

Міністерство освіти і науки України
Уманський національний університет садівництва
Кафедра мікробіології, біохімії і фізіології рослин

Притуляк Р. М.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ БІОХІМІЇ

Опорний конспект лекцій

УМАНЬ – 2016

Підготовлено к.с.-г.н., доцентом кафедри мікробіології, біохімії і фізіології рослин
Р. М. Притуляком

*Затверджено на засіданні кафедри мікробіології, біохімії і фізіології рослин
(протокол №5 від 10 жовтня 2016 року).*

Мета навчальної дисципліни «Фізіологія рослин» – формування у студентів професійних знань щодо процесів життєдіяльності рослинного організму та планомірного управління ним.

Єдність об'єктів і методів дослідження обумовлює тісні взаємозв'язки дисципліни "Фізіології рослин" з іншими навчальними дисциплінами: "Біофізика", "Хімія", "Хімічний захист рослин (фітофармакологія) з основами агротоксикології", "Ботаніка", "Агрохімія".

Дослідження фізіологічних процесів, які відбуваються в рослинах, неможливе без знання анатомії, морфології і біохімії, а також фізики й хімії, висновками, законами та методами яких користується фізіологія рослин. Предметом фізіології рослин є не тільки окремі компоненти живого, а передусім пізнання механізмів інтеграції фізіологічних функцій на рівні цілісного рослинного організму.

Завдання – сформувані у студентів теоретичну основу фізіологічних процесів рослин для удосконалення існуючих і розробки новітніх технологій вирощування сільськогосподарських культур та регулювання їх продукційного процесу і підвищення якості рослинницької продукції.

У результаті вивчення навчальної дисципліни студент повинен

знати:

- історію, сутність, значення, проблеми та перспективи розвитку фізіології рослин;
- функції клітин, тканин і рослини загалом, а також перетворення, які в них проходять;
- методи визначення інтенсивності фотосинтезу та дихання у рослинних організмів;
- механізми гормональної регуляції на генному та мембранному рівнях, застосування фітогормонів у захисті рослин;
- фізіологічні основи зміни метаболізму рослин під час дії стресових факторів;
- залежність фізіологічних процесів від основних внутрішніх факторів та умов навколишнього середовища;
- засоби, методи та способи фізіологічного впливу на рослину для одержання високого врожаю;
- роль фізіології рослин у програмуванні продуктивності рослин, прогнозуванні стану екологічних систем та охороні природи:

вміти:

- застосовувати знання з фізіології рослин в практиці;
- використовувати основні фізіологічні показники рослин для створення структуризованої бази даних, що характеризує потоки і елементи системи „грунт–рослина–клімат–урожайність”;
- здійснювати контроль, прогноз та управління продукційним процесом формування запрограмованої урожайності.

ТЕМА №1. ВСТУП. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

ВСТУП

План

1. Предмет і завдання фізіології рослин. Взаємозв'язок фізіології рослин з іншими біологічними дисциплінами.
2. Методи фізіології рослин.
3. Фізіологія рослин як теоретична основа агрономічних наук.
4. Коротка історія розвитку фізіології рослин як науки і роль вітчизняних вчених у її розвитку.
5. Основні напрямки розвитку сучасної фізіології рослин.

1. Предмет і завдання фізіології рослин.

Сучасна фізіологія рослин є інтегративною дисципліною, яка вивчає головні життєві функції рослинного організму на різних рівнях їх організації, вивчає закономірності життя рослин та шляхи керування ними з метою оптимізації продуктивності культурних рослин. *Предметом фізіології рослин є функції живих рослинних організмів, їх органів, тканин, клітин та клітинних компонентів, а також причини тих або інших проявів їхньої життєдіяльності, їх залежність від зовнішніх і внутрішніх чинників.* Методологія фізіології рослин заснована на уявленнях про рослинний організм як складну саморегулюючу систему, яка включає ієрархію різних структурних рівнів — від субклітинних, тобто макромолекул до цілісної рослини. Пізнання фізіологічних функцій здійснюється через дослідження простих рівнів організації, з наступною інтеграцією даних при розгляді фізіологічних систем зростаючої складності.

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

Живим системам, в тому числі рослинному організму, притаманна вища форма цілісності, нерозривний зв'язок та взаємозумовленість складових його компонентів. Одним із проявів цілісності є те, що незважаючи на велике значення кожної окремої функції, життєдіяльність організму в цілому залежить від того, яким чином конкретна функція пов'язана з іншими, і як ці співвідношення узгоджені зі зміною умов оточуючого середовища.

Виняткова специфічність хімічного складу, морфологічної будови, тісний взаємозв'язок структури і функції, залежність процесів обміну речовин від стану структур, динамічність останніх — такі специфічні властивості об'єкта досліджень фізіології рослин.

Проблеми та завдання фізіології рослин настільки широкі та складні, що вирішення їх потребує застосування цілого комплексу тонких фізико-хімічних методів, різноманітних експериментальних та теоретичних підходів. Саме тому ця дисципліна входить у ранг точних фундаментальних наук.

Сучасна фізіологія рослин має тісний взаємозв'язок з ботанікою, цитологією, біохімією, біофізикою, генетикою, імунологією, екологією.

2. Методи фізіології рослин.

Основний метод пізнання процесів, явищ в фізіології – експеримент, дослід. Відповідно, фізіологія рослин – наука експериментальна.

Для дослідження фізико-хімічної суті функцій та процесів у фізіології рослин широко застосовують наступні методи:

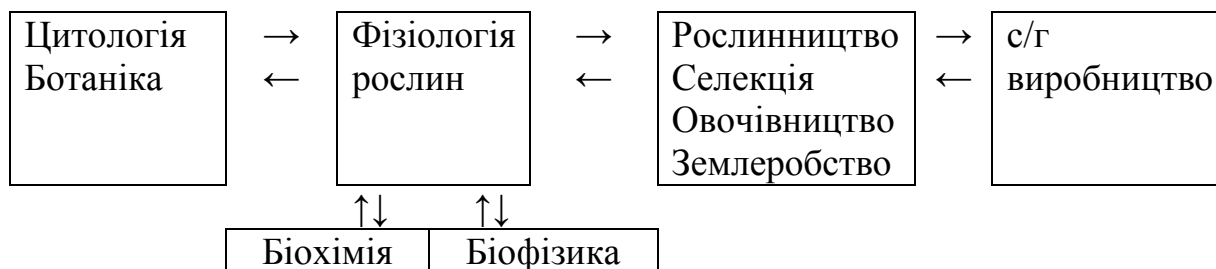
- Лабораторно-аналітичний;
- Вегетаційний (у контрольованих умовах);
- Польовий;
- Виробничий;
- Мічених атомів;
- Електронної мікроскопії;
- Ультрафіолетової та люмінесцентної мікроскопії;
- Електрофореза;
- Хроматографії.

Крім цього, використовують фітотрони та лабораторії штучного клімату, в яких вирощують рослин та проводять досліди в умовах певного складу повітря, потрібної температури та освітлення.

За допомогою цих методів фізіологи досліджують рослини на молекулярному, субклітинному, клітинному та організменному рівнях.

3. Фізіологія рослин як теоретична основа агрономічних наук.

Фізіологія рослин є теоретичною основою всіх агрономічних наук, оскільки управління життєвими процесами рослин та їх використання складають основне завдання фізіології рослин.



4. Коротка історія розвитку фізіології рослин як науки і роль вітчизняних вчених у її розвитку.

Сучасний стан фізіології рослин є результатом довгого шляху розвитку, що пройшла ця наука за більш ніж двохсотліття її існування. Сформувалася вона в XVII–XVIII ст. як один із напрямів ботаніки.

Науковий підхід до фізіології рослин започаткував голландець Ян Батіст ван Гельмонт (1579–1644), який провів перший кількісний вегетаційний дослід задля вивчення шляхів живлення рослин. На основі своїх дослідів він зробив помилковий висновок про те, що вода є єдиним поживним субстратом для рослин. І тільки пізніше було встановлено важливість ґрунту та повітря як джерел живлення рослин. Можна без перебільшення стверджувати, що своє існування фізіологія рослин розпочала з науки про живлення.

М. Мальпігі (1628–1694) – один із засновників мікроскопічної анатомії рослин, відкриття щодо певних мікроструктур поєднував з їхніми функціями, що мало важливе значення для майбутньої фізіології рослин.

С. Гейлс (англійський ботанік і хімік) у 1727 р. висловив припущення щодо можливості живлення рослин за участю листків із повітря. **С. Гейлса**, без сумніву, слід віднести до засновників фізіології рослин як науки.

Фізіологія рослин як наука сформувалася майже на століття пізніше, коли в 1771–1782 рр. англієць **Дж. Прістлі**, австрієць **Я. Ингенхауз** і швейцарець **Ж. Сенеб'є** виявили компоненти, за рахунок яких відбувається повітряне живлення рослин.

Н. Соссюр (1777–1845) шляхом точного хімічного аналізу довів, що рослини на світлі засвоюють вуглець із CO_2 . Так поступово складалось уявлення про фотосинтетичну функцію рослин.

Термін «фотосинтез» німецький учений **І. Пфєффер** запропонував лише в 1877 р. Після відкриття фотосинтезу, а також законів збереження матерії та енергії фізіологія рослин все частіше розглядала повітряне середовище й сонячне світло як основні матеріальні та енергетичні джерела існування зеленої рослини.

