунтів, особливо у вивчення поглинання катіонів в ґрунтах, вніс К. Гедройц. Він розрізняв 5 видів поглинальної здатності ґрунтів:

1) механічну (часточки, які надходять в ґрунті поглинаються, якщо перевищують розміри ґрунтових пор);

- 2) хімічну (аніони і катіони, які надходять, випадають у осад внаслідок хімічних реакцій у ґрунті);
- 3) біологічну (поглинання поживних елементів коренями рослин, мікроорганізмами та іншими живими організмами ґрунту);
- 4) фізичну (адсорбція на поверхні ґрунтових часточок деяких речовин);
- 5) фізико-хімічну, або обмінну, обумовлену наявністю в ґрунті ґрунтового поглинального комплексу (ГПК). ГПК – це сукупність мінеральних, органічних і органіко-мінеральних колоїдів, здатних поглинати іони на своїй поверхні і обмінювати їх на еквівалентну кількість іонів ґрунтового розчину. До мінеральних колоїдів відносяться тонкодисперсні глини, кремнекислота, гідроксиди заліза, алюмінію. З органічних речовин колоїдного характеру в ґрунті переважають гумусові кислоти та їх солі. Глинисті часточки і гумусові кислоти мають велику сумарну і питому поверхню (поверхня ґрунтових часточок в одиниці маси або об'єму ґрунту) і несуть на поверхні від'ємний заряд. Колоїди гідроксидів заліза, алюмінію, білки при  $\text{pH} > 7$  поведуться як кислоти, а при  $\text{pH} < 7$ , як луги. Завдяки надлишковому негативному заряду глинисті мінерали, гумусові кислоти утримують в першу чергу катіони і є головним резервуаром катіонів.

В ряду різновалентних іонів енергія поглинання збільшується зі збільшенням валентності іона, а при однаковій концентрації іони утворюють так званий ліотропний ряд:



Іон  $\text{H}^+$  адсорбується аномально міцно, що пов'язано з його малими розмірами і здатністю утворювати слабодисоційовані сполуки з багатьма аніонами. Серед поглинених катіонів ґрунтів переважають  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , а поглинених  $\text{NH}_4^+$  і  $\text{K}^+$  мало.

Адсорбція катіонів оборотна, тому іони з більшою спорідненістю (наприклад,  $\text{H}^+$ ) здатні заміщувати іони з меншою спорідненістю (наприклад,  $\text{Ca}^{2+}$ ), але іони з меншою спорідненістю можуть виштовхувати іони з більшою спорідненістю, якщо їх достатня кількість. Цей процес звуть **обмінною адсорбцією**. Найлегше обмінюються одновалентні катіони ( $\text{Na}^+$ ), найважче – тривалентні ( $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Al}^{3+}$ ). В ґрунтових колоїдах переважає сумарний від'ємний заряд, тому аніони відштовхуються від поверхні твердої фази – **від'ємна адсорбція**. Аніони  $\text{Cl}^-$  і  $\text{NO}_3^-$  практично не поглинаються і легко вимиваються з ґрунту. Вимивання нітратів призводить до їх накопичення в ґрунтових водах, разом з якими вони потрапляють в річки і озера, що викликає появу багатьох екологічних проблем.

Фосфатні іони ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) можуть зв'язуватись ґрунтовими часточками, які містять залізо ( $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ) і алюміній ( $\text{Al}^{3+}$ ), утворюючи слаботорозчинні солі, що обмежує рухливість і доступність фосфатів. Сульфат ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) утворює в присутності  $\text{Ca}^{2+}$  слаботорозчинний гіпс ( $\text{CaSO}_4$ ), але звичайно він постачає рослинам необхідний їм сульфат в достатній кількості.

У більшості ґрунтів ґрунтовий розчин дуже розведений (загальний вміст мінеральних речовин  $10^{-3}\text{M}$ ), і корені рослин швидко б вичерпали весь запас мінеральних елементів, якби елементи не надходили постійно з твердої фази. Шар іонів, який нагромадився на поверхні сильно набухлих глинистих і гумінових часточок, служить посередником між твердою ґрунтовою фазою і ґрунтовим розчином. Якщо

будь-які іони додаються до ґрунтового розчину або йдуть з нього, то це призводить до обмінних процесів (рис. 6.2).

В дослідях з фосфором було встановлено, що його запас у ґрунтовому розчині може оновлюватись приблизно до 10 разів за добу. **Сорбційне зв'язування іонів має ряд позитивних сторін:** 1) поживні речовини, які звільняються при вивітрюванні мінералів і розкладі гумусу, уловлюються і захищені від вимивання; 2) концентрація ґрунтового розчину залишається низькою і вирівнюною, завдяки чому корені рослин і ґрунтові організми не відчують осмотичного переважання; 3) при необхідності сорбовані іони десорбуються і стають доступними рослинам.

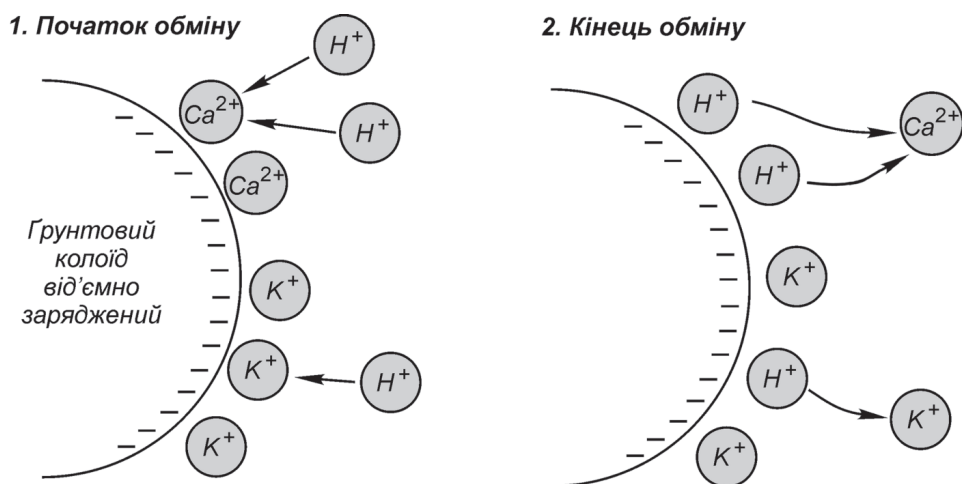


Рис. 6.2. Іонний обмін в ґрунті:

- 1 – іони адсорбовані від'ємно зарядженими ґрунтовими колоїдами;  
 2 – підкислення ґрунту збільшує концентрацію водневих іонів, які замінюють інші катіони;  
 $2\text{H}^+$  замінюють  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{H}^+$  замінює  $\text{K}^+$ .

### 6.3.2. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин

**Функції кореня.** Роль коренів у життєдіяльності рослин важлива і різноманітна. Перш за все, корінь закріплює рослину в ґрунті. Розміри кореневої системи залежать від виду рослини, складу ґрунту, його вологості, температури та ін. Дітмер (1937) виміряв кореневу систему озимої пшениці у віці 16 тижнів і виявив, що загальна довжина первинних і вторинних коренів була більше 500 км при поверхні 200 м<sup>2</sup>, тобто для виконання життєвих функцій першорядне значення має саме довжина коренів. Однорічні культурні рослини спускають свої корені на глибину 0,1–2,0 м при бічному поширенні 0,3–1,0 м, але основна маса коренів знаходиться в поверхневому шарі 0–20 см, багатому органічними і мінеральними речовинами. У дерев при відстані між ними 0,5 м основна коренева система досягає довжини 12–18 км.

У коренях багатьох рослин відкладаються в запас органічні речовини, синтезовані в процесі фотосинтезу. При необхідності вони повертаються в надземні органи

і використовуються там для росту і розвитку. Так, у коренях дворічних моркви, петрушки, буряка в перший рік вегетації нагромаджуються запасні речовини, які витрачаються на другий рік для формування квітів, плодів, насіння.

У цитоплазмі клітин кореня активно йдуть синтетичні процеси: відбувається первинний синтез амінокислот і амідів. В цьому синтезі приймає участь іон  $\text{NH}_4^+$ , який надійшов з ґрунту або утворився при відновленні іона  $\text{NO}_3^-$ , а також органічні кислоти – продукти дихального розпаду сахарози, які надходять в корінь по флоємі. При живленні коренів амонійними джерелами азоту в їх клітинах нагромаджуються переважно аміди (глутамін, аспарагін), а при використанні коренями нітратів – дикарбонові амінокислоти. Корінь приймає участь в синтезі порфіринів, каротиноїдів. Велике практичне значення має здатність коренів багатьох рослин синтезувати алкалоїди: в коренях тютюну синтезуються нікотин, анабазин, в коренях беладони – атропін, раувольфії – резерпін, люпину – люпинін та люпанін, рицини – рицинін. Синтез фітогормонів – цитокінінів, гіберелінів – також здійснюється в коренях. Синтетична функція властива не тільки підземним, але й повітряним кореням.

Для коренів характерна виділювальна функція, при цьому виділення речовин часто здійснюють клітини, які морфологічно нічим не відрізняються від сусідніх несекреторних клітин. Із коренів виділяються як мінеральні, так і органічні речовини. Мінеральні речовини виділяються у формі іонів, можливо, в ґрунт можуть виділятися всі іони, не зв'язані органічними речовинами. Важливе значення для ґрунтового живлення рослин має винос із цитоплазми іонів  $\text{H}^+$ , як результат діяльності  $\text{H}^+$ -АТФази на цитоплазматичній мембрані. Переважання виходу  $\text{H}^+$  над входом і підкислення ґрунтового середовища спостерігають в зоні кореневих волосків, де здійснюється активне поглинання мінеральних речовин. Це один з способів активного впливу коренів на ґрунт, бо при підкисненні розчиняються ґрунтові мінерали, і корені одержують додаткову кількість поживних речовин.

Корені виділяють велику різноманітність органічних речовин: органічні кислоти, амінокислоти, вітаміни, ферменти, полісахаридні слизи, монотерпенові вуглеводи – особливо у шпилькових рослин, а також фізіологічно активні речовини стимулюючої і пригнічуючої дії. За рахунок виділення полісахаридного слизу створюються слизові чохла на ростучих верхівках кореневих волосків і на зовнішніх клітинах кореневого чохла. Слиз кореневого чохла захищає кінчик кореня від пошкодження часточками ґрунту і як мастильний матеріал полегшує рух кореня в ґрунті. Слиз може містити специфічні речовини типу лектинів, які захищають корінь від інфекції і принадають сприятливі для даної рослини мікроорганізми. В перерахунку на продукти фотосинтезу корені в середньому виділяють 2–17 % органічних речовин, які до них надходять згори. Кількість і якість виділень відрізняється як у рослин різних видів, так і у рослин одного виду на різних фазах онтогенезу, а також залежно від впливу екологічних факторів. Наприклад, корені гороху виділяють 20 різних видів амінокислот, корені томатів 6–9, шпинату – 4. Показано, що нестача фосфору підвищує виділення ферменту фосфатази коренями пшениці. При покращенні живлення азотом і фосфором у

багатьох рослин в корневих виділеннях було більше амінокислот, а при зменшенні дози азоту – більше цукрів. Кореневі виділення є важливим фактором біології ґрунтів, бо зумовлюють розвиток специфічних типів ризосферних мікроорганізмів. Нагромадження в ґрунті специфічних корневих виділень може бути однією з причин втомлення ґрунту. Відомо, що під соняшником-бур'яном і деякими видами молочаїв нагромаджується хлорогенова кислота, під багаторічною люцерною – сапонін, а втомлення від конюшини також пов'язують з наявністю під нею токсичних речовин.

Кореневі виділення істотні як фактор взаємовпливу рослин різних видів (явище алелопатії); вплив може бути як позитивним, так і негативним. Ще Пліній Старший писав, що виноград не переносить капусти, в її присутності хворіє і миршавіє. Відомо, що після цукрового буряка погано росте кукурудза, після вівса різко зменшується схожість насіння пшениці. В той же час взаємно стимулюють одне одного кукурудза, картопля, квасоля.

Видільна функція характерна також для листків, у листових виділеннях є органічні і мінеральні речовини. Речовини виділяються пасивно (вимиваються водою) і активно (секретуються). Вимивання дощовою водою органічних речовин з вільного простору листків пшениці, ячменю в молочному стані може зменшити врожай на 30 %.

Рослини виділяють також гази, за період вегетації вони можуть скласти до 1 % сухої маси. Серед виділюваних газів є інсектициди, інгібітори росту, речовини, які приманюють або відлякують комах.

Алелопатичний взаємовплив рослин слід враховувати при виборі культур для сівозміни. В біогеоценозах рослини взаємодіють через кореневі виділення, фітонциди і продукти трансформації рослинних решток. Деякі продукти біосинтезу сприяють адаптації рослин до оточуючого середовища, успішній конкуренції з іншими видами і стійкості до фітопатогенів.

Кореням властива також розподільна функція: при надлишку іонів вони затримуються у вакуолях клітин кореня, при нестачі – скеровуються вакуолею в надземні органи. Коли рослина старіє, то поглинальна здатність коренів зменшується, але із своїх запасів корінь постачає надземні органи.

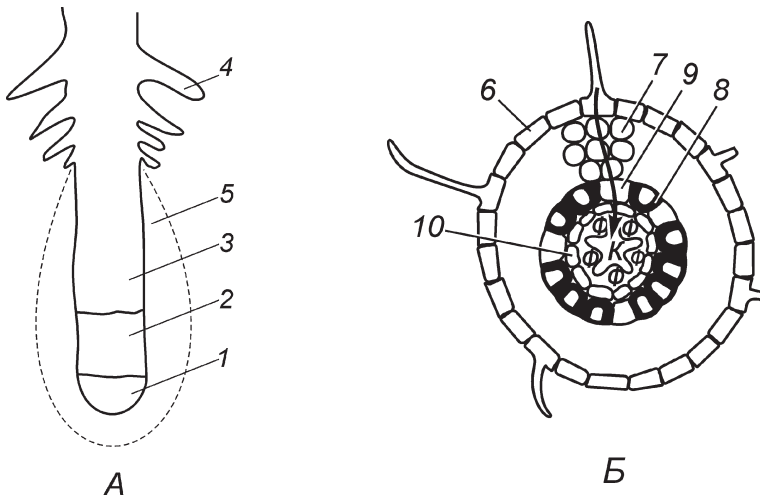
Важливішою функцією коренів рослини є поглинання і пересування води (див. розділ 5), а також поглинання неорганічних іонів і транспорт їх по ксилемі у надземні органи. Шляхи надходження води і неорганічних іонів однакові, але механізми цих процесів різні. Корені рослин здатні рости цілий рік, їх ріст залежить від наявності в ризосфері води і мінеральних речовин.

**Будова кореня.** Дводольні рослини мають стрижневу кореневу систему, однодольні і деякі дводольні – мичкувату. У деталях будова кореня у різних видів рослин варіює, однак переважають загальні риси (рис. 6.3, А). Кореневий чохлак – багатоклітинне утворення, яке прикриває кінчик кореня, захищає апікальну меристему і полегшує просування кореня в ґрунті. У міру росту і руху кореня клітини по периферії кореневого чохлака ослизнюються і відокремлюються, а з апікальної меристеми утворюються нові клітини кореневого чохлака. Слиз, який оточує кореневий чохлак кореня



(муцигель), виконує роль змащування при терті, захищає від висихання, полегшує просування поживних речовин до кореня і взаємодію з ґрунтовими мікроорганізмами.

В зоні апікальної меристеми відбувається активний поділ клітин. За нею розташована зона розтягнення клітин, за рахунок росту якої відбувається подовження кореня. За зоною розтягнення знаходиться зона диференціації, де клітини набувають властивостей, характерних для певних тканин – епідермісу, первинної кори, первинних провідних тканин. В зоні диференціації певні клітини епідермісу (ризодермісу) утворюють трубкоподібні бічні вирости – кореневі волоски, які виконують основну роботу з поглинання води і мінеральних речовин. У двосім'ядольних рослин всі клітини ризодермісу 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.



Поздовжній розріз молодого кореня:

- 1 – кореневий чохлак;
- 2 – меристема (зона поділу клітин);
- 3 – зона розтягу;
- 4 – зона корневих волосків;
- 5 – муцигель.

Поперечний розріз молодого кореня:

- 6 – епілема (ризодерміс)
- з корневими волосками;
- 7 – паренхіма кори;
- 8 – ендодерма;
- 9 – пропускні клітини;
- 10 – перицикл;
- Ф – флоема;
- К – ксилема.

**Рис. 6.3.** Схема поздовжнього (А) та поперечного (Б) розрізу молодого кореня.

Поперечний рух іонів у корені (рис. 6.3, Б) відбувається крізь однорядну епілему (ризодерміс), далі крізь клітини паренхіми кори, багатой міжклітинниками. Клітини

кори і у односім'ядольних, і у двосім'ядольних займають більшу частину поперечного перерізу кореня. Клітини кори мають тонкий шар цитоплазми, а на центральну вакуолю припадає 90 % об'єму протопласта. Протопласти клітин ризодермісу 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 оболонками без міжклітинників, який зветься ендодермою. Екваторіальна частина клітинних стінок клітин ендодерми просякнута гідрофобним суберином, а іноді і лігніном (так звані пояски Каспарі), що робить 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 – складена з провідних тканин (первинної ксилеми і первинної флоєми), оточених одним або кількома шарами паренхімних клітин, які зветься перициклом.

### 6.3.3. Надходження іонів

Головним, у більшості випадків – єдиним джерелом мінеральних речовин для рослин є ґрунт. Довгий час вважали, що рослини своїми коренями беруть з ґрунту воду і одночасно розчинені в ній мінеральні речовини. Потім розчин по ксилемі підіймається в надземну частину до листків, де вода випаровується, а солі залишаються і якимось чином розподіляються по рослині. Експериментальні дослідження довели повну неспроможність цих уявлень. Численні факти свідчать про незалежність процесів постачання рослин водою і мінеральними елементами. Встановлено, що немає зв'язку між кількістю випареної рослинами води і кількістю солей, поглинутих коренями з оточуючого розчину. Рослини поглинають іони вибірково, з багатьох солей вони вибирають або катіон, або аніон – із солі  $\text{NaNO}_3$  вони переважно беруть аніон  $\text{NO}_3^-$ , із солі  $\text{KCl}$  – катіон  $\text{K}^+$  і т. п. Висока вибірність поглинання іонів коренями доведена багатьма дослідженнями, в тому числі дослідженнями Х. Мершнера (1986). Корені кукурудзи він занурював в поживний розчин на 4 доби, а потім визначав концентрацію іонів у вихідному розчині ( $C^0$ ) і концентрацію іонів у соковій, видавленій з коренів у кінці досліду ( $C^1$ ). Коефіцієнт нагромадження іонів розраховували за співвідношенням  $C^1$  до  $C^0$  (табл. 6.2).

Таблиця 6.2.

#### *Коефіцієнт нагромадження іонів коренями кукурудзи*

| Іон             | $C^0$ (мМ) | $C^1$ (мМ) | $C^1/C^0$ |
|-----------------|------------|------------|-----------|
| $\text{K}^+$    | 0,14       | 160        | 1142      |
| $\text{Na}^+$   | 0,51       | 0,6        | 1,18      |
| $\text{NH}_4^+$ | 0,13       | 38         | 292       |
| $\text{NH}_4^+$ | 0,61       | 14         | 23        |

Виявилось, що натрій практично не нагромаджувався в коренях кукурудзи, а вміст калію в тканинах у тисячу разів перевищував його вихідний вміст у поживному розчині. Нагромадження іона  $\text{NO}_3^-$  було значно більшим, ніж іона  $\text{SO}_4^{2-}$ .

Потім стало відомо, що мінеральні іони надходять у корінь проти градієнта концентрації і багато елементів, майже відсутніх у зовнішньому середовищі, можуть нагромаджуватись у рослинах. Наприклад, рослини кукурудзи можуть нагромаджувати в насінні золото, огірки – срібло, капуста – йод та молібден. Зрештою, вода і мінеральні елементи можуть рухатись крізь кореневі системи у зустрічних напрямках, про що свідчить виділення з кореневої системи назовні різних іонів. Так, корені бобових в умовах інтенсивної транспірації на світлі при певних значеннях рН виділяють у середовище фосфат-іони, корені злаків, вирощені у водній культурі, при  $\text{pH} < 6,0$  виділяють кальцій і т. п.

Клітини молодій ростучій верхівки кореня з незадерев'янілими клітинними стінками поглинають іони найбільш активно. Для будови клітинних стінок характерне невпорядковане переплетення целюлозних фібрил, до яких прикріплені молекули геміцелюлози і пектину. Така стінка має численні міжфібрилярні канали і порожнини. Сукупність міжфібрилярних каналів, порожнин усіх клітинних стінок разом з міжклітинниками утворює вільний простір (**анопласт**). У різних тканинах на вільний простір припадає 5–10 % їх об'єму. Залежно від ситуації вільний простір заповнює вода або повітря. У вільний простір іони можуть потрапити, не перетинаючи мембрани. Із цитоплазми однієї клітини в цитоплазму сусідніх клітин між целюлозними фібрилами проходять численні плазмодесми, об'єднуючи протопласти клітин в єдину систему – **симпласт**.

Перший етап надходження іонів в клітини кореня – це їх нагромадження у вільному просторі (ВП). Оскільки радіус каналів у клітинній стінці дорівнює 15–20 нм при радіусі іонів 0,4–0,6 нм, то ВП не є перешкодою для руху води і розчинених в ній іонів.

Механізм руху іонів у ВП може бути різним, наприклад, дифузія – рух розчиненої речовини в нерухомому розчиннику, залежний від градієнта концентрації. Однак швидкість дифузії надзвичайно мала і зменшується в часі: за годину – 5 мм, за 24 години – 25 мм, за рік – 50 см, тому роль дифузії в надходженні, а особливо в пересуванні іонів по кореню, незначна.

Надходження іонів у ВП може відбуватись завдяки масовому потоку (рух розчиненої речовини разом з розчинником). Дійсно, в жаркий літній полудень завдяки транспірації відбувається пряме просисання розчину крізь клітинну стінку. Однак пори клітинної стінки молодих клітин заповнені в'язким колоїдним слизом, виділеним цими клітинами, який чинить опір масовому потоку.

Головну роль в надходженні іонів у вільний простір відіграє процес адсорбції. **Адсорбція** (осадження) – це фізико-хімічний процес, який відбувається з великою швидкістю, чим відрізняється від дифузії. В основі адсорбції лежить взаємне тяжіння іонів і молекул клітинної стінки, яке ґрунтується на електростатичних силах. Від'ємно заряджені молекули речовин клітинної стінки (пектинові речовини, деякі білки прилеглі до стінки плазмалемі) вибірково притягають до себе катіони, сильніше – двох- і трьохвалентні, слабше – одновалентні. Для вибіркової адсорбції характерний ряд  $\text{Al}^{3+} > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+} > \text{K}^{+} > \text{Na}^{+}$ . Однак, коли від'ємні заряди виявляються вже зайня-

тими, адсорбований іон може бути виштовхнутий іншим іоном, який є в надлишку; відбувається обмін іонів. Встановлено, що клітинні стінки ризодерми здатні до багаторазового оберненого процесу адсорбції: клітинна стінка то адсорбує іони в себе, то десорбує їх у вільний простір, тобто клітинна стінка виступає як іонообмінник. У клітин ризодерми є спеціальний обмінний фонд, вони міняють катіон водню  $H^+$  на катіони оточуючого середовища, а аніон вугільної кислоти  $HCO_3^-$  і аніони деяких органічних кислот – на аніони мінеральних кислот.

Кореневі волоски, завдяки слизу, який з'єднує ґрунт і корінь в єдину колоїдну систему, здатні до контактного обміну з ґрунтом, оминаючи ґрунтовий розчин.

Частина іонів пересувається по ВП аж до ендодерми. Друга частина іонів переходить з апопласту в протопласт клітин, для чого їй необхідно подолати цитоплазматичну мембрану (плазмалему), яка вкриває весь протопласт, а для проникнення у вакуолю необхідно подолати ще й вакуолярну мембрану – тонопласт.

Основними хімічними речовинами мембран є ліпіди і білки (див. розділ I). Товщина мембран 7–10 нм. Подолання мембран може відбуватись пасивно без витрати метаболічної енергії за градієнтом концентраційного (хімічного) потенціалу з області з вищим в область із нижчим хімічним потенціалом, до встановлення рівноваги (для незаряджених речовин). Причиною дифузії заряджених іонів служить різниця хімічного і електричного (електрохімічного) потенціалу. Окремі іони дифундують незалежно один від одного.

Активний транспорт іде з використанням метаболічної енергії, яка вивільняється при гідролізі АТФ, він чутливий до кисню і метаболічних отрут. Активний транспорт служить для накопичення речовини, якої мало в оточуючому середовищі, або для видалення речовини, якщо в клітині вона має бути в низькій концентрації.

Крізь подвійний фосфоліпідний шар мембрани в цитоплазмі дифундують, імовірно, такі неполярні сполуки, як  $O_2$ ,  $CO_2$ . Вода, незважаючи на її високу полярність, також проходить через ліпідний шар, бо її молекула дуже мала. Заряджені гідратовані іони нерозчинні в ліпідах мембран. Їх надходження полегшують спеціальні транспортні білки, які поділяють на три групи: канали, переносники (портери) і насоси (рис. 6.4).

**Канали** – це трансмембранні білки, здатні відкриватись і закриватись внаслідок зміни конформації білка. Довгі молекули білків-каналів заряджені, заповнені водою. Канали пропускають іони вибірково залежно від їх заряду і розміру гідратної оболонки. Через канали йде головним чином пасивний транспорт. Швидкість дифузії через відкритий канал дуже велика:  $10^6$  іонів/с<sup>-1</sup>. Зараз установлена наявність каналів для  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$ , виявлені також канали для води (аквапорини).

**Білки-переносники** спочатку приєднують на певне місце речовину, яку вони переносять, а потім, імовірно, дифундують разом з нею крізь мембрану. Процес транспорту закінчується, коли перенесена речовина від'єднується від переносника, а він повертається на вихідну позицію. Білки-переносники переносять  $10^4$ – $10^5$  іонів за секунду, тобто вони працюють значно повільніше, ніж канали, і тому мають менше значення. Переносники відносно специфічні до речовин, однак переносник калію в рослинній клітині може переносити  $Rb^+$  і  $Na^+$ , але не переносить будь-який аніон або незаряджену молекулу цукру. Транспорт з допомогою переносників може

бути пасивним і активним. **Пасивний транспорт** з допомогою переносників звать полегшеною дифузією. При полегшеній дифузії, як і при простій дифузії, напрямок руху залежить від концентраційного градієнта (для незаряджених молекул) або від електрохімічного градієнта (для іонів).

Мембранні білки, пов'язані з активним транспортом, звать **насосами**, бо при їх роботі іони рухаються з однієї сторони мембрани на протилежну проти електрохімічного градієнта. Насоси переносять  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$  та  $\text{H}^+$ . Активний транспорт відбувається за рахунок енергії, яка вивільняється при гідролізі АТФ, або енергії окисно-відновних реакцій, яка виділяється в ланцюгу перенесення електронів у мітохондріях, хлоропластах.

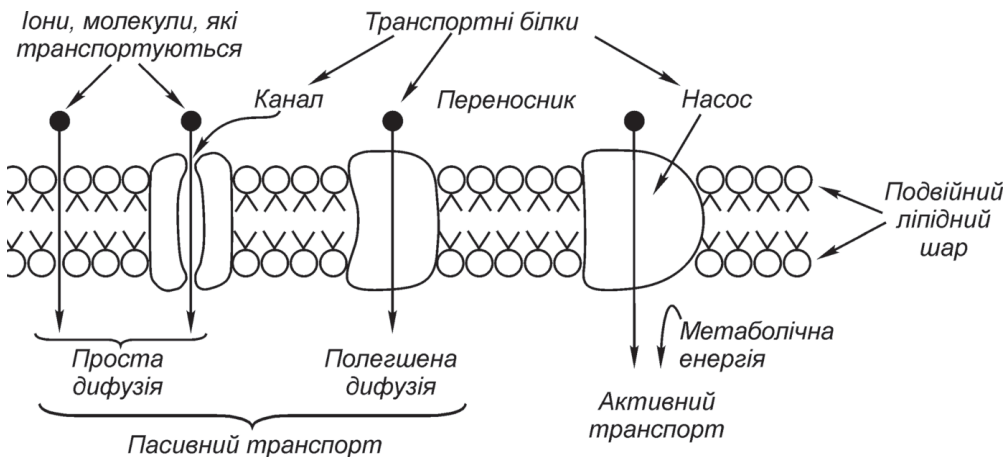


Рис. 6.4. Транспорт іонів і молекул крізь біологічні мембрани.

Іонні насоси бувають електронейтральні і електрогенні. **Електронейтральні насоси** переносять крізь мембрани два іони однакового заряду в протилежних напрямках. **Електрогенні насоси** переносять один заряджений іон в одному напрямку. Зараз досить детально вивчені насоси  $\text{H}^+$ -АТФази і  $\text{Ca}^{2+}$ -АТФази.

**$\text{H}^+$ -АТФаза плазмалемі** – це трансмембранний білковий комплекс із молекулярною масою 100–200 кДа, електрогенний насос, який викидає протони з цитоплазми у ВП клітинної стінки, використовуючи енергію АТФ. Транспорт протонів з допомогою  $\text{H}^+$ -АТФази звать **первинним активним транспортом**. При роботі  $\text{H}^+$ -АТФази по обидва боки мембрани виникає протонний градієнт, який разом з нормальним мембранним потенціалом створює протонорушійну силу, що намагається повернути протони назад через мембрану в клітину. Енергія протонорушійної сили використовується в клітині для транспорту багатьох іонів і органічних молекул проти їх електрохімічного градієнту. Протони, які повертаються назад у клітину з допомогою білка-переносника, разом з собою переносять інші речовини. Такий сумісний транспорт (котранспорт) звать **вторинним активним транспортом**. Котранспорт в одному напрямку звать **симпортом**, а в протилежних напрямках – **антипортом**. Згідно з експериментальними даними, калій, якщо ззовні його концентрація дуже мала, може активно поглинатися з допомогою протон-симпорту, а при високій концентрації – пасивно.





Для рослин дуже важливо регулювати концентрацію кальцію в клітині. Кальцію багато в клітинній стінці і у вакуолі, але дуже мало в цитоплазмі, де він регулює активність багатьох ферментів. Надходження кальцію забезпечують каналні білки в плазмалемі і тонопласті, а активний відтік –  $\text{Ca}^{2+}$  АТФ-фаза в плазмалемі і Са-Н-антипортер в тонопласті. Концентрація кальцію в цитоплазмі залежить від узгодженої регуляції активності цих білків.

В клітині працюють одночасно первинний і вторинний активні транспорти. Активність  $\text{H}^+$ -АТФ-ази плазмалемі контролюється температурою, концентрацією субстрату (АТФ) а також іншими факторами (світло, гормони, патогени), які можуть її активувати або пригнічувати. У рослин залежно від фізіологічних потреб є широкі можливості реагувати на умови зовнішнього середовища і зберігати постійну цитоплазматичну концентрацію при великому діапазоні зовнішніх концентрацій.

Іони здатні впливати на надходження інших іонів у рослини позитивно (синергізм) і негативно (антагонізм). Зазвичай іони з різними зарядами підсилюють надходження один одного, так, при амонійному джерелі азоту зростає надходження фосфорної кислоти, і навпаки, при нітратному живленні покращується поглинання кальцію і магнію. Між близькими іонами існує конкуренція: між  $\text{K}^+$  і  $\text{Rb}^+$ , між  $\text{Ca}^{2+}$  і  $\text{Sr}^{2+}$ , так само між сульфатом і селенатом. В основі конкуренції, імовірно, лежить однакова спорідненість до білків-переносників або до каналів. Наприклад, якщо переносник уже зв'язаний з  $\text{Rb}^+$ , то він не здатний зв'язати ще і  $\text{K}^+$ .

Поглинання речовин залежить також від концентрації і співвідношення елементів у поживному розчині. Нормальне живлення забезпечене при вмісті в 1 л розчину в фазі найбільш активного росту рослин по 20–30 мг N та  $\text{K}_2\text{O}$ , по 10–15 мг  $\text{P}_2\text{O}_5$ . Концентрація по 100 мг/л азоту, фосфору, калію і навіть загальна концентрація 1 г/л ще не є загрозливою, але більша концентрація може шкодити рослинам.

О. М. Павлов (1967) відзначає, що при наливі пшениці найбільша кількість азоту в зерно надходить з листя. Вміст азотистих речовин в листях до початку наливу зерна в основному визначає накопичення білку в зерні. В. Ф. Сайко із співробітниками (1982) установили, що на фоні фосфорно-калійного забезпечення в початковій фазі розвитку озимої пшениці рослинам потрібне помірне азотне живлення, а в пізніші фази вегетації – підвищене, що сприяє максимальному розвитку елементів продуктивності рослин, збільшенню маси зернівок та покращенню якості зерна.

У виробничих дослідах, проведених у Вінницькій області в 1984 році, при внесенні літаком сухої аміачної селітри в дозі 1–1,5 ц/га при колосінні озимої пшениці прибавка урожаю складала 3,5–4,8 ц/га, а вміст клейковини – 25,6–28,4 % при 20–22 % на невідживлених ділянках. Цей захід ефективніший в умовах достатнього зволоження (М. М. Макрушин, 1985).

Мінеральні речовини можуть також адсорбуватись листям, вони здатні проходити крізь продиhi і кутикулу. Такі мікроелементи, як залізо, марганець, мідь, часто бувають міцно адсорбовані ґрунтом і не попадають в рослини, тому звичайно розчином цих елементів обробляють плодові дерева, винограду лозу. Азотні і калійні добрива зазвичай швидко надходять в листя, а мікроелементи – значно повільніше. Найбільш ефективне використання поживних елементів у вигляді тонкої плівки, нанесеної на листки.

Позитивна дія добрив зростає при їх сумісному використанні з поверхнево-активними речовинами (детергентами), які полегшують дифузію крізь кутикулу і надходження поживних елементів у клітини.

Позакореневе внесення поживних елементів скорочує час між їх застосуванням і використанням, що має важливе значення при швидкому рості рослин.

#### 6.3.4. Радіальний і ксилемний транспорт іонів

Велика ступінь адсорбції іонів верхівкою кореня пов'язана з необхідністю поживних речовин для її росту. Верхівка кореня завдяки поділу і розтягненню пересувається до нової частини ґрунту, де поживні речовини ще не використані. Адсорбовані іони пересуваються по неспеціалізованих тканинах кореня до судин ксилеми: рух відбувається як по вільному простору (апопласту), так і по симпласту.

По ВП іони і молекули рухаються з допомогою дифузії або разом з масовим потоком води. Досліди з  $^3\text{H}$ -міченою водою та  $^{14}\text{C}$ -міченим манітом показали, що маніт рухається по ВП, не заходячи в клітини кореня, а вода рухається і по ВП, і заходить у клітини. Рух речовин, що дифундують по ВП, затримується в ендодермі поясками Каспарі, просякнутими суберином.

Симпласт – це континіум клітин, з'єднаних між собою плазмодесмами. Плазмодесма – це складна органела, всередині якої знаходиться канал діаметром 20–60 нм (десмотубула), вистелений плазмалемою. Канал в середині розширений, по краях звужений, здатний відкриватись і закриватись, регулюючи транспорт речовин. По плазмодесмах з клітини в клітину переходять іони, невеликі молекули, вода. Механізм руху речовин по симпласту пов'язують з рухом плазми.

Основний вхід у симпласт здійснюється крізь кореневі волоски, від яких відходить у 15–18 разів більше плазмодесм, ніж від безволоскових клітин ризодермісу. Всередині клітин речовини пересуваються завдяки циклозу – руху цитоплазми по колу, який залежить, імовірно, від скорочувальних білків. Швидкість руху цитоплазми досить велика – 0,2–0,6 мм/хв.

Вакуолі також приймають участь у транспорті іонів. Резервування частини іонів у вакуолі залежить від їх концентрації. Якщо в зовнішньому середовищі міститься оптимальна кількість іона, то вакуоля не впливає на його рух, іон по симпласту рухається прямо в судини; але якщо є надлишок іона, то іон частково скидається у вакуолю. Якщо іон відсутній у зовнішньому середовищі або його невистачає, то з вакуолі він переходить у цитоплазму, а звідти в симпласт, тобто вакуоля підтримує постійну концентрацію іона в симпластичних шляхах. Така буферна функція характерна для клітин кори кореня, яка є багат шаровою, на відміну від одношарових – ризодерми, ендодерми, перицикла, ксилемної паренхіми.

Кора кореня виконує також функцію первинного метаболічного реактора. В корі кореня потік  $\text{NH}^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ , фосфатів, сульфатів перетинається із зустрічним потоком їх органічних акцепторів, які надходять з флоєми. В корі відбуваються реакції їх первинної асиміляції, звідси органо-мінеральні продукти цих реакцій рухаються до судин.

Іони і малі гідрофільні молекули, що рухаються по апопласту до провідних тка-

нин, на рівні ендодерми більшою частиною переходять у симпласт через клітинні мембрани, бо їх руху по ВП заважають пояски Каспарі. Обмежена частина іонів, молекул може перейти до судин ксилеми по апопласту пропускних клітин, у стінках яких не відкладається суберин. Бар'єрна роль ендодерми полягає також у тому, що вона відділяє низькосольовий розчин кори кореня (ІмМ) від високосольової пасоки (50 мМ) і перешкоджає зворотній дифузії іонів з судин.

Де б іони не надходили у симпласт (в клітинах ризодермісу, кори чи в клітинах ендодерми), далі вони переходять з клітини до клітини по плазмодесмах аж до клітин паренхіми центрального циліндра. Тут вони перевантажуються в судини ксилеми. Оскільки провідні елементи ксилеми – судини і трахеїди – мертві, заповнені водою, функціонально вони відносяться до апопласта, тобто іони повинні перейти із симпласта в апопласт. Раніше припускали, що цей перехід проходить пасивно. В останніх роботах наводяться дані про активну секрецію іонів з клітин паренхіми, бо концентрація іонів у судинах на 1–2 порядки вища, ніж в корі кореня. Встановлено також, що надходження іонів у судини чутливе до метаболічних отрут, які діють на процеси, пов'язані з використанням енергії АТФ. На надходження іонів у судини впливає температура, що також вказує на активний характер цього процесу.

Радіальні транспорти іонів по апопласту і симпласту не виключають, а мабуть, доповнюють один одного. Шлях іонів по симпласту переважає у оптимальному стані рослин. Транспорт по апопласту залежить від руху води і особливе значення набуває у крайніх випадках: підвищена транспірація при посуші, висока концентрація зовнішнього розчину внаслідок місцевого внесення добрив, насиченість тканин рослини солями.

По провідних елементах ксилеми – судинах і трахеїдах – здійснюється дальній транспорт мінеральних речовин і органо-мінеральних продуктів їх первинної асиміляції в надземні органи. Висхідна течія води по ксилемі підтримується транспірацією і кореневим тиском живих клітин кореня. Іони рухаються головним чином до активно ростучих органів. На напрямок руху ксилемного соку впливають фітогормони ауксини, транспорт скеровується туди, де більше ауксинів, наприклад, у бруньки, плоди. Швидкість руху ксилемного соку досить велика, у дерев вона може досягати десятків метрів за годину. Якщо при слабкій транспірації затримується рух ксилемного соку, це призводить до нестачі поживних речовин у молодих листках, як було виявлено для  $\text{Ca}^{2+}$ , бору. Поглинені елементи поживних речовин пересуваються по ксилемі в формі іонів або їх органічних похідних. В ксилемному соці серед аніонів переважає  $\text{NO}_3^-$ , серед катіонів –  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ . Важливими компонентами ксилемного соку є амінокислоти, у бобових – уреїди.

Живі клітини камбію і ксилемної паренхіми здатні відтягати частину іонів і води з судин і акумулювати їх. У разі потреби іони з ксилемної паренхіми повертаються в судини, чим регулюється склад ксилемного соку. В дослідях з міченим фосфатом був виявлений його перехід в сусідні тканини, але цей процес іде значно повільніше, ніж рух по ксилемі. Експериментальні дані останніх років вказують, що плазмалема клітин ксилемної паренхіми має протонні насоси, водяні канали і різні іонні канали, спеціалізовані на поглинанні і виділенні іонів. Ростучі корені просуваються крізь шари ґрунту, в різному ступені збагачені іонами, але завдяки

регулюючій ролі живих клітин стебла постачання надземних органів елементами мінерального живлення не переривається. Транспорт по ксилемі залежить від загальної життєдіяльності рослин, існує добова ритмічність руху; навіть якщо немає листків, удень швидкість руху ксилемного соку вища.

У листках провідна система розгалужується, з найдрібніших жилок вода і розчинені в ній речовини надходять в апопласт стінок клітин мезофіла. Звідти внаслідок роботи  $H^+$ -АТФаз іони переходять в цитоплазму клітин, де включаються в процеси метаболізму. Оскільки в листі відбувається інтенсивна транспірація, а об'єм випареної води в 5–10 разів перевищує об'єм листка, існує загроза нагромадження в листку надлишку іонів і підвищення осмотичного тиску. У більшості трав'янистих рослин надлишок іонів відтікає з листка через флоему або осаджується у вигляді важкорозчинних сполук (у клітинних стінках – у вигляді карбонату кальцію, в мітохондріях – фосфату кальцію, у вакуолях – оксалату кальцію). У деяких рослин нагромаджений надлишок солей виділяється сольовими залозами і волосками.

Рослини регулюють транспорт іонів на рівні клітин – включенням і виключенням насосів у мембранах. На рівні тканин регуляція здійснюється відкриванням і закриванням плазмодесм, а на рівні цілого організму – зміною швидкості обміну речовин.

### 6.3.5. Ризосфера

Кореневі системи рослин у звичайних умовах постійно виділяють в оточуюче середовище речовини різноманітної хімічної природи. З екологічних позицій виділення в ґрунт великої кількості створеної рослинами продукції пояснюється тим, що всі живі організми живуть не відокремлено, а взаємодіють між собою.

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 – невидимих рільників, 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  $\text{Fe}^{3+}$  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.

### 6.3.6. Мікориза

У 1881 р. професор Одеського університету Ф. Т. Каменський, вивчаючи анатомічну будову коренів безхлорофільної рослини *Nyropitis monotropa*, виявив, що корені цієї рослини вкриті товстим шаром грибного міцелію і з землею безпосередньо не контактують. Каменський зробив висновок про можливість симбіотичних відносин між грибом і коренем рослини.

В 1885 р. такий симбіоз німецький ботанік А. Франк назвав **мікоризою** (грибокоренем). У симбіозі з грибами живуть корені 80 % всіх голонасінних і покритонасінних рослин. Мікориза рідко зустрічається у рослин, які ростуть на дуже сухих, засоленних і перезволожених ґрунтах.

Розрізняють два види мікоризи – ектотрофна і ендотрофна (рис. 6.6). 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 Гартіга”. 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, звуть **мікотрофними**. Облігатними мікотрофами, які не можуть розвиватись нормально без гриба, є дуб, граб, шпилькові. 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, сироїжки та ін.

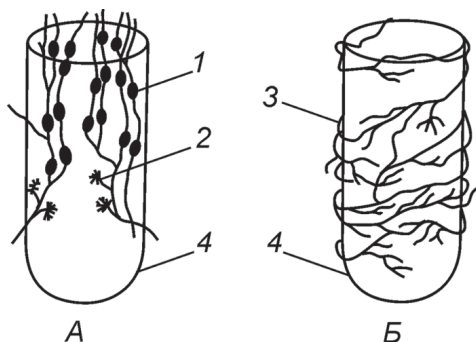


Рис. 6.6. Мікориза:

А – ендомікориза; Б – ектормікориза; 1 – везикула; 2 – арбускула; 3 – гіф; 4 – кінчик кореня.

**Ендотрофна мікориза** не утворює суцільного чохла навколо кореня і сітки Гартіга. 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 зігоміцети. Гриби ВАМ – obligatні симбіонти, культивуються лише в культурі кореневих 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.

### 6.3.7. Алелопатія

Уявлення про хімічну взаємодію рослин має свою давню історію. Засновник ботаніки Феофраст ще 2300 років тому писав: “Буває, що одне дерево губить інше, забираючи у нього їжу і заважаючи йому жити і в інших відносинах”. Стародавні рослинники звертали увагу на взаємний вплив рослин запахами.

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.

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.

## 6.4. Фізіологічні і біохімічні властивості мінеральних елементів

### 6.4.1. Загальні властивості і функції в житті рослин мінеральних поживних речовин

Мінеральні речовини розподілені в рослинах нерівномірно. Найбільший вміст мінеральних речовин в тканинах і органах, побудованих переважно з живих клітин: у листі – 10–15 %, в коренях, стеблах – 4–5 %, в насінні – 3 % на суху масу, а в деревині, де рівень життєдіяльності досить низький, – всього біля 1 %. Для рослинних тканин характерний високий вміст калію (25–35 %  $K_2O$  від загальної маси золи), багато фосфору (7–10 %  $P_2O_5$ ) кальцію (3–30 %  $CaO$ ). Солома злаків збагачена калієм (більше 40 % маси всієї золи), зерно злаків – фосфором (до 50 %), головним чином, у вигляді фітину.

Мінеральні речовини присутні в рослинному організмі в різних формах:

- 1) у міцних з'єднаннях з органічними речовинами (сірка – в складі білків, фосфор – в нуклеїнових кислотах, магній – у хлорофілі, мідь, цинк – у складі деяких ферментів);
- 2) в розчинному стані у тканинних рідинах, в цитозолі (катиони  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ , аніони  $Cl^-$ ,  $SO_4^{2-}$ ,  $PO_4^{3-}$ );
- 3) у формі нерозчинних відкладень ( $Ca$  у вакуолярному соку).

Значення мінеральних речовин в житті рослин велике і багатостороннє. Функції, які виконують мінеральні речовини, поділяють на структурну, каталітичну, електрохімічну. Структурну функцію виконують ті елементи, які вбудовуються в хімічні структури біологічних молекул або використовуються для побудови полімерів. Взаємодіючи з молекулами найважливіших біополімерів – білків, нуклеїнових кислот – мінеральні речовини впливають на формування їх просторової будови. До елементів, у яких переважає структурна функція, відносяться вуглець, кисень, водень, азот; саме з них будуються різноманітні органічні молекули. Структурну роль виконують також сірка, фосфор, кальцій та інші макроелементи. Так фосфор є компонентом ДНК, РНК, фосфоліпідів мембран та ін. Кальцій, з'єднуючись з пектиновою кислотою, зміцнює стінки клітин.

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

Електрохімічна роль елементів включає зрівноваження концентрацій іонів, стабілізацію макромолекул, стабілізацію колоїдів, нейтралізацію зарядів, участь у процесах проникності мембран, у створенні осмотичного потенціалу клітин та інших. В електрохімічних процесах приймають участь  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $H^+$ ,  $OH^-$ ,  $Cl^-$  та інші.

Більшість елементів виконують в живому організмі декілька функцій. Наприклад, магній є необхідним структурним компонентом молекули хлорофілу, а також він є кофактором багатьох ферментів,  $Mg^{2+}$  також впливає на функціонування клітинних органелів рибосом.

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

Мінеральні речовини неметали надходять в рослини у вигляді аніонів (фосфор, сірка, хлор, силіцій, бор) метали – у вигляді катіонів (калій, натрій, кальцій, магній) або металохелатів (залізо, мідь та інші). Винятком є молібден, який поглинається у вигляді  $MoO_4^{2-}$ .

Азот рослини поглинають як у вигляді катіона  $NH_4^{2+}$ , так і у вигляді аніона  $NO_3^-$ .

#### 6.4.2. Макроелементи-неметали

**Фосфор.** Фосфор (грец. – той, хто несе світло) в живих організмах нероздільно пов'язаний з енергетичним обміном, спадковою інформацією, ферментативним каталізмом, проникністю клітинних мембран та іншими важливими функціями. Фосфор – основа життя на полях.

У більшості ґрунтів, особливо піщаних, фосфор присутній у незначній кількості: загальний його вміст коливається в межах 500–800 мг/кг сухого ґрунту. Серед мі-

неральних сполук фосфору в ґрунтах переважають ортофосфати – головним чином фосфати кальцію та фосфати полуторних оксидів – алюмінію та заліза. На органічні сполуки фосфору в мінеральних ґрунтах припадає до 70–80 % всіх його запасів, однак для рослин органічний фосфор стає доступним тільки після його мінералізації ґрунтовими мікроорганізмами, які відщеплюють неорганічний фосфат з допомогою ферменту фосфатази. Фосфатазу продукують також корені вищих рослин.

Рослини поглинають тільки розчинний фосфор в окисленій формі ортофосфату ( $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  або  $\text{HPO}_4^{2-}$ ). Вирішальну роль в доступності фосфору рослинам відіграє рН ґрунтів. Так, у ґрунтах з рН нижче 6,8 присутні водорозчинні легкодоступні солі фосфатного аніона  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$  і одновалентних катіонів  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ , а також однозаміщений ортофосфат кальцію  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ , розчинний у воді і легко доступний для рослин. В ґрунтах з рН поміж 6,8 та 7,2 переважає фосфор у менш доступній формі  $\text{HPO}_4^{2-}$ , його солі з двовалентними катіонами, наприклад, кальцієм, розчиняються під дією кислот, після чого можуть бути використані рослинами. При дефіциті фосфору мікроорганізми, які живуть біля коренів, підкислюють ґрунт, виділяючи органічні кислоти, що сприяє переведенню сполук фосфору в рухомий стан. Кореневі волоски багатьох рослин також здатні виділяти органічні кислоти, наприклад, лимонну. Лимонна кислота хелатує  $\text{Ca}$ ,  $\text{Fe}$  і  $\text{Al}$ , що призводить до розчинення неорганічних фосфатів.

В лужних ґрунтах з рН вищим 7,2 переважають тризаміщені фосфати дво- і тривалентних катіонів, наприклад,  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ , практично нерозчинні у воді і тому не доступні для рослин.

Особлива функція фосфатів в енергетичному обміні всіх живих організмів – утворення багатих енергією зв'язків в нуклеозидтрифосфатах. Ці зв'язки дозволяють перенос енергії. Нуклеозидтрифосфат є універсальною енергетичною “розмінною монетою” живих організмів. В центрі енергетичного обміну всіх живих організмів стоїть аденозинтрифосфат (АТФ) і продукти його гідролізу – аденозиндифосфат (АДФ) і аденозинмонофосфат (АМФ). У складі АТФ є дві високоенергетичні фосфорильні групи, які позначаються в формулі  $\sim P$ . Їх запас енергії дорівнює 30,5 кДж. моль<sup>-1</sup>. Перенос фосфорильних груп від АТФ до низькоенергетичних сполук супроводжується переносом енергії, яка далі використовується у численних метаболічних процесах (рис. 6.7).

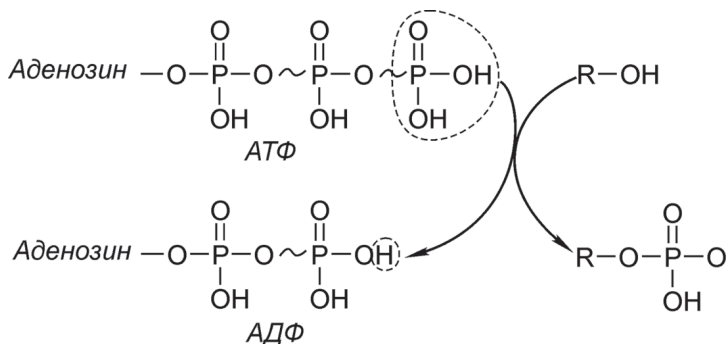


Рис. 6.7. Фосфорилування метаболіта з допомогою АТФ.

Унікальною функцією фосфору є участь у фосфорилуванні клітинних білків за допомогою ферментів протеїнкіназ. Фосфорилування білків регулює такі процеси, як синтез білка, поділ, диференціювання клітин. Основна резервна форма фосфору в рослинах – фітин (Са-Mg сіль інозитолгексафосфату). Концентрація фітину в насінні залежить від забезпечення рослини фосфором і коливається від 20 до 73 % від загального вмісту Р в насінні. При проростанні насіння фермент фосфатаза відщеплює від фітину неорганічний фосфат, який використовується для синтезу необхідних проросткам фосфорорганічних сполук.

Нестача фосфору викликає порушення найрізноманітніших процесів метаболізму, веде до затримки росту, порушення репродуктивних процесів.

Листки рослин, яким бракує фосфору, стають темно-зеленими з фіолетово-пурпуровим або бронзовим відтінком, пізніше такого забарвлення набувають і стебла.

**Сірка.** Сірка необхідна рослинам майже в такій кількості, як і фосфор. Загальний вміст сірки у верхніх горизонтах незасолених ґрунтів коливається від 0,01–0,02 до 0,2–0,4 %. Сірка присутня в ґрунтах у вигляді органічних і мінеральних сполук. У верхніх гумусових горизонтах ґрунту на органічні сполуки сірки припадає 70–80 %, а в торф'яних ґрунтах – майже 100 % всіх запасів сірки. Найбільш поширена мінеральна форма сполук сірки в ґрунтах – це сульфати, найчастіше це сульфати кальцію, натрію, магнію ( $\text{CaSO}_4$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{MgSO}_4$ ). У перезволожених умовах сірка з'являється в ґрунтах у відновлених нерозчинних сполуках, недоступних для рослин, таких як  $\text{FeS}$ ,  $\text{FeS}_2$  (пірит). Головним кінцевим продуктом анаеробних перетворень сірки є сірководень ( $\text{H}_2\text{S}$ ), який надає ґрунтові неприємного запаху, а при відсутності умов для його подальшого перетворення може нагромаджуватись у кількостях, отруйних для рослин.

У ґрунті відбувається кругообіг сірки за участю різноманітних груп мікроорганізмів, аеробів, анаеробів, хемо-і фототрофів, справжніх бактерій і архебактерій. Цей кругообіг включає окислювальні і відновні реакції, а також перетворення без зміни валентності сірки (рис. 6.8).

Органічні сполуки сірки мінералізуються мікроорганізмами з утворенням  $\text{H}_2\text{S}$ . В анаеробних умовах сірководень є головним кінцевим продуктом перетворень сірки. Якщо анаеробні умови змінюються на аеробні, то  $\text{H}_2\text{S}$  окислюється і в ґрунтах може з'явитись елементарна сірка, яка в присутності кисню далі окислюється мікроорганізмами до  $\text{SO}_4^{2-}$  – головного джерела сірки для рослин.

З атмосферними опадами в ґрунт надходять сульфати і сірчана кислота техногенного походження, що призводить до небажаного зростання ґрунтової кислотності.

Рослини засвоюють сірку у вигляді окисленої форми – аніона сірчаної кислоти. Можливим джерелом сірки може бути  $\text{SO}_2$ , який надходить з атмосфери в листя через продихи. Звичайно вміст  $\text{SO}_2$  в атмосфері 0,3 мг/м<sup>3</sup>, однак збільшення його концентрації до 0,5–1 мг/м<sup>3</sup> вже отруйне для рослин і при подальшому зростанні концентрації може стати причиною некрозу листків і зупинки росту.

На відміну від фосфору, який в рослині не змінює ступеня свого окислення, аніон сірчаної кислоти, перш ніж буде використаний для утворення органічних сполук, має

бути відновлений. Відновлення  $\text{SO}_4^{2-}$  відбувається в хлоропластах і пов'язане з процесом фотосинтезу, бо для відновлення необхідні АТФ, переносник електронів ферредоксин і відповідні ферменти. Процес відновлення спряжений з переносом 8 електронів і витратою 496 кДж. Процес відновлення може відбуватись і у мітохондріях клітин.



Рис. 6.8. Кругообіг сірки в ґрунті.

В органічних сполуках сірка знаходиться у вигляді сульфгідрильної групи ( $\text{R-SH}$ ), дисульфідної групи ( $\text{R}_1\text{-S-S-R}_2$ ), роданіду ( $\text{R-N=C=S}$ ), також сірка може бути вбудована в гетероцикли. Перша стійка органічна сполука, яка утворюється з відновленої неорганічної сірки, – амінокислота цистеїн. Цистеїн – джерело сірки в рослинному організмі, з нього утворюється незамінна амінокислота метіонін та інші важливі сірковмісні органічні сполуки.

У білках окислення сульфгідрильних груп близько розташованих сірковмісних амінокислот з утворенням дисульфідних зв'язків відіграє дуже важливу роль в підтриманні третинної будови білкових молекул, особливо істотне значення це має для білків-ферментів. Дисульфідні зв'язки зв'язують поперечно два поліпептидних ланцюги або дві частини одного ланцюга. У рослині є скорочувальні білки, які містять  $\text{SH}$ -групи, завдяки просторовій зміні цих білків відбувається циклоз (рух по колу) цитоплазми клітин.

Загальна концентрація сірки в рослинних тканинах коливається в межах 2–5 мг S на 1 г сухої речовини. При кращому забезпеченні сіркою вміст сірки в рослині збільшується, але збільшується лише вміст аніона  $\text{SO}_4^{2-}$ , а вміст органічних сполук сірки не змінюється, тобто надлишок сірки зберігається в рослині у вигляді  $\text{SO}_4^{2-}$ . Недостатнє забезпечення рослин сіркою пригнічує багато метаболічних процесів,

в першу чергу синтез сірковмісних амінокислот (цистеїну, метіоніну) та білків, порушується формування хлоропластів.

Спостерігають загальний хлороз, ріст стебла пригнічений значно більше, ніж ріст коренів. Рослини нагромаджують антоціани, листя набуває червонуватого кольору, потім весь листок відмирає.

Ознаки дефіциту сірки подібні до ознак дефіциту азоту, і це зрозуміло, бо обидва елементи використовуються для побудови білків. Але відмінність полягає у тому, що при дефіциті азоту першими страждають старі листки, а при S-дефіциті – молоді листки, бо сірка зі старих листків практично не реутилізується. Особливо чітко S-дефіцит виявляється у родини капустяних.

**Хлор.** Хлор дуже поширений в природі і легко доступний для рослин. Необхідність хлору для рослин була доведена не так давно, лише після того як при вирощуванні рослин у водних культурах всі реактиви і повітря очистили від слідів хлору. Зазвичай мізерної кількості хлору, яка як домішка була присутня в реактивах і повітрі, вистачало для доброякісного росту рослин.

Особливо велику кількість хлоридів нагромаджують рослини-галофіти, які ростуть на засолених ґрунтах.

Функції хлору в рослинах потребують ще вивчення і уточнення. Хлорид – дуже рухливий іон. Відомо, що він – одна з головних “дійових осіб” в осмотичних процесів у вакуолях. Хлор бере участь в реакції виділення кисню при фотосинтезі, а також в нейтралізації зарядів на мембранах. У цибулі хлорид-іон бере участь в регуляції відкриття і закриття продихових щілин листя. У цих реакціях хлорид виступає як протипага калію. Іон хлору необхідний для поділу клітин листя і стебел.

Дефіцит хлору в природі практично не зустрічається, бо  $\text{Cl}^-$  присутній в атмосфері, дощах, зрошувальній воді у більше ніж достатній кількості. Рослини легко поглинають хлориди і можуть нагромаджувати їх надлишок. Із культурних рослин в присутності хлориду краще, ніж без нього, ростуть шпинат, цукровий буряк, гречка, кокосова пальма. Надлишок хлоридів швидко пригнічує картоплю, томати, огірки, квасолю, виноград, деякі бобові, тютюн, плодові дерева. При надлишку хлоридів у рослин уповільнюється ріст, спостерігається загальний хлороз, верхівки листя бронзовіють і згинаються.

**Кремній.** У більшості ґрунтів і ґрунтових горизонтів елемент кремній – другий після кисню за масою і за кількістю. Мінеральні сполуки кремнію представлені в ґрунтах діоксидом кремнію  $\text{SiO}_2$  і солями кремнієвих кислот – силкатами і алюмосилкатами. Ґрунтовий розчин містить мономерну ортосаліцилову кислоту ( $\text{H}_4\text{SiO}_4 = \text{Si}(\text{OH})_4$ ).  $\text{Si}(\text{OH})_4$  залишається розчинною в широкому діапазоні pH (2–9).

Встановлено, що рослини можуть рости і проходити повний життєвий цикл без Si, хоча ріст у такому випадку буде слабким. Si в рослині відіграє роль мікроелемента, але він присутній всюди, тому в рослинах його кількість така, як і інших макроелементів.



За відношенням до силіцію рослини поділяються на такі, які його накопичують, і такі, що не накопичують. До накопичувачів силіцію належать рис, хвощ, а також усі шпилькові дерева. Вміст силіцію у них коливається в межах 50–75 мг/г сухої маси. До рослин, які не нагромаджують силіцій, відноситься більшість дводольних і бобових зі вмістом силіцію менше 3 мг/г сухої маси. У рослин, бідних на силіцій, він міститься у коренях, у багатих (злаки) – в надземних органах. Доведено, що кремній необхідний кукурудзі, вівсу, ячменю, рису, цукровому буряку, цукровій тростині, деревам. Силіцій здатний утворювати комплекси з фенолами, такими як кофейна кислота, і в такій формі зміцнювати клітинні стінки. В рослинах знайдені силікатні ефіри цукрів, а також спеціальні ферменти – силікази, які перетворюють неорганічний кремній в органічні сполуки. Силіцій здатний захищати рослини від токсичного впливу високих доз Mn і відновленого Fe. Є дані, що Si здатний пом'якшувати токсичний вплив Al на рослини.

Давно відомо, що застосування добрив, які містять Si, (Na, K, Ca-силікати) підвищує доступність фосфатів ґрунту для рослин, бо силіцій заміщує  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , адсорбований Al- і Fe-оксидами.

Дефіцит силіцію викликає порушення у рослин, які одержують його у великій кількості. У риса симптомами дефіциту силіцію є некроз старих листків і в'янення.

### 6.4.3. Макроелементи метали

**Калій.** Середній вміст лужного металу калію в ґрунті досягає 1,36 %. Запаси калію в ґрунті у 5–50 разів перевищують запаси азоту та у 8–40 разів – фосфору. В ґрунті калій знаходиться у трьох фракціях: 1) він є структурним елементом ґрунтових мінералів (польові шпати, алюмосилікати з групи слюд та інші); 2) знаходиться в ґрунтовому поглинаючому комплексі в обмінній і необмінній формах; 3) присутній у ґрунтовому розчині. В мінеральних ґрунтах більша частина калію (90–95 %) знаходиться в складі ґрунтових мінералів. На калій в необмінній формі припадає до 5 % від його валового вмісту, в обмінній формі лише – 0,5–3 % від валового вмісту калію. При вичерпанні запасів обмінного калію в процес живлення може залучатись калій в необмінній формі. Найменша кількість калію міститься в ґрунтовому розчині (декілька процентів від запасів обмінного калію).

Органічні ґрунти часто бідні на калій, його вміст коливається залежно від класу органічного ґрунту, але приблизно дорівнює 0,3 г/кг. Для живлення рослин безпосереднє значення мають калій, який входить до ґрунтового поглинаючого комплексу, і розчинні солі калію.

Калій – ведучий катіон в рослинах і потрібен їм у великій кількості; його вміст у тканинах складає 1–5 % сухої маси. Рослини швидко і ефективно поглинають калій і здатні накопичувати його в кількості, яка в 100 і більше разів перевищує його вміст у зовнішньому середовищі. Рослини поглинають калій з допомогою  $\text{K}^+$ -специфічних каналів, а також каналів, які, крім калію, здатні переносити  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ . Саме останні канали можуть бути відповідальними за антагонізм катіонів. У вакуолі калій над-

ходить також крізь канали, але його концентрація у вакуолях значно нижча, ніж у цитозолі. В рослині  $K^+$  дуже мобільний і не входить до складу органічних сполук.

Звичайно калій спочатку пересувається по ксилемі до молодих органів з інтенсивним ростом, концентрація калію в ксилемному соку 5–10 моль  $K^+$ /м<sup>3</sup>. Калій реутилізується і по флоемі рухається до різних акцепторів: верхівки пагона, насіння, плодів та до запасуючих тканин кореня. У рослині  $K^+$  може обертатись багато разів від кореня до пагона, від пагона до кореня і знову до пагона.

Головна функція калію в клітині – стимуляція АТФази плазмалеми. Робота цієї протонної помпи залежить від концентрації  $K^+$  в зовнішньому середовищі, бо  $K^+$  зменшує електричний градієнт на мембрані, чим полегшує транспорт  $H^+$  в апопласт із цитозоля, у свою чергу підкислення апопласту послаблює клітинну стінку і активує ріст.

Оптимальне забезпечення рослин  $K^+$  покращує фотосинтез: не тільки асиміляцію  $CO_2$ , але й рух електронів по електронтранспортному ланцюгу й фотосинтетичне продукування  $O_2$ .

Калій займає ключову позицію у водному обміні рослин. Він легко і швидко надходить в клітини кореня і впливає на створення градієнта водного потенціалу між ґрунтовим розчином і коренем. Надходження води в клітини і тканини часто пов'язане з надходженням  $K^+$ , бо висока концентрація калію в цитозолі є важливим осмотиком. Рослини, багаті на калій, краще утримують воду і краще її використовують, що є наслідком поліпшеного контролю за відкриттям-закриттям продихів. Рух калію (надходження-вихід з клітини) є також головним фактором таких рухів, як “сон” рослин і добові зміни орієнтації листків.

Калій – кофактор більше ніж 60 ферментів з різних груп (оксидоредуктаз, гідролаз, ліаз, трансфераз, синтетаз) і з їх допомогою глибоко впливає на процеси метаболізму. Позитивний вплив калійних добрив на утворення вуглеводів при фотосинтезі та їх перетворенні пов'язують із впливом калію на ферменти вуглеводного обміну. Калій тісно пов'язаний з амінокислотним і білковим обміном. Нестача калію уповільнює синтез білка; аміак, який надійшов в рослину, не включається в обмін, що може бути причиною амонійного отруєння рослин. При дефіциті калію в рослинах синтезуються токсичні аміни, такі як путресцин, агмантин.

Найбільша потреба рослин в калії припадає на період інтенсивного росту, коли він потрібен для побудови нових клітин, для фотосинтезу і транспорту органічних сполук. Його дія на ріст пов'язана також із тим, що калій є синергістом фітогормонів (індолілоцтової кислоти, гіберелової кислоти, цитокініну), які впливають на ріст меристематичних тканин. Потреба в калії тим вища, чим краще рослина забезпечена водою і азотом.

Наявність калію – необхідна умова підвищення стійкості рослин до різних несприятливих факторів – низької температури, посухи, різних грибкових захворювань і пошкодження комахами.

Дефіцит калію порушує водний режим, ріст. Потім на старих листках, які передають калій ростучим молодим органам, з'являються хлороз, некроз. Хлороз і некроз починаються з верхівки і країв листків, які мають вигляд обпалених. Рослини втрачають тургор і в'януть.

**Натрій.** Натрій присутній у всіх ґрунтах в достатній кількості, його середній вміст досягає 0,63 %. Натрій входить до складу ґрунтових мінералів, є в ґрунтовому поглинаючому комплексі і в ґрунтовому розчині. Розчинні солі натрію можуть домінувати в солонцях і в засолених ґрунтах аридної зони.

$\text{Na}^+$  поступає в рослини шляхом полегшеної дифузії через канали з малою специфічністю, тобто ці канали пропускають також катіони інших видів. Корені деяких рослин здатні виділяти  $\text{Na}^+$  у зовнішнє середовище, що може відігравати істотну роль у стійкості рослин до засолених ґрунтів.

Натрію потребують рослини з  $\text{C}_4$  та САМ-типом фотосинтезу. Припускають, що натрій приймає участь в регенерації фосфоенолпірувату – першого субстрату карбоксилування у цих рослин. Кількість  $\text{Na}^+$ , яку потребують ці рослини, дуже мала, тому  $\text{Na}^+$  імовірно відіграє роль мікроелемента у цих рослин.

Є рослини, які беруть з ґрунту багато  $\text{Na}^+$  – натрієфіли. Це різні види Beta, капуста, бавовник, сорго, томати та інші. У них натрій приймає участь у створенні водного потенціалу клітин і тим позитивно впливає на водний режим рослин. Вони краще ростуть в присутності  $\text{Na}^+$ , бо він стимулює розтягнення клітин, а через них – ріст.

Натрієфоби – кукурудза, рис, соя, бруква, гречка – поглинають дуже мало  $\text{Na}^+$ , а той натрій, який надійшов у корінь, слабо транспортується у надземні органи.

Позитивний ефект від внесення  $\text{Na}^+$  на ріст рослин спостерігається лише тоді, коли забезпечення  $\text{K}^+$  недостатнє, а на фоні високих доз  $\text{K}^+$  внесення натрію діє на рослини токсично.

У польових умовах не спостерігали хворобливих змін рослин внаслідок дефіциту натрію в ґрунті.

**Магній.** Магній, як і калій, присутній у ґрунті в необмінній, обмінній і водорозчинних фракціях. Головна кількість магнію в необмінній формі входить до складу силікатних мінералів. Обмінна фракція складає 5 % від загального магнію, але саме обмінний і водорозчинний магній є джерелом магнію для рослин. На магній, асоційований з органічними речовинами припадає лише 1 % загального Mg ґрунту. Вміст магнію в ґрунтах коливається від 0,5 г/кг (піщаний ґрунт) до 5,0 г/кг (глинисті ґрунти).

У рослинних тканинах зустрічається вільний магній, частина магнію зв'язана органічними аніонами (малат, цитрат), магній нейтралізує фосфорильні групи, у зерні він відкладається у вигляді Mg-фітату (сіль інозитолгексафосфornoї кислоти). Особливе значення належить магнію в складі хлорофілу, на нього припадає 15–20 % загального магнію.

В рослині магній виконує багато важливих функцій і необхідний у відносно великій кількості. Залежно від виду рослин, умов живлення, фізіологічного стану, віку вміст магнію в рослинах коливається від 0,7–1,8 (солома злаків) до 5,0 (шпинат) мг/г сухої речовини.

Магній – кофактор багатьох ферментів, найважливіша його функція – активація ферментів, які переносять фосфор – фосфокіназ, АТФаз.

$Mg^{2+}$  також активує ферменти фосфатази, які каталізують процес дефосфорилювання. В процесі фотосинтезу  $Mg^{2+}$  впливає на активність ферменту 1,5-біфосфаткарбоксилази оксигенази (Рубіско), який каталізує асиміляцію  $CO_2$ . Фермент Рубіско, розташований у стромі хлоропластів, виконує ключову роботу в асиміляції  $CO_2$ . На світлі  $Mg_2$  входить у строму хлоропластів в обмін на  $H^+$ , який переходить в середину тилакоїда, чим у стромі створюється висока концентрація  $Mg^{2+}$  і високий рН – необхідні умови для реакції карбоксилювання, яку каталізує Рубіско. У темряві, навпаки,  $Mg^{2+}$  переходить всередину тилакоїда, а в строму виходить  $H^+$ , тому в стромі створюється і низький рН, що блокує роботу ферменту Рубіско (рис. 6.9).

Інакше кажучи, залежно від освітлення змінюються умови роботи ферменту Рубіско: на світлі в стромі високе рН і велика концентрація  $Mg^{2+}$ , в темряві – низький рН і мала концентрація  $Mg^{2+}$ .

$Mg^{2+}$  необхідний для синтезу поліпептидів і утворення білків. Він підтримує цілісність рибосом, які складаються з двох субодиниць, стабілізуючи їх у положенні, необхідному для синтезу білка. Магній потрібен новому класу ферментів – рибозимам, побудованим з РНК рибосом. Саме рибозими сприяють утриманню матричних (мРНК) і транспортних (тРНК) і рибонуклеїнових кислот на рибосомах під час процесу синтезу білка.  $Mg^{2+}$  також необхідний для структури і конформації нуклеїнових кислот (ДНК і рибосомної РНК).

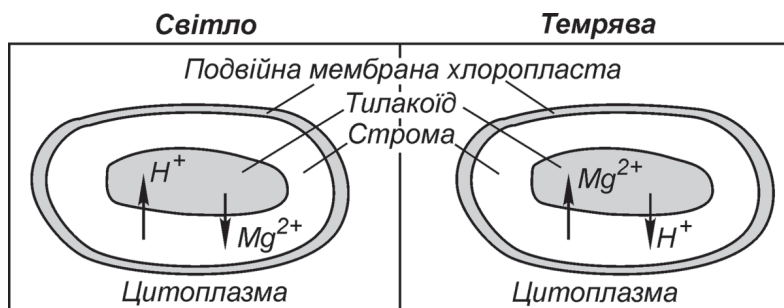


Рис. 6.9. Рух  $Mg^{2+}$  і  $H^+$  через мембрану тилакоїда.