Як самостійна галузь науки фізіологія рослин остаточно сформувалась у 1800 р., коли **Ж. Сенеб'є** (1742–1803) ввів термін «*фізіологія рослин*». Він написав перший підручник з цієї дисципліни, де сформулював суть предмета, методи та завдання даної Науки.

У Росії фізіологія рослин довго не відокремлювалась у самостійну дисципліну, і лише в 1863 р. новим університетським статутом були створені кафедри фізіології рослин. Першим російським ботаніком-фізіологом треба вважати **С. О. Рачинського** (1833–1902) – професора фізіології рослин Московського університету.

З 1872 р. у цьому ж університеті почав працювати видатний учений **К. А. Тімірязєв** (1843—1920). У Петербурзькому університеті з 1861 р. курс фізіології рослин викладав проф. **А. С. Фамінцин** (1835—1918). На першому етапі розвитку фізіологія рослин була наукою університетською.

Перший російський підручник з фізіології рослин у 1887 р. написав проф. **А. С. Фамінцин**, а в 1891 р. вийшов у світ підручник **В. І. Палладіна**, який перевидавався дев'ять разів.

Вагомий внесок у розвиток різних розділів фізіології рослин у ХІХ ст. внесли: **Ж. Буссенго**, **А. С. Фамінцин**, **К. А. Тімірязєв**, **М. С. Цвет** (фотосинтез); **І. П. Бородин**, **О. М. Бах**, **Г. Бертран**, **В. І. Палладій**, **Л. Пастер** (дихання); **Г. Дютроше**, **Г. Де Фріз**, **Ю. Сакс** (водний режим); **Ю. Лібіх**, **Г. Гельрігель**, **Й. Кноп**, **С. М. Виноградський**, **М. Бейєрінк**, **Д. М. Прянишников** (мінеральне живлення); **Й. В. Баранецький**, **Г. Фехтінг**, **Г. Клебе** (ріст і розвиток рослин) та ін.

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

У цей період значного успіху досягнуто в розкритті біохімічних механізмів дихання (**В. І. Палладін, Г. Віланд, С. П. Костичев, О. Варбург, Д. Кейлін, Т. Тунберг, Г. Кребс, А. Корнберг**), фотосинтезу (**Р. Вільштеттер, К. ван Ніль, Р. Хілл, М. Кальвін, Д. Арнон**), дослідженні ендогенних регуляторів росту (**М. Г. Холодний, Ф. Вент, Ф. Кегль, Й. Куросава, Т. Ябута, Ф. Скуг**), вивченні механізмів стійкості рослин (**М. О. Максимов**), мінерального живлення (**Д. А. Сабінін**).

У 1934 р. було створено Інститут фізіології рослин АН СРСР, який координував усі дослідження в даній галузі науки і в якому плідно працювали **А. Л. Курсанов, А. А. Ничипорович, М. Х. Чайлахян, П. О. Генкель, І. І. Туманов** та інші вчені.

Наступником і продовжувачем традицій фітофізіології на переломному етапі, коли в середині 50-х років фізіологія рослин в усьому світі піднялася на новий рівень, став академік **А. Л. Курсанов**, який, по суті, дав нову орієнтацію розвитку фізіології рослин, створивши відому курсанівську школу (**А. Т. Мокроносів, О. М. Кулаєва, Р. Г. Бутенко, В. Ю. Семененко, Д. Б. Вахмістров, Б. Б. Вартапетян, Ю. Г. Молотковський, А. Т. Верещагін, І. А. Тарчевський, Р. К. Салаяєв, Г. О. Санадзе, В. В. Польовий та ін.**).

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

Інтенсивно досліджувалися механізми регуляторної дії фітогормонів, включаючи їхню рецепцію та передачу гормональних сигналів на генетичний апарат клітини (**О. М. Кулаєва, В. В. Польовий**), метаболізм фітогормонів і регуляція росту (**В. І. Кефелі**). Розпочались дослідження імунохімії рослин (**О. Д. Володарський**).

В кінці ХХ ст. змінилася техніка фізіологічних експериментів, проводяться фундаментальні дослідження, на основі яких народжуються принципово нові біотехнології рослин. Настав новий етап розвитку фізіології рослин, який характеризується процесом асиміляції та інтеграції даною наукою досягнень інших експериментальних біологічних наук.

5. Основні напрями розвитку сучасної фізіології рослин.

Як фундаментальна біологічна наука і теоретична основа рослинництва, вона вирішує дві головні взаємопов'язані проблеми:

- 1) всебічне вивчення метаболічних процесів рослинного організму з метою пізнання суті життя - основного теоретичного питання біології;
- 2) вивчення закономірностей життєдіяльності рослин в онтогенезі у різних екологічних умовах з метою розв'язання практичних завдань рослинництва.

Для вирішення цих проблем фізіологія рослин має наступні наукові напрями.

Біохімічний - вивчає природу та функціональне значення органічних речовин, що входять до складу рослин, шляхи їх утворення і перетворення під час

фотосинтезу та дихання; досліджує особливості кореневого живлення рослин та ряд інших питань.

Біофізичний - вивчає шляхи накопичення енергії у клітинах рослин, природу біологічних мембран, біофізичні процеси фотосинтезу і дихання, фізико-хімічні закономірності водного режиму і кореневого живлення, регуляторні системи фітохромів, природу подразнень та ін.

Синтетичний, або кібернетичний - вивчає енергетичний стан і кінетику таких взаємопов'язаних процесів, як фотосинтез і дихання, живлення та органоутворення, загальні закономірності росту рослин.

Екологічний - досліджує вплив зовнішнього середовища на процеси життєдіяльності у рослині, розробляє ефективні засоби впливу на рослину (застосування добрив, створення оптимального водного, світлового і повітряного режимів та ін.) для забезпечення її стійкості до хвороб і шкідників, формування врожаю тощо.

Онтогенетичний-вивчає вікові закономірності розвитку рослин і розробляє шляхи раціонального керування цим процесом (світлокультура, яровизація, загартовування, фотоперіодизм та ін.).

Еволюційний - вивчає особливості індивідуального виду, сорту рослин у відповідних екологічних умовах, зміни структури рослин залежно від факторів зовнішнього середовища, розглядає онтогенез як функцію генотипу.

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

План

1. *Клітина як функціональна одиниця живої матерії.*
2. *Структурна організація клітини.*
3. *Клітинна стінка, її склад, будова і функції.*
4. *Цитоплазма, її будова і властивості.*
5. *Ядро, його будова і функції.*
6. *Біологічні мембрани.*
7. *Ендоплазматична сітка.*
8. *Рибосоми, їх хімічний склад та функції.*
9. *Хлоропласти, їх будова та функція.*
10. *Мітохондрії, їх будова та функції.*

1. Клітина як функціональна одиниця живої матерії.

Структурною та функціональною одиницею рослинного організму, як і інших живих істот, є клітина. Вперше цей термін запропонував у 1665 р. англійський вчений Роберт Гук, який вивчав під мікроскопом структуру корка та помітив утворення, що мали вигляд бджолиних сотів, які він і назвав клітинами. Пізніше, вже в 1838-1839 р., німецькі вчені гістолог **Т. Шванн** і ботанік **М. Шлейден** запропонували загальнобіологічну концепцію клітинної теорії, згідно з якою основною одиницею структури і функції всіх організмів є клітина. В основу цієї теорії було покладено два фундаментальні положення:

- 1) Клітина є основною одиницею всіх організмів;

2) Ріст, розвиток і диференціація тканин живих організмів зумовленні процесом утворення нових клітин.

Ця теорія була розвинена і вдосконалена **Рудольфом Вірховим** (1858 р.), який увів ряд нових положень про роль клітинних структур у організмі. Основним положенням його теорії є: **поза клітиною не існує життя і кожна клітина походить із клітини**. Це було підтверджено подальшим розвитком біології.

За сучасним уявленням, **клітина — це основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна жива система**. Лише віруси являють собою неклітинні форми життя.

Рослинна клітина є функціональною структурною одиницею живої матерії, так як для неї властиві наступні особливості:

- Обмін речовин та енергії;
- Здатність до росту та самовідтворення;
- Збереження та передача спадкової інформації.

Сталість клітинної структури в усьому органічному світі зумовлена тим, що тільки вона забезпечує найкраще зберігання, репродукцію і передачу спадкової інформації. Зі структурою пов'язана здатність організмів зберігати, переносити енергію і перетворювати її у роботу.

2. Структурна організація рослинної клітини.

Згідно сучасних уявлень, рослинна клітина складається з трьох основних частин - оболонки, протопласта і вакуолі. Клітинна оболонка відносно жорстка, складна у хімічному відношенні і є продуктом діяльності протопласта. Протопласт, тобто жива частина клітини, є колоїдним розчином із розміщеними у ньому структурними компонентами (ядро, пластиди, мітохондрії, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі, рибосоми). Вакуолі - це неживі утворення, заповнені розчинами неорганічних солей, поглинутих клітиною, і органічних речовин - продуктів метаболічної діяльності клітини. Розміри клітин варіюють дуже широко (від одного до декількох сотень мікронів). Морфологічні відмінності клітин зумовлені характером біологічних процесів і типом обміну речовин. Якщо рослинна клітина вирощується ізольовано, то її форма наближається до сферичної, якщо в оточенні інших клітин, то може набувати форму багатогранника. Клітини зони росту стебла або кореня за формою нагадують коробочку завдовжки близько 50 мкм, завширшки 20 мкм і висотою 10 мкм. Клітини ембріональних тканин і конуса наростання дуже малих розмірів.

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

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

Протопласт і клітинна оболонка не ізольовані повністю. Вони сполучаються за допомогою спеціалізованих отворів - пор. Через пори в оболонці за допомогою цитоплазматичних тяжів (плазмодесм) протопласт одних клітин з'єднується з

протопластом інших. Таким чином, завдяки мембранним утворенням і плазмодесмам усі клітини об'єднані. Плазмодесми за своєю будовою нагадують трубочки діаметром від 20 до 100 нм. У кожній плазмодесмі існує канал (десмотрубочка), по якому різні речовини можуть переходити від однієї клітини до іншої.

3. Клітинна стінка, її склад, будова і функції.

Оболонка клітини утворюється з продуктів секреторної діяльності протопласта, які послідовно нашаровуються у процесі розвитку клітини. Головною складовою клітинної стінки є целюлоза (клітковина – $(C_6H_{10}O_5)_n$). Молекули целюлози – це нерозгалужені ланцюжки, які складаються із залишків D-глюкопіранози, поєднаних між собою глікозидними (β 1-4)-зв'язками. У середньому одна молекула целюлози містить до 8000 залишків глюкози.

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

Первинна оболонка клітини складається з целюлозних мікрофібрил, занурених у основну речовину - матрикс. Завдяки проміжкам між фібрилами клітинна стінка має достатню гнучкість.

Здатність клітинної стінки розтягуватися залежить від характеру розміщення целюлозних фібрил. При безладному їх розміщенні оболонка розтягується рівномірно в усіх напрямках. Якщо ж фібрили розміщені паралельно, то розтягування відбувається під прямим кутом до осі. Під час формування клітини зовнішня оболонка зазнає сильного тиску з боку протопласта, розтягується, і при цьому до неї додається новий будівельний матеріал - відбувається її ріст і потовщення. У деяких клітин, наприклад мезофілу, формування клітинної оболонки завершується, як тільки клітина досягає своєї максимальної величини. В інших тканинах у клітин, що закінчили свій ріст, із внутрішнього боку утворюється вторинна клітинна оболонка із жорсткою структурою. Таке потовщення оболонки скорочує об'єм протопласта. З часом весь протопласт відмирає повністю, залишаються лише порожністі циліндри з клітинних оболонок, що виконують механічну функцію або функцію провідних тканин.

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

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

Функції клітинної оболонки. Клітинна оболонка є секреторним продуктом протопласту і в зрілій клітині, ймовірно, нежива. Однак в ній є білки, серед яких і ті, що мають ферментативну активність.

Клітинна оболонка забезпечує окремим клітинам і рослині в цілому механічну міцність і опору.

Вона визначає розмір, форму та стабільність рослинної клітини, захищає протоплазматичну мембрану від руйнування в разі дії гідростатичного тиску, що формується всередині клітини.

Клітинна оболонка є протиінфекційним бар'єром, бере участь в поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин. Систему поєднаних одна з одною клітинних оболонок називають **апопласт**, який слугує головним шляхом для пересування води і розчинених речовин по рослині. Через пори в клітинних оболонках проходять цитоплазматичні тяжі, які зв'язують вміст окремих клітин, тобто об'єднують всі протопласти в одну систему — **симпласт**.

Є дані, що вуглеводні компоненти клітинної оболонки, взаємодіючи із фітогормонами, викликають фізіологічні зміни у клітині.

4. Цитоплазма, її будова і властивості.

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

Цитоплазма – напіврідка прозора і в'язка гомогенна маса, розташована під клітинною оболонкою переважно у вигляді відносно тонкого пристінного шару.

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

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

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

У структурній і функціональній організації цитоплазми виключно важливе значення має вода. Властивості її, як розчинника і речовини, що має велике біологічне значення, визначаються особливостями її внутрішньо-молекулярної структури, насамперед, полярністю молекули. Ця полярність зумовлена несиметричним розміщенням електронів водню і кисню у молекулі і відповідно - нерівномірним розподілом позитивних і негативних зарядів.

5. Ядро, його будова і функції.

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

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

Зверху ядро оточене мембраною пористої структури, що має рибосоми та за допомогою елементів ендоплазматичної сітки сполучена з мембранами інших клітинних структурних компонентів.

Внутрішня мембрана подекуди випинається всередину ядра. На 1 мкм² ядерної оболонки може бути від 10 до 100 пор діаметром до 20 нм кожна. Пори ядра – динамічні структури, які періодично закриваються та відкриваються, регулюючи обмін речовин між ядром і цитоплазмою.

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

Внутрішня будова ядра змінюється залежно від його стану. Розрізняють два періоди в житті ядра — метаболічний (між поділом) та період поділу. В метаболічний період в ядрі є одне або декілька **ядерць**, які складаються з міцно переплетених ниток — **нуклеонеми** і містять до 80 % білка, 10... 15 % РНК і незначну кількість ДНК.

Ядро заповнене нуклеоплазмою і переплетеними, скрученими хроматиновими нитками. Хроматин складається із ДНК, гістонових і негістонових білків, незначної кількості РНК і ліпідів. Характерною рисою метаболічного періоду ядра є процес самовідтворення (подвоєння) молекул ДНК — *реплікація*. Лише після цього ядро переходить до поділу, тобто мітозу. В інтерфазному ядрі хромосоми мають вигляд досить безформених скупчень хроматину, що набубнявіли. Перед початком поділу ядра кожна хромосома складається з двох хроматид, які в анафазі діляться. Надалі у новій клітині хроматида подвоюється і є хромосомою з повним набором генетичної інформації.

Основна функція ядра — контроль за синтезом білків і життєдіяльністю клітини, збереження та передача генетичної інформації дочірнім клітинам у процесі поділу клітин. Ядро оточене подвійною ядерною мембраною і має в своєму складі *хроматин*, *ядерця* та *нуклеоплазму*.

Хромосоми, або **хроматин**, в еукаріотів складаються з чотирьох видів молекул: 1) ДНК (близько 35%); 2) РНК (близько 12%); 3) лужного низькомолекулярного білка - гістону (близько 40%); 4) кислого негістонового білка, у тому числі ферментів (близько 10%) і незначної кількості ліпідів, полісахаридів та іонів металів.

Ядерце - це округле утворення високої щільності, яке не має мембран. Воно складається з більш компактного, ніж ядро матеріалу, містить рибонуклеїнову кислоту (15%) і білки (80%). У ядерці містяться у великій кількості субодиниці рибосом. Ці рибонуклеопротейдні гранули разом з рибонуклеопротейдними ниткоподібними структурами (фібрилами) занурені у нуклеоплазму. У ядерці

синтезуються численні рибосомні білки-гістони, накопичується РНК перед виходом до цитоплазми. Ядерцева рибосомальна РНК і білки об'єднуються у рибосомні субодиниці. Крім того, у ядерці збираються інші типи РНК (транспортна РНК). Тому воно -: місцем перерозподілу РНК.

Основна функція ядерця — синтез ядерних білків. Ймовірно, що в них синтезується і певна кількість специфічних рибосомальних білків. У ядерці можливе також самоскладання рибосом. У разі руйнування ядерця, наприклад ультрафіолетовим випромінюванням, ядро втрачає здатність до поділу.

6. Біологічні мембрани.

Протопласт зовні та зсередини обмежений відповідними мембранами: плазмалема відокремлює його від клітинної оболонки, а тонопласт — від вакуолі. Розрізняють також мембрани ядра, мітохондрій, пластид, субодиниць апарату Гольджі, а також внутрішні мембрани цитоплазми — ендоплазматичного ретикулуму, мітохондрій і хлоропластів. *Мембрани* — високоорганізовані структури клітин, склад яких залежить від типу і функції мембрани, але завжди в них є ліпіди та білки.

У 1959 р. англійський вчений Д. Робертсон висунув гіпотезу щодо будови «елементарної» мембрани, в якій постулював структуру — спільну для всіх біологічних мембран. Згідно з цією гіпотезою всі мембрани мають вигляд тришарової структури, в якій центральний ліпідний подвійний шар розташований між двома шарами білка загальною товщиною 7,5 нм. У 1972 р. англійські вчені

С. Зінгер і Г. Ніколсон запропонували рідинно-мозаїчну модель мембрани, за якою молекули білків у ліпідах утворюють щось чие до мозаїки.

Ліпіди в мембранах представлені **фосфоліпідами, гліколіпідами та стеролами**. Основу ліпідного шару складають фосфоліпіди, галактоліпіди, жирні кислоти, стерини. Ймовірно, ліпідний шар пронизують білкові молекули, які можуть бути зв'язані своїми гідрофобними бічними ланцюгами з внутрішніми гідрофобними частинами молекул ліпідів. Гранули внутрішніх ділянок мембран найчастіше є білками, які гідрофобно закріплені в ліпідному матриксі мембрани.

Біологічні мембрани розділяють цитоплазму на відсіки, в яких відбуваються певні біохімічні перетворення.