Магній має малий іонний радіус і, як і калій, сприяє гідратації колоїдів у клітинах. Магній знаходиться в антагоністичній взаємодії з  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mn^{2+}$  і допомагає їх зрівноваженню.

При магнієвому голодуванні пригнічується утворення пластид, різко зменшується вміст хлорофілу, значно пригнічується фотохімічна активність пластид, спадає вміст білка і нуклеїнових кислот, блокується перетворення вуглеводів, уповільнюється утворення клітковини. Магній в рослині дуже мобільний, тому ознаки дефіциту магнію спочатку виявляються на старому листі як міжжилковий хлороз, а потім спостерігаються у молодих листків. Як і при дефіциті калію, рослини мають зів'ялий вигляд, листя передчасно опадає.

**Кальцій.** У більшості ґрунтів помірної зони кальцію більше, ніж інших катіонів-макроелементів, його середній вміст досягає 36,4 г/кг. Кальцій представлений різни-

ми мінералами: силікатами, алюмосилікатами, карбонатами, сульфатами, фосфатами та ін., багато з яких малорозчинні. Істотна кількість  $\text{Ca}^{2+}$  адсорбована органічними і неорганічними колоїдами, що особливо важливо для структури ґрунтів. В рослини кальцій надходить лише крізь верхівки молодих коренів, у яких клітинні стінки ще не суберинізовані; фактори, які заважають росту нових коренів (погана аерація ґрунту, низька температура) можуть викликати дефіцит кальцію.  $\text{Ca}^{2+}$  надходить спершу у вільний простір апопласту кореня і, як показали досліди з радіоактивним  $\text{Ca-45}$ , далі рухається з кори в стелу по апопласту. Догори по ксилемі кальцій транспортується майже виключно з транспіраційною течією. До верхівки пагона його скеровує ауксин, який там синтезується. По флоемі донизу рухається дуже мало  $\text{Ca}^{+}$ , бо зі старих листків він не мобілізується.

В рослинних тканинах зустрічається вільний  $\text{Ca}^{2+}$  і зв'язаний кальцій. У вакуолях кальцій випадає у осад як оксалат, карбонат, фосфат, зустрічається кальцій і у мембранах.

Функції кальцію в рослинах дуже різноманітні. Кальцій необхідний меристематичним клітинам із двох причин: він регулює збірку веретена і утворює пектат кальцію в новій клітинній стінці між двома клітинами, що діляться. При дефіциті кальцію внаслідок неповного поділу виникають багатоядерні клітини. Вплив кальцію на ріст легше всього спостерігати на коренях: якщо кальцію немає, корені перестають рости і за кілька днів відмирають. Кальцій легко утворює комплекси з мембранними білками, стабілізує їх і контролює пасивний транспорт крізь канали мембран. Якщо  $\text{Ca}^{2+}$  багато – канали закриті, при нестачі – відкриті. Кальцій регулює водний баланс клітин, збільшує в'язкість цитоплазми, а також захищає її від кислот, утворюючи з ними нерозчинні солі.

Кальцій відіграє дуже важливу роль як один з регуляторних елементів, як вторинний посланець (*secondary messenger*) при передачі сигналів всередині клітини. Кальцій включає важливі клітинні функції, що залежать від його концентрації в цитоплазмі: іонний баланс, експресія генів, мітоз, обмін вуглеводів, секрецію. Його регуляторна дія залежить від взаємодії з білком кальмодуліном-Са – внутрішньоклітинним рецептором (рис. 6.10). Са-кальмодулін, зв'язуючись з апоферментом ферментів, змінює їх конформацію і активує їх: Са-АТФаза, протеїнкази.

Сам  $\text{Ca}^{2+}$  без допомоги кальмодуліну здатний у мітохондріях активувати деякі ферменти.

Кальцій необхідний для регуляції дозрівання плодів, від нього залежить активність ферментів, які приймають участь в цьому процесі:  $\alpha$ -амілази, дегідрогеназ, пектиностераз та ін. Як посередник, кальцій втручається в дію гормонів, він необхідний для підвищення стійкості рослин до різних стресів: високої і низької температури, анаеробіозу, низького рН та ін.

Дефіцит кальцію веде до пригнічення росту меристематичних тканин. У зв'язку з малою рухливістю кальцію симптоми його дефіциту першими з'являються на молодих ростучих органах і тканинах. Абсолютний дефіцит  $\text{Ca}^{2+}$  зустрічається рідко. У водних культурах при дефіциті кальцію пошкоджуються меристеми: кінчики коренів і молодих листків, корені погано ростуть, ослизнюються, стають коричневими. При нестачі Са у плодів і овочів з'являються невеличкі некротичні плями.

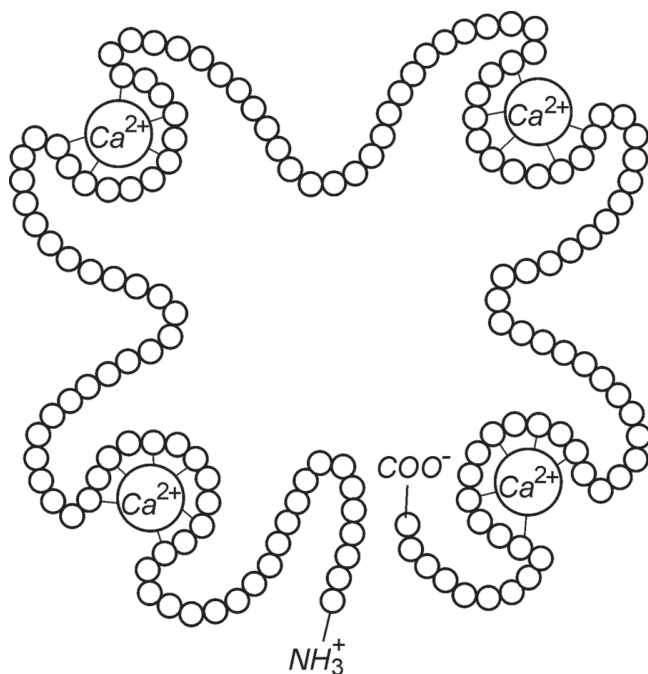


Рис. 6.10. Структура кальмодуліну.

#### 6.4.4. Мікроелементи

В організмі рослин виявлено понад 60 мікроелементів, але життєва необхідність доведена лише для заліза, міді, марганцю, молібдену, бору, цинку, нікелю і хлору. Необхідність для рослин решти мікроелементів поки вивчається. Поглинання мікроелементів суворо регулюється, оскільки необхідні вони лише в дуже мізерній кількості (менше 0,001 %), а в більшій кількості токсичні. На рис. 6.11 представлений один із численних дослідів, який підтвердив, що надлишок мікроелементів так само шкідливий, як і їх нестача.

Більшість мікроелементів – це важкі метали, які ще в більшій мірі, ніж легкі метали – Ca, Mg, Na, K – здатні утворювати комплексні сполуки. В комплексних сполуках метал, знаходячись у центрі, сполучається з атомом або групою атомів, які належать лігандам. **Ліганди** – це зазвичай нейтральні або від’ємно заряджені молекули. Метал “закріплюється” між будь-якими двома атомами N, O або S. Якщо ліганди, приєднуючись, утворюють одне або кілька кілець, такі сполуки звуться **хелатами** (від грецьк. *chele* – клішня). Утворення хелатних кілець збільшує стабільність комплексу. Розташовуючись у просторі навколо металу, ліганди набувають певної стереохімічної форми (конфігурації). Як ліганди в живих організмах виступають амінокислоти, органічні кислоти, пептиди, білки, нуклеїнові кислоти, порфірини та ін. Центральними атомами комплексних сполук найчастіше є Fe, Cu, Mo, Mn, Zn, Co. Різні мікроелементи утворюють комплекси з одними й тими ж лігандами, тому вони можуть виявляти себе як антагоністи. Внаслідок комплексоутворення змінюється



окисно-відновний потенціал металу, комплекси стають сильнішими окислювачами, змінюється хімічна активність металу, полегшується приєднання або відщеплення електронів, збільшується ліпофільність лігандів, що сприяє їх проникненню в живу клітину. Наприклад, активність заліза набагато зростає після його включення в порфіринове ядро, сполучене зі специфічним білком (ферменти каталаза, пероксидаза). Іони одновалентної міді каталізують окислення аскорбінової кислоти на повітрі, але каталітична дія міді дуже зростає після її включення в фермент аскорбіноксидазу.

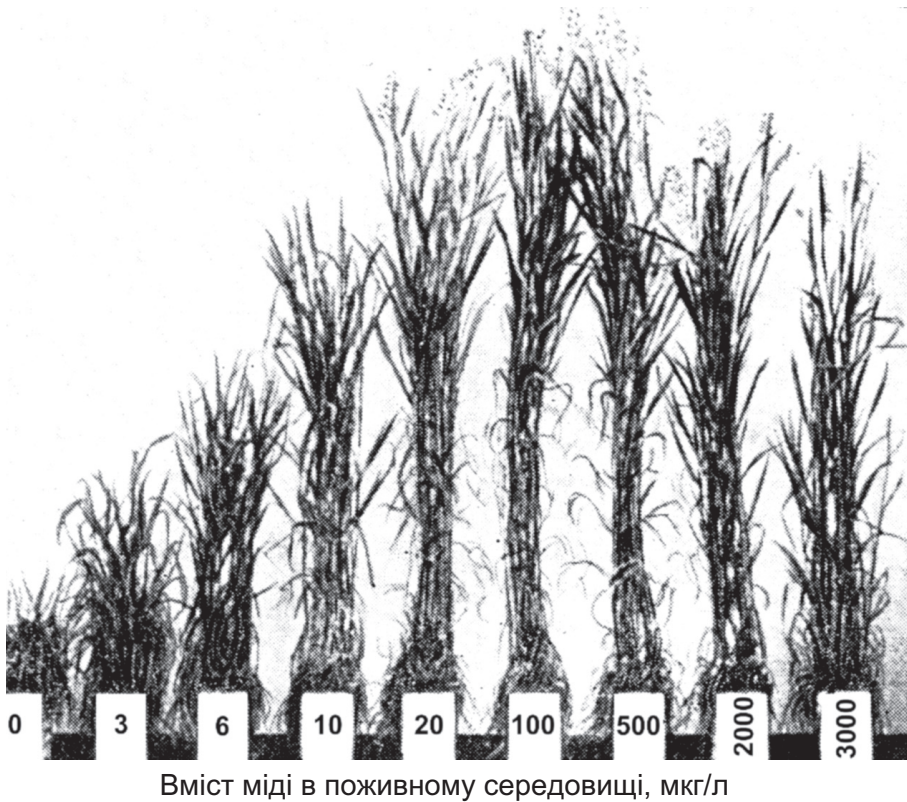


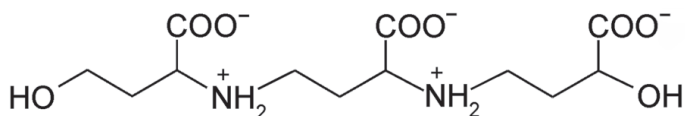
Рис. 6.11. Вплив міді на ріст вівса (С. Piper, 1942).

Мікроелементи входять в активні центри ферментів, де приймають участь в акті каталізу, здатні зв'язувати як місток субстрат з ферментом, фермент із коферментом, іони металу здатні підтримувати третинну і четвертинну будову білків ферментів. Багато мікроелементів – це метали зі змінною валентністю, схильні до участі в окисно-відновних реакціях.

Хелатні комплекси мікроелементів добре розчинні, рослини їх легко поглинають, а потім дістають із них метал. В процесі еволюції корені рослин, які ростуть в умовах дефіциту деяких елементів, а також бактерії, гриби набули здатності виробляти і виділяти в ґрунт ліганди, які зв'язують певний мікроелемент. Найбільш вивчені так звані сидерофори (*sideros* – грецьк. – залізо, *pherein* – нести). Хелатори, продуковані мікроорганізмами, мають високу спорідненість до  $Fe^{3+}$  і можуть його добувати із за-

лізовмісних мінералів і переводити в розчин. Ці Fe-сидерофори дуже легкорозчинні і стійкі в широкому діапазоні pH, що пояснює мобільність заліза в лужних ґрунтах.

Фітосидерофори продукуються рослинами особливо інтенсивно при нестачі заліза, це похідні нікотинаміну, небілкові амінокислоти. Головні з них – це мугенова і авенова кислоти:



Авенова кислота

Мікроелементи впливають на найважливіші фізіологічні процеси рослин: ріст, розвиток, розмноження, стійкість до несприятливих умов та ін. Використовуючи мікроелементи як добрива, треба дотримуватись певного співвідношення між ними, а також враховувати, що вплив мікроелементів на рослини виявляється лише при умові повного забезпечення рослин макроелементами.

Мікроелементи Co, Fe, Mn, Si, Zn, Mo, а також I (йод) і Se (селен) необхідні тваринам. Якщо ґрунти мають дефіцит або надлишок мікроелементів, то під впливом складу ґрунту порушується їх поглинання і засвоєння рослинами. Тварини, які харчуються рослинною їжею, в таких місцевостях одержують неповноцінний раціон і мають різні фізіологічні розлади. Токсичні концентрації мікроелементів для тварин дуже малі, тому перш ніж вносити під рослини мікродобрива, необхідно з'ясувати справжню потребу в них.

**Залізо.** За поширенням у земній корі залізо займає четверте місце після кисню, кремнію, алюмінію. В ґрунті валовий вміст заліза коливається від 1 до 10 %, однак поширені переважно його важкорозчинні сполуки. Обмінно-поглинені форми заліза – це  $\text{Fe}^{2+}$  і  $\text{Fe}^{3+}$ , співвідношення окислених і відновлених форм залежить від окисно-відновних умов в ґрунті. Концентрація розчинного заліза в ґрунті дуже мала в порівнянні з загальним вмістом заліза. Розчинні мінеральні форми заліза – це  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Fe}(\text{OH})^{2+}$ ,  $\text{Fe}(\text{OH})_2^+$  та  $\text{Fe}^{2+}$ . У фізіологічному діапазоні pH (4,5–7,0) із зростанням значення pH розчинність заліза зменшується, а в нейтральних і карбонатних ґрунтах залізо випадає в осад у формі  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ , тому в таких ґрунтах існує загроза дефіциту заліза. З іншого боку, в кислих ґрунтах залізо легкорозчинне, що може викликати отруєння рослин через надмірне надходження цього елемента.

З усіх мікроелементів рослини потребують заліза в найбільшій кількості, його вміст у рослинах складає соті долі відсотка (в середньому 0,08 %), але в певних умовах може підвищуватись більше ніж на порядок, у зв'язку з чим деякі дослідники відносять залізо не до мікро-, а до макроелементів.

Залізо може надходити в рослину у формі  $\text{Fe}^{3+}$  або  $\text{Fe}^{2+}$ , частіше останнє, як більш розчинне. Оскільки розчинність заліза невелика, його мобілізації допомагають корені рослин. Корені односім'ядольних синтезують хелатори – фітосидерофори типу нікотинаміну і виділяють їх у зовнішнє середовище. Мікробні сидерофори зв'язують головним чином  $\text{Fe}^{3+}$ , а фітосидерофори –  $\text{Fe}^{2+}$  і переводять його в розчин.

По ксилемі догори залізо пересувається в молоді органи. Розчинного заліза в рослині небагато, 80–90 % його зв'язано з органічними сполуками. Перерозподіл заліза зі старих органів у молоді майже не відбувається, тому ознаки дефіциту заліза виявляють саме на молодих листках.

Залізо в рослині виконує дуже важливі функції. Оскільки залізо у водному розчині існує у двох формах –  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ , то його головна функція – переносити електрони в процесах дихання, фотосинтезу, відновлення азоту, сірки. Залізо є важливою складовою частиною порфіринових ферментів (каталази, пероксидази, цитохромних систем), необхідних усім живим організмам. Залізо знаходиться в складі ферментів універсального значення – рибонуклеотидредуктази, яка приймає участь у встановленні рибонуклеотидфосфатів до дезоксирибонуклеотидів – вихідних продуктів для синтезу ДНК. Таким чином, без заліза неможливе утворення генів, ріст ядер. Залізо є в складі багатьох непорфіринових ферментів, наприклад, альдолази.

Негемінове залізо входить до складу Fe–S центрів, які приймають участь у фотосинтезі, диханні. Фередоксин – Fe–S-кластер приймає участь в роботі азотфіксуючого комплексу нітрогенази, нітритредуктази, фотосистеми I. При роботі Fe–S-центрів залізо міняє валентність.

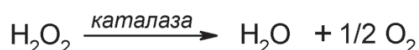
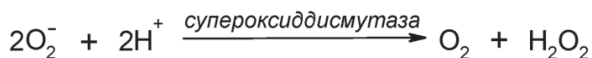
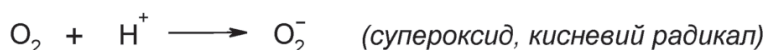
Дуже важливою функцією заліза в рослинах є його участь у синтезі хлорофілу. Залізо необхідне для утворення попередника порфіринів  $\beta$ -амінолевуленової кислоти, а також для синтезу хлорофіловмісних білків в хлоропластах.

Дефіцит заліза в рослині викликає хлороз – швидко втрату хлорофілу і дегенерацію структур хлоропластів. Хлороз проявляється як посвітління між жилками на молодих листках, потім світлішають жилки, і весь листок біліє. Токсичність заліза спостерігають на рисових полях через кілька тижнів після затоплення, яке викликає збільшення вмісту розчинного заліза в ґрунті у 50–100 разів. На листі рису з'являються коричневі плями, а потім весь листок бронзовіє. Вважають, що надмір  $\text{Fe}^{2+}$  часто асоційований з дефіцитом  $\text{K}^{+}$ .

**Мідь.** Мідь зустрічається в ґрунті тільки у двовалентній формі у складі мінералів, а також в органічних речовинах. У ґрунтовому розчині міді дуже мало: від  $1 \cdot 10^{-1}$  до  $6 \cdot 10^{-4}$  моль/м<sup>3</sup>.

В корені рослин надходить катіон  $\text{Cu}^{2+}$ , який потім зосереджується в коренях, хлоропластах і мало рухається. Концентрація міді в рослинах мала і коливається в межах 5–20 мкг/г сухої маси. Головна роль міді в рослинному організмі – кофактор окислюючих ферментів, де мідь змінює валентність:  $\text{Cu}^{2+} + \text{e}^{-} \rightleftharpoons \text{Cu}^{+}$ . Мідь входить до складу білка пластоціаніну – донора електронів для фотосистеми I. У складі ферментів тирозинази, лакази, які окислюють рослинні феноли, мідь приймає участь в утворенні біополімерів – лігніну, меланіну. Ферменти цитохромоксидаза (термінальний фермент аеробного дихання в мітохондріях), оксидаза аскорбінової кислоти також містять мідь. Важливим ферментом, який має 2 атоми міді і два атоми цинку, є супероксиддисмутаза (СОД), яка у всіх аеробних організмів здійснює інактивацію токсичного супероксидрадикалу, перетворюючи його в перекис водню, а перекис водню у свою чергу розкладає каталаза.

Супероксидрадикал ( $O_2^-$ ) утворюється всіма аеробами в процесі аеробного дихання, а рослинами – і в процесі фотосинтезу.



Цей високоактивний кисневий радикал, що приєднав ще один електрон ( $e^-$ ), діє токсично на мембрани.

У рослин 90 % СОД знаходиться в хлоропластах для захисту фотосинтетичного апарату. Мідь входить також до складу ферментів амінооксидаз, які каталізують окислювальне дезамінування. Отже, мідь через ферменти впливає на вуглеводневий і азотний метаболізм.

Завдяки впливу на інгібітори росту – феноли, мідь підвищує стійкість рослин до вилягання, посухи, морозів і високих температур. У 30-ті роки ХХ ст. була доведена необхідність мідних добрив для рослин, які вирощували на освоєних торфоболотних ґрунтах, перегнійно-карбонатних і кислих ґрунтах легкого механічного складу, бідних на мідь.

Мідь малорухома, і ознаки її дефіциту видно на молодому листі. Відсутність доступного  $Cu^{2+}$  у хлібних злаків викликає побіління і висихання кінчиків листя, у вівса, ячменю спостерігають пустоколосицю. У плодових дерев по краях листків виникає хлороз, потім некроз, пошкоджуються генеративні органи.

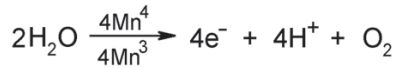
Надлишок міді в ґрунті токсичний, але рослини здатні зв'язувати мідь з допомогою невеликих білків з багатьма SH-групами. Після реакції міді з подібними білками утворюються нетоксичні сполуки – металотіонеїни.

**Марганець.** Більшість ґрунтів містить достатню кількість марганцю, переважно оксидів, гідроксидів, солей, і не потребує його регулярного внесення. Залежно від окисно-відновного потенціалу і рН ґрунту марганець може бути присутній у дво-три-чотиривалентній формі. В ґрунтах карбонатних органічних з високим рН може спостерігатись дефіцит Mn, а в перезволожених ґрунтах в анаеробних умовах високий рівень розчинного  $Mn^{2+}$  може призвести до Mn-токсикозу. В ґрунтовому розчині і в ґрунтовому поглинаючому комплексі наявний катіон  $Mn^{2+}$  доступний для живлення рослин.

Згідно з дослідженнями останніх років, у клітини кореня  $Mn^{2+}$  надходить за допомогою полегшеної дифузії без участі сидерофорів і рухається по ксилемі переважно до меристематичних тканин. В рослині Mn мало рухомий.

Біохімічні функції  $Mn^{2+}$  багато в чому подібні до функцій  $Mg^{2+}$ . Обидва вони допомагають утворювати зв'язки між АТФ і ферментами (фосфокіназами і фосфотрансферазами). Марганець як кофактор необхідний багатьом ферментам, особливо декарбоксилазам і дегідрогеназам циклу трикарбонових кислот. В

складі білкового комплексу разом з фотосистемою II марганець приймає участь у фотолізі води при фотосинтезі



$\text{Mn}^{2+}$  активує РНК-полімеразу. У мітохондріях еукаріотів знайдені супероксид-дисмутази, які містять один атом марганцю. Марганець впливає також на редукцію сульфатів. При відсутності марганцю або при його надлишку пошкоджуються ферменти ауксиноксидаза і пероксидаза, які регулюють роботу фітогормону ауксину. При відсутності марганцю у рослин спостерігається ряд хвороб – сіра плямистість листя злаків, хлороз молодих листків плодових дерев. У бобових виникає хлороз між жилками молодих листків, знебарвлення і деформація насіння. Ознаки дефіциту  $\text{Mn}$  проявляються при концентрації в зрілому листі 10–20 мкг  $\text{Mn}/\text{г}$  сухої маси. Симптоми дефіциту  $\text{Mn}$  подібні до симптомів дефіциту  $\text{Mg}$ , але різниця в тому, що дефіцит  $\text{Mn}$  помітний спершу на молодих листках, а дефіцит  $\text{Mg}$  – на старих листках.

**Цинк.** Цинк (у формі  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{ZnOH}^+$ ,  $\text{ZnCl}^+$ ) міцно адсорбований ґрунтовими колоїдами. В звичайних ґрунтах його концентрація 17,0–160 мг/г ґрунту. В ґрунтовому розчині розчинний цинк більшою частиною зв'язаний в органічних комплексах з амінокислотами, органічними кислотами і фульвокислотами. Концентрація цинку в ґрунтовому розчині дуже мала:  $3 \times 10^{-5}$  –  $5 \times 10^{-3}$  моля. Розчинність цинку залежить від рН ґрунту і є дуже малою в лужних ґрунтах. Імовірно, що рослини здатні мобілізувати в ґрунті необхідний їм цинк за допомогою фітосидерофорів. Рослини забирають цинк як  $\text{Zn}^{2+}$ ; і досі невідомо, чи поступає він шляхом полегшеної дифузії через канали в плазмалемі, специфічні до  $\text{Zn}^{2+}$ , чи його переносять специфічні переносники. У вакуолі через тонопласт  $\text{Zn}^{2+}$  надходить за допомогою специфічних переносників. У ксилемі цинк пересувається як  $\text{Zn}^{2+}$ ; не зв'язаний з лігандами, як інші мікроелементи. Нормальна концентрація цинку в листі рослин 20–100 мкг  $\text{Zn}/\text{г}$  сухої маси. Цинк здатний до реутилізації.

Цинку належить важлива роль у метаболізмі рослин, бо він є компонентом більш ніж 300 ферментів. Без цинку не відбувається синтез нуклеїнових кислот, оскільки він активує РНК- та ДНК-полімерази, порушується також загальний синтез білків. Цинк, як і магній, необхідний для стабільності рибосом. Цинк є у складі ферментів протеаз, які каталізують розклад білків (амінопептидаз і карбоксипептидаз).

Цинк активує багато дегідрогеназ, наприклад, алкогольдегідрогеназу, яка каталізує перетворення ацетальдегіду в етанол, активує ізомерази і альдолазу. У хлоропластах цинк активує фермент карбоангідразу, яка каталізує гідрування диоксиду вуглецю в бікарбонат. Реакція може йти і в протилежному напрямку, залежно від потреб постачати рослині  $\text{HCO}_3^-$  чи  $\text{CO}_2$ :



Особливо важливим цей фермент є для рослин з  $\text{C}_4$ -типом фотосинтезу, у яких субстратом карбоксилаз є  $\text{HCO}_3^-$ . Від карбоангідраз залежить підтримання запасів



CO<sub>2</sub> в листку і, як наслідок, ефективність фотосинтезу. У деяких рослин цинк потрібен для синтезу хлорофілу. Фермент супероксиддисмутаза, який каталізує детоксикацію шкідливого супероксиду (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), містить цинк і мідь. Для рослин особливо важлива участь цинку в синтезі амінокислоти триптофану – попередника фітогормону ауксину. Нестача цинку призводить до різкого уповільнення росту рослин: гальмується поділ клітин, у дерев утворюються скорочені межиузля, листя дрібне, часто у вигляді розеток. Древа з розетковими листками дають низькі врожаї, скоріше вимерзають.

У однодольних рослин при відсутності цинку з'являються хлоротичні плями, які з часом перетворюються в майже білі стрічки. При дефіциті цинку порушується метаболізм: нагромаджуються вільні амінокислоти, аміді, редуруючі цукри, порушується фосфорний обмін. Високі концентрації цинку в ґрунті поблизу свинцево-цинкових, металургійних і подібних заводів діють на рослини токсично: корені в довжину не ростуть, через порушення обміну заліза на молодих листках видно ознаки хлорозу.

**Молібден.** Більшість ґрунтів містить достатню для рослин кількість молібдену, за винятком кислих ґрунтів з високим вмістом заліза, які міцно адсорбують молібден. Нормальна концентрація молібдену в сільськогосподарських ґрунтах – 0,8–3,3 мг/кг. Потреба в молібдені у рослин найменша в порівнянні з іншими мікроелементами. На відміну від інших важких металів, молібден у розчині є в аніонній формі. Рослини беруть молібден з ґрунтового розчину у формі MoO<sub>4</sub><sup>2-</sup> і HMoO<sub>4</sub><sup>-</sup>. Концентрація молібдену в рослині мала і не досягає 1 мкг/кг сухої маси.

Молібден в рослині є компонентом ряду ферментів редуктаз. Він тісно пов'язаний з метаболізмом азоту. Найважливіші ферменти, які містять молібден, – це нітрогеназа і нітратредуктаза, у яких молібден приймає участь в переносі e<sup>-</sup> і відновленні азоту. Нітрогеназа – це фермент азотфіксуючих мікроорганізмів, в тому числі бульбочкових бактерій – симбіонтів бобових рослин, здатних відновлювати атмосферний азот. Нітратредуктаза – це адаптивний фермент, який знаходиться в коренях і листі рослин, утворюється, коли в середовищі є нітрати і молібден. Нітратредуктаза каталізує відновлення нітратів до нітритів – першу ступінь включення азоту в синтез амінокислот і інших азотовмісних сполук.

Двосім'ядольні, особливо представники родини *Fabaceae*, вимагають більше молібдену, ніж однодольні. Відносно багато молібдену необхідно рослинам з родини капустяних – наприклад, різним видам капусти. Недостатнє забезпечення молібденом бобових рослин, які залежать від фіксації атмосферного азоту, має такі ж ознаки, як і дефіцит азоту: затримка росту, світле листя, затримка розвитку квітів. У рослин, забезпечених азотом, дефіцит молібдену проявляється як хлороз і некроз між жилками старого листя.

При використанні молібденових добрив необхідно враховувати, що при збільшенні їх доз рослинам не загрожує отруєння, однак підвищений вміст молібдену в кормах шкодить жуйним тваринам.

**Бор.** Загальна концентрація бору в ґрунті – 20–200 мкг/кг сухої ваги, але мінерали, які містять бор, важкорозчинні. У водних розчинах в межах рН 4–8 бор присутній у



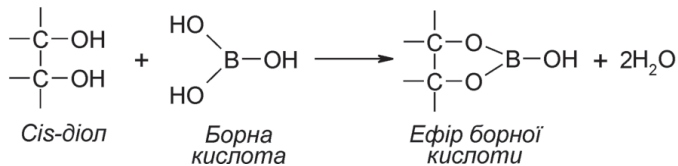
вигляді неасоційованої борної кислоти –  $\text{B(OH)}_3$ , або  $\text{H}_3\text{BO}_3$ , у кількості 0,5–2,0 мг В/л. При збільшенні рН ґрунту внаслідок адсорбції бору оксидами Al, Fe, глинистими мінералами, органічними речовинами кількість бору в ґрунтовому розчині зменшується.

Бор – один з незамінних мікроелементів, при його відсутності швидко порушується метаболізм рослин. Але прокаріоти, тварини і багато водоростей не потребують бору. Серед рослин потребують бору всі двосім'ядольні і деякі однодольні рослини. Відомо багато фактів про порушення функцій у рослин при відсутності бору, але первинна роль бору в житті рослин ще не з'ясована. Не доведено, що В входить до складу ферментів чи активує їх.

Імовірно, що бор входить в корені в формі  $\text{H}_3\text{BO}_3$ , але пасивно чи активно – ще не з'ясовано.

Згідно з сучасними даними, переважна кількість бору знаходиться в клітинній стінці, в утворенні структури якої він відіграє суттєву роль.

Борна кислота здатна утворювати ефіри з цукрами, які мають *cis*-діольні групи



Вважають, що боратні ефіри з'єднують поперечно пектинові полісахаридні ланцюги (рамногалактуронани II).

Відсутність бору порушує обмін цукрів, глюкоза не використовується для синтезу целюлози, але підсилюється синтез каллози, яка закупорює ситечка флоєми, що заважає транспорту асимілятів.

Імовірно, що борна кислота зв'язується з діольними групами в глікопротеїнах і гліколіпідах у мембранах, змінює їх стабільність і функцію. Також відомо, що В впливає на АТФ мембран.

Борна кислота здатна утворювати стабільний комплекс з 6-фосфоглюконатом – метаболітом пентозофосфатного циклу дихання – і тим блокувати пряме окислення глюкози в цьому циклі. Бор тісно пов'язаний з обміном РНК, бо він необхідний для синтезу попередника РНК – урацилу, який побічно впливає на синтез білків.

Бор необхідний для поділу і розтягнення клітин меристем, тому відсутність або нестача бору призводять до раннього відмирання точок росту кореня і стебла. Пригнічення поділу і розтягнення клітин супроводжується блокуванням фермента ауксиноксидази, в клітинах збільшується вміст ауксину.

Бор тісно пов'язаний з обміном фенолів у рослинному організмі. При нестачі бору в рослинах нагромаджується надлишок окислених фенольних сполук, що веде до загального порушення метаболізму і відмирання точок росту. Від наявності бору залежить утворення і функціонування бульбочок на коренях бобових рослин, бо бор приймає участь в розвитку і функціонуванні судинної системи рослин.

Бор впливає на формування репродуктивних органів, підсилює проростання пилку, збільшує кількість квітів і плодів. Дефіцит бору веде до відмирання вегета-

тивних пагонів у всіх дводольних і багатьох однодольних рослин. Перед відмиранням верхівки пагонів і точки росту буріють внаслідок інтоксикації хінонами. При нестачі бору рослини набувають вигляду розеток або кушів. У коренях цукрового буряка внаслідок відмирання клітин, що діляться в зоні росту, утворюються порожнини – хвороба “гниль сердечка”.

Надлишок бора і його токсичність можуть спостерігатися на засолених ґрунтах. Зовні отруєння бором у рослин виявляється як хлороз і некроз на листках уздовж жилок. Особливо чутливі до надлишку бору шпилькові рослини.

**Нікель.** Ще понад 50 років тому було відомо лише те, що високі концентрації нікелю мають токсичний вплив на рослини, пригнічують поглинання рослинами більшості поживних речовин. У кінці XX ст. встановлено, що Ni також є необхідним мікроелементом для рослин, тварин, деяких мікроорганізмів. Звичайні ґрунти містять дуже малі концентрації Ni – менше 100 мг/г ґрунту, але в деяких гірських ґрунтах його концентрація буває в десятки разів більшою. Рослини легко вбирають з ґрунту обмінний нікель у формі  $\text{Ni}^{2+}$ . У рослинах вміст нікелю складає  $5,0 \cdot 10^{-5} \%$  на сиру речовину.

Нікель є складовою частиною двох ферментів: уреазі і бактерійної гідрогенази. Уреаза дуже поширена і каталізує розклад сечовини в рослинах на  $\text{NH}_3$  і  $\text{CO}_2$ . Уреаза має особливе значення у випадку застосування сечовини як добрива. Особливо важлива уреаза для бобових рослин, бо під час азотфіксації в їх коренях утворюються уреїди, які транспортуються по ксилемі догори. Уреїди є продуктом метаболізму в листках і відкладаються про запас в насінні. Обмін пуринових основ (аденіну, гуаніну) також веде до нагромадження уреїдів, а при розпаді уреїдів утворюється сечовина. Можливо, що сечовина утворюється в насінні, як проміжний продукт при розкладі запасних азотовмісних сполук. Надлишок сечовини діє на рослини токсично, тому всі вони потребують активної уреазі і нікелю.

Гідрогеназа – це важливий фермент, який повертає водень у процес азотфіксації. При відсутності нікелю в бульбочках бобових рослин пригнічується гідрогеназа, що веде до зниження ефективності азотфіксації.

## 6.5. Азотне живлення рослин

### 6.5.1. Кругообіг азоту в природі

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

Цикл перетворень, завдяки яким азот з атмосфери переходить в біосферу, постійно циркулює між різними живими організмами, ґрунтом, водоймами і знову повертається в атмосферу, **називають кругообігом азоту**. Процеси, які складають кругообіг азоту, зображені на рисунку 6.12.

Більша частина глобального азоту знаходиться у вигляді молекулярного азоту  $N_2$  в атмосфері (78 % по об'єму). В молекулі азоту атоми з'єднані дуже міцним потрійним зв'язком ( $N \equiv N$ ), який забезпечує інертність азоту, тому молекулярний азот атмосфери – резервний капітал природи. В атмосфері у незначній кількості присутні також аміак та окиси азоту ( $NO$ ,  $N_2O$ ,  $NO_3$ ). У ґрунт азот цих сполук поступає разом з опадами.

У ґрунті середній вміст азоту (за А. П. Виноградовим, 1950) всього 0,10 % по масі. У верхніх горизонтах ґрунту азот майже повністю (93–99 %) поєднаний з органічними сполуками, він входить до складу гумусу, знаходиться у рослинних та тваринних рештках, їх виділеннях, а також в ґрунтових мікроорганізмах. У верхньому горизонті чорноземів вміст азоту досягає 0,25–0,5 %. В мінеральних сполуках, доступних рослинам, звичайно знаходиться всього 1–3 % загальної кількості азоту ґрунту.

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

Аміак, який утворюється при розкладі азотовмісних органічних сполук, частково адсорбується або нейтралізується ґрунтом, частково вивітрюється, частково споживається рослинами і мікроорганізмами ґрунту.

Частина аміаку окислюється специфічними бактеріями, виявленими і вивченими С. М. Виноградським (1890–1892 рр.). Виноградський встановив, що одна група мікроорганізмів окислює аміак до азотистої кислоти ( $NH_4^+ \rightarrow NO_2^-$ ), а друга окислює азотисту кислоту до азотної ( $NO_2^- \rightarrow NO_3^-$ ).

Процес мікробіологічного окислення аміаку до азотистої, а потім до азотної кислоти звать **нітрифікацією**, а його збудників – нітрифікаторами. Нітрифікуючі бактерії – хемолітоавтотрофи, тобто вони використовують енергію, яка виділяється при окисленні амонію до нітритів і нітратів для асиміляції вуглекислоти і її перетворення в органічні сполуки своїх клітин. Крім автотрофної, існує гетеротрофна нітрифікація, наприклад, в компостних купах. Її збудники утворюють нітрати і паралельно окислюють органічні речовини. Нітрати легко засвоюються вищими рослинами, мікроорганізмами, частково вимиваються у водойми, частково відновлюються до молекулярного азоту.

При певних умовах (частковий анаеробіоз, наявність органічних сполук, що легко розкладаються нітратний азот відновлюється до сполук азоту різного ступеня окислення або до газоподібного азоту, який втрачається ґрунтом виходячи в атмосферу. Процес, внаслідок якого окислені форми азоту (нітрати, нітрити) відновлюються до газоподібних азотних сполук, звать **денітрифікацією**, а мікроорганізми-збудники процесу – денітрифікаторами. Денітрифікація у ґрунті веде до великих

втрат цінних для рослин мінеральних азотних сполук. Приблизно до 15 % азотних добрив, які вносять в ґрунт, втрачаються через їх денітрифікацію.

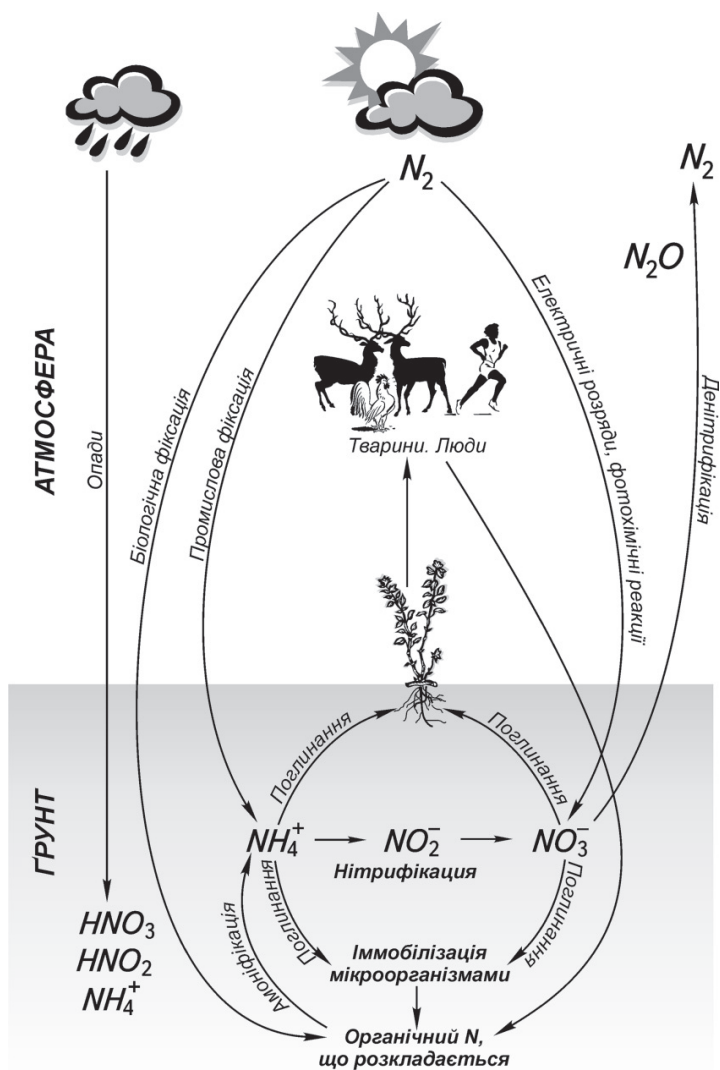


Рис. 6.12. Кругообіг азоту в природі.

Щоб запобігти втратам нітратів або процесу денітрифікації, використовують хімічні інгібітори нітрифікації. Це такі сполуки, як нітрапірин (= N-серв.), диціандіамід (ДЦД) та ін. Інгібітори нітрифікації блокують окислення  $NH_4$  до нітритів.

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

### 6.5.2. Біологічна фіксація азоту

Головною ланкою кругообігу азоту, яка має першорядне значення для землеробства, є біологічна фіксація молекулярного азоту, здійснювана прокаріотами. Здатність до азотфіксації є досить поширеною властивістю серед прокаріотів. За останні десятиріччя описано 100 видів азотфіксаторів, які відносяться до різних систематичних груп, і з кожним роком цей список зростає. За висловом С. М. Виноградського, азотфіксаторів знаходили всюди, де шукали. Однак активно фіксують азот атмосфери лише прокаріоти певних родів.

Процес азотфіксації за масштабом можна співставити з фотосинтезом, з яким він тісно спряжений. Завдяки використанню азотфіксації в практиці сучасного сільськогосподарства вдається зменшити витрати енергії і сировини на виробництво мінеральних азотних добрив. Азотфіксація – це єдиний шлях забезпечення рослин азотом, який не порушує екологію природного середовища.

Азотфіксуючі організми за їх відношенням до рослин поділяють на дві групи – несимбіотичні і ті, які живуть у симбіозі з рослинами. Різні несимбіотичні азотфіксуючі прокаріоти були відкриті майже одночасно в кінці XIX ст.

Серед **несимбіотичних** розрізняють вільноживучі, не пов'язані безпосередньо з кореневими системами рослин, та асоційовані, які живуть у ґрунті безпосередньо біля коренів (у ризосфері), на поверхні коренів, листків, а іноді і в середині рослин. До рослин азотфіксатори приманюються прижиттєвими виділеннями коренів. Часто ці виділення досягають 50 % сумарної продукції фотосинтезу, тому всі умови, які сприяють підвищенню активності фотосинтезу, побічно підсилюють також процес азотфіксації. Азотфіксатори зустрічаються усюди в ґрунтах, всі вони сапрофіти. Асимільований несимбіотичними азотфіксаторами азот стає доступним для рослин тільки після відмирання і мінералізації мікробних клітин. Несимбіотичні азотфіксатори здатні нагромаджувати 25–95 кг  $N_2$ /га. Серед несимбіотичних азотфіксаторів найбільший вклад у збагачення ґрунту азотом вносять аероби *Beijerinckia*, *Azotobacter*, *Azospirillum* і, можливо, анаероби – представники роду *Clostridium*.

Для підвищення продуктивності сільськогосподарських рослин у деяких країнах використовують препарати з культур несимбіотичних азотфіксаторів. З культури *Azotobacter chroococcum* виготовляють бактерійне добриво азотобактерин. Азотобактерин діє на рослини комплексно: сприяє нагромадженню в ґрунті деякої кількості доступного рослинам азоту, а також завдяки вмісту в його клітинах ростових речовин, які стимулюють проростання насіння і розвиток кореневої системи рослин, зменшується також захворювання рослин. Азотобактерин використовують головним чином у парниках і теплицях під овочеві рослини. В субтропіках і тропіках для оброблення рослин рису, кукурудзи, сорго, цукрової тростини успішно використовують препарати, виготовлені з культур *Beijerinckia* та *Azospirillum*. Досліди останніх років доводять, що позитивний вплив *Azospirillum* пов'язаний з утворенням ним ауксину.

Головну роль в поповненні запасів азоту в ґрунті відіграють **симбіотичні азотфіксатори**. Вони поширені у всіх ґрунтово-кліматичних зонах і співживуть з різними організмами. Симбіотичні азотфіксатори – це:

- 1) ціанобактерії, які живуть у симбіозі з різними рослинними організмами;
- 2) актиноміцети – симбіонти різних деревних порід;
- 3) бульбочкові бактерії – симбіонти бобових рослин.

**Ціанобактерії** (синьозелені водорості) є одночасно фотосинтетиками і азотфіксаторами, вони здатні жити в різних, у тому числі дуже несприятливих умовах: від гарячих джерел до замерзлих озер Антарктиди. Вони заселяють вистиглу лаву вулканів, голі скелі і т. п. Ціанобактерії фіксують азот як самостійно, так і в симбіозі з іншими організмами – грибами, саговниками, водяними папоротями та ін. Найбільш активні азотфіксатори зустрічаються серед представників родів *Anabaena*, *Nostoc*. У симбіозі з грибами ціанобактерії утворюють лишайники. Лишайники, які живуть на півночі, здатні фіксувати азот при температурах близьких до 0 °С, а іноді і нижче. В тропіках ціанобактерія *Anabaena azollae* вступає у симбіоз з водяною папороттю *azolla*, що заселяє рисові поля. Ціанобактерії сидять у порожнинах верхніх листків папороті і постачають її асимільованим азотом. Мала папороть *Azolla* розміром до 2 см, розмножуючись, вкриває товстим шаром посіви рису, залиті водою. Під час сильної спеки цей шар відмирає, мінералізується і, за даними Ватанабе, може передати рису до 100 кг нагромадженого азоту на гектар. У рисосіючих країнах Східної Азії папороть *Azolla* і *Anabaena azollae* вирощують у спеціальних водоймах, а потім переносять на рисові поля, що збільшує врожай рису на 20 %. Папороть *Azolla* живе в дельті річки Дунай і у водоймах Одеської області.

Ще у 1894 р. було виявлено, що вільха (вид *Alnus*) добре росте на середовищі без азоту, якщо на її коренях є бульбочки. Пізніше експериментальним шляхом, у тому числі дослідями з використанням  $^{15}\text{N}_2$ , встановлена здатність утворювати бульбочки і фіксувати азот у широкого кола двосім'ядольних покритонасінних дерев і чагарників. У багаторічних великих бульбочках цих рослин були виявлені **актиноміцети** роду *Francia*, тому ці нарости на коренях звать актиноризою. Актиноризні рослини поширені по цілому світі, всі вони ростуть на ґрунтах, бідних азотом. Багато з них стійкі до екстремальних температур, рН, вологості, засолених ґрунтів. Найбільш відомі актиноризні рослини – вільха, обліпіха, лох, восківник, казуарина. Актиноризні рослини фіксують багато азоту: вільха – від 28 до 300, обліпіха – від 27 до 179 кг/га за рік залежно від віку. Завдяки високій азотфіксуючій активності актиноризні дерева і чагарники мають безсумнівну екологічну перевагу при біологічній рекультиваци відвалів гірських порід, засвоєнні заболочених, засолених ґрунтів, вирощуванні лісів на піщаних дюнах та ін. В лісовому господарстві роль актиноризних рослин аналогічна значенню бобових рослин для сільського господарства.

Головна роль в збагаченні ґрунтів зв'язаним азотом належить симбіозу бульбочкових бактерій з бобовими рослинами. Ще древні греки і римляни (Теофраст, Вергілій, Пліній) знали, що бобові рослини мають здатність відновлювати або підтримувати родючість ґрунтів.

Бульбочкові бактерії – це аеробні грамвід'ємні рухомі неспороутворюючі гетеротрофні палички. В ґрунті бульбочкові бактерії тривалий час живуть як сапрофіти поза рослиною-господарем, однак чи вносять вони в цей час якийсь вклад в азотний баланс ґрунту, невідомо. Бульбочкові бактерії генетично детерміновані до взаємодії з бобовими рослинами, а після вступу з ними в симбіоз і утворення бульбочок приступають до азотфіксації.



Деякі види ризобій високо специфічні і заражують тільки один вид господаря, але більшість викликають утворення бульбочок у деякої обмеженої кількості господарів. Так, *Rhizobium leguminosarum* – це бульбочкові бактерії вики, гороху, кормових бобів, сочевиці, *R. meliloti* – люцерни, буркуну, *R. lupini* – люпину. Відомо приблизно 19 000 видів бобових рослин, з них біля 200 видів використовують у сільському господарстві, бульбочки є як у культурних, так і у дикорослих видів (рис. 6.13).

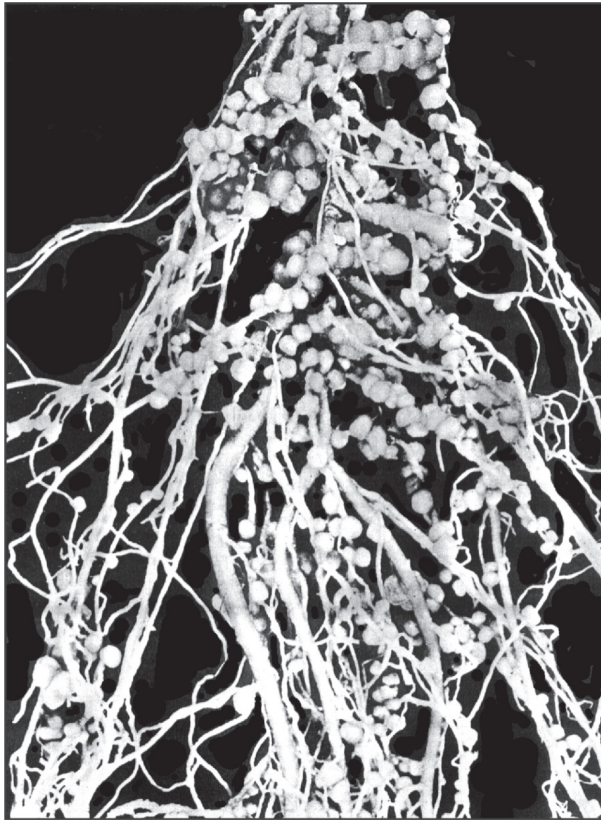


Рис. 6.13. Бульбочки на корнях бобової рослини соя.

Ефективність симбіотичної азотфіксації залежить від наявності у бульбочкових бактерій таких властивостей:

- 1) специфічність до господаря – здатність вступати в симбіоз зі строго визначеним набором видів і сортів бобових рослин;
- 2) вірулентність і конкурентоздатність – здатність проникати в корінь рослини-господаря і викликати утворення бульбочок, здійснюючи це в присутності інших штамів цього ж виду бульбочкових бактерій;
- 3) азотфіксуюча активність – здатність перетворювати молекулярний азот в іони амонію за рахунок діяльності спеціальних ферментних систем;

4) ефективність – здатність підвищувати врожай і вміст азоту (білка) у рослини-господаря, що пов'язане з передачею сполук азоту і біологічно активних речовин.

Бульбочкові бактерії попадають в корінь рослини-господаря на стадії проростків. Попередньо вони розмножуються і нагромаджуються в ризосфері і ризоплані рослин до концентрації, яка забезпечує інокуляцію (зараження) (приблизно  $10^5$ – $10^6$  клітин/г ґрунту).

По шляху проникнення бактеріальної клітини в кореневий волосок в середині його шляхом вrostання плазмової мембрани утворюється трубчаста порожнина – **інфекційна нитка**. В інфекційній нитці бульбочкові бактерії інтенсивно розмножуються і рухаються по корі кореня. Бактерії, що розмножуються, викликають поділ і поліплоїдизацію рослинних клітин, на окремих ділянках кори кореня з'являються нарости-бульбочки. В бульбочках утворюється система судин, яка полегшує обмін фіксованого азоту на поживні речовини рослин, необхідні бактеріям. Лише невелика частина інфекційних ниток (одна з десяти) дає початок бульбочці, тому для успішного штучного зараження насіння потрібен надлишок бульбочкових бактерій: для дрібного насіння 500–1000 клітин, для великого насіння – 70000 на насінину. Через 3–4 тижні після зараження бульбочкові бактерії перетворюються в особливі симбіотичні форми – бактероїди (рис. 6.14). Об'єм бактероїдів у 3–5–10 разів перевищує об'єм бактерій, а їх форма варіює від кулястої та грушоподібної (у конюшини) до гілчатої вилоподібної (у гороха). Саме бактероїди містять усі ферменти, необхідні для фіксації атмосферного азоту, включаючи нітрогеназу. В кінці періоду росту рослини бактероїди відмирають, а продукти розпаду їх клітин поглинає рослина-господар.

Головною “діючою особою” в процесі азотфіксації є складний ферментний комплекс нітрогенази, який каталізує АТФ-залежну реакцію відновлення  $N_2$  до  $NH_4^+$ . Структура нітрогенази універсальна як у несимбіотичних, так і у симбіотичних азотфіксаторів. Найбільш детально вивчена нітрогеназа бульбочкових бактерій.

Висока ефективність роботи нітрогенази можлива лише в анаеробних умовах при тісному обміні метаболітами між макро- і мікросимбіонтом (рис. 6.15). В рослинній клітині цукри метаболізуються до дикарбонових кислот, які з цитозоля рослинної клітини надходять у бактероїд. Разом з рослинним соком надходить у бактероїд розчинений в соковій молекулярний азот.

Перший етап асиміляції аміаку у всіх бобових рослин однаковий – це утворення аміду глутаміну з групи  $NH_4^+$  і глутамінової кислоти.

Процес азотфіксації потребує витрат великої кількості енергії, але завдяки симбіозу, мікросимбіонти одержують можливість використати енергію світла, перетворену фотосинтетичним апаратом рослини-господаря для відновлення інертної молекули азоту атмосфери. У свою чергу продукти азотфіксації, які транспортуються в надземну частину рослини, впливають на процес фотосинтезу, на розподіл фотоасимілятів і азотовмісних речовин між органами рослини, і в кінцевому рахунку можуть знижувати або підвищувати продуктивність бобових рослин. Коефіцієнт використання енергетичних субстратів на азотфіксацію у бульбочкових бактерій складає 10–12 %; це в 10–20 разів більше, ніж у вільноживучих азотфіксаторів. Розрахунки доводять, що на 1 г фіксованого азоту бобові рослини витрачають 12 г органічного вуглецю. Хоча азотфіксація економить вартість сільськогосподарської продукції, “дієтичний” азот коштує рослині досить дорого.

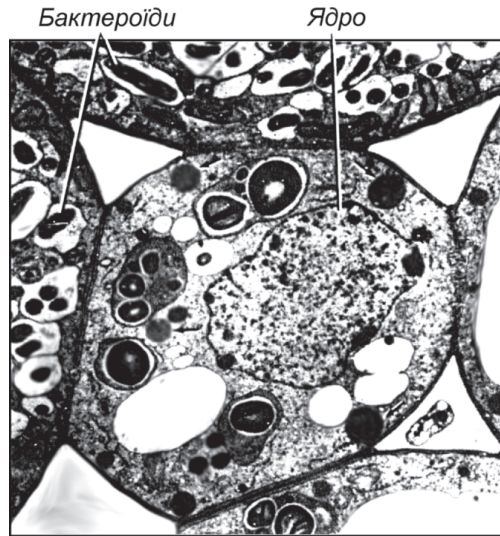


**Рис. 6.14.** Електронна мікрофотографія ділянки бульбочки сої з незараженою клітиною (у середині), пов'язаною з зараженими клітинами (зверху і ліворуч). Інфіковані клітини містять безліч бактероїдів.

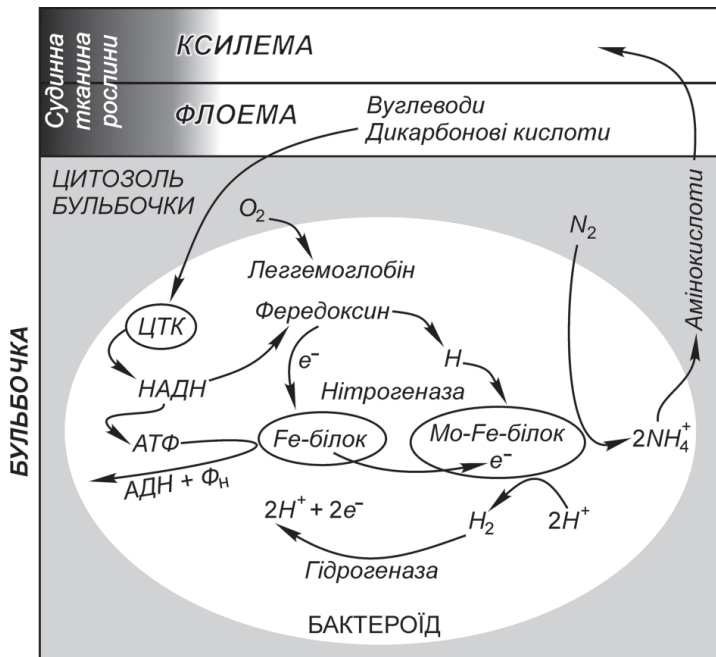


**Рис. 6.15.** Обмін метаболітами між бактероїдом і рослиною-господарем.

У формуванні симбіотичних відносин ризобій з рослинами-господарями важливу, а часто і визначальну роль відіграють умови середовища і особливості агротехнології вирощування бобових рослин. Для утворення бульбочок необхідна вологість ґрунту 60–70 % від повної вологоємності. Дефіцит вологи, як і перезволоження ґрунтів, не-

гатино впливає на чисельність ризобій, їх активність і ефективність симбіозу. Ризобії є аеробами, тому дефіцит кисню в ґрунті негативно впливає на їх життєдіяльність. Звичайно бульбочки утворюються на верхніх коренях рослин. У бобових рослин *Aeschynomene*, *Neptunia*, *Sesbania*, які ростуть в районах, у певні періоди року затоплених водою, бульбочки утворюються на стеблі. Ці рослини здатні асимілювати азот, їх використовують на зелене добриво. Оптимальна температура для утворення бульбочок для рослин помірної зони лежить в межах 10–24 °С, а для теплолюбної сої – при 28–33 °С. При низьких температурах бульбочки можуть утворюватись, але азотфіксація в них не відбувається. В умовах низьких значень рН ґрунту у ризобій спостерігається послаблення або втрата вірулентності, що призводить до зменшення числа інфекцій. Для росту бульбочкових бактерій оптимальне значення рН лежить при 5,5–6,5. Засолення ґрунтів, особливо вторинне, яке виникає при порушенні режимів зрошування, також пригнічує поширення і ефективність бульбочкових бактерій різних видів.

Питання про взаємодію автотрофного і симбіотрофного живлення азотом бобових рослин ще остаточно не з'ясоване. Відомо, що бобові рослини при відсутності ризобій або при несприятливих зовнішніх умовах потребують зв'язаного мінерального азоту. Мінеральний азот необхідний їм у перші 1–3 тижні до початку азотфіксації. Твердо встановлено також, що високий вміст мінерального азоту в середовищі пригнічує утворення бульбочок, функцію нітрогенази. Тому для кожного виду бобових рослин і типу ґрунту необхідно підібрати ті мінімальні (стартові) дози мінерального азоту, які дають можливість одночасно відбуватись процесу азотфіксації і засвоєнню мінерального азоту. Наслідки дослідів, виконаних в Інституті фізіології рослин і генетики НАН України, показали, що при вирощуванні бобових рослин оптимальним є змішаний тип живлення азотом: при використанні для зараження активного штаму бульбочкових бактерій слід вносити також 10–30 кг/га мінерального азоту залежно від вмісту азоту в ґрунті. Використання мінерального азоту в більших дозах фізіологічно недоцільне.

Нагромадженню великої кількості азоту в бобових рослинах сприяють фосфорно-калійні добрива, причому сам калій у більшому ступені підвищує ефективність симбіозу, ніж фосфор, що пов'язано з участю калію в утворенні, транспорті і метаболізмі цукрів у рослинах. Для утворення, функціонування і збереження бульбочок необхідні також кальцій, магній, а з мікроелементів – молібден, кобальт.

Досить часто в ґрунті бульбочкові бактерії відсутні або представлені маловірулентними неактивними формами, тому для забезпечення ефективного симбіозу як обов'язковий агрозахід рекомендують насіння бобових рослин обробляти (інокулювати) високоякісними ризобіями.

У кол. СРСР найбільш поширеним був торф'яний нітрагін – ризоторфін, який містив специфічні бульбочкові бактерії для конкретної бобової рослини. Для створення високоефективних культур бульбочкових бактерій використовують, крім традиційних методів селекції, ще методи біотехнології і генної інженерії.

Найбільший господарський ефект ризоторфін дає при дотриманні прогресивних технологій вирощування бобових. Багаторічні досліді довели, що в районах традиційного вирощування бобових рослин прибавка врожаю від застосування ризоторфіну становить: 2–4 ц/га сої, 1–2 ц гороху і люпину, 80–100 ц зеленої маси бобових рослин, 6–10 ц сіна конюшини та люцерни. Одночасно вміст білка зростає на 2–4 %.

### 6.5.3. Функції азоту в рослині. Форми азоту, які споживає рослина

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

В більшості сільськогосподарських районів врожаї рослин визначаються запасом азоту в ґрунті, якого зазвичай дуже мало. В ґрунті азот майже цілком зв'язаний з гумусом, невелику частину містять свіжі рослинні рештки або внесені органічні залишки, які досить швидко мінералізуються з вивільненням аміаку. Амонійний азот може бути як в ґрунтовому розчині, так і в поглиненому стані (приблизно 2/3 від загальної кількості). В ґрунтовому розчині присутні іони  $\text{NO}_3^-$ , які легко рухомі і швидко вимиваються. В ґрунті, заселеному коренями, більше іонів  $\text{NO}_3^-$ , в погано провітрюваному і кислому переважають іони  $\text{NH}_4^+$ . Основні джерела азоту для рослин – це мінеральні сполуки. На відміну від інших поживних елементів, рослини здатні поглинати азот ґрунту як у формі катіона  $\text{NH}_4^+$ , так і аніона  $\text{NO}_3^-$ . Кількість доступних форм азоту в ґрунті непостійна і залежить від багатьох причин: механічного складу ґрунту, його фізичних і хімічних властивостей, мікробіологічних процесів, вирощування рослин та інше.

Питання про відношення рослин до іонів  $\text{NO}_3^-$  та  $\text{NH}_4^+$  як джерел азоту вивчали багато дослідників. У вирішенні питання про засвоєння рослинами різних форм азоту найбільший внесок зробив Д. М. Прянішніков, який довів, що умови переважного надходження амонійних і нітратних іонів у рослину не співпадають. Перевага  $\text{NH}_4^+$  і  $\text{NO}_3^-$  як джерел азоту залежить від реакції ґрунтового середовища, вмісту запасних вуглеводів в насінні і проростках, від біологічних особливостей рослин.

**Нітрати** поглинаються головним чином як  $\text{H}^+/\text{NO}_3^-$  котранспорт: з клітини через плазмалему протонним насосом викидається  $\text{H}^+$ , а коли він повертається назад в цитозоль, разом з ним заходить іон  $\text{NO}_3^-$ . Цей процес пов'язаний із зростанням рН у зовнішньому середовищі. Поглинання  $\text{NH}_4^+$  може відбуватись пасивно з допомогою полегшеної дифузії через  $\text{NH}_4^+$  специфічний канал, що веде до різкої деполяризації клітинної мембрани. При поглинанні іону амонію викинутий з клітини протон в основному залишається поза нею, тому рН зовнішнього середовища спадає. Особливо помітні зрушення рН спостерігають у поживних середовищах, а в ґрунті коливання значення рН менші, бо він має буферні властивості. Є дані, що в ризосфері зсуви рН можуть досягати 2 одиниць у той чи інший бік, залежно від джерел азоту. Якщо концентрація амонію в ґрунті дуже мала, він може надходити в корінь активно як  $\text{H}^+/\text{NH}_4^+$  котранспорт, при цьому працюють переносники з високою специфічністю до  $\text{NH}_4^+$ .

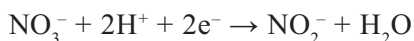
Газоподібний  $\text{NH}_3$  може адсорбуватись через продихи, він більш токсичний, ніж  $\text{NH}_4^+$ , бо викликає різке підвищення рН у цитозолі, що пригнічує фермент глутамінсинтетази і блокує весь метаболізм азоту. Головна різниця між поглинанням  $\text{NO}_3^-$  і  $\text{NH}_4^+$  – в їх чутливості до рН зовнішнього середовища:  $\text{NH}_4^+$  краще поглинається при нейтральному рН 7, а в кислому середовищі його поглинання спадає.  $\text{NO}_3^-$ , навпаки,



краще поглинається при кислому рН 5,5, бо потрібно багато протонів для протонного котранспорту нітратів.

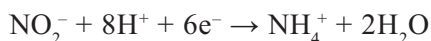
На початкових фазах розвитку, коли більшість рослин ще бідні на вуглеводи, краще засвоюється нітратний азот, а засвоєнню амонію заважає відсутність органічних кислот, які утворюються з вуглеводів і необхідні для перетворення амонію в амінокислоти і аміді. Коли ж у рослини достатньо розвинеться асиміляційна поверхня, амонійні добрива стають ефективними. Іон  $\text{NH}_4^+$ , який надійшов у корінь, практично весь саме там перетворюється в амінокислоти і аміді, в пасоці і тканинах його концентрація дуже низька.

Нітрати перш ніж будуть використані для синтезу азотовмісних органічних речовин, мають бути відновлені до  $\text{NH}_4^+$ . Відновлення нітратів відбувається у два етапи. Спочатку нітрати відновлюються до нітритів за допомогою ферменту нітратредуктази (НР).



Нітратредуктазу містять як прокаріоти, так і еукаріоти. У вищих рослин НР побудована з двох однакових субодиниць з  $M=100$  кДа. Простатична група кожної субодиниці містить ФАД, цитохром *b* і молібденовий комплекс (Мо-птерин). Фермент одержує відновлюючі еквіваленти від НАД·Н (або НАДФ·Н), які утворюються в анаеробній фазі дихання – гліколізі, а у рослин з  $\text{C}_4$ -типом фотосинтезу – від окислення яблучної кислоти в щавлевооцтову. НР знаходиться в цитозолі клітин кореня і листя, після кількох годин роботи вона руйнується і повинна синтезуватись знову. Індукує синтез НР концентрація іонів  $\text{NO}_3^-$ , інтенсивність світла, концентрація вуглеводів.

**Нітрити** пересуваються в безколірні пластиди (в корені) або в хлоропласти (у листках), де швидко відновлюються до  $\text{NH}_4^+$  з участю фермента нітритредуктази (НіР). Нітритредуктаза – це фермент з одного поліпептидного ланцюга з  $M=63$  кДа, в простетичну групу якого входить сіркогем (гем, асоційований з S) та Fe і залізо-сірчаний кластер  $\text{Fe}_4\text{S}_4$ . В зелених пластидах листків донором електронів для НіР служить фередоксин, який у свою чергу одержує електрони від фотосинтетичного електронотransпортного ланцюга. В коренях відновлення відбувається в безколірних пластидах, а донором електронів є НАД·Н або НАДФ·Н, які утворюються в процесі дихання.



Нітритредуктаза в 5–20 разів активніша від нітратредуктази, тому нітрити в клітинах не нагромаджуються. Вся послідовність реакцій вимагає великої витрати енергії – на атом азоту витрачається 12 АТФ-еквівалентів. Якщо нітратів надходить мало, вони відновлюються в коренях, якщо багато, то більша їх частина рухається догори по стеблу і відновлюється в листках. Не всі рослини мають однакову здатність метаболізувати  $\text{NO}_3^-$  в листках. У більшості деревних порід, чагарників всі нітрати відновлюються в коренях, і в плодах їх уже немає. У більшості трав'янистих рослин відновлення нітратів може відбуватись і в коренях, і в листках, частіше в листках. У нормі концентрація нітратів в рослинних тканинах 0–0,2 % від сухої ваги, що складає від 0 до 10 % загального азоту. Нагромадження нітратів навіть до 2,5 % мало-



токсичне для рослин. В організмі людини або тварин, які живляться продуктами рослинного походження, під впливом мікрофлори кишечника відбувається відновлення нітратів до нітритів, які набагато токсичніші. Нітрити взаємодіють з гемоглобіном, переводячи його двовалентне залізо у тривалентне, і тим блокують його здатність зв'язувати кисень (хвороба метгемоглобінемія). Особливо загрозове підвищення вмісту нітратів і нітритів у питній воді, їжі для дітей молодших 6 місяців, молодих тварин. Нагромадження нітратів загрозове в продуктах, які споживають сирими: зелена цибуля, салат, капуста, кавуни, дині. Нітрати нагромаджуються в рослинах як при їх надлишковому постачанні, так і при недостатньому освітленні і, як наслідок, відсутності відновлюючих еквівалентів.

**Амоній** у великих концентраціях токсичний як для рослин, так і для тварин, бо він руйнує протонний градієнт на мембранах, який використовується при транспорті електронів у процесах фотосинтезу, дихання, а також при транспорті метаболітів у вакуолі. Клітини рослин здатні швидко знижувати токсичний ефект амонію, утвореного як при відновленні нітратів, так і при інших процесах, шляхом його швидкої асиміляції з утворенням глутаміну і глутамінової кислоти або швидкого перекидання у вакуолі.

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

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

В ґрунті рослини конкурують з мікроорганізмами за джерела азоту, тому приблизно через 40 днів після внесення азотні добрива майже повністю використовуються. Однак частина азоту, яка була використана мікроорганізмами після їх відмирання і мінералізації, звільнюється і використовується рослинами частково в цьому, частково в наступному вегетаційному періоді. В умовах ґрунту азотні добрива в кращому випадку лише на 50 % використовуються на створення врожаю. Решта 50 % витрачається внаслідок вимивання, денітрифікації або через відсутність вологи, тому в помірному кліматі азотні добрива використовуються повніше, ніж в посушливому. У більшості ґрунтів врожаї лімітуються нестачею азоту, і тільки внесення азотних добрив забезпечує одержання високих і сталих врожаїв. У рослин мало лабільних запасів азоту, його дефіцит виявляється дуже швидко, рослини починають розкладати свої білки, щоб реутилізувати азот. Першими розкладаються білки хлоропластів. Рослини з нестачею азоту низькорослі, корені не розгалужуються, листя дрібне, блідо-жовте; особливо помітне пожовтіння на старих листках, які передчасно опадають. Фази вегетації таких рослин скорочуються.

## 6.6. Діагностика дефіциту поживних елементів

Коли з полів один за одним знімають врожаї, з якими виносяться поживні елементи, ґрунт виснажується, виникає дефіцит поживних елементів. Щоб одержувати сталі і високі врожаї якісної продукції, необхідно враховувати запаси доступних форм поживних елементів у всіх джерелах, а їх дефіцит швидко покривати внесенням добрив, перш ніж виявиться негативний вплив дефіциту на ріст чи врожай.

Основою для планування внесення добрив можуть бути аналізи наявності в ґрунті доступних для рослин поживних елементів, спостереження під час вегетації за морфофізіологічними змінами в рослинах (візуальна діагностика), хімічні аналізи рослинних тканин на вміст поживних елементів (хімічна діагностика).

Багаторічні результати ґрунтових аналізів перспективні для регулювання родючості ґрунтів і вивчення тривалих змін родючості під впливом системи рільництва і добрив. Дані аналізів ґрунтових витяжок за поточний вегетаційний період мають серйозні обмеження для використання при плануванні добрив під рослини: вони вказують лише на потенційну доступність поживних речовин ґрунтів, але не дають знань про те, як і в якій кількості будуть використовувати їх рослини.

Простим і широко вживаним є метод візуальної діагностики вивчення потреби рослин у поживних елементах. Метод візуальної діагностики ґрунтується на зміні зовнішнього вигляду рослини або її окремого органа при нестачі того чи іншого елемента. Симптоми дефіциту залежать і від рухливості елемента в рослині. Якщо елемент здатний здійснювати кругообіг по рослині і пересуватись із старіючих в молоді ростучі тканини (реутілізуватись), то симптоми дефіциту з'являються спочатку у старих тканин. Подібне спостерігають у випадку дефіциту азоту, фосфору, калію, магнію. Є також поживні елементи, які в рослині утворюють міцні хімічні зв'язки і повторно не використовуються (кальцій, сірка і всі мікроелементи). Їх нестача помітна в першу чергу на молодих тканинах.

Деякі рослини є кращими індикаторами поживних елементів, ніж інші. Наприклад, серед зернових рослин нестачу азоту, калію легше розпізнавати на кукурудзі. Припускають, що дані про дефіцит поживних елементів, одержані на кукурудзі, можна використовувати і для інших рослин сівозміни. Для головних сільськогосподарських рослин складено кольорові атласи – визначальники симптомів дефіциту елементів живлення. Необхідно враховувати, що візуальна діагностика може бути досить складною, коли зовнішні зміни в рослині викликані дефіцитом не одного, а кількох поживних елементів. Однак головним недоліком візуального методу є те, що він дає запізнілі дані: коли з'являються зовнішні ознаки мінерального голодування, в рослині вже можуть відбутися незворотні зміни обміну речовин, які ведуть до зниження продуктивності, а іноді і до загибелі рослин.