Лабільна структура мембран дає їм змогу, в свою чергу, виконувати найрізноманітніші функції: **бар'єрну, осмотичну, транспортну, електричну, структурну, енергетичну, біосинтетичну, секреторну, рецепторно-регуляторну** та інші.

7. Ендоплазматична сітка.

Ендоплазматичний ретикулум (сітка) — це складна тривимірна мембранна система, форма і протяжність якої визначається типом клітини та стадією її диференціювання. В трьох вимірах вона має пластинчасту будову і складається з багатьох мембранних мішечків — цистерн, на поверхні яких за допомогою електронного мікроскопа можна виявити численні гранули діаметром до 30 нм —

рибосоми, де відбувається синтез білка. Через таку будову часто називають **шорстким ендоплазматичним ретикуломом (ЕР)**.

Клітини, де відбувається інтенсивний синтез ліпідів, мають інший досить розгалужений **гладенький трубчастий ендоплазматичний ретикулум**. Обидва типи ЕР можуть бути одночасно навіть в одній клітині, причому між ними існує взаємозв'язок.

Функції шорсткого ЕР пов'язані із транспортуванням білків, синтезованих рибосомами на його поверхні. На початку синтезу білків початкову частину синтезованого поліпептидного ланцюга становить так звана сигнальна послідовність, яка за своєю конфігурацією відповідає специфічному рецептору на мембрані ЕР. Рецептор утворює канал, по якому білок переходить в цистерни ЕР для подальшого транспортування. В процесі перенесення білок зазнає істотних змін, наприклад, фосфорилується, ацетилюється, перетворюється на глікопротеїни тощо.

Ендоплазматичний ретикулум має велике значення в біогенезі клітинних мембран, оскільки є основним місцем синтезу як мембранних білків, так і ліпідів клітин. В ЕР локалізовані кінцеві етапи синтезу мембранних ліпідів, зокрема гліколіпідів і фосфоліпідів. Останні забезпечують процес формування мембран мітохондрій і хлоропластів. Крім того, в ЕР відбувається біосинтез стероїдів, синтез усіх ненасичених кислот: саме тут синтезуються властиві лише рослинам жирні кислоти — *лінолева, ліноленова, арахідонова*. Похідними мембран ЕР є мембрани вакуолі, сферосом, мікротілець тощо. Ретикулум безпосередньо пов'язаний з ядерною оболонкою. Через мембранну систему АГ він бере участь в синтезі компонентів плазмалемми. Перехід мембран в різні види органел дістав назву *потік мембрани*. Існує уявлення про взаємодію мембранних компонентів клітин як концепцію ендомембранної системи, згідно з якою потік мембран пояснює функціональну неперервність мембран і участь їх у життєдіяльності всіх органел клітини.

Ендоплазматичний ретикулум є екстенсивною системою мембран, яка поділяє вміст еукаріотичної клітини на компартаменти і канали. Він формує одне ціле із зовнішньою мембраною ядерної оболонки. Шорсткий ЕР забезпечує синтез і транспортування білків крізь мембрану, тоді як гладенький ЕР відповідальний за синтез ліпідів та інші біосинтези.

8. Рибосоми, їх хімічний склад та функції.

Рибосоми — це дрібні сферичні частинки діаметром 0,2 мкм, які складаються в основному з високомолекулярної РНК (до 60 %) і білка. Рибосомальна (рРНК) синтезується в ядерці. Через самоскладання РНК разом із білком утворюють складну тривимірну структуру. Рибосома складається з малої (40S) і великої (60S) субодиниць. Мала містить одну 18S РНК і до 40 молекул білків, а велика субодиниця — по одній молекулі 5S РНК; 5,8S РНК; 25S РНК і до 45 молекул білків. В кожній клітині їх кілька десятків тисяч. Рибосоми можуть бути прикріплені до ЕР або вільно локалізовані в цитоплазмі. Є вони також і в ядрі, пластидах, мітохондріях. Тому розрізняють два типи рибосом: цитоплазматичні — з коефіцієнтом седиментації 80S (константу седиментації вимірюють в одиницях Сведберга, $1S=10^{-13}$ с) і рибосоми органел з коефіцієнтом 70S. Рибосоми досить

часто утворюють комплекси — *полірибосоми*, які формуються поетапно з окремих субодиниць. Спочатку монтується специфічна для кожної субодиниці білки за участю 28S і 18S рРНК. При цьому менша рибосомальна субодиниця взаємодіє з ініціаторною тРНК за наявності АТФ, ГТФ і білкових факторів ініціації. Цей комплекс з'єднується з мРНК у присутності йонів магнію, останньою до мРНК приєднується велика рибосомальна одиниця.

Рибосоми відповідають за синтез білка в клітині. Послідовність амінокислот у синтезованих на рибосомах білкових молекул визначається особливими молекулами матричної, або інформаційної РНК (мРНК), які переносять інформацію від геному ядра до рибосом. Мітохондрії та хлоропласти мають власний геном. Під час синтезу білка на рибосомах амінокислоти, з яких синтезується поліпептидний ланцюжок, приєднуються послідовно одна за одною. Саме в рибосомі молекули амінокислот можуть зайняти відносно одна одній цілком визначене місце. Таким чином, у синтезі білка беруть участь мРНК, яка несе генетичну інформацію, транспортна тРНК, яка постачає до рибосоми необхідні амінокислоти, і поліпептидний ланцюг, що нарощується. Необхідні також фактори, які відповідають за **ініціацію, елонгацію та термінацію** поліпептидного ланцюга. Під час синтезу білка в активному стані більшість рибосом прикріплюються до довгих ниткоподібних молекул мРНК, утворюючи в присутності йонів магнію полірибосоми. Це дає змогу одночасно синтезувати кілька десятків молекул одного й того самого білка.

9. Хлоропласти, їх будова та функція.

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

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

Хлоропласти мають зелене забарвлення, що зумовлюється наявністю в них хлорофілу. Вони здатні самовідтворюватися: доведена їх висока автономність, яка полягає у здійсненні біосинтезу ряду білкових і ліпідних компонентів. Специфічна ДНК пластид відрізняється від ДНК ядра. Експериментально підтверджено її синтез безпосередньо у пластиді. У хлоропласті міститься близько 5% усієї клітинної ДНК. Вміст її змінюється залежно від фізіологічних умов. Число, розміри, форма і розміщення ділянок локалізації ДНК та їхня морфологія відрізняються у хлоропластів різних видів рослин.

Важливе значення у розвитку хлоропластів належить світлу, що необхідне для синтезу хлорофілів. Молекули хлорофілів локалізуються у внутрішніх мембранах, які формують два типи намел, занурених у гідрофільний білковий матрикс або **струму**. Одні з них тягнуться вздовж всієї пластиди – **ламели струми**, а інші –

коротші, розташовуються одна над одною, утворюючи **грані**. За відсутності світла замість ламел формується проламелярне тіло — впорядкований центр пухирців і каналів. Проламелярними їх назвали для того, щоб підкреслити, що вони — попередники ламел. Після стимуляції світлом структури проламелярних тіл змінюють свою орієнтацію і швидко трансформуються в систему ламелярних мембран.

Пластиди, які містять проламелярні тіла, називають *етіопластами*. Їх можна розглядати як певну стадію розвитку хлоропластів. Етіопласти утворюються в первинних листках або сім'ядолях паростків до того, як вони вийдуть із ґрунту на світло. У квіткових рослин хлоропласти із пропластид розвиваються лише на світлі, тоді як у деяких голонасінних це перетворення відбувається і за його відсутності.

Хлоропласти трапляються переважно в клітинах паренхіми листка, тоді як у меристемі вони відсутні. У клітині може бути від одного до сотень хлоропластів діаметром 5...8 мкм і товщиною до 1 мкм.

Кожен хлоропласт оточений подвійною мембраною з вибірковою проникною здатністю. Основна структурна одиниця внутрішньої мембрани хлоропластів — *тилакоїд*, тонкий плоский диск, оточений одношаровою мембраною.

У його мембрані містяться хлорофіл *a* і *b*, каротиноїди та білки, які беруть участь у фотосинтетичних реакціях. Існують два типи тилакоїдів — великий тилакоїд строми, який за довжиною наближається до розмірів самого хлоропласту, і менший тилакоїд, або тилакоїд грани, діаметр якого 30...60 нм. Хлоропласт може мати 40...60 гран і, як правило, — від 5 до 20 тилакоїдів у грані. В гранах виявлено перфорації, крізь які мембрани гран поєднуються, а отже і їхній внутрішньотилакоїдний простір сполучається за допомогою вузьких трубочок — **фрет**.

Тилакоїдна система — це єдиний компартмент, відокремлений від строми тилакоїдною мембранною системою. Розрізняють три важливі компартменти хлоропластів:

- міжмембранний простір між зовнішньою та внутрішньою мембранами, які оточують хлоропласт;
- стромальний;
- внутрішньотилакоїдний.

Зовнішня мембрана проникна для метаболітів. Цю проникність забезпечують специфічні мембранні білки — **поріни**, які формують пори в мембрані, крізь які вільно проходять речовини з молярною масою до 10 кДа. Встановлено, що розміри відкритих пор, сформованих порінами у хлоропластів, досягають 3 нм.

Стромальний компартмент забезпечує важливі метаболітичні цикли фотосинтезу, а внутрішньотилакоїдний — формує протонний градієнт в ході світлових реакцій фотосинтезу.

10. Мітохондрії, їх будова та функції.

Мітохондрії містяться у цитоплазмі всіх клітин еукаріотів. У процесі статевого розмноження промітохондрії передаються нащадкам через яйцеклітину. Розмноження мітохондрій відбувається шляхом поперечного поділу, а також

брунькуванням. Утворені дочірні органели промітохондрії - з часом перетворюються у зрілі мітохондрії.

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

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

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

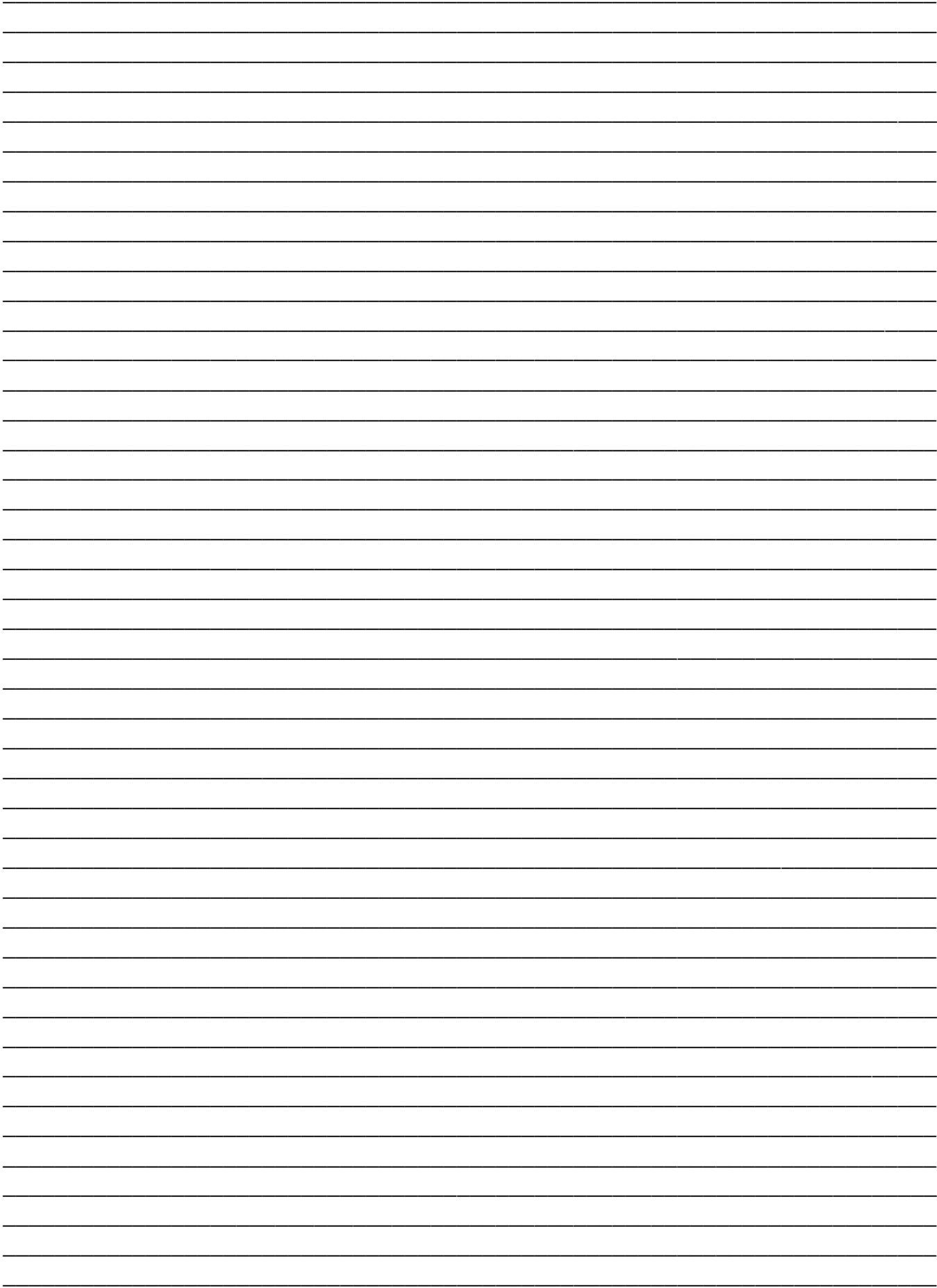
Мітохондрія утворена подвійними мембранами - зовнішньою і внутрішньою. Зовнішня мембрана гладенька, пориста, містить ферменти і білки, здатна пропускати речовини з невеликою молекулярною масою, а також іони. Вона є легкопроникною для пірувату, що утворився при неповному окисленні шестивуглецевих сполук у цитоплазмі.

Внутрішня мембрана має досить складну будову, утворює численні складки різної форми, які називаються кристами. Поверхня цієї мембрани густо вкрита грибоподібними (елементарними) частками, у яких при сутні фактори, що забезпечують синтез ДНК. Внутрішня мембрана проникна тільки для води і невеликих нейтральних молекул. У ній локалізований дихальний ланцюг, що складається з переносників електронів і невеликої кількості білків.

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

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

Для нотаток



ТЕМА №2. БУДОВА І ФУНКЦІЇ БІОМАКРОМОЛЕКУЛ

План

1. Хімічний склад рослинної клітини.
2. Амінокислоти.
3. Білки.
4. Структура білків.
5. Нуклеїнові кислоти.
6. Ферменти.
7. Ліпіди.
8. Вітаміни.
9. Вітаміни як складова частина ферментів.
10. Вуглеводи.
11. взаємозв'язок між обміном вуглеводів і ліпідів.

1. Хімічний склад рослинної клітини.

Висока активність органоїдів рослинної клітини пояснюється як структурними особливостями, так і їхнім хімічним складом. Цікаво зазначити, що з відомих у земній корі та атмосфері 100 елементів лише обмежену кількість відібрала природа у процесі еволюції. Так, 85-90% маси живих тканин становить вода, а 99% маси цитоплазми складають 6 елементів: вуглець, кисень, водень, азот, сірка, фосфор. Всі ці елементи входять до складу найважливіших типів органічних сполук клітини.

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

В клітині міститься, %: води – 85, білка – 10, ДНК – 0,4, неорганічної речовини – 1,5. На 1 молекулу ДНК приходить 44 молекули РНК, 700 молекул білка і 7000 молекул ліпідів.

Вода в клітині знаходиться в двох формах: вільна і зв'язана. **Вільна вода** становить 95% всієї води клітини, використовується як розчинник і як дисперсійне середовище колоїдної системи протопласта. **Зв'язана вода** складає 4-5% - це молекули води, які зв'язані водневими зв'язками або іншими типами зв'язків з білками. До зв'язаної відноситься також іммобілізаційна вода, що входить до складу фібрилярних структур макромолекул.

2. Амінокислоти.

Амінокислоти – це клас органічних сполук, що поєднують в собі властивості кислот і амінів, тобто містять поряд з **карбоксильною** групою і **аміногрупу**.

За кількістю карбоксильних і аміногруп амінокислоти класифікуються наступним чином:

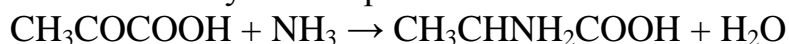
- Моноаміномонокарбонові $\text{H} - \text{CHNH}_2 - \text{COOH}$ – аланін.
- Моноамінодикарбонові $\text{HOOC} - \text{CH}_2 - \text{CHNH}_2 - \text{COOH}$ – аспарагінова кислота.
- Гетероциклічні амінокислоти.

Відомо понад 200 амінокислот, але до складу рослинних білків входить лише 20 протейногенних амінокислот та два аміді (аспарагін $\text{CONH}_2\text{CH}_2\text{CHNH}_2\text{COOH}$ та глутамін $\text{CONH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CHNH}_2\text{COOH}$).

З 20 амінокислот 8 є незамінними тобто не синтезуються в організмі людини: валін, ізолейцин, лейцин, лізин, метіонін, треонін, триптофан та фенілаланін, а для дитячого організму крім цих ще й аргінін та гістидин.

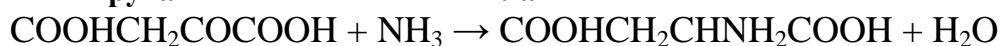
Амінокислоти утворюються наступними способами:

- **Амінування кетокислот:** $\text{RCO}_2\text{COOH} + \text{NH}_3 \rightarrow \text{RCHNH}_2\text{COOH} + \text{H}_2\text{O}$. Таким чином синтезуються три основні амінокислоти: аланін, аспарагін, глутамін.



Піруват

Аланін

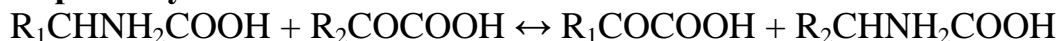


Щавелевооцтова кислота

аспарагінова кислота

В біосинтезі глутамінової кислоти бере участь α -кетоглутарова.

- **Переамінування між амінокислотами та кетокислотами:**

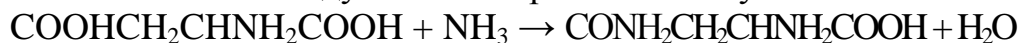


Амінотрансфераза

Решта амінокислот утворюються шляхом ряду перетворень.