Більш оперативним є метод хімічної діагностики – хімічний аналіз тканин рослин за фазами їх розвитку. Хімічні зміни в тканинах відбуваються першими в часі, тому вони можуть бути фізіологічною основою експрес-діагностики. Принцип аналізу рослинних тканин (зазвичай листків) ґрунтується на тому, що зі збільшенням

кількості доступних поживних речовин в ґрунті зростає і їх вміст у рослинах. При низькому вмісті даного елементу в тканині ріст уповільнений, а будь-яке збільшення вмісту поживного елементу в тканині веде до кращого росту і збільшення врожаю, але ця залежність не лінійна. У випадку, коли всі інші елементи є в достатній кількості, крива залежності росту і врожаю від вмісту даного елементу в рослинній тканині може бути представлена так (рис. 6.16).

В умовах дефіциту даного елементу підвищення до певного рівня його вмісту в тканинах позитивно впливає на ріст і врожай, але подальше збільшення поживного елементу є токсичним для рослин. Ця частина кривої відповідає оптимальному рівню забезпечення. Перехід від нестачі до оптимуму позначають терміном “критична” концентрація даного елемента. Під критичною концентрацією розуміють виявлену в тканині концентрацію елемента, при якій можна одержати оптимальний ріст або врожай, а нижче якої показники різко спадають, елемент стає дефіцитним, обмежує ріст (Епштейн, 1972). Саме критичну концентрацію слід брати до уваги, плануючи внесення добрив. Подальше збільшення кількості добрив практично не впливає на ріст, веде до надмірного поглинання елемента, а нагромадження великої кількості будь-якого елемента в тканині порушує обмін речовин, веде до зниження врожаю. Такий наслідок часто звуть токсичністю. Для макроелементів токсичний рівень майже не досягається, а для мікроелементів – зустрічається досить часто. Так, нормальна концентрація міді в тканинах 4–15 мкг/г сухої ваги, при концентрації нижче 4 мкг спостерігають дефіцит, а при 20 мкг у багатьох рослин починається токсикоз.

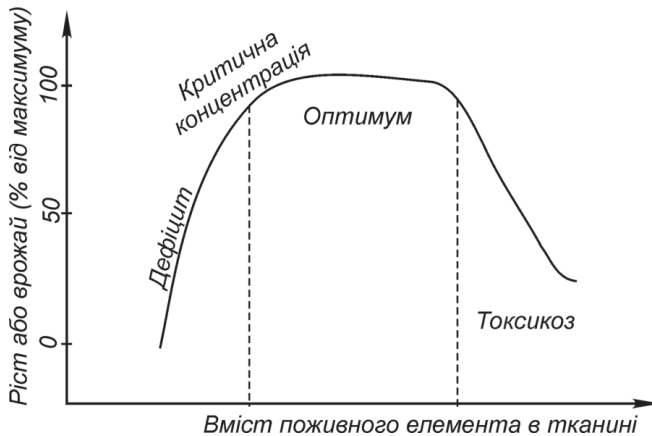


**Рис. 6.16.** Залежність між ростом (врожаєм) і вмістом поживного елемента в тканині рослини.

Відомості про критичні концентрації азоту, фосфору, калію в листках зібрані для цілого ряду польових, ягідних рослин, цукрової тростини, плодових дерев, каучуконосів. Значення критичної концентрації не є постійною величиною, а змінюється залежно від виду, органа рослини і особливо від фізіологічного віку.

Експрес-аналізи виконують в умовах хімічних лабораторій з використанням сучасних методик дослідження і новітнього обладнання, що забезпечує високу надійність одержаних даних. Для польових умов пропонуються польові міні-лабораторії для якісного аналізу витесненого тканинного соку. З їх допомогою виявляють потребу рослин в азоті, фосфорі, калії, магнії (сумка К. П. Магницького, прилад Г. С. Давтяна, експрес-метод В. В. Церлінг). Метод Церлінг дає можливість визначити в балах вміст у рослинах азоту, фосфору, калію і розрахувати необхідні дози підживлювання.

Методи листової хімічної діагностики постійно удосконалюються.

В таблиці 6.3 наводяться зведені дані про роль основних елементів живлення та функціональні порушення, що спостерігаються при їх нестачі в рослинах.

Таблиця 6.3.

**Роль найважливіших елементів мінерального живлення і функціональні порушення при їх нестачі**

| Назва елемента       | Доступна форма                          | Основні функції в процесі життєдіяльності рослини                                                                                                                                                                                                                                           | Ознаки прояву недостатності елемента                                                                                                                                                                                       |
|----------------------|-----------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Макроелементи</b> |                                         |                                                                                                                                                                                                                                                                                             |                                                                                                                                                                                                                            |
| 1. Азот              | $\text{NO}_3^- \text{NH}_4^+$           | Входить до складу амінокислот, білків, азотистих основ, нуклеотидів, нуклеїнових кислот, вітамінів групи В, хлорофілу, гормонів, алкалоїдів, аміоцукрів.                                                                                                                                    | Рослини розкладають свої білки, щоб реутилізувати азот; серед перших розкладаються білки хлоропластів, рослини жовтіють, слабо ростуть, листя обсіпається, скорочується вегетація.                                         |
| 2. Фосфор            | $\text{NPO}_4^-$<br>$\text{NPO}_4^{2-}$ | Участь в енергетичному обміні (утворення АТФ), входить до складу фітину, фосфорилування клітинних білків, зв'язаний зі спадкоємною інформацією (входить до складу ДНК, РНК), ферментативний каталіз, проникність мембран. Прискорює початковий ріст рослин, утворення генеративних органів. | Коренева система буріє, слабо розвивається, кореневі волоски відмирають, припиняється ріст рослин, листя закручується на краях з утворенням фіолетових і червоних плям. Рослини найбільш чутливі на ранніх фазах розвитку. |
| 3. Калій             | $\text{K}^+$                            | Зв'язаний з амінокислотним і білковим обмінами, кофактор більше 60 ферментів, впливає на утворення вуглеводів при фотосинтезі, підсилює транспорт асимілянтів, знижує в'язкість протоплазми. Контролює рух проридів, підсилює асиміляцію $\text{CO}_2$ .                                    | Порушується водообмін, знижується фотосинтез і відтік асимілянтів. Листя жовтіє, покривається бурими плямами. Верхні бруньки засихають, активізуються бічні пагони, рослина набуває вид куща.                              |

| Назва елемента       | Доступна форма                   | Основні функції в процесі життєдіяльності рослини                                                                                                                                                                                                                                                            | Ознаки прояву недостатності елемента                                                                                                                                                                                                   |
|----------------------|----------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 4. Кальцій           | $\text{Ca}^{2+}$                 | Регулює утворення веретена і стінки між двома клітинами, що діляться. Контролює пасивний транспорт через мембрани, збільшує в'язкість цитоплазми, сприяє усуненню токсичності надлишкової концентрації іонів амонію, алюмінію, марганцю, заліза, підвищує стійкість до засолення, знижує кислотність ґрунту. | Виникають багатоядерні клітини за рахунок порушення веретена і неутворення клітинних стінок. Гальмується утворення бічних коренів і корневих волосків, ослизняються стінки і загнивають тканини. Жовтіє листя з утворенням бурих плям. |
| 5. Сірка             | $\text{SO}_4^{2-}$               | Усі білки містять амінокислоти, до складу яких входить сірка – метіонін, цистеїн, цистин; сірка стабілізує тривимірну структуру білків, підтримує певний рівень окислювально-відновного потенціалу в клітині, є компонентом коензиму А і вітамінів, що грають роль при диханні і ліпідному обміні.           | Пригнічується синтез амінокислот, білків, формування хлоропластів, затримується ріст стебел. На відміну від недостатці азоту дефіцит сірки викликає пожовтіння спочатку молодих листків.                                               |
| 6. Магній            | $\text{Mg}^{2+}$                 | Активізує РДФ-карбоксилази, фосфокінази, АТФ-лази, ферменти циклу Кребса, пентозофосфатного шляху, спиртового і молочнокислого бродіння. Активізує транспорт електронів. Підсилює синтез ефірних олій, каучуків.                                                                                             | Порушуються фосфорний, білковий і вуглеводний обміни, формування пластид, розвивається хлороз і некроз листя, з'являється строкатий колір листків, листки в'януть і опадають.                                                          |
| <b>Мікроелементи</b> |                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |                                                                                                                                                                                                                                        |
| 1. Залізо            | $\text{Fe}^{2+}, \text{Fe}^{3+}$ | Переносник електронів при диханні, фотосинтезі, відновленні азоту і сірки. Включається до складу каталази, пероксидази, цитохромних систем, бере участь у синтезі хлорофілу.                                                                                                                                 | Виникає хлороз листя, гальмується фотосинтез і дихання.                                                                                                                                                                                |
| 2. Мідь              | $\text{Cu}^{2+}$                 | Стимулює біосинтез хлорофілу, антоціанів, а також фіксацію молекулярного азоту, сприяє синтезу білка і переносу електронів між ФСII і ФСI. Впливає на інгібітори росту, підвищує стійкість рослини до посухи, морозу.                                                                                        | Затримка росту і цвітіння, побіління у злаків кінчиків листів; пустоколосиця ві-вса, ячменю, у плодових – хлороз, некроз і суховершинність, ушкоджуються генеративні органи                                                            |

| Назва елемента | Доступна форма | Основні функції в процесі життєдіяльності рослини                                                                                                                                                                                   | Ознаки прояву недостатності елемента                                                                                                                                                                                                                                              |
|----------------|----------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 3. Марганець   | $Mn^{2+}$      | Бере участь у відновленні нітратів до аміаку, у фотосинтезі (фотоліз води), відновленні $CO_2$ , сприяє відтоку цукрів з листків. Активізує ферменти циклу Кребса, сприяє росту клітин.                                             | Ушкоджуються ферменти пероксидаза, ауксиноксидаза. Порушується співвідношення елементів мінерального живлення, знижується вміст хлорофілу, сповільнюється фотосинтез і відновлення нітратів. Розвивається сіра плямистість листків злаків, хлороз плодових, деформування насіння. |
| 4. Цинк        | $Zn^{2+}$      | Активізує ферменти синтезу нуклеїнових кислот, а також дегідрогенази, ізомерази, ферменти синтезу триптофану                                                                                                                        | Порушується синтез нуклеїнових кислот, гальмується поділ клітин, ріст рослин, утворюються дрібні розеткові листки, знижується морозовитривалість. Гальмується синтез триптофану.                                                                                                  |
| 5. Молібден    | $MoO_4^{2-}$   | Міститься в складі ферментів, що каталізують відновлення азоту, а також нітратів до нітритів, сприяє фіксації атмосферного азоту. Сприяє переносу електронів в окислювально-відновних реакціях, нагромадженню аскорбінової кислоти. | Затримка розвитку та росту, з'являються світлі листки, хлороз, некроз. Слабко розвиваються бульбочки на коренях бобових.                                                                                                                                                          |
| 6. Бор         | $BO_3^{3-}$    | Синтез урацилу. Фенольний обмін. Сприяє розвитку генеративних органів. Сприяє засвоєнню мінеральних речовин.                                                                                                                        | Нагромадження фенолів. Гальмування розвитку генеративних органів, відмирання пагонів, у цукрового буряка розвивається хвороба – гнилизна сердечка.                                                                                                                                |
| 7. Хлор        | $Cl^-$         | Бере участь у осмотичних процесах, нейтралізує заряди в мембранах, бере участь у реакції виділення кисню при фотосинтезі й у поділі клітин.                                                                                         | При надлишку хлору у рослин спостерігається уповільнений ріст, загальний хлороз, поникання верхівок листків, погіршується якість продукції.                                                                                                                                       |



## 6.7. Фізіологічні основи застосування добрив

Мінеральне живлення відноситься до процесів, за допомогою яких можливо цілеспрямовано впливати на розвиток і врожайність рослин. Мінеральні елементи – це будівельний матеріал для створення біомаси рослин; чим вищий врожай, тим більша потреба в мінеральних елементах. Більшість сільськогосподарських рослин, які культивує людина, – це однорічні рослини: за короткий вегетаційний період вони використовують багато води і мінеральних елементів. З урожаєм культурних рослин, у свою чергу, виноситься багато елементів живлення, і чим вищий врожай, тим більший винос. Ю. Лібі, який обґрунтував теорію мінерального живлення рослин, перший сформулював “закон мінімуму” і “закон повернення”, які заклали фундамент у практику використання мінеральних добрив в сільському господарстві. Згідно з “законом мінімуму”, ріст врожаю в найбільшій мірі залежить від внесення в ґрунт елемента, який є в мінімумі, бо дефіцит одного з елементів живлення пригнічує процес засвоєння інших. Згідно з “законом повернення”, щоб зберегти і підвищити родючість ґрунту, необхідно повертати в ґрунт всі поживні елементи, поглинуті рослинами і винесені разом з урожаєм. Культурні рослини по-різному виносять поживні елементи з ґрунту (тал. 6.4).

Таблиця 6.4.

### *Винос поживних речовин культурними рослинами за вегетаційний період, кг/га*

|                   | <i>N</i> | <i>P</i> | <i>K</i> | <i>Mg</i> |
|-------------------|----------|----------|----------|-----------|
| Жито              | 90       | 26       | 83       | 15        |
| Озима пшениця     | 130      | 26       | 115      | 18        |
| Яра пшениця       | 110      | 20       | 83       | 15        |
| Озимий ріпак      | 130      | 26       | 170      | 27        |
| Цукровий буряк    | 300      | 44       | 400      | 45        |
| Картопля          | 140      | 33       | 200      | 9         |
| Капуста білокач.  | 250      | 40       | 300      | 45        |
| Люцерна (3 укоси) | 380      | 35       | 330      | 36        |

Наведені в таблиці цифри орієнтовні, бо винос залежить не тільки від маси врожаю, але й від умов живлення поточного року. Винос елементів живлення різними органами рослин також різний. У злаків 70 % загального азоту виноситься разом із зерном, а 30 % міститься в соломі. Подібні цифри характерні і для виносу фосфору, а калію 70 % виноситься разом із соломою. У картоплі, буряків з коренеплодами виноситься 30 % азоту і 70 % калію.

Споживання хімічних елементів і їх відчуження з урожаєм залежить також від типу ґрунту. За Л. Є. Родіним, Н. І. Базилевич (1965), річне споживання хімічних елементів в агроценозі на підзолистому ґрунті складає 535–770 кг/га, а винос із

врожаєм – 350–510 кг/га, на чорноземах відповідно: 780–1000 і 500–630 кг/га, на каштанових і сіроземах – 415–475 і 260–300 кг/га.

Необхідно враховувати, що втрати мінеральних речовин з ґрунту відбуваються також внаслідок вимивання опадами, виділення летких форм азоту в атмосферу, за рахунок ерозії ґрунтів та інше, частина мінеральних речовин повертається в ґрунт із листовим спадом і т. п.

Знання виносу поживних речовин необхідне для розрахунку їх балансу при плануванні добрив. Вирівнювання балансу досягається внесенням органічних і мінеральних добрив у ґрунт.

Для раціонального і економічно обґрунтованого застосування добрив, з метою повної реалізації потенційних можливостей сільськогосподарських рослин дослідники розробляють методи оптимізації мінерального живлення. Завданням оптимізації мінерального живлення є встановлення оптимальних рівнів, співвідношення і форм поживних елементів, способів внесення добрив у конкретних ґрунтово-кліматичних умовах середовища з урахуванням сортових особливостей рослин, прийомів агротехнології, а також цілого ряду інших факторів. Всі перераховані фактори, взаємодіючи між собою, визначають величину врожаю, а кожний окремий фактор при різкому відхиленні від норми може обмежувати кількість можливого для даних умов врожаю.

Всі поживні елементи, за винятком вуглецю, надходять в рослину через корінь, тому рослини разом з кореневим середовищем – основний об'єкт оптимізації мінерального живлення. Мінеральні і органічні добрива, а також запаси поживних речовин в ґрунті – основні засоби оптимізації і регуляції мінерального живлення рослин.

Мінеральні добрива поділяють на прості, які містять один поживний елемент, і комплексні, які містять не менше двох головних поживних елементів. Комплексні, у свою чергу, поділяють на складні і комбіновані. Складні в одній хімічній сполуці мають два-три поживних елементи – наприклад,  $KNO_3$  (калійна селітра). У комбінованих добривах кожна гранула містить комплекс поживних елементів у вигляді різних хімічних сполук: наприклад, нітрофос, нітрофоска, амофоска та ін. Добрива в гранулах не злипаються, містять поживні речовини в доступній для рослин формі, не вимиваються з ґрунту, діють триваліше.

Найповніше добриво – гній. У його складі є всі макроелементи і багато мікроелементів. Гній багатий на вітаміни, ауксини та інші фізіологічно активні речовини. Гній також виключно багатий на мікроорганізми, які активують мікробіологічні процеси в ґрунті і змінюють ґрунтове середовище. У рослин з мікроорганізмами можуть виникати різні стосунки, і саме вони можуть стати вирішальним фактором у мінеральному живленні і в рості рослин. Ефективність гною також пов'язана з кращим забезпеченням рослин  $CO_2$ , необхідним для фотосинтезу.

В польових умовах чутливість рослин на добрива досить мінлива: вона залежить від виду рослин, різновиду ґрунту, місцевого клімату, особливостей вегетаційного сезону і характеру землекористування в минулому.

П. А. Власюк і його учні (А. Д. Хоменко, К. С. Ткачук, І. М. Гудков та інші) в багаторічних дослідженнях знайшли оптимальні дози внесення найбільш необ-

хідних макро- і мікроелементів, які сприяють підвищенню врожайності і якості продукції в умовах України.

Щоб відповідати високим вимогам сільськогосподарських рослин, ґрунт повинен мати потужний, багатий на гумус, структурний, біологічно активний, населений корінням орний шар з великим запасом поживних елементів, ємним насиченим кальцієм, поглинаючим комплексом і сприятливим водно-повітряним, тепловим і поживним режимами. Властивості більшості природних ґрунтів у різному ступені не відповідають цим вимогам, а порушення технологій, доз, строків і способів внесення добрив може призвести до зниження родючості ґрунтів внаслідок втрати гумусу. В Україні однією з головних причин втрати гумусу в ґрунті (на 30–50 %) є порушення співвідношення між внесенням мінеральних і органічних добрив. Відновлення родючості ґрунтів стане можливим лише тоді, коли на одну тону органічних добрив будуть вносити 15 кг мінеральних туків; при меншому співвідношенні відбувається дегуміфікація ґрунтів.

У зв'язку із зростаючими потребами в їжі для людства зростає світова потреба в мінеральних добривах: якщо в 1980 р. було використано 112 млн т азотних, фосфорних і калійних добрив, то в 1990 р. – вже 143 млн т. Однак культурні рослини використовують внесені добрива менше ніж на 50 %. Неадсорбовані мінеральні речовини переходять в ґрунтові води, зв'язуються ґрунтом, забруднюють повітря.

В сучасному землеробстві високі врожаї необхідно одержувати з мінімальною собівартістю одиниці продукції, а збільшення споживання елементів живлення рослин, при умові заміщення добривами їх виносу, треба розглядати як фактор підвищення родючості ґрунтів і істотного зменшення забруднення оточуючого середовища.

Швидка зміна сортового складу сільськогосподарських рослин, зростаючі вимоги до їх продуктивності і якості продукції, непостійність екологічних умов вимагають безперервного удосконалення технологічних прийомів керування мінеральним живленням рослин.



## 7. ФІЗІОЛОГІЯ ОНТОГЕНЕЗУ РОСЛИН

### 7.1. Поняття про онтогенез рослин

У науковій літературі часто зустрічаються різні підходи до оцінки тих чи інших явищ, понять і термінів. Такий плюралізм у більшості випадків сприяє об'єктивній оцінці явищ. Однак у ряді випадків різні погляди приводять до помилкових позицій, прикладом чого може бути трактування різними авторами поняття онтогенезу.

Щодо границь початку і завершення онтогенезу існують різні думки. Одні учені **онтогенезом, або індивідуальним розвитком**, вважають комплекс послідовних незворотних змін життєдіяльності і структури рослин від їх виникнення з заплідненої яйцеклітини чи зародкової вегетативної бруньки до природної смерті (М. Х. Чайлахян, 1958; Бейліс-Вирова, 1962; П. І. Гупало, 1968; В. І. Кефелі, 1973).

Інші онтогенез розглядають “від насіння до насіння”, тобто від проростання насіння до дозрівання насіння нового покоління (Ф. М. Куперман, 1951; Н. В. Цингер, 1958; М. М. Кулешов, 1963). При такому підході перекинується істинна схема онтогенезу, не акцентується увага на початковому етапі життя особини на материнській рослині, коли організм найбільш пластичний. При цьому порушується логічний підхід у розгляді послідовності розвитку, поєднується розвиток двох поколінь (материнського і дочірнього) і фактично онтогенез ототожнюється з вегетативним періодом рослин.

У результаті власних досліджень та узагальнення літературних даних М. М. Макрушин (1985) розробив систему періодизації онтогенезу та вегетаційного періоду рослин. Згідно з цією схемою, **онтогенез** починається з утворення зиготи й завершується природною смертю рослини. Його тривалість у озимої пшениці 400 днів.

**Ембріональний період онтогенезу** починається від моменту запліднення яйцеклітини, тобто утворення зиготи, і завершується фізіологічним дозріванням насіння, включаючи період спокою.

**Ювенільний період онтогенезу** М. М. Макрушин розділяє на гетеротрофну й автотрофну фази. Гетеротрофна, у свою чергу, має дві стадії: **гетеротрофну ембріональну** – це початковий етап проростання насіння, коли перші поділи клітин проростаючого зародка здійснюються за рахунок утилізації власних запасних речовин, і **гетеротрофну ендоспермальну** – коли подальший розвиток проростка йде за рахунок запасних речовин ендосперму. З утворення перших продуктів фотосинтезу починається автотрофна фаза.

Потім настає **генеративний період** онтогенезу, що складається з двох фаз: **статевої зрілості і розмноження**. Завершується онтогенез **сенільним періодом**.

**Веgetаційний період** триває від початку проростання насіння (кільчення) до дозрівання насіння нового покоління (315 днів).

У вегетаційному періоді виділяються **фенологічні фази** – це окремі етапи онтогенезу, що характеризуються певним станом метаболічних систем, які обумовлюють розвиток специфічних анатомо-морфологічних ознак рослини (М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина, 2006). Стосовно до конкретних видів рослин фенологічні фази докладно описані в рослинництві, овочівництві, плідівництві. Так, у рослин пшениці, ячменю, жита розрізняють наступні фенологічні фази: проростання насіння, сходи, кущення, вихід у трубку, колосіння, цвітіння, молочний стан, тістоподібний стан, воскова і повна стиглість.

Використавши схему онтогенезу, розроблену М. М. Макрушиним та дослідження А. К. Лещенко (1978), Є. М. Макрушина (2003) склала періодизацію індивідуального розвитку та вегетаційного періоду для сої (рис. 7.1, табл. 7.1). Тривалість онтогенезу (зовнішнє коло) середньоранніх сортів сої в умовах Криму складає 446 днів, а вегетаційного періоду (внутрішнє коло) – 113 днів.

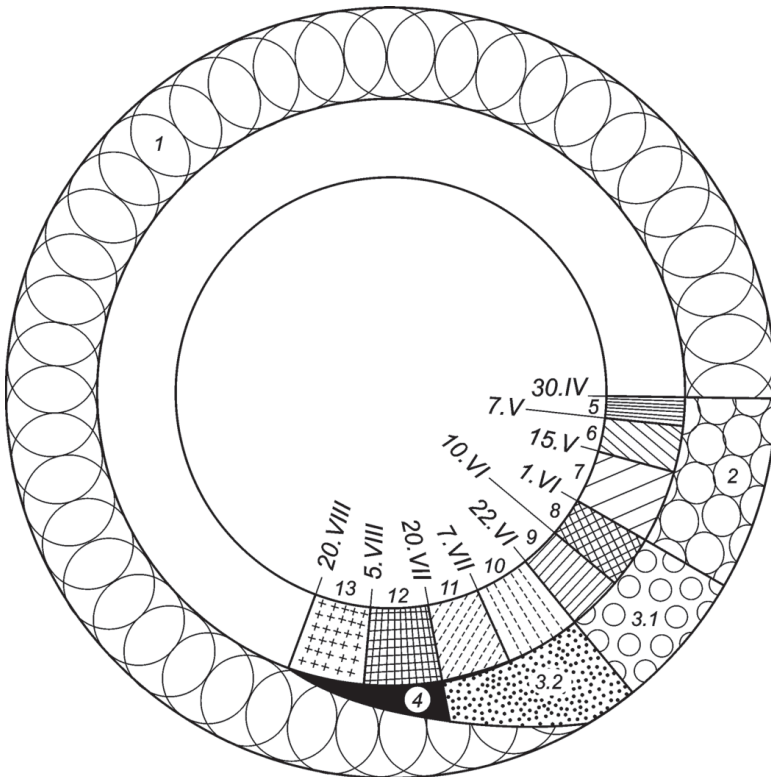


**Рис. 7.1.** Схема онтогенезу і вегетаційного періоду сої. Періоди онтогенезу (зовнішнє коло):

- 1 – ембріональний; 2 – ювенільний; 3 – генеративний (3.1 – статевая зрілість, 3.2 – розмноження);
- 4 – сенільний. Вегетаційний період (внутрішнє коло), фази розвитку: 5 – проростання;
- 6 – сходи; 7 – перший справжній лист; 8 – гілкування; 9 – бутонізація; 10 – цвітіння;
- 11 – утворення плодів; 12, 13 – дозрівання (за Є. М. Макрушиною, 2003).

**Органогенез** уявляє собою утворення і розвиток нових органів рослини. Ф. М. Куперман (1951) виділяє у колосових злаків 12 етапів органогенезу, включаючи колосіння,

воскову і повну стиглість. Оскільки в дані фази ніякі нові органи рослини не утворюються, то, як відзначає М. М. Макрушин, їх не можна вважати окремими етапами. Тому замість 12 у пшениці виділяється 8 етапів органогенезу.

Таблиця 7.1.

**Система періодизації онтогенезу і органогенезу сої  
(за Є. М. Макрушиною, 2003)**

| Періоди онтогенезу | Фази онтогенезу | Тривалість                                                                         | Типи харчування                                                  | Етапи органогенезу*                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
|--------------------|-----------------|------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Ембріональний   |                 | Від моменту запліднення до фізіологічної зрілості насіння, включаючи період спокою | За рахунок пластичних речовин материнської рослини               | 1 – запліднення й утворення зиготи (зиготогенез)<br>2 – формування бобу і насінини (ембріогенез), закладання сім'ядоль і бруньки насіння, утворення насінної шкірки. Диференціювання зародка, нагромадження запасних речовин                                                                                 |
| 2. Ювенільний      |                 | Від початку проростання насінин (кільчення зародка) до початку спорогенезу.        |                                                                  | 3 – формування конуса наростання з виділенням листостеблової частини пагона, відокремлення зачатків дійсних трійчастих листів                                                                                                                                                                                |
|                    | Гетеротрофна    | Від перших ділень клітин зародка до утворення продуктів фотосинтезу.               | За рахунок утилізації речовин зародка                            | 4 – інтенсивний розвиток зачатків трійчастих листів, міжвузлів і коренів. Утворення суцвіть, бічних вегетативних бруньок                                                                                                                                                                                     |
|                    | Автотрофна      | Від початку утворення продуктів фотосинтезу до початку спорогенезу                 | За рахунок продуктів фотосинтезу і наступних процесів біосинтезу | 5 – збігається з розкриттям третього трійчастого листка, розвиток конусів наростання пагонів другого порядку, диференціація суцвіття, утворення генеративних бруньок у пазухах листа, закладка конусів наростання третього порядку. На осі суцвіття закладаються бугорки, на яких пізніше утворюються квітки |



| Періоди онтогенезу | Фази онтогенезу  | Тривалість                                                                                | Типи харчування                                                                                              | Етапи органогенезу*                                                                                                                                                                                                                        |
|--------------------|------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 3. Генеративний    | Статева зрілість | Від початку спорогенезу до дозрівання гамет.                                              | Ті ж                                                                                                         | 7 – формування квіток та археспорогенез<br>8 – ріст усіх частин квітки, мікро- і макроспорогенез у закритому бутоні<br>9 – формування пилку і зародкового мішка, мікро- і макрогаметогенез. Інтенсивне зростання верхніх міжвузлів стебла. |
|                    | Розмноження      | Запліднення, початок формування насіння нового покоління.                                 | За рахунок фотосинтезу, біосинтезу, реутилізації запасних речовин вегетативних органів материнської рослини. |                                                                                                                                                                                                                                            |
| 4. Сенільний       |                  | Завершення наливу і дозрівання насіння нового покоління, відмирання материнської рослини. | За рахунок реутилізації запасних речовин материнської рослини.                                               | –                                                                                                                                                                                                                                          |

\* – Характеристика етапів органогенезу дається за А. К. Лещенко (1978), приймаючи за основу класифікацію Ф. М. Куперман, органогенез сої розділяє також на 12 етапів, починаючи від проростання насіння. У схемі, запропонованій Є. М. Макрушиною, органогенез розглядається від виникнення зиготи і виділяється 9 етапів, протягом яких утворюються нові органи (рис. 7.2).

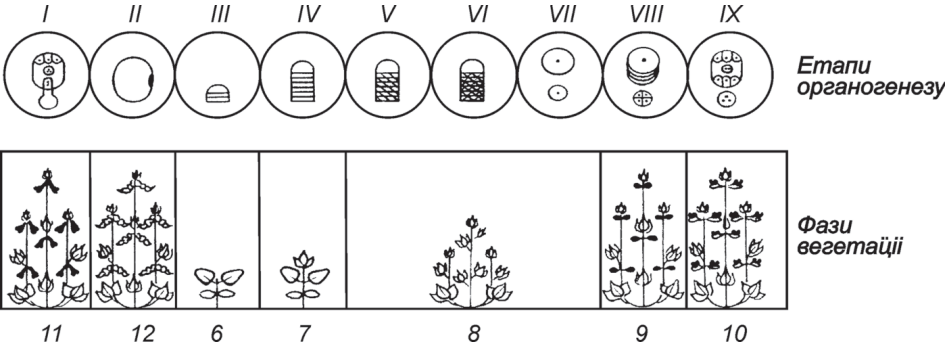


**Рис. 7.2.** Співвідношення фаз вегетації та етапів органогенезу сої (пояснення на рис. 7.1 і табл. 7.1) (за Є. М. Макрушиною, 2003).

Ряд авторів (К. Віллі, 1964; О. І. Носатовський, 1965; П. І. Гупало, В. В. Скрипчинський, 1971) явище “онтогенез” ототожнюють із “життєвим циклом”.

Онтогенез і життєвий цикл у рослин починаються або спори, або з зиготи й аж до стану зрілого організму співпадають у напрямку розвитку. Онтогенез не циклічний, його кінець ніколи не стикується з початком, а завершується смертю організму чи переходом у дочірні рослини у одноклітинних організмів.

**Життєвий цикл** включає самовідтворення, генетичний зв’язок батьківської форми з потомством, він є продовженням життя не тільки індивідуума, але і виду в цілому. Якщо **границі онтогенезу** – від зачатка рослини до смерті, то **тривалість життєвого циклу** – від зачатка до такого ж зачатка потомства, тобто від зиготи до зиготи.

Однак онтогенез і життєвий цикл рослин не можна розглядати як два різних і самостійних процеси. Органічний зв’язок між ними очевидний: усі явища життєвого циклу здійснюються в процесі онтогенезу, нехай навіть не одного покоління рослин (М. М. Макрушин, 1989).

На рисунку 7.3 ілюструється життєвий цикл рослини сої.

Сільськогосподарські рослини поділяють на однорічні, дворічні і багаторічні. *Однорічні* рослини підрозділяють на ефемери – рослини, вегетаційний період яких відбувається за 3–6 тижнів; *ярі* – рослини (зернові, зернобобові), вегетаційний період яких починається навесні чи влітку і завершується в це ж літо чи восени; *озимі* – рослини, вегетація яких починається восени і завершується улітку чи восени наступного року. *Дворічні* рослини в перший рік життя утворюють вегетативні і зачатки генеративних органів, у другий рік проходять цвітіння і плодоношення. *Багаторічні* рослини (кормові трави, плодові і ягідні рослини) мають тривалість вегетації від 3–10 до декількох десятків років.

Однорічні і дворічні сільськогосподарські рослини відносяться до групи *монокарпічних* рослин, що одноразово плодоносять і після плодоношення гинуть. Багато з монокарпічних рослин відносяться до дворічників (морква, буряк, капуста), що зацвітають після перезимівлі. У *полікарпічних* рослин плодоношення повторюється ряд років. Після плодоношення відмирає пагон чи частина пагону, рідше – одні плодоніжки. До полікарпічних відносяться багаторічні трави, ягідні чагарники, плодові дерева. Поділ рослин на монокарпічні і полікарпічні умовний. У тропічних країнах бавовник, рицина, томат і інші розвиваються як багаторічні полікарпічні форми, а в помірних широтах – як однорічні. Пшениця і жито – однорічні рослини, але серед них зустрічаються і багаторічні форми.

Виходячи з наведеного співвідношення онтогенезу і життєвого циклу, прийняте в даний час поняття “однорічна” рослина досить умовне. У різних джерелах воно визначається по-різному: одні автори вважають однорічними рослини, що завершують цикл розвитку “від насіння до насіння” за один рік (І. А. Дудка, 1984), інші – рослини, що закінчують свій життєвий цикл протягом одного вегетаційного періоду. Можна згодитись, що з біологічної точки зору однорічних покритонасінних рослин не існує, оскільки онтогенез за один вегетаційний період вони пройти не можуть. У перший рік на материнській рослині утворюється зачаток нового покоління (зигота) і розвивається насіння. Розвиток дочірнього організму продовжується в наступній вегетації після проростання насіння (М. М. Макрушин, 1989).

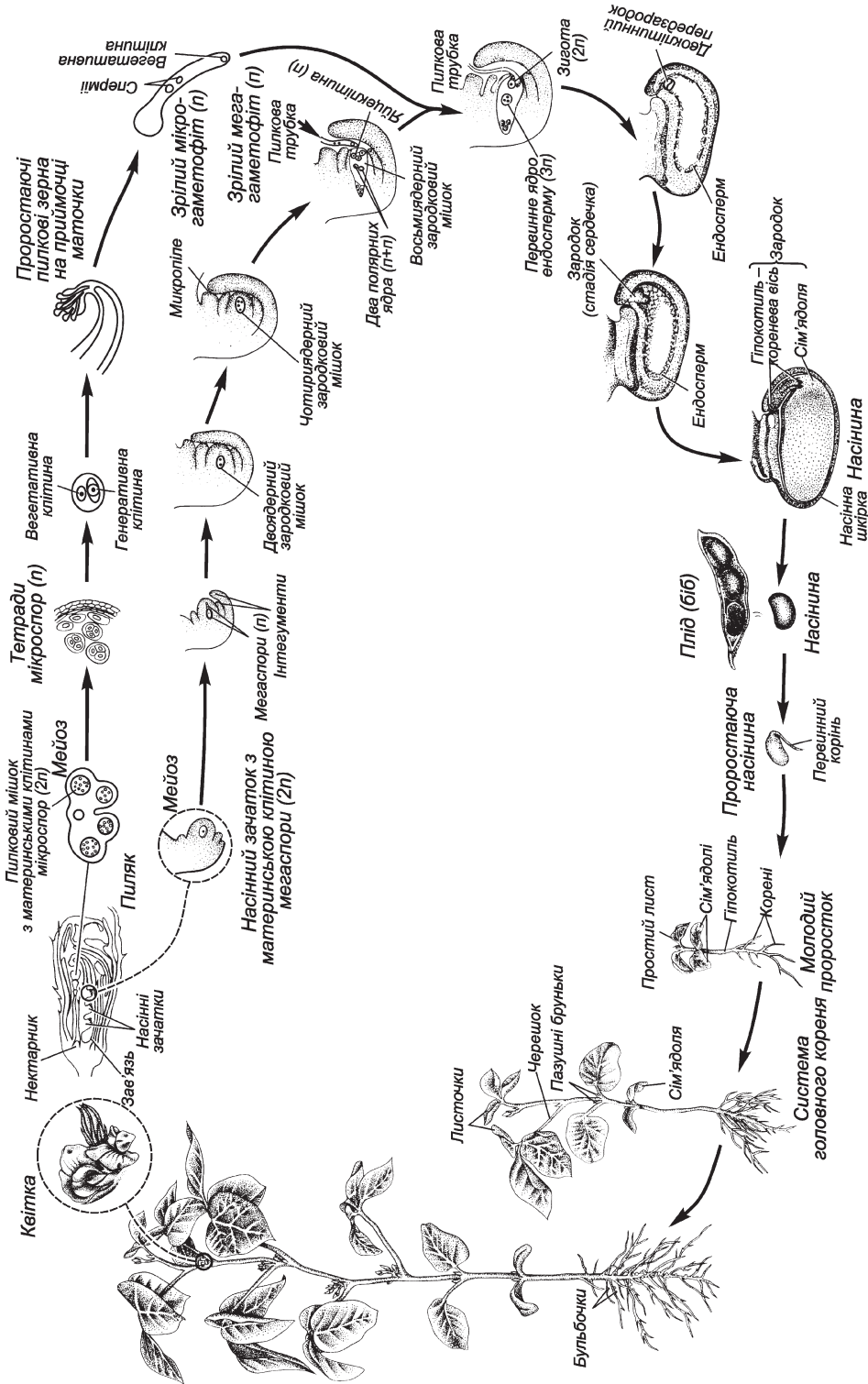


Рис. 7.3. Життєвий цикл рослини сої (за П. Рейвін, Р. Еверт, С. Айкхорн, 1990).

## 7.2. Ріст, розвиток і розмноження рослин

### 7.2.1. Поняття про ріст і розвиток рослин

Онтогенез рослин супроводжується біологічними явищами – так званими ростом і розвитком. Уявлення про ці процеси пов'язані з роботами Д. О. Сабініна (1963).

**Ріст** – це збільшення маси і лінійних розмірів індивідуума і його окремих органів, що відбувається за рахунок збільшення числа і маси клітин.

**Розвиток** організмів – це сукупність послідовних морфологічних і фізіологічних змін в організмі від моменту його зародження до кінця життя.

Ріст і розвиток не можна розглядати як окремі біологічні явища. Виходячи із сучасних уявлень, розвиток організмів розглядається як комплекс тісно взаємозалежних кількісних і якісних перетворень. Якісні зміни – це диференціація, перетворення структури і функцій організму, його окремих частин і органів.

Крім індивідуального розвитку (онтогенезу), існує поняття **філогенез – історичний** (еволюційний) **розвиток органічного світу**. У процесі філогенезу виникають нові генетичні форми організмів (Ч. Р. Дарвін, 1952).

### 7.2.2. Клітинні основи росту і розвитку

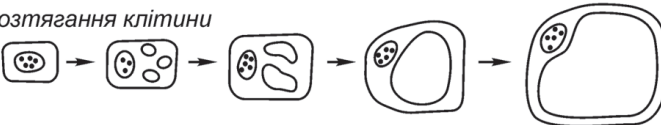
Основою росту тканин, органів і всієї рослини є утворення і ріст клітин меристематичної тканини. Розрізняють апікальну, латеральну і інтеркалярну (вставну) меристеми. *Апікальна меристема* – верхівкова утворювальна тканина стебел і коренів. *Латеральна меристема* (камбій, фелоген) розташована паралельно бічній поверхні органа. *Інтеркалярна меристема* розташована у міжвузлях стебла й у основі листків рослин злаків.

Клітина проходить ряд послідовних етапів (фаз) свого росту і розвитку: поділ (ембріональна фаза), ріст розтяганням (фаза розтягання), диференціація (фаза диференціації), старіння і смерті (рис. 7.4).

Поділ клітини



Розтягання клітини



Диференціація клітини

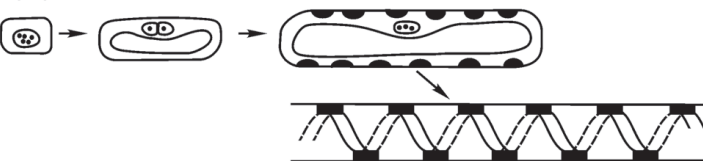


Рис. 7.4. Етапи росту і розвитку клітини.

Для ембріональної фази характерний поділ клітин, збільшення маси їх цитоплазми і ядра. Клітини дрібні, з дуже тонкими стінками, вакуолі відсутні або зародкові. Дочір-

ні клітини, досягаючи розмірів материнської, можуть знову поділятися. Ембріональні клітини точок росту синтезують ауксин. Для клітин, що діляться, характерний відносно низький вміст ІОК і АБК і високий – цитокінінів. Припускають, що існує специфічний білок поділу клітин, що індукуює мітоз. Біосинтез його закінчується за кілька десятків хвилин до початку поділу клітини. Для поділу клітин необхідні вітаміни (тіамін, пантотенова кислота, амінобензойна кислота, піридоксин, фолієва кислота, мезоінозит), амінокислоти (цистеїн, триптофан), а також пурини (гіпоксантин, ксантин, сечова кислота), що містяться у значних кількостях в ембріональних тканинах. Для зон клітинного поділу характерний інтенсивний обмін речовин. Після 3–5 поділів клітини периферійної зони переходять у фазу розтягання. Ініціальні ж клітини меристеми продовжують поділятися протягом усього періоду росту рослинного організму, залишаючись ембріональними.

Для *фази розтягання* характерне швидке збільшення об'єму клітин, який зростає в 50–100 разів. Ріст клітини відбувається завдяки збільшенню вакуолі, що розтягує клітину. Вода надходить у вакуоль осмотично. Концентрація клітинного соку підвищується за рахунок цукрів, амінокислот, іонів. Різко зростає інтенсивність дихання в розрахунку на клітину. Умовою росту клітинної оболонки є її розпушення, що зв'язане з дією ауксину. Ауксин індукуює активний транспорт іонів  $H^+$  із цитоплазми в клітинну стінку. У результаті знижується рН, що сприяє розриву зв'язків кальцію з вуглеводними компонентами клітинної оболонки, збільшує її пластичність. Ріст клітинної оболонки забезпечується новоутворенням полімерів, що її складають.

Наприкінці фази розтягання відбувається лігніфікація клітинних стінок, підвищується вміст фенольних інгібіторів і абсцизової кислоти, знижується вміст ауксину. Ріст розтяганням забезпечує збільшення площі листових пластинок, довжини стебла і кореневої системи рослин. Слід зазначити, що клітина у фазі розтягання характеризується не тільки максимальною інтенсивністю аеробного дихання і поглинальної активності, але і мінімальною стійкістю до несприятливих факторів середовища. Тому в несприятливих умовах насамперед ушкоджуються клітини, що знаходяться в цій фазі.

У *фазі диференціації* в структурі і функціях клітини з'являються характерні риси, що визначають її належність до конкретної спеціалізованої тканини. Спеціалізація клітин відбувається вже в меристематичній зоні під впливом місцерозташування: клітинного оточення, полярності тощо. Так, з меристематичної клітини органогенної зони утворюються клітини, що формують лист, а потім – метамери суцвіття; клітини ж субапикальної зони формують стебло і т. д. Спеціалізація клітин є наслідком диференціальної активності їх генів. Важливу роль у цьому процесі грають фітогормони, особливо ауксин. На активність генів впливають і зовнішні фактори (температура, світло й ін.). Під впливом ІОК відбувається укорінення черешків рослин, в умовах культури тканин диференційована клітина може знову стати ембріональною. Це явище спостерігається й у раневого калусу. У фазі диференціації великі зміни спостерігаються в клітинній стінці: відкладаються нові шари целюлози, включаються лігнін, суберин тощо. З'являються клітини механічних і провідних тканин. Після диференціювання у фазі зрілості клітина виконує функції, закладені в її організації.

*Старіння і відмирання* завершують онтогенез клітин. У результаті переваги гідролітичних процесів над синтетичними в старіючих клітинах знижується вміст РНК, білків,

підвищуються активність пероксидази і кислих протеаз, проникність мембран, руйнуються хлорофіл і хлоропласти тощо. Як відзначає В. В. Полевой (1989), існують дві гіпотези, що пояснюють механізми старіння: нагромадження ушкоджень у генетичному апараті, мембранах і в інших структурах, збільшення концентрації отруйних речовин у клітинних включеннях; генетичної програми старіння як останнього етапу онтогенезу. Процеси старіння клітини того чи іншого органа рослини різко прискорюють зменшення надходження ауксину, цитокініну, гібереліну, збільшення вмісту етилену й абсцизової кислоти.

### 7.3. Фітогормони як фактори, що регулюють ріст і розвиток цілісної рослини

#### 7.3.1. Загальна характеристика фітогормонів

**Фітогормони** – сполуки, за допомогою яких здійснюється взаємодія клітин, тканин і органів, і які в малих кількостях необхідні для запуску і регулювання фізіологічних і морфогенетичних програм рослин (В. В. Полевой, 1989). Виділяють п'ять груп фітогормонів: ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизини, етилен.

Кожна клітина здатна синтезувати всі групи гормонів. Однак у системі цілої рослини на біосинтетичні функції клітин накладається ряд перепон. Тому ауксини утворюються переважно у верхівкових меристемах стебла, найбільш інтенсивно у верхівці головного пагона і кореня, а також у молодих листках (рис. 7.5).

Вміст ІОК коливається від 1 до 100 мкг/кг сирої маси. Більше всього ІОК у ростучих бруньках і листках, у пилку і насінні, що формуються. В ґрунтових умовах деякі мікоризні гриби виділяють ауксин, що гальмує ріст коренів рослин. Утворення бульбочок на коренях бобових стимулює ауксин, синтезований бульбочковими бактеріями.

*Гібереліни* синтезуються особливо інтенсивно в ростучих апікальних стеблових бруньках рослин, у хлоропластах листя, у насінні, що формується, у зародку насіння, що проростає. Вміст гіберелінів коливається від 0,01 до 1,4 мг/кг сирої маси.

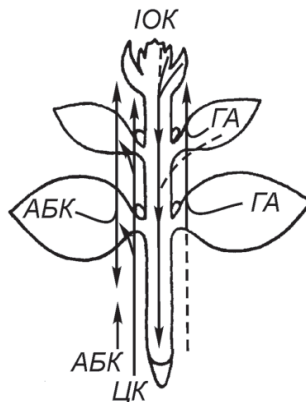


Рис. 7.5. Місця переважного утворення і напрямку транспорту фітогормонів у рослині.

Основне місце синтезу *цитокінінів* – в апікальній меристемі коренів. Утворюються вони також в молодих листках і бруньках, у плодах, що розвиваються, і насін-



ні. Цитокиніни виявлені в галових пухлинах на листках рослин, що виникли під дією паразитичних грибів і комах. Продуктування цитокинінів бульбочковими бактеріями, очевидно, сприяє формуванню бульбочок на коренях бобових рослин.

*Абсцизова кислота* може синтезуватися у всіх органах рослин і особливо у старих. Вміст АБК  $10^{-9}$ – $10^{-6}$  мг/г сирої маси. На АБК багаті старе листя, зрілі плоди, спочиваючі бруньки і насіння.

*Етилен* утворюється в будь-якому органі рослини. Найбільша швидкість біосинтезу етилену – в старіючих листках і плодах, що дозрівають. Вміст етилену 0,01–25 мкг/кг сирої маси.

*Фенольні сполуки* присутні у всіх тканинах рослин. Їхня фізіологічна дія виявляється при концентраціях, що на 2–3 порядки перевищують концентрацію фітогормонів.

Фітогормони мають наступні загальні риси: це порівняно низькомолекулярні органічні сполуки; виробляються рослиною; дію виявляють у дуже низьких концентраціях ( $10^{-13}$ – $10^{-5}$  моль/л); як правило, утворюються в одній частині рослини, а діють в іншій, куди транспортуються; утворюються в окремих частинах рослини, але поширюються по всьому організму, складаючи своєрідне гормональне поле; регулюють великі морфогенетичні і фізіологічні програми і підпрограми; ріст рослин регулюють і ендogenous речовини негормональної природи: фузикокцини, поліаміни, бататастини, феноли і терпеноїди, похідні сечовини, вітаміни тощо.

Пересування ауксинів по рослині йде в основному базипетально, цитокинінів – акропетально, інші гормони пересуваються в обох напрямках.

Фітогормони поліфункціональні, регулюють багато фізіологічних процесів. Фізіологічна дія їх на рослину залежить від наступних факторів:

- *специфіки фітогормону* – спектра фізіологічних дій на рослинний організм даного фітогормону;
- *специфіки об'єкта* – видових, органних, тканинних, вікових і інших особливостей рослинного об'єкта, що визначають його сприйнятливість до фітогормону;
- *концентрації фітогормону* – певних границь концентрацій, у яких фітогормон активує чи інгібує даний фізіологічний процес чи функцію;
- *співвідношення даного фітогормону з іншими* – від функціонування багатокомпонентної гормональної системи, що складає гормональне поле рослини;
- *забезпеченості* рослинного об'єкта необхідними факторами мінерального і вуглецевого живлення;
- *ендогенного вмісту фітогормону* – відповідної реакції рослинного об'єкта на екзогенний гормон, що залежить від його концентрації усередині рослини;
- *напруженості факторів зовнішнього середовища* (світло, температура, вода й ін.), що створюють необхідні умови для дії фітогормону.

### 7.3.2. Особливості дії фітогормонів на ріст тканин і органів, формування насіння і плодів

**Ауксини** – сполуки переважно індольної природи: індолілоцтова кислота і її похідні (індоліл-3-ацетальдегід, індоліл-3-ацетонітрил, індоліл-3-молочна кислота, ме-

тиловий і етиловий ефіри ІОК, триптамін та ін.). Ауксин утворюється з триптофану, що синтезується із шикимової кислоти.

*Транспорт ауксину* в рослині проходить строго полярно, в основному вниз по стеблу від верхівки пагона до кінчика кореня (базипетально), до рецепторних клітин зони розтягання кореня. Сюди вливаються і потоки ауксину з листя. Полярний транспорт ауксину, можливо, є однією з причин полярного характеру росту і морфогенезу рослин (В. В. Полевой, 1989). Екзогенний ауксин, нанесений на корені рослин, здатний пересуватися по ксилемі нагору в акропетальному напрямку.

*Фізіологічні функції ауксину.* Стимулює всі три фази росту клітин. З цією дією зв'язане утворення коренів, камбіальна активність і утворення калуса, розростання зав'язі партенокарпічних плодів. Ауксин регулює формування провідних пучків, обумовлює явища фото- і геотропізму в рослинах, зв'язані з несиметричністю його поділу. Зсув ауксину на тінюву чи нижню сторону стебла підсилює її ріст, що призводить до згинання. У геотропізмі кореня, крім ауксину, велику роль відіграють також інгібітори, синтезовані в кореновому чохлаку ростучого кореня. Ауксин регулює рухову реакцію листя, квіток і вусиків рослин.

*Визначає апікальне домінування* – ростуча верхівка пагона пригнічує пробудження і ріст пазушних бруньок.

*Стимулює ризогенез і потовщення бічних коренів.* Утворення бічних коренів є наслідком активізації ауксином поділу клітин перицикла. Ауксин стимулює утворення коренів на листових і стеблових черешках.

*Регулює цвітіння, ріст і дозрівання плодів.* Ауксин гальмує перехід до цвітіння короткоденних рослин і стимулює – довгоденних. У огірка при обробці ауксином зростає число жіночих квіток, збільшується врожай плодів і насіння.

*Регулює опадання листя, зав'язей і плодів.* З цією ж метою ауксини застосовують при пересадженні деревних і овочевих рослин, при старінні листя, поганому запиленні квіток, утворенні зайвого числа зав'язей і плодів. Утворення відокремлюючого шару є результатом зменшення транспорту ауксину з цих органів у черешок чи плодоніжку.

**Гібереліни** є тетрациклічними карбоновими кислотами – гіберелова кислота (ГА) й інші гібереліни. Відомо більше 70 гіберелінів, що розрізняються деталями будови. Найбільш розповсюдженим і вивченим є гіберелін  $A_3$ , чи гіберелова кислота ( $GA_3$ ).

*Гібереліни* пересуваються в рослинах неполярно, пасивно вниз і латерально. Однак гібереліни переважно переміщуються акропетально по флоемі і ксилемі, куди надходять по клітинах радіальних променів. Швидкість транспорту гіберелінів по судинній системі – близько 5 см/год.

*Фізіологічні функції гіберелінів.* Гібереліни стимулюють поділ і розтягання клітин апікальних і інтеркалярних меристем. Під дією гібереліну подовжуються стебло, листя, особливо у злаків; квітки, суцвіття стають крупнішими; у винограду утворюються крупніші грона.

Гібереліни відіграють важливу роль у процесах переходу рослин до цвітіння. Необхідний для зацвітання довгоденних рослин рівень гібереліну формується на довгому дні чи в умовах знижених температур яровизації. Тому обробка рослин гібереліном при-

скорює цвітіння довгоденних рослин. На зацвітання ж короткоденних рослин гібереліни не діють. Гіберелін зміщує стать рослин у чоловічу сторону (гарбузові, коноплі).

Обробка насіння і бульб гібереліном викликає їх проростання. Цей прийом використовують для стимуляції проростання свіжозібраних бульб картоплі при повторній її культурі.

Нестача активних гіберелінів викликає припинення росту плодів. Обробка гібереліном сприяє формуванню великих безнасінних (партенокарпічних) плодів у томату, винограду, перцю, цитрусових, зерняткових і кісточкових рослин.

Обробка рослин гібереліном підвищує інтенсивність фотосинтезу, незважаючи на зменшення вмісту хлорофілу, підсилює дихання, при нормальному водопостачанні підвищується інтенсивність транспірації. Поглинання рослинами азоту, фосфору і калію також зазвичай зростає.

**Цитокініни** – похідні 6-амінопурину, синтезуються за допомогою конденсації аденозин-5-монофосфату й ізопентенілпірофосфату. Попередниками цитокінінів є мевалонат і пурин. Основним природним цитокініном служить зеатин, виділений з насіння кукурудзи молочної сплості.

*Цитокініни транспортуються* з водною течією по судинах ксилеми з апексів коренів у надземні частини рослини зі швидкістю до 10–50 см/год.

*Фізіологічні функції цитокінінів.* Цитокініни – первинний фактор індукції клітинних поділів, активують ріст клітин дводольних (але не однодольних) рослин у довжину, сприяють їх диференціюванню.

Цитокініни стимулюють формування бруньок і ріст пагонів, але пригнічують ріст коренів, викликають перехід до цвітіння деяких рослин в умовах несприятливого фотоперіодичного чи температурного режимів.

Цитокініни звільняють бічні бруньки від апікального домінування, викликаного ауксином, і стимулюють їх ріст. Це використовують для одержання гіллястих рослин. У селекції, провокуючи обробкою цитокініном розгалуження, відбирають форми рослин, які не галузяться.

Обробка цитокініном виводить зі стану глибокого спокою бульби і насіння ряду рослин, сплячі бруньки деревних рослин, підвищує енергію проростання і схожість насіння гороху, кукурудзи, люпину, ячменю, які знизили їх у результаті порушення умов вирощування чи тривалого зберігання.

За допомогою цитокінінів корені рослини активують ріст надземних органів. Цитокініни, впливаючи на структурний і функціональний стан клітинних мембран, підвищують атрагуючу здатність тканин і органів, у тому числі ростучих плодів, насіння, бульб. Вони затримують старіння листя.

**Абсцизова кислота** (АБК) і її похідні – сполуки терпеноїдної природи. АБК синтезується двома способами: з мевалонової кислоти через ізопентилпірофосфат і геранілпірофосфат; у результаті деградації каротиноїдів, зокрема віолуксантину, через ксантоксин.

*Абсцизова кислота* в рослині переміщується у складі ксилемного і флоемного соків і по паренхімі, головним чином у напрямку вогнищ високої меристематичної активності і замикаючих клітин продихів. АБК переміщується по рослині із швидкістю 2–4 см/год. з витратами метаболічної енергії.

*Фізіологічні функції абсцизової кислоти (АБК).* Абсцизова кислота є інгібітором широкого спектру дії, уможлиблює реалізацію активності інших фітогормонів.

Перехід у спокій насіння, бульб, цибулин і бруньок зв'язаний зі збільшенням у них вмісту АБК (синтез АБК прискорюється на укороченому дні); навпаки, вихід зі спокою і поновлення росту зв'язані зі зменшенням вмісту інгібітора. Вміст АБК підвищується в зимуючих органах багаторічних бобових і злакових трав, озимих зернових.

Старіння рослин і дозрівання плодів томата, суниці, груші, сливи, винограду, бавовнику й інших рослин зв'язане зі значним підвищенням вмісту АБК. Вона прискорює розпад нуклеїнових кислот, білків, хлорофілу.

АБК виступає координатором ростових процесів, кореляційним інгібітором, відповідальним за гальмування росту і метаболічних процесів певних органів рослини, що необхідно для нормального функціонування інших органів. За певних умов АБК діє як стимулятор: так, вона сприяє утворенню партенокарпічних плодів у троянди, подовженню гіпокотилу огірка, утворенню коренів у черешків квасолі.

АБК бере участь у регуляції продихових рухів. При зневодненні листків вміст АБК швидко підвищується. Це супроводжується закриванням продихів, що знижує транспірацію. Обробка листя пшениці і ячменю АБК приводить до закривання продихів і істотного зменшення втрат води. АБК бере участь також у регулюванні надходження речовин у клітини у стресових реакціях рослин.

**Етилен** – гормональний фактор, газ  $\text{H}_2\text{C}=\text{CH}_2$ . Етилен синтезується з метіоніну. Найближчий попередник етилену – 1-аміноциклопропан-1-карбонова кислота (АЦК).

Транспорт *етилену* по симпласту й апопласту не вимагає спеціалізованих механізмів. Припускають, що транспортною формою етилену є його попередник – аміноциклопропанкарбонова кислота, що переміщається по рослині з транспіраційною течією.

*Фізіологічні функції етилену.* Фізіологічні функції етилену різноманітні.

Етилен гальмує поділ клітин, подовження проростків, зупиняє ріст листків (у дводольних), змінює напрямок росту клітин з подовжнього на поперечний, що призводить до зменшення довжини і потовщення стебла (на цьому основане застосування ретардантів-етиленпродуцентів).

Етилен, сприяючи старінню тканин, прискорює опадання листків і плодоеlementів; прискорює дозрівання плодів і використовується для їх дозрівання у спеціальних камерах. При локальному ушкодженні рослина утворює так називаний “стресовий етилен”, що сприяє відторгненню ушкоджених тканин.

Подовжує спокій насіння, бульб, хоча в ряді випадків, навпаки, виводить бруньки зі стану спокою, що використовують при боротьбі з бур'янами. У багатьох видів рослин етилен прискорює проростання пилку, насіння, бульб і цибулин.

Етилен сприяє зсуву статі рослин у жіночий бік, змінює співвідношення жіночих і чоловічих квіток у деяких сортів огірка, сприяє підвищенню урожайності.

Для підвищення концентрації етилену в тканинах рослин їх обприскують розчином етилену (етиленпродуцент).

**Фенольні інгібітори** – речовини фенольної природи: кавова, хлорогенова, корична кислоти та ін. Ці речовини не є фітогормонами. Вони не пересуваються по судинах і діють у концентраціях у 2–3 рази більших, ніж гормони.

*Фізіологічна роль фенольних сполук.* Феноли впливають на процеси росту і розвитку. Активуючи оксидазу ауксину або, навпаки, гальмуючи її дію, феноли, очевидно, регулюють кількість ауксину в клітині. Феноли мають загальний з ІОК попередник при біосинтезі. Тому синтез фенолів може бути зв'язаний з уповільненням біосинтезу ауксину, і навпаки.

Фенольні інгібітори відіграють важливу роль у спокої насіння, бруньок, бульб і цибулин. Концентрація фенолів зростає в них при входженні у спокій і знижується при його завершенні.

Феноли беруть участь у транспорті електронів при диханні і фотосинтезі, у біосинтезі лігніну; деякі з них порушують окисне фосфорилування.

### 7.3.3. Вплив фітогормонів на ріст і морфогенез рослин

Завдяки роботам вітчизняних (М. Г. Холодний, М. О. Максимов, Ю. В. Ракітін, М. Х. Чайлахян, Г. С. Муромцев, В. В. Полевой, В. І. Кефелі, О. М. Кулаєва) і закордонних дослідників сформувалося уявлення про фізіологічну роль фітогормонів в онтогенезі рослини, їхню взаємодію в реалізації загальної генетичної програми росту і розвитку рослин і складових її підпрограм. Для використання екзогенних регуляторів необхідно враховувати роль фітогормонів в окремі періоди онтогенезу даної рослини (рис. 7.6).

**Проростання насіння.** У насіння, що набухає, центром утворення чи вивільнення гіберелінів, цитокінінів і ауксинів зі зв'язаного (кон'югованого) стану є зародок, а точніше – його сім'ядоля (щиток). Перші порції цих гормонів, що виділяються із зародка, забезпечують мобілізацію запасних білків, вуглеводів тощо, сприяючи живленню зародка, а також стимулюють початок процесів поділу і розтягання клітин в осьових органах зародка, запуск усього ростового процесу молоді рослини. Ведуча роль на цьому етапі належить гібереліну. Останній викликає в ендоспермі синтез нових порцій гідролітичних ферментів, що розщеплюють зв'язані гормонально-білкові комплекси ауксинів і цитокінінів. Наслідком цього є запуск нових фізіологічних процесів, підвищення ферментативної активності ендосперму насіння (амілази, протеази, фосфатази, естерази, пероксидази). Апікальна меристема зародкового кореня, що почав ріст, синтезує цитокініни, які стимулюють ріст колеоптиля і гальмують розвиток бічних коренів. Синтезований у верхівці колеоптиля ауксин активує розтягання клітин у колеоптилі і мезокотилі, а також закладання бічних і придаткових коренів. Апікальні меристеми коренів, що утворюються, інтенсивно синтезують цитокініни і гібереліни, стимулюючи ріст пагона.

**Розвиток проростка.** У процесі подальшого проростання насіння листок, що з'явився на світло, прориває колеоптиль, і проросток перетворюється в ювенільну рослину, здатну до автотрофного живлення. Регуляція росту окремих органів рослини (стебло, корінь, лист) здійснюється насамперед за рахунок зміни співвідношення ендогенних гормонів і визначається розходженнями в реакції кожного органа на подібні зміни балансу фітогормонів. Так, для зон проростка з інтенсивним ростом клітин розтягуванням характерний високий вміст ІОК і відносно низький АБК і цитокінінів. Навпаки, клітини, що діляться, відрізняються порівняно низьким рівнем ауксину і високим – цитокінінів. Далі гравітація орієнтує ріст кореня проростка вниз, а стебла – догори.

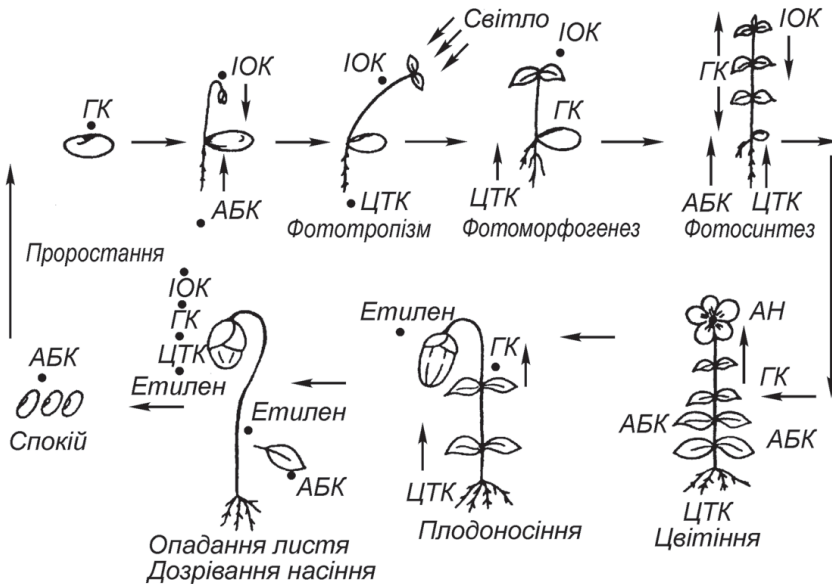


**Рис. 7.6.** Фітогормони в онтогенезі рослин:

ГК – гіберелінова кислота; ІОК – індолілоцтова кислота;  
АБК – абсцизова кислота; ЦТК – цитокінін; АН – антезин.

У процесі орієнтації росту основну роль грає ауксин, що утворюється в апексі пагона, і абсцизова кислота, синтезована у верхівці кореня. Проникнувши на поверхню ґрунту, пагін орієнтується у бік світла в результаті підвищення вмісту ауксину на тіньовій стороні проростка (позитивний фототропізм) і посиленого розтягання клітин цієї зони.

На світлі проросток розвертає листки, лінійний ріст стебла трохи загальмовується, він товщає, починається фотосинтез. У хлоропластах накопичуються гібереліни, АБК, ряд поліфенолів. У листя з коренів надходять цитокініни. Активно ростучі листки за допомогою руху черешків (філотаксис) розташовуються на стеблі так, щоб фотосинтез був максимальним. Філотаксис визначається ауксинами. Ростучий лист, крім власних продуктів фотосинтезу використовує асиміляти інших листків за рахунок синтезу чи нагромадження в молодому листі фітогормонів, що сприяють припливу поживних речовин. У цілком розвиненому листі знижується вміст цих гормонів і підвищується концентрація інгібіторів росту.

**Розмноження.** Перед цвітінням зменшується активність ауксинів, а ряд рослин синтезує велику кількість інгібіторів. Рівень гіберелінів у довгоденних рослин різко зростає (М. Х. Чайлахян, 1988). Для ростучої пилкової трубки характерний підвищений вміст ауксинів; після запліднення в насіннебруньці зростає рівень цитокінінів, а потім ауксинів. Насіння стає активним центром притягання поживних речовин з інших органів рослини. У ньому накопичуються також фітогормони у зв'язаній формі. У період активного росту насіння зазвичай сильно обводнене, тому що ауксини інтенсивно притягують воду.



У подальшому вміст ауксинів і гіберелінів у насінні знижується при одночасному зростанні АБК. Інгібітори росту, що накопичуються, сприяють експорту поживних речовин у насіння і плоди. У соковитих плодах при дозріванні насіння кількість стимуляторів у їх м'якоті знижується при одночасному збільшенні вмісту етилену й АБК.

У зимуючих органах рослин формуються зародкові структури: бруньки з зародковим стеблом, бульби з вічками, цибулини й ін., що переходять у стан спокою. У рослин знижується вміст гормонів-стимуляторів, накопичуються інгібітори і підсилюється їх активність. Спочатку накопичуючись у листках, інгібітори потім переміщуються в бруньки, забезпечуючи перехід рослин у спокій. У період глибокого спокою в рослинах збільшується кількість інгібіторів, а вміст стимуляторів інтенсивно збільшується навесні при поновленні росту. У стані спокою інгібітори, що його супроводжують, захищають багаторічні і зимуючі рослини і їх органи розмноження від несприятливих умов зимівлі, перешкоджають несподіваному розвитку процесів.

**Гормональне регулювання бульбоутворення.** Усі п'ять груп фітогормонів беруть участь у бульбоутворенні рослин (М. Х. Чайлахян, 1984). Процес бульбоутворення проходить у дві фази: виникнення і ріст столонів; формування і ріст бульб.

Функціональна роль фітогормонів у цих процесах наступна: ауксини синтезуються в стеблових бруньках і прилягаючих молодих листках, стимулюють коренеутворення і гальмують утворення бульб; гібереліни синтезуються в листках, стимулюють ріст столонів, затримуючи утворення бульб; абсцизини затримують ріст столонів і тим самим стимулюють утворення бульб; цитокініни синтезуються в коренях і викликають потовщення столонів і утворення бульб.

### 7.3.4. Механізм дії фітогормонів

Фітогормони, маючи поліфункціональну дію, регулюють багато біохімічних і фізіологічних процесів рослин. Який передбачуваний механізм цієї дії? Переміщуючись у рослині, гормони проникають у клітини тканин-мішеней, що відрізняються підвищеною чутливістю до гормонів. Проникнувши в клітини, гормон зв'язується з білками-рецепторами, що є провідниками гормональної дії в клітині. Взаємодія гормону і рецептора призводить до біохімічних реакцій, що забезпечують реалізацію фізіологічної дії даного гормону. Відомі два типи рецепторів: внутрішньоклітинні розчинні білки-рецептори, що зв'язують фітогормони і мігрують між цитоплазмою і ядром; мембранні білки-рецептори, що зв'язують фітогормони з позаклітинного простору. Рецептори першого типу, зв'язавши гормон, впливають на метаболізм у клітині, змінюючи рівень транскрипції відповідних генів ДНК ядра й органел (експресія генів). Виявлено розчинні єднальні білки першого типу для ауксину, цитокініну і гібереліну. Мембранні білки-рецептори другого типу, утворивши комплекс із гормоном, викликають швидке збільшення в клітині концентрації метаболітів-посередників, за допомогою яких реалізується фізіологічна дія фітогормону. Подібні білки ідентифіковані для ауксину, цитокініну, етилену, АБК і фузикокцину. Таким чином, механізм дії фітогормонів у клітині зводиться насамперед до активації специфічних генів, відповідальних за синтез необхідних ферментів (рис. 7.7). Фітогормони

впливають також на структуру і функції клітинних мембран, рибосом, ендоплазматичного ретикулуму, що призводить до зміни метаболізму клітини. Механізми дії як мембранозв'язаних, так і розчинних комплексів “білок-гормон” вивчені вкрай недостатньо. Біосинтез самих фітогормонів контролюється геномом рослини.

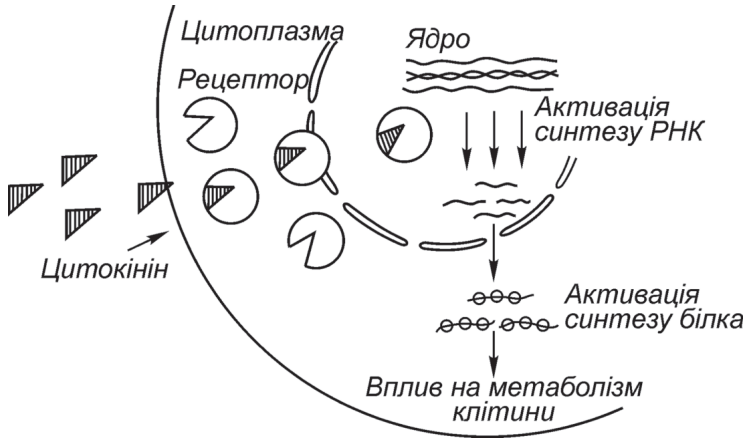


Рис. 7.7. Схема дії цитокінінів на метаболізм клітин листка (за О. М. Куласовою, 1982).

### 7.3.5. Використання фітогормонів та інших фізіологічно активних речовин

Вивчення ролі окремих груп фітогормонів у регуляції росту і розвитку рослин визначило можливість використання цих сполук, їх синтетичних аналогів та інших фізіологічно активних речовин з конкретною фізіологічною дією в наукових цілях і в сільськогосподарській практиці (рис. 7.8).