Вторинний шлях утворення амінокислот – гідроліз білка.

Аміді (аспарагін $\text{CONH}_2\text{CH}_2\text{CHNH}_2\text{COOH}$ та глутамін $\text{CONH}_2\text{CH}_2\text{CH}_2\text{CHNH}_2\text{COOH}$) утворюються шляхом амідування аспарагінової і глутамінової амінокислот:



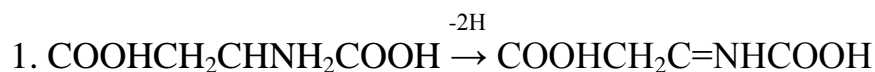
аспарагінова кислота

аспарагін

Амінокислоти можуть бути похідними **жирних** і **ароматичних** кислот. Вони мають амфотерні властивості, тому що карбоксильна група виявляє кислотні властивості, а аміногрупа – основні. Тому амінокислоти можуть реагувати як з кислотами, так і з лугами, можуть вступати в реакції одна з одною. При цьому карбоксильна група однієї амінокислоти взаємодіє з аміногрупою іншої з утворенням пептичного зв'язку і виділенням молекули води. Сполука, що утворюється при взаємодії двох амінокислот, називається **дипептидом**. Вільна аміногрупа або карбоксильна група може вступати у взаємодію з відповідними групами іншої амінокислоти. Так утворюються **поліпептиди**. Якщо до складу поліпептиду входить більше 100 амінокислотних залишків, то така речовина належить до білкових сполук.

Вільні амінокислоти піддаються **дезамінуванню**. Є три види дезамінування – окислювальне, відновлювальне та гідролітичне. У всіх випадках утворюються органічні кислоти та аміак.

- У вищих рослин основним є **окислювальне дезамінування**, що йде у два етапи з утворенням спочатку амінокислоти, а потім – кетокислоти та аміаку:



Амінокислота ФАД → ФАДН₂ Імінокислота



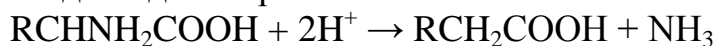
Амінокислота

+H₂O

ЩОК

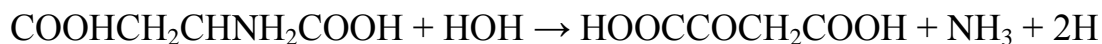
Окислювальне дезамінування іде за участі оксидаз амінокислот.

- У результаті **відновлювального дезамінування** утворюється аміак і відповідна жирна кислота:



Амінокислота Жирна кислота

- При **гідролітичному дезамінуванні** з амінокислоти і води утворюється кетокислота і аміак:



Аспарагінова кислота щавелевоцтова кислота

Фізіологічна роль амінокислот:

- ✓ Беруть участь у біосинтезі білка.
- ✓ Знешкоджують токсичну дію аміаку.
- ✓ Є резервом азоту у рослинному організмі.

3. Білки.

Білки характеризують будь-яку живу систему. Протеїни в рослинному організмі є запасними білками, а складні білки – протеїни – основними компонентами цитоплазми і відіграють важливу роль в організації клітинних структур.

Елементарний склад білкових речовин наступний, %:

C – 55-65; N – 15-18; H – 6,5-7,5; S – 0,3-2,5; O – 20-25.

Як говорив Д.Н. Прянішніков, без азоту немає білка, без білка немає протоплазми, без протоплазми немає життя.

Білки різняться як по амінокислотному складу, так і за формою молекул. За формою молекули всі білки діляться на фібрилярні (ниткоподібні) та глобулярні (шаровидні).

Розрізняють дві великі групи білків:

Протеїни – прості білки, до складу яких входять лише залишки амінокислот.

Протеїди – складні білки, до складу яких крім амінокислот входять і інші сполуки.

Протеїни різняться за розчинністю у воді і водних розчинах.

- **Альбуміни** – розчинні у воді. До них відноситься: овальбумін – білок яєць, лейкози – міститься у зародках пшениці, легумелін – в насінні гороху. Альбумінів багато у зелених частинах рослин.
- **Глобуліни** – розчинні у слабких водних розчинах різних солей. У квасолі – фазеолін, у коноплях – есте дин, у сої – гліцини.
- **Проламіни** – розчинні у 60-80% водному розчині етилового спирту. У пшениці – гліадин, у ячменю – гордеїн, у кукурудзи – зеїн, овес – авенін, сорго – кафірин.
- **Глютеліни** – містяться у насінні злаків і зелених частинах рослин. Розчинні у 0,2% основах.

В групу протеїдів входять наступні білки:

- **Ліпопротеїди** – як небілкову частину містять ліпіди, складають основу всіх мембранних структур клітини.
- **Хромпротеїди** - простетична група представлена пігментами. Сюди відноситься гемоглобін крові, де білок глобін зв'язаний з простетичною

групою гемом, що містить залізо. Також білки цієї групи мають велике значення у реакціях рослин на світло (фітохроми), його поглинанні і перетворенні.

- **Глікопротеїди** – містять як простетичну групу високомолекулярний вуглеводень або його похідні, ковалентно зв'язаний з залишками аспарагіну, треоніну, серину і молекули білка. До них відноситься деякі ферменти, білок квасолі віцилін.
- **Нуклеопроетїди** – одна з найбільш важливих груп протеїдів, молекули яких складаються з білка та нуклеїнової кислоти. Знаходяться в клітинному ядрі та цитоплазмі.
- **Металопротеїди** – білкова частина зв'язана з атомом металу. Більшість білків цієї групи мають ферментативні властивості.

Функції білків:

Структурна функція – білки входять до складу усіх органів і тканин. Вони беруть участь в утворенні структурної основи клітин і їх органел – мембранних структур, мітохондрій, рибосом, цитоплазми.

Каталітична функція - усі ферменти - біологічні каталізатори, які зумовлюють перебіг хімічних реакцій в організмі, мають білкову природу. Вони є необхідними для життєдіяльності кожного живого організму. За участю ферментів у клітинах одночасно проходить багато різних хімічних реакцій, які забезпечують синтез і розпад різноманітних сполук з досить великою швидкістю при звичайних t і тиску.

Гормональна функція . Значна кількість гормонів також є білками або продуктами білкового обміну. Це, зокрема, такі гормони, як інсулін, тетелін, тиреотропін, окситоцин, вазопресин та ін. Гормони, беруть активну участь в регуляції обміну, впливають на проникність клітинних мембран, регулюють активність ферментів, діють на процеси трансляції і транскрипції.

Захисна функція здійснюється в основному за участю білків γ -глобулінів, з якими пов'язані імунні реакції організму. Антитіла, які утворюються в організмі при несприятливій дії на нього різних факторів мають білкову природу. Зв'язуючись з мікроорганізмами чи токсинами, вони інактивують їх, гальмують патогенну дію і знешкоджують токсичні продукти. Відомо ряд інших процесів, в яких білки також виконують захисну функцію, наприклад у процесах зсідання крові, оберігаючи організм від надмірної втрати її при різних травмах.

Транспортна функція. Білки виконують також важливу транспортну функцію. Для нормальної життєдіяльності кожного організму необхідне постійне забезпечення його органів і тканин поживними речовинами. Транспорт різних груп ліпідів і жиророзчинних вітамінів до різних органів і тканин здійснюється за участю складних ліпідів – ліпопротеїдів.

Механічна функція. Білки беруть участь в забезпеченні різних форм механічного руху – скороченні і розслабленні м'язів, роботі внутрішніх органів – серця, легень, шлунка і т. д. Ці процеси здійснюються за участю таких білків, актин, міозин, тропоміозин і ряду ін.

Енергетична функція. Білки, як і вуглеводи і ліпіди, є також важливим джерелом енергії для організму. За рахунок білків організм людини одержує 10-15% енергії.

4. Структура білків.

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

- **Первинна структура** характеризується кількістю і послідовністю амінокислотних залишків у поліпептидних ланцюгах білкової молекули, що зв'язані пептидними зв'язками. Заміна навіть однієї амінокислоти у молекулі може різко змінити функцію білка і викликати зміни у життєдіяльності всього організму. Первинна структура закріплена генетично.
- **Вторинна структура** білка обумовлена додатковими зв'язками ("водневими місточками"), які утворюються між амінокислотними залишками даної молекули або сусідніми поліпептидними ланцюгами і які надають просторову конфігурацію білковому ланцюгу. У пептидному ланцюзі "водневмі місточка" утворюються між атомом водню >NH - групи одного пептидного зв'язку та атомом кисню >CO - групи другого пептидного зв'язку. Якщо водневмі місточка утворюються у межах одного пептидного ланцюга, то виникають гвинтоподібні, спіральні структури. При утворенні водневих місточків між двома пептидними ланцюгами утворюється структура складчастого типу. Поєднанням слабких сил зв'язку багатьох водневих місточків забезпечується висока стабільність і міцність білкової молекули. У структурах складчастого типу багато поліпептидних ланцюгів розміщуються у паралельних площинах.
- **Третинна структура** характерна для глобулярних білків. Вона створюється при взаємодії бічних груп амінокислот і підтримується іонними, водневими і дисульфідними зв'язками. Вторинна і третинна структури білкової молекули залежать від первинної.
- **Четвертинна структура** білків утворюється при об'єднанні кількох (3-4 і більше) просторово організованих поліпептидних ланцюгів за допомогою гідрофобних взаємодій, водневих та іонних зв'язків. Ця структура властива глобулярним і фібрилярним білкам.

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

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

Причиною денатурації є порушення зв'язків, що стабілізують вторинну, третинну і четвертинну структури білків. Наприклад, органічні розчинники спирт і ацетон порушують гідрофобні взаємодії. Під впливом іонів H^+ і OH^- порушуються іонні зв'язки. Найбільш стійкими до денатурації є дисульфідні зв'язки, які можуть бути порушені при зміні окиснювально-відновного стану системи.

Денатурація білків може відбуватись на поверхні водної фази або на межі водної чи ліпофільної фаз внаслідок зміни орієнтації бокових ланцюгів. При цьому полярні бокові ланцюги будуть повернені до водного середовища, а гідрофобні (неполярні), навпаки, розміщуються на поверхні або ж занурюються у ліпофільну фазу. Таке спотворення структури у глобулярних білків може супроводжуватись втратою третинної структури.

Подібні процеси відбуваються у живій клітині на межі протоплазми і на внутрішніх мембранах. Проте, за рахунок постійного руху протоплазми відбувається постійна заміна білкових молекул на внутрішніх мембранах.

Біосинтез молекул білка відбувається у рибосомах.

Етапи біосинтезу білка:

- Транскрипція (синтез іРНК на матриці ДНК).
- Активація амінокислот за допомогою енергії АТФ і відповідного ферменту.
- Взаємодія тРНК з активованою амінокислотою.
- Утворення пептичного зв'язку в рибосомах.

5. Нуклеїнові кислоти.

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

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

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

У структурі ДНК закодована генетична інформація синтезу всіх специфічних білків клітини. Чергування основ у ДНК є своєрідним для кожного організму і забезпечує видову специфічність білків. Чим складніший організм, тим більше інформації містить ДНК, тим більша її молекулярна маса і складніша структурна будова.

Передавання спадкової інформації здійснюється завдяки реплікації ДНК, тобто здатності до самовідтворення, яке здійснюється шляхом матричного синтезу

одного ланцюга ДНК з іншого. Сама структура подвійної спіралі ДНК забезпечує можливість її точного копіювання: тобто послідовність азотистих основ у одному ланцюзі визначає їх послідовність у іншому ланцюзі. Тому макромолекули ДНК є матрицею для власного синтезу і для синтезу білкових макромолекул.

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

Ланцюги нуклеїнових кислоти складаються з мономірних одиниць - **нуклеотидів**. Нуклеотиди ДНК і РНК відрізняються складом азотистих основ і типом вуглеводу.

Піримідинові азотисті основи є похідними ароматичної органічної сполуки – піримідину.

До складу ДНК входять **тимін і цитозин**, до складу РНК - **цитозин і урацил**. **Пуринові основи** - це гетероциклічні системи (**аденін і гуанін**), які входять до складу нуклеїнових кислот обох типів.

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

Однією з найважливіших функцій ДНК є передавання спадкової інформації від клітини до клітини, від покоління до покоління. Ця функція здійснюється шляхом реплікації, тобто подвоєння хромосоми, що забезпечує передачу від материнської до дочірньої молекули повної структурної, а отже і функціональної копії ДНК.

Загальна кількість ДНК у одній клітині постійна і практично не змінюється протягом її життєвого циклу. Але на час клітинного поділу кількість ДНК подвоюється. Після закінчення поділу в кожній дочірній клітині вміст ДНК залишається таким, яким він був початково у материнській клітині.

На період поділу ДНК водневі зв'язки між ланцюжками розриваються, останні розкручуються і розходяться. Потім, за участю ферментів, здійснюється синтез комплементарних ланцюжків попереднього складу. Обмін ДНК відбувається тільки при поділі клітини у процесі редуплікації.

Доказом генетичної функції ДНК є постійна кількість її у клітині і стабільність нуклеотидного складу ДНК, незалежно від віку, умов живлення і ряду інших факторів зовнішнього середовища, у яких відбувається ріст і розвиток рослини.

У клітині будь-якого організму є три основні типи РНК: рибосомна (рРНК), транспортна (тРНК) і матрична, або інформаційна (мРНК). Вони мають односпіральної структуру молекули і синтезуються на ДНК-матриці. Вміст рРНК становить 80% усієї РНК клітини, тРНК - 15%, мРНК 5-10%. Синтезована молекула мРНК надходить до рибосоми, де слугує матрицею для синтезу білка:

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

Першим етапом на шляху реалізації генетичної інформації є процес транскрипції, тобто передавання інформації ДНК на матричну РНК. Транскрипція відбувається на матриці ДНК за участю універсального ферменту - РНК-полімерази. Матрицею для синтезу РНК можуть слугувати всі без винятку ДНК. При цьому послідовність розміщення чотирьох нуклеотидів з азотистими основами (аденін, гуанін, цитозин, тимін) у РНК повторює послідовність відповідних дезоксирибонуклеотидів одного з двох ланцюгів ДНК, але в молекулі РНК на місце тиміну включається азотиста основа - урацил. На відміну від реплікації, транскрипція відбувається не на всій ДНК-матриці, а лише на певних ділянках, де розміщується структурний ген відповідного білка транспортної або рибосомальної РНК. З кожного гена-матриці ДНК може зніматися практично необмежена кількість копій.

Таким чином, транскрипція - це перший процес, з якого починається реалізація спадкової інформації. Цей етап можна умовно поділити на чотири стадії: 1) асоціація - зв'язування ферменту РНК-полімерази з матрицею ДНК; 2) ініціація, тобто утворення фосфодієфірних зв'язків при приєднанні нуклеотидів; 3) елонгація - подовження ланцюжка, поступове утворення гібрида РНК-ДНК, початок відділення РНК-продукту від ДНК; 4) термінація - закінчення процесу.

Наступний етап - трансляція, тобто синтез білка. У рибосомі здійснюється "переклад" інформації про синтез білка з матричної РНК у вигляді нуклеотидів на амінокислотний склад.

При цьому в рибосомі знаходиться відносно короткий відрізок ланцюжка мРНК, який взаємодіє з молекулами тРНК за принципом комплементарності: якщо відрізок розміщеної в рибосомі мРНК має послідовність азотистих основ УГГ, то до цього триплету приєднується ланцюжок тРНК, що несе на своїй контактній ділянці комплементарний триплет ЦЦА. Акт приєднання молекули тРНК до триплету мРНК призводить до взаємної орієнтації між амінокислотним залишком і ланцюжком білка, який синтезується, і утворення між ними ковалентного зв'язку. У результаті тРНК вивільнюється з рибосоми, а білковий ланцюжок подовжується на один амінокислотний залишок. На місце вивільненої тРНК надходить нова тРНК, а ланцюжок іРНК буде просунутим відносно рибосоми на один триплет праворуч. При цьому в рибосомі виявиться наступний вакантний триплет і до нього негайно за комплементарним принципом приєднається відповідна тРНК з амінокислотою. Після чергового переміщення іРНК між першою і другою амінокислотою утворюється пептидний зв'язок, а їхні тРНК вивільнюються, виходять до цитоплазми. Таким чином, послідовно, триплет за триплетом, здійснюється черговий етап синтезу білка - елонгація, нарощування білкового ланцюжка.

Щоб відбулась термінація ланцюжка, необхідні дві умови. По-перше, у молекулі мРНК повинен бути специфічний кодон, який визначає (обмежує) елонгацію поліпептидного ланцюжка. По-друге, необхідна наявність фактора

вивільнення, який "зчитує" термінуючий кодон. Коли термінуючий кодон досягає рибосоми, то білоксинтезуючий комплекс складним шляхом розпадається на складові частини: мРНК, тРНК, поліпептиді обидві рибосомні субодиниці. Сигналом про закінчення синтезу поліпептидного ланцюга служать спеціальні термінуючі кодони у матричній РНК - УАГ, УАА і УГА. До цих кодонів жодна транспортна РНК не може приєднатися.

Після видалення з рибосоми поліпептидний ланцюг набуває просторової структури відповідно до розміщення в ньому амінокислот.

6. Ферменти.

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

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

Фермент визначає не можливість здійснення реакції, а лише її швидкість. У зв'язку з тим, що каталітичні властивості ферментів реалізуються лише у біологічних системах, їх прийнято називати **біокаталізаторами**.

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

В основі номенклатури ферментів лежить назва субстрату, на який діє фермент.

Систематична класифікація ферментів розроблені і затверджені Комісією з ферментів Міжнародного біохімічного союзу у 1961 році. Відповідно до цієї класифікації, усі ферменти поділені на шість основних класів залежно від типу реакції, яку каталізують:

- **Оксидоредуктази** – ферменти, що беруть участь у окисно-відновних реакціях. Вони каталізують перенесення водню або електронів від одного субстрату до іншого: $A_1H_2 + B \rightarrow BH_2 + A_1$
 - ✓ **Анаеробні** або піридинові дегідрогенази – окислюють субстрат та передають водень на інший фермент або іншу речовину. Мають у своєму складі коферменти НАД і НАДФ (вітамін РР.)
 - ✓ **Аеробні** дегідрогеназа – акцептують водень і передають його на кисень повітря. До складу їх коферменту входить похідні рибофлавіну (вітаміну В₂) представниками коферментів є флавінаденіндинуклеотид (ФАД) та флавінмононуклеотид (ФМН).