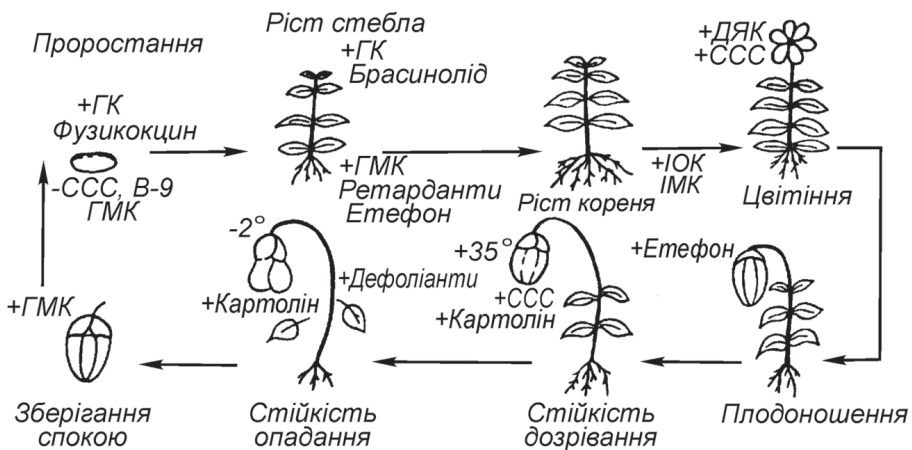


Рис. 7.8. Хімічні регулятори онтогенезу рослин (за В. І. Кефелі, 1984):

ГМК – гіберелова кислота; СССР – хлорхолін-хлорид; В-9 – ретардант алар; ГМК – гідратид малеїнової кислоти; ДЯК – ретардант алар чи В-9; ІМК – індолілмасляна кислота; ІОК – індолілоцтова кислота; (+) – стимуляція процесу; (–) – пригнічення процесу.

Регулювати ріст і розвиток рослин – значить добре збалансувати дії речовин, що прискорюють і затримують ці процеси. Фітогормони і синтетичні регулятори росту широко використовують у сільському господарстві. Деякі з речовин, що застосовуються, служать синтетичними аналогами природних регуляторів. Аналогами ауксинів є індолілмасляна кислота (ІМК), нафтилоцтова кислота (НОК), 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксіцтова кислота) та ін.; аналогами абсцизової кислоти і етилену – етрел, етерон та ін. Створено і багато інших синтетичних регуляторів росту, що не мають природних аналогів, змінюють гормональний статус рослин і, як результат, змінюють хід фізіологічних процесів у бажаному для хлібороба напрямку.

**Гербіциди.** Це синтетичні препарати, що викликають гальмування росту і загибель рослин у зв'язку з відмиранням точок росту. Основою застосування гербіцидів є їх вибіркова дія на різні рослини. Неоднородна чутливість рослин до гербіцидів зв'язана з особливостями їхньої морфології й обміну речовин, ферментативної системи. У чутливих рослин гербіцид порушує полярність, викликає потовщення пагонів, епінастію, опадання листя, морфози, у результаті життєдіяльності рослин дезорганізується і настає їх загибель. У посівах злаків базагран пригнічує дводольні бур'яни. Навпаки, дуалголд, екстремта та ін., на посівах дводольних знищують злаки. У посівах кукурудзи тайфун пригнічує більшість бур'янів.

**Ретарданти.** Це синтетичні регулятори, які гальмують біосинтез гіберелінів, пригнічують ріст стебла і вегетативних пагонів, надають рослинам стійкості до вилягання (рис. 7.9).



**Рис. 7.9.** Застосування ретардантів і етиленпродуцентів у сільському господарстві.

У той же час вони сприяють росту коренів, листя, підвищують вміст хлорофілу, стійкість рослин до несприятливих впливів. До ретардантів відносяться ССС (хлорхолінхлорид), алар, що стримують вегетативний ріст крони плодових дерев і стимулюють плодоносіння; фосфон, що прискорює вигонку декоративних рослин, та інші сполуки. ССС знижує ріст соломини озимої і ярої пшениці, ярого ячменю, але робить її

стілки товщими, підвищує продуктивну кущистість. Застосовується проти полягання в посівах зернових, насінниках злакових трав. При обробці насіння озимої пшениці цим препаратом глибина залягання вузла кущення збільшилась на 1 см, краще розвивалась коренева система, стебла були міцнішими, на 10–16 см коротшими. Такі рослини не вилягали, а урожайність зерна у різних сортів підвищувалась на 1,8–6,3 ц/га (М. М. Макрушин, 1989). ССС можна використовувати при вигонці розсади овочевих рослин, зокрема томату. Він підвищує морозовитривалість конюшини і люцерни. Застосування алара (продукт перетворення янтарної кислоти) послаблює періодичність плодоношення, прискорює закладку квіткових бруньок і викликає плодоношення молодих дерев, попереджає передчасне опадання плодів яблуні, груші, сливи, вишні, персика, чорної смородини. Ретарданти ССС, алар, фосфон і ін. широко застосовують у декоративному садівництві, тому що вони вкорочують і роблять міцнішими квітконоси.

**Регулятори дозрівання.** Це речовини, що прискорюють досягнення рослиною, її органами зрілого стану. Стимуляція партенокарпічного утворення плодів винограду, томата досягається обробкою плодоеlementів гібереліном, ауксином і його аналогами (НОК, 2,4-Д, 2-хлорфеноксіоцтова кислота). Затримка опадання зав'язей у томата досягається застосуванням ауксину. Обробка ауксином плантацій ананасу дозволяє викликати зацвітання й утворення плодів у будь-який час року.

Застосування фізіологічних аналогів ауксину може призводити до інтенсифікації біосинтезу етилену, що відповідає за прискорення дозрівання плодів, індукцію цвітіння деяких рослин.

Обробка *гібереліном* забезпечує стимуляцію росту листків чайного куща, вигонку рослин у декоративному квітництві, одержання довговолоконистих стебел і підвищення урожайності коноплі, вихід волокна і поліпшення його якості, підвищення врожаю суниць, чорної смородини, огірків, скорочення до 5–7 діб часу виробництва солоду (проростки ячменю), значне підвищення його якості. Обприскування розчином кінетину рослин соняшнику на тлі високої дози азотного живлення приводить до стимуляції росту рослин, прискорює їх зацвітання і збільшує масу кошиків.

Етрел, алсop і інші донори *етилену* (етиленпродуценти) вивільнюють етилен при метаболізмі в рослинних тканинах. Етрел підвищує врожайність огірка й інших рослин родини, гарбузових, тому що при обприскуванні ним молодих рослин збільшується число жіночих квіток. Обприскування етрелом зменшує зусилля, необхідне для струшування плодів і ягід, полегшує механізоване збирання. Зібрані зелені томати добре дозрівають потім в етиленових камерах. Цей же метод застосовують до плодів, що у зрілому стані не виносять транспортування (банани, томати й ін.). Занурення на 2–3 хв. у розчин етрелу прискорює післязбиральне дозрівання зелених плодів томата, бананів і динь.

**Регулятори спокою.** Продовжити спокій, поліпшити лежкість бульб, коренеплодів і цибулин можна обробкою посівів за 12 днів до збирання гідразидом малеїнової кислоти (ГМК). Для переривання спокою свіжозібраних бульб ранньої картоплі (для літніх посадок) їх обробляють розчином гібереліну і тіосечовини, що стимулює пробудження вічок. Для переривання глибокого спокою при зимовій вигонці конвалій, нарцисів тюльпанів застосовують етиленхлоргідрин.

**Регулятори вегетативного розмноження рослин.** Для поліпшення коренеутворення в черешках, сіянцях, саджанцях і дорослих деревах і чагарниках застосовують аналог ауксину (ІОК) – НОК та ІМК. ІОК, потрапляючи в тканини рослини, швидко руйнується і тому малопридатна для практичних цілей.

**Дефоліанти і десиканти.** Застосовують для прискорення опадання і засихання листя, що необхідно при механізованому збиранні бавовнику й інших рослин. Дефоліанти – речовини, що викликають опадання листя, десиканти – речовини, що сприяють зневодненню рослинних тканин.

**Активатори (регулятори) транспорту речовин у рослині.** Набирають усе більшого значення синтетичні регулятори, що прискорюють транспорт поживних речовин, активують їх нагромадження в господарсько-корисних органах (плодах, насінні), підвищують їх атрагуючу здатність. До таких препаратів відносяться речовини, що інтенсифікують відтік вуглеводів з листя цукрової тростини чи цукрового буряка у стебла чи корені (ортоніл і ін.).

Нині все більше входять у вжиток екологічно чисті, нешкідливі для здоров'я людини стимулятори росту рослин. Наприклад, вироблені Інститутом біоорганічної хімії і нафтохімії НАН України стимулятори росту – це природні синтетичні гормоноподібні сполуки, малі дози яких здатні значно активізувати ріст і розвиток рослин. Вони містять збалансований комплекс природних ростових речовин – фітогормонів ауксинової, цитокінінової і гіберелінової кислот, вуглеводи, амінокислоти, жирні кислоти, мікроелементи. Серед них – Емістим С, Агростимулін, Зеастимулін, Бета-стимулін і ін., що застосовуються для обробки насіння і вегетуючих рослин. Потрапляючи в рослини, стимулятори включаються в обмін речовин, активують біохімічні процеси, підвищують рівень життєдіяльності, що доповнює генетичний потенціал сортів. У результаті прискорюється ріст і розвиток, підвищується інтенсивність фотосинтезу, збільшується стійкість до несприятливих факторів, урожайність рослин і поліпшується якість продукції.

Так, при обробці насіння озимої пшениці у рослин збільшилася висота, куцистість, ширина листя, довжина колосу і число колосків. У результаті врожайність зерна зросла на 11,3 %. При обробці вегетуючих рослин картоплі, цибулі, огірка, капусти, баклажанів, насінників цукрового буряка, коріандру, шалфею мускатного і тютюну збільшення врожаю складало від 9,9 % до 15,4 % (М. М. Макрушин, Р. Ю. Шабанов, С. М. Герасименко, 2003).

## 7.4. Локалізація росту у рослин

Ріст рослин відбувається за рахунок поділу і розтягання клітин стебла, кореня, листя і плодових органів. Ростові процеси локалізовані в меристемах. Розрізняють апікальні, інтеркалярні і латеральні меристеми. **Апікальні**, чи верхівкові, меристеми розташовані на кінцях головного і бічних ростучих пагонів і кінчиках коренів усіх порядків. Це апекси, чи точки росту. Конусоподібний апекс пагона називають *конусом наростання*. Апікальні меристеми головного пагону і кореня закладаються в ранніх фазах розвитку зародка. За рахунок цих меристем здійснюється ріст осьових

органів у довжину, утворення зачатка органа і первинний поділ його на тканини, формування всіх надземних органів рослини. Активуючи чи пригнічуючи діяльність апікальної меристеми, можна впливати на продуктивність і стійкість рослин. За В. В. Полевим (1989), апікальні меристеми пагона і кореня – це головні координуючі (домінуючі) центри рослини, що визначають її морфогенез.

Стебло односім'ядольних рослин росте також за рахунок **інтеркалярної** (вставної) меристеми, розташованої в основі молодих міжвузлів і листків. Потовщення стебла і кореня забезпечують *латеральні* (бічні) меристеми: первинні – прокамбій і перицикл і вторинні – камбій і фелоген. Постійний ріст рослини на всіх етапах онтогенезу дозволяє їй задовольняти потреби в енергії, воді й елементах мінерального живлення. Деякі органи рослин (листя, квітки і плоди) ростуть до певного розміру, старіють і відмирають. Для рослин характерні регенераційні процеси.

Активність меристем залежить від впливу зовнішніх умов, складних взаємин усередині рослинного організму (поляриність, кореляція, симетрія, вікові зміни і т. д.). У сільськогосподарській практиці за допомогою поливу, підживлень, проріджування й інших заходів можна впливати на кількість органів, що закладаються в конусах наростання метамерних органів, (листки, пагони розгалуження, суцвіття, колоски, квітки й ін.), на їх наступний ріст, редукцію й, нарешті, на продуктивність рослин.

## 7.5. Особливості росту органів рослини

Конус наростання формує компоненти пагону: стебло, листя, бруньки, квітки.

### 7.5.1. Ріст стебла

Апікальна меристема стебла має розміри 0,1–0,2 мм у діаметрі і захищена листками. Подовження стебла відбувається завдяки росту виникаючих верхніх міжвузлів. При закладанні генеративних органів проліферація клітин апікальної меристеми прискорюється. Цей процес зв'язаний з фотоперіодичною чутливістю, яровизацією й іншими факторами. У злаків диференціація колосу починається у фазі кущіння. Для росту кожного окремого міжвузля характерний повільний первинний ріст за рахунок поділу клітин, наступний швидкий ріст при переході клітин до розтягання і, нарешті, уповільнення росту клітин у зрілому міжвузлі.

В сприятливих умовах найдовші міжвузля формуються в середній частині пагона. Чергове міжвузля переходить до інтенсивного росту при зниженні його темпів у попереднього. У ростучих міжвузлях зовнішні тканини зазнають натягу (розтягування), а внутрішні – компресії (стиску), що поряд з тургорним тиском клітин забезпечує міцність стебел трав'янистих рослин. Бічне розгалуження відбувається за рахунок росту пазушних бруньок, закладених у верхівковій меристемі пагона, чи проростання придаткових (адвентивних) бруньок, що закладаються на стеблах, листках і коренях деяких рослин. Потовщення – результат діяльності латеральних меристем – камбію.

У однорічних рослин поділ клітин камбію закінчується до цвітіння. У деревних форм камбій з осені до весни знаходиться в стані спокою, що настає спочатку в гілках,



потім у стовбурі й у коренях. Періодичність діяльності камбію визначає наявність річних кілець у стовбурі дерева. Пробудження камбію навесні зв'язано з дією ауксинів, які спускаються вниз із бруньок, що розпускаються. Темпи подовження стебла пагонів регулюються ауксинами, що надходять, і гіберелінами, синтезованими стеблевими апексами і молодими листками. Гібереліни транспортуються також із кореня. Для інтенсивно ростучих міжвузлів характерний підвищений вміст гіберелінів і ауксинів. Відсутність росту міжвузлів у розеточних форм рослини зв'язане з нестачею гіберелінів. Висота рослини визначається їх генотипом і значною мірою – умовами вирощування.

### 7.5.2. Ріст листка

Зародкові листки виникають в конусі наростання пагону у вигляді валиків чи горбків (примордіїв), клітини яких і формують лист. Інтервал між закладенням двох листових зачатків у різних рослин складає від декількох годин до декількох діб і називається **пластохроном**. Величина пластохрона залежить від умов вирощування. Кілька зачатків листя є у зародковій бруньці, але більша частина їх формується після проростання. Закладка листків зв'язана зі зміною напрямку поділу і розтягання клітин апексу в різних його частинах.

У дводольних листові пластинки збільшуються шляхом рівномірного росту клітин (в основному розтяганням) по всій площі листа. Наявність декількох точок росту визначає утворення зубців, лопатей, листочків. У односім'ядольних лист подовжується за рахунок базального інтеркалярного росту. Потовщення листової пластинки здійснюється розтяганням клітин палисадної паренхіми і поділом клітин мезофілу. Ріст листа припиняється, коли починається інтенсивний експорт продуктів фотосинтезу. Для формування примордіїв і тканин листа необхідні цитокінін і ауксин. Ауксин впливає на утворення провідних пучків, а гіберелін – на подовження листової пластинки. Великий вплив на ріст листя виявляє інтенсивність і якість світла. У темряві ріст листка загальмований. Світло стимулює поділ, але гальмує розтягання клітин. При затіненні листки крупніші і тонші, ніж на світлі. Інтенсивне світло викликає потовщення пластинки листа за рахунок утворення додаткових шарів стовпчастої паренхіми.

При нестачі води формуються дрібні листки із ксероморфною структурою, що зв'язано зі збільшенням АБК і етилену. При нестачі азоту зменшується число поділів клітин за період росту листа, скорочується його поверхня. Низька температура гальмує ріст листа в довжину і стимулює його потовщення. При цьому у морозостійких сортів озимої пшениці тривалість фази розтягання клітин скорочується більше, ніж у нестійких.

### 7.5.3. Особливості росту коренів

У кореневій системі рослин виділяють головний корінь, бічні і придаткові корені. Первинний корінь формується ще в зародку насіння, і його ріст до виходу з насіння відбувається шляхом розтягання базальних клітин меристеми зародкового корінця. У дводольних рослин зародковий корінь стає головним (стрижневим), утворює бічні корені, формується стрижнева коренева система. В однодольних рослин первинний корінь доповнюється придатковими коренями, що утворюються в основі пагона, формується мичкувата коренева система.

Проростання насіння починається з появою зародкового кореня, що дуже швидко росте, потім темпи його росту знижуються при одночасному прискоренні росту надземних органів. Надалі ріст кореня знову відновлюється. Зазначені особливості забезпечують укорінення на першому етапі і гармонійний розвиток гетеротрофної й автотрофної частин рослини в наступний період.

У коренів усіх типів виділяють чотири зони: поділу, розтягання, кореневих волосків і розгалуження. У коренів кукурудзи, гороху, вівса, пшениці та інших рослин ростуча частина коротка – менше 1 см. Чим тонше корінь, тим коротша його меристема. У порівнянні з надземними органами клітини кореневої системи ростуть і поділяються набагато швидше. У корені коротка зона розтягання, що важливо для подолання опору ґрунту. Зародкові корені кукурудзи, бобів, пшениці розвивають тиск до 8–16 атм на 1 см<sup>2</sup>. Розгалуження коренів у поєднанні з високою швидкістю їхнього росту забезпечує постійне поглинання води й іонів.

Бічні корені закладаються в зоні поглинання чи вище. При розгалуженні розрізняють корені першого, другого і наступного порядків. Бічні корені закладаються в перициклі материнського кореня. Меристематичні клітини бічного кореня, що утворюються, виділяють гідролітичні ферменти, які розчиняють оболонки клітин кори і ризодерми, забезпечуючи вихід його назовні. Придаткові корені закладаються в меристематичних чи потенційно меристематичних тканинах (камбій, фелоген, серцевинні промені) різних органів рослини (старі ділянки кореня, стебла, листки й ін.).

Апікальна меристема кореня формує кореневий чохлак, що виконує дуже важливі функції. Він захищає меристему при просуванні кореня в ґрунті; клітини чохла виділяють полісахаридний слиз і постійно злущуються з його поверхні; слиз містить глікопротеїни – лектини, що захищають клітини меристеми кореня від патогенів і висихання при недостатній вологості ґрунту. Кориневий чохлак є сенсорною зоною, що сприймає дію гравітації, світла, тиску ґрунту, хімічних речовин, визначає напрямок і швидкість росту кореня. У ньому синтезується АБК, міняється у зворотному напрямку потік ІОК, що надходить із пагона.

На границі з чохлаком у меристемі знаходяться клітини спочиваючого центру, до складу якого входять ініціальні клітини різних тканин (500–1000 клітин). Спочиваючий центр відновлює чисельність клітин меристеми при їх природному зношуванні чи ушкодженні. Швидкість поділу і росту клітин у коренях набагато вища, ніж в інших органах рослини.

У результаті росту розтяганням первинний об'єм меристематичної клітини збільшується в 10–30 разів за рахунок утворення і збільшення вакуолі. Цей процес забезпечується збільшенням вмісту у вакуолі осмотично активних речовин (іонів, органічних кислот, цукрів та ін.), наступним інтенсивним надходженням у неї води, в результаті гідростатичний тиск, створюваний вакуолею, приводить до розтягання клітинної оболонки. Для зони розтягання кореня характерна підвищена інтенсивність дихання, активація ряду ферментів (ауксиноксидаза, поліфенолоксидаза, цитохромоксидаза та ін.).

Деякі епідермальні клітини кореня утворюють кореневі волоски довжиною 0,15–8 мм. Число кореневих волосків у кукурудзи досягає 420 на 1 см<sup>2</sup> поверхні кореня. Кореневі волоски значно збільшують поглинальну поверхню кореня. Вони

функціонують у середньому 2–3 дні і відмирають. При відсутності кальцію в поживному розчині, аерації кореневі волоски не утворюються.

Ріст кореня залежить від віку і виду рослини, умов зовнішнього середовища. Сприятливі для фотосинтезу умови середовища сприяють росту коренів, і навпаки. Затінення рослин чи скошування надземної частини гальмує ріст і зменшує масу коренів. Оптимальна температура для росту коренів трохи нижча, ніж для пагона. Відношення коренів до температури міняється в онтогенезі. Так, корені молодих рослин томата ростуть краще при 30 °С, чим при 20 °С, а дорослих – навпаки. При висиханні ґрунту до вологості в'янення ріст коренів припиняється. При помірному зрошенні корені пшениці розташовуються у верхніх шарах ґрунту, а без поливу проникають глибше.

Оптимальна щільність ґрунту для росту коренів кукурудзи й інших сільськогосподарських рослин 1,1–1,3 г/см<sup>3</sup>. У щільному ґрунті зменшуються довжина клітин і розмір зони розтягання через утворення етилену. Ущільнення ґрунту погіршує енергетичний баланс рослин, збільшує витрати на дихання. Критичний вміст CO<sub>2</sub> у ґрунтовому повітрі для підтримки життєдіяльності коренів становить близько 3–5 % об'єму.

Потреба коренів у кисні тим більша, чим вища температура ґрунту. Мінімальною потребою кисню відрізняються рис і гречка, а максимальною – томат, горох, кукурудза. Корені рису мають спеціальну повітропровідну тканину – аеренхіму. У рослин озимого жита і пшениці на посівах, затоплених навесні талими водами, листя, знаходячись у повітрі, також може нетривалий час постачати корені киснем. Для росту коренів більшості рослин оптимальна рН 5–6.

## 7.6. Залежність росту від внутрішніх факторів

Ріст як складна інтегральна функція рослин у значній мірі генетично обумовлений. У рості рослин кожного конкретного виду і сорту є особливості, зумовлені його генотипом. Так, поліплоїдні форми багатьох видів рослин відрізняються збільшеним розміром клітин, листя, квіток, плодів, усієї рослини. Гетерозис багатьох видів сільськогосподарських рослин виявляється у прискоренні росту (кукурудза, буряк, люцерна, огірок та ін.) і підвищенні їх продуктивності. До внутрішніх факторів росту відноситься особливість гормональної системи конкретної рослини. Різні форми росту регулюються різним поєднанням фітогормонів, що змінюються в процесі онтогенезу (В. І. Кефелі, 1984). Регуляцію проростання насіння можна представити як домінування гібереліну, ауксину і зокрема цитокініну при зменшеному скороченому вмісту ендогенних інгібіторів, регуляцію росту кореня – як дію ауксину при зменшеному вмісті інгібіторів, регуляцію росту стебла – як результат спільної дії гібереліну й інгібіторів.

## 7.7. Ростові явища

### 7.7.1. Періодичність і ритмічність росту

Росту рослин, його органів, тканин і клітин властиві періодичність і ритмічність, які обумовлені внутрішніми факторами і генетично закріплені в еволюції рослин

(І. І. Шмальгаузен, 1935; Д. О. Сабінін, 1957; Є. Бюнінг, 1961; В. В. Скрипчинський, 1977; Є. Є. Крастіна, 1970; В. С. Шевелуха, 1980, та ін.). Завдяки періодичності росту й ендогенних ритмів рослини місцевої флори добре пристосовані до конкретних умов місцеперебування. Ритмічність і періодичність ростових процесів рослин спостерігаються протягом доби (циркадні ритми). У багаторічних, озимих і дворічних форм період активного росту переривається періодом спокою. Лінійний ріст рослин тісно зв'язаний з ходом нагромадження біомаси і може використовуватися для оцінки фізіологічного стану рослин при агрономічному контролі за посівом. Стосовно до найважливіших сільськогосподарських рослин Нечорноземної зони Росії В. С. Шевелухою (1980) виявлено п'ять основних типів добової й онтогенетичної періодичності і ритмічності лінійного росту рослин і їх органів у польових умовах:

- *синусоїдальний* – крива добової швидкості росту має максимум у денні (10–12 год.) і мінімум у ранні ранкові (4–6 год.) години (озима і яра пшениця, озиме жито, кукурудза, сорго, вівсяниця лучна, тимофіївка лучна, грестиця збірна, стокolos безостий та ін.);
- *кутовий* – добовий ріст характеризується кривою з висхідною і спадною низхідною гілками під гострим чи тупим кутом, наявністю одного максимуму (17–20 год.) і одного мінімуму (3–6 год.) (стебло, листя і суцвіття люпину жовтого);
- *імпульсний* – крива швидкості росту проходить імпульсивно під прямим чи гострим кутом протягом десятків хвилин. Максимум швидкості росту настає в 20–21 год. і зберігається всю ніч, у денні години загальмований (листя і коренеплоди цукрового і кормового буряка);
- *імпульсно-релаксаційний* – швидкість росту міняється рівномірно: у нічні години підсилюється, а в ранкові і денні знижується чи припиняється (коренеплоди цукрового і кормового буряка, брукви, моркви, бульби картоплі);
- *двоххвиловий* – протягом доби швидкість двічі досягає максимальних (19–21 і 4–6 год.) і мінімальних (12–15 і 1–2 год.) значень (стебла і листя картоплі).

Ритмічність росту виявляється й у факторостатних умовах.

### 7.7.2. Закон великого періоду росту

Швидкість росту (лінійного, маси) в онтогенезі клітини, тканини, будь-якого органа і рослини в цілому непостійна і може бути виражена сигмоїдною кривою (рис. 7.10). Вперше ця закономірність росту була відзначена Ю. Саксом (1872), а лінійна фаза росту названа ним **великим періодом росту**. Сигмоїдна крива отримується, якщо на осі абсцис відкладати час, а на осі ординат – ріст у кожен проміжок часу (інтегральна крива). Якщо на ординаті відкладати прирости в одиницю часу, то крива буде одновершинною (диференціальна крива).

Сигмоїдна крива росту характерна для зміни лінійних розмірів, площі листків, плодів та ін. Виділяють чотири ділянки (фази) кривої: 1) початковий (індукційний), чи лаг-період. Для нього характерний повільний ріст; 2) логарифмічний (експонентний), чи інтенсивного росту. Ріст виражається прямою лінією стосовно часу – великий період росту; 3) уповільненого росту; 4) стаціонарного стану – не спостерігається видимих процесів росту. Сигмоїдна крива характеризує загальні особливості

росту в онтогенезі конкретного рослинного об'єкту, дозволяє виявити його видові, сортові особливості, дію умов середовища.

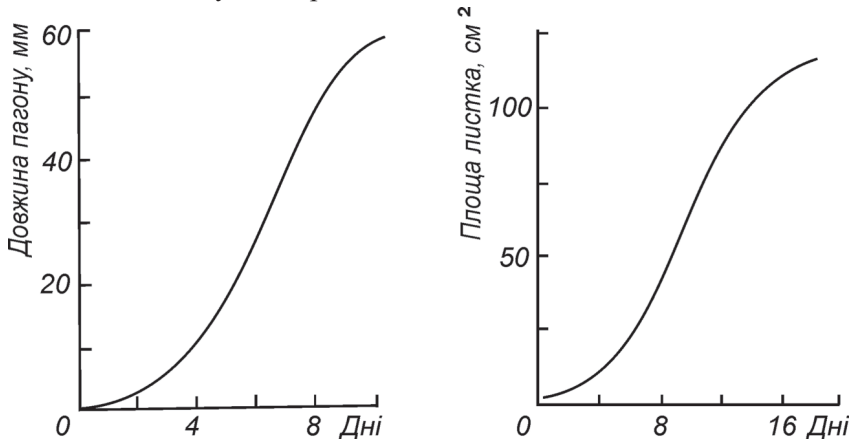


Рис. 7.10. Велика крива росту.

У період **лаг-фази** відбуваються і процеси, що передують видимому росту (синтез білків, ДНК і РНК, фітогормонів, ферментів). У різних рослин лаг-фаза насіння, що проростає, може тривати від декількох годин до декількох місяців, що зв'язано з відсутністю чи надлишком у насінні певних фітогормонів, фізіологічною незрілістю зародку, забезпеченістю насіння необхідною температурою, водою, киснем та ін.

**Друга і третя фази** кривої зв'язані зі швидким розтяганням клітин, формуванням тканин і органів, посиленням міжатканинних і міжорганних взаємин (Д. О. Сабінін, 1963; В. І. Кефелі, 1978). Під час другої лаг-фази йде активний синтез фітогормонів і пластичних речовин. Уповільнення ростових процесів у третій фазі росту пояснюється внутрішніми (старіння організму чи органа, нагромадження інгібіторів та ін.) і зовнішніми факторами.

**Четверта – стаціонарна фаза** (закінчення ростових процесів) – це генетично визначений стан. Аналіз кривої швидкості росту зернових рослин показує, що уповільнення росту збігається з початком певних етапів органогенезу конусів наростання (М. Ф. Батигін, 1986). Так, у кукурудзи в період закладання чоловічих і жіночих суцвіть спостерігається гальмування приросту стебла. Для багаторічних трав, плодкових дерев і чагарників характерне загасання росту до осені і його поновлення навесні наступного року. Сигмоїдні криві повторюються щорічно. Закон великого періоду росту відображає хід у часі більшості фізіологічних процесів (фотосинтез і дихання, поглинання води й елементів мінерального живлення тощо).

Знання оптимальних кривих росту конкретного виду і сорту рослин дозволяє обґрунтовано проводити агротехнічні заходи, одержувати високі, економічно вигідні урожаї сільськогосподарських рослин у захищеному і відкритому ґрунті. У комерційних теплицях дорогими факторами – світлом, вологою, теплом – рослини варто забезпечувати в достатній кількості, насамперед у період їхнього інтенсивного росту. На швидкість і тривалість фаз росту можна впливати хірургічними (видалення генеративних органів, бічних пагонів, коренів, скошування), хімічними (обробка ре-

гуляторами росту) та іншими методами. Варто проводити укоси багаторічних трав, забирати зелені овочеві рослини в період, коли збільшення вегетативної маси вже не істотне (при переході в третю і четверту фази кривої росту).

### 7.7.3. Ростові кореляції

Ростові кореляції відбивають залежність росту і розвитку одних органів, тканин чи частин рослини від інших, їхній взаємний вплив. Кореляції росту виявляються на різних рівнях організації рослини. Ріст і диференціація ембріональної клітини залежать від навколишніх клітин і тканин. Клітини, виділені з тканини, у клітинній рослині розвиваються по іншому шляху, можуть дати початок цілій рослині. Кореляції особливо наочно виявляються при розгляді росту окремих органів рослини.

Взаємодія може стимулювати чи гальмувати ріст. При розмноженні рослин черешками, на яких є листки, стимулюється утворення коренів. Насіння соковитоплідних рослин, що формується, виділяючи ауксин, стимулює ріст **оплодня**. Видалення кінчика кореня підсилює розгалуження кореня. Видалення бічних пагонів (пасинків) викликає посилений ріст плодів. Бічні бруньки пагонів однорічних і багаторічних рослин при інтенсивному рості верхівкової бруньки можуть залишатися в стані спокою. Однак після видалення верхівкової апікальної бруньки бічні бруньки починають рости.

Якщо в соняшника видалити кошик у період його формування, то сплячі бруньки, що знаходяться в пазухах листків, утворять бічні пагони з невеликими кошиками. Гальмування росту бічних пагонів і бічних коренів верхівкою пагону чи кореня називають **апикальним домінуванням**. Ступінь апікального домінування залежить від виду рослини, її віку, освітлення. Добре освітлені розвинуті бруньки пригнічують менш освітлені і ті, що знаходяться в тіні.

За В. В. Полєвим (1989), найважливішим ендогенним механізмом росту і морфогенезу в цілій рослині є гормональна взаємодія двох домінуючих центрів: верхівки пагона (ІОК) і верхівки кореня (цитокінін). Роль ауксину в апікальній бруньці полягає у створенні сильного атрагуючого центру, у результаті поживні речовини і цитокінін, синтезований у коренях, надходять переважно в апікальну бруньку. Тому приплив цитокініну до пазушних бруньок після усунення апікальної стимулює в них клітинні поділи.

Верхівкова брунька впливає на розтягання клітин пагону і кореня, утворення провідних елементів, верхівка пагона – на орієнтацію листків, бічних пагонів і коренів рослини. Кінчик кореня, синтезуючи цитокінін і будучи атрагуючим центром, контролює ріст клітин кореня в зоні розтягання, закладку провідних пучків і утворення бічних коренів.

В онтогенезі співвідношення росту надземної і підземної частин рослини визначається генотипом, балансом поживних речовин рослини і зовнішніми умовами. Так, до кінця вегетації у коренеплодів і бульбоплодів підсилюється ріст підземних органів запасу, а у плодових дерев і чагарників, що відкладають запасні речовини в стовбурі і гілках, ріст кореневої системи відстає від надземної частини.

У однолітніх трав і зернових до кінця вегетаційного періоду відношення маси надземної і підземної частин рослини збільшується. Для збільшення частки в загальній біомасі коренеплодів цукрового і кормового буряка, бульб картоплі застосовують меха-



нічні прийоми і регулятори росту, що сприяють відтоку вуглеводів у запасуючі органи. В умовах посухи ріст коренів щодо пагонів підсилюється. Як уже відзначалося, у забезпеченні взаємного впливу органів рослини основне значення належить фітогормонам, особливо ауксином. Ростові кореляції широко використовують у сільськогосподарській практиці. При пікіровці розсади овочів і саджанців плодових і ягідних рослин видаляють верхівку головного кореня, що стимулює розгалуження й утворення мочки бічних коренів. Пасинкування у томата забезпечує утворення великих плодів. Чеканка бавовнику сприяє формуванню плодоеlementів. Облік закономірностей корелятивного росту лежить в основі формування крони плодових дерев і чагарників.

#### 7.7.4. Регенерація

Відновлення ушкоджених чи втрачених частин – це захисна реакція рослини на ушкодження. У багатьох рослин навіть частина листа, стебла чи кореня в природних умовах може дати початок новому організму. Явище регенерації використовують у сільськогосподарській практиці при розмноженні рослин черенками, у біотехнології – при культурі ізольованих клітин і тканин, у фізіології – для вивчення механізмів морфогенезу (М. П. Кренке, 1950; Р. Х. Турецька, 1961; Р. Г. Бутенко, 1964; О. Г. Юсуфов, 1982 та ін.).

Виділяють два типи регенерації у рослин (В. В. Полевой, 1989): фізіологічну і травматичну. До **фізіологічної регенерації** відносяться постійне заповнення клітин кореневого чохла, які злущуються, щорічна заміна старих елементів ксилеми новими і заміна кори у стовбурів дерев. Прикладами **травматичної регенерації** є загоєння ран стовбурів плодових дерев; органогенез, зв'язаний з утворенням калусу; відновлення апікальних меристем та ін. Відновлення втрачених надземних органів рослин відбувається за рахунок відростання спочиваючих (пазушних) бруньок багаторічних трав після укусу й ін. Ушкодження верхівкової частини кореневої системи викликає утворення і ріст бічних коренів.

#### 7.7.5. Полярність

Ріст і положення в просторі рослини залежать від полярності. *Полярність* – це нерівноцінність протилежних полюсів клітини, органа, цілої рослини. Полярність у рослин в онтогенезі виявляється в наявності різних закономірних осьових і радіальних градієнтів. Розрізняють (С. О. Гребинський, 1961) три типи градієнтів: фізико-хімічні, фізіологічні та морфоанатомічні.

*Фізико-хімічні градієнти* – це відмінності в температурі, осмотичному тиску, концентрації різноманітних сполук у клітинах і тканинах, у значенні рН, біоелектричних потенціалів тощо. Так, у рослин вміст води в листках зменшується від основи стебла до верхівки, а зольних елементів, навпаки, підвищується. Надходження і пересування в рослині іонів зв'язані з електричними градієнтами.

*Фізіологічні градієнти* – це відмінності в інтенсивності фізіологічних процесів (фотосинтез, дихання, транспірація, транспорт речовин, ріст, стійкість та ін.).

*Морфологічні й анатомічні градієнти* – це розходження в розмірах, формі, будові клітин, листків, коренів по осі органа чи рослини. Усі градієнти в рослині взаємозалежні.

Фізико-хімічні і фізіологічні градієнти обумовлюють інтенсивність росту й інших процесів життєдіяльності рослини. Рівень цих градієнтів характеризує фізіологічну активність рослини; їх визначення важливе для практичних цілей. Полярність – необхідна умова росту і розвитку, реалізації генотипу рослини. Різні градієнти, полярність міняються в онтогенезі рослин, у процесах їхньої адаптації до умов середовища.

Індукуючу дію виявляють гравітація, світло, електричні і магнітні полюси, рН середовища й ін. Полярність клітини визначає поляризація молекул білків, нуклеїнових кислот і інших полімерних сполук цитоплазми. Зміни середовища, наприклад рН, змінює їх поляризацію. В онтогенезі рослини полярність виникає у зиготи, поділ якої приводить до утворення двох нерівноцінних клітин: менша (апикальна) дає початок пагону, велика (базальна) – кореню. Полярність органа складається з полярності клітин.

## 7.8. Залежність росту від екологічних факторів

### 7.8.1. Світло як фактор, що регулює ріст і розвиток рослин

Дія світла на рослину підрозділяється на **фотосинтетичну, регуляторно-фотоморфогенетичну і теплову** (Ю. К. Росс, 1977). Світло діє на ріст через фотосинтез, для якого вимагаються високі рівні енергії. При слабкій освітленості рослини погано ростуть. Однак короточасний ріст відбувається навіть у темряві, наприклад, при проростанні, що має пристосувальне значення. Подовження щоденного освітлення в теплицях підсилює ріст багатьох рослин. Стосовно інтенсивності освітлення рослини поділяються на **світлолюбні і тіньовитривалі**.

Світло обумовлює багато фотобіологічних явищ: фотоперіодизм, фотоморфогенез, фототаксиси, фототропізми, фотонастії тощо. Найбільш активно регулюють ріст червоні і синьо-фіолетові промені.

**Фотоморфогенез** – це залежні від світла процеси росту і диференціювання рослин, що визначають його форму і структуру. У ході фотоморфогенезу рослина здобуває оптимальну форму для поглинання світла в конкретних умовах росту. Так, на інтенсивному світлі ріст стебла зменшується. У тіні листки виростають крупніші, ніж на світлі, що доводить гальмуючий вплив світла на ріст. У рослинах виявлено дві пігментні системи фоторецепторів – *фітохром*, що поглинає червоне світло, і *криптохром*, що поглинає синє світло, за участю яких індукуються реакції фотоморфогенезу. Ці пігменти поглинають незначну частину падаючого сонячного випромінювання, що використовується для переключення метаболічних шляхів (А. А. Красновський, 1975).

**Фітохром у рослині.** Фотоморфогенетичний вплив червоного світла на рослину здійснюється через фітохром. *Фітохром* – хромопротеїд, що має синьо-зелене забарвлення. Його хромофор – це незамкнутий тетрапірол. Білкова частина фітохрому складається з двох субодиниць.

Фітохром існує в рослинах у двох формах ( $\Phi_{600}$  і  $\Phi_{730}$ ), які можуть переходити одна в іншу, змінюючи свою фізіологічну активність. При опроміненні червоним світлом (ЧС – 660 нм) фітохром  $\Phi_{660}$  (чи  $\Phi_{\text{ч}}$ ) переходить у форму  $\Phi_{730}$  (чи  $\Phi_{\text{дк}}$ ). Трансформація приводить до оборотних змін конфігурації хромофора і поверхні

білка. Форма  $\Phi_{730}$  фізіологічно активна, контролює багато реакцій і морфогенетичні процеси в ростучій рослині, темпи метаболізму, активність ферментів, ростові рухи, швидкість росту і диференціацію тощо.

Фітохром виявлений у клітин всіх органів, хоча його більше у меристематичних тканинах. У клітинах фітохром, мабуть, зв'язаний із плазмалемою і іншими мембранами.

Фітохром бере участь у регуляції багатьох сторін життєдіяльності рослин: проростанні світлочутливого насіння, відкритті гачка і подовженні гіпокотилу проростків, розгортанні сім'ядоль, диференціації епідермісу й продихів, диференціації тканин і органів, орієнтації в клітині хлоропластів, синтезі антоціану і хлорофілу. Червоне світло гальмує поділ і сприяє подовженню клітин, рослини витягаються, стають тонкостебловими (густий ліс, загущений посів). Згадаємо, що на червоному світлі як первинні продукти фотосинтезу утворюються переважно вуглеводи, а на синьому – амінокислоти (Н. П. Воскресенська, 1965). Фітохром визначає фотоперіодичну реакцію рослин, регулює початок цвітіння, опадання листя, старіння і перехід у стан спокою. У теплицях червоне світло сприяє утворенню коренеплодів у редьки, потовщенню стеблеплодів кольрабі. Фітохром бере участь у регуляції метаболізму фітогормонів у різних органах рослини.

**Вплив синього світла на ріст рослин.** Синє світло також регулює багато фотоморфогенетичних і метаболічних реакцій рослин. Фоторецепторами синього світла вважаються флавіни і каротиноїди. **Криптохром** – це жовтий пігмент рибофлавін, що рецептує синє – ближнє ультрафіолетове світло, присутній у всіх рослин. В ультрафіолетовій частині спектру (320–390 нм), імовірно, працює ще одна рецепторна система, що включає похідні піразино-піримідину, або птерини. Рецептори зазнають редокс-перетворення, швидко передаючи електрони іншим акцепторам. Фототропізм рослин визначається рецепторним комплексом стеблового апекса, що включає, очевидно, криптохром і каротиноїди. Рецептори синього світла є у клітинах усіх тканин, локалізовані в плазмалемі й в інших мембранах.

Сині і фіолетові промені стимулюють поділ, але затримують розтягання клітин. З цієї причини рослини високогірних альпійських луків зазвичай низькорослі, часто розеткові.

Синє світло викликає фототропічний вигин проростка й інших осевих органів рослин шляхом індукції латерального транспорту ауксину. Рослини при нестачі синього кольору витягаються, вилягають. Це явище має місце в загущених посівах і посадках, у теплицях, скло яких затримує сині і синьо-фіолетові промені. Додаткове освітлення синім світлом дозволяє в теплицях одержати високий урожай листя салату, коренеплодів редиски. Синє світло впливає також на багато інших процесів: пригнічує проростання насіння, відкривання продихів, рух цитоплазми і хлоропластів, розвиток листка й ін. Ультрафіолетові промені звичайно затримують ріст, однак у невеликих дозах можуть стимулювати його. Жорстке ультрафіолетове світло (коротше 300 нм) має мутагенну і часом навіть летальну дію, що актуально у зв'язку з потоншенням озонового шару Землі.

### 7.8.2. Вплив температури на ріст рослин

Ріст рослин можливий у порівняно широкому діапазоні температур і визначається географічним походженням даного виду. Вимоги рослини до температури міня-

ються з віком і різні в окремих органах рослини (листя, корені, плодоеlementи й ін.). Для росту більшості сільськогосподарських рослин нижня температурна границя відповідає температурі замерзання клітинного соку (біля  $-1... -3^{\circ}\text{C}$ ), а верхня – коагуляції білків протоплазми (близько  $60^{\circ}\text{C}$ ). Згадаємо, що температура впливає на біохімічні процеси дихання, фотосинтезу й інших метаболічних систем рослин, а графіки залежності росту рослин і активності ферментів від температури близькі за формою (дзвоноподібна крива).

**Температурні оптимуми для росту.** Для появи сходів потрібна вища температура, ніж для проростання насіння (табл. 7.2).

Таблиця 7.2.

***Потреба насіння польових рослин у біологічно мінімальних температурах (за В. Н. Степановим)***

| Культура                                                 | Температура, $^{\circ}\text{C}$ |              |
|----------------------------------------------------------|---------------------------------|--------------|
|                                                          | проростання насіння             | поява сходів |
| Гірчиця, коноплі, ріжій                                  | 0–1                             | 2–3          |
| Жито, пшениця, ячмінь, овес, горох, вика, сочевиця, чина | 1–2                             | 4–5          |
| Льон, гречка, люпин, боби, нут, буряк, сафлор            | 3–4                             | 5–6          |
| Соняшник, перила                                         | 5–6                             | 7–8          |
| Кукурудза, просо, соя                                    | 8–10                            | 10–1         |
| Квасоля, рицина, сорго                                   | 10–12                           | 12–13        |
| Бавовник, рис, кунжут                                    | 12–14                           | 14–15        |

При аналізі росту рослин виділяють три кардинальні температурні точки: мінімальну (ріст тільки починається), оптимальну (найбільш сприятлива для росту) і максимальну температуру (ріст припиняється).

Розрізняють рослини *теплолюбні* – з мінімальними температурами для росту більш  $10^{\circ}\text{C}$  і оптимальними  $30\text{--}35^{\circ}\text{C}$  (кукурудза, огірок, диня, гарбуз), *холодостійкі* – з мінімальними температурами для росту в межах  $0\text{--}5^{\circ}\text{C}$  і оптимальними  $25\text{--}31^{\circ}\text{C}$ . Максимальні температури для більшості рослин  $37\text{--}44^{\circ}\text{C}$ , для південних  $44\text{--}50^{\circ}\text{C}$ . При збільшенні температури на  $10^{\circ}\text{C}$  в зоні оптимальних значень швидкість росту збільшується у 2–3 рази. Підвищення температури вище оптимальної сповільнює ріст і скорочує його період. Оптимальна температура для росту кореневих систем нижча, ніж для надземних органів. Оптимум для росту вищий, ніж для фотосинтезу.

Можна припустити, що при високій температурі має місце нестача АТФ і НАДФН, необхідних для відновних процесів, що викликає гальмування росту. Температура, оптимальна для росту, може бути несприятливою для розвитку рослини. Оптимум для росту міняється протягом вегетаційного періоду і протягом доби, що пояснюється закріпленою в генотипі рослин потребою до зміни температур, що мала місце на історичній батьківщині рослин. Більшість рослин інтенсивніше ростуть у нічний період доби.

**Термоперіодизм.** Росту багатьох рослин сприяє зміна температури протягом доби: удень підвищена, а вночі знижена. Так, для рослин томата оптимальна температура вдень 26 °С, а вночі 17–19 °С. Це явище Ф. Вент (1957) назвав термоперіодизмом. *Термоперіодизм* – реакція рослин на періодичну зміну підвищених і знижених температур, що виражається в зміні процесів росту і розвитку (М. Х. Чайлахян, 1982). Розрізняють добовий і сезонний термоперіодизми. Для тропічних рослин різниця між денними і нічними температурами складає 3–6 °С, для рослин помірного поясу – 5–7 °С. Це важливо враховувати при вирощуванні рослин у полі, теплицях і фітотронах, районуванні видів і сортів сільськогосподарських рослин.

Зміна високих і низьких температур служить регулятором “внутрішніх годинників” рослин, як і фотоперіодизм. Відносно низькі нічні температури підвищують урожай картоплі (Ф. Вент, 1959), цукристість коренеплодів цукрового буряка, прискорюють ріст кореневої системи і бічних пагонів у рослин томата (Н. І. Якушкіна, 1980). Низькі температури, можливо, підвищують активність ферментів, що здійснюють гідроліз крохмалю в листках, а розчинні форми вуглеводів, що утворюються, пересуваються в корені і бічні пагони.

### 7.8.3. Вплив на ріст рослин вологості ґрунту

При нестачі води гальмування росту настає раніше всіх інших фізіологічних процесів і функцій. Тому хороше водопостачання є обов’язковою умовою інтенсивного росту і продуктивності сільськогосподарських рослин. При тривалій нестачі води розтягання клітин у рослин закінчується занадто рано, формується ксероморфна структура. Сприятливі для росту умови складаються при вологості ґрунту 60–80 % НВ. При більшій вологості порушується аерація ґрунту, ріст рослин пригнічується. Вологе повітря стимулює ріст стебла, а сухе обмежує, навіть при гарному водопостачанні через корені. До насиченості водою дуже чутливі клітини апексів пагонів і коренів. Якщо апекси пагонів захищені стуленими листочками з розвинутою кутикулою, то точки росту кореня не мають такого захисту. Тому корені можуть рости тільки в досить вологому ґрунті, з осмотичним тиском ґрунтового розчину, що не перевищує 1,0–1,5 МПа.

### 7.8.4. Газовий склад атмосфери (вплив аерації)

**Вміст кисню.** Ріст рослин різко гальмується при зниженні в повітрі вмісту кисню до 5 % (об’ємних), а в безкисневому середовищі припиняється. Причини цього – в порушенні енергетичного балансу і збільшенні в тканинах рослини вмісту продуктів анаеробного дихання (спирт, молочна кислота й ін.). Надлишкова концентрація кисню також гнітить ріст. Так, при вмісті кисню вище 30 % (об’ємних) проростання бульб картоплі припиняється, а при 80 % паростки гинуть через кілька днів. Росту коренів сприяє вміст кисню в ґрунтовому повітрі 10–12 %, а мінімальний вміст кисню для життєдіяльності коренів – 3–5 %. При підвищенні температури ґрунту потреба коренів у кисні зростає. При затопленні ґрунту якийсь час ріст коренів продовжується завдяки використанню кисню нітратів, утворенню повітроносних тканин і ін. Насіння деяких рослин проростає під шаром води.

**Вміст  $\text{CO}_2$ .** Вміст  $\text{CO}_2$  у повітрі (0,03 %) недостатній для оптимального фотосинтезу, а отже, і росту. Однак надлишок  $\text{CO}_2$  у повітрі, знижуючи рН клітинних стінок, індукує короткочасний ріст тканин, що поряд із затіненням може бути причиною витягування нижніх міжвузлів хлібних злаків у загущених посівах та їхнього полягання. При зберіганні плодів і овочів висока концентрація  $\text{CO}_2$  у газовому середовищі поліпшує їх лежкість, тому що інгібує ріст і інші фізіологічні процеси рослин.

Корені рослин у добре аерованому ґрунті довгі, світлозабарвлені, з численними кореневими волосками. При нестачі кисню корені коротшають, товщають, темніють, корневих волосків утворюється мало.

### 7.8.5. Мінеральне живлення

Нормальний ріст можливий лише при достатньому збалансованому постачанні рослини необхідними елементами мінерального живлення. Однак високий рівень мінерального (особливо азотного) живлення призводить до росту вегетативних органів на шкоду генеративним, що корисно при вирощуванні багаторічних трав на корм і зелених овочевих рослин, однак знижує врожай насіння та його якість.

### 7.8.6. Вплив хімічних засобів захисту рослин, забруднення ґрунту і повітря

Більшість пестицидів, що використовуються для боротьби з бур'янами, хворобами і шкідниками сільськогосподарських рослин, спочатку гніть ріст рослин. Тому особливе значення має правильний вибір доз, способів і строків внесення препаратів. Рослини дуже чутливі до промислових викидів діоксиду сірки, а також до сірчатої та сірчаної кислот, що утворюються при з'єднанні діоксиду з атмосферною вологою. Випадаючи на землю, "кислотний" дощ (рН 3,5 і нижче) викликає хлороз, затримує ріст, часто призводить до загибелі посівів. Токсичні для рослин фторид і інші шкідливі викиди.

Проникаюча радіація радіоактивних випромінювань у залежності від дози і радіочутливості організму може не тільки гальмувати, але й стимулювати ріст, викликати незвичайні ростові ефекти. Стимуляція росту – результат посилення мітотичної активності (Н. В. Тимофеев-Ресовський, 1970), гальмування росту – порушення поділу клітин через розриви хромосом і інших уражень апарату мітозу.

### 7.8.7. Закон мінімуму і взаємодія факторів росту

Зміна напруженості і взаємодії абіотичних і біотичних факторів середовища в часі є основною причиною добової і сезонної нерівномірності росту рослин. **Закон мінімуму** стверджує переважну залежність росту від фактора середовища, що знаходиться у відносному мінімумі. Фактор, що знаходиться в мінімумі, придушує ріст навіть при найбільш сприятливих інших умовах. Як при мінімальній, так і при максимальній напрузі будь-якого фактора середовища ріст гальмується. Максимальний ріст рослин забезпечується при оптимальному рівні усіх факторів середовища, їх взаємодії. Дія будь-якого фактора на ріст можна виразити одновершинною кривою.



### 7.8.8. Зворотні порушення росту. Карликовість і гігантизм

Існують рослини одного і того ж самого виду низькорослі (карликовість), нормальні і високорослі (гігантизм). Карликовість рослини може бути обумовлена генетичними і фізіологічними причинами.

**Генетичні карлики.** У природі карликові рослини зустрічаються у великій кількості в тундрі, високо в горах. Відомі генетичні карлики пшениці, кукурудзи, рису, гороху, квасолі, бобів, конюшини лучної й інших рослин з різним вмістом генів карликовості. Генетичну карликовість одних рослин, наприклад моногенних мутантів кукурудзи і гороху, можна подолати обробкою гібереліном. Інші генетичні карлики, наприклад, карликові форми пшениці, слабо чутливі чи зовсім нечутливі до дії гібереліну.

Показано, що мутації, що викликають карликовість рослин, приводять до зміни вмісту гіберелінів, збільшення вмісту АБК, змінюють співвідношення кон'югованих і вільних форм фітогормонів. Карликовість може бути зв'язана з порушенням гормонально-інгібіторного балансу рослин. На основі генетичних карликів створено високровжайні короткостеблові і середньостеблові сорти багатьох сільськогосподарських рослин (пшениці, рису, кукурудзи й ін.), у яких значна частина продуктів фотосинтезу накопичується в суцвітті. У промисловому садівництві набуло поширення використання карликових яблунь при густих посадках (10 тис. дерев на 1 га) – “лугові сади”.

**Фізіологічні карлики.** Карликові рослини з'являються в умовах інтенсивного освітлення, надлишку ультрафіолетового опромінення. У рослинах накопичуються фенольні інгібітори, що знижують синтез гіберелінів. З насіння персика, витриманого при високих температурах у перший тиждень проростання, розвиваються карликові дерева, що залишаються такими більше 10 років (В. М. Поллок, 1962). Примітно, що розвиток карликовості запобігався наступною дією низьких температур чи обробкою проростаючого насіння гібереліном. Сіянци деяких рослин, вирощені з зародків недоспілого чи нестратифікованого насіння, також формують карликові рослини. Причиною карликовості можуть бути і вірусні захворювання (патологічна карликовість). Обробка гібереліном часто допомагає ліквідувати карликовість.

**Гігантизм.** Підвищення вмісту гіберелінів у нормальній рослині призводить до гігантизму. Так, при тривалій обробці верхівок стебел капусти, тютюну і конопель краплями слабкого розчину гібереліну можна одержати гігантські рослини (висотою до 6 м і більше). Гігантизм не успадковується й обумовлений дією специфічних регіональних факторів. Припускають, що гігантизм зв'язаний з особливостями мікроклімату, режиму ґрунтових вод, умов освітлення, комплексів мікроелементів (насамперед торію і бору).

## 7.9. Ритми фізіологічних процесів

У природі всі процеси ритмічні: зміна дня і ночі, морські припливи і відливи, зміна пори року, скорочення серцевого м'яза, ритм дихання і т. д. Дослідженнями ботаніків і фізіологів рослин були виявлені такі ритми й у рослин. У процесі еволюційного пристосування до закономірних змін зовнішнього середовища в часі у рослин розвилася здатність дуже точно вимірювати час і погоджувати з його ходом

швидкість і напрямок найважливіших фізіологічних процесів. Величезний експериментальний матеріал учених-біологів показує, що всі організми, у тому числі і рослини, живуть за “сонячним годинником”.

Біологами і фізіологами рослин виявлено, що рослини мають тимчасову “пам’ять” на зміну дня і ночі. Процес виділення нектару, утворення пилку характеризуються добовою періодичністю. Розкриття квітки часто регулюється зміною світла і темряви. Багаторазово відзначалося, що квітки починають розкриватися незадовго до світанку, а закриватися перед заходом сонця. Листя багатьох рослин удень зазвичай розташовані горизонтально, а вночі – вертикально. Особливо чітко це видно на квасолі. Квасоля стала класичним об’єктом при вивченні ритмічності фізіологічних процесів. Листки квасолі, як і пелюстки квіток, починають підніматися до настання світлого періоду, а складатися – до настання темряви.

Хронометричну систему, що контролює хід циркадних ритмів, називають фізіологічними чи *біологічними годинниками*.

Незалежність ритмів від факторів зовнішнього середовища дала можливість припустити, що вони обумовлені внутрішніми причинами і тому названі **ендогенними**. Специфічна для кожного живого організму тривалість періоду передається по спадковості і зберігається протягом багатьох поколінь.

Один світловий період дає початок ритмам, зміна дня і ночі при вирощуванні рослин підтримує циркадні ритми, отже, вони здійснюють підзарядку “годинників механізму” у рослин.

Подальші дослідження фізіологів рослин показали, що циркадні ритми позначаються не тільки на русі листків. Рух листків квасолі підтвердив періодичність циркадного ритму коливання тургору в подушечках черешків квасолі. Е. Бюннігом, засновником вчення про ритми фізіологічних процесів, виявлено ритм виділення  $CO_2$  і поглинання  $O_2$  рослинами при диханні і фотосинтезі. А. А. Ріхтером і іншими доведена ендогенність циркадних ритмів активності ферментів (амілази, каталази й ін.). Роботами Е. Е. Крастіної і А. Е. Петрова-Спиридонова (1959) була підтверджена ритмічність поглинання і виділення коренями елементів мінерального живлення, “плачу” рослин.

Була також виявлена ритмічність гутації, термоперіодизму. Фізіологічним годинником регулюються об’єми клітинного ядра, формування хлоропластів, ритми тургору і росту клітин при культурі тканин.

## 7.10. Рух рослин

Рослини на відміну від тварин прикріплені до місця свого життя і не можуть переміщатися. Однак і для них характерний рух. *Рух рослин* – це зміна положення органів рослин у просторі, обумовлена різними факторами зовнішнього середовища: світлом, температурою, вологою, силою ваги, хімічними елементами й ін.

Рухи рослин відносяться до скороминучих процесів. В основі рухів лежить подразливість рослин. Рухи можуть мати й ендогенний характер.

Для квіткових рослин властивий головним чином рух органів шляхом вигину, скручування, відкидання і т. д., тобто рух органів, нерухомо прикріплених до суб-

страту. Серед цих рухів є рухи, зв'язані зі зміною тургору в окремих клітинах і тканинах, а також зі зміною швидкості росту різних сторін, частин і органів рослин. До першого відносяться “сон” рослин, обумовлений рухом листків чи пелюстків, сейсмонастія й інші явища. До другого відносяться тропізми і настії.

*Тропізми* – це ростові рухи, викликані однобічним діючим подразником (світло, сила ваги, хімічні елементи й ін.). Згинання рослин убік діючого фактора (подразника) називають **позитивним тропізмом**, а в протилежну від діючого фактора сторону – **негативним**.

У залежності від природи подразника, що викликає вигин, кожен конкретний тропізм одержав відповідну назву. Якщо вигин викликаний дією світла – фототропізм, силою ваги – геотропізм, нерівномірним поділом води в ґрунті – гідротропізм, хімічних сполук (добрив) – хемотропізм, кисню – аеротропізм і т. д.

Найбільше детально досліджений механізм фото- і геотропізму.

### 7.10.1. Фототропізм

Серед факторів, що викликають прояв тропізмів, світло було першим, на дію якого людина звернула увагу. Багаторічними дослідженнями з'ясовано, що до органів рослин, які відхиляються у бік джерела світла (позитивний фототропізм), відносяться молоді пагони і листки. Світло не виявляє впливу на напрямок росту коренів. Негативно фототропні зародкові корінці рослин, вусики, гіпокотиль і інші частини рослин.

Під час розвитку рослини фототропізм її органів може змінюватися. Наприклад, до запліднення квітконіжки деяких рослин виявляють позитивний фототропізм, а після запліднення – негативний. Зміна позитивного фототропізму на негативний у тих самих органів може бути викликана й інтенсивністю освітлення. При відносно слабкому освітленні відзначається позитивний, а при сильному – негативний фототропізм.

Завдяки згинанням, обумовленим фототропізмом, органи рослин займають найбільш вигідне положення. У результаті згинання стебел виникає листова мозаїка, що сприяє оптимальному використанню світла при фотосинтезі (рис. 7.11).

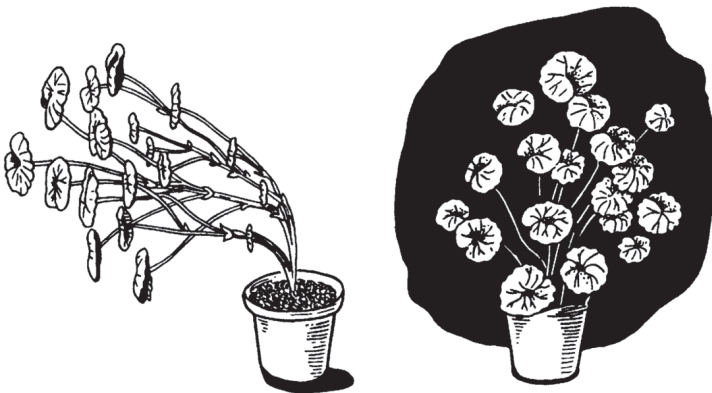


**Рис. 7.11.** Листова мозаїка як результат фототропізму  
(ліворуч – рослина, піддана фототропізму).

Здатність рослин розташовувати пластинки листків перпендикулярно падаючим променям називають **діафототропізмом**, а розташування листків під гострим чи тупим кутом – **плагіотропізмом**. Листова мозаїка особливо чітко видна у тіньолюбних рослин.

Як же здійснюються фототропні рухи?

У 1928 р. фізіологи М. Г. Холодний і Ф. В. Вент незалежно один від одного сформулювали гормональну теорію фототропізму, що користується загальним визнанням.

З'ясовано, що гормонами, які викликають ріст клітин при фототропічній реакції, є ауксини чи індолілоцтова кислота. На рисунку 7.12 показана схема руху ауксину по колеоптилю вівса при дії світла. З рисунка видно, що при освітленні колеоптилів з усіх боків (А) потік ауксинів поділений рівномірно по всьому колеоптилю (а) і при цьому вигин у рослин не спостерігається. При однобічній дії світла на колеоптиль (Б) відбувається поперечний перерозподіл ауксинів у неосвітлену сторону (б), що і приводить до вигину колеоптиля (В). У випадку, коли поперечний потік ауксину переривається (Г, в), при дії однобічного світла вигин не спостерігається (Д).

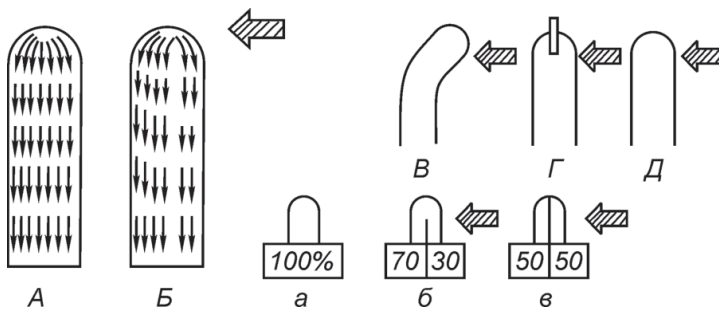


**Рис. 7.12.** Схема руху ауксину при освітленні колеоптиля вівса з усіх боків і при однобічному освітленні в напрямку, зазначеному стрілками (Р. Вайнар, 1987):

А – освітлення колеоптиля з усіх боків; Б – однобічне освітлення; В – вигин колеоптиля; Г, Д – вигину колеоптиля не спостерігається; а – рівномірний розподіл ауксину в колеоптилі; б – перерозподіл ауксинів у неосвітлену сторону; в – поперечний потік ауксину переривається.

Дослідження показали, що спектр дії фототропізму визначається і якістю світла. Фототропізм краще виявляється в ультрафіолетовій області й у синій частині спектру. У насінних рослин фототропічна реакція викликається короткохвильовими променями. Фототропічна реакція залежить і від інтенсивності освітлення: чим слабкіше світло, тим довше потрібно освітлювати рослини для одержання фототропічного ефекту. Добуток сили світла на тривалість його впливу – величина постійна. Ця залежність одержала назву **закону кількості подразнення**.

### 7.10.2. Геотропізм

Власива усім рослинам здатність сприймати земне тяжіння і реагувати на нього називають **геотропізмом**. **Позитивним геотропізмом** володіють корені чи їхні частини, при цьому відзначається ріст до центра Землі. **Негативним геотропізмом**

володіють надземні органи, їхній ріст спрямований від центра Землі. Уже при проростанні насіння, що відбувається в темряві, тобто поза впливом світла, і незалежно від положення самого насіння спостерігається вигин зародкового корінця вниз, а проростків – нагору. Прибиті до землі дощем рослини чи полегли хліби можуть знову піднятися за рахунок геотропічної реакції рослин. У деяких рослин, що здатні утворювати повітряні корені, можна спостерігати і негативний геотропізм, якщо вони знаходяться в сильно зволоженому середовищі.

Геотропічна реакція так само, як і фототропічна, змінюється в процесі онтогенезу. Квітки деяких рослин до розпускання мають негативний геотропізм, а після розпускання він змінюється на позитивний. Геотропізм у бічних стебел і коренів виражений менше, ніж у головних. У результаті головний пагін росте строго вертикально догори, головний корінь – вертикально донизу, а бічні пагони і корені розташовуються під деяким кутом до них. Це допомагає рослині поглинати воду і мінеральні речовини з ґрунту, а надземним частинам рослин – поглинати  $CO_2$  з повітря й уникати затінення один одного.

Для пояснення механізму геотропізму варто звернутися до гормональної теорії Холодного – Вента, відповідно до якої при вертикальному положенні проростка потік гормонів поділяється рівномірно, результатом чого є рівномірний ріст. При горизонтальному положенні проростка гормон концентрується на нижній стороні органа. При цьому в стеблі ріст клітин на нижній стороні прискорюється, і стебло згинається догори, а в корені – гальмується, і він згинається донизу.

Сприйняття сили ваги може відбуватися тільки в результаті переміщення часток, що мають масу. Таку функцію у рослин можуть виконувати **статоліти**. Чеський ботанік Б. Немец і німецький фізіолог Г. Габерландт незалежно один від одного в 1900 р. указали на лейкопласти і на крохмальні зерна, що утворюються в них, як на структури, що сприймають силу ваги. Такі крохмальні зерна зустрічаються в клітинах кореневого чохла й в ендодермі – клітинах первинної кори стебел рослин. У клітинах кореневого чохла особливо рідка цитоплазма, тому при зміні положення кореня крохмальні зерна зараз же в силу своєї ваги пересуваються і займають завжди найнижчу частину клітини, виявляючи тиск на цитоплазму, що збуджується.

Якщо з лейкопластів видалити крохмаль, то здатність до геотропних реакцій втрачається. Отже, крохмаль лейкопластів відіграє вирішальну роль при виконанні ними функції статолітів.

Нині припускають, що у вищих рослин можливість впливу статолітного крохмалю здійснюється через тиск на плазмолітичні структури, що і викликає порушення. Крім крохмальних зерен статолітами, очевидно, можуть служити в клітинах кореня кристали білка, хлоропласти, мітохондрії й інші структури (рис. 7.13).

Геотропічна чутливість може мінятися під впливом факторів зовнішнього середовища. Так, полегли рослини не можуть піднятися, якщо ґрунт дуже перезволожений і корені знаходяться в анаеробних умовах. При несприятливих умовах середовища (посуха, низька чи висока температура, дія деяких хімічних речовин) крохмальні зерна зникають і геотропічна чутливість не виявляється.

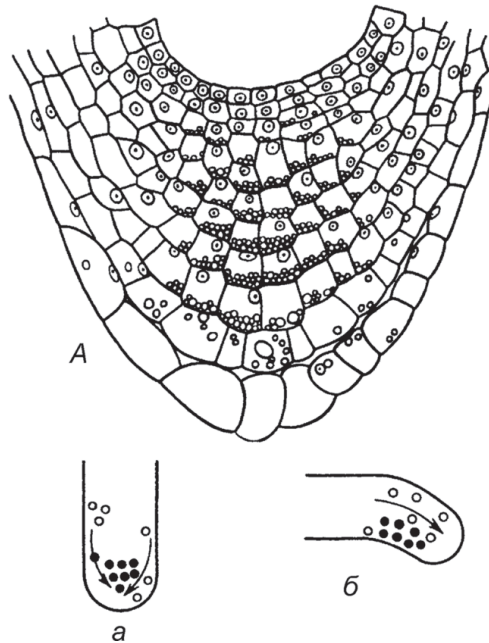


**Рис. 7.13.** Розміщення статолітного крохмалю в клітинах кореневого чохла (А) (за Б. Немец) і схема розміщення крохмальних зерен і блискучих тілець як статолітів:

*а* – нормальне положення; *б* – горизонтальне положення кореня, чорні кільця – статоліти, світлі кільця – пухирці Гольджі.

### 7.10.3. Інші види тропізмів

*Хемотропізм* – це вигини коренів при нерівномірному розподілі в ґрунті якої-небудь хімічної речовини. Хемотропізм, крім коренів, властивий пилковим трубкам, проросткам рослин-паразитів. І тут спостерігається позитивний і негативний хемотропізм, що може змінюватися в залежності від концентрації і характеру речовин. У кореня хемотропний самий його кінчик, а вигин знаходиться в зоні розтягання. Механізм хемотропізму невідомий.

Завдяки хемотропізму рослина здатна засвоювати добрива, уникати їх надлишкового нагромадження. Це зв'язано з рухом кореня (ростом) у напрямку наявних добрив чи при надлишку їх – від добрив.

*Гідротропізм* – різновид хемотропізму. При такому тропізмі спостерігається згинання ростучих частин рослин під впливом води. Гідрочутливість проявляється також на самому кінчику кореня.

Крім перерахованих тропізмів існує ще кілька видів: аеротропізми, тигмотропізми (відповідь на дотик), термотропізми, електротропізми, травмотропізми.

### 7.10.4. Настії

Як і тропізми, *настії* являють собою зміни положення органів прикріплених рослин, викликані зовнішніми подразниками. Але на відміну від тропізмів при їх



прояві немає ніякої залежності напрямку руху від напрямку дії подразника. Це рухи, що виникають у відповідь на дії дифузійних факторів. Такими факторами можуть бути зміни температури, інтенсивності світла, вологості повітря і т. д., що діють на рослину з усіх боків.

Органи, здатні до здійснення настичних відповідних реакцій, завжди виявляють фізіологічну, а в більшості випадків і морфологічну двосторонню симетрію. Настичні зміни положення органів відносяться до певних їхніх ділянок, що мають відповідну цьому анатомічну будову.

Назви настій, як і тропізмів, залежать від тих подразників, що їх викликають. Так, розрізняють фото-, термо-, хемо-, гідро-, тигмо-, сейсмо-, електро- і травмонастії.

Якщо тропізми здійснюються переважно як ростові рухи, то настії виявляються в першу чергу завдяки змінам тургорного тиску.

Найбільш поширені *ніктинастичні рухи*, тобто ті, що викликаються зміною дня і ночі. Дуже багато квіток відкриваються ранком, а закриваються на ніч. Подразником у даному випадку є зміна тільки температури чи тільки інтенсивності світла.

Механізм настій до кінця не вивчений. Припускають, що вони обумовлені в деяких випадках (відкривання квіток) нерівномірним ростом різних сторін органа. Якщо при цьому швидший ріст спостерігається на морфологічно верхній частині органу, то говорять про *епінастії*, якщо на нижній – про *гіпонастії*. Нерівномірний ріст, імовірно, обумовлений гормонами.

Особливу групу складають **рухи уловлювання і захоплювання**, властиві комахоїдним рослинам. Порівняльне вивчення показало, що механізми функціонування пастки у мухоловки і росянки мають подібність: володіють швидкими настичними і повільнішими тропічними рухами. Разом з тим ці рослини відрізняються одна від одної ділянкою, на яку поширюється потенціал дії. Повторювані потенціали дії викликають секреторну діяльність травних залоз. Ці рухи можна визначити як механічну реакцію, викликану потенціалом дії в моторних клітинах, для яких характерна реакція зчеплення: подразнення – тургор – спад.

Крім перерахованих рухів (настій, тропізми) існують таксиси. *Таксиси* – спрямовані рухи всього організму, обумовлені однобічним впливом зовнішніх подразників: сили ваги, світла, хімічного впливу й ін. Таксиси властиві тільки нижчим рослинам і не зв'язані з ростом.

## 7.11. Розвиток рослин

### 7.11.1. Яровизація

У регулюванні розвитку рослин важливу роль відіграють температури нижче оптимальних для процесів росту. З дією таких температур зв'язане проростання насіння, переривання спокою бруньок і підготовка до закладки квіткових горбків у конусі наростання. Стимулювання цвітіння при дії знижених температур називають *яровизацією*. Яровизація наклюнутого насіння озимих рослин дозволяє і при весняному (яровому) посіві одержати урожай зерна. За допомогою яровизації і фо-

топеріодизму рослина координує свій життєвий цикл із сезонними змінами погоди. Стосовно яровизації можна виділити три групи рослин: озимі, дворучки, ярі.

Озимі рослини переходять до репродукції тільки при впливі на них протягом певного часу зниженими температурами. До цієї групи відносяться багато одно-річних, дворічних і багаторічних рослин (жито, пшениця, ячмінь, конюшина, вівсяниця лучна, грястиця збірна, стокolos безостий, райграс пасовищний та ін.). У полі озимі зернові, які було висіяно наприкінці літа – початку осені, зимують у фазі кушення, підпадають під тривалий вплив знижених температур, навесні продовжують кушення, колосяться і дають урожай зерна. При весняному ж посіві ці рослини інтенсивно кушаться, але не переходять до колосіння.

У озимих яровизація забезпечує успішну перезимівлю рослин і завершення онтогенезу в регіонах, де рік різко поділяється на стійкі зиму і літо. Більшість рослин, що вимагають яровизації, є довгоденними. У сортів озимої пшениці переважає розпластаний куш, що легко покривається снігом. У дворічних рослин, що висіваються під зиму (буряк, морква, капуста, селера), при посіві навесні в перший рік життя формуються тільки вегетативні органи. Яровизаційні зміни при тривалому впливі низьких температур в осінньо-зимовий період можливі при досягненні цими рослинами достатніх розмірів.

У багаторічних злаків озимого типу для проходження яровизації необхідно, щоб пагін, що яровизується, сформував досить розвинуту листову поверхню: у вівсяниці лучної не менше 5–6 листків, у грястиці збірної – 6–7, у стокolos безостого – 7–9 листків. Осіння індукція цвітіння пагонів здійснюється в результаті впливу зниженої температури і короткого дня (А. К. Федоров, 1968; І. К. Кіршин, 1975, та ін.).

Дворучки прискорюють розвиток при впливі зниженими температурами, однак для них яровизація не обов'язкова. Рослини-дворучки дають урожай зерна як при осінньому, так і при весняному посіві. На підставі вивчення багатьох зернових рослин (пшениці, ячменю, вівса, жита, тритікале, гороху й ін.) показано, що дворучки – це самостійна за типом розвитку група рослин, що відрізняється від озимих і ярих реакцією на світло і яровизацію (А. К. Федоров, 1983). Дворучки – це зимуючі рослини, здатні давати високі урожаї зерна.

Ярі рослини не вимагають для переходу до цвітіння стадії яровизації (більшість зернових, зернобобових, круп'яних, кормових, олійних, прядильних та ін.). У північних широтах ярі дають урожай тільки при весняному посіві і гинуть при осінньому, не витримуючи умов зимівлі.

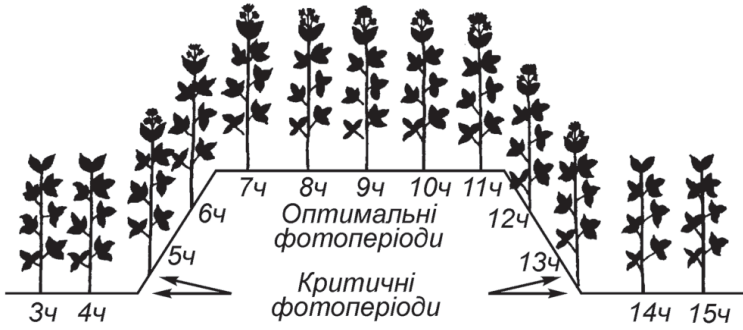
Температури, що необхідні різним рослинам для яровизації, неоднакові, генетично обумовлені і зв'язані з адаптацією даного виду до життя у певному кліматичному районі. Для більшості видів рослин оптимальна температура яровизації від 0 до 5–10 °С. Однак для деяких злаків сприятлива температура нижче 0 °С (до –6 °С). Для яровизації озимої пшениці найбільш ефективні температури від 0 до 5 °С. Яровизація маслини проходить при 10–13 °С, а бавовнику – при 20–25 °С. Рівень оптимальних для проростання і яровизації температур – важливий фактор, що визначає географічне поширення конкретних видів і сортів рослин, що регулює час їхнього цвітіння і плодоутворення. Для більшості сортів озимої пшениці тривалість безперервного впливу зниженими температурами (яровизація) складає 35–60 діб.

Зі збільшенням тривалості впливу температурний оптимум знижується. Достатнє постачання рослин водою і киснем необхідне для яровизації. Рослини можуть проходити яровизацію в різному віці, починаючи зі стану кільчення насіння. Яровизація в проростаючому насінні багаторічних бобових і злакових трав озимого типу не відбувається. В умовах фітотрону, завдяки яровизації насіння озимих рослин, одержують по 2–3 покоління в рік, що важливо для прискорення селекційного процесу.

7.11.2. Фотоперіодизм

Він був відкритий В. Гарнером і Г. Алардом (1920). Величезний внесок у вивчення цього явища внесли вітчизняні вчені М. Х. Чайлахян, В. Н. Любименко, В. І. Разумов, Б. С. Мошков та ін. *Фотоперіодизм* – це здатність рослин переходити до цвітіння тільки при певному співвідношенні довжини темного і світлого періоду доби. Він виражається у зміні процесів росту і розвитку, що забезпечують адаптацію онтогенезу конкретного виду рослин до сезонних особливостей кліматичних умов у даному місці його життя. Довжина дня і ночі використовується рослиною як астрономічний годинник, що показує кращий час переходу до активного цвітіння, розвитку бульб і цибулин чи підготовки до сезонних несприятливих умов (В. М. Катунський, 1940). У процесі еволюції сформувалися три основні групи рослин з різною фотоперіодичною реакцією: довгоденні, короткоденні, нейтральні.

*Довгоденні* рослини (ДДР) – жито, ячмінь, пшениця й ін. – вимагають для свого розвитку довгого дня і короткої ночі, зацвітають при довжині дня більше певної (критичної) тривалості. На рисунку 7.14 показаний вплив довжини дня на розвиток хризантеми, у таблиці – додатку до малюнка – на цвітіння шпинату і перила.



| Рослина                                                        | Фотоперіод, год. |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    | безперервне світло |
|----------------------------------------------------------------|------------------|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|--------------------|
|                                                                | 5                | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 |                    |
| Шпинат                                                         | –                | – | – | – | – | –  | –  | –  | –  | +  | +  | +  | +  | +                  |
| Перила                                                         | +                | + | + | + | + | +  | +  | +  | –  | –  | –  | –  | –  | –                  |
| “+” і “–” відповідно наявність і відсутність цвітіння у рослин |                  |   |   |   |   |    |    |    |    |    |    |    |    |                    |

**Рис. 7.14.** Вплив довжини дня на розвиток і цвітіння короткоденних (хризантема, перила) і довгоденних (шпинат) рослин (А. Леопольд, 1969).

*Короткоденні* рослини (КДР) – просо, соя, рис і ін. – вимагають для свого розвитку довгої ночі і короткого дня, зацвітають при довжині дня менше певної (критичної) тривалості.

*Нейтральні* рослини – томат, деякі сорти бавовнику й ін. – зацвітають при будь-якій довжині дня.

Більшість рослин довгого дня вирощується в районах помірного клімату. Рослини короткого дня, південного, тропічного походження не переходять до цвітіння в умовах довгого дня цих зон. Це важливо при видовому і сортовому районуванні сільськогосподарських рослин. У різних видів і сортів рослин мінімальний фотоперіодичний індуктивний період складає від 1 до 25 діб (циклів) і приводить до наступного зацвітання рослин незалежно від довжини дня. Для короткоденних рослин необхідний безперервний темновий період певної довжини. Якщо його перервати коротким (10 хв.) світлом, то індукції цвітіння не буде. Для довгоденних рослин потрібний довгий світловий період, що прискорює їхній розвиток. Індукція викликається світлом дуже малої інтенсивності (3–5 лк).

Фотоперіодична реакція рослин найбільш успішно проходить у променях певних довжин хвиль (С. Хендрикс і Х. Бортсвік, 1952), що збігаються зі спектром дії фітохром. В індукції цвітіння бере участь фітохром (система  $\Phi_{\text{ч}} \sim \Phi_{\text{дч}}$ ), який відповідає за сприйняття співвідношення світла і темряви. Вважається, що білок фітохром – це фермент, що каталізує синтез якоїсь фізіологічно активної речовини. У нічний період  $\Phi_{\text{дч}}$  перетворюється у  $\Phi_{\text{ч}}$  і це сприяє початку реакцій, що приводять короткоденні рослини до цвітіння. При спалаху червоного світла (660 нм)  $\Phi_{\text{ч}}$  перетворюється у  $\Phi_{\text{дч}}$ , що гальмує реакції, що приводять до цвітіння.

Якщо рослину короткого дня, наприклад, хризантему, вирощувати на довгому дні, вона не зацвітає. Однак рослина зацвітає при тимчасовому затіненні тільки листя світлонепроникною тканиною. Отже, сприймають фотоперіодичний вплив листки, у яких наявний фітохром. У листках під дією відповідного фотоперіоду проходять процеси, що приводять до утворення особливих речовин, які пересуваються по стеблу і приводять до закладення в конусі наростання квіткових зачатків.

Яка ж природа виникаючого в листках стимулу цвітіння? М. Х. Чайлахян (1937) висунув гіпотезу двокомпонентної гормональної системи зацвітання (флориген) (рис. 7.15).

Передбачається, що в гормональний комплекс флоригену входять гібереліни і гіпотетичні антезини. Цвітіння можливе лише при наявності і сприятливому співвідношенні у рослині двох компонентів флоригену – гібереліну й антезину. У довгоденних рослин утворення квіткових стебел залежить від наявності гібереліну, що накопичується в достатній кількості лише на довгому дні. Другий гормон цвітіння – антезин – у довгоденних рослин завжди присутній у достатній кількості.

Варто згадати і про деякі аспекти практичного використання фотоперіодичної реакції при вирощуванні культурних рослин. Змінюючи довжину світло-темного періоду у декоративних рослин, які вирощують у захищеному ґрунті, можна регулювати цвітіння й одержувати квіти до будь-якого строку, а також збирати кілька врожаїв овочевих протягом року. Вирощування ДДР на короткому дні у вегетаційних будиночках з перериванням темряви спалахом світла дозволить не

тільки стимулювати цвітіння рослин і одержувати гарний врожай, але і значно знизити собівартість продукції за рахунок економії електроенергії.

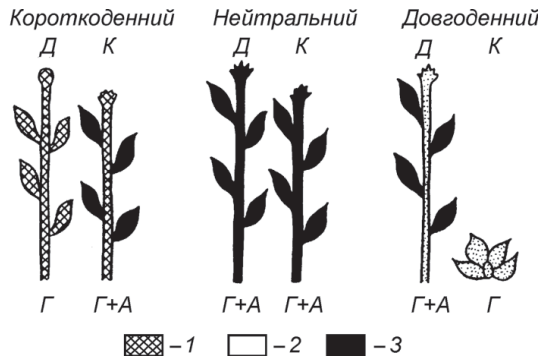


**Рис. 7.15.** Автономний і індукований механізми регуляції цвітіння нейтральних, короткоденних і довгоденних видів (М. Х. Чайлахян, 1989):

1 – гібереліни – гормони, необхідні для утворення стебел; 2 – антезини – гормони, необхідні для утворення квіток; 3 – флориген – гібереліни + антезини, необхідні для цвітіння.

У відкритому ґрунті можна зібрати кілька врожаїв ДДР (редис, редька та ін.), якщо в ранній період і під час формування коренеплодів закрити рослини ящиками чи темною плівкою, створюючи їм 12-годинний день. У суниці після одержання на весні першого врожаю можна викликати нове формування квіток, якщо на якийсь час закривати їх, тому що для формування квіток їм необхідний короткий день. Потім рослини знову відкривають і вони дають плоди вже на довгому дні. У цих умовах можна зібрати два врожаї за сезон.

Експериментально показано (М. Х. Чайлахян, В. Н. Хрянін, 1982), що експресія генів, які визначають стать у дводомних (коноплі, шпинат) і однодомних рослин з роздільностатевими квітками (огірок, кукурудза), залежить від співвідношення цитокініну і гіберелінів, на яке впливають різні зовнішні чинники. Фактори зовнішнього середовища, що сприяють синтезу цитокінінів у кореневій системі, викликають прояв жіночої статі, у той час як фактори, що сприяють синтезу гіберелінів у листках, обумовлюють прояв чоловічої статі (рис. 7.16).

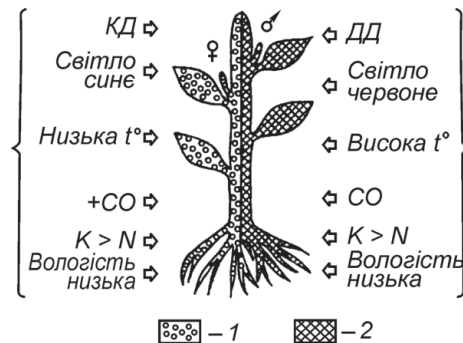


**Рис. 7.16.** Роль факторів середовища і фітогормонів у прояві статі у рослин:  
1 – цитокініни; 2 – гібереліни.

### 7.11.3. Фізіологія старіння рослин

*Етап старіння* (старості і відмирання) – це період від повного припинення плодоношення до природної смерті рослини. **Старіння** – це період закономірного ослаблення процесів життєдіяльності, зношування, підвищення чутливості рослинного організму до несприятливих умов середовища. Старіння містить у собі зміни на молекулярному, клітинному, органному й організмовому рівнях рослини. **Відмирання** – кінцевий результат негативних змін, що накопичилися в рослині при старінні.

Тривалість життя, а отже, і відмирання кожної рослини генетично детерміновані: яра пшениця – 1 рік, конюшина лучна – 2–5 років, тимофіївка лучна – 5–12 років, капуста – 2 роки, виноград – до 100 років, яблуня – до 200 років. Процес старіння розвивається поступово. У дорослої рослини завдяки діяльності меристем одночасно функціонують зовсім молоді і відмираючі клітини і органи. На рівні цілої рослини ріст (корені, пагони й ін.) продовжується до глибокої старості, але швидкість його поступово сповільнюється.

**Типи старіння.** У однорічних злаків рослина відмирає ціликом у результаті якого-сь загального процесу (рис. 7.17).

У багаторічних трав щорічно відмирають генеративні пагони, що дали плоди, а вузол кушіння, коренева система й інші підземні частини залишаються життєздатними. У яблуні, груші й інших рослин щорічно після плодоношення відмирають плодові гілочки. Восени одночасно старіють і опадають усі листки, але велика частина пагонів і коренева система зберігають життєздатність.

Старіння окремих органів може бути корисним для всього рослинного організму: старіюче і відмираюче листя постачає поживні речовини молодшим органам, сприяє підготовці рослин до зимових умов.

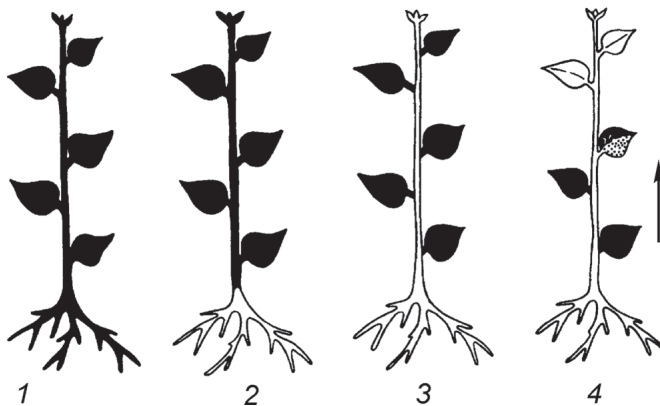


**Рис. 7.17.** Типи старіння рослин (В. В. Полевой, Т. С. Саломатова, 1991):

1 – рослина відмирає; 2 – відмирає тільки надземна частина; 3 – одночасне старіння й опадання всіх листків; 4 – поступове старіння листків (напрямок відзначений стрілкою).

**Причини і механізми старіння.** Старіння зв'язують з генетично обумовленою програмою, а також розглядають як результат нагромадження ушкоджень в онтогенезі клітини, органу і рослини.



Учені називають кілька причин старіння:

- відтік більшої частини поживних речовин від вегетативних до репродуктивних органів, що розвиваються; смерть настає від виснаження. Раннє видалення генеративних органів у гречки, могару, кормового бобу, нуту, люпину, льону, гірчиці, квасолі, соняшнику затримує старіння цих рослин. Укоси багаторічних трав до цвітіння дозволяють проводити їх кілька разів, що підвищує загальний збір і якість корму;
- самоотруєння організму продуктами власного обміну речовин. Клітини листків і інших органів у деяких рослин з віком переповнюються щавлевокислим кальцієм, алкалоїдами, дубильними й іншими баластовими речовинами. Щоб позбутися їх, рослина скидає частину пагонів, коренів і листків. Старіння рослин прискорюють токсини, що виробляються ґрунтовою мікрофлорою при беззмінній культурі сільськогосподарських рослин, багато патогенних організмів;
- відставання розвитку кореневої системи, зміна співвідношення пагони: корінь в онтогенезі рослини (Д. О. Сабінін, 1963; В. О. Казарян, 1951). Старіння під час формування насіння і плодів визначається пригніченням росту коренів через обмежене надходження в них фотоасимілятів. Гальмування ж росту коренів знижує загальну життєдіяльність рослини, викликає старіння всього рослинного організму. У плодових дерев з роками в міру збільшення висоти стовбура погіршуються трофічні, гормональні й інші зв'язки між листям і коренями, що приводить до зниження активності апікальних меристем пагонів і інших органів рослини.

**Зміна співвідношення фітогормонів.** Старіння викликається порушенням співвідношення фітогормонів, що виникають під дією внутрішніх і зовнішніх факторів. У старіючих органах кількість стимуляторів росту різко зменшується, а інгібіторів – збільшується. Початок і розвиток процесу старіння листя супроводжуються збільшенням АБК і етилену в листках і плодах. Процес старіння закінчується їх обпаданням у результаті формування клітин відокремлюючого шару.

Основну роль у цьому процесі грають зменшення вмісту ауксину в черешку чи плодоніжці і збільшення етилену. Етилен індукує синтез целюлази і полігалактуронази, що розщеплюють основні компоненти клітинних стінок і серединних пластинок у відокремлюючому шарі. У результаті лист чи плід обпадають.

**Старіння листа.** Процес старіння листа починається з зупинки його росту, що корелює зі зниженням фотосинтетичної активності, інтенсивності й ефективності дихання. У листках зменшується вміст хлорофілу, нуклеїнових кислот, деградують клітинні органоїди. У жовтіючому листі фотосинтез не забезпечує сталості сухої маси. Лист замість продуктів фотосинтезу постачає в рослину продукти гідролізу полімерів клітини (низькомолекулярні сполуки, що містять азот, фосфор, сірку). У процесах старіння листків беруть участь фітохром і природні інгібітори росту. Підвищена температура, нестача води і світла прискорюють старіння листя на рослинах.

**Старіння цілої рослини.** Воно відображає процеси старіння всіх органів рослини. Старіння рослини тісно зв'язане з уповільненням чи припиненням ростових процесів її тканин і органів. У період старіння різко знижуються інтенсивність фотосинтезу, дихання й інших фізіологічних процесів, обводненість тканин, вміст білків, РНК, калію і магнію, зменшуються дисперсність і гідрофільність

білків, змінюються електричні властивості мембран (падає МП), знижується активний компонент транспорту іонів.

При старінні рослини процеси розпаду починають переважати над синтезом. Дослідженнями М. О. Максимова (1958) встановлено, що проникність молодих рослинних тканин (по виходу електролітів) висока, потім вона знижується, а з початком старіння знову підвищується, що, імовірно, сприяє відтоку мінеральних і органічних речовин зі старіючих у молоді ростучі органи.

**Старіння та фактори зовнішнього середовища.** У старіючої рослини різко знижується стійкість щодо несприятливих факторів середовища, які легко переносяться молодим організмом і викликають загибель старого. Вікові зміни запрограмовані у спадковій основі, але їх темпи залежать від зовнішнього середовища. Прискорюють старіння нестача поживних речовин і води, занадто низька чи висока температура, іонізуюче випромінювання й ін. У деяких рослин старіння індукується певним фотоперіодом.

#### 7.11.4. Циклічне старіння й омолодження рослин та їх органів в онтогенезі

Протягом онтогенезу рослини відбуваються закономірні зміни довжини міжвузлів, розмірів, форми і забарвлення листя у залежності від їх розташування на стеблі і його бічних пагонах, морфології кореневої системи. Це явище одержало назву **вікової мінливості**. У процесі розвитку рослинного організму багато клітин, тканини і навіть органи старіють і відмирають. Одночасно з цим до кінця життя рослини відбуваються новоутворення клітин, тканин і органів, процес омолодження. Таким чином, рослину складають клітини, тканини й органи різного віку (рис. 7.18).

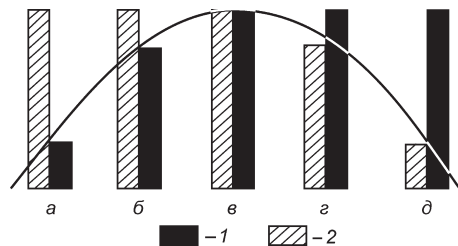


**Рис. 7.18.** Співвідношення процесів старіння й омолодження в онтогенезі вищої рослини:  
 а – ембріональна фаза; б – молодість; в – зрілість; г – розмноження; д – старість;  
 1 – старіння; 2 – омолодження.

У 1940 р. Н. П. Кренке сформулював основні положення **теорії циклічного старіння й омолодження рослин**, що розкриває сутність індивідуальних вікових змін. Положення цієї теорії зводяться до наступного.

Рослинний організм із моменту виникнення безупинно старіє аж до своєї природної смерті.

Старіння рослини в першій половині онтогенезу переривається періодичним омолодженням завдяки появі нових молодих органів – пагонів, листя й ін. Молоді органи сповільнюють темпи старіння материнської рослини. Однак повне омолодження настає тільки при заплідненні. Найбільш повільно старіють меристематичні і спочиваючі клітини.

Новоутворення у рослин (листки, пагони й ін.) зазнають впливу від старіючого материнського організму. Це виявляється в тому, що їх життєвий цикл скорочується і загальна життєдіяльність падає. Розрізняють поняття “вік” (календарний вік) і “віковість” (фізіологічний вік). Вік (власний вік) рослини чи її органа (листок, пагін) обчислюють від моменту його закладення. Віковість визначається віком органа і материнської рослини.

Чим старший вік цілої рослини, тим менший вік органа, який з’явився. Листки тижневого віку на річному чи на десятилітньому сіянці мають різний фізіологічний вік. У межах плодового дерева листки на пагонах вищих порядків розгалуження фізіологічно старші, ніж листки того ж віку на пагонах нижчих порядків розгалуження. Тому за формою, анатомічною будовою, рядом фізіологічних і біохімічних ознак верхні листки, незважаючи на свій менший вік, часто виявляють ознаки більшого старіння, термін їхнього життя часто коротший, ніж у середніх листків на тому ж пагоні.

З віком зменшується і здатність рослин до омолодження. У початкові періоди розвитку рослини переважають процеси омолодження, потім процеси старіння досягають рівня, на якому вони врівноважуються з процесами омолодження. Надалі переважає старіння, яке і приводить до смерті. Розвиток в онтогенезі, таким чином, характеризується одновершинною (біологічною) кривою.

Циклічність розвитку полягає в тім, що дочірні клітини є тимчасово омолодженими у відношенні до материнських. У кожен момент наростання верхівки чи пагона кореня відбувається часткове омолодження конусу наростання. Однак в онтогенезі рослини спостерігаються поступове послаблення циклів омолодження і прогресуюче старіння меристеми апексів пагонів і коренів. Це виявляється в закономірній зміні форми, розмірів, забарвлення листків, довжини міжвузлів і інших ознак на пагонах.

**Ранні ознаки скоростиглості.** Установлені Н. П. Кренке закономірності зміни морфології листків і пагонів у зв’язку з їх віком дозволили розробити рекомендації з ранньої діагностики скоростиглості рослин у межах виду в шовковичного дерева, бавовнику, коноплі, льону, проса, гречки, капусти тощо. Вікові морфологічні зміни листя цукрового буряка корелятивно зв’язані з накопиченням цукру в коренеплоді. Для скоростиглих цукристих сортів характерна різка зміна морфологічних ознак листків, а в пізньостиглих сортах зі зниженим вмістом цукру ці ознаки змінюються поступово. Виявлена закономірність важлива для селекції на цукристість і скоростиглість. У однолітніх сіянців скоростиглих сортів яблуні міжвузля коротше, розгалуження сильніше, листки розташовані густіше, ніж у сортів, що пізніше вступають у плодоносіння. У дволітніх сіянців яблуні інтенсивність зеленого забарвлення листків при переході від верхніх ярусів до нижнього у скоростиглих форм яблуні змінюється різкіше, ніж у пізньостиглих.

Н. П. Кренке відзначав, що верхні бруньки на стеблі і пагонах, що розвиваються з них, швидше проходять онтогенетичні зміни, чим нижні. Тому при вегетативному розмноженні чим вище по стеблу плодової рослини узятий черешок чи брунька, тим раніш після укорінення чи окулірування рослина здатна зацвітати.

При культурі чаю для одержання високоякісного продукту забирають із старших кущів листки молодшого календарного віку. Дослідження Н. П. Кренке стали основою для удосконалення прийомів підрізування рослин, що регулює процеси вегетативного росту і генеративного розвитку у плодових дерев; для вибору пагонів

і їхніх частин необхідної якості при вегетативному розмноженні рослин, що забезпечує краще укорінення черешків; для досягнення оптимального узгодження вегетативного і генеративного розвитку рослин при живцюванні і щепленнях.

## 7.12. Фізіологія формування насіння, плодів і інших продуктивних частин рослин. Типи розмноження рослин

### 7.12.1. Типи розмноження

Найважливішою функцією живих організмів є їх здатність розмножуватися. *Розмноження рослин* – це фізіологічний процес відтворення собі подібних організмів, що забезпечує безперервність існування виду і розселення його представників у навколишньому середовищі. Для рослин характерні два типи розмноження: безстатеве і статеве. *Безстатеве* – це розмноження міто- та мейоспорами. Простий поділ спостерігається у одноклітинних організмів, при цьому йому передують реплікація ДНК. До безстатевого відноситься також і *вегетативне розмноження*, що полягає у відтворенні потомства з вегетативних частин багатоклітинних рослин: окремих клітин, частин тканин і органів (листка, стебла, кореня та їх видозмін – вусів, бульб, цибулин і ін.). Розмноження клітинами і ділянками тканини успішно застосовують у біотехнології.

*Статеве розмноження* здійснюється шляхом злиття гаплоїдних клітин, у результаті чого утворюється зигота. Статеве розмноження має місце у нижчих і вищих рослин. Якщо при статевому розмноженні зливаються гамети протилежних статей однієї чи різних особин, то таке **запліднення називається сингамією**. При цьому зигота має диплоїдний стан і несе в собі спадкову основу чоловічого і жіночого організмів. Іноді зародок розвивається з різних клітин гаметофіту – таке **розмноження називається апоміксисом**, при цьому утворюються або гаплоїдні зародки (з редукованих ядер), або диплоїдні (з нередукованих). Прикладом апоміксису може служити *партеногенез* (утворення зародка з незаплідненої яйцеклітини).

Система статевого розмноження в покритонасінних рослин включає чотири фізіологічних процеси: цвітіння, запилення, запліднення і формування насіння.

### 7.12.2. Фізіологія цвітіння

**Квітка** – це репродуктивний орган покритонасінних рослин, що складається з укороченого стебла, на якому розташовані чашечка, віночок, андроцей і гінецей. Квітка виконує функції спорогенезу, гаметогенезу, запилення і запліднення. Вона є органом як безстатевого (утворення спор), так і статевого (утворення гамет) розмноження.

*Цвітіння в ботанічному розумінні* являє собою період у житті рослин від моменту розкриття бутону до засихання віночка і тичинок окремої квітки. Цвітіння окремої особини триває від розкриття перших квіток до відцвітання останніх.

*У фізіологічному плані цвітіння* розглядається як комплекс процесів, що протікають у період від початку закладання квіткових зачатків до запліднення й утворення зиготи.

Перехід покритонасінних рослин до цвітіння включає компетенцію, ініціацію і евокацію.

*Компетенція* (здатність зацвітати) виникає у різних рослин тільки у певному віці. Так, яблуня зацвітає у віці 5–6 років, а дуб – понад 40 років. Для зацвітання необхідно також, щоб рослина цілком завершила ювенільний етап онтогенезу. Велике значення має нагромадження достатньої кількості поживних речовин, необхідних для утворення репродуктивних органів і насіння. Існує принцип **мінімальної кількості листків**, необхідних для закладення перших квіток. Час зацвітання (перехід до репродуктивної фази) у значній мірі зв'язаний з найважливішими факторами зовнішнього середовища. Відомо, що підвищене азотне живлення, що підсилює вегетативний ріст рослин, гальмує цвітіння. Нестача вологи в ґрунті, як і багатьох інших життєво важливих чинників, як правило, прискорює репродуктивний розвиток рослин. У цьому виражається прагнення кожного виду створити своє потомство навіть у несприятливих зовнішніх умовах. Істотну роль у цвітінні грають деякі мікроелементи й у першу чергу залізо і мідь. Найбільш тривале цвітіння спостерігається в сприятливі роки, коли температура, вологість і інші фактори знаходяться на рівні середніх багаторічних.

*Ініціація цвітіння* зв'язана зі сприйняттям рослиною специфічних зовнішніх і внутрішніх факторів, що створюють умови для закладки квіткових зачатків. До найважливіших екзогенних факторів відносяться чергування дня і ночі (фотоперіодизм) і температурні умови, необхідні для яровизації.

Ендогенні фактори зв'язані з віковими змінами рослини.

*Евокація цвітіння* являє собою завершальну фазу ініціації, під час якої в апексі відбуваються процеси, необхідні для закладки квіткових зачатків (В. В. Полевой, 1989). Процеси ці відбуваються на різних рівнях. **На субклітинному рівні** збільшується вміст субстратів дихання і його інтенсивність, підсилюється синтез РНК і білків, змінюється склад останніх, підвищується активність деяких ферментів.

**На клітинному рівні** відбувається синхронізація біохімічних процесів у клітинах, у результаті чого настає їх одночасний і прискорений поділ. **На гістологічному рівні** йде реорганізація меристеми: зникають зони, вакуолізується стрижнева серцевинна меристема.

**На макроморфологічному рівні** відбуваються рання ініціація бічних меристем, збільшення швидкості формування горбків, змінюється порядок розташування листя на стеблі. Таким чином, в апікальній меристемі відбуваються зміни, що забезпечують розвиток квітки і виконання нею генеративних функцій. У результаті диференціації тканин утворюються структурні елементи квітки: чашечка, віночок, андроцей і гінецей.

### 7.12.3. Фізіологія запилення і запліднення

Процеси, зв'язані з заплідненням, розділяють на чотири фази: запилення, проростання пилку на приймочці, ріст пилкових трубок у тканинах стовпчика і власне запліднення.

**Запилення.** У зрілому стані чоловічий і жіночий гаметофіти мають мінімальну фізіологічну активність. При попаданні пилку на приймочку маточки внаслідок їхнього злипання (адгезії) у зоні зіткнення з поверхнею відбуваються активні метаболічні процеси. Пилок починає поглинати воду з приймочки і набухати. При цьому він виділяє на поверхню приймочки білки, амінокислоти, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, ліпіди, пігменти, гідролітичні ферменти й інші фізіологічно активні речовини.

Початкова фаза адгезії відбувається внаслідок надходження рухливих речовин на поверхню приймочки з зовнішньої оболонки пилку – екзини, потім починають вивільнятися речовини з інтини.

С. І. Лебедевим (1982) встановлена особлива роль у заплідненні каротиноїдів, що обумовлюють жовтий колір андроцею і гінецею, як правило, ентомофільних рослин. Під впливом розсіяного світла такий пилочок набуває запаху фіалки чи суниці внаслідок звільнення з каротину леткої речовини  $\beta$ -іонону, чим і залучаються комахи.

Проникнення (інвазія) жовтих пігментів пилку в тканини приймочки активізує проростання пилкових зерен. При проростанні пилку ксантофіли відіграють роль акумуляторів кисню для окислювально-відновних реакцій. З огляду на вплив каротиноїдів на проростання пилку їх нестача призводить до порушення мікрогаметогенезу й утворення абортівних гамет. Каротиноїди також беруть активну участь у подвійному заплідненні (В. О. Піддубна-Арнольд, 1976).

Маточка і її приймочка мають менший вміст і активність ферментів і інших фізіологічних речовин, ніж пилочок, проте гінецей відіграє важливу роль у процесі проростання пилку.

Тканина приймочки складається з епідермальних клітин, що можуть бути покриті або тонкими адгезиновим шаром, або рідким ексудатом. У першому випадку вона називається “суха приймочка”, у другому – “волога приймочка”. Сухий тип приймочки властивий більшості односім’ядольних рослин, її поверхня покрита епідермісом у вигляді одно- чи багатоклітинних сосочків. Поверхневий шар приймочок (пелікула) насичений ліпідами і білками, має високу активність естерази й АТФ-ази.

Виділення приймочки вологого типу представлені ліпофільними ексудатами і гідрофільними слизуватими секретами, насиченими білками і вуглеводами. Ці виділення містять також гідролітичні ферменти (пероксидази, естерази, амілази). Виділювані приймочкою секреторні речовини забезпечують адгезію пилку, надходження в неї води при проростанні, захист від інфекції, підтримують ріст пилкової трубки в тканинах приймочки.

**Ріст пилкової трубки в стовпчику маточки.** У залежності від анатомічної структури стовпчики розділяють на два основних типи: відкритий і закритий. **Відкритий тип стовпчика** (характерний для односім’ядольних рослин) має спеціальний канал, виповнений простою епідермою і фізіологічно активним слизом. Через цей канал відбувається ріст пилкової трубки. У стовпчику закритого типу (характерний для двосім’ядольних рослин) канал заповнений провідною тканиною, через яку здійснюється вrostання трубки в зав’язь.

Пилкова трубка первинно утворюється з протопласта пилкового зерна, утягуючи в себе вегетативне ядро і генеративну клітину, а надалі використовуються поживні речовини, що містяться в провідній тканині стовпчика маточки. Ріст пилкової трубки супроводжується підвищеною активністю метаболічних процесів: збільшується інтенсивність дихання, змінюється водний режим, спостерігається посилене утворення ауксину і триптофану.

За рахунок активної дії гідролітичних ферментів розчиняються пектинові речовини, які зв’язують клітини провідних тканин, що полегшує проникнення трубки



через стовпчик. У фізіологічному середовищі в місці росту пилкових трубок збільшується вміст вуглеводів, білків, фосфорних сполук, аскорбінової кислоти, ауксинів, гіберелінів і інших речовин.

Процес росту пилкових трубок зумовлюється наявністю в пилку рибосомальної і інформаційної РНК. Під час цього процесу новий синтез РНК не спостерігається. З мінеральних речовин особливо активну участь приймають іони кальцію, калію, бору, магнію й ін.

У більшості покритонасінних рослин при проростанні пилкової трубки відбувається утворення спермій шляхом мітотичного поділу генеративної клітини. Однак у багатьох покритонасінних рослин сперматогенез відбувається в пиляках до настання цвітіння.

**Запліднення.** Пилкова трубка проникає через мікропіле в зародковий мішок, де вона входить у контакт з однією із синергід. Вміст трубки, її цитоплазма, вегетативне ядро і спермії зливаються з цитоплазмою синергиди. Один із спермій запліднює яйцеклітину, у результаті чого утворюється диплоїдна зигота, що дає початок зародку. Інший спермій зливається з диплоїдним вторинним ядром зародкового мішка, що приводить до виникнення триплоїдної первинної клітини ендосперму. У цьому полягає властиве покритонасінним рослинам **подвійне запліднення**, відкрите С. Г. Навашиним у 1898 р.

При виливі вмісту пилкової трубки в зародковий мішок у ньому створюється певне фізіологічне середовище, що у випадку сумісності жіночих і чоловічих статевих елементів буде сприяти процесу запліднення, а при несумісності – перешкоджати йому.

Ч. Дарвін вперше описав самонесумісність при самозапиленні перехреснозапильних рослин. Вона полягає в здатності відторгати власний пилок внаслідок різниці в тургорному тиску в пилку і приймочці або внаслідок гальмування проростання утворенням полісахариду калози.

Відомо, що на початкових етапах проростання пилкового зерна з його оболонки (екзини й інтини) на поверхню приймочки маточки починають виділятися специфічні білки, що у сумісній приймочки викликають активацію фізіолого-біохімічних процесів, сприяючих утворенню і росту пилкової трубки, а в несумісній – утворення калози, що ізолює пилкове зерно й у такий спосіб викликає припинення його проростання. У деяких рослин у клітинах несумісної маточки синтезуються білки, що є інгібіторами росту пилкових трубок.

Крім фізіологічних і біохімічних причин самонесумісності, вона може обумовлюватися морфологічними особливостями квітки. Прикладом може служити *гетеростилія* – наявність квіток з різною довжиною стовпчиків маточок і ниток тичинок, що перешкоджає самозапиленню, а також **дихогамія** – різночасне дозрівання андроцею і гінецею.

#### 7.12.4. Формування насіння як ембріональний період онтогенезу рослин

У результаті запилення і запліднення утворюються диплоїдна зигота і триплоїдна первинна клітина ендосперму. Після цього настає процес **формування насіння**, під яким необхідно розуміти придбання ним властивих даній рослині форм, розмірів, біохімічного складу, здатності проростати і давати потомство. Цей процес супроводжується виникненням нових тканин і органів. Формування насіння являє собою ембріональний період онтогенезу рослин (М. М. Макрушин, 1972).

Вивчення формування насіння має важливе теоретичне і практичне значення, оскільки воно несе у собі спадкову основу нового організму, містить запасні поживні речовини, необхідні для становлення проростка. Нормально розвинене насіння – важливий фактор врожаю даного покоління й основа урожаю наступного.

Насіння тонконогових складається з покриттів (рис. 7.19, 1–5), ендосперму (6, 7) і зародка (8–10).

При формуванні насіння відзначають кілька послідовних періодів і фаз. Виходячи з досліджень ряду вчених (М. М. Кулешов, 1963; І. Г. Страна, 1966; Г. В. Коренєв, 1967; М. М. Макрушин, 1985) процес формування насіння можна представити в наступному вигляді (табл. 7.3).

Насіння формується в процесі життєдіяльності материнської рослини в певних умовах зовнішнього середовища. Внаслідок впливу різних ендогенних і екзогенних факторів на рослини в різні періоди їх життя насіння за анатомо-морфологічними, біохімічними, фізіологічними, генетичними і репродуктивними властивостями набуває певних відмінностей. Таке явище прийнято називати **різномікісністю, мінливістю** насіння чи **гетероспермією**. У залежності від характеру факторів впливу гетероспермія буває екологічного чи трофічного типів. У зв'язку з формами прояву мінливості властивостей насіння гетероспермія поділяється на **генотипічну** і **модифікаційну**. Першу використовують у селекції, а останню – у насінництві і технології вирощування сільськогосподарських рослин.

Таблиця 7.3.

**Система періодизації формування насіння тонконогових рослин**

| Період розвитку насіння                                                                                                                                                                     | Фази розвитку і дозрівання насіння                                                                                    | Вологість насіння, %            |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------|
| Утворення насіння (триває від запліднення до завершення формування зернівки в довжину)                                                                                                      | Початковий етап ембріогенезу (відповідає фазі кількісного нагромадження клітин у зародку)                             | 90–75                           |
| Налив (охоплює період найбільш інтенсивного нагромадження запасних речовин насіння і відповідає фазі вторинних морфологічних змін у зародку)                                                | Передмолочний стан                                                                                                    | 75–65                           |
|                                                                                                                                                                                             | Молочний стан                                                                                                         | 65–50                           |
|                                                                                                                                                                                             | Тістоподібний стан                                                                                                    | 50–40                           |
|                                                                                                                                                                                             | Воскова стиглість: початок                                                                                            | 40–32                           |
|                                                                                                                                                                                             | середина                                                                                                              | 32–27                           |
|                                                                                                                                                                                             | кінець                                                                                                                | 27–22                           |
|                                                                                                                                                                                             | Тверда стиглість                                                                                                      | 22–14 і нижче                   |
| Дозрівання (починаючи з моменту, коли в основному завершено нагромадження речовин у насінні, настають процеси полімеризації і підсихання, насіння стає повноцінними зачатками нових рослин) | Післязбиральне дозрівання (в насінні відбуваються складні біохімічні перетворення)                                    | Від 14 до рівноважної вологості |
|                                                                                                                                                                                             | Повна стиглість (починається з моменту завершення фізіологічного дозрівання й настання максимальної схожості насіння) | Те ж                            |

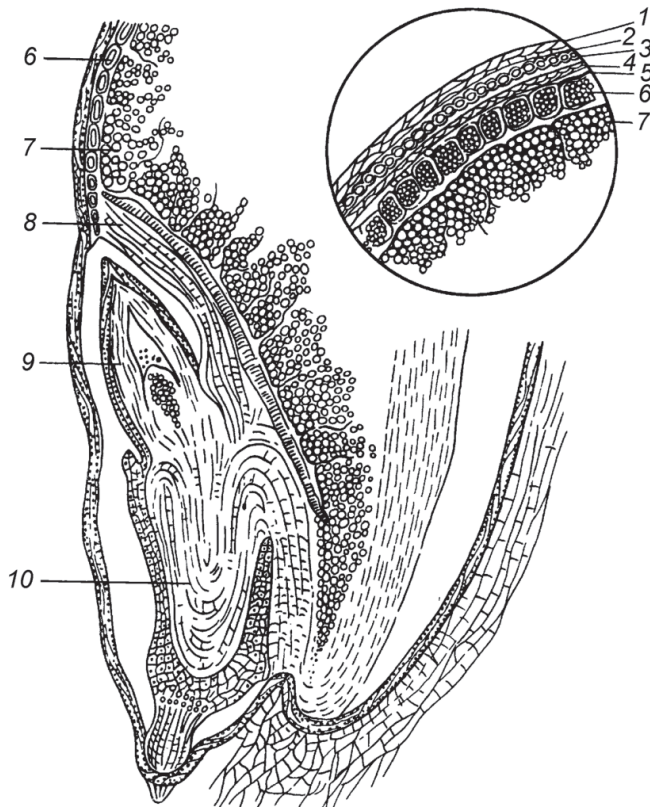


**Рис. 7.19.** Будова зернівки пшениці:

1–5 – покриви насіння: епікарпій, мезокарпій, ендокарпій, пігментний шар, гіаліновий шар;  
6 – алейроновий шар; 7 – борошнисте ядро ендосперму; 8 – щиток; 9 – зародкова брунька;  
10 – корінець.

### 7.12.5. Нагромадження і перетворення речовин при формуванні насіння

#### Загальні закономірності

У відтворенні потомства рослин важливу роль грають запасні речовини насіння, що забезпечують живлення проростка в гетеротрофний період його розвитку. Отже, вивчення характеру нагромадження запасних речовин при формуванні та їх утилізації при проростанні насіння становить значний інтерес для оцінки біологічних властивостей посівного матеріалу.

Основними запасними речовинами насіння більшості видів рослин є азотисті речовини, вуглеводи і ліпіди, загальні закономірності нагромадження яких представлені на рисунку 7.20.

Розподіл цих речовин у різних частинах плоду неоднаковий. Наприклад, весь крохмаль пшеничного зерна, 80 % цукру і більше половини білка містяться в ендоспермі. Алейроновий шар також багатий на поживні речовини. У ньому знаходиться

більше половини наявного в зернівці жиру і п'ята частина білка і цукру. Маса зародка складає невелику частину маси насіння (у пшениці близько 3 %, у кукурудзи 10 %), однак концентрація речовин у ньому досить висока. У насінні злаків наявні також ферменти, вітаміни й інші фізіологічно активні речовини. У золі зерна міститься велике число макро- і мікроелементів (P, K, Mg, Al, Ca, Si, Cl, Cu, Co та ін.).

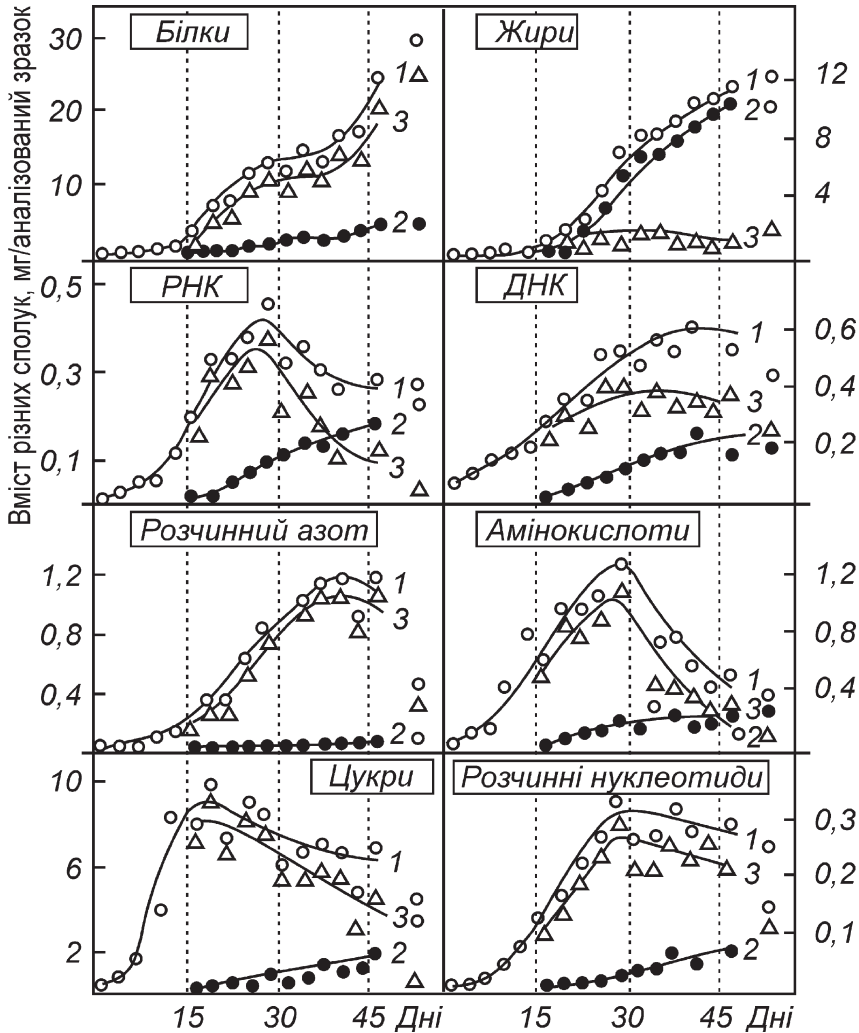


**Рис. 7.20.** Мінливість вмісту різних сполук у насінні (1), зародку (2) та в ендоспермі (3) кукурудзи на протязі 46-денного періоду після запліднення (Ingle et al., 1965).

Біологічний синтез органічних речовин у клітинах забезпечується в першу чергу надходженням і розподілом двох основних органогенів – азоту і вуглецю. В онтогенезі рослинного організму відкладення запасних азотистих сполук має видову специфіку. У бобових істотну частину амінного азоту, що використовується для синтезу і нагромадження білка, складають амінокислоти, що містяться в плодах. У більшості ж рослин джерелом азоту для утворення запасного білка насіння служать амінокислоти, що надходять

з листя, у яких активізуються процеси гідролізу азотистих речовин. Значним резервом азоту й інших органогенів для формування насіння є процес реутилізації складних сполук у вегетативних органах рослин. Транспортні форми речовин, що утворюються при цьому, мігрують у генеративні органи і насіння завдяки атрагуючій здатності останніх.

Найважливіший запасний продукт багатьох рослин – *крохмаль* – утворюється в пластидах насіння внаслідок утилізації простих цукрів, що надходять з навколишньої цитоплазми. Цей процес каталізують три ферменти: глюканфосфорилаза, крохмальсинтетаза і *Q*-ензим. Перші два ферменти контролюють синтез лінійних ланцюгів полісахариду, в результаті чого утворюється його амілозний компонент, що обумовлює розгалуження цих ланцюгів з утворенням амілопектину.

Виходячи з особливостей синтезу крохмалю в насінні, а також утворення і функціонування пластид, виділяють два типи насіння. До **першого типу** відносять насіння, яке накопичує крохмаль протягом усього чи більшої частини періоду формування. Крохмаль у них зберігається до зрілого стану (багато рослин родин бобових, тонконогових, гречаних). Насіння **другого типу** утворює крохмаль на ранніх етапах свого формування до початку нагромадження запасних білків і ліпідів. У зрілому стані таке насіння крохмалю не містить. До нього відноситься насіння високоолійних рослин родин капустяні, молочайні, айстрові.

**Ліпіди** локалізуються в різних частинах насіння – осьовій частині зародка, ендоспермі, сім'ядолях. Вони починають накопичуватися на дуже ранніх етапах розвитку плодів (Н. В. Цингер, 1958).

У зародках насіння ліпіди на відміну від крохмалю накопичуються в значних кількостях. Одночасна присутність в ембріональних тканинах жиру і крохмалю – явище надзвичайно рідкіснее, воно відзначене у деяких представників гвоздичних, лаврових та ін. (В. О. Поддубна-Арнольд, 1976). У зародках насіння тонконогових крохмаль не виявляється.

Важливо відзначити, що особливо активний синтез ліпідів спостерігається в рослинах із вступом їх у генеративну фазу розвитку. У насінні як основному атрагуючому центрі процеси ліпідних реакцій протікають значно інтенсивніше, ніж у вегетативних органах рослин (С. Ф. Ізмайлов, 1986).

Важливою запасною речовиною насіння є **фітин**, що представляє собою кальцієво-магнієву сіль інозитфосфornoї кислоти. Фізіологічні функції фітину в життєдіяльності рослин досить великі. Він є основним фосфогеном рослин і служить резервом фосфору в зрілому насінні, який використовується проростком у період гетеротрофного живлення. При розпаді фітину в насінні, що проростає, катіони кальцію, кальцію і магнію переходять у легкотранспортні форми, що сприяє їх швидкій мобілізації в осьову частину проростка. Міоінозит – продукт гідролізу фітину – бере участь у вуглеводному обміні (А. Л. Курсанов, 1976).

У зрілого насіння фітин знаходиться винятково в алейронових зернах. Велика частина його міститься в складних алейронових зернах – глобоїдах, однак деяка його кількість наявна безпосередньо в білковому матриксі алейронового зерна.

У насінні олійних рослин фітину більше (до 3 %), ніж у білково-крохмалистого і крохмалистого насіння (0,3–1,5 %).

Мінливість хімічного складу насіння вивчалася рядом учених (В. П. Рядчиков, 1978; А. М. Соболев, 1985; С. Ф. Ізмайлов, 1986; Н. М. Макрушин, 1985). Ці дослідження проводилися при формуванні чи проростанні насіння різних видів рослин. Є. М. Макрушина разом зі співробітниками Таврійського національного університету ім. В. І. Вернадського І. М. Залєвською та Нгуєн Тхань Тху (1996, 1998, 2002, 2003) провели комплексне дослідження динаміки азотистих речовин, ліпідів і вуглеводів при формуванні і проростанні крохмалистого насіння кукурудзи і жировмісного насіння сої.

### Нагромадження білків і активність протеолітичних ферментів

При вивченні динаміки загального білка й активності протеолітичних ферментів у процесі формування насіння кукурудзи було виявлено наступні закономірності (табл. 7.4).

Вміст білка в цілих зернівках від початку їх формування значно зростає і досягає максимуму в молочній фазі. Потім процентний вміст білка помітно знижується і від воскового стану до твердої стиглості майже не змінюється. Це пояснюється більш інтенсивним нагромадженням крохмалю в порівнянні з білком після молочно-воскового стану. Абсолютне ж нагромадження білка в зерні продовжується до воскової стиглості насіння.

У нагромадженні білка в тканинах зародка й ендосперму спостерігаються такі ж закономірності, як і в цілої зернівки. Однак його процентний вміст у зародках у 2–2,5 рази вищий, ніж в ендоспермі.

Таблиця 7.4.

#### *Динаміка загального білка й активність протеолітичних ферментів при формуванні насіння кукурудзи гібриду Дніпровський 126ТВ (за Є. М. Макрушиною, І. М. Залєвською, Нгуєн Тхань Тху, 2002)*

| Частина зернівки                                      | Фази формування насіння |                 |                       |                   |                  |
|-------------------------------------------------------|-------------------------|-----------------|-----------------------|-------------------|------------------|
|                                                       | початкова               | молочний стан   | молочно-восковий стан | воскова стиглість | тверда стиглість |
| Білок, % на суху речовину                             |                         |                 |                       |                   |                  |
| Ціла зернівка                                         | $7 \pm 0,10$            | $9,1 \pm 0,12$  | $15,3 \pm 0,75$       | $11,9 \pm 0,51$   | $11,5 \pm 0,33$  |
| Зародок                                               | —                       | $16,6 \pm 0,27$ | $19,4 \pm 0,09$       | $17,0 \pm 0,84$   | $16,2 \pm 0,10$  |
| Ендосперм                                             | —                       | $7,0 \pm 0,17$  | $10,0 \pm 0,23$       | $7,3 \pm 0,14$    | $7,5 \pm 0,17$   |
| Активність ферментів, ум. од./г сух. реч. за 1 годину |                         |                 |                       |                   |                  |
| Ціла зернівка                                         | $9,11 \pm 0,0$          | $7,0 \pm 0,17$  | $4,32 \pm 0,16$       | $1,82 \pm 0,12$   | $0,02 \pm 0,001$ |
| Зародок                                               | —                       | $8,29 \pm 0,23$ | $5,52 \pm 0,15$       | $2,39 \pm 0,11$   | $0,05 \pm 0,006$ |
| Ендосперм                                             | —                       | $4,6 \pm 0,06$  | $4,22 \pm 0,06$       | $1,33 \pm 0,11$   | $0,01 \pm 0,002$ |

Активність ферментів у насінні кукурудзи в різні фази його розвитку відбиває загальний рівень метаболізму. На початкових фазах формування насіння має високу вологість, тому всі біохімічні і фізіологічні процеси проходять з високою інтенсив-



ністю. При цьому проходить активний синтез і нагромадження в насінні органічних сполук. У міру дозрівання насіння метаболічна активність як у материнській рослині, так і в самому насінні знижується. Разом з цим зменшується й активність ферментів.

З наведених у таблиці 7.4 даних випливає, що активність протеолітичних ферментів від початку формування насіння кукурудзи до молочного стану досить висока – 9,11–4,32 ум. од. У цей час вологість насіння відповідно складає 80 і 60 %. Починаючи з воскової стиглості, коли вологість насіння знижується до 35 %, активність ферментів різко падає (до 1,82 ум. од.).

Активність протеолітичних ферментів у зародках кукурудзи значно вища, ніж в ендоспермі. Відомо, що метаболічна активність зародкових тканин значно вища, ніж інших частин насіння. Згідно з М. М. Макрушиним (1985), активність ферменту каталази у пшениці складала: у зародках – 42,8, оболонках – 31,7, алеїроновому шарі – 11,8, ендоспермі – 1,7 і в цілій зернівці 4,0 мл  $O_2$ /хв. Установлено також, що у всіх фазах розвитку насіння вологість зародків у порівнянні з ендоспермом вища.

### Динаміка нуклеїнових кислот

Динаміка нуклеїнових кислот при формуванні насіння кукурудзи здійснюється по-різному (табл. 7.5).

У період від початку формування до фази молочного стану в цілих зернівках кукурудзи кількість РНК інтенсивно збільшується, потім спостерігається її закономірне зниження. Така ж динаміка РНК відзначена в ізольованих зародках і ендоспермі.

Таблиця 7.5.

### *Динаміка нуклеїнових кислот при формуванні насіння кукурудзи гібриду Дніпровський 126 ТВ (за Є. М. Макрушиною, Нгуєн Тхань Тху, 2000)*

| Частина зернівки        | Фази формування насіння |               |                  |                   |                  |
|-------------------------|-------------------------|---------------|------------------|-------------------|------------------|
|                         | початкова               | молочний стан | молочно-восковий | воскова стиглість | тверда стиглість |
| РНК, мг/г сух. речовини |                         |               |                  |                   |                  |
| Ціла зернівка           | 0,96 ± 0,03             | 2,70 ± 0,10   | 2,16 ± 0,21      | 1,50 ± 0,08       | 1,29 ± 0,06      |
| Зародок                 | –                       | 3,21 ± 0,08   | 3,11 ± 0,07      | 3,01 ± 0,05       | 2,82 ± 0,04      |
| Ендосперм               | –                       | 1,49 ± 0,04   | 0,93 ± 0,04      | 0,72 ± 0,01       | 0,38 ± 0,01      |
| ДНК, мг/г сух. речовини |                         |               |                  |                   |                  |
| Ціла зернівка           | 0,27 ± 0,01             | 0,30 ± 0,01   | 0,40 ± 0,02      | 0,41 ± 0,01       | 0,37 ± 0,01      |
| Зародок                 | –                       | 0,88 ± 0,08   | 0,97 ± 0,03      | 0,97 ± 0,03       | 0,97 ± 0,02      |
| Ендосперм               | –                       | 0,17 ± 0,01   | 0,25 ± 0,01      | 1,24 ± 0,01       | 0,24 ± 0,01      |

Однак вміст РНК у зародках протягом усього процесу формування насіння був вищим, а темпи зниження – нижчими, ніж в ендоспермі.

У динаміці ДНК при формуванні насіння кукурудзи спостерігається інша закономірність: до воскового стану насіння відзначається збільшення вмісту ДНК як у

цілій зернівці, так і в її окремих частинах, після чого він залишається практично стабільним. Нагромадження нуклеїнових кислот тісно зв'язано з інтенсивністю клітинного поділу. М. М. Макрушин, І. Е. Іллі і Н. В. Щербакова (1985) установили, що збільшення числа клітин у зародках пшениці спостерігається до завершення молочно-воскового стану насіння, потім залишається незмінним. Отже, мітоз найбільш активно проходить до цього періоду, що й обумовлює відзначений характер динаміки ДНК, синтез якої передуює кожному клітинному поділу.

### Динаміка загальних ліпідів

Ліпіди як за структурою, так і за функціями відзначаються значною розмаїтістю. Вони разом з білками є структурними елементами біологічних мембран, а також відкладаються в насінні у запас.

Синтез і нагромадження ліпідів у насінні кукурудзи відбувається досить інтенсивно, починаючи від ранніх фаз формування (табл. 7.6).

Так, уже на початку формування в цілих зернівках їх міститься 1,71 %, а у твердій стиглості – 5,85 %. У зародках ліпідів у чотири рази більше, ніж в ендоспермі. Їх динаміка у різних тканинах зернівок різко відрізняється. У зародках від першої до останньої фази ліпідів збільшується на 3,95 %, а в ендоспермі змінюється дуже слабо.

Таблиця 7.6.

### *Динаміка загальних ліпідів при формуванні насіння кукурудзи гібрида Дніпровський 126 ТВ ( % на суху речовину) (за Є. М. Макрушиною, 2001)*

| Частина зернівки | Фази формування насіння |               |                   |                  |
|------------------|-------------------------|---------------|-------------------|------------------|
|                  | початкова               | молочний стан | воскова стиглість | тверда стиглість |
| Ціла зернівка    | 1,71 ± 0,09             | 3,04 ± 0,20   | 5,78 ± 0,20       | 5,85 ± 0,30      |
| Зародок          | –                       | 19,72 ± 1,5   | 21,43 ± 0,9       | 23,67 ± 1,6      |
| Ендосперм        | –                       | 5,6 ± 0,5     | 5,6 ± 0,1         | 5,74 ± 0,2       |

Вміст окремих жирних кислот у насінні кукурудзи і сої неоднаковий (табл. 7.7).

Таблиця 7.7.

### *Вміст жирних кислот у ліпідах насіння кукурудзи і сої, % (за Є. М. Макрушиною, 2001)*

| Жирна кислота | Кукурудза, гібрид Краснодарський 303 ТВ | Кукурудза, лінія W64Т | Соя, сорт Херсонська 908 |
|---------------|-----------------------------------------|-----------------------|--------------------------|
| Пальмітинова  | 19,7                                    | 13,8                  | 18,0                     |
| Стеаринова    | 2,1                                     | 2,1                   | 4,3                      |
| Олеїнова      | 23,0                                    | 26,6                  | 14,0                     |
| Лінолева      | 50,1                                    | 55,4                  | 47,1                     |
| Ліноленова    | 1,3                                     | 1,0                   | 13,7                     |
| Бегенова      | 2,0                                     | 0,7                   | 1,2                      |

У ліпідах насіння різних генетичних форм кукурудзи і сої переважають лінолева (47,1–55,4 %) і пальмітинова (13,8–19,7 %) жирні кислоти. На відміну від кукурудзи, у сої значна кількість (13,7 %) міститься також ліноленової жирної кислоти. Між гібридом кукурудзи і його материнською лінією за жирнокислотним складом ліпідів різких розходжень не знайдено. Однак у гібрида більше міститься пальмітинової, а в лінії – лінолевої жирних кислот.

Як запасні речовини, ліпіди мають деякі особливості в порівнянні з вуглеводами і білками: вони не розчиняються у воді і клітинному соку, тому не змінюють істотно фізико-хімічні властивості цитоплазми, а також не вступають ні в які реакції у водному середовищі. Отже, ліпіди є більш стабільним джерелом поживи при проростанні насіння.

### Динаміка вуглеводів при формуванні насіння

Дослідженнями М. М. Макрушина (1985) встановлено закономірне збільшення вмісту крохмалю в міру дозрівання насіння пшениці; в насінні щуплому, недоспілому його було 50,7 %, а в зрілому, добре виповненому – 65,8 %.

Поряд з нагромадженням крохмалю при формуванні насіння спостерігається зменшення вмісту редукуючих цукрів (табл. 7.8).

Таблиця 7.8.

### *Динаміка редукуючих цукрів у процесі формування насіння кукурудзи гібриду Дніпровський 126 ТВ, % на суху речовину (за Є. М. Макрушиною, 2003)*

| Частина зернівки | Фази формування насіння |               |                   |                  |
|------------------|-------------------------|---------------|-------------------|------------------|
|                  | початкова               | молочний стан | воскова стиглість | тверда стиглість |
| Ціла зернівка    | 9,09 ± 0,7              | 7,84 ± 0,7    | 8,24 ± 0,5        | 6,18 ± 0,6       |
| Зародок          | –                       | 19,76 ± 1,6   | 15,08 ± 0,7       | 14,76 ± 1,2      |
| Ендосперм        | –                       | 6,81          | 4,30 ± 0,3        | 3,35 ± 0,3       |

Зниження процентного вмісту редукуючих цукрів при дозріванні насіння обумовлюється двома факторами. По-перше, частина цукрів перетворюється в крохмаль; по-друге, за рахунок зростання темпів нагромадження крохмалю при дозріванні насіння знижується процентний вміст цукрів.

Активність ферменту амілази при формуванні насіння кукурудзи закономірно знижувалася і складала в цілій зернівці: на початку формування – 0,034 ± 0,001; у молочному стані – 0,023 ± 0,03; у восковій стиглості – 0,011 ± 0,02 мг/год./мл. У зародках амілаза була активнішою, ніж в ендоспермі.

Фермент амілаза відноситься до класу гідролаз, він каталізує розпад крохмалю. Динаміка амілази при формуванні насіння становить інтерес, насамперед, тому, що гідролази можуть діяти в зворотному напрямку, супроводжуючи синтез складних речовин з мономерних компонентів. Важливим при цьому є те, що з активністю амілази при формуванні насіння зв'язане нагромадження крохмалю: при більш низькому рівні її активності менше крохмалю буде піддаватися гідролізу, отже, більше його буде відкладатися в запас.

### 7.12.6. Взаємодія вегетативних і репродуктивних органів у процесі формування насіння

Вегетативні органи рослин відіграють важливу роль у синтезі і нагромадженні запасних речовин у плодах і насінні. Установлено, що більша частина білка в насінні (близько 2/3) синтезується в результаті реутилізації азотистих речовин вегетативних органів, де вони нагромадилися до початку наливу насіння.

Різні органи відіграють неоднакову роль у постачанні насіння, що формується, азотистими речовинами. У дослідях із пшеницею встановлено, що з усього азоту, що надходить у насіння з вегетативних органів, на листки припадає близько 50 %, на стебла – 20–30, на корені – 10–30 %, елементи суцвіття дають 10–15 % (О. М. Павлов, 1984). Вегетативні органи є основним джерелом також вуглеводів для синтезу в зернінках крохмалю. Якщо врахувати втрати на дихання, то реальний внесок листя у нагромадження в насінні вуглеводів складає 110–120 % їхньої загальної кількості в зерні (А. М. Соболев, 1982; О. М. Павлов, 1984).

Значна роль у формуванні насіння належить атрагуючій здатності колосу, тобто залученню метаболітів з вегетативних органів для власного формування. Колосові, квіткові луски й ості поряд з високою фотосинтетичною діяльністю активніше використовують мономерні речовини інших органів для синтезу запасних речовин насіння. У сортів з підвищеною атрагуючою здатністю вища транспірація за рахунок добре розвинутих колоскових, квіткових лусок і остей.

Характер пересування речовин після скошування рослин добре ілюструється результатами досліджень, проведених у Львівському сільськогосподарському інституті з озимою пшеницею в контрольованих умовах, створюваних у штучних кліматичних камерах із застосуванням ізотопу  $^{32}\text{P}$  (табл. 7.9).

Таблиця 7.9.

**Вплив строків збирання й умов дозрівання на формування насіння озимої пшениці (за М. М. Макрушиним, 1985)**

| Строки збирання                      | Умови дозрівання рослин після скошування     |                     |                             |                                 |
|--------------------------------------|----------------------------------------------|---------------------|-----------------------------|---------------------------------|
|                                      | обмолот і виділення зародків в день збирання | в снопиках у валках | в снопиках у вологій камері | в снопиках у сушувальній камері |
| <b>Маса 1000 насінин, г</b>          |                                              |                     |                             |                                 |
| Кінець формування зернівки в довжину | 15,4                                         | 18,5                | 19,4                        | 14,6                            |
| Молочний стан                        | 25,2                                         | 26,8                | 30,6                        | 24,5                            |
| Тістоподібний стан                   | 35,6                                         | 37,9                | 38,3                        | 34,9                            |
| Середина воскової стиглості          | 41,9                                         | 41,4                | 43,0                        | 41,1                            |
| Тверда стиглість                     | 41,7                                         | 40,9                | 42,0                        | 41,9                            |
| <b>Маса 1000 зародків, г</b>         |                                              |                     |                             |                                 |
| Кінець формування зернівки в довжину | 0,500                                        | 0,760               | 0,863                       | 0,650                           |

Продовження табл. 7.9.

| Строки збирання              | Умови дозрівання рослин після скошування     |                     |                             |                                 |
|------------------------------|----------------------------------------------|---------------------|-----------------------------|---------------------------------|
|                              | обмолот і виділення зародків в день збирання | в снопиках у валках | в снопиках у вологій камері | в снопиках у сушувальній камері |
| <b>Маса 1000 зародків, г</b> |                                              |                     |                             |                                 |
| Молочний стан                | 0,720                                        | 0,946               | 1,080                       | 0,897                           |
| Тістоподібний стан           | 1,154                                        | 1,122               | 1,313                       | 1,215                           |
| Середина воскової стиглості  | 1,301                                        | 1,282               | 1,438                       | 1,289                           |
| Тверда стиглість             | 1,318                                        | —                   | —                           | —                               |

При дозріванні скошених рослин у вологій камері (температура – 17 °С, відносна вологість повітря – 90 %) вегетативна маса підсихала повільно, що сприяло більш тривалому відтоку пластичних речовин зі стебла і листків у зерно. Маса 1000 насінин в таких умовах була найвищою при всіх строках збирання. При дозріванні в сушувальній камері (температура 32 °С, вологість 46–50 %) маса 1000 насінин не збільшувалася, а навіть знижувалася в порівнянні з контролем (обмолот у день збирання).

Це пояснюється тим, що різниця у швидкості висихання насіння при суховії і у вологій камері була незначною, у той час як стебла при суховії висихали дуже швидко. У цьому випадку відтік речовин зі стебел швидко припинявся, а зерно, будучи досить вологим, витрачало суху речовину на дихання. В полі у валку пересування речовин із соломи в зерно обумовлюється природними факторами: атмосферними опадами, температурою повітря і наявністю вітру. Нижча температура, зміна дня на прохолоднішу ніч і періодичне зволоження соломи дощами і росами сприяють відтоку пластичних речовин з вегетативних органів у зерно.

Надходження речовин у зернівку продовжується аж до середини воскової стиглості (вологість 30–27 %). Отже, цей час необхідно віднести до оптимального строку початку роздільного збирання колосових рослин. Більш раннє збирання приводить до недобору врожаю. Завершувати скошування у валки необхідно наприкінці воскової стиглості при вологості зерна 23–22 %.

У нагромадженні речовин зародком відзначаються такі ж закономірності, як і при формуванні зернівки в цілому, причому збільшення маси зародків мало місце також і при дозріванні рослин при суховії, що вказує на активне використання ними запасних речовин ендосперму. Цьому сприяють вища вологість ембріональних тканин (75–40 % при різних строках збирання) у порівнянні з ендоспермом (59–35 % у ті ж строки збирання).

Якщо нагромадження речовин у зародку продовжується аж до кінця воскової стиглості зерна, то кількість клітин у ньому вже після тістоподібного стану не змінюється. У залежності від умов дозрівання маса зародків варіювала в значних межах, однак число клітин у них також практично не змінювалося (табл. 7.10).

Таблиця 7.10.

**Число клітин в осовій частині зародка в залежності від фаз розвитку та умов дозрівання насіння озимої пшениці сорту Миронівська 808, тис. шт. (за М. М. Макрушиним, 1985)**

| Строк збирання                       | Умови дозрівання                                                  |                             |                           |
|--------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|
|                                      | обмолот та ізолювання зародків у день збирання насіння (контроль) | дозрівання у вологій камері | дозрівання у сухій камері |
| Кінець формування зернівки в довжину | $58 \pm 7$                                                        | $167 \pm 7$                 | $114 \pm 6$               |
| Молочний стан                        | $147 \pm 3$                                                       | $181 \pm 3$                 | —                         |
| Тістоподібний стан                   | $256 \pm 1$                                                       | $244 \pm 6$                 | $268 \pm 4$               |
| Воскова стиглість                    | $253 \pm 5$                                                       | $236 \pm 5$                 | $251 \pm 1$               |
| Тверда стиглість                     | $255 \pm 2$                                                       | $237 \pm 3$                 | $246 \pm 2$               |

Співвідношення вегетативної маси і маси насіння рослини в значній мірі визначає їх білковість. Як правило, у високобілкових сортів пшениці на одиницю маси насіння припадає більше вегетативної частини. О. М. Павлов (1984) повідомляє, що основним фактором, який визначає рівень нагромадження білка в насінні, є кількість азоту в рослині, що приходить на одиницю маси зерна, назване **показником забезпеченості зерна азотом**.

Між співвідношенням розвитку кореневої системи і надземної маси існує тісний взаємозв'язок. М. М. Макрушин (1985) установив, що при збільшенні площі живлення число корінців на одну рослину зростає. Однак при цьому значно підсилюється кущіння рослин, утворюється підгін з неповноцінними зернівками, що приводить до зниження маси 1000 насінин та погіршення їх біологічних властивостей. Причина полягає в тому, що при збільшенні загальної кількості корінців, що приходить в цілому на рослину при більшій площі живлення, їх число в перерахунку на окремі стебла і насіння зменшується, що обумовлює зниження забезпеченості останніх вологою й елементами живлення (табл. 7.11). Тому краще насіння одержують при оптимальних площах живлення рослин.

Таблиця 7.11.

**Відносний розвиток кореневої системи та надземних органів рослини при різних способах посіву озимої пшениці сорту Миронівська 808**

| Спосіб посіву                | Число корінців |             |                      |
|------------------------------|----------------|-------------|----------------------|
|                              | на 1 рослину   | на 1 стебло | на 10 зерен у колосі |
| Звичайний рядковий           | 38,3           | 11,9        | 3,8                  |
| Широкорядний                 | 44,2           | 9,6         | 2,9                  |
| По 1 зерну на площу 30x20 см | 126,1          | 7,7         | 2,7                  |



### 7.13. Фізіологія спокою і проростання насіння

#### 7.13.1. Типи спокою насіння і фактори, що їх обумовлюють

В еволюції рослин насіння являє собою найважливіший, а в більшості випадків – єдиний засіб збереження в природі видової розмаїтості. У рослин у зв'язку з цим виникло багато пристосувальних властивостей, одною з яких є здатність насіння знаходитися в стані **спокою**, що дає йому можливість тривалий час зберігати життєздатність. При припиненні дії факторів спокою насіння проростає і утворює нове покоління рослин.

Спокій насіння відноситься до завершальної фази ембріонального періоду онтогенезу. Основним біологічним процесом, що спостерігається при органічному спокої насіння, є його *фізіологічне дозрівання*, унаслідок якого відбуваються структурні та біохімічні перетворення і насіння набуває здатності до активного проростання. Цей процес може здійснюватися в дозбиральний період на материнській рослині (часто спостерігається у озимих), при зберіганні (у ярих) і навіть у ґрунті після посіву (у женьшеня).

Спокій буває змушеним і органічним. **Причиною змушеного спокою** є різні фактори зовнішнього середовища, що перешкоджають проростанню, найчастіше несприятлива температура чи нестача вологи.

При органічному спокої насіння в зрілому стані не здатне проростати навіть при сприятливих умовах. Затримка проростання при цьому викликається властивостями зародка чи тканин, що оточують його, а саме: ендосперму, насінної шкірки, а також оплодня. Усі прояви органічного спокою поділяють на три групи: екзогенний, ендогенний і комбінований.

**Екзогенний спокій.** *Фізичний екзогенний* спокій обумовлений водонепроникністю насінної шкірки, що має розвинуту кутикулу і шар палісадних клітин. Таке насіння називається твердим (люпин, люцерна, лядвинець та ін.).

*Механічний екзогенний* спокій зв'язується з механічною перешкодою проростання, створюваною оплоднем чи його внутрішньою частиною (шкаралупа ліщини, кісточки багатьох плодів). Видалення шкаралупи прискорює проростання насіння.

*Хімічний екзогенний* спокій викликається інгібіторами, що містяться в насінні і запобігають його проростанню в несприятливих умовах. У числі інгібіторів оплодня такого насіння виявлені різні фенольні сполуки – саліцилова, оксibenзойна, коричнева, а також абсцизова кислоти. Видалення оплодня чи промивання плодів забезпечує активне проростання насіння. Спостерігається у буряка, ясена тощо.

**Ендогенний спокій.** *Морфологічний ендогенний* спокій обумовлений недорозвиненістю зародка. Насіння може проростати тільки після завершення розвитку ембріона. Зазначеному процесу сприяє тепла стратифікація, яка може тривати кілька місяців. Розповсюджений у буряка, ясена й ін.

*Фізіологічний ендогенний* спокій обумовлений зниженою активністю зародка, що у сполученні з погіршенням газообміну покривів створює фізіологічний механізм гальмування проростання насіння. Фізіологічний спокій поділяється на три типи: неглибокий, глибокий і проміжний.

*Неглибокий* спокій виявляється в тимчасовій затримці проростання чи зниженні схожості. Він характерний для багатьох культурних рослин (пшениця, ячмінь, соя, салат і ін.). Зберігання такого насіння, пророщення в умовах змінних температур і дія світла при набряканні сприяють припиненню спокою. Активізують проростання насіння також пошкодження покривів насіння й обробка цитокінінами, гіберелінами, тіосечовиною й іншими речовинами.

*Глибокий* спокій відрізняється тим, що зародок хоча і рухає в ріст, але проростання проходить уповільнено і ненормально. Спокій знімається лише при тривалій холодній стратифікації насіння. Характерний для багатьох плодових і деяких трав'янистих рослин.

При *проміжному* спокої, на відміну від глибокого, вилучені з насіння зародки проростають активніше, однак з частими аномаліями. Активізується проростання насіння при тривалій стратифікації, сухому зберіганні й обробці гіберелінами.

### 7.13.2. Фактори порушення спокою насіння

**Структурні, чи механічні.** У більшості культурних рослин спокій насіння знімається в процесі післязбирального дозрівання. У деяких видів природне фізіологічне дозрівання протікає протягом тривалого часу, що утруднює вирощування рослин. Для зняття спокою використовують структурні, фізичні і хімічні фактори впливу на насіння.

До **структурних, чи механічних**, прийомів стимулювання проростання відносяться скарифікація, імпація, локальне ушкодження покривів насіння, препарування оболонки, відчуження зародків. При цьому полегшується доступ води і кисню до зародка, до того ж проростаючий зародок ізолюється від дії ендогенних факторів спокою, у першу чергу інгібіторів.

*Скарифікація*, тобто механічне пошкодження водонепроникних покривів насіння, проводиться вручну чи за допомогою спеціальних механізмів. В останньому випадку внаслідок механічного впливу знижуються біологічні властивості насіння, частина з нього втрачає життєздатність. Імпація ґрунтується на ударах насіння одне об одне або об стінки судини, в яку насіння поміщене. При цьому порушується шкірка у важливій для проростання частини насіння – в області рубчика, травмування ж самого насіння не спостерігається.

З інших прийомів застосовують наколювання шкірки в області зародка, зняття шкірки і відділення зародків від ендосперму.

Установлено, що зародки озимої пшениці кільчаться при посіві цілого насіння за 24–30 год., зернівок без оболонки – за 19, а ізолювані зародки – через 10–12 год. після поміщення їх у вологе середовище (М. М. Макрушин, О. А. Капиця, 1973).

**Фізичні фактори порушення спокою насіння.** *Температура.* Впливає як на первинний, так і на вторинний спокій. Виводити насіння зі стану спокою можна як підвищеними, так і зниженими температурами чи їх поперемінною дією. Особливість насіння, що потребує дії низьких температур, полягає в тому, що мобілізація запасних поживних речовин і проростання розділені в часі: гідроліз білків і жирів передують зрушенню зародків у ріст. Температурні ж оптимуми обох процесів у більшості випадків різні.

Найбільш розповсюдженою термічною обробкою насіння деревних і деяких овочевих і лікарських рослин є **холодна стратифікація**. Залежно від місця вирощування насіння умови стратифікації неоднакові. Так, стратифікація насіння північної репродукції проходить найбільш успішно при 0–3 °С, насіння більш південного походження може вийти зі стану спокою при температурі 5–7 °С (М. Г. Ніколаєва, С. Ф. Лящук, 1981).

Насіння коріандру відразу після збирання має схожість від 2 до 30 %. І лише через 80–105 днів після збирального дозрівання вона досягає максимуму – 85–93 % (Р. Ю. Шабанов, 2003). Насіння ярої пшениці сорту Дублянка 4 при збиранні мало схожість 54 %, а через 6 місяців зберігання – 95 % (М. М. Макрушин, 1962).

Озимі злаки мають короткий період фізіологічного дозрівання насіння, однак в умовах прохолодної погоди при їх формуванні на материнській рослині виявляють знижену лабораторну схожість при високій життєздатності. Для визначення справжньої схожості необхідно вивести насіння з неглибокого спокою. Це досягається дією змінних температур на набрякле насіння. При нижчих (10–15 °С) температурах насіння витримують протягом 16 годин, а при вищих (20 °С) – 8 годин. Даний метод широко розповсюджений у практиці насінного контролю.

При обігріві насіння протягом 1 годин при 60 °С його схожість підвищувалася. Однак сушіння насіння озимої вики при 40 °С приводила до збільшення твердонасінності більш ніж у 3 рази порівняно із сушінням при 20 °С (Л. А. Пельцих, І. Л. Пельцих, 1980). Обігрів насіння кавуна сорту Таврійський в умовах степового Криму при температурі 50 °С на протязі 4 год. підвищив дружність сходів на 41 % (М. М. Макрушин, 1985).

*Вода.* Найважливіша умова й у більшості випадків лімітуючий фактор проростання насіння. Однак надлишок вологи, як правило, негативно впливає на нього. Перебування у воді несприятливо позначається на проростанні насіння більшості великоплідних видів бобових. Надлишок води між сім'ядолями тіснить осьові органи зародків, крім того, пухирці повітря і кисень, що потрапляють з водою при замочуванні насіння, збільшують ці ушкодження. Насіння різних рослин має певний оптимум вологи для набрякання і проростання.

*Склад газового середовища.* Для початку проростання насіння кисень потрібний в дуже малих кількостях, тому вважається, що цей елемент діє не як фактор порушення спокою насіння, а для його індукції. Погіршення аерації під час перерви стратифікації перешкоджає індукуванню вторинного спокою насіння. У той же час підвищення концентрації діоксиду вуглецю при достатньому вмісті в атмосфері кисню не перешкоджає виникненню в насінні вторинного спокою. Підвищені концентрації CO<sub>2</sub> можуть порушити спокій насіння різних видів. Занадто високий вміст CO<sub>2</sub> може сильно сповільнити і навіть призупинити ріст після наклёвування зародка.

У Московській сільськогосподарській академії імені К. А. Тімірязєва розроблено метод передпосівної обробки насіння, що полягає у витримуванні їх у воді, яка постійно аерується киснем чи повітрям. Він одержав назву **“барботування”** (П. Ф. Коненков, В. Н. Губкін, 1986).

*Світло.* Фітохром контролює проростання насіння і цвітіння, прискорюючи каталітичний розпад полісахаридів, ліпідів і білків.

**Вплив хімічних факторів на спокій насіння.** Проростання насіння регулюється фітогормонами. *Гіберелінова кислота* стимулює проростання насіння, що знахо-

диться в ендогенному фізіологічному спокої, і в меншому ступені впливає на екзогенний спокій. Гібереліни виявляють здатність стимулювати дорозвиток зародку в насінні, що знаходиться в морфологічному спокої. Найважливіша ланка механізму дії гіберелінів у проростаючому насінні – стимуляція активності гідролітичних ферментів у щитку і алеїроновому шарі.

*Цитокініни* сприяють проростанню світлочутливого насіння у темряві, інактивують інгібуючу дію абсцизової кислоти на насіння і зародки (М. Г. Ніколаєва, 1982).

*Абсцизова кислота* виявляє гальмуючий вплив на проростання спочиваючого насіння. В міру виходу зі стану спокою у насіння проявляється здатність інактивувати дію екзогенної і знижувати вміст ендогенної абсцизової кислоти.

Різні фізіологічно активні речовини діють на спокій чи проростання насіння взаємозалежно. За А. А. Каном, гормональна регуляція спокою і проростання насіння здійснюється при комплексній дії гіберелінів, цитокінінів та інгібіторів (табл. 7.12).

Таблиця 7.12.

**Схема гормонального контролю спокою і проростання насіння**

| Гормональна ситуація | Наявність фітогормонів та інгібіторів у насінні |            |            | Стан насіння |
|----------------------|-------------------------------------------------|------------|------------|--------------|
|                      | Гібереліни                                      | Цитокініни | Інгібітори |              |
| 1                    | +                                               | +          | +          | Проростання  |
| 2                    | +                                               | +          | –          | Проростання  |
| 3                    | +                                               | –          | +          | Спокій       |
| 4                    | +                                               | –          | –          | Проростання  |
| 5                    | –                                               | –          | –          | Спокій       |
| 6                    | –                                               | –          | +          | Спокій       |
| 7                    | –                                               | +          | –          | Спокій       |
| 8                    | –                                               | +          | +          | Спокій       |

Проростання насіння у всіх ситуаціях (1, 2, 4) обумовлюється обов'язковою присутністю ендогенних гіберелінів. Спокій же відзначається або при відсутності останніх, або при одночасному вмісті і гіберелінів, і інгібіторів. Причому інгібітори здатні придушувати дію лише одного із стимулюючих факторів (3, 8).

## 7.14. Фізіологія проростання насіння

### 7.14.1. Фази проростання насіння

*Проростання насіння* – це приведення осьової частини зародка в стан безперервного росту, що припиняється в період спокою, і продовження реалізації генетичної програми, закладеної в зиготі. При проростанні насіння виділяють наступні фази.

*Поглинання води* – сухе насіння, що знаходиться в стані спокою, поглинає воду з повітря чи якого-небудь субстрату до настання критичної вологості. Цей параметр складає для проса 25 %, кукурудзи – 44, пшениці – 40, гречки – 47, ячменю – 48, соняш-

нику – 57, жита – 58, вівса – 60, вики – 75, квасолі – 104, гороху, бобів – 107, цукрового буряка – 120 % на повітряно-суху масу насіння. Основу фази водопоглинання складають фізико-хімічні явища, сорбція, однак при цьому відбуваються деякі біохімічні перетворення, зв'язані з включенням у структуру кислот додаткових молекул води.

*Набрякання* починається, коли насіння досягає вологості вище критичної. За рахунок води, що надходить, активізується життєдіяльність клітин, їх ферментативні системи переходять в активний стан, підсилюються гідролітичні процеси, відбувається перебудова колоїдів, сильно збільшується **дихальний коефіцієнт**.

При проростанні насіння утворюється молода рослина – проросток, який складається з ростка та первинних корінців.

*Ріст первинних корінців* відзначається з моменту поділу їх клітин. Морфологічно він фіксується з появою над оболонкою насіння первинного корінця, тобто при кільченні. При цьому ріст корінця забезпечується в основному за рахунок власних речовин зародка.

*Розвиток ростка* починається з його появи і відбувається за рахунок використання запасних речовин ендосперму (гетеротрофна ендоспермальна фаза живлення). Завершується ця фаза з появою у паростка сформованого колеоптиля (у злаків) чи бруньочки (в інших рослин).

*Становлення проростка* – заключна фаза проростання насіння, продовжується до переходу його до повного автотрофного живлення.

Приведена класифікація розглядається з агрономічної точки зору, її використання дозволяє давати оцінку насінню, яке найбільш відповідає виробничим цілям.

#### **7.14.2. Утилізація загальних білків і активність протеолітичних ферментів при проростанні насіння**

Життєздатне, фізіологічно зріле насіння проростає при мінімальній кількості води, тепла і кисню. При попаданні насіння у таке середовище клітини насичуються водою і киснем, що служить пусковим механізмом для початку активного функціонування важливих органел клітини – мітохондрій – як генераторів клітинної енергії. З надходженням у сухе насіння води ферменти, ауксини і вітаміни, що знаходяться в недіяльній формі, переходять в активний стан.

Схема біологічних процесів, що ведуть до проростання насіння, така: при надходженні води в насіння активується в першу чергу механізм синтезу білків і сумарного окисного метаболізму. Причому окисні і відновні процеси відбуваються синхронно. Посередниками біохімічних реакцій, що обумовлюють проростання насіння, є гормони.

Перші процеси в зародку, що проростає, здійснюються за рахунок речовин, що містяться в самому зародку. Початкове розчинення амілазою крохмальних зерен ендосперму, за свідченням Ю. Сакса, відбувається в той період, коли корінець пшениці вже досягає 1 см, що відповідає 2–3-му дню проростання. Ця закономірність підтверджується М. М. Макрушиним (1985), який установив явище автономного живлення зародка на початку проростання насіння. Як уже вказувалось (розділ 7.1), автором виділено **гетеротрофну ембріональну і гетеротрофну ендоспермальну стадії проростання насіння**.

Первинним джерелом енергії на початку проростання насіння є гідроліз запасних білків, який каталізується дією декількох протеолітичних ферментів (С. М. Брей, 1986).

Перетворення білків при проростанні насіння здійснюється в кілька етапів. Спочатку відбувається їх мобілізація, що супроводжується конформаційною перебудовою білкових молекул з наступним гідролізом поліпептидних ланцюгів. При цьому підвищується їх розчинність. Потім починається безпосередній розпад білків до низькомолекулярних пептидів і амінокислот. Останні використовуються для синтезу нових білкових молекул чи піддаються наступним перетворенням з виділенням енергії (А. Д. Шутов та ін., 1981). Запасні білки часто містять значну кількість амінокислот, необхідних для початку проростання насіння.

У бобових рослин запасні білки і продукти їх розпаду – амінокислоти піддаються значним перетворенням ще до переміщення із сім'ядоль у проростки, що розвиваються. У злаків запасні білки гідролізуються до амінокислот, які транспортуються в частину проростка, що росте.

Загальна схема розпаду запасних білків при проростанні насіння представлена С. М. Бреєм (рис. 7.21).

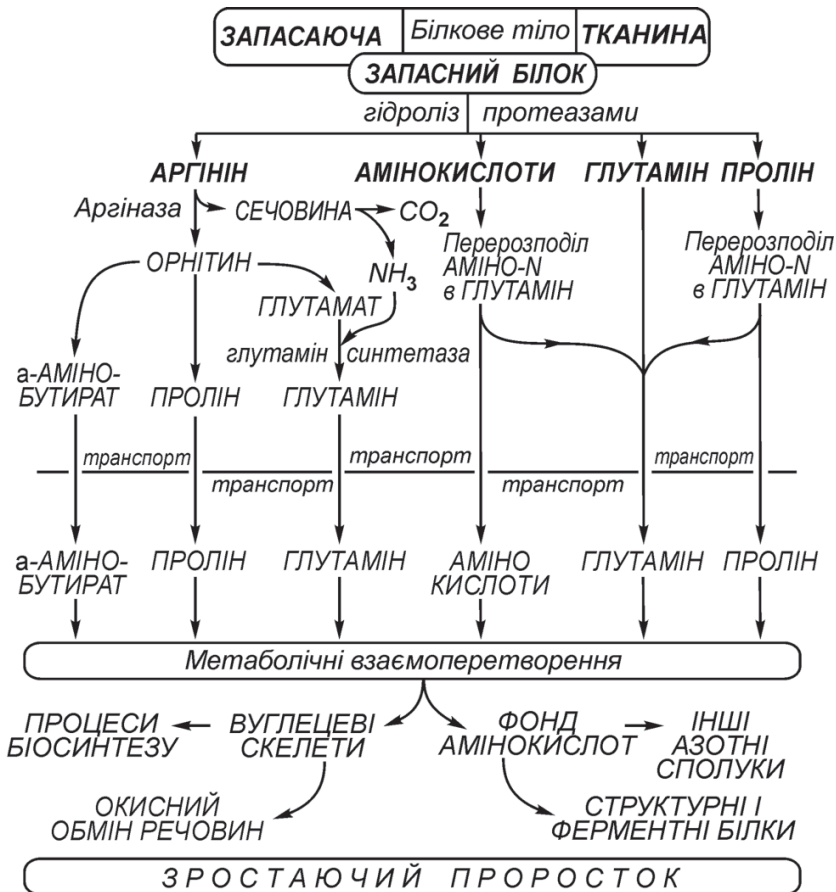


Рис. 7.21. Розпад запасних білків при проростанні насіння (за С. М. Бреєм, 1986).



У процесі гідролізу білків протеазами утворюються амінокислоти, що служать джерелом вуглецю й азоту для синтезу білків і інших азотистих сполук у клітинах проростка, що розвивається. У тканинах проростка є всі необхідні ферменти, щоб забезпечити метаболічне взаємоперетворення амінокислот шляхом переамінування і дезамінування й у такий спосіб створити фонд амінокислот, що відповідає потребам рослини на даному етапі її розвитку.

Центром синтезу ферментів у насіння злакових є щиток зародка (сім'ядоля). Синтез амілаз, ліпаз і протеаз у щитку активується при набряканні насіння, що й забезпечує утилізацію крохмалю, ліпідів і білків, які містяться в ендоспермі й алеїроновому шарі.

У спільних дослідженнях Кримського державного агротехнологічного університету і Сімферопольського національного університету ім. В. І. Вернадського (Є. М. Макрушина, І. М. Залевська, Н. Т. Тхань Тху, 2002) простежений характер утилізації білка й активність протеолітичних ферментів при проростанні насіння різних гібридів кукурудзи. Установлено, що протягом 8 діб пророщення насіння вміст білка в ендоспермі закономірно знижувався: у гібриду Дніпровський 126 ТВ із 8,61 % у сухому стані до 2,2 % наприкінці досліду (рис. 7.22).

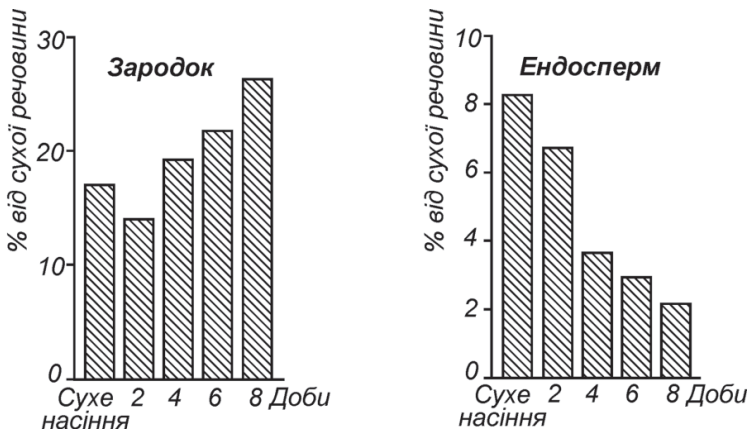


**Рис. 7.22.** Динаміка загального білка при проростанні насіння кукурудзи гібриду Дніпровський 126 ТВ (за Є. М. Макрушиною, 2002).

Як уже відзначалося, синтез і активація ферментів під час проростання насіння злаків відбувається в сім'ядолі – щитку зернівки. Вони проникають в ендосперм і каталізують гідроліз запасних речовин – білка, крохмалю, ліпідів. Продукти гідролізу – мономери високомолекулярних сполук – мігрують у зародок, забезпечуючи процес його проростання.

Зовсім інша закономірність спостерігається при проростанні насіння у тканинах зародка і зростаючого проростка. На першому етапі проростання вміст білка у проростку помітно знижується – із 17,45 % у сухому зародку до 15,35 % у 2-добовому проростку. Далі відзначалося досить інтенсивне нагромадження білка в тканинах проростка – до 29,85 % наприкінці досліду.

Зниження вмісту білка в зародку на початку проростання можна пояснити в такий спосіб. М. М. Макрушин (1985) установив, що під час проростання насіння пшениці живлення зародків протягом 12–14 год. відбувається лише за рахунок власних енергетичних матеріалів, про що свідчить зменшення їхньої маси. Потім спостерігається збільшення маси зародків, що проростають, за рахунок надходження речовин з ендосперму. Згідно *J. Suzliffe* (1977), запаси амінокислот, цукрів і органічних кислот, що містяться в зародку, використовуються ним протягом 10–20 годин. Пересування речовин з ендосперму в зародок починається через 36–48 год. від початку проростання (*J. Dale et al.*, 1974).

Під час проростання насіння запасні білки розпадаються під дією декількох груп протеолітичних ферментів до низькомолекулярних пептидів і амінокислот. При цьому протеїнази каталізують процес конформаційної перебудови молекули білка до здійснення гідролізу поліпептидних ланцюгів. Пептидази ж супроводжують гідролітичне розщеплення поліпептидів і дипептидів до вільних амінокислот.

У досліді з насінням кукурудзи протягом 8 діб пророщування активність протеолітичних ферментів як в ендоспермі, так і в зародках значно змінювалася (рис. 7.23).

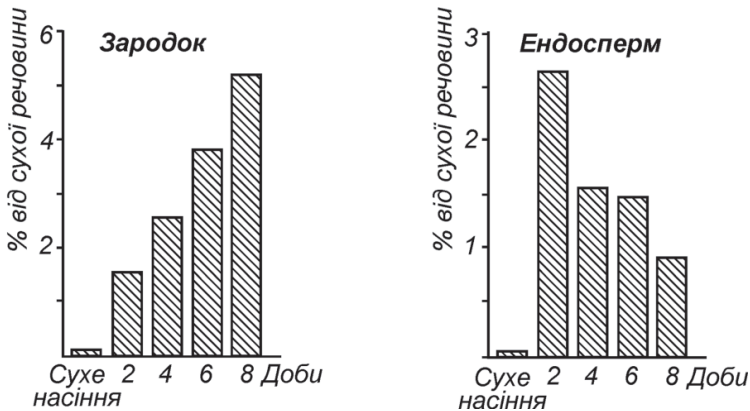


**Рис. 7.23.** Активність протеолітичних ферментів при проростанні насіння кукурудзи гібрида Дніпровський 126 ТВ (за Є. М. Макрушиною, 2002).

За перші 2 доби проростання активність ферментів в ендоспермі підвищилась з 0,022 умов. од. у сухому стані до 2,71 умов. од. після набрякання. Надалі до 6 доби пророщування ферментативна активність ендосперму була досить високою, а через дві наступних доби знизилася більш ніж у 2 рази. Крива мінливості активності ферментів збігається з динамікою білка в ендоспермі під час проростання насіння.

У проростках протеолітична активність ферментів протягом усього періоду проростання, як і вміст білка, закономірно зростала.

### 7.14.3. Утилізація вільних амінокислот при проростанні насіння

При проростанні насіння запасні білки під дією протеолітичних ферментів піддаються гідролітичному розпаду з утворенням амінокислот, що є джерелом вуглецю й азоту для синтезу нових білків і інших азотистих сполук у клітинах проростка, що розвивається (С. М. Брей, 1986).

Є. М. Макрушина зі співробітниками (2004) на прикладі кукурудзи показала значну мінливість вільних амінокислот при проростанні насіння.

У зародках сухого насіння амінокислот містилося: *Асп* – 39,5; *Тре* + *Сер* – 19,3; *Глу* – 48,3; *Ала* – 35,1; *Вал* + *Мет* – 178,7; *Іле* + *Лей* – 8,5; *Тир* – 8,8; *Фен* – 9,4; *Гіс* – 7,2; *Ліз* – 6,4, сумарно – 202,2 мг/100 м сухої речовини.

У сухому ендоспермі амінокислот містилося значно менше – від 7,0 *Глу* до 0,94 *Ліз*. Такі амінокислоти як *Тир*, *Фен*, *Гіс*, не виявлені.

У таблиці 7.13 приводиться динаміка амінокислот в ендоспермі і проростках протягом 8 діб пророщення насіння кукурудзи.

Протягом перших двох діб проростання сумарний вміст амінокислот в ендоспермі збільшився з 25,0 мг у сухому стані до 143 мг через 2 доби пророщування. Надалі спостерігалось закономірне зниження вмісту амінокислот в ендоспермі за рахунок міграції їх у проростки, що розвиваються. В останніх протягом чотирьох діб рівень амінокислот зріс у три рази в порівнянні з сухим зародком. Крім міграції з ендосперму, нагромадженню амінокислот у зародку сприяє також гідроліз білків, що містяться в ньому.

Таблиця 7.13.

**Мінливість сумарного вмісту амінокислот  
при проростанні насіння кукурудзи гібриду Дніпровський 126 ТВ  
(за Є. М. Макрушиною та ін., 2003)**

| Частина зернівки | Вміст суми амінокислот, мг/100 м сухої речовини |                            |             |             |             |
|------------------|-------------------------------------------------|----------------------------|-------------|-------------|-------------|
|                  | суха зернівка                                   | через ... діб пророщування |             |             |             |
|                  |                                                 | 2                          | 4           | 6           | 8           |
| Ендосперм        | 25,0 ± 1,45                                     | 143 ± 7,0                  | 50,4 ± 2,33 | 23,3 ± 1,19 | 6,52 ± 0,42 |
| Проростки        | 200 ± 9,2                                       | 352 ± 17,8                 | 614 ± 26,9  | 451 ± 26,9  | 354 ± 14,5  |

У наступний період (6–8 доби) вміст амінокислот значно знижується, оскільки вони вступають у процес синтезу білкових молекул, необхідних для побудови тканин проростка.

Вивчення динаміки амінокислот проводилося при пророщуванні різного за формою насіння кукурудзи: насінини з оптимальною, властивою для даного гібрида формою, середні по ширині, товщині і довжині (ССС) і насінини сильно деформовані (Lat-форма). Відомо, що насіння оптимальної форми має найвищі біологічні властивості. Деформування, відхилення від оптимальної форми, незалежно від того, збільшується чи зменшується при цьому маса зернівки, приводить до погіршення посівних і урожайних властивостей насіння (М. М. Макрушин, 1985).

У процесі проростання насіння з оптимальною формою (типу ССС) амінокислоти поводитися неоднаково (рис. 7.24). За активністю їх можна розділити на три групи. Перша група амінокислот: *Тре*, *Сер*, *Ала*, *Лей*, *Іле*, *Тир*, *Фен*, *Гіс*, *Ліз*. Протягом восьми діб амплітуда їхньої мінливості була неширока – від 12,5 до 37,4 через 2 доби пророщення і від 16,0 до 40,6 мг/100 м сухої речовини через 8 діб пророщення. Мак-

симальний вміст їх було відзначено через чотири доби пророщування, потім вони поступово використовувалися для синтезу білків. Друга група амінокислот – *Асп*, *Глу* і *Вал* – у перші чотири доби пророщування стрімко зростали до 63,2–104,3 мг, а в наступний період різко знижувалися. Це говорить про їх особливу активність у метаболізмі насіння, що проростає.

Найменш мінливою при проростанні насіння кукурудзи була амінокислота метіонін.

У динаміці першої групи амінокислот і метіоніну при проростанні деформованого насіння були виявлені закономірності, аналогічні проростаючому насінню оптимальної форми. Однак рівень *Асп*, *Глу* і *Лей* у проростаючого деформованого насіння був значно нижчим (рис. 7.24, Б). До того ж максимум *Асп* перемістився на шосту добу проростання насіння.

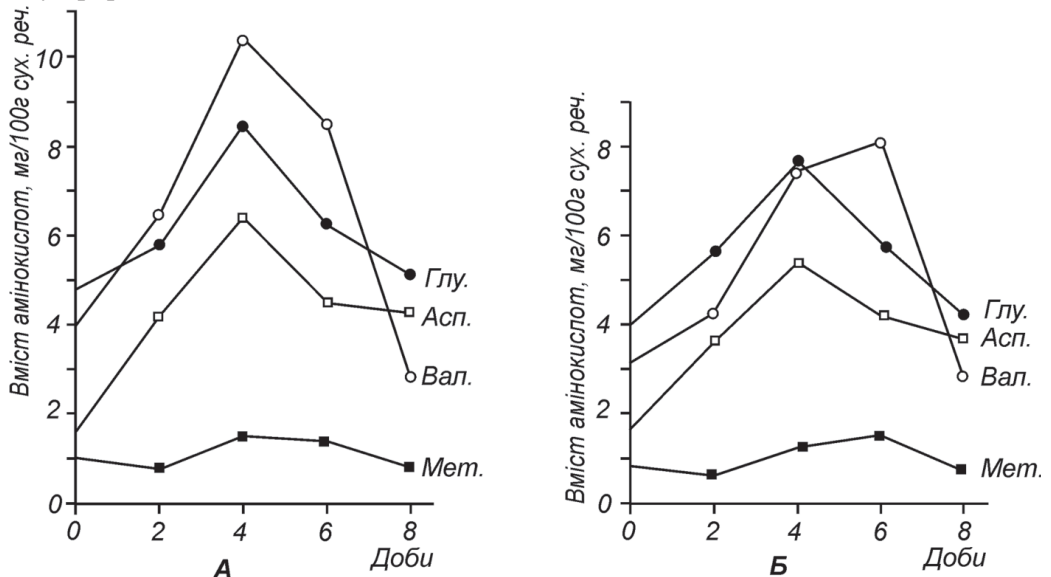


**Рис. 7.24.** Динаміка вільних амінокислот у проростках різного за формою насіння кукурудзи гібрида Дніпровський 126 ТВ:

А – насіння оптимальної форми (ССС); Б – насіння деформоване (Lat-форма) (за Є. М. Макрушиною, Нгуєн Тхань Тху, І. М. Залевською та ін., 2003).

Таким чином, рівні амінокислот *Асп*, *Глу* і *Вал* при проростанні насіння можуть служити тестером їх біологічних властивостей.

#### 7.14.4. Динаміка вмісту нуклеїнових кислот при проростанні насіння

При проростанні насіння вміст нуклеїнових кислот змінюється в широких межах. Відповідно до поширеної в даний час точки зору, обмін нуклеїнових кислот у насінні, що проростає, залежить від інтенсивності процесу обміну білків (С. Ф. Ізмайлов, 1986). Відомо, що як структура, так і біологічні функції білків визначаються складним комплексом процесів реплікації, транскрипції і трансляції.

Вміст нуклеїнових кислот у різних частинах насіння змінюється у значній мірі. Так, у тонконогових (кукурудза, жито) вміст ДНК і РНК в осовій частині зародка

вищий, ніж в ендоспермі (Holdgate, Woodulin, 1965; Ingel et al., 1965). У бобових (горох, арахіс, квасоля), навпаки, сім'ядолі містять ДНК і РНК у значних кількостях (Poulson, Beevers, 1973). Синтез РНК у зародках починається з процесу набрякання насіння. А синтез ДНК – значно пізніше (С. М. Брей, 1986).

О. С. Вечер, О. П. Булко (1985) показали, що вміст нуклеїнових кислот при проростанні насіння у зародках і проростках закономірно збільшується. Так, на четверту добу проростання насіння жита сорту Белта абсолютний вміст РНК у порівнянні із сухим насінням зріс у 2,6 раза, а ДНК – у 3 рази.

При вивченні динаміки вмісту нуклеїнових кислот при проростанні насіння кукурудзи Є. М. Макрушиною зі співробітниками (2002) були отримані наступні результати (табл. 7.14).

Таблиця 7.14.

**Динаміка нуклеїнових кислот при проростанні насіння  
кукурудзи гібрида Дніпровський 126 ТВ, мг/г сухої речовини  
(за Є. М. Макрушиною, 2002)**

| Тривалість проростання<br>насіння, діб | Вміст РНК   |              | Вміст ДНК     |               |
|----------------------------------------|-------------|--------------|---------------|---------------|
|                                        | ендосперм   | проростки    | ендосперм     | проростки     |
| Сухе насіння                           | 0,45 ± 0,01 | 2,92 ± 0,06* | 0,237 ± 0,01  | 0,971 ± 0,020 |
| 2                                      | 0,36 ± 0,01 | 2,79 ± 0,09  | 0,183 ± 0,006 | 1,227 ± 0,032 |
| 4                                      | 0,22 ± 0,01 | 3,11 ± 0,07  | 0,174 ± 0,003 | 1,357 ± 0,021 |
| 6                                      | 0,14 ± 0,01 | 4,06 ± 0,21  | 0,085 ± 0,003 | 1,930 ± 0,032 |
| 8                                      | 0,14 ± 0,01 | 5,69 ± 0,16  | 0,051 ± 0,003 | 2,241 ± 0,031 |

\* у сухому зародку

Як видно з приведених у таблиці даних, кількість РНК в ендоспермі насіння кукурудзи, що проростає, закономірно знижується. У сухому насінні її містилося 0,45, через дві доби пророщування – 0,33 і на восьму добу – лише 0,05 мг/г сухої речовини. Відзначена закономірність підпорядковується загальній схемі перетворення речовин ендосперму при проростанні насіння. На перших етапах проростання активується багато ферментативних систем. Запасні речовини при цьому розпадаються і пересуваються з ендосперму чи сім'ядолі в осові органи зародка, що розвивається (К. Н. Данович та ін., 1982). РНК у ендоспермі при набряканні насіння гідролізується до мономерних одиниць, які транспортуються в зростаючий проросток, де знову з'єднуються в молекулу РНК. Цей процес здійснюється одночасно із синтезом нуклеїнової кислоти в самому проростку, що обумовлює її інтенсивне нагромадження.

З таблиці 7.14 видно, що на першому етапі проростання кількість РНК у зародку трохи знизилася. Потім, коли процеси метаболізму ввійшли в інтенсивну фазу, вміст РНК стрімко зростав і на восьму добу подвоївся.

У динаміці ДНК при проростанні насіння кукурудзи відзначені закономірності, аналогічні таким по РНК: в ендоспермі вміст ДНК зменшувався, а в зародках значно зростав.

### 7.14.5. Утилізація ліпідів при проростанні насіння

Первинні процеси проростання зародків відбуваються за рахунок їх власних запасних речовин, тобто шляхом гетеротрофного ембріонального живлення. Потім активуються ферменти, і внаслідок гідролізу запасуючих речовин ріст проростка йде за рахунок гетеротрофного ендоспермального (сім'ядольного) живлення.

Ліпіди, що містяться в насінні, піддаються значній дії ліпаз. Проміжними продуктами такого гідролізу є жирні кислоти, гліцерин і альдегіди, а кінцевими – цукри.

Ліпаза каталізує гідроліз ліпідів із приєднанням води до вільних амінокислот, що у свою чергу, піддаються активації й окислюванню. Молекули ацетил-КоА, що утворилися в процесі окислювання жирних кислот, включаються в цикл трикарбонових кислот.

Процес гідролізу ліпідів до вуглеводів здійснюється дуже швидко. Так, згідно з даними літератури, на початку проростання насіння соняшнику кількість жирів і жирних кислот у 100 сім'янках складало 4 г, на сьомий день проростання цих речовин залишалося тільки 1,5 г. Установлено також, що при проростанні насіння бавовнику поряд з розщепленням жирних кислот здійснюється їх синтез. Очевидно, жирні кислоти є проміжними сполуками і сприяють подальшому росту рослин.

У дослідженнях Є. М. Макрушиної (2001) вивчений характер утилізації ліпідів при проростанні насіння кукурудзи і сої (табл. 7.15).

Як видно з таблиці, у зародках і запасуючих тканинах насіння як кукурудзи, так і сої, за вмістом жирних кислот в олії істотних розходжень не спостерігається. Співвідношення різних жирних кислот у сухому насінні виявилось однаковим як у кукурудзи, так і у сої. Найвищий вміст (47,1–58,2 %) приходить на долю динасиченої лінолевої кислоти, олеїнової мононенасиченої кислоти виявилось менше у два рази (17,0–26,6 %), ненасиченої пальмітинової – нижче більш ніж у три рази (12,1–19,7 %). Інші жирні кислоти в насінні кукурудзи і сої містилися в незначних кількостях.

У сухому насінні сої лінолевої жирної кислоти значно більше, ніж у кукурудзи, а олеїнової, навпаки, більше міститься у кукурудзи.

Рослинні жири складаються на 95–97 % із тригліцеринів. Їх розпад при проростанні насіння здійснюється в три стадії: спочатку вони гідролізуються ліпазами; жирні кислоти, що звільнилися при цьому, розщеплюються в процесі  $\beta$ -окислювання. На третьому етапі утворені при  $\beta$ -окислюванні двовуглецеві фрагменти або окислюються далі, або перетворюються в інші з'єднання в гліюксилатному циклі (А. А. Кан, 1982). Цей процес відбувається в матриксі мітохондрій з виділенням великої кількості енергії. Наприклад, при окислюванні стеаринової кислоти вивільняється 174 молекули АТФ (Н. Грін, У. Стаут, Д. Тейлор, 1990).

Ступінь гідролітичного розпаду ліпідів залежить від природи жирних кислот. Так, згідно з R. Holm, M. Miller, у сім'ядолях бавовнику вміст лінолевої і пальмітинової кислот за 4 доби пророщення зменшувався в два рази, у той час як вміст стеаринової й олеїнової кислот не змінювався. Отже, у розпаді жирів має місце певний порядок з вибірним звільненням жирних кислот.

Дослідженнями Є. М. Макрушиної (2001) установлено, що вміст пальметинової жирної кислоти в зародках кукурудзи протягом 4 діб пророщування не змінювався,



Таблиця 7.15.

*Динаміка жирних кислот при проростанні насіння кукурудзи гібрида  
Краснодарський 303 ТВ і сої сорту Херсонська 908, % (за Є. М. Макрушиною, 2001)*

| Жирні кислоти         | Вміст у сухому |             | Тривалість пророщування насіння, діб |           |         |           |         |           |         |           |
|-----------------------|----------------|-------------|--------------------------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|
|                       | зародку        | ендоспермі* | 1                                    |           | 2       |           | 3       |           | 4       |           |
|                       |                |             | зародок                              | ендосперм | зародок | ендосперм | зародок | ендосперм | зародок | ендосперм |
|                       |                |             |                                      |           |         |           |         |           |         |           |
| Кукурудза             |                |             |                                      |           |         |           |         |           |         |           |
| Пальмітинова (16:0)** | 19,7           | 17,9        | 14,8                                 | 14,9      | 15,9    | 16,3      | 16,2    | 20,2      | 14,5    | 21,9      |
| Олеїнова (18:1)       | 23,0           | 24,9        | 25,0                                 | 19,5      | 28,2    | 20,7      | 28,9    | 20,0      | 39,4    | 19,4      |
| Лінолева (18:2)       | 50,0           | 49,4        | 56,6                                 | 57,5      | 51,1    | 56,5      | 48,4    | 51,5      | 38,0    | 48,0      |
| Соя                   |                |             |                                      |           |         |           |         |           |         |           |
| Пальмітинова (16:0)   | 18,0           | 16,5*       | 15,7                                 | 18,0      | 21,6    | 20,1      | 18,4    | 116,7     | –       | –         |
| Олеїнова (18:1)       | 14,0           | 14,4        | 7,2                                  | 18,9      | 11,1    | 19,8      | 10,3    | 18,1      | –       | –         |
| Лінолева (18:2)       | 47,1           | 56,0        | 51,5                                 | 50,0      | 45,4    | 46,4      | 48,0    | 51,8      | –       | –         |

\* – у сої сім’ядолі; \*\* – перша цифра – число атомів С, друга – число подвійних зв’язків у молекулі кислоти

а в ендоспермі, починаючи з третьої доби, помітно зростає – з 16,9 до 21,9 %. Така ж закономірність відзначена і по лінолевій кислоті. Стеаринова змінювалася слабо. У динаміці олеїнової жирної кислоти, починаючи з четвертої доби пророщування, спостерігався значний її ріст у зародках при незмінному стані в ендоспермі. По лінолевій кислоті відзначається інтенсивний гідролітичний розпад з четвертої доби як у зародках, так і в ендоспермі.

Таким чином, дослідження Є. М. Макрушиної підтверджують відзначений вище вибірний характер окислювання ліпідів при проростанні насіння. Однак поведження продуктів їх розпаду в зародках запасуючих тканинах неоднакове. Так, при стабільному стані пальмітинової і лінолевої кислот у зародках в ендоспермі проростаючого насіння кукурудзи вони збільшувалися.

У перші дні росту проростка як в ендоспермі, так і в зародках енергія надходить внаслідок інтенсивного окислювання лінолевої жирної кислоти: її вміст до четвертої доби проростання в зародках знижувався з 56,6 % до 38 %, а в ендоспермі – з 57,5 до 48 %.

*A. Rijven, V. Paikash (1971)* показали, що при проростанні крохмалистого насіння пшениці розпад тригліцеридів починається дуже рано, тоді як у насіння олійних рослин їх масове розщеплення настає пізніше.

У дослідженнях із соєю, насіння якої містить до 20 % жиру, у процесі проростання в загальному відзначені закономірності, аналогічні кукурудзі. Однак інтенсивність окислювання жирів у проростаючому насінні сої була значно нижчою, ніж у крохмалистого насіння кукурудзи. Енергетичний баланс початкового проростання насіння сої, мабуть, забезпечується в процесі гідролізу вуглеводів і білків.

### 7.14.6. Утилізація вуглеводів при проростанні насіння

Перші процеси проростання зародка здійснюються шляхом утилізації речовин, що містяться в ньому. Як відомо, у зародку тонконогових нагромаджуються цукри, крохмаль у ньому відсутній, уся маса останнього міститься в ендоспермі. Крохмаль складається із суміші полісахаридів: 10–30 % амілози і 70–90 % амілопектину.

При проростанні насіння відбувається гідролітичне розщеплення крохмалю під дією ферменту амілази з послідовним утворенням декстринів, мальтози і кінцевого продукту – глюкози. Остання є основним субстратом для дихання рослин, у результаті якого утворюється вуглекислий газ як джерело вуглецю для життєдіяльності організму, вода і вивільняється енергія, що використовується для різних метаболічних процесів.

Цукри, що утворюються в ендоспермі при гідролізі крохмалю, поглинаються щитком (сім'ядолею), де частково використовуються. Однак значна частина цукрів пересувається до осової частини зародка, що проростає, у результаті чого вміст цукру в ньому стрімко збільшується. Так, у проростках насіння кукурудзи вміст цукрів, що редукують, складає: через дві доби пророщення 13,79 % на суху речовину, через чотири доби – 25,66 %, шість діб – 25,15 % і вісім діб – 24,33 %. У зародках сухого насіння цукру містилося 14,73 %.

Деяке зниження вмісту цукру на початку проростання можна пояснити тим, що, як уже згадувалося, цей процес відбувається при живленні зародка за рахунок власних за-

пасних речовин. Продукти ж гідролізу крохмалю з ендосперму надходять у зростаючий проросток через 2 доби, що й супроводжується сильним ростом у ньому вмісту цукру.

Вивчення динаміки активності ферменту амілази, що розщеплює крохмаль, показало, що найвищий її рівень досягається на четверту добу пророщення, потім вона трохи знижується (табл. 7.16).

Таблиця 7.16.

**Активність амілази при проростанні насіння  
кукурудзи гібрида Дніпровський 126 ТВ (за Є. М. Макрушиною, 2003)**

| Тривалість проростання<br>насіння, діб | Активність амілази, 1 мг/год./мг |               |
|----------------------------------------|----------------------------------|---------------|
|                                        | проросток                        | ендосперм     |
| Зародок сухого насіння                 | 0,018 ± 0,001*                   | 0,012 ± 0,001 |
| 2                                      | 0,043 ± 0,003                    | 0,041 ± 0,002 |
| 4                                      | 0,064 ± 0,005                    | 0,065 ± 0,001 |
| 6                                      | 0,043 ± 0,001                    | 0,059 ± 0,001 |
| 8                                      | 0,045 ± 0,001                    | 0,047 ± 0,001 |

\* у сухому зародку

У період найвищої активності амілази (від 4 до 6 доби) її рівень в ендоспермі був вищим, чим у зростаючому проростку. Відомо, що центром синтезу ферментів при проростанні насіння тонконогових є щиток, від якого вони пересуваються в ендосперм, де і виявляють свою каталітичну дію.

#### **7.14.7. Дихання як основний енергетичний процес у проростаючому насінні**

Характер дихання добре відображає величина дихального коефіцієнту (ДК). При проростанні крохмалистого насіння злаків ДК буває близьким до одиниці, олійного і високобілкового – складає 0,6–0,8. Дихання супроводжується зменшенням маси насіння внаслідок витрачання органічних речовин, зміною складу навколишнього середовища (поглинання кисню і виділення вуглекислоти), виділенням вологи і теплоти. Ці процеси важливо враховувати як при створенні умов для проростання насіння, так і при їх зберіганні.

Інтенсивність дихання в міру проростання підсилюється. В наших дослідях, проведених разом з М. І. Копиловим, цей параметр у різних фракцій насіння гібриду кукурудзи Краснодарський 303 ТВ складав: у сухого насіння – 0,005–0,025, через 20 год. пророщування – 0,20–0,60, через 40 год. – 0,31–1,05 і через 60 год. – 1,22–2,06 мг CO<sub>2</sub>/г сухої речовини за 1 год.

Дихання проростаючого насіння зазнає дії ряду внутрішніх і зовнішніх факторів. Залежно від щільності покривів насіння проростання може відбуватися при нестачі кисню, тобто в умовах, близьких до анаеробних. Із проривом шкірки проросток цілком переходить на аеробне дихання.

Найвищу енергією дихання має насіння олійних рослин, потім кукурудзи й інших злаків. Слабкіше дихає насіння гречки і бобових. При вологості 16 % насіння пшениці виділяє 0,90 мг  $\text{CO}_2$  на 100 г сухої речовини, а гороху – тільки 0,08 мг. При збільшенні вмісту жиру у різних сортів соняшника з 30,2 до 46,7 % інтенсивність дихання підвищилася в 6,5 раза. Зародки насіння злаків, що мають високу концентрацію речовин, а також підвищену вологість, дихають у 12 разів інтенсивніше, ніж ціла зернівка. За Л. О. Трисвятським, у нетравмованого насіння інтенсивність дихання в 3 рази слабкіша, ніж в ушкодженого.

Таким чином, вивчення біохімічних процесів, що протікають при формуванні і проростанні насіння, дає можливість розкрити важливі закономірності, що мають теоретичне і практичне значення. Відкривається перспектива регулювання процесу нагромадження запасних речовин у насінні і прогнозування його біологічних властивостей.

### 7.15. Вплив внутрішніх і зовнішніх факторів на якість насіння

Якість будь-якого предмета визначається сукупністю його властивостей. Отже, під **властивістю розуміють** спосіб проявлення певної сторони якості об'єкта за відношенням до інших об'єктів, з якими він вступає у взаємодію. **Якість насіння** визначається категоріями залежно від сортової чистоти чи репродукції, класами – залежно від посівних властивостей.

Оцінювати якість насіння слід не на основі виділення окремих властивостей, а за їх сукупністю. Увесь складний комплекс властивостей насіння М. М. Макрушин (1989) поділяє на дві основні групи: біологічні та фізико-механічні.

**Біологічні властивості насіння** визначаються генетичними, фізіологічними, біохімічними ознаками, що характеризують процес проростання насіння (**посівні властивості**) та його здатність забезпечувати певну продуктивність потомства (**урожайні властивості**).

**Фізико-механічні** властивості насіння широко використовуються в практиці насінного контролю, післязбиральної обробки та зберігання насіння (форма, маса, характер поверхні, гігроскопічність, теплоємність, пружність тощо). Ці ознаки пов'язані з біохімічними властивостями насіння і значною мірою обумовлюють його посівні і урожайні властивості.

Якість насіння визначається складним комплексом внутрішніх та зовнішніх факторів, що діють при формуванні насіння на материнській рослині, його післязбиральній обробці та зберіганні.

**Генетичні фактори.** Найважливішими внутрішніми факторами є процеси, зв'язані з гаметогенезом, заплідненням, формуванням насіння, а також синтезом і нагромадженням речовин. Здатність насіння до проростання залежить насамперед від кількості хромосом у гаметах, що приймають участь у заплідненні. Так, у гетерогеномних пшенично-житніх гібридів (тритікале) порушується мейоз, а також ріст пилкових трубок, процес запліднення, ембріогенез і ендоспермогенез.

Вміст нуклеотидів у тканинах зародків насіння тритікале дуже низький, а катіони кальцію і бору в щитку зародка й алейроновому шарі гібридної зернівки відсутні. У тритікале часто спостерігається щуплість насіння. Це обумовлено

гальмуванням формування дрібнозерного крохмалю, що приводить до утворення вмістину на зернівці, а також підвищеною активністю в тритикале ферменту амілази, яка каталізує процес розчинення крохмалю, що накопичується. Названі причини приводять до утворення аномального насіння, яке має слабку життєздатність або взагалі не здатне проростати. Переборюються ці явища за допомогою мейотичної чи мітотичної поліплоїдизації, що забезпечує нормальний гаметогенез, запліднення і розвиток насіння.

На життєздатність насіння значно впливає мутаційний процес. Мутації приводять до зміни характеру росту і формування органів, гальмування і посилення синтезу і нагромадження речовин, ослабленню активності певних метаболічних реакцій. Мутації з корисними відхиленнями використовують як вихідний матеріал для селекції сільськогосподарських рослин. Отримано форми гречки з підвищеним вмістом білка. У пшениці досягнуто зниження негативної кореляції між вмістом білка в насінні, масою 1000 насінин і продуктивністю рослин у потомстві. У сої і квасолі підвищена маса 1000 насінин і озерненість суцвіть.

**Екологічні фактори.** Екологічні фактори (вода, температура, світло, едафічні) виявляють значний вплив на біологічні властивості насіння – посівні і урожайні.

М. М. Макрушин (1985) із загальної екології рослин виділяє **“екологію насіння”**, що включає в себе взаємодію материнського організму і насіння, що на ньому формується, з навколишнім середовищем у період від виникнення зиготи до становлення проростка.

Автор розробив класифікацію екології насіння і створив її найважливіші теоретичні передумови. Установлено, що характер взаємодії рослин і насіння з навколишнім середовищем у різні періоди розвитку різний. Під час активної вегетації аж до воскової стиглості рослини і насіння сприймають усі сприятливі фактори і більш-менш успішно протистоять несприятливим. При цьому насіння відрізняється високою фізіологічною активністю, чому сприяє підвищена вологість і рівень ферментативної діяльності.

Після воскової стиглості фізіологічна активність насіння загасає і їхня стійкість послаблюється. При цьому як опади, так і температура при їхньому несприятливому прояві більш пагубно впливає на насіння, ніж під час активної вегетації рослин. Тому завдання фахівця полягає в тім, щоб після досягнення воскової стиглості як менше часу тримати насіння на корені чи у валках.

Вплив екологічних факторів на насіння має двоякий характер: непрямий вплив через материнську рослину і пряму дію на насіння в процесі його формування, збирання врожаю і зберігання.

На підставі досліджень закономірностей у мінливості величини урожаю і якості насіння залежно від ґрунтово-кліматичних факторів М. М. Макрушин запропонував принципово нову класифікацію урожаю з огляду оцінки його як посівного матеріалу. Виділяється чотири типи урожаю: 1) високий урожай з високою якістю насіння; 2) високий урожай з низькою якістю насіння; 3) низький урожай з високою якістю насіння; 4) низький урожай з низькою якістю насіння. Кожен з цих типів урожаю формується у певних умовах.

Виходячи з цього, розроблено зональний принцип розміщення насінних посівів польових і овочевих рослин (М. М. Макрушин, 1985; Є. М. Макрушина, В. М. Маласай, 2003). Визначено відповідні екологічні зони: зону оптимального насінництва (перший тип урожаю), ризикованого насінництва (другий тип урожаю), допустимого насінництва (третій тип урожаю) і недопустимого насінництва (четвертий тип урожаю).

Насінництво сільськогосподарських рослин рекомендується концентрувати в зоні оптимального насінництва, у зоні допустимого насінництва необхідно вживати заходів щодо підвищення урожайності, у другій і четвертій зонах насінництво вести недоцільно.

## 7.16. Фізіологія формування, нормування плодоносіння і збереження соковитих плодів

### 7.16.1. Перетворення речовин при дозріванні соковитих плодів

Дозрівання соковитих плодів супроводжується складним комплексом біохімічних перетворень. При цьому речовини, що утворилися на більш ранніх етапах формування плодів, використовуються для синтезу нових речовин на завершальних стадіях їх дозрівання. Загальна схема перетворення запасних речовин при дозріванні плодів на материнській рослині чи при зберіганні представлена на рисунку 7.25.

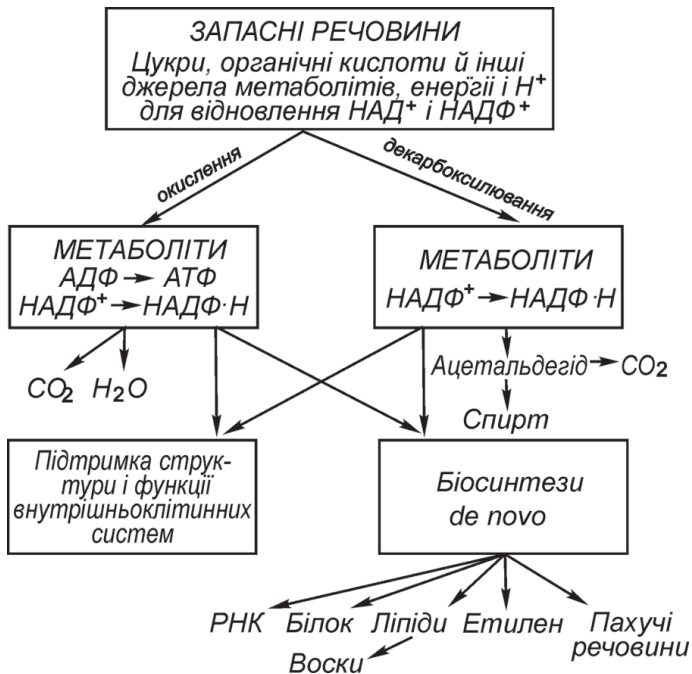


Рис. 7.25. Схема перетворення запасних речовин при дозріванні плодів  
(за Л. В. Метлицьким, 1976).

Обмін запасних речовин (цукрів, кислот та ін.) здійснюється за двома метаболічними шляхами: окислювання і декарбоксилювання. Метаболіти, що утворюю-



ються при цьому, і енергія, що вивільняється, використовуються на створення структур клітинних органел і забезпечення їх функцій, а також на активізацію біосинтезу речовин, необхідних для процесу дозрівання, – нуклеїнових кислот, білків, ліпідів, етилену, ароматичних речовин та ін. Перетворення запасних речовин відбувається за допомогою як ферментів, уже наявних у плоді, що формується, так і за рахунок нових ферментативних систем.

Після збору плодів біохімічні процеси активніше протікають у перші дні і тижні. При досягненні певного максимуму активність багатьох фізіологічних систем знижується і їх спрямованість змінюється. Наприклад, якщо на перших етапах дозрівання інтенсивніше йдуть процеси окислювання, то надалі переважають реакції декарбоксилування.

Максимальна активність біосинтетичних процесів при дозріванні плодів супроводжується тимчасовим посиленням дихання, що називається *клімактеричним*. Вважається, що клімактеричний підйом дихання означає кульмінацію процесу дозрівання і початок старіння.

Важлива роль у процесі дозрівання плодів належить процесу перетворення органічних кислот. Внаслідок окислювання і декарбоксилування в циклі Креббса вони стають джерелами  $H^+$  і  $CO_2$  для дихання і вихідним матеріалом для біосинтезу ряду речовин у процесі дозрівання.

Проміжним продуктом окислювання малату в піруват, що відбувається в мітохондріях, є щавлевооцтова кислота (ЩОК), яке вже в невеликих кількостях здатна пригнічувати систему сукцинатдегідрогенази, яка приводить до порушення циклу Креббса. У мітохондріях плодів яблуні виявлений механізм перетворення ЩОК в амінокислоту шляхом переамінування. Поряд з цим у клімактеричній фазі збільшується проникність тонопласта, що забезпечує зростання швидкості надходження органічних кислот з вакуолі в цитоплазму.

При клімактеричному підйомі дихання величина дихального коефіцієнта зростає з 1 до 1,5 і більше, що обумовлюється зрушенням дихання від аеробного до анаеробного. Про це свідчить помітне збільшення в зріючих плодах спирту і ацетальдегіду. Однією з причин анаеробного зрушення дихання при дозріванні плодів є послаблення доступу повітря через постійний біосинтез кутикулярних речовин. Основною ж причиною є виникнення ферментативної системи, що складається з трьох ензимів – малатдегідрогенази декарбоксилуючої, піруватдекарбоксилази й алкогольдегідрогенази.

Цей механізм не зв'язаний із гліколізом, а полягає в декарбоксилування яблучної кислоти з утворенням великих кількостей піровиноградної кислоти в дозріваючих плодах. Ключовим ферментом даної системи є малатдегідрогеназа, основна функція якої полягає в регулюванні кількості  $C_4$ -кислот у цитоплазмі. Фермент видаляє надлишок кислот, що виникає внаслідок ослаблення їхнього транспорту у вакуолю.

Діяльність малатдегідрогенази виражається тією ж кривою, що і клімактеричний підйом дихання, а тому може служити параметром фізіологічної активності тканин дозріваючих плодів.

### **7.16.2. Прийоми нормування плодоносіння і прискорення дозрівання плодів і овочів**

Періодичність плодоносіння викликається надмірно високими урожаями плодів в окремі роки, що приводить до виснаження дерев. Це явище обумовлюється як генетичними факторами, так і умовами середовища. У сільськогосподарській практиці з метою нормування плодоносіння, стабілізації утворення квіткових бруньок, зменшення опадання плодів, полегшення їх знімання і прискорення дозрівання використовують фізіологічно активні речовини.

Для регулювання плодоносіння можна проводити проріджування зав'язей. Плід залишається зв'язаним із пагоном доти, поки синтезовані в насінні ростові речовини через плодоніжку транспортуються до місця його прикріплення, що перешкоджає утворенню відокремлюючої тканини. Шляхом обприскування синтетичними ауксинами можна викликати зниження синтезу цих речовин насінням і тим самим індукувати утворення шару відокремлюючої тканини. Для яблуні застосовують препарат карбарил. Для стабілізації утворення квіткових бруньок рекомендують етефон. Для сортів яблуні, схильних до опадання, корисно застосовувати регулятори росту, що забезпечують міцність з'єднання плоду з плодоніжкою. Кращими при цьому є кислота  $\alpha$ -НОК чи її амід НОД. Можна використовувати також препарати 2,4-Д і КАНОК (калієва сіль нафтилоцтової кислоти).

Часто плоди в технічній стиглості важко відокремлюються від пагонів, що утрудняє збирання врожаю, особливо механізоване. Обприскування рослин флордимексом за 5–7 днів до збирання сприяє утворенню відокремлюючої тканини і полегшенню знімання плодів смородини, агрусу і вишні.

Ендогенним стимулятором дозрівання плодів є етилен, що утворюється в м'ясистому оплодні. Етилен прискорює настання клімактеричного підйому дихання, що сприяє швидшому дозріванню плодів. Він діє на дозрівання перикарпію плоду і на насіння, а також викликає розпад хлорофілу, завдяки чому зелені плоди швидко здобувають властиве їм забарвлення. Етилен знаходиться у своєрідній конкуренції з ауксином. У молодих плодах етилену мало, а ауксинів багато. В міру завершення росту плодів кількість ауксинів у них зменшується, а етилену – збільшується (Л. В. Метлицький, 1976).

Витримування плодів у середовищі з невеликою кількістю етилену стимулює процес їхнього дозрівання. У зовсім зелених плодах, багатих ауксином, дія екзогенного етилену неефективна.

Етилен застосовують для прискорення дозрівання томатів, яблук, груш, айви, абрикосів, персиків і інших плодів. Дозрівання відбувається за 5–6 днів.

### **7.16.3. Фізіологічні основи зберігання насіння, плодів, овочів, соковитих і грубих кормів**

Найважливішими факторами, що впливають на зберігання насіння, плодів, овочів і кормів, є вологість, температура, газовий склад повітря, наявність інфекції і шкідників, а також стан самих рослинних матеріалів.

Насіння в сухому стані витрачає на дихання мізерно малу кількість органічної речовини: при вологості 11–12 % насіння зернових втрачає 0,2 % за кілька років, а гороху – 0,001 % своєї вихідної маси. При вологості близько 20 % ці втрати доходять до 0,8 % за місяць збереження. При підвищенні вологості насіння інтенсивність його дихання значно зростає. За даними В. Л. Кретовича й ін. (1981), при вологості насіння ярої пшениці 14,4 % на 100 г сухої речовини за добу поглиналося кисню 0,07 мл,  $\text{CO}_2$  виділялося 0,27 мл. При вологості 17,6 % ці показники складали відповідно 6,21 і 5,18 мл, а при вологості 21,2 % – 17,33 і 13,04 мл.

На дихання насіння великий вплив виявляє температура середовища. Так, при 0 °C насіння пшениці з вологістю 18 % виділяло 10 г  $\text{CO}_2$  на 100 м сухої речовини за 6 год., при 20 °C – 20, при 30 °C – 43 мг. Для зниження інтенсивності дихання насіння і товарне зерно зберігають у холодильних камерах, застосовують їх активне вентилування.

При інтенсивному диханні насіння виділяється велика кількість вологи, що в комплексі з високою температурою і наявністю інфекції приводить до самозігрівання, яке супроводжується гідролітичними процесами і розвитком цвілевих грибів.

Установлено, що при зниженні вологості насіння жита з 12,9 до 17 % після року збереження схожість зменшилась на 15 %, а при більш високій вологості насіння життєздатність зовсім утратилась (Б. А. Карпов, 1983).

При зберіганні плодів і овочів невинно протікають складні біохімічні і фізіологічні процеси. Дихання дуже впливає на лежкість продукції. При оптимальних умовах збереження 1 кг маточників виділяє  $\text{CO}_2$  (мг/год.): капусти – 4–6, моркви – 3–5, цибулі ріпчастої – 3–4, буряка столового – 2–4. При підвищених температурах дихання різко підсилюється.  $\text{CO}_2$ , який при цьому накопичується, викликає травмування бруньок і проріхів, а потім удушення, самозігрівання і псування маточників і товарних овочів. Основою зберігання овочів є регулювання вмісту  $\text{CO}_2$  шляхом вентилування і створення оптимальної температури і вологості повітря. Капуста і коренеплоди зберігаються при температурі 0–2 °C і відносній вологості повітря до 90–95 %, цибуля-сіянка – при 18–20 °C та вологості повітря 60–70 %, цибуля-ріпка – при 1–5 °C і вологості 60–80 %. Часник зберігають при температурі від –1 до 3 °C і вологості 65–75 %.

При зберіганні плодів відбувається зміна кутикулярних ліпідів. Унаслідок підвищеного вмісту  $\text{CO}_2$  в кутикулі яблук змінюється співвідношення фракцій м'якого і твердого восків. Одночасно з цим у плодах зростає нагромадження спирту й ацетальдегіду, відбувається розпад органічних кислот, що знижує їх смакові властивості.  $\text{CO}_2$  приводить до гальмування синтезу етилену в плодах. Так, після перших 25 днів зберігання в середовищі з 3 %  $\text{CO}_2$  вміст етилену в плодах яблуні був 23 мкг %, а при 12 %  $\text{CO}_2$  – 51 мкг %.

Аеробні умови зберігання сприяють ощадливішій витраті вуглеводів, ніж при низьких концентраціях кисню. Для більшості сортів яблуні і груші оптимальними умовами зберігання є газове середовище, що складається з 3 %  $\text{O}_2$ , 5 %  $\text{CO}_2$  і 92 %  $\text{N}_2$ , для винограду – 3 %  $\text{O}_2$ , 1 %  $\text{CO}_2$  і 96 %  $\text{N}_2$ . Оптимальна температура для зберігання більшості плодів від 0 до 4 °C, що залежить від їх виду, сорту і фізіологічного стану.

Найважливішими кормами із зелених трав'янистих рослин є сіно і силос. До сіна відносяться корми з вологістю нижче 40 %, а до силосу – вище 40 %. При зберіганні

цих кормів відбуваються складні біохімічні, фізіологічні й інші процеси (зміна інтенсивності дихання, підвищення температури, виділення води, самозігрівання, розвиток хвороботворних мікробів).

Для запобігання псування сіна його необхідно закладати на зберігання при вологості не більше 17 %. При зберіганні кормів з вищою вологістю їх піддають хімічному консервуванню.

Значне поширення у кормовиробництві має також сінаж, що готується з тонко-стеблових трав'янистих рослин, зібраних у ранні фази вегетації, коли вони мають максимальну поживну цінність. Скошені бобові трави пров'ялюють до вологості 45–50 %, а злакові – до 50–55 %. У процесі їх пров'ялювання збільшується осмотичний тиск клітинного соку, знижується кількість епіфітної мікрофлори, змінюється біохімічний склад корму. Так, при вологості суміші конюшини з тимофіївкою 75 % її рН складав 4,2, вміст молочної кислоти – 12 %, оцтової кислоти – 2,6 %; при вологості 50 % – відповідно: 5,5; 6,1 і 0,38 %. Дозрівання сінажу відбувається протягом 30 днів після його закладання. При цьому в конюшиновому сінажі вміст цукру знижується з 8,31 до 6,2 %, крохмалю – з 1,68 до 0,29 %. Цей процес протікає при участі осмофільних молочнокислих бактерій (Г. А. Богданов, О. Е. Привало, 1983).



## 8. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ

На рослинні організми як сприятливі, так і несприятливі фактори діють у певному співвідношенні. Отже, відзначаються різні форми взаємодії факторів навколишнього середовища. *Синергічна дія факторів* полягає у сумісному їх впливі, що призводить до підсилення ефекту. Наприклад, при одночасній дії на рослини озимих випрівання та снігової плісняви їх загальний згубний ефект підсилюється. *Антагоністична дія факторів* виявляється у придушенні впливу одного агента дією іншого. Яскравим прикладом цього може бути дослідження, в якому при проростанні насіння пшениці спостерігалася пригнічуюча дія грибів із роду *Alternaria Fr*, щодо грибів роду *Helminthosporium Lk*. Окремо ж вони однаково негативно впливають на насіння (*Custib B. et al.*, 1965).

*Індиферентна дія факторів* полягає у незалежному впливі різних елементів навколишнього середовища на розвиток рослин.

У зв'язку зі стійкістю та механізмами захисту рослин заслуговує на увагу теорія стресу, яку створив у другій половині 30-х років XX-го сторіччя канадський вчений Г. Сельє на прикладі тваринних організмів. Під *стресом* автор розуміє сукупність усіх неспецифічних змін, що виникають в організмі під впливом будь-яких сильних факторів (стресорів), включаючи перебудову захисних сил організму. Стресори бувають *фізичні, хімічні та біологічні*.

В. В. Польовий (1989) переніс дану теорію стресу на рослинні організми з авторською модифікацією та врахуванням результатів досліджень В. Я. Александрова (1975), Д. М. Гродзінського (1983) та інших.

Щодо рослин, стрес як реакція організму на несприятливі фактори має такі фази: первинна стресова реакція, адаптація, виснаження ресурсів надійності.

*Первинна стресова реакція* може бути продемонстрована на прикладі впливу на листя проростків квасолі продувним повітрям при температурі 38 °C (рис. 8.1). Вже через 12–30 хв. листки в'януть і опускаються. Потім при подальшому обдуванні теплим повітрям настає *фаза адаптації*, в результаті якої рослина повертається у нормальний стан. Адаптація, тобто пристосування організму до конкретних умов існування, досягається у індивідуумів за рахунок фізіологічних механізмів – *фізіологічної адаптації*, а в популяції організмів (виду) – завдяки механізмам генетичної мінливості й спадковості – *генетичної адаптації*. На відміну від тварин, рослинні організми при адаптації у більшості випадків реагують на стресор не активуванням обміну речовин, а, навпаки, зниженням своєї функціональної активності. У зв'язку з цим при стресах у тканинах рослин зростає концентрація гормонів (етилену і АБК), що гальмують метаболічні процеси.

З метою запобігання порушень, що викликаються дією стресорів, в організмі існує *система стабілізації*: принципи надмірності та гетерогенності рівнозначних компонентів, механізми гомеостазу. *Гомеостаз* – здатність біологічних систем протистояти змінам і зберігати відносну незмінність будови та властивостей. На кож-

ному рівні біологічної організації діють певні механізми. На *молекулярному рівні принцип надмірності* виявляється, наприклад, у поліплоїдії, на організмовому – в утворенні великої кількості гамет та насіння.

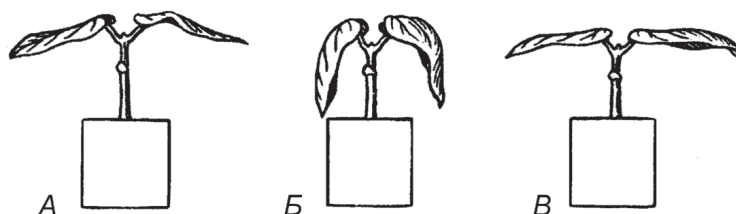


**Рис. 8.1.** Адаптація проростка квасолі до дії стресора (за R. W. Hiron, S. T. Wright, 1973):

А – контроль, Б – 30 хв. обдування гарячим повітрям (38 °С) – рослина в'яне;

В – 90 хв. обдування гарячим повітрям – рослина відновила тургор.

Для знешкодження стресових порушень існує *система репарації* (відновлення), яка теж діє на різних рівнях. Прикладом відновної діяльності на молекулярному рівні може бути ензиматична репарація пошкодженої молекули ДНК, на організмовому – збудження пазушних бруньок при пошкодженні апікальної меристеми, регенерація тканин та органів тощо.

На дію стресорів рослини відповідають зниженням функціональної активності і в результаті – зменшенням урожайності (табл. 8.1).

Таблиця 8.1.

**Мінливість фізіологічних параметрів у рослин в умовах стресів**  
(за Г. В. Удовенко, 1979)

| Параметр                      | Характер мінливості параметрів в умовах |           |                     |                     |
|-------------------------------|-----------------------------------------|-----------|---------------------|---------------------|
|                               | посухи                                  | засолення | високої температури | низької температури |
| Концентрація іонів у тканинах | +                                       | +         | +                   | +                   |
| Активність води в клітинах    | –                                       | –         | –                   | –                   |
| Осмотичний потенціал          | +                                       | +         | +                   | +                   |
| Водний дефіцит                | +                                       | +         | +                   | +                   |
| Проникненість протоплазми     | +                                       | +         | +                   | +                   |
| Інтенсивність транспірації    | –                                       | –         | +                   | –                   |
| Інтенсивність дихання         | +                                       | +         | +                   | –                   |
| Синтетичні реакції            | –                                       | –         | –                   | –                   |
| Реутилізація речовин          | –                                       | –         | –                   | +                   |
| Поділ клітини                 | –                                       | –         | –                   | –                   |
| Число плодоеlementів          | –                                       | –         | –                   | –                   |
| Старіння органів              | +                                       | +         | +                   | +                   |
| Біологічний урожай            | –                                       | –         | –                   | –                   |

“+” – підвищення; “–” – зниження.



У рослин захист від стресорів забезпечується особливостями анатомічної будови, спеціальними органами захисту, рухливими та фізіологічними реакціями, синтезом захисних речовин.

Ареал рослин визначається певним комплексом екологічних факторів, – тривалістю періоду вегетації, світлового дня, умовами температури та зволоження, інтенсивністю освітлення, властивостями ґрунтового покриву, поширенням хвороб і шкідників та іншими особливостями. У кожному з них у процесі еволюції чи селекції сформувався той чи інший видовий склад рослин, який відрізняється за своїм ставленням до умов навколишнього середовища. Так, у районах з коротким і холодним літом поширені ранньостиглі й холодостійкі рослини, у посушливих і жарких – посухостійкі та жаростійкі рослини, у більш північних широтах та гірських районах – рослини довгого дня, а на півдні – короткоденні. Це стосується як дикорослих, так і культурних рослинних форм. Землеробська діяльність людини, народна та наукова селекція відіграли важливу роль у формуванні пристосувальних функцій рослин до життєвих факторів та у підвищенні їх продуктивності.

Виходячи з біологічних особливостей рослин, що визначають їх стійкість до несприятливих факторів, а також потенційної продуктивності в конкретних ґрунтово-кліматичних зонах, у сільськогосподарській практиці впроваджується агрокліматичне районування різних видів сільськогосподарських рослин і сортів.

Районовані сорти при тривалому їх вирощуванні у виробництві за рахунок виродження, а також виникнення нових штамів збудників хвороб та агресивніших форм шкідників втрачають комплексну стійкість до несприятливих кліматичних та біотичних факторів, що зумовлює зниження урожайності та погіршення якості продукції. Отже, виникає необхідність шляхом селекції постійно поліпшувати існуючі та створювати нові сорти з комплексною стійкістю до екстремальних факторів, високою і стабільною урожайністю якісної продукції. Завдання ж агронома полягає у тому, щоб розробляти технології вирощування рослин, які б дозволили найповніше використати генетичний потенціал сорту.

## 8.1. Зимостійкість рослин

При визначенні понять, пов'язаних із стійкістю рослин до тих чи інших несприятливих факторів, деколи цю властивість розглядають як здатність рослин переносити без шкоди для себе (чи без зниження урожаю) несприятливий фактор. Такий підхід не зовсім правильний, оскільки стійкість рослин до екстремальних умов середовища може бути різною: високою, середньою чи низькою. Отже, при високій стійкості шкода для рослин буде невеликою або її зовсім не буде, а при низькій вона буде дуже значною. Таким чином, **стійкість рослин** – їх здатність переносити дію конкретного фактора. Шкода ж від цієї дії визначається **ступенем стійкості**.

Підвищена продуктивність озимих рослин порівняно з ярими зумовлюється рядом їх біологічних особливостей. Це насамперед здатність озимих краще використовувати вологу осіннього і ранньовесняного періодів, міцний розвиток восени кореневої системи та інтенсивне кущення, озимі рослини при оптимальних строках сівби

менше пошкоджуються прихованостебловими шкідниками, а навесні у них відбувається активна диференціація зачаткового колосу, коли у ярих ще не з'явилися сходи.

Але всі ці переваги озимих рослин можуть бути реалізовані лише при їх успішній перезимівлі. На території колишнього СРСР у зимово-весняний період гинуло в середньому 13,4 % посівів озимої пшениці, а в окремі несприятливі роки – до 70–80 %. Гинуть не лише озимі злаки, а й багаторічні трави, озимий ріпак тощо. Деревні породи у морозні зими пошкоджуються ще сильніше, ніж озимі рослини.

Здатність рослин переносити різноманітні несприятливі умови навколишнього середовища у зимовий та ранньовесняний періоди вегетації називається *зимостійкістю*. Причини пошкодження й загибелі озимих під час перезимівлі дуже різноманітні. Вони можуть зумовлюватися сильними морозами, різким коливанням температури, занадто глибоким сніговим покривом, крижаними кірками, застоєм води, грибними хворобами, шкідниками та іншими факторами.

Зимостійкість обумовлюється складним комплексом ознак і властивостей рослин (рис. 8.2). Це явище використовується селекціонерами при оцінці зимостійкості озимих зернових та в технології їх вирощування у виробничих умовах.

Стійкість рослин до несприятливих умов забезпечується насамперед генетичним потенціалом рослинних форм, а також підготовленістю до зимівлі, тобто загартуванням.

*Загартування рослин* зумовлюється комплексом фізіологічних та біохімічних процесів, що відбуваються у озимих рослин восени. Згідно з даними І. І. Туманова (1940), загартування озимих відбувається у дві фази. У *першій* при сонячній погоді й температурі вдень 8–15 °C і нічних прохолодах (близько 0 °C) відбувається нагромадження цукрів у вузлах кушення та піхвах листка. У вузлі кушення різних сортів озимої пшениці сумарних цукрів нагромаджується від 30,4 до 44,6 %, а в листках – від 9,3 до 15 % сухої речовини. За таких умов цукри, що синтезувалися за рахунок фотосинтезу вдень, повністю не витрачаються на дихання й нагромаджуються у рослині – це переважно моносахариди (глюкоза) та дисахариди (сахароза). Нагромаджені цукри виконують захисну функцію, а також є запасною поживою для підтримки життєдіяльності рослин узимку й вихідним матеріалом для синтезу складних органічних сполук на початку весняної вегетації. Причому моно- і дисахариди однаковою мірою виконують захисні функції.

Речовини, що сприяють витриванню морозів, називаються **кріопротекторами**. Крім цукрів, ними можуть бути також гідрофобні білки. Кріопротектори мають здатність зв'язувати велику кількість води у вигляді оболонки молекул цих речовин. Вода у такому стані не замерзає й не транспортується, залишаючись у клітинах, захищаючи їх від внутрішньоклітинного льоду та надмірного зневоднення.

Однак нагромадження кріопротекторів – не єдиний фактор загартування озимих. Важливою є *друга фаза загартування*, яка відбувається наприкінці осені в замерзлих рослинах при слабких морозах (0...5 °C) як на світлі, так і у темряві. При цьому відбувається часткове зневоднення тканин, перехід деякої частини води у зв'язаний стан, збільшення концентрації клітинного соку як за рахунок зневоднення, так і в результаті нагромадження цукрів, білків і ліпідів з підвищеною насиченістю їх жирних кислот. Крім того, змінюються фізичні властивості протопласта: в ньому уповільнюється тепловий рух молекул.

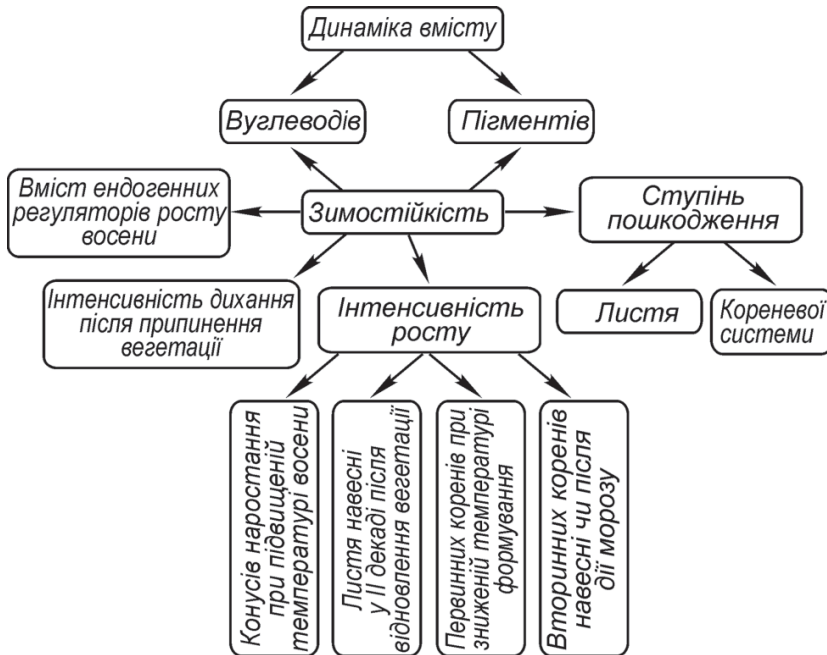


**Рис. 8.2.** Комплекс фізіологічних параметрів, що зумовлює зимостійкість озимої пшениці (за М. І. Рибаківною, 1992).

У результаті першої фази загартовування морозостійкість рослин зростає з мінус 5 °С до мінус 12 °С, а після другої фази – до мінус 18–20 °С у пшениці та мінус 20–25 °С у жита (Г. С. Лосєва, О. Ю. Петров-Спірідонов, 1988).

Загартовування рослин підвищує їх стійкість не лише до низьких температур, а й щодо інших несприятливих факторів перезимівлі – випрівання, ураження грибами, вимокання, крижаної кірки тощо.

### 8.1.1. Морозостійкість

**Морозостійкість польових рослин.** Здатність рослин витримувати дію негативних температур називається **морозостійкістю**.

Тривалий час існувало поняття, що причиною загибелі рослинних тканин від дії низьких температур є розрив клітинних стінок внаслідок утворення кристалів льоду. Потім було встановлено (І. І. Туманов, 1940, М. О. Максимов, 1952), що причина цього явища полягає не в розриві клітин, а у зміні стану цитоплазми, тобто її коагуляції. Остання є результатом явища, при якому кристали льоду, що утворюються у міжклітинних просторах, відтягують воду з клітин, внаслідок чого клітинний сік стає більш концентрованим, а цитоплазма зневоднюється. Разом з цим поверхневий шар протопласта відчуває стиснення з боку кристалів льоду. У результаті настає незворотна коагуляція колоїдних частин цитоплазми і насамперед білків.

Морозостійкість озимих хлібів, ріпаку і багаторічних трав з осені підвищується, у певний період досягаючи максимуму, наприкінці зими й на початку весни знижується.

Сорти, у яких раніше уповільнюється ріст восени і не відновлюється під час зимових відлиг, більше нагромаджують захисних речовин, економніше витрачають цукор і виявляють вищу стійкість до морозів, ніж сорти, у яких пізніше припиняється осінній ріст і активніше відновлюється при зимових потепліннях.

Перехід від спокою до активної життєдіяльності спостерігається навесні. Відновлення ростових процесів у цей час супроводжується різким зниженням морозостійкості. Тому весняні заморозки ще небезпечніші для рослин, ніж сильніші зимові морози.

Значну роль у зимостійкості різних видів озимих відіграють умови загартовування. Досліди показали, що при гарних умовах загартовування в різних зонах України озима пшениця витримує до мінус 20 °C і більше, при середніх умовах – до мінус 16 °C і при поганих – до мінус 14 °C.

Найбільші морози витримує озиме жито – до мінус 25–30 °C в зоні вузла кушення. Під покривом снігу в 20–35 см воно витримує до мінус 58–60 °C. Критичною температурою для сучасних сортів озимої пшениці є мінус 18–20 °C в зоні вузла кушення.

Найменш морозостійким серед колосових хлібів є ячмінь – температури мінус 12–15 °C для нього небезпечні. Озимий ріпак під снігом 35–50 см витримує морози до мінус 25 °C, але у безсніжну зиму при перезволоженому ґрунті температура мінус 7–10 °C для нього згубна. Конюшина червона в зоні коріння може витримувати до мінус 15 °C, а люцерна синя – до мінус 30 °C.

Критичною для розетки листя коріандру є температура –13°, –14 °C, а коренів –8°, –9°C (Д. С. Сергєєва, В. М. Сильченко, 1984). Зимостійкість залежить від стану розвитку рослин. Згідно даних Р. Ю. Шабанова (2003), найбільш витривалими, щодо морозу рослини коріандру бувають при висоті 5–7 см та наявності 3–5 листків.

Вузли кушення у злаків стійкіші до морозу, ніж листя, оскільки вони мають вищу концентрацію клітинного соку й захищені шаром ґрунту. В них зосереджені меристематичні тканини, представлені зачатками стеблових вузлів, із яких формуються стеблові міжвузля, і точками росту (конусами наростання) головного пагона та пагонів кушення (рисунок 8.3). Якщо листя вимерзло, а вузли кушення залишилися живими, то з них утворюються нові пагони, здатні сформувати задовільний урожай.



Рис. 8.3. Морфологічна структура вузла кушення пшениці (за В. С. Цибулькою, 1958).

Велике значення має *генотиповий потенціал сорту*. При проморожуванні рослин озимої пшениці більш морозостійкого сорту Миронівська 808 протягом 48 годин при температурі мінус 16 °C життєздатними виявилось 93 %, а сорту Безоста 1 – 78 %.

Підвищити морозостійкість рослин можна шляхом *агротехнологічних заходів* – насамперед сівбою в оптимальні строки та збалансованим мінеральним живленням.

Із дослідів та виробничої практики відомо, що внесення високих норм азоту восени, особливо в роки з вологою погодою, знижує морозостійкість рослин озимих рослин. Передпосівне внесення фосфору і калію, а також осіннє підживлення цими елементами, навпаки, підвищує морозостійкість рослин (Т. Біглов, 1960; Л. О. Живтков та ін., 1989).

На морозостійкість озимих зернових рослин впливає глибина залягання вузла кущення, яку можна змінювати обробкою насіння хлорхлоридом (табл. 8.2).

Таблиця 8.2.

**Довжина кореневого міжвузля й глибина залягання вузла кущення озимої пшениці при обробці насіння ССС (за М. М. Макрушиним, 1989)**

| Сорт        | Довжина кореневого міжвузля, см |     | Глибина залягання вузла кущення, см |      |
|-------------|---------------------------------|-----|-------------------------------------|------|
|             | контроль                        | ССС | контроль                            | ССС  |
| Іллічівка   | 1,0                             | 0   | 2,48                                | 3,45 |
| Поліська 70 | 1,1                             | 0   | 2,76                                | 3,77 |

**Морозостійкість плодово-ягідних рослин.** У плодових та ягідних рослин, як причини, так і форми виявлення негативної дії низьких температур у принципі такі самі, як і у озимих трав'янистих рослин, але разом з цим вони мають свої особливості. Від дії морозів у деревних порід спостерігаються *зовнішні та внутрішні пошкодження*. Перші – утворення тріщин на штамбі, обмерзання гілок, молодих пагонів та бруньок, пошкодження кореневої шийки і коріння. Внутрішні пошкодження – в основному травмування тканин, що виявляється в розриві та зміні нормального забарвлення деревини і серцевини.

У фазі активного росту дерев та чагарників найінтенсивніше пошкоджуються низькими температурами камбій, молода кора та заболонь. У визрілих тканинах насамперед пошкоджується серцевина гілок, а потім заболонь і старі клітини кори. Камбій зимою найбільш стійкий до морозів. Д. Ф. Проценко (1958) це пояснює тим, що в ньому міститься велика кількість цукрів, олії, енергійніше відбувається дихання, ніж у старіших тканинах. Найстійкіший камбій у яблуні, менше – у персика та абрикоса. Навіть після лютих зим, коли у персика тканини гілок і пагонів потемніли, при сприятливих умовах весни камбій починає рости, утворює нові шари ксилеми та флоєми; таке дерево оживає і плодоносить.

Досить низькою морозостійкістю відзначається коріння, що зумовлюється знаходженням його у ґрунті, де немає умов для загартовування. Оголене влітку коріння витримує морози до мінус 16°, тоді як вкрите землею – до мінус 10,5 °С. (І. І. Туманов, 1940).

Пошкодження бруньок низькими температурами зумовлюється входом їх у зиму у незрілому стані, або коли морози перевищують критичні рівні чи спостерігається

чергування тепла і холоду. За даними Д. Ф. Проценка (1958), критичною температурою для плодових бруньок яблуні є мінус 35–40 °С, для груші – мінус 30–35 °С. Найменш морозостійкі бруньки абрикоса і особливо персика.

Важливий параметр морозостійкості плодових – *інтенсивність їх зимової транспірації*. Чим менше випаровування води, тим сорти більше просуваються на північ. Втрата води деревами призводить до зимової посухи, що збільшує зимові пошкодження рослин і впливає на їх стан під час весняно-літньої вегетації і на продуктивність.

Можна відзначити ряд факторів, які являють собою своєрідні *фізіологічні тести морозостійкості* деревних рослин. Це підвищена активність ферментів і насамперед каталази, понижена інтенсивність дихання (Л. І. Сергєєв, 1953), висока концентрація ауксину, який пригнічує ріст і підвищує морозостійкість (І. І. Туманов, 1951), підвищений вміст рафінози, яка теж є інгібітором росту (Jeremias K., 1958).

У сільськогосподарській практиці використовуються різноманітні способи підвищення морозостійкості плодових порід (М. Д. Кушніренко, 1968). Крім впровадження стійких сортів, важливе значення має агротехнологія. Забезпечення рослин у літній період вологою зумовлює нормальний ріст дерев і підготовку їх до спокою. У зимовий період у садах потрібно застосовувати вітрозахисти, оскільки вітри збільшують пошкодження від морозів, створювати поживний режим, збалансований за основними елементами живлення (*NPK*) та мікроелементами. Захистити плоди дерева від морозобою та сонячних опіків можна шляхом обмазування очищених від мертвої кори стовбурів розчином свіжогашеного вапна. Важливими заходами є хороше утримання міжрядь та пристовбурних кругів, боротьба з хворобами та шкідниками, правильне формування крони тощо.

**Пошкодження рослин заморозками.** Під час активної вегетації рослин бувають випадки зниження температури до негативних величин – таке явище називається *заморозками*. Вони бувають навесні, влітку і восени у різні періоди онтогенезу рослин.

З історії землеробства відомо багато прикладів згубної дії заморозків на польові, овочеві та плодово-ягідні рослини. За повідомленням Л. І. Сергєєва (1953), у 1947 р. в передгірних та степових районах Криму весняний заморозок знищив майже весь урожай кісточкових, сім'ячкових та горіхоплідних порід. Значне пошкодження плодів і чагарникових порід заморозками спостерігалось у Криму в 1993 р.

Осінні заморозки особливої шкоди завдали сільському господарству України у першій половині жовтня 1976 та 1992 р. Вони пошкодили урожай на великих площах винограду, томатів, баштанних та інших пізніх рослин.

У північних та високогірних районах спостерігається зниження температури нижче 0° під час наливання та досягання насіння зернових рослин. О. І. Носатовський (1965) відзначав, що морозобійне зерно має щуплий стан, низьку масу, слаборозвинутий зародок і погані посівні властивості. Таке зерно не можна використовувати ні на харчові, ні на насінні цілі.

Г. С. Лосєва та О. Ю. Петров-Спірідонов (1988) зазначають, що стійкість до заморозків зумовлена видом рослини, її фізіологічним станом, чутливістю до мінусових температур, умовами мінерального живлення. Коренеплоди, більшість олійних рослин, льон, коноплі витримують зниження температури до мінус 5–8 °С, соя, картопля,



сорго – до мінус 2–3 °С, рис, бавовник – до мінус 1,5–2 °С. Найменш стійкі баштанні рослини: навіть температура мінус 0,5–1,5 °С викликає у них значні пошкодження.

Важливу роль у стійкості до заморозків відіграє фаза розвитку рослин. Особливо небезпечні заморозки у період цвітіння – початок плодоношення. Наприклад, ярі зернові у фазі сходів витримують до мінус 8 °С, у фазі трубкування – мінус 3 °С, а при цвітінні – мінус 1–2 °С.

Для запобігання дії заморозків та зменшення пошкоджень рослин застосовують різноманітні способи захисту. Це посів в оптимальні строки, а також використання розсади як садивного матеріалу для овочевих та декоративних рослин, що дає змогу висаджувати їх у відкритий ґрунт при настанні стійких сприятливих температур. Поширені способи захисту – димові завіси й накриття рослин паперовими ковпаками, солом'яними матами, прозорою плівкою. Своєчасне димлення послаблює силу заморозку на 1–2 °С. Хороші результати дає дощування рослин перед заморозками. Маючи велику теплоємність, вода зменшує охолодження рослин. Крім того, швидше відбувається поновлення тургору клітин.

### 8.1.2. Випрівання та снігова пліснява

**Випрівання** відбувається при температурі близько 0 °С, коли у рослин ріст та дихання уповільнюються, але не припиняються, а тому при відсутності фотосинтезу вони поступово витрачають запаси асимілятів і в результаті виснаження загибель настає лише через кілька місяців. Цей процес найінтенсивніше відбувається в темряві під шаром снігу 50 см і більше (Кружилін О. С., Шведська З. М., 1986). В. П. Мосолов виявив, що під шаром снігу 57 см загинуло 34,6 %, 50 см – 20,4 і 34 см – лише 13,4 % рослин.

Під товщею снігу рослини витрачають на дихання наявний кисень, за рахунок підвищених температур втрачають загартовування, у них швидше відбувається яровизація, що зумовлює їх загибель навіть при незначних весняних заморозках.

При відсутності світла відмирає старе листя та руйнуються хлоропласти, що призводить до вуглеводно-білкового виснаження, а також відбуваються незворотні зміни мембранних структур.

Стійкість до випрівання значно знижується при втраті рослинами листя до початку зими під впливом посухи, хвороб, шкідників. Стан розвитку рослин (ступінь проходження яровизації) мало впливає на стійкість до випрівання, отже, ця властивість не пов'язана з озимістю, а є наслідком екологічної пристосованості.

Під час випрівання вміст цукру у рослин знижується, і коли він доходить до рівня 3–5 %, вони гинуть. При цьому інтенсивно розпадаються білки, за рахунок чого підвищується вміст вільних амінокислот, небілкового азоту, а також токсичного для організму аміаку. Внаслідок зменшення запасів енергетичних речовин і виснаження рослин їх дихання у процесі випрівання поступово уповільнюється.

Внаслідок виснаження у процесі випрівання рослини озимих рослин дуже легко уражаються грибною інфекцією. Це явище називається *сніговою пліснявою*, або *фітопатологічним випріванням*. Серед поширених збудників цього явища є гриби *Fusarium nivale* Ces., *Fusarium culmorum* Sacc., *Sclerotinia graminegrum* Elenov.

Снігова пліснява добре розвивається при температурі повітря 0–1 °C та вологості повітря близько 100 %. Гриби паразитують на листі, корінні, а також у плодах і насінні, їх гіфи проникають у тканини рослин через продихи, а також через кутикулу. Гриби з роду *Fusarium Fr.* та інших із своїх тканин виділяють ферменти і токсини, які пригнічують активність ферментів рослини-господаря, руйнують хлоропласти та інші органоїди, а також захисні метаболіти (феноли та ін.). Токсини, що виділяються патогенними грибами, підсилюють проникність мембран клітин і підвищують вихід із них електролітів, а також органічних метаболітів (Клаксон Д., 1978; Pennazio S., 1982).

З метою підвищення стійкості озимих рослин до випрівання та снігової плісняви на виробництві застосовується ряд заходів. При випаданні раннього снігу на непромерзлий ґрунт його необхідно ущільнити котками, що сприятиме промерзання ґрунту й гальмуванню росту рослин. У місцях, де навесні сніг тане слабо, необхідно його поверхню посипати торфом, попелом, сажею чи ґрунтом.

Своєчасне весняне боронування озимих – важливий захід боротьби із сніговою пліснявою: при цьому видаляються органічні рештки, уражені інфекцією, та аерується поверхневий шар ґрунту. Для знищення збудників снігової плісняви застосовують обробку насіння фунгіцидом Витавакс у дозі 3 кг препарату на 1 т насіння. О. І. Золотарьов (1977) для боротьби із сніговою пліснявою рекомендує вносити препарат Витавакс восени у суміші з суперфосфатом та аміачною селітрою при підживленні рослин.

Важлива роль у боротьбі з хворобами належить сорту. Найстійкішими до фузаріозу й склеротинії є сорти, що навесні швидко ростуть, утворюють нове листя й коріння, чим випереджають весняний розвиток грибів і ураження ними рослин озимих.

### 8.1.3. Інші несприятливі фактори осінньої та зимово-весняної вегетації озимих рослин

**Вимокання.** Великої шкоди рослинам озимих завдає вимокання, яке зумовлюється затопленням посівів під час зимових відлиг та внаслідок нагромадження талих вод ранньою весною. Звичайно, це явище у ряді випадків спостерігається і на посівах ранніх ярих рослин.

Тривале перезволоження ґрунту та затоплення небезпечне для озимих у всі фази їх розвитку, але особливо у перший період, коли формується вузол кущення і відбувається загартовування рослин. При цьому послаблюється інтенсивність фотосинтезу, знижується вміст цукрів та інших захисних речовин, рослини погано зимують, а навесні утворюється менше озернених колосків. Не менш небезпечне затоплення й на початку весняної вегетації, коли рослини втратили ефект загартовування.

Під час затоплення в умовах анаеробіозу переважає безкиснєве дихання, внаслідок якого у клітинах утворюється спирт, який є отруйним для організму. Поряд з цим нагромаджуються токсичні сполуки алюмінію, заліза, марганцю, що завдає шкоди кореневій системі (І. І. Туманов, 1940; О. М. Тіунов та ін., 1969).

Стійкість рослин до затоплення визначається добре розвиненою аеренхімною тканиною коренів та надземних органів, через яку кисень надходить з листя. Згідно з даними Є. П. Альошина та А. В. Пономарьова (1979), в коренях рису на аеренхімну тканину припадає 37 % їх об'єму, у кукурудзи – 10, а у ячменю – лише до 1 %.

Дія вимокання посилюється, коли відразу після відлиги настають морози й утворюється льодова кірка. З метою знешкодження негативної дії вимокання у вирощуванні застосовують своєчасний спуск води з полів та підживлення озимих азотом.

**Випирання.** Це явище спостерігається у тих випадках, коли рослини входять у зиму слаборозвиненими, тобто якщо вони не встигають розкущитися і сформувати вузлові корені, а рано навесні підпадають під тривалий вплив періодичного відтавання (вранці) та замерзання (увечері) ґрунту, насиченого талою водою.

Суть процесу випирання така. При зниженні температури повітря замерзання мокрого шару ґрунту починається з поверхні. Кірка льоду, яка утворюється, примерзає до рослини і потовщується за рахунок вологи шару ґрунту, що знаходиться під нею. При цьому рослини (недорозвинені корені яких практично не чинять опору) щодоби витягаються з ґрунту на висоту, яка дорівнює товщині кірки. У результаті багаторазового замерзання і відтавання рослини витягаються настільки, що коріння може опинитися повністю на поверхні ґрунту.

У випадках, коли слабкі первинні корінці ще знаходяться у невідталому шарі ґрунту, а кірка льоду, яка утворюється над мокрим його шаром, виявляється досить товстою, спостерігається їх обривання. Інколи корені обриваються і у досить розвинених рослин. Але це відбувається тоді, коли у зоні коренів рано навесні нагромаджується багато снігової води і після цього значно знижується температура.

Оскільки випирання є одним із результатів низької агротехнології, насамперед пізньої оранки та сівби, то і запобіжні міри боротьби з ним полягають у підвищенні рівня агротехнології. Щодо коткування рослин після випирання, яке зустрічається в рекомендаціях, то воно дуже рідко дає позитивний ефект.

Менше страждають від випирання сорти озимих злаків, що відрізняються глибшим заляганням вузла кущіння. Ця біологічна властивість генетично обумовлена, однак певним чином залежить від глибини заробки насіння, яка в свою чергу лімітується довжиною колеоптиля. В дослідженнях М. М. Макрушина (1985) довжина колеоптиля в озимій пшениці становила: у сорту Поліська 70 – 10,0, Миронівська 808 – 9,0, Одеська 51 – 7,8 та Золота долина – 6,6 см. Довжина колеоптиля відповідає максимальній глибині загортання насіння, з якої з'являлись сходи.

Нормальна польова схожість насіння сорту Золота долина забезпечувалась при посіві на глибину не більш 5 см. Однак при цьому спостерігалось сильне випирання рослин.

Отже, довжина колеоптиля є важливою ознакою, що заслуговує на увагу селекціонерів.

Глибшому залягання вузла кущіння сприяє обробка насіння ретардантом хлорхолінхлорид (див. табл. 8.2).

**Льодова кірка.** Найбільш небезпечною є *притерта прозора льодова кірка*, яка утворюється, коли при відлизі сходить сніг, а вода на поверхні ґрунту замерзає, рослини ж опиняються вмерзлими у лід. Відомо, що лід має у 5 разів вищу теплопровідність, ніж сніг, отже, льодова кірка сприяє вимерзанню рослин навіть при незначних морозах.

*Підвісна*, або *підперта льодова кірка* утворюється таким чином, що між ґрунтом та нею існує повітряний простір. Вона менш небезпечна, ніж притерта. П. І. Подгорний (1963) вважає, що підвісна кірка інколи може захищати озимі від морозів. Однак

при утворенні такої кірки на слабо промерзлому ґрунті рослини можуть страждати від випрівання. У такому випадку підвісну кірку руйнують, що сприяє охолодженню ґрунту. Механічне ж руйнування притертої льодової кірки навіть шкідливе, бо разом з льодом пошкоджуються рослини. Кращий ефект дає посипання її золою, торфом, ґрунтом, сажею, що прискорює танення льоду.

**Видування та пилові бурі** спостерігаються у посушливу вітряну погоду при відсутності снігового покриву. При цьому вузли кущення оголюються й пошкоджуються механічно, а листя січеться дрібними піщаними частинками. При пилових бурях спостерігаються також наноси пилу, від чого рослини гинуть.

## 8.2. Холодостійкість

Одним із явищ, що пов'язане з термічним впливом на рослини, є дія холоду та відповідна реакція організму на нього. Здатність рослин переносити низькі позитивні температури називається *холодостійкістю*.

Для оцінки холодостійкості рослин користуються поняттям *біологічний нуль* – температура, при якій припиняється активний ріст рослин. Причому рівні цього параметру для різних органів рослин неоднакові (табл. 8.3).

Таблиця 8.3.

**Величина біологічного нуля для вегетативних і генеративних органів різних рослин (за даними Г. С. Степанова та О. Ю. Петрова-Спірідонова, 1988)**

| Ступінь стійкості рослин               | Сходи та вегетативні органи | Генеративні органи |
|----------------------------------------|-----------------------------|--------------------|
| <i>Холодостійкі</i>                    |                             |                    |
| Яра пшениця, ячмінь, овес, горох, чина | 4–5 °С                      | 10–12 °С           |
| <i>Середньостійкі</i>                  |                             |                    |
| Люпин однорічний, боби, льон           | 5–6 °С                      | 8–10 °С            |
| Соняшник, гречка                       | 7–8 °С                      | 12–15 °С           |
| <i>Малостійкі</i>                      |                             |                    |
| Просо, кукурудза, соя, сорго, квасоля  | 11–13 °С                    | 15–18 °С           |
| <i>Нестійкі</i>                        |                             |                    |
| Рис, бавовник, баштанні, арахіс        | 14–15 °С                    | 18–20 °С           |

Найбільш холодостійкими є рослини ранніх строків сівби. Про їх холодостійкість можна судити за показником *суми біологічних температур*, яка необхідна для росту і розвитку рослин, починаючи від проростання насіння і до досягання урожаю. Показник цього параметру для ранньостиглих рослин становить 1200–1600 °С,

середньоранніх – 1600–2200, середньостиглих – 2200–2800, середньопізніх – 2800–3400 та пізньостиглих – 3400–4000 °С.

Пошкодження рослин температурами, нижчими за біологічний нуль, зумовлюється складними фізіологічними перетвореннями у клітинах. Насамперед порушується внутріклітинний обмін речовин, втрачається каталізуюча здатність ферментів при синтетичних реакціях, а також спостерігається дезорганізація обміну нуклеїнових кислот у генетичному ланцюгу ДНК – РНК – білок – ознака. Цим можна пояснити дію низьких температур як мутагенного фактора. Змінюється структура мітохондрій та пластид, що призводить до уповільнення аеробного дихання та фотосинтезу, процеси катаболізму переважають над анаболізмом, що зумовлює втрати рослинами продуктів синтезу.

Значно змінюється проникність мембрани, що призводить до порушення надходження речовин у рослини як у ксилемній, так і у флоемній системах. При дії екстремальних температур настає коагуляція протопласта. Все це зумовлює послаблення стійкості рослин щодо хвороб та шкідників.

Для захисту теплолюбних рослин від пошкоджень холодом застосовують *термічне загартовування* їх насіння або розсади. Для цього насіння, що покільчилося, перед сівою витримують при температурі 0–2 °С протягом доби і довше, а для розсади перед висаджуванням у ґрунт температуру поступово знижують або поперемінно піддають рослину впливу зниженої й звичайної температури.

### 8.3. Жаростійкість та посухостійкість

#### 8.3.1. Жаростійкість

**Жаростійкість** – здатність рослин переносити дію високих температур. Ця властивість зумовлюється генотипічним потенціалом, онтогенетичним станом рослин, добовим ходом розвитку та співвідношенням температури з іншими факторами середовища.

Рослини за жаростійкістю поділяють на три групи (Г. С. Лосева, О. Ю. Петров-Спірідонов, 1988): *жаростійкі* – головним чином нижчі рослини: термофільні бактерії та синьо-зелені водорості. Вони витримують підвищення температури до 75–90 °С; *жаровитривалі* – рослини сухих місць: сукуленти (витримують температуру до 60 °С) та ксерофіти (до 54 °С); *нежаростійкі* – мезофіти та водні рослини. Мезофіти, що ростуть за сонячних умов, витримують температуру до 40–47 °С, при затінненні – 40–42 °С, а водні рослини (крім синьо-зелених водоростей) – до 38–42 °С.

Розрізняють два типи жаростійкості: органічну й зумовлену (Ф. Ф. Машков, 1963).

*Органічна жаростійкість* – справжня жаростійкість, яка зумовлюється високою термостабільністю біоколоїдів, що витримують без коагуляції пряму дію високих температур.

*Зумовлена жаростійкість* полягає у здатності рослин захищати себе від перегрівання завдяки наявності тих чи інших захисних пристосувань. Прикладом рослин з органічною жаростійкістю може бути диня. Вона, не маючи ніяких захисних пристосувань, при слабкій транспірації погано охолоджується, а тому швидко в'яне, але завдяки високій термостабільності біоколоїдів клітин рослини не гинуть.

Кавун, навпаки, має сильно розсічений опушений листок, а також добре розвинену кореневу систему. Це сприяє вбиранню з ґрунту великої кількості води, а при інтенсивній транспірації й невеликій площі листової поверхні забезпечує постійне охолодження рослини.

При тривалій дії температури від 35 до 40 °C змінюється співвідношення між диханням та фотосинтезом. Останній має порівняно нижчий температурний оптимум, ніж дихання. Згідно з правилом Вант-Гоффа, швидкість хімічних реакцій при підвищенні температури на 10 °C, зростає у 2–3 рази. Це правило при фотосинтезі діє до 30–35 °C, а при диханні – до 40–50 °C, потім інтенсивність цих метаболічних процесів різко знижується. Отже, цими величинами температури й визначаються температурні оптимуми фотосинтезу й дихання. Тому при температурі 35–40 °C витрати органічних речовин на дихання переважають їх синтез. Порушення співвідношення синтезу та розпаду речовин зумовлюється неоднаковим ступенем зміни активності відповідних ферментів. При цьому спостерігається нагромадження аміаку, який не встигає вступати у процес синтезу білка й становить токсичну небезпеку для організму. Рослини виснажуються, отруюються, інтенсивніше уражуються грибними хворобами, що призводить до зниження їх продуктивності.

Наводяться дані (Г. С. Лосева, О. Ю. Петров-Спірідонов, 1988) про значні порушення мітозу клітин, які піддаються дії високих температур. Так, при 20 °C в усіх клітинах відбувається процес мітотичного поділу; при 38 °C мітоз спостерігається в кожній сьомій клітині, а з підвищенням температури до 42 °C активність поділу клітин знижується у 500 разів. Аналогічна закономірність спостерігається в процесі дезорганізації структури клітин. При температурі 22 °C лізис, або руйнування клітин, відсутній зовсім, при її підвищенні до 38 °C лізис ядер відбувається у 5,3 % клітин, а при 52 °C практично усі ядра піддаються розпаду.

Різні органи рослин мають неоднакову жаростійкість. Так, елементи колосу та квіток витримують вищі температури, ніж листя. Із тканин найстійкіші камбіальні.

Велике значення у регулюванні реакції рослин на підвищення температури відіграє їх транспірація. Рослини, що інтенсивно випаровують воду, легше уникають перегріву сонячними променями, чим пояснюється висока інтенсивність транспірації у багатьох пустельних рослин.

В умовах сильної спеки внаслідок підсиленої транспірації температура самих органів і тканин рослин знижується на 10–15 °C. Однак це відбувається до меж оптимального температурного рівня, після чого настає денатурація білків, що викликає руйнування білково-ліпідних структур мембран.

Крім транспірації, рослини мають інші пристосування, що захищають їх від теплових пошкоджень. Це розташування листків паралельно променям сонячного світла; опушення чи лусочки, що затінюють поверхню надземних органів рослини; тонкі шари коркової тканини, що охороняють флоему і камбій; наявність кутикули, світле забарвлення південних рослин; високий вміст цукрів і малий – води у цитоплазмі тощо.

З метою захисту рослин від перегрівання або зменшення його негативного ефекту застосовують різні заходи. Важливим є впровадження у виробництво сортів з добре розвинутою кореневою системою та високою термостабільністю біоколідів.



Ефективними є полезахисні смуги, освіжаючі поливи (20–30 м<sup>3</sup>/га води), побілка чагарників та плодкових дерев, що охороняє стовбури та скелетні гілки від перегріву.

Для підвищення жаростійкості рослин можна застосовувати позакореневе підживлення 0,05 %-м сірчано-кислим цинком, під дією якого відбувається зрушення процесів дихання в бік утворення органічних кислот. Останні знешкоджують згубну дію аміаку, що нагромаджується під дією високих температур, залучаючи його у синтез білка. Такий же ефект спостерігається при обприскуванні рослин слабким розчином яблучної кислоти.

### 8.3.2. Посухостійкість

На земній кулі є ґрунтово-кліматичні зони, де часто виявляється шкідлива дія на рослини нестачі вологи. Тривалий стан такого явища називається **посухою**. Вона буває атмосферною і ґрунтовою.

*Атмосферна посуха* характеризується високою температурою й низькою відносною вологістю повітря (10–20 %). Її згубна дія полягає в тому, що при підсиленні транспірації порушується співвідношення між надходженням і витратою води рослиною, внаслідок чого рослина починає в'янути. Пошкодження збільшується, коли атмосферна посуха супроводжується сильним нагрівом рослин сонячним промінням та при наявності вітру. Раптові сухі гарячі вітри призводять до *суховіїв*, які викликають висихання й відмирання значної частини листя, суцвіть, плодів та зерна, що формується.

Найчастіше атмосферна посуха спостерігається навесні, коли ґрунт ще насичений водою після танення снігу, або ж при чистому зрошенні, яке застосовують в умовах посушливого клімату.

При відсутності опадів та тривалій атмосферній посузі ґрунт висихає, тобто настає *ґрунтова посуха*. Вона спостерігається переважно у другій половині літа, коли зимові запаси вологи вичерпані, а влітку випало мало опадів.

Така посуха значно небезпечніша, ніж атмосферна, оскільки сухий ґрунт не забезпечує рослини водою і вони входять у стан тривалого в'янення. При цьому рослинні тканини дуже зневоднюються, їх ріст уповільнюється, а то й зовсім припиняється.

Здатність рослин витримувати сухість повітря та ґрунту називається **посухо-стійкістю**.

У процесі еволюції під впливом факторів генотипічної мінливості (мутагенів, гібридизації) та природного добору, значною мірою зумовленого кліматичними і едафічними чинниками, виникли **фітоценози**, рослинні компоненти яких мають певний комплекс спільних властивостей. На основі такої спорідненості рослинний світ розподіляється на окремі групи.

*Ксерофіти* – рослини сухих місць зростання, які здатні завдяки ряду пристосувальних властивостей (ксероморфізм) переносити перегрів і зневоднення. *Ксероморфізм* виявляється у зменшенні розмірів листя та клітин, збільшенні числа клітин продохів і мережі жилок порівняно з рослинами з *мезоморфною* структурою листка (рис. 8.4).

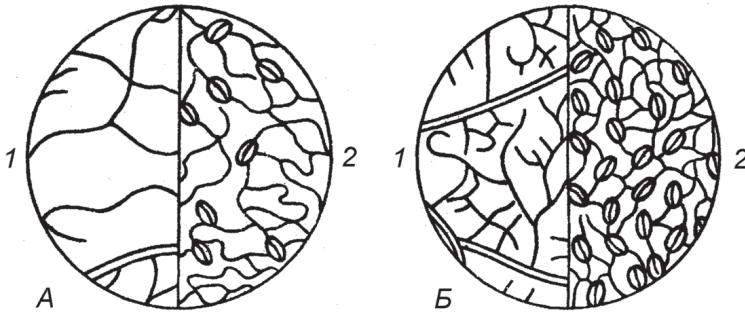


**Рис. 8.4.** Мезоморфна (А) та ксероморфна (Б) структури листка:  
1 – жилки; 2 – епідерміс.

У листках верхніх ярусів узв'язку з утрудненістю водопостачання ксероморфізм виявляється більшою мірою, ніж у нижніх ярусах. Це явище називається **законом ярусності Зеленського**. Разом з цим різні форми ксерофітів мають ряд інших захисних функцій.

Загальною для всіх ксерофітів ознакою є незначні розміри транспіраційної поверхні по відношенню до їх підземної частини. Ксерофіти – це переважно трави або низькорослі чагарники, у яких коренева система в багато разів переважає за своїми розмірами надземну вегетативну масу (рис. 8.5).

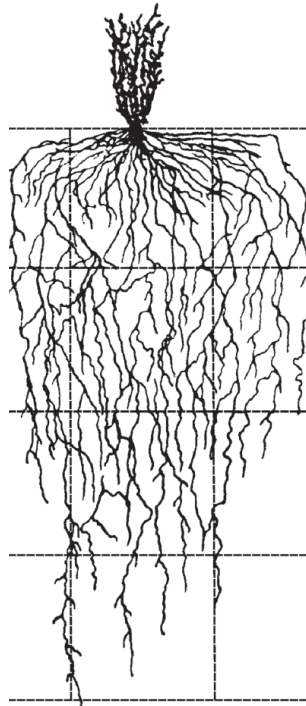


**Рис. 8.5.** Співвідношення між надземними та підземними частинами у полину.

*Сукуленти* – рослини, що належать до категорії ксерофітів. Серед них найбільш поширені кактуси – рослини з товстим м'ясистим стовбуром, у якому запасється велика кількість води, що дуже повільно витрачається (рис. 8.6). Листя редукувалося в колючки і втратило свою асиміляційну функцію. Коренева система у них дуже поширюється в боки у верхньому шарі ґрунту і під час дощу перехоплює й запасає воду. Епідерміс вкритий товстою кутикулою й невеликою кількістю майже завжди закритих продихів. Отже, випаровування води відбувається дуже повільно і в основному вночі. Плазма клітин кактусів не здатна до желатинування й посуху переносить у стані обводнення. До цієї групи рослин також належать алое, агава, у яких вода запасється в товстих м'ясистих листках, вкритих щільним шаром кутикули. Продихи у них теж нечисельні й заглиблені, коренева система розвинута слабо, вода витрачається економно. Усі сукуленти мають низький осмотичний потенціал. Вони можуть обходитися без води кілька місяців.

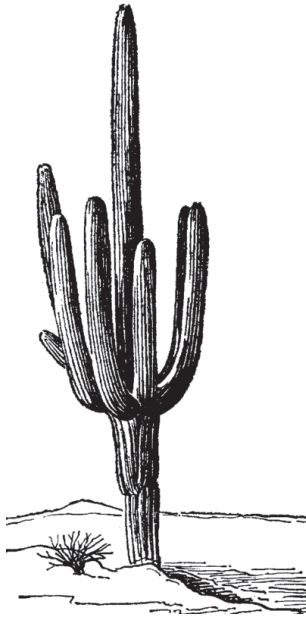


Рис. 8.6. Гігантський кактус.

*Тонколисті ксерофіти* (евксерофіти). До них належать верблюжа колючка, полинь, степова люцерна та ін. Рослини мають довгу кореневу систему, що сягає підґрунтових вод, та ксероморфну будову листя, а тому відзначаються інтенсивною транспірацією. Плазма клітин не желатинується, а тому посуху переносить у стані обводнення. Осмотичний тиск клітин слабкий.

*Жорстколисті ксерофіти* (стипаксерофіти) – ковила, степові злаки, перекотиполе, типчак та ін. Рослини характеризуються високим осмотичним потенціалом за рахунок високої концентрації клітинного соку. Плазма клітин желатинується, що сприяє перенесенню тривалої посухи. Листя має ксероморфну будову, під час посухи скручується і продихи опиняються усередині трубочки, що захищає їх від прямих сонячних променів (рис. 8.7).

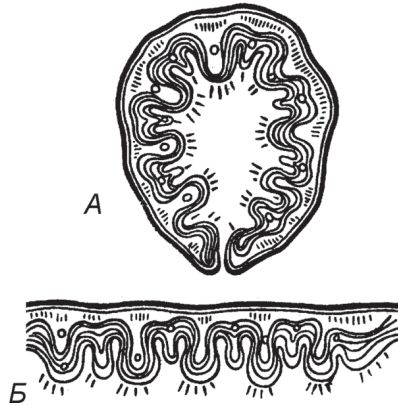


Рис. 8.7. Поперечний зріз листка:

А – згорнутий листок (під час посухи); Б – плоский листок (при достатньому зволоженні).

Особливу групу ксерофітів являють *рослини з листям, редукованим* до вигляду лусочок. Функцію фотосинтезу виконують зелені пагони. Коренева система сильно розвинена. Це такі пустельні та напівпустельні рослини, як саксаул, джужгун, ефедра.

*Мезофіти* – рослини помірного клімату середніх широт, вони менш витривалі щодо посухи, ніж представники ксерофітів. Будова листка у них мезоморфна (див. рис. 8.4, а). Для них характерна добре розвинена коренева система з достатньо високим кореневим тиском. Тканини мають значну водоутримуючу здатність, зумовлену нагромадженням у вакуолях клітин осмотично активних речовин – вуглеводів, органічних кислот, розчинного азоту і мінеральних іонів. Рослини здатні регулювати інтенсивність транспірації за рахунок роботи продихів, скидання листя, а то й плодів.

До мезофітів входить більшість злакових та бобових лучних трав (пірій повзучий, лисохвіст лучний, тимофіївка лучна, люцерна синя та ін.), польові рослини (пшениця, овес, ячмінь, кукурудза, горох, соя, цукровий буряк тощо); майже усі плодіві (за винятком мигдалю і винограду), а також основна маса овочевих рослин.

Кожна рослина з групи мезофітів у певні періоди онтогенезу потребує особливо великої кількості води – ці періоди називаються *критичними щодо вологи* (П. І. Броунов, 1957, Дж. Ацці, 1959, М. М. Макрушин, 1985). Так, цей період у ярих та озимих злаків припадає на час від виходу у трубку до колосіння; у кукурудзи – від цвітіння до молочного стану; проса і сорго – у фазі викидання волоті й наливання зерна; у зернобобових – у період цвітіння; у соняшника – утворення кошика і цвітіння; баштанних – у період цвітіння та достигання; бавовнику – у фазі цвітіння та утворення коробочок. Отже, рослини у критичний період росту повинні бути оптимально забезпечені вологою.

*Гігрофіти*. Рослини цієї групи не мають пристосувань, що обмежують витрату води, їх клітини великі, з тонкостінною оболонкою, листя з тонкою кутикулою й великими продихами, яких небагато на одиницю поверхні. Як продихова, так і кутикулярна транспірація досить інтенсивна. Осмотичний тиск клітинного соку невисокий. Це рослини, які живуть на берегах водойм – лох, лепешняк, багно, брусниця.

*Гідрофіти* за особливостями будови та умовами життя дуже близькі до гігрофітів. Листя у них частково чи повністю занурене у воду або плаває на її поверхні. Деякі представники цієї групи мають три різнохарактерних типи листків, що знаходяться під водою, розстеляються на воді та виступають над нею (рис. 8.8).

Механічні тканини у підводних частинах рослин не розвиваються, але у них добре розвинена аеренхіма, що забезпечує нагромадження кисню. У листків, які знаходяться на воді, продири є лише на верхній їх частині. Слабо розвинені корені мають малу всисну силу й виконують функцію прикріплення рослин у підводному субстраті (мул, щілини скель тощо). До гідрофітів належать чилім, латаття, земноводна гречка та ін.

Тривале порушення водного балансу при посусі призводить до зміни інтенсивності та спрямованості фізіологічних процесів у рослині. Шкідлива дія посухи може виявитися у двох випадках: у першому вона губить їх, викликаючи повне відмирання, у другому – лише послаблює життєздатність рослин, що супроводжується зниженням їх продуктивності.

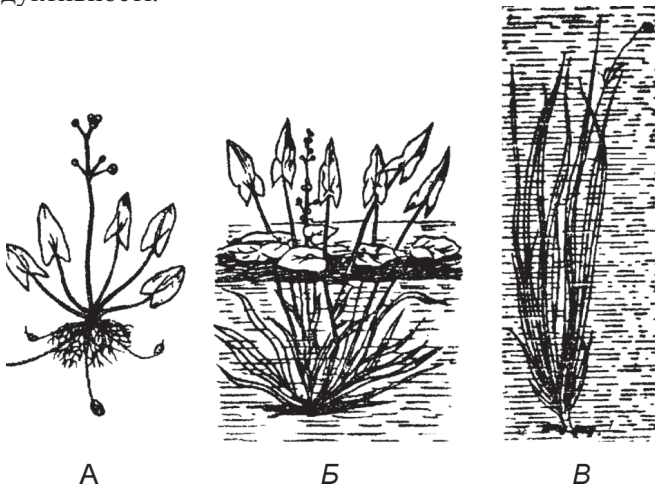


**Рис. 8.8.** Форма листя стрілолисту в залежності від навколишнього середовища:

*А* – наземна форма рослини; *Б* – при частковому зануренні у воду;

*В* – при повному зануренні у воду.

При поступовому зневодненні у клітинах рослин пригнічуються синтетичні процеси й підсилюється гідролітичний розпад, чому сприяє зміна дії ферментів у бік гідролізу. При в'яненні у рослин відбувається гідроліз крохмалю й нагромаджуються цукри, що призводить до підвищення осмотичного тиску і сисної сили клітин. При цьому поглинання води з ґрунту підсилюється, а транспірація гальмується.

Аналогічному розпаду піддаються також білки – спочатку запасні, а потім конституційні. Останні являють собою основу протопласта. Отже, такий розпад призводить до непоправних пошкоджень.

У посухостійкіших рослин спостерігається вищий ступінь гідратації колоїдів. Ознакою високої стійкості рослин до посухи є підвищений вміст зв'язаної води у тканинах, що сприяє збереженню більш урівноваженого водного балансу рослин (Н. Г. Васильєва, 1957).

У листках загартованих щодо посухи рослин спостерігається підвищене співвідношення органічного фосфору до неорганічного, таке становище сприяє підвищенню ступеня гідратації колоїдів клітини (Н. С. Петінов, 1959).

Н. А. Гусев (1959) відзначає, що при старінні листя пшениці спостерігається підвищення відношення білкового азоту до небілкового. Відомо, що білковий азот сприяє збільшенню ступеня гідратації високомолекулярних сполук протоплазми.

Зміна хімічного складу рослин при в'яненні зумовлює порушення фізико-хімічних властивостей протоплазми: вона втрачає еластичність і в'язкість, порушується здатність колоїдів утримувати воду; порушується вибірна проникність мембран, цитоплазми, вони втрачають здатність утримувати розчинені у клітинному соку речовини.

Різні органи рослини на посуху реагують неоднаково. Верхнє листя стійкіше, ніж нижнє, оскільки його продиhi триваліший час лишаються відкритими й довше триває процес асиміляції.

Найчутливіші до посухи квіткові органи та насіння, що формується. О. І. Носатовський (1965) зазначав, що чим раніше під час утворення та наливання зерна настає нестача води, тим більше виявляється його щуплість, що автор називає “запалом” чи “захватом”.

*Посухостійкість деревних та чагарникових порід* має ті самі фізіологічні основи, що й у трав'янистих рослин (П. Б. Раскатов, 1958). Посухостійкими деревними породами є ті, які витримують посуху, зберігаючи свою життєздатність. Ступінь їх посухостійкості тим вища, чим меншою мірою під впливом посухи знижується приріст, а також загальний опір організму несприятливим зовнішнім факторам.

Йдеться про те, що посуха може послаблювати стійкість рослин до морозів, шкідників та хвороб.

Поряд з фізіологічними особливостями посухостійкість плодових та чагарникових порід зумовлюється комплексом морфологічних та анатомічних ознак. Одним з важливих пристосувань до посухи у них є глибоке проникнення коренів у ґрунт та порівняно менша площа листяної поверхні крони. Деякі з плодових мають ксероморфну структуру, опушеність листя та інші пристосувальні особливості.

*У боротьбі з посухою рослин є два напрямки – оберігання їх від дії цього несприятливого фактора та зниження ступеня шкоди від впливу посухи.* При цьому використовують селекційні, агротехнологічні та меліоративні засоби. Фізіологічні основи цих заходів викладені К. А. Тімірязевим у праці “Боротьба рослин з посухою” (1948). Він рекомендував для боротьби з цим явищем проводити правильний обробіток ґрунту, застосовувати добрива, висаджувати полезахисні лісосмуги, створювати штучні водойми, висівати посухостійкі сорти, зрошувати посіви.

Досить ефективним заходом знешкодження негативної дії посухи є *зниження інтенсивності транспірації рослин за допомогою антитранспірантів*. Ці речовини поділяють на дві групи: ті, що викликають закриття продиhiв, та ті, що утворюють на поверхні листків плівку, яка перешкоджає виходу водяних парів у атмосферу.

До *першої групи* належать фенілмеркурацетат, абсцизова кислота, до *другої* – поліетилен, поліпропілен, полівінілхлорид тощо.

Плівкові антитранспіранти зменшують транспірацію більше ніж на 50 %, не завдаючи шкоди радіаційному балансу листя та інтенсивності фотосинтезу. Відомі



свідчення про те, що антитранспіранти ефективні лише на добре зволоженому ґрунті й неефективні при нестачі вологи.

### 8.3.3. Фізіологічні основи зрошення

Мезофіти, якими є більшість сільськогосподарських рослин, мають велику кількість ознак посухостійкості. Оскільки ці рослини піддаються посусі не протягом усього вегетаційного періоду, як ксерофіти, то однією з найважливіших особливостей їх посухостійкості, як показали дослідження М. О. Максимова (1958), є *здатність витримувати тимчасове глибоке зневоднення тканин без помітного зниження урожаю*. Це зумовлюється тим, що у посухостійких рослин навіть у період найбільшої сухості не закриваються продихи й продовжується асиміляція. Отже, *добовий хід продихових рухів* є також важливою ознакою посухостійкості рослин.

Н. М. Сисак'ян (1940) до важливих ознак посухостійкості сортів відносить здатність рослин навіть при досить значному водному дефіциті підтримувати у тканинах *синтетичну направленість роботи ферментів*.

Цінна особливість посухостійких рослин – здатність витримувати в'янення, що пов'язано з підвищеним вмістом у клітинах осмотично активних речовин та гідрофільних колоїдів. При в'яненні рослин порушується нормальний хід синтетичних процесів та дихання, змінюється площа та об'єм листя. З даних, наведених Г. С. Лосевою та О. Ю. Петровим-Сидоровим (1988), видно, що при вологості листя цукрових буряків 86,6; 80,6 та 79,2 % інтенсивність фотосинтезу становила відповідно: 12; 10,6 та 2,9 мг  $\text{CO}_2$  / $\text{дм}^2$ /год. В таблиці 8.4 показана мінливість площі та об'єму листка від його в'янення. З наведених даних видно, що зниження вологості на 6,1 % призвело до зменшення його площі на 30 % та об'єму – на 44,5 %.

Таблиця 8.4.

*Вплив в'янення листка цукрового буряка на його площу та об'єм*

| Вологість листка, % сирої маси | Зменшення, % |              |               |
|--------------------------------|--------------|--------------|---------------|
|                                | вмісту води  | площі листка | об'єму листка |
| 86,6                           | 0            | 0            | 0             |
| 84,6                           | 2,0          | 12,0         | 18,0          |
| 82,4                           | 4,2          | 22,5         | 33,3          |
| 80,5                           | 6,1          | 30,0         | 44,5          |

Велике значення для посухостійкості рослин мають їх анатомо-морфологічні особливості: розвиток кореневої системи, розміри листової поверхні, особливості продихового апарату, ксерофітна структура листка та ін.

За свідченням Н. С. Петінова (цит. за П. Б. Раскатовим, 1958), під впливом поливів у рослин розвиваються мезофітні ознаки: збільшуються розміри листя і густота провідних пучків, менше розвивається кутикула. При цьому змінюються і фізіологічні властивості рослин. Все це сприяє кращому нагромадженню органічної речовини, але знижує стійкість організму до нестачі вологи.

При частих поливах норми повинні бути невеликими, оскільки надлишок вологи призводить до ущільнення, заболочення та засолення ґрунту.

Створення оптимального водного режиму для рослин повинне відбуватися в комплексі з нормальним забезпеченням їх поживою. Отже, для безперервного постачання рослинам мінерального живлення при зрошуванні необхідно вносити достатню кількість добрив, причому давати їх не відразу перед посівом, а й у формі підживлення, розчиняючи у поливній воді.

М. О. Максимов (1958) вважає, що *час поливу потрібно визначати як шляхом спостереження за вологістю ґрунту, не доводячи зниження вологості до рівня коефіцієнта в'янення, так і на основі спостережень за фізіологічним станом рослин. Найважливішою ознакою при цьому є робота продихового апарату. Після поливу продихи відразу відкриваються дуже широко. В міру використання поливної води їх щілини відкриваються все менше і менше, і при повному використанні доступної рослинам води вони перестають відкриватися. Отже, полив потрібно розпочинати раніше, ніж настане тривале закриття продихів.*

Досить об'єктивним параметром умов водозабезпечення є *величина сисної сили у листі рослин, яка при нестачі вологи дуже швидко зростає. Різке її підвищення у клітинах рослин свідчить про необхідність поливу.*

Відомо, що при втраті води підвищується *концентрація клітинного соку та осмотичний тиск, що також є сигналом для поливу рослин.*

Таким чином, вивчення характеру фізіологічних реакцій рослин на високі температури та нестачу вологи у ґрунті й повітрі дає в руки агронома теоретичну основу при створенні схеми штучного зрошення. Правильне визначення зрошувальних та поливних норм, частоти поливів, їх способів, а також поєднання зрошення з мінеральним підживленням забезпечує одержання високих і сталих врожаїв сільськогосподарських рослин.

## 8.4. Солестійкість рослин

Великі масиви ґрунтів у різних районах колишнього СРСР, особливо в посушливих зонах, містять підвищену концентрацію водорозчинних солей. Це зумовлює високий осмотичний тиск ґрунтового розчину, який досягає кількох десятків атмосфер. В Україні засолені ґрунти зосереджуються в Автономній Республіці Крим та в південно-східних областях – Одеській, Миколаївській, Херсонській, Донецькій, Запорізькій, Луганській та в ряді інших районів, де застосовується зрошення. Усього в Україні в сільськогосподарському виробництві використовується близько 1200 тис. га солонцюватих ґрунтів та до 200 тис. га солонців.

Засоленість ґрунтів відбувається найчастіше у районах недостатнього зволоження, коли вода у вигляді опадів не вимиває з ґрунту всіх утворених при вивітрюванні мінеральних солей, а тому він насичується ними все більше і більше. Особливо часто засоленість ґрунтів спостерігається у низинах, куди стікають дощові води, які на своєму шляху збагачуються розчинними солями. Після випаровування води ці солі нагромаджуються у ґрунті. Значне засолення спостерігається також на зрошуваних

площах, особливо там, де існує слабо проникний підґрунтовий горизонт, та при порушенні нормального режиму поливу чи дощування.

Основні сполуки, що зумовлюють засолення ґрунтів, – натрієва ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ), глауберова ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) і кухонна сіль ( $\text{NaCl}$ ), а також деякі магнієві та кальцієві солі.

Щодо засоленості ґрунтів рослини поділяють на дві групи: *галофіти*, які здатні витримувати високі концентрації солей, та *глікофіти* – рослини, що не можуть рости на засолених ґрунтах.

У свою чергу галофіти класифікуються на три типи.

*Соленагромаджуючі рослини* (евгалофіти) – солерос, сведа та ряд інших рослин напівпустель та пустель; їх називають солянками (рис. 8.9).



Рис. 8.9. Солонець європейський.

Серед сільськогосподарських рослин типових галофітів не існує. Але близькими до солянок можна вважати цукровий буряк.

Солянки у своїх клітинах нагромаджують велику кількість солей (загальний вміст золи становить 40–45 % сухої речовини рослини). Отже, всмоктування води при високій концентрації солей забезпечується високим осмотичним потенціалом (40–50 атм. і більше). Плазма характеризується високою стійкістю щодо солей. Транспірація цих галофітів слабка, чому сприяє сукулентна організація рослини: м'ясисті наземні органи вкриті шкіркою з малою кількістю порохів, запас води становить 90 % і більше живої маси рослини.

Для нормального росту евгалофітів присутність у ґрунті певної кількості легкорозчинних солей є необхідною (рис. 8.10) Як установив Б. А. Келлер (1940), у таких рослин засолення ґрунту із життєвого фактора, тобто не обов'язкового для організму, який асимілюється внаслідок його наявності, у процесі еволюції перетворився у життєво необхідний фактор.

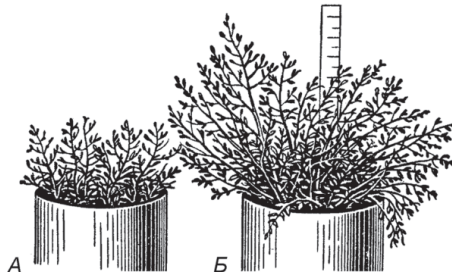


**Рис. 8.10.** Вплив легкорозчинних солей на ріст галофіту:

*А* – на нормальній суміші; *Б* – з додаванням 10 г NaCl.

*Солевиділяючі рослини* (криногалофіти). До них належать кермек, франкенія, тамарикс та ін. Цей тип рослин забезпечує себе водою із засоленого ґрунту також внаслідок високої концентрації солей усередині клітин. Вони не мають сукулентної організації, тому володіють високою інтенсивністю транспірації. Разом з цим тканини у криногалофітів солями не пересичуються. Рослини цієї групи мають спеціальні секретуючі клітини – пухирчасті волоски на листках, в яких і нагромаджується сіль. Коли волоски повністю заповнюються солями, вони тріскаються й сіль опиняється на поверхні листка і скидається з нього. На місці волосків, що зникли, виростають нові.

*Соленепроникні рослини* (глікогалофіти). До них належать полин та лутига, а серед культурних рослин – жито, кукурудза, бавовник та ін. Коріння цих рослин мало проникне для мінеральних солей. Навіть в умовах сильного засолення ґрунту ці рослини не нагромаджують у своїх клітинах шкідливої кількості солей. Високий осмотичний тиск, потрібний для подолання фізіологічної сухості ґрунту, забезпечується за рахунок наявності достатньої кількості органічних сполук – розчинних вуглеводів, органічних кислот тощо.

Культурні глікогалофіти не здатні поглинати солі, тому вони можуть рости на засолених ґрунтах або при наявності у них високої коренерозчиняючої здатності (як у жита) чи при внесенні у ґрунт добрив (кукурудза, бавовник).

Основні сільськогосподарські рослини, на відміну від диких галофітів, слабостійкі або зовсім не стійкі до засолення. Високі концентрації іонів натрію чи хлору змінюють осмотичні властивості їх клітин, що призводить до руйнування мембранних систем, знижує активність ферментів, які пов'язані з функціями мембран. Усе це знижує фото- та окисне фосфорилування, що зумовлює порушення енергетичного процесу.

Засолення ґрунтів призводить до порушення білкового обміну, викликає інтенсивне нагромадження вільних амінокислот, утворення токсичних речовин, таких як кадаверин, путресцин та аміак.

Найбільш страждають від надлишку солей молоді рослини. Спостереження показали, що навіть у галофітів інколи страждають проростки, які розвиваються при проростанні насіння у верхньому шарі ґрунту, що найбільш засолений. З подальшим розвитком рослин їх солестійкість підвищується, хоча деякі рослини (кукурудза) у молодшому стані менше терплять від цієї негоди.

Для боротьби із засоленістю ґрунтів та зменшення шкоди рослинам від дії цього фактора застосовують такі заходи, як впровадження солестійких сортів, агротехно-

логічні та меліоративні прийоми – гіпсування солонців, ефект якого полягає у заміщенні обмінного натрію кальцієм. Застосовують промивання ґрунтів та дренаж. Позитивний вплив має також раціональна система удобрення і особливо застосування позакореневого підживлення рослин.

До загартовування шляхом передпосівного намочування набубнявілого насіння у розчинах солей протягом кількох годин потрібно підходити обережно. При цьому воно може не лише набубнявіти, а й прорости. Отже, таке загартування можна застосовувати на невеликій кількості насіння овочевих, плодових, декоративних, технічних рослин при можливості суворого дотримування режиму цього процесу, методика якого пропонується П. О. Генкем (1946). Менш небезпечною є обробка насіння протягом години 3 %-м розчином NaCl з наступним промиванням водою протягом 1,5 год. (В. В. Полевой, 1989).

### 8.5. Стійкість рослин проти вилягання

Основними причинами вилягання хлібів є надмірне зволоження, високі норми азотних добрив, нестача світла, вітри та ураження рослин грибними хворобами, особливо кореновими гнилями. Залежно від переважної дії того чи іншого фактора відзначається три типи вилягання:

- *прикореневе вилягання* зумовлюється поганим укоріненням, особливо при підвищеній вологості ґрунту;
- *стеблове вилягання* відбувається внаслідок вигину й наступного перелому стебла під дією надземної частини рослини, вітру, дощів, а також при ураженні хворобами;
- *поникання*, коли стебло вигинається у верхній частині під масою суцвіття.

Стійкість рослин до вилягання зумовлюється широким комплексом морфологічних, анатомічних та біохімічних факторів.

Важливими *морфологічними факторами стійкості до вилягання* є висота рослин та відношення висоти стебла до його діаметра. У стійких сортів це співвідношення становить до 300, а у нестійких – 500 і більше.

Суттєве значення для стійкості сортів проти вилягання має також морфологія кореневої системи, яка є опорою рослини. Згідно з даними М. А. Іллінської-Цептилович (1955), у стійких сортів пшениці коренева система відзначається міцним розвитком і радіальною архітектонікою, у нестійких сортів вона обвисла та має мичкуватість безпосередньо під вузлом кушення.

Основними *анатомічними ознаками стійкості проти вилягання* є товщина стінок стебла, розміри механічних тканин, товщина клітинних оболонок, кількість та розміри судинно-волокнистих пучків, ступінь одерев'яніння оболонок паренхімних клітин та ін. В. Ф. Дорофєєв та В. І. Пономарьов (1970) вважають, що у невилягаючих сортів ці елементи розвинені краще, ніж у вилягаючих.

Поряд з анатомо-морфологічними особливостями рослин важливе місце у проблемі стійкості проти вилягання займають *фізіолого-біохімічні фактори*. Установлено, що стійкість пшениці й ячменю проти вилягання значною мірою залежить від вмісту в рослинах мінеральних речовин. Стійкі сорти характеризуються більш чи менш рівномірним упродовж онтогенезу співвідношенням азоту, фосфору і калію. У

нестійких сортів переважає вміст в рослинах азоту. Причиною вилягання при цьому є порушення обміну речовин, що особливо небезпечно в початкові фази розвитку, коли внаслідок зниження фотосинтетичної активності настає вуглеводневе голодування й послаблюється механічна міцність стебла.

Щоб запобігти виляганням посівів зернових рослин, застосовують *ретарданти*, які за характером своєї дії близькі до інгібіторів. Але на відміну від типових інгібіторів (наприклад, гідразиду малеїнової кислоти) ретарданти не викликають ростових аномалій, деформацій окремих органів, атрофування точки росту, не призводять до зниження інтенсивності нагромадження сухої речовини рослини, хоча сильно уповільнюють їх ріст у висоту (Пікуш Г. Р. та ін., 1988).

Найважливіші ретарданти – *хлорхолінхлорид* (CCC, емпірична формула  $C_5H_{13}Cl_2N$ ), що застосовують в основному для пшениці, та *кампазан* ( $C_2H_6ClO_3P$ ). Концентрація діючої речовини першого становить 60 %, а другого від 30 до 40 %.

Основною дією ретардантів на рослини є підвищення міцності соломини, що зумовлює стійкість до вилягання, до зимових несприятливих факторів, посухо-, жаростійкість, стійкість до хвороб і шкідників тощо. Вважається, що ретардант, змінюючи габітус, разом з тим сприяє стабілізації фізіологічних процесів рослин, підвищуючи потенціал їх життєздатності й послаблюючи чутливість до будь-яких стресів.

Дослідженнями Л. Д. Прусакової та ін. (1966) доведено, що CCC активно впливає на процеси диференціювання клітин та тканин, потовщує оболонки клітин, збільшує кількість судинно-волокнистих пучків

Дослідження, проведені М. М. Макрушиним (1989) у Кам'янець-Подільському сільськогосподарському інституті разом з І. П. Рихлівським та у Миронівському інституті пшениці ім. В. М. Ремесла УААН разом з В. П. Кавунцем, показали, що при обробці насіння озимої пшениці за 3 дні до висіву (5 л CCC на 20 л води на 1 т насіння) у молодих рослин кореневе міжвузля, як правило, відсутнє (див. табл. 8.2) При цьому вузол кушення утворюється безпосередньо в зоні зародкових корінців, що приводить до його глибшого залягання й міцного розвитку кореневої системи. Глибоке залягання вузла кушення забезпечує високу морозостійкість рослин, останні менше пошкоджуються при випиранні, краще забезпечуються вологою, міцніше зв'язуються з ґрунтом, що підвищує їх стійкість до прикореневого вилягання. Разом з тим при обробці насіння CCC довжина колеоптиля у різних сортів зростала на 7–15 мм, що забезпечувало вищу його польову схожість.

При обробці рослин озимої пшениці хлорхолінхлоридом у фазі виходу в трубку в дозі 6 кг/га препарату висота рослин у різних сортів зменшилася на 10–16 см, а стійкість до вилягання значно підвищилася.

Застосування ретарданту одноразово із зменшенням висоти зумовило збільшення біомаси рослин, фотосинтетичного потенціалу та коренебезпеченості окремих органів. Так, маса сирих рослин із пробних ділянок  $0,22\text{ м}^2$  на контролі становила 391 г, а у варіанті з CCC – 438 г, число корінців у перерахунку на одне стебло відповідно 9,9 та 12,3. Разом з цим при обробці ретардантом підвищилося продуктивне кушення на 0,3 стебла і число колосonoсних стебел на  $25\text{ шт./м}^2$ .

У літературі, як правило, наводяться дані про позитивну дію ретардантів на формування врожаю. Але так буває не завжди. У наших дослідженнях (М. М. Макру-



шин, 1985; 1989) виявлено негативну дію ССС. Обробка рослин хлорхолінхлоридом викликала зниження маси зернівок на 1,5–2 г на 1000 шт. та зародків – на 8–17 мг на 100 шт. Важливим джерелом підвищення стійкості колосових рослин до вилягання є селекція. Більшість сучасних сортів озимої пшениці належить до короткостеблових, що зумовлює їх підвищену стійкість до вилягання.

## 8.6. Стійкість рослин до забруднення навколишнього середовища

Усього в атмосферу виділяється понад 200 різних забруднювачів повітря – *ксенобіотиків*. Найбільш поширеними є газоподібні сполуки: сірчистий газ ( $\text{SO}_2$ ); оксиди азоту ( $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ), чадний газ ( $\text{CO}$ ), сполуки фтору, аміак ( $\text{NH}_3$ ), сірководень ( $\text{H}_2\text{S}$ ), надмірне нагромадження оксиду вуглецю ( $\text{CO}_2$ ), якого за останні 50 років в атмосфері збільшилося з 0,03 % до 0,045 %. Значне забруднення атмосфери спостерігається за рахунок вуглеводнів, фенолу, твердих часточок сажі, золи, пилу, які містять токсичні оксиди свинцю, селену, цинку тощо.

Особливо чутливі живі організми до сірчистого газу та сильних кислот, що утворюються при з'єднанні його з атмосферною вологою. При цьому утворюються так звані кислотні дощі, які випадають на поверхню Землі й завдають великої шкоди рослинності, вимиваючи з ґрунту поживні речовини та пригнічуючи ріст рослин.

Кислі гази та дощі порушують водний режим тканин, призводять до закислення цитоплазми клітин, зміни транспортних систем мембран, нагромадження токсичних елементів ( $\text{Ca}$ ,  $\text{Zn}$ ,  $\text{Pb}$ ,  $\text{Cu}$ ). За таких умов через порушення мембран хлоропластів знижується інтенсивність фотосинтезу, послаблюється дихання, прискорюється старіння рослин. Симптомами шкідливої дії забруднення повітря є хлоротичні плями та некрози на листі та стеблах.

Промислові, транспортні та інші відходи забруднюють також воду і ґрунт, що відбувається за рахунок скидання забруднених рідин (промислових, побутових) у річки та водойми, а також нерозумного використання пестицидів, гербіцидів, ретардантів, дефоліантів, стимуляторів росту у боротьбі з хворобами, шкідниками, бур'янами, виляганням рослин тощо. Високі норми азотних добрив зумовлюють нагромадження нітратів у рослинах, що значною мірою позначається на якості продукції, викликає різні отруєння й підвищує ризик захворювання раком у людей і тварин.

Нині велику проблему становить використання стічних вод, які часто містять велику кількість важких металів та інших шкідливих речовин. Разом з цим у стічних водах містяться корисні для рослин мінеральні та органічні сполуки, але щоб ці води можна було використовувати, їх потрібно очистити від мікроорганізмів та хвороботворних бактерій. З цією метою зібрані у відстійниках нечистоти піддають анаеробному бродінню при підвищеній температурі, після чого цю масу можна застосовувати як добриво. Для очищення стічних вод на них культивують синьо-зелені водорості, які в такому середовищі нарощують велику зелену масу, що з успіхом використовується для годівлі тварин.

### 8.6.1. Газостійкість рослин

При вивченні реакції рослин на дію газів потрібно розрізняти два окремих поняття: *газочутливість* – швидкість і ступінь проявлення у рослин патологічних змін

внаслідок дії газів, *газостійкість* – здатність рослин підтримувати життєдіяльність в умовах забруднення атмосфери.

Ю. З. Кулагін (1973) виділяє кілька форм газостійкості у деревних рослин:

- *анатомічна* – зумовлюється особливостями будови рослин, які перешкоджають проникненню газів у тканини;
- *фізіологічна* – пов'язана з особливостями взаємодії внутрішніх тканин з навколишнім середовищем;
- *біохімічна* – зумовлена стійкістю ферментативних систем та обміну речовин до пошкодження газами;
- *габітуальна* – газостійкість, що забезпечується зменшенням можливості контакту органів рослини з токсичними газами;
- *феноритмічна* – відзначається незбіганням у часі дії газів та критичних періодів вегетації рослин;
- *анабіотична* – пов'язана станом спокою рослин узимку чи під час літньої посухи;
- *регенераційна* – пояснюється здатністю пагонів повторно розвивати листя, а також можливістю утворювати нові пагони;
- *популяційна* – залежить від вікового поліморфізму популяції;
- *фітоценотична* – має значення у зв'язку з вертикальною та горизонтальною неоднорідністю фітоценозу, що перешкоджає проникненню газів.

Усі названі типи газостійкості зумовлюються в основному такими адаптивними властивостями рослинного організму: *регулювання надходження токсичних газів у посів та в тканини рослин; здатність підтримувати буферність цитоплазми та її іонний баланс; здатність рослин до детоксикації отрути*. Внаслідок таких властивостей у рослин зберігається здатність в умовах загазованості підтримувати фотосинтез та синтетичні процеси на достатньо високому рівні.

Різні види рослин неоднаково газостійкі. Більш газостійкі ті рослини, в органах яких нагромаджується підвищена кількість сірки та хлору. Вони характеризуються підвищеною активністю ферментів. Установлено, що солестійкі рослини мають і вищу стійкість щодо дії газів. Найстійкішими до  $\text{SO}_2$  є ріпак, цибуля, кукурудза, цитрусові, до  $\text{HF}$  – помідори, пшениця, соняшник, спаржа, до окислів азоту, озону – капуста, гарбузи, цибуля, суниця, нарциси, кактуси тощо.

Із деревних порід найбільш газостійкі тополі, біла акація, клен ясенolistий, берест, лох, шовковиця, дуб туркестанський, гледичія. Ці рослини потрібно в першу чергу використовувати для створення парків, лісових масивів та лісосмуг у районах із сильною загазованістю.

Для запобігання та зниження шкідливої дії газів застосовують ряд заходів. Установлено, що рослини, добре забезпечені мінеральним живленням та вологою, витримують високі концентрації забруднювачів. Дощі та освіжаючі поливи вимивають з листя рослин до 30 % токсичних речовин.

На підвищення газостійкості деревних рослин позитивно впливає намочування насіння в 0,1 %-у розчині сірчаної чи соляної кислоти, а також наступний полив молодих рослин 0,2 %-м розчином солей цих кислот.

### 8.6.2. Радіостійкість рослин

Характерною особливістю впливу іонізуючої радіації є те, що дії опромінення піддаються усі молекули живого організму. Ефект такої дії залежно від дози та експозиції чинника може бути *стимулюючим*, *інгібуючим* або ж *летальним*. Виходячи з цього Д. М. Гродзинський та І. М. Гудков (1973) дають визначення двох понять: *радіостійкість* – межа летальних доз іонізуючого випромінювання – та *радіочутливість*: межа доз, що викликають в організмі нелетальні реакції.

Дія радіації на живі організми може бути прямою і непрямою. *Пряма дія радіації* полягає в радіаційно-хімічних перетвореннях молекул у місцях поглинання енергії випромінювання. Така дія радіації на молекули пояснюється теорією “мішеней, або попадань” Гровтера (*I. Growther*) і гіпотезою імовірності. Згідно з *теорією “мішеней, або попадань”*, попадання іонізуючої частки у чутливу частину (мішень) молекули чи структури клітини викликає її пошкодження, генетичні зміни і загибель. Виявлено, що із збільшенням дози кількість пошкоджень зростає в геометричній прогресії. Виходячи з *гіпотези імовірності* взаємодія випромінювання відбувається за принципом випадковості, а реакція на дію радіації залежить від стану біологічної системи в момент дії випромінювання.

При безпосередньому поглинанні органічними молекулами живої тканини енергії іонізуючої радіації відбувається збудження, іонізація, утворення вільних іонів і радикалів, виникнення органічних гідроперекисів та перекисів.

При поглинанні фізичної енергії й перетворенні її на хімічну утворюються активні хімічні продукти, здатні вступати у реакцію зі складними біохімічними системами живого організму. В результаті цього спостерігається ряд змін, що призводить до порушення структури клітин і виникнення незвичайних для нормального організму біохімічних реакцій, відбувається порушення нормального метаболізму клітин.

*Непряма дія радіації* пояснюється теорією, висунутою Вейсом (*I. Weiss*), яка полягає в тому, що у водній фазі живого організму виникають хімічні продукти радіолізу води: іони, радикали, перекиси, які потім вступають у взаємодію з органічними молекулами, викликаючи їх зміну.

У зв’язку з тим, що в живому організмі міститься велика кількість води (від 60 до 90 %), ряд дослідників надають великого значення процесам *радіолізу води*. При дії іонізуючої радіації на воду у живій тканині, в ній, як і у звичайній воді, утворюються іонізовані й збуджені молекули та іони.

Таким чином, при дії іонізуючої радіації на воду, що міститься у живому організмі, в присутності кисню можуть виникати додатні та від’ємні іони води, іони водню і гідроксилу, радикали  $\text{H}^\bullet$ ,  $\text{H}^+$  і  $\text{OH}_2^\bullet$ , а також перекиси  $\text{H}_2\text{O}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}_4$  і т. д. Продукти радіолізу води при взаємодії з активними органічними молекулами можуть викликати утворення центру ланцюгових реакцій, тобто є ініціаторами ланцюгових процесів у живій тканині при дії на неї іонізуючої радіації, що призводить до змін різного характеру в клітині.

Для клітини найнебезпечнішим є порушення опроміненням структури ДНК. При прямій дії випромінювання на молекулу ДНК відбуваються розриви зв’язків цукор-фосфат, дезамінування азотистих основ, утворення димерів піримідинових основ (найчастіше – тиміну).

Інші зміни стосуються радіаційних впливів на ядерну мембрану та хроматин. Опромінення може також інактивувати ферменти, які беруть участь у репарації пошкоджень молекули ДНК. Ці та інші аномальні явища як на рівні ДНК, так і хроматину врешті виражаються у змінах синтезу білка, проходження фаз клітинного циклу, в утворенні хромосомних аберацій, збільшенні частоти мутацій в клітинах, порушенні систем регуляції та загибелі клітини.

Радіочутливість, чи радіорезистентність живих організмів визначається дозою, при якій гине 50 % опромінених об'єктів. Це *напівлетальна* доза, і позначається вона знаком LD<sub>50</sub>. Радіорезистентність рослин варіює у великих межах – LD<sub>50</sub> може бути від 2000 до 64000 Р і більше. Високою радіочутливістю володіють рослини цибулі, бобів, традесканції. У гриба *Phycomyces* уже при дії опромінення в дозі 0,01Р спостерігається уповільнення росту, тоді як бактерія *Pseudomonas* може жити у воді, що оточує атомний реактор, де рівень радіації становить 10 000 000 Р.

Індивідуальна радіочутливість особин залежить від віку, статі та інших факторів. Найчутливіші статеві клітини та клітини меристеми. При зниженні концентрації кисню у середовищі (в тканинах) зменшується ефект променевого ураження, а при підвищенні його концентрації дія радіації підсилюється. Це явище називається *кисневим ефектом*. Ураження іонізуючою радіацією живих організмів різко збільшується при підвищенні температури після опромінення.

Стійкість до радіаційного пошкодження з віком рослин підвищується. Так, при опроміненні рослин пшениці в період сходів урожай знизився на 53 %, при кущенні – на 23 %, а під час дозрівання урожайність не змінювалась. При опроміненні картоплі перед бутонізацією бульби не утворювались, а при опроміненні в період цвітіння урожайність знижувалась на 32 %.

Найбільш чутливі до опромінення насіння капустяних, а стійкіше – насіння вівса, люпину, конюшини, льону.

Іонізуюче опромінення може не вплинути на урожайність материнської рослини. Однак негативна дія накопичених радіонуклідів у насінні може проявитися в наступних поколіннях у вигляді соматичних аномалій або мутацій.

Стабільність генетичного апарату клітини – головна умова для виживання та адаптації рослин до радіаційного опромінення.

## 8.7. Стійкість до хвороб

На всіх етапах органогенезу рослини взаємодіють з багатьма іншими організмами, більшість яких шкідливі. Причиною різних хвороб рослин та насіння можуть бути гриби, бактерії, віруси.

Явище несприймання рослинами хвороб називається *імунітетом*, або *фітоімунітетом*. М. І. Вавілов (1986) виділяє *природний*, або *вроджений*, та *надбаний імунітет*. Залежно від механізму захисних функцій він може бути активним або пасивним. *Активний, або фізіологічний*, імунітет зумовлюється активною реакцією клітин рослини на проникнення в неї патогену. *Пасивний імунітет* являє собою категорію стійкості, яка пов'язана з особливостями структури рослин – як морфологічної, так і анатомічної.

Ефективність фізіологічного імунітету викликається, головним чином, слабким розвитком збудника при різкому проявленні імунності – його раннім чи пізнім відмиранням, яке часто супроводжується локальним відмиранням клітин самої рослини.

Імунітет цілком залежить від фізіологічних реакцій цитоплазми гриба й клітин господаря. Специалізація фітопатогенних організмів визначається здатністю їх метаболітів придушувати у рослині активність захисних реакцій, індукованих зараженням. Якщо клітини рослин сприймуть проникаючий патоген як інородний організм, виникає серія біохімічних змін, що спрямована на його усунення, і зараження не відбувається. В іншому випадку настає зараження.

Характер розвитку хвороби залежить від особливостей обох компонентів та умов навколишнього середовища. Наявність інфекції ще не означає проявлення хвороби. Дж. Деверолл (1980) у зв'язку з цим виділяє два типи інфекції: *висока*, якщо збудник хвороби вірулентний, а рослина сприйнятлива до даної хвороби; *низька*, що характеризується авірулентним станом збудника хвороби й підвищеною стійкістю до нього рослини. При низькій вірулентності та низькій стійкості відзначається *проміжний тип* інфекції.

Залежно від ступеня вірулентності патогену і стійкості рослини характер хвороби неоднаковий. Виходячи з цього, Ван дер Планк (1972) розрізняє *вертикальну* й *горизонтальну стійкість* рослин до хвороб. Перша спостерігається у випадку, коли сорт до одних рас патогену стійкіший, ніж до інших, друга проявляється до всіх рас патогену однаково.

М. І. Вавілов (1986) виділяє видовий (родовий) та сортовий імунітет. *Видовий* – найбільш поширена форма стійкості рослин до хвороб. При цьому цілі роди і види стійкі до певних хвороб. Такий імунітет пов'язаний з біологічною спеціалізацією паразитів щодо родів та видів рослин і зумовлений процесом дивергенції рослин-живителів і паразитів у їх еволюції.

*Сортний, або специфічний, імунітет* характеризується стійкістю сортів, що належать до одного й того ж виду, до окремих хвороб. Прикладом видового імунітету може бути стійкість *Triticum durum* до бурої іржі, тоді як *Triticum aestivum* цією хворобою уражується. Сортний імунітет ілюструється стійкістю сорту м'якої пшениці *Миронівська 808* щодо борошнистої роси й слабкою стійкістю сорту *Безоста 1* до цієї хвороби.

Труднощі профілактики хвороб та боротьби з ними зумовлюються об'єктивними факторами. Насамперед, дуже складно вивести сорти, які б тривалий час зберігали стійкість до патогену. Часто *вона втрачається внаслідок виникнення нових рас і біотипів збудників, проти яких сорт не захищений*.

Боротьба з хворобами ускладнюється ще й тим, що відбувається *адаптація патогенів до хімічних засобів захисту*. Відзначені фактори є основною причиною того, що витрати на захист рослин в умовах сучасного землеробства все зростають, випереджуючи темпи приросту сільськогосподарської продукції у 4–5 разів.

Паразитичні організми характеризуються рядом специфічних параметрів. *Патогенність* – здатність мікроорганізмів викликати захворювання. *Вірулентність* виражає якісну сторону патогенності й являє собою здатність патогену уражати чи не уражати рослину (за принципом “так – ні”). Вірулентність патогенна може змінюватися лише у результаті модифікації генотипу й майже не залежить від умов навколишнього середови-



ща. *Агресивність патогенів* характеризує ступінь ураження ними сприйнятливих рослин і визначається швидкістю росту паразита, факторами навколишнього середовища тощо.

Взаємозв'язок між патогеном і рослиною-живителем відбувається поетапно. *Перший етап* – проростання спор, яке найбільш успішно відбувається у середовищі, що містить хоча б мінімальну кількість виділень тканин рослини-живителя у вигляді рідини, яка називається *інфекційною краплею*. При проростанні проросток спори присмоктується за допомогою апресорій (присосок) на поверхні рослини-живителя.

*Другий етап ураження* – ріст гіфів усередину тканин рослини, інтенсивність якого залежить від товщини стінок паренхімних клітин і характеру оболонок.

*Третій етап ураження* – установлення фізіологічної взаємодії між інфекційними гіфами й цитоплазмою клітин рослини-живителя.

*Фізіологічна основа стійкості рослин до хвороб* полягає у зміні активності ензимів оксидоредуктаз – пероксидази та інших, роль яких полягає у наступному. Гідролітичні ферменти патогенних мікроорганізмів здійснюють розкладання речовин, що містяться у тканинах рослини-живителя, продукти розпаду використовуються для живлення міцелію гриба. При підвищенні активності окислювальних ферментів активність гідролітичних ферментів паразита пригнічується. Разом з тим, окислювальні ферменти знешкоджують токсини, що виділяються мікроорганізмами, окислюючи їх до кінцевих фізіологічно нейтральних продуктів, а також активізуючи процеси окислення фенолів до хінонів. Просочені хінонами речовини клітин рослини-живителя не можуть бути поживним середовищем для мікроорганізмів, що створює хімічний бар'єр для розвитку патогену. Окислювально-відновні ферменти сприяють відтворенню пошкоджених тканин й покривів, що забезпечує механічну перепону на шляху проникнення інфекції. Спостереження показали, що ступінь ураження тісно пов'язаний з фізіологічним та онтогенетичним станом рослини і навколишніми умовами (Лебедєв С. І., 1982).

З метою профілактики та зменшення шкідливої дії патогенів на рослини застосовують спеціальні хімічні препарати – *фунгіциди*. Відомо, що під час обробки посівів хімічними препаратами гинуть не лише шкідливі види мікроорганізмів та комах, а й велика кількість корисних. Разом з тим діюча речовина фунгіцидів залишається у рослинних продуктах, якими живляться люди. Виходячи з цього, в останній час все більшого поширення набирають *біологічні методи боротьби з хворобами та шкідниками* сільськогосподарських рослин.

Установлено, що деякі гриби і бактерії уражують збудників різних видів іржі зернових. Найефективнішим є пікнідіальний гриб *Darluca filum*, який пригнічує розвиток уредопустул іржі. Щодо гриба *Helminthosporium sativum* (одного із основних збудників кореневих гнилей пшениці) антагоністами виступають гриб *Trichoderma*, актиноміцети й багато бактерій-сапрофітів. Так, у ризосфері люцерни міститься велика кількість грибів з роду *Trichoderma*, бактерій та актиноміцетів-антагоністів, що зумовлює зменшення кількості грибів *Helminthosporium* у ґрунті.

Для захисту зернових рослин від хвороб застосовують **антибіотики** – продукти життєдіяльності грибів, бактерій та актиноміцетів, які токсично діють на хвороботворні мікроорганізми. На базі антибіотиків створено препарати для боротьби з деякими захворюваннями рослин – арепарин, трихотецин, траходермін та ін.



## СЛОВНИК НАЙВАЖЛИВІШИХ ПОНЯТЬ І ТЕРМІНІВ

**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.

**Активність кільчення насіння** – кількість насіння, виражена в процентах, у якого корінець з'явився над оболонкою.

**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.

**Вегетаційний період** – час, протягом якого рослина вегетує: у однорічних – від кільчення насіння до збиральної стиглості, у багаторічних – від пробудження її на весні до переходу у стан спокою.

**Відкривання продихів гідроактивне** – механізм регулювання роботи продихів шляхом зміни тургору замикаючих клітин,

**Відкривання продихів фотоактивне** – механізм регулювання роботи продихів шляхом зміни осмотичної активності речовин, що містяться у замикаючих клітинах.

**Випаровування води сумарне** – випаровування з поверхні рослинних угруповань.

**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.

**Гетероспермія** – відмінність насіння за морфологічними ознаками, біохімічним складом та фізіологічним станом, здатністю проростати і забезпечувати певну продуктивність рослин у потомстві.

**Гетеростилія** – наявність квіток з різною довжиною стовпчиків, маточки та ниток тичинок у різних екземплярів одного виду рослин.

**Гетеротрофні організми** – організми, які нездатні 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 ембріональне живлення** – первинна фаза живлення проростка за рахунок поживних речовин зародка.

**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 гліоксислової кислоти. Відбувається в гліоксисомах.

**Гомеостаз** – здатність біологічних систем запобігати змінам і зберігати відносну постійність складу та властивостей.

**Гутація** – утворення краплин води з солями через кінчики листків або особливі утворення – гідатоди.

**Дихогамія** – неодноразове досягання в одній квітці чоловічих та жіночих елементів.

**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 вивільнення 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.

**Імунітет активний, або фізіологічний** – зумовлюється активною реакцією клітин рослин на проникнення в них патогену.

**Імунітет вертикальний** – спостерігається у тому випадку, коли сорт до одних рас патогену стійкіший, ніж до інших.

**Імунітет горизонтальний** – виявляється в однаковій стійкості сорту до усіх рас патогену.

**Імунітет пасивний** являє собою категорію стійкості, яка пов'язана з особливостями морфологічної та анатомічної структури рослин.

**Інфекція висока** – коли збудник хвороби вірулентний, а рослина сприйнятлива до хвороби.

**Інфекція екстраембріональна** – патогени перебувають в ендоспермі, оболонці, перикарпії і приквітниках.

**Інфекція ембріональна** – збудники хвороби, що зустрічаються у будь-якій із складових частин зародка.

**Інфекція низька** – характеризується авірулентним станом збудника хвороби та підвищеною стійкістю до нього рослин.

**Іонні помпи (насоси)** – молекулярні структури, що вмонтовані в біологічні мембрани й здійснюють перенесення іонів у бік вищого електрохімічного 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.

**Квітка** – генеративний орган, що складається із укороченого стебла, на якому розміщені покриви квітки, андроцей та гінецей. Виконує функції спорогенезу, гаметогенезу, запилення та запліднення.

**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.

**Клітинні органоїди, органели** – постійні клітинні структури, що забезпечують виконання специфічних функцій у процесі життєдіяльності клітини – зберігання та передавання генетичної інформації, синтез, перетворення і транспортування речовин та енергії, поділ, рухи тощо. Для клітин-еукаріотів характерні такі органели: хромосоми, клітинні мембрани, пластиди, мітохондрії, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, рибосоми, мікротрубочки, мікрофіламенти, лізосоми.

**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.

**Клітинний цикл, життєвий цикл клітини** – існування клітини від поділу до наступного поділу.

**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.

**Когезія** – зчеплення молекул води, яке відіграє значну роль у висхідній течії рослин, створюючи суцільний стовпчик води від корневих волосків до продихів.

**Коефіцієнт використання добрив** – витрати елементів живлення рослин на одиницю врожаю корисної продукції.

**Коефіцієнт вигину листка** – відношення довжини листка від місця його вигину до верхівки до загальної довжини листка. Є важливою характеристикою архітекtonіки рослини, що впливає на умови освітлення в агроценозі.

**Коефіцієнт в'янення** – мінімальний запас вологи у ґрунті, при якому рослини залишаються зів'язаними доти, поки у ґрунт не надійде вода.

**Компенсаційний пункт** – інтенсивність дії фактора (світло,  $\text{CO}_2$ ), при якій поглинання  $\text{CO}_2$  у процесі фотосинтезу врівноважується виділенням  $\text{CO}_2$  у процесі дихання листків.

**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.

**Ксилема** – комплекс рослинних тканин деревини, що забезпечує рух води з розчиненими солями від кореня до усіх інших частин рослин (висхідна течія).

**Кут нахилу листка** – кут, під яким лист розташовується щодо стебла. Властивість рослин, за якою визначають оптимальну щільність рослин в агроценозі.

**Кутикула** – шар жирової речовини, що утворюється кутином, який виділяється клітинами епідермісу.

**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 ударенням, а також дією фітогормонів. Залежно від подразника рослинам властиві фото- (геліо-), гідро-, хемо-, сейсмо-, нікти-, тигмо- (від доторкання), травмо- та 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'ятивуглецеві цукри – пентози. Окислення глюкози по цьому шляху пов'язано з відщепленням першого (альдегідного) атома вуглецю у вигляді  $\text{CO}_2$ .

**Період вегетації** – період року, в який можливі ріст і розвиток (вегетація) певних видів рослин у конкретних кліматичних умовах.

**Пігменти** – барвні сполуки, що входять до складу тканин організму. Колір пігментів визначається присутністю в їх молекулах хромофорних груп, які зумовлюють вибіркове 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 вологоємність** – максимальна кількість запасів води у ґрунті.

**Принцип мінімальної кількості листків** – закономірне співвідношення вегетативних і генеративних органів, при якому за оптимальних умов цвітіння закладання перших квіток передуює період вегетативного росту, який не може скорочуватися. Мінімальна кількість листків утворюється навіть у тих випадках, коли рослини перебувають не лише в оптимальних для цвітіння, а й у дуже несприятливих умовах.

**Провітаміни** – речовини, з яких утворюються вітаміни. Наприклад, каротин є провітаміном *A*, тому що при розщепленні його молекули утворюються дві молекули вітаміну *A*.

**Реутилізація** – повторне використання рослинами із старіючих органів низькомолекулярних органічних сполук і елементів мінерального живлення в результаті їх відтоку по флоємі 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).

**Речовини транспортні** – речовини, здатні до пересування у системі близького і далекого транспорту рослинного організму, що використовуються для синтезу складніших сполук та дихання.

**Ризосфера** – шар ґрунту, що прилягає безпосередньо до кореня рослини. Характеризується підвищеним вмістом мікроорганізмів.

**Самонесумісність** – неможливість самозапліднення у гермафродитних організмів, що утворюють нормальні гамети.

**Симпласт** – сукупність протопластів рослин, з'єднаних плазмодесмами.

**Спокій насіння вимушений** – припинення ростових процесів, викликане несприятливими факторами навколишнього середовища.

**Спокій екзогенний** – явище затримання проростання насіння, пов'язане з різними фізичними чи хімічними властивостями його покривів, включаючи газопроникність.

**Спокій екзогенний механічний** – пов'язується з механічними перешкодами проростання, які створюються оплоднем чи його внутрішньою частиною (шкаралу-па ліщини, кісточка багатьох плодів).

**Спокій екзогенний фізичний** – зумовлений водонепроникністю шкірки, що має розвинуту кутикулу і шар палісадних клітин. Таке насіння називають твердим.

**Спокій екзогенний хімічний** – викликається інгібіторами, що містяться в насінні і запобігають його проростання у несприятливих умовах.

**Спокій ендегенний** – зумовлений переважно специфічними анатомо-морфологічними чи фізіологічними властивостями зародка.

**Спокій ендегенний морфологічний** – викликається недорозвиненням зародка.

**Спокій ендегенний фізіологічний** – зумовлений зниженою активністю зародка, яка у поєднанні з погіршенням газообміну покривів створює фізіологічний механізм гальмування проростання насіння.



**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.

**Структура білка первинна** – число і послідовність амінокислот, з'єднаних одна з одною пептидними зв'язками поліпептидного ланцюга.

**Структура білка вторинна** – характер вкладання поліпептидного ланцюга в спіральні ділянки та структурні утворення.

**Структура білка третинна** – спосіб скручування поліпептидних ланцюгів глобулярних білків.

**Структура білка четвертинна** – спосіб пакування кількох поліпептидних ланцюгів (глобул, фібрил) у молекулу за допомогою водневих та іонних зв'язків.

**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 цілій рослині.

**Транспортування внутріклітинне** – переміщення речовин через мембранні системи всередині окремої клітини.

**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.

**Факторів дія антагоністична** – виражається у пригніченні впливу одного із них під дією іншого.

**Факторів дія індиферентна** полягає у незалежному впливі різних елементів навколишнього середовища на розвиток рослин.

**Факторів дія синергічна** – сумісний вплив факторів, що призводить до підсилення розвитку окремих ознак і властивостей рослин чи їх сукупності.

**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, флавоони, халкони тощо).

**Флоема** – комплекс тканин рослин, по якому відбувається транспортування продуктів фотосинтезу від листя до місць використання й відкладання про запас (низхідна течія).

**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 являє собою ембріональний період розвитку рослин.

**Фосфорилювання** – включення в молекулу органічних сполук залишку фосфорної кислоти.

**Фосфорилювання окислювальне** – процес, при якому використовується енергія, що вивільняється при диханні у результаті окислення поживних речовин.

**Фотофосфорилювання** – відбувається при фотосинтезі за рахунок енергії світла.

**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 розкласти 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.

**Фотосинтез добовий** – кількість вуглекислоти, що засвоюється 1 м<sup>2</sup> листя протягом дня.

**Фотосинтезу коефіцієнт господарської ефективності ( $K_{\text{госп.}}$ )** – відношення кількості сухої біомаси у господарській частині урожаю (зерно, бульби тощо) до кількості всієї біомаси.

**Фотосинтезу коефіцієнт ефективності ( $K_{\text{еф.}}$ )** – відношення показника чистої продуктивності фотосинтезу до добового засвоєння  $\text{CO}_2$ .

**Фотосинтезу чиста продуктивність ( $\Phi_{\text{чпр.}}$ )** – вагова кількість загальної сухої біомаси, що нагромаджується за добу у розрахунку на 1 м<sup>2</sup> листя.

**Фотосинтетичний потенціал рослин** (ФП,  $\text{м}^2/\text{добу}$ ) – показник суми щоденних величин площі листя у посіві за весь вегетаційний період чи за які-небудь його частини.

**Фотосистема** (ФС) – комплекс головного (реакційний центр), допоміжних (антенних) пігментів та ферментативних систем, що забезпечує поглинання та перетворення світлової енергії в хімічну.

**Фотосинтезу світлова фаза** – система складних фотофізичних, фотохімічних та хімічних реакцій, що локалізується у мембранах хлоропластів, внаслідок яких поглинається світлова енергія і відбувається її трансформація в хімічну енергію.

**Фотосинтезу темнова фаза** – ферментативні реакції, що відбуваються без участі світла, внаслідок яких  $\text{CO}_2$  відновлюється за рахунок енергії (АТФ) і відновної сили ( $\text{НАДФ}\cdot\text{H}_2$ ), що утворилися при світлових реакціях.

**Фототрофні мікроорганізми** – бактерії, прохлорофіти, а також еукаріотні організми з різних відділків 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, що являють собою органічні сполуки, які містять чотири пірольних кільця, зв'язаних атомами магнію, і мають зелене забарвлення.

**Хромопласт** – пластиди з жовтим, оранжевим та червоним забарвленням, що зумовлюється вмістом каротиноїдів.

**Цвітіння у ботанічному розумінні** – період у житті рослин від розкриття бутону до засихання частин окремої квітки; у фізіологічному – комплекс процесів, що відбувається від початку закладання квіткових зачатків до запліднення й утворення зиготи.

**Цикл Кальвіна**,  $\text{C}_3$  – шлях фотосинтезу – спосіб асиміляції  $\text{CO}_2$ , що нагадує зворотний пентозофосфатний цикл, кінцевим продуктом якого є глюкоза. Складається з трьох етапів: карбоксилювання, фази відновлення та фази регенерації. Первинним акцептором  $\text{CO}_2$  у цьому циклі є рибулозо-1,6-дифосфат (РДФ).

**Цикл Кребса** – циклічна послідовність ферментативних перетворень ди- і трикарбонових кислот, у результаті чого відбувається розпад продуктів метаболізму: вуглеводів, жирів та амінокислот до  $\text{CO}_2$  і  $\text{H}_2\text{O}$ . Відбувається у мітохондріях.

**Цикл Хета – Слека** ( $\text{C}_4$ -шлях фотосинтезу) – шлях фотосинтетичного утворення чотиривуглецевих сполук (аспарату і малату) за рахунок додаткової (порівняно з циклом Кальвіна) реакції карбоксилювання, де акцептором  $\text{CO}_2$  є фосфоенолпіровиноградна кислота (ФЕП).

**Цитозоль** – частина мезоплазми, що заповнює простори між органоїдами клітини.

**Цитохроми** – складні білки, що переносять електрони. Локалізовані у мембранних структурах клітин усіх організмів і беруть участь у диханні, фотосинтезі, мікросомальному окисненні.

## ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

## А

- а-феофітін 106  
абсцизини 283  
абсцизова кислота (АБК) 100, 128, 133, 140, 282, 284, 286, 296, 320, 338, 341, 360, 379  
авотрофи 17, 42  
автофагічна вакуоля 38  
агресивність пато генів 390  
агростимулін 294  
агротехнологічні заходи 366, 370  
адаптація генетична 360  
адаптація пато генів 390  
адаптація фізіологічна 360  
адвентивні бруньки 296  
адгезія 324–325, 188, 209  
аденін 49  
адитивність іонів 216  
адсорбція 16  
адсорбція від'ємна 220  
адсорбція обмінна 220, 226  
АДФ110, 161, 167, 238  
аеренхімна тканина 369, 378  
аероби 139, 263  
аеробна фаза дихання 150  
аеробне дихання 150, 155, 160, 372  
аеротропізм 310, 313  
азот 47, 55, 85, 101, 141, 214, 222, 237, 255–258, 264, 266, 269, 329, 344, 368, 377  
азотисті речовини 328, 329  
азотфіксатори 252, 257, 258  
азотфіксатори симбіотичні 258  
азотфіксація 142, 255, 257, 261, 263  
азотфіксуюча активність 260  
аквапорини 227  
активатори 66, 78  
актиноміцети 258  
актинориза 258  
аланін 48  
алар 293  
алейроновий шар 81, 82, 328, 341, 344, 353  
алейронові зерна 330  
алелопатія 223, 235  
алелопатичний взаємовплив рослин 223  
аліфатичні активні групи 70  
алкалоїди 43, 89, 91, 222, 320  
алостеричні центри 66  
альдегіди 43, 72, 350  
альдолаза 250  
алюміній 219, 220, 369  
аміак 47, 62, 368, 373, 383  
аміди 62  
амілаза 68, 81, 309, 342, 344  
амілоза 76  
амілопектин 330, 351  
амілопласти 36  
аміни 243  
амінобензойна кислота 282  
амінокислоти 16, 45–45, 55, 62, 86, 100, 117, 131, 136, 59, 156, 171, 222, 229, 236, 304, 324, 329, 343, 345, 368  
амоній 256, 266  
амоніфікатори 23, 256  
амоніфікація 256, 257  
АМФ 49, 72, 152, 238  
амфіпатичні ліпіди 20  
анаболізм 42, 372  
анаероби 239  
анаеробна фаза дихання 150, 152  
анаеробні дегідрогенази 165  
антагонізм іонів 215, 216, 230  
антагоністична дія факторів 360  
антезини 317  
антенний комплекс 105, 134  
антибіотики 391  
антикодони 60  
антипорт 24, 228, 229  
антоціани 38, 241, 304  
апарат Гольджі (АГ) 19, 34–35  
АПБ 87, 88, 93  
апекс 294, 304, 324  
апикальна меристема 128, 198, 223, 224, 281, 294, 297, 302, 320, 324  
апикальне домінування 301

апоміксис 232  
апопласт 39, 183, 199, 226, 227, 231, 232, 233, 246  
апофермент 63, 69, 246  
апресорії 391  
арбускули 235  
ароматичні коферменти 70  
ароматичні речовини 356  
асимілююча поверхня рослин (АПР) 144  
асиміляти 98, 131–133  
асиміляція 232, 380  
аскорбінова кислота 47, 72, 94, 116, 121, 122, 160, 181  
асоційовані азот фіксуючі організми 257  
аспарагін 47, 222  
атмосферна посуха 374  
атрагуєча здатність 294, 330, 335  
атрагуючий центр 129, 130, 301, 330  
АТФ 42, 72, 86, 99, 104, 105, 110, 114, 115, 117, 126, 142, 150, 152, 154, 157, 161, 167, 201, 227, 228, 238, 305, 350  
АТФ-синтетаза 105  
ауксин 182, 234, 252, 282, 283, 284, 296, 301, 311, 342, 367  
ауксиноксидаза 297  
ацетат 43  
ацетил-КоА 86, 89, 102, 159, 168, 350  
АЦК 287

## Б

барботування 340  
бататастини 284  
бетастимулін 294  
білки 43, 54–63, 83, 105, 136, 155, 159, 227, 236, 237, 245, 320, 324, 328, 339, 344, 356, 363, 364, 378  
білки гідрофобні 363  
білки запасні 54  
білки інтегральні 21  
білки каналотворюючі 24, 227  
білки-насоси 227  
білки периферичні 21  
білки скорочувальні 20  
білки структурні 20  
білки трансмембранні 21  
білки-переносники 25, 131, 227, 228, 230  
білки-рецептори 290  
білки-ферменти 20, 54, 55, 240  
біоколюди 373

біологічний нуль 371  
біологічні годинники 309  
біосинтез амінокислот 47–49  
біосинтез вуглеводів 78  
біосинтез жирів 85  
біофлаваноїди 94  
ближній транспорт асимілятів 129  
бор 253, 254, 271, 308, 353  
бродіння 151, 181  
будова білкової молекули 56–57  
бульбочкова бактерія 260, 261, 263

## В

в'янення рослин 212  
вакуоля 17, 38, 62, 130, 175, 223, 229, 231, 233, 241, 297  
вакуолярна система 38–39  
везикули 34  
верхній кінцевий рушій 204  
взаємодія факторів 307  
вилягання 251, 384  
вимокання 364, 369  
випирання 370  
випрівання 360, 364, 368  
виродженість коду 54  
висхідна течія 129, 208  
відмирання 319  
відновлення 117  
відновник 108  
вікова мінливість 321  
вільний простір (ВП) 226  
віолксантин 102, 116  
вірулентність 390  
вірус 17  
вітаміни 43, 70, 82, 92–96, 100, 171, 222, 234, 236, 284, 342  
властивості води 186  
вода 183–190, 342  
водень 184, 214, 237  
водний баланс 210–213, 215  
водний дефіцит 212–213, 215  
водний режим 140, 155, 243  
водорозчинні вітаміни 93  
водяний потенціал 133, 192, 245  
воски 82, 85  
всмоктувальна сила 192  
вторинний шлях утворення амінокислот 62

вторинні донори асимілятів 130  
вторинні речовини 43  
вуглеводи 43, 44, 72–72, 115, 136, 150, 155,  
159, 245, 302, 304, 325, 328, 334, 335, 351,  
377, 383,  
вуглекислий газ 98, 179, 181, 219  
вуглекислотний компенсаційний  
пункт (ВКП) 137  
вуглець 97, 144, 160, 214, 237, 329, 344, 345

## Г

газообмін 98, 175  
газостійкість 386  
газочутливість 387  
галофіти 241, 382  
гексози 75  
гем 163  
геміцелюози 77  
ген 60  
генетичний код 60  
генетичний потенціал сорту 362  
генотипічний потенціал 372  
геотропізм 310, 311  
гербіциди 292  
гетероспермія 327  
гетеротрофи 17, 42  
гетероциклічні коферменти 70  
гіалоплазма 29  
гібереліни 81, 100, 128, 222, 283, 285, 296, 308,  
317, 318, 339, 341  
гіберелова кислота (ГК) 243, 285  
гібридизація 217, 374  
гігантизм 308  
гігрофіти 377  
гідатооди 202  
гідразид малеїнової кислоти (ГМК) 182, 293  
гідролази 68, 243  
гідратація колоїдів 378–379  
гідроген аза 255  
гідроліз 62, 132, 183, 306, 339, 343, 378  
гідролітичні ферменти 391  
гідроперекис 388  
гідротропізм 310, 313  
гідрофільні речовини 20, 182  
гідрофіти 377  
гідрофобні речовини 183  
гіпервітаміноз 93  
гіповітаміноз 93

гіпонастії 314  
гіпотеза “руху під тиском” 132  
гіпотеза гормональної системи зацвітання 317  
гіпотеза імовірності 388  
гістони 29  
глікогалофіти 383  
глікозидази 66  
гліколева кислота (гліколат) 126  
гліколіз 47, 74, 152, 154, 157, 160, 179  
гліколіпіди 21  
гліколіпіди 82, 84  
глікофіти 382  
гліюксилатний цикл (шлях) 89, 127, 168, 169  
гліюксилева кислота 48, 168  
гліюксисоми 43, 88, 168  
гліцерил 85, 88  
гліцерин 84, 350  
гліцеринальдегід 74  
гліцерофосфатиди 82  
гліцин 48, 127, 128  
глутамін 47, 222  
глюкоза 75, 132, 151, 152, 155, 169, 181, 254,  
351, 363  
глюконеогенез 89  
глютамінова кислота 47, 48, 160  
ГМФ 49  
гомеостаз 23, 360  
гормональна система 298  
гормони 43, 82, 283, 342  
градієнт концентрації 115, 191, 226  
грани 37, 99, 121  
грунтова посуха 374  
грунтове повітря 219  
грунтовий поглинаючий комплекс (ГПК) 220  
грунтовий розчин 218, 219, 220, 221  
ГТФ 61, 70  
гуанін 49  
губчаста паренхіма 98  
гутація 202, 309

## Д

далекий транспорт асимілятів 129  
дворучки 315  
ДГАФ 119  
дегідрогенази 164, 252  
дезамінування 388  
дезепоксидаза 116  
дезоксирибоза 49, 74



декарбоксилази 252  
 декарбоксилювання 355  
 декстрини 351  
 денатурація білків 373  
 денітрифікатори 233  
 денітрифікація 233, 256, 257  
 деплазмоліз 194  
 десиканти 294  
 детергенти 231  
 дефоліанти 294  
 дивергенція 390  
 дигідрооксіацетон 74  
 дигліцериди 83  
 динітрофенол 201  
 дисиміляція 42  
 диференціація колосу 363  
 дифузія 23, 226, 244  
 дихальний коефіцієнт (ДК) 174, 342, 352  
 дихання 142, 150–182, 250, 300, 352, 373  
 дихання аеробне 352  
 дихання анаеробне 352  
 дихання підтримки 172, 177  
 дихання росту 172  
 дихлоральсечовина 292  
 діагностика візуальна 267  
 діагностика хімічна 267  
 діафототропізм 311  
 діктіосоми 34, 129  
 ДНК 16, 49, 129, 156, 237, 290, 300, 332, 347, 372, 388  
 довгоденні рослини 316  
 дубильні речовини 320

## Е

евгалофіти 382  
 евксерофіти 376  
 евокація 323–324  
 еволюція клітини 16  
 ЕДТА 217  
 екзоцитоз 27  
 екологічні фактори 303  
 експресія генів 290  
 електричний градієнт 23, 114, 133, 302  
 електричний потенціал 227, 243  
 електротранспортний ланцюг (ЕТЛ) 105, 108, 114, 128, 134, 159, 160–166  
 електроосмос калію 133  
 електротропізм 313

електрохімічний потенціал 114, 227, 228  
 елементи живлення 367  
 емістим С 294  
 ендогенні регуляторні системи 128  
 ендодерма 198, 225, 231, 232, 312  
 ендоплазматична сітка (ЕПС) 30  
 ендоплазматичний ретикулум 19, 30, 62  
 ендосперм 275, 328, 332, 342, 344, 348  
 ендоцитоз 27  
 енергетичний процес 383  
 ензими 63–72  
 енолпіровиноградна кислота 155  
 епідерміс 211, 224, 325  
 епінастія 292, 314  
 епоксидаза 116  
 ЕПС гладенька (агранулярна) 30  
 ЕПС шорсткувата (гранулярна) 30  
 етерон 292  
 етанол 252  
 етилен 128, 175, 283, 284, 287, 296, 298, 320, 356, 360  
 етиленпродуценти 293  
 етиленхлоргідрин 293  
 етиловий спирт 151, 152  
 етіоляція 101  
 етіопласти 30  
 етрел 292, 293  
 еукаріоти 17, 52  
 ефект Варбурга 126

## Ж

жаростійкість 372  
 жири 43, 82, 150, 155, 159, 236, 329, 339  
 жирні кислоти 43, 83, 84, 100, 350  
 жирні кислоти насичені 83  
 жирні кислоти ненасичені 83  
 жиророзчинні вітаміни 94  
 життєвий цикл 279

## З

заболонь 366  
 загартування 363, 369  
 закон великого періоду росту 299  
 закон кількості подразнення 311  
 закон мінімуму 271, 307  
 закон повернення 271  
 закон ярусності Зеленського 375

залізо 55, 63, 101, 163, 214, 217, 219, 220, 237,  
249, 250, 270, 324, 369  
залізопорфіринові простатичні групи 71  
залізо-сірчані центри 107, 112  
заморозки 367  
запал 379  
зараження 390  
зародок 275, 332, 339  
захват зерна 212, 379  
зеаксантин 102, 116  
зеастимулін 294  
зеатин 286  
зимостійкість 363  
змушений спокій 338  
зольні елементи 214  
зона диференціації 224  
зона розтягнення 297

**I**

ізоелектрична точка 46  
ізолимонна кислота 157, 159, 168  
ізомери 69  
ізоферменти 67  
імпація 339  
імунітет активний 389  
імунітет надбаний 389  
імунітет пасивний 389  
імунітет природний 389  
інвазія 325  
інгібітори нітрифікації 257  
інгібітори росту 181, 223, 282, 300, 320, 367, 385  
індиферентна дія факторів 360  
індолілмасляна кислота (ІМК) 292, 294  
індолілоцтова кислота (ІОК) 128, 243, 282,  
283, 288, 294, 297, 301, 311  
інертність води 185  
ініціація 61, 323–324  
інсектициди 223  
інтенсивність дихання 135, 173, 174, 176, 179,  
282, 320, 352, 359, 367  
інтенсивність освітлення 148, 303  
інтенсивність транспірації 207, 286, 367, 373,  
383  
інтенсивність фотосинтезу 134, 140, 142, 143,  
208, 286, 320, 379, 386  
інтеркалярна меристема 281, 295  
іонізація води 184

**К**

кавова кислота 287  
кадаверин 383  
калій 47, 72, 101, 214, 216, 228, 237, 242–243,  
269, 320, 330  
калій-натрієвий насос 25  
калус 302  
кальцій 106, 113, 245, 256, 269, 330, 353  
камбій 295, 297, 366, 373  
кампозан 385  
капілярність 188  
карбоксилування 86, 117, 121, 168  
карбоксилуючі ферменти 86, 134  
карбонові кислоти 43  
карликовість 308  
каротини 102  
каротиноїди 82, 94, 101–102, 116, 135, 222,  
304, 325  
катаболізм 42, 86, 88, 156, 372  
каталаза 251, 309  
квантовий вихід 113  
кетоглутарова кислота 157  
кетокислоти 62  
кетони 72  
кисень 97, 112, 151, 184, 214, 219, 306, 339,  
340, 342  
кислота неорганічна 215  
кислота органічна 215  
кислотні дощі 386  
кислотність ґрунту 219  
кисневий ефект 389  
кінетик 293  
клімактеричний період дихання 175  
клітина 13–41  
клітинна оболонка (стінка) 62, 230, 233, 253,  
297  
клітинна стінка вторинна 39  
клітинна стінка первинна 39  
клітинна теорія 14  
клітинний сік 13–14  
клітковина 76, 245  
коагуляція 364, 372  
коацервати 16  
кобальт 72, 214  
ковпачковий плазмоліз 194  
когезія 187, 208  
кодони 60  
коефіцієнт в'янення 381

коефіцієнт вигину листка 146  
 коефіцієнт седиментації 15  
 компетенція 323–324  
 конус наростання 294  
 конформація білків 62, 183  
 концентрація водневих іонів (pH) 215  
 концентрація клітинного соку 381  
 кооперативні системи 186  
 кора 366, 297  
 кореляція 295  
 кореневі волоски 224  
 кореневий тиск 133, 201  
 кореневий чохлик 198, 223, 312  
 корична кислота 287, 338  
 короткоденні рослини 316, 317  
 котранспортна система 24  
 кофактори 69, 243  
 кофейна кислота 242  
 кофермент 63, 69, 89  
 кофермент А (Ко А) 70, 71, 93, 156, 157  
 КПД ФАР 144, 145  
 кремній 214, 241  
 криногалофіти 383  
 криптоксантин 102  
 криптохром 303, 304  
 кристи 35  
 критична вологість насіння 176, 341  
 критична температура 367  
 критичні періоди 377  
 кріопротектори 363  
 крохмаль 76, 80, 83, 100, 118, 121, 131, 150, 152, 328, 330, 335, 344, 351, 378  
 крохмальні зерна 100, 312, 342  
 ксантофіли 102, 135, 325  
 ксенобіотики 386  
 ксероморфізм 374  
 ксерофіти 183, 372, 374, 376  
 силама 41, 98, 129, 198, 206, 208, 223, 225, 232, 366  
 силюза 74  
 кут нахилу листка 146  
 кутикула 230, 231, 369, 373, 375, 380  
 кутикулярна транспірація 206  
 кутин 41, 82, 85

## Л

лактоза 20  
 ламела 99, 127

латеральна меристема 281, 294  
 лейкопласти 36, 312  
 лектини 222, 297  
 лимонна кислота 157, 168, 215, 238,  
 листовая поверхня рослин (ЛПР) 144  
 листовий індекс(ЛІ) 144  
 ліази 68, 243  
 лігази 69  
 ліганди 247, 252  
 лігнін 39, 175, 225, 250  
 лігніфікація 39  
 лізис 373  
 лінолева кислота 334  
 ліпази 68, 88, 344, 350  
 ліпіди 16, 43, 82–89, 175, 227, 325, 328, 330, 333, 344, 350, 356, 363  
 ліпоева кислота 156, 157  
 лужність ґрунту 219  
 льодова кірка 370  
 лютеїн 102

## М

магній 72, 101, 121, 154, 244, 245, 270, 320, 330  
 мікроелементи 214, 217  
 мальтоза 75, 351  
 марганець 72, 101, 106, 113, 154, 214, 251, 252, 270, 369  
 матрикс 35, 155, 157, 167  
 матричний синтез 16  
 мевалонат 286  
 мезоінозит 282  
 мезоморфна структура листка 374, 377  
 мезофіл 98, 121, 137, 211, 296  
 мезофіти 372, 377  
 меланін 250  
 мембрани 19  
 мембранний потенціал (МП) 168, 321  
 мембранологія 19  
 меристема 324  
 меристематичні тканини 365  
 метаболізм 252, 253, 342  
 метаболіти 63  
 металотіонеїни 251  
 металоферменти 71  
 метіонін 240, 347  
 методи вивчення 14  
 мікроскопічний 14

“заморожування-сколювання” 15  
фракціонування 15  
мікрохірургії 15  
генної інженерії 15  
біотехнології 15 мідь 55, 72, 101, 250, 270, 324  
мікориза 234, 235  
мікотрофні рослини 234  
мікроелементи 141, 142, 214, 217, 219, 230, 247, 248, 249, 324, 367  
мікроскоп 13  
мікросоми 19, 37–38  
мікотрабекулярна решітка 29  
мікротрубочки 29, 129  
мікрофіламенти 29  
мінеральне живлення 140, 307  
мінеральні елементи 179, 180  
мінеральні поживні речовини 218–223, 225, 226, 236, 271  
мінливість насіння 327  
міоїнозит 330  
мітоз 282  
мітохондрії 15, 19, 35–36, 62, 63, 85, 88, 126, 155, 157, 179, 227, 233, 312, 342, 350, 372  
молібден 63, 253, 270  
молочна кислота 151, 152, 306  
молочнокисле бродіння 151  
монокарпічні рослини 279  
моносахариди 44, 72, 152  
морозостійкість 364  
морфогенез 295, 301, 302  
мультиферментні системи (комплекси) 35, 164  
мутагени 374  
мутації 389  
муцигель 224

## Н

НАД 50, 70, 93, 154, 156, 164,  
НАДФ 50, 70, 93, 108, 111, 122, 142, 164, 305  
напівконсервативна реплікація 52  
напівлетальна доза 389  
насоси електрогенні 228  
насоси електронейтральні 228  
настії 310, 313  
натрій 214, 226, 244  
нафтилоцтова кислота (НОК) 292, 293, 294  
незамінні амінокислоти 46  
нейтральні ліпіди 83

некроз 242, 243  
неорганічні поживні речовини 219  
неповноцінні білки 46  
несимбіотичні азотфіксуючі організми 257  
нециклічний транспорт електронів 112, 140  
нижній кінцевий рушій 201  
низхідна течія 129, 208  
нікель 214, 255  
нікотинамід 164  
нікотинова кислота 93  
нікतिнастичні рухи 314  
нітратредуктаза 253, 265  
нітрифікатори 256  
нітрифікація 256, 257  
нітрогеназа 253, 261  
нуклеїнові кислоти 16, 43, 49–54, 74, 155, 237, 245, 252, 324, 333, 348, 356  
нуклеоплазма 29  
нуклеотиди 49, 74

## О

облігатні анаероби 151  
обмін речовин 42–96, 233  
оболонка 17  
озимі рослини 315  
озон 103  
окислювально-відновний потенціал 108, 111, 160, 162, 251  
окислювально-відновні процеси (реакції) 94, 101, 108, 150, 167, 183, 227  
окислювання 201, 355  
окислювач 108  
окисне декарбоксилювання 156, 157  
окисне фосфорилування 161, 167–168, 173, 179  
оксibenзойна кислота 338  
оксигенерування 126  
оксидоредуктази 68, 243  
оксикислоти 47  
олеїнова кислота 350  
олеопласти 36  
олеосоми 44, 83, 86, 88  
олігосахариди 44, 75  
олії 82  
онтогенез 130, 222, 275, 295, 316, 321, 367, 377, 385  
оплодень 301  
органічний спокій 338

органічні кислоти 63, 117, 130, 136, 356, 377, 383  
органічні сполуки (речовини) 42, 72, 97, 142, 157, 175, 218, 220, 221, 222, 223  
органогенез 142, 276, 302  
органогени 214  
органойди 369  
ортоніл 294  
ортофосфат 70, 80, 110, 131  
осмос 23, 132, 150, 183, 191, 216  
осмотичний градієнт 167  
осмотичний потенціал 191, 216  
осмотичний тиск 155, 191, 381, 383  
осмотично активні речовини 297  
оцтова кислота 168, 215

## П

палісадна (стовпчаста) паренхіма 98  
пальмітинова кислота 334, 350  
пантотенова кислота 93, 282  
паренхіма 13, 129, 134,  
партогенез 323  
пасока 202  
патогенність 390  
пектин 81  
пектинові речовини 78  
пентоди 171  
пентози 74  
пентозофосфатний шлях (цикл) 47, 119, 160, 169–172  
пептиди 45, 343  
первинна кора 198, 224  
первинна стресова реакція 360  
первинні донори асиміляції 130  
первинні речовини 43  
переамінування 48  
перекис 116, 388  
перимітохондріальний простір 35  
перинуклеарний простір 27  
перицикл 198, 225, 231, 285, 295, 297  
період вегетації 362  
періодичність плодоношення 356  
періодичність росту 298  
пероксидази 66, 283  
пероксисоми 127  
пестициди 307  
пігмент-білковий комплекс (ПБК) 100  
пігменти 101–103, 134, 140, 325

піридоксин 282  
піримідини 45, 49, 160  
пірвіноградна кислота (ПВК) 48, 88, 123, 151, 152, 155, 156, 159, 164, 356  
післязбиральне дозрівання 339  
плагіотропізм 311  
плазматична мембрана (плазмалема, цитолема) 19–20, 133, 226, 229, 230, 304  
плазмодесми 122, 132, 225, 231, 233  
плазмоліз 193, 212  
плазмолізовані клітини 193  
пластиди 19, 36–37, 63, 85, 142, 245, 372  
пластохінони 108, 110  
пластохрон 296  
пластоцианін 107, 108, 250  
плач рослин 202, 309  
поверхневий натяг 188  
повноцінні білки 46  
поглинальна здатність ґрунту 219, 223  
подвійне запліднення 326  
позапродихова транспірація 206  
полегшена дифузія 25  
поліфеноли 94, 100  
поліаміни 284  
поліетилен 379  
полікарпічні рослини 279  
поліпропилен 379  
полісахариди 75, 80, 81  
полісоми 33  
поліфенолоксидаза 297  
польова листозабезпеченість ценозу 144  
полярні ліпіди 84  
полярність 295, 302  
порфірини 45, 222  
посуха 374  
посухостійкість 372, 374, 380  
потенціал електричний 227, 243  
потенціал електрохімічний 114, 227, 228  
потік електронів 108  
потік пластичних речовин 208  
пояски Каспарі 199, 231  
принцип мінімальної кількості листків 324  
принцип надмірності 360–361  
природний добір 374  
продихи 122, 134, 137, 230, 239, 304, 369, 375, 381  
продихова транспірація 204  
продуктивність транспірації 207  
продуктивність фотосинтезу 128

прокамбій 295  
прокаріоти 17  
проліферація 295  
пропластиди 36  
проростання насіння 288, 341  
протетична група 63, 70  
протеази 66, 283, 344  
протеїни 54-63  
протеїнкази 66, 116, 239, 246  
протеїнопласти 36  
протеїнофосфатази 66  
протонний градієнт 111  
протонний насос (помпа) 26, 111, 115, 167  
протоплазма 14, 281, 364, 379  
протопласт 17, 19, 212, 225, 227, 372, 378  
пряма дія радіації 388  
птерини 304  
пурини 45, 49, 160, 282, 286  
путресцин 383

## Р

радикали 388  
радіостійкість 388  
радіочутливість 388  
рафіноза 367  
РБФ 117  
реакційні центри (РЦ) 100, 104  
реакція ґрунтового розчину 219  
регенераційні процеси 295  
регенерація 117  
регенерація травматична 302  
регенерація фізіологічна 302  
регулятори вегетативного розмноження 294  
регулятори дозрівання 293  
регулятори спокою 293  
редуктази 253  
репарація ДНК 361, 389  
реплікація 51, 323, 347  
ретарданти 292, 370, 385  
ретинол 94  
реутилізація 252, 330, 335  
рибоза 49, 74  
рибонуклеази 66  
рибосоми 32-33, 61, 129, 156, 245  
рибофлавін 304  
рибульозобифосфат 119  
рибульозобифосфаткарбоксилаза 118  
ризосфера 391  
ризодерма 198, 231, 297  
ризодерміс 224, 231

ризоторфін 263  
ризосфера 223, 233  
ритми фотосинтезу 141  
ритмічність росту 298  
різномісність 327  
ріст 140, 179, 249, 281, 294, 298, 305  
РНК 16, 49, 53, 156, 182, 232, 372, 300, 320, 324, 332, 347  
РНК інформаційна (і РНК) 53, 61  
РНК матрична (м РНК) 53, 245  
РНК рибосомна (р РНК) 32  
РНК транспортна (т РНК) 53, 61, 245  
розвиток 249, 281  
розвиток проростка 288  
розмноження 249, 289, 323  
розпад вуглеводів 81  
розчин гіпертонічний 191  
розчин гіпотонічний 191  
розчин зрівноважений 216  
розчин ізотонічний 191  
ростові кореляції 301  
рух рослин 309

## С

С<sub>3</sub> фотосинтез 117, 134  
С<sub>4</sub> фотосинтез 117, 120, 134, 252  
саліцилова кислота 338  
САМ-метаболізм 117, 125  
самозігрівання 180, 358, 359  
сахароза 44, 73, 75, 79, 88, 89, 98, 119, 132, 136, 150, 152, 222, 363  
сапонін 223  
світло 134, 230, 303  
світлові реакції фотосинтезу 37  
світлозбираючі комплекси (СЗК) 100, 105, 116  
світлокультура рослин 136, 148, 149  
сейсмонастія 310  
сенсibiliзаційна здатність 212  
сенсорна зона 297  
серин 127, 127  
сидерофори 234, 248, 249  
силіцій 242  
симетрія 295  
симпласт 24, 31, 39, 183, 199, 226, 231, 232  
симпорт 24, 228  
сингамія 323  
синергізм 217, 230  
синергічна дія факторів 360



синтез АТФ 36  
 синтетази 243  
 сисна сила клітин 378, 381  
 система репарації 361  
 система стабілізації 360  
 ситоподібні трубки 129, 133  
 сірка 101, 239, 270, 307  
 скарифікація 339  
 снігова пліснява 368  
 солестійкість 381  
 солі фізіологічне кислі 215  
 солі фізіологічно лужні 215  
 “сон” рослин 243, 310  
 сорбційне зв’язування іонів 221  
 сорбція 342  
 сперматозоїди 13  
 спирт 43, 72, 151, 179, 306, 369  
 спиртове бродіння 74, 151  
 спокій насіння 338–341  
 спокій насіння змушений 338  
 спокій насіння органічний 338  
 спочиваючий центр 297  
 спряжені мембрани 114  
 ССС (хлорхолінхлорид) 292  
 старіння 300, 319  
 статоліти 312  
 стеаринова кислота 350  
 стимулятори росту 320  
 стипаксерофіти 376  
 стійкість рослин 362  
 стійкість рослин до хвороб 390  
 стрес 360  
 стресори біологічні 360  
 стресори фізичні 360  
 стресори хімічні 360  
 строма 99, 117, 252  
 структура води 185–186  
 структура ДНК 50–51  
 ступінь стійкості 362  
 суберин 40, 82, 85, 225, 232  
 субстратне фосфорилування 155, 173  
 сукуленти 372, 375  
 сукциніл-КоА 157  
 сума біологічних температур 371  
 сумарне випаровування води 210  
 супероксиддисмутаза 116, 250, 252, 253  
 суховії 374  
 сфінголіпіди 82

## Т

таксиси 314  
 таміни 92  
 темпові реакції фотосинтезу 37, 99, 116–128  
 температурні оптимуми 305  
 теорія Гровтера 388  
 теорія стресу 360  
 теорія фотосинтетичної продуктивності  
     рослин 145–147  
 теорія циклічного старіння й омолодження 321  
 термінальна оксидаза 166, 178  
 термінація 61  
 термогенез 178  
 термоперіодизм 305, 309  
 термотропізм 313  
 терпени 43, 89, 90  
 терпеноїди 89, 90, 284  
 тигмотропізм 313  
 тиксотропія 30  
 тилакоїди 37, 105, 111, 114, 132, 245  
 тимін 49  
 тіамін 282  
 тіамінпірофосфат (ТПФ) 157  
 тіосечовина 293, 339  
 тканина 13  
 токоферол 95  
 тонопласт 19, 38, 227, 229, 230, 356  
 точка світової компенсації 135  
 травмотропізм 313  
 транскрипція 60, 290, 347  
 трансляція 33, 60, 347  
 транспіраційний коефіцієнт 207  
 транспірація 98, 181, 204–208, 211, 213, 226,  
     233, 287, 373, 377  
 транспорт асимілятів 129–134  
 транспорт речовин активний 23  
     – первинний 228  
     – вторинний 228  
 транспорт речовин пасивний 23, 228  
 трансферази 68, 243  
 трахеїди 204  
 треонін 116  
 тригліцериди 83  
 триптофан 282  
 трихлорацетат натрію (ТХА) 292  
 тріоди 74  
 тріозофосфати 131  
 тропізми 310

тургор 183, 192, 243, 309, 314  
тургорний тиск 133, 192, 295

## У

убіхінол 166  
убіхінон 165, 166  
УМФ 49  
уніпорт 24  
урацил 49  
уреази 68, 255  
уреїди 232  
урожай 142, 217, 234  
урожай біологічний 143  
урожай господарський 143  
УТФ 70

## Ф

ФАД 71, 112, 156  
фаза адаптації 360  
фаза ґрунту жива 218  
фаза ґрунту рідка 218  
фаза ґрунту тверда 218  
фаза розвитку рослин 368  
фази загартування 363  
фази стресу 360  
факультативні анаероби 151  
фелоген 295, 297  
фенілмеркурацетат 379  
феноли 91, 250, 251, 284, 288  
фенольні сполуки 89, 128, 284  
феофітин а 110  
ФЕП-карбоксилаза 121  
фередоксин 107, 108, 109, 115, 116  
ферментативний каталіз 64  
ферменти 63–72, 89, 117, 140, 155, 212, 236, 252, 261, 300, 324, 342, 344, 372  
фібрилярна ламіна 27  
фізіологічне дозрівання насіння 338  
фізіологічні тестори 367  
фізіологічне активні речовини 291, 324  
фікобіліни 101, 102  
філотаксис 289  
фітін 239, 330  
фітогормони 81, 133, 171, 181, 234, 222, 282, 283, 300, 302, 308, 320, 340  
фітонциди 43, 223  
фітопатологічне випрівання 368  
фітосидерофори 234, 248, 249  
фітохром 303, 317  
флаванойди 43, 91, 102  
флавін 304  
флавінмононуклеотид 165  
флавопротеїни 162  
флоема 98, 129, 173, 198, 208, 225, 366, 373  
флориген 317  
флуоресценція 104  
ФМН 71, 112  
форми ґрунтової води 195  
фосфатази 66, 238, 245  
фосфоген 330  
фосфогліцериновий альдегід (ФГА) 118  
фосфогліцеринові кислота (ФГК) 117  
фосфоенолпіровиноградна кислота (ФЕП) 121, 123, 125, 155, 244  
фосфокінази 244  
фосфоліпіди 20, 21, 30, 85, 87, 189  
фосфон 293  
фосфосидерофори 252  
фосфор 55, 141, 222, 237, 238, 239, 269  
фосфорилування 66, 88, 110, 153, 201, 288, 383  
фосфорилування нециклічне 110, 112  
фосфорилування циклічне 110  
фосфорна кислота 49, 85, 230, 236  
фотієва кислота 282  
фотодихання 42, 118, 124, 126–128, 137, 180  
фотоморфогенез 303  
фотонастії 303  
фотони 104  
фотоперіодизм 303, 316, 324  
фотосинтез 37, 42, 74, 97–148, 152, 168, 240, 241, 250, 298, 300, 303, 305, 372, 373  
фотосинтетичний потенціал ценозу (ФПЦ) 144  
фотосинтетичні пігменти 101  
фотосинтетично-активна радіація (ФАР) 103, 134  
фотосистеми I, II 85, 99, 104, 109, 112, 116, 252  
фототаксис 303  
фототропізми 303, 310  
фотофосфорилування 114–115, 140, 142  
фруктоза 44, 75  
фузикокцини 284, 290  
фукоксантин 102  
фумарола кислота 159, 160  
фунгіциди 391  
функції мембран 19

**Х**

хелатні сполуки 217  
 хелати 247  
 хелатори 248  
 хемосинтезики 42  
 хемотропізм 310, 313  
 хімічний градієнт 168  
 хінон 107, 162  
 хлор 72, 106, 113, 241, 271  
 хлорогенова кислота 223, 287  
 хлороз 101, 141, 241, 243, 250, 253, 307  
 хлоропласти 15, 36, 62, 67, 85, 98, 99–100, 126, 131, 141, 142, 155, 173, 212, 227, 283, 304, 309, 312, 368  
 хлорофіл 100, 140, 237, 245, 283, 292, 304  
 хлорофіл *a* 106, 107, 112  
 хлорофіл-білковий комплекс 105  
 хлорофіловий індекс 144  
 холестерол 21, 30  
 холодна стратифікація 340  
 холодостійкість 371  
 хроматин 389  
 хромoplastи 36  
 хромосомний набір гаплоїдний 29  
 хромосомний набір диплоїдний 29  
 хромосомні аберації 389  
 хромофор 303

**Ц**

целобіоза 75, 82  
 целюлаза 320  
 целюлоза 82, 175, 254  
 центральний циліндр 198  
 цикл Кальвіна 117, 120, 121  
 цикл Кребса 36, 156, 157, 179, 183, 356  
 цикл трикарбонових кислот 63, 89, 156–159  
 цикл Хета-Слекса 121  
 циклічний транспорт електронів 112, 140  
 цинк 55, 63, 252, 271  
 циркадні ритми 299, 309  
 цис-акотинова кислота 157, 168  
 цистеїн 240, 282

цитозин 49  
 цитозоль 243  
 цитокініни 128, 142, 222, 243, 282, 283, 286, 296, 301, 318, 338, 341  
 цитоплазма 29–30, 63, 85, 88, 121, 129, 175, 225, 303, 304, 312, 330, 356, 373, 386  
 циториз 193  
 цитоскелет 29  
 цитохром-*b<sub>6</sub>-f*-комплекс 111  
 цитохроми 99, 108, 109, 162  
 цитохромоксидаза 163, 166, 179, 297  
 цитрат 244  
 ціанідрезистентне дихання 178  
 ціанобактерії 258  
 ЦТФ70  
 цукри 85, 89, 117, 130, 223, 236, 328, 350, 363, 378

**Ч**

чиста продуктивність фотосинтезу 143

**Ш**

шикімова кислота 171, 285  
 шлях  $\beta$ -окислювання 88

**Щ**

щавелевокислий кальцій 320  
 щавлевооцтова кислота (ЩОК) 48, 121, 122, 125, 159, 160, 168, 356  
 щиток 341, 344, 351

**Я**

яблучна кислота (малат) 27, 121, 159, 164, 168, 215, 244, 389  
 ядерний матрикс 29  
 ядерні пори 27  
 ядерцеві організатори 29  
 ядро 14, 19, 27–29, 62, 129, 281  
 янтарна кислота 89, 157, 166, 168, 293  
 ярі рослини 315  
 яровизація 295, 314, 315, 368

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Беренье Ж., Кине Ж.М., Сакс Р. Физиология цветения: В 2 т. – М.: Агропромиздат, 1985. – Т.1. – 192 с.; Т.2. – 318 с.
2. Грин Н., Стаут У., Тейлор Д. Биология: В 3 т. – М.: Мир, 1990. – Т.1. – 368 с.; Т.2. – 327 с.; Т.3. – 374 с.
3. Гродзінський Д. М. Основи хімічної взаємодії рослин. – К.: Наук. думка, 1973. – 206 с.
4. Гродзинский Д. М. Надежность растительных систем. – К.: Наук. думка, 1983. – 366 с.
5. Гупало П. И., Скрипчинский В. В. Физиология индивидуального развития растений. – М.: Колос, 1971. – 224 с.
6. Дарвин Ч. Р. Происхождение видов. – М.: Гос. изд. с.-х. лит., 1952. – 483 с.
7. Калинин Ф. Л. Биологически активные вещества в растениеводстве. – К.: Наук. думка, 1984. – 319 с.
8. Кефели В. И. Рост растений. – М.: Колос, 1984. – 175 с.
9. Кретович В. Л. Биохимия растений. – 2-е изд. – М.: Высш. школа, 1986. – 504 с.
10. Лебедев С. И. Физиология растений. – М.: Колос, 1988. – 544 с.
11. Ленинджер А. Основы биохимии: В 3 т. – М.: Мир, 1985.
12. Люттге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. – М.: Колос, 1984. – 408 с.
13. Макрушин Н. М. Основы гетеросперматологии. – М.: Агропромиздат, 1989. – 288 с.
14. Макрушин М. М. Насіннєзнавство польових культур. – К.: Урожай, 1994. – 208 с.
15. Макрушин М. М., Макрушина Є. М., Петерсон Н. В. та ін. Фізіологія сільськогосподарських рослин з основами біохімії – К.: Урожай, 1995. – 352 с.
16. Метлицкий Л. В. Основы биохимии плодов и овощей. – М.: Экономика, 1976. – 348 с.
17. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.
18. Николаева М. Г. Физиология глубокого покоя семян. – Л.: Наука, 1967. – 207 с.
19. Полевой В. В. Физиология растений. – М.: Высш школа, 1989. – 454 с.
20. Рудишин С. Д. Основы биотехнологии растений. Підручник для вищих аграрних закладів. – Вінниця, 1998. – 234 с.
21. Тимирязев К. А. Жизнь растений. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 290 с.
22. Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Макрушин Н. М. и др. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений – М.: Колос, 2005. – 656 с.
23. Чайлахян М. Х. Регуляция цветения высших растений. – М., 1988. – 560 с.
24. Шевелуха В. С. Рост растений и его регуляция в онтогенезе. – М.: Колос, 1992. – 598 с.
25. Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез  $C_3$ - и  $C_4$ -растений: механизмы и регуляция. – М.: Мир, 1986. – 598 с.
26. Ясуо Кагава. Биомембраны. – М.: Высш. школа, 1985. – 303 с.

Навчальне видання

**М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина,  
Н. В. Петерсон, М. М. Мельников**

## **ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН**

Підручник для студентів вищих навчальних закладів

Редактор *Л. В. Кузьмич*

Коректори: *Л. Я. Шутова, Ж. С. Швець*

Комп'ютерна верстка: *С. А. Олійник*

Підписано до друку 05.09.06 . Гарнітура Times  
Формат 70×100/16. Папір офсетний. Друк офсетний.  
Ум. друк.арк. 29.4. Наклад 3000 прим. Зам. №

ПП “Нова Книга”

21100, м. Вінниця, вул. Квятека, 20

Свідоцтво про внесення до державного реєстру видавців,  
виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції

ДК № 103 від 30.06. 2000 р.

Тел. (0432) 52-34-80, 52-34-82. Факс 52-34-81

E-mail: [newbook1@vinnitsa.com](mailto:newbook1@vinnitsa.com)

[www.novaknyha.com.ua](http://www.novaknyha.com.ua)

Віддруковано з готових діапозитивів