- ✓ **Оксидази** – каталізують перенесення електронів безпосередньо на кисень. До складу входить залізо (пероксидна аза, каталаза, цитохромоксидаза) та мідь (поліфенолоксидаза, аскорбінооксидаза).
- ✓ **Оксигенази** – каталізують пряме впровадження кисню в молекулу субстрату. Таке окислення, частка якого в загальному окисленні близько 5%, можуть здійснювати поряд з оксидазними функціями, пероксид аза і поліфенолоксидаза.
- **Трансферази** – ферменти переносу (метилтрансферази, трансальдолази, фосотрансферази, амінотрансферази). Вони прискорюють реакції перенесення окисних радикалів, частин молекул або навіть цілих молекул від однієї сполуки до іншої: $Ax + B \rightarrow A + Bx$. Наприклад, фосфогліцераткіназа.
- **Гідролази** – каталізують реакції розкладання різних складних органічних сполук до більш простих за участю води: $AB + H_2O \rightarrow AH + BH$. Ліаза – каталізує розщеплення жирів, амілази – розщеплення крохмалю до мальтози та декстринів, інвертаза – сахарозу на глюкозу і фруктозу, протеази – розщеплення білків.
- **Ліази** – ферменти, що каталізують реакції відщеплення від субстрату або приєднання різних груп негідролітичним шляхом за місцем подвійного зв'язку: $CH_2C(=O)COOH \rightarrow CH_2C(=O)H + CO_2$. Піруваткарбоксилаза відщеплює CO_2 від пірвіноградної кислоти, альдолаза активує розпад фруктозодифосфату на тріози.
- **Ізомерази** – каталізують реакції ізомеризації різних органічних сполук: **глюкозо-6-фосфат** \rightarrow **фруктозо-6-фосфат**. Тріозофосфатізомераза каталізує взаємоперетворення ФГА і ФДА.
- **Лігази або синтетази** – каталізують реакції синтезу складних органічних сполук з більш простих за участю АТФ або інших енергетичних носіїв. Ацетил-КоА-синтетаза, утворення ацетил-коферменту А.

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

Властивості ферментів поділяються на загальні і специфічні.

Загальні властивості

- ферменти, як і неорганічні каталізатори, не витрачаються у процесі каталізу, не входять до складу кінцевих продуктів реакції, а виходять з неї у початковому вигляді;
- ферменти прискорюють лише ті реакції, які можуть відбуватися і без них;
- не каталізують реакцій, що суперечать законам термодинаміки;
- ферменти не зміщують положення рівноваги реакції, а лише прискорюють її досягнення.

Специфічні властивості:

- всі ферменти за своєю природою є білками;
- ефективність ферментів набагато вища, ніж неорганічних каталізаторів. Наприклад, для розкладання перекису водню без каталізаторів необхідна енергія

активації не менше 75 кДж/моль. У присутності каталізатора колоїдної платини вона зменшується до 48, а у присутності ферменту каталаза - до 5,4 кДж/моль;

- ферменти мають дуже вузьку вибіркочну дію на субстрати, тобто специфічність;
- ферментам властива регульованість. Саме завдяки цьому можлива координація всіх метаболічних процесів клітини і рослини в цілому у просторі і часі.

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

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

Ферменти чутливі до температур. У звичайних умовах з підвищенням температури на 10° швидкість ферментативних реакцій зростає приблизно удвічі. Це спостерігається з підвищенням температур до 35-40°. Прим більш високій температурі активність ферментів помітно зменшується, а при 90-100° повністю втрачається. Настає інактивація ферментів, яку викликає коагуляція білків, тобто порушення їх четвертинної структури.

Ферменти володіють специфічністю. На відміну від неорганічних каталізаторів, вони мають високу субстратну специфічність до певного субстрату. Наприклад, сахараза розщеплює тільки сахарозу і не діє на споріднені цукри, наприклад мальтозу. Завдяки специфічності дії, кожен фермент з великої кількості реакцій, що відбуваються у клітині, впливає лише на певну.

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

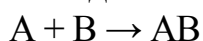
В одноконпонентних ферментів активними групами є певні хімічні угруповання, що входять до складу білка і мають назву активного, або каталітичного центру. Саме за допомогою активного центру молекули ферментів взаємодіють із субстратом і виявляють каталітичні властивості.

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

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

Завдяки ферментам у клітині з великою швидкістю відбуваються реакції при звичайних умовах - відносно невисоких позитивних температурах і нормальному атмосферному тискові.

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



1) $A + F \rightarrow AF$ (фермент-субстратний комплекс).

2) $AF + B \rightarrow AB + F$.

3) $AFB \rightarrow AB + F$

Для активного проходження ферментативної реакції структурна будова молекули субстрату повинна збігатися з будовою активного центру ферменту. Відповідність збігання повинна бути не лише просторовою, але й у розподілі електричних зарядів, розміщенні груп атомів. Остаточна ідгювідність ферменту і субстрату досягається у процесі їх взаємодії. Причому, субстрат за своїми розмірами значно менший за фермент. Із субстратом у процесі реакції контактують лише близько 20 амінокислотних залишків молекули ферменту. Ці залишки і становлять каталітичну зону - активний центр. Найчастіше до каталітичної зони входять амінокислоти - аспарагін, аргінін, гістидин, глютамін, серин, треонін, цистеїн. Амінокислоти, що не входять до активного (каталітичного) центру, теж мають важливе значення. Вони зумовлюють специфічне розміщення білкової молекули (наприклад, четвертинну структуру), завдяки чому віддалені амінокислотні залишки можуть просторово наблизитися і теж утворювати активний центр.

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

Активність ферментів часто змінюється під дією різних хімічних сполук, що знаходяться в середовищі. Речовини, які підвищують активність ферментів, називаються **активаторами**, а ті, що знижують їх активність – **інгібіторами**.

Активаторами є різні сполуки – мінеральні солі і кислоти, органічні речовини, іони металів. Наприклад, соляна кислота активує дію пепсину. Вплив катіонів металу на активність зумовлений тим, що вони можуть виступати як складові компоненти активного центру ферментів, сприяти утворенню фермент-субстратних комплексів. Отже, цілий ряд катіонів металів є необхідною складовою частиною ферментів для нормального їх функціонування.

Інгібітори викликають гальмування ферментативних процесів. Гальмування може бути зворотним і не зворотним. При зворотному гальмуванні інгібітор утворює з ферментом слабкий комплекс, який має здатність розпадатися, в результаті чого фермент вивільняється і набуває знову каталітичної активності. Незворотне гальмування характеризується тим, що інгібітор міцно зв'язується з ферментом, а комплекс, який утворюється за цих умов, не розкладається. Отже, відбувається поступове зв'язування ферменту і вилучення його з середовища.

Механізм дії інгібіторів досить різний, проте в більшості випадків він зводиться до двох типів гальмування - **конкурентного** і **неконкурентного**. При конкурентному гальмуванні інгібітор має структуру, подібну до субстрату. Тому між ними виникає конкуренція за взаємодію з ферментом. Оскільки інгібітор є структурним аналогом, то він зв'язується з активним центром ферменту і кількість утвореною фермент-субстратного комплексу зменшується, тобто знижується і ферментативна активність. Однак, дане гальмування є зворотним, так як при видаленні інгібітору здатність ферменту взаємодіяти з субстратом відновлюється.

Між субстратом і інгібітором існує певне кількісне співвідношення. Якщо концентрація інгібітору більша за концентрацію субстрату ($I > S$), то інгібітор, зв'язуючись з ферментом, виключає його з відповідної реакції, і субстрат не розщеплюється. Якщо має місце зворотне явище, тобто концентрація субстрату більша, ніж концентрація інгібітору ($S > I$), то з ферментом буде зв'язуватись субстрат, який буде розкладатися з утворенням продуктів реакції – P_1 і P_2 . Отже, дія конкурентних інгібіторів може бути послаблена або зовсім усунута при підвищенні концентрації субстрату в середовищі.

7. Ліпіди.

Жири і жироподібні речовини, об'єднані під загальною назвою ліпіди, - один з головних компонентів клітин живих організмів. Ліпіди відіграють важливу роль у протопласті, вони беруть участь в адсорбційних процесах і регулюванні проникності цитоплазми для речовин, що надходять до клітини. Тільки в присутності ліпідів та деяких інших речовин (навіть у мізерних кількостях) можливе підтримання структури протопласту, що необхідна для життя клітини.

Ліпіди розчиняються в органічних розчинниках та нерозчинні у воді. Залежно від хімічної природи, ліпіди поділяються на жири та ліпоїди.

Жири є основною групою ліпідів. Це складні ефіри триатомного спирту гліцерину і жирних кислот. Хімічні і фізико-хімічні властивості жирів значною мірою визначаються співвідношенням насичених і ненасичених жирних кислот, що входять до складу жирів. Жири, що містять насичені кислоти, які не мають подвійних зв'язків (стеаринова, пальмітинова) мають тверду консистенцію. Якщо ж

у складі жирів переважають ненасичені жирні кислоти з подвійними зв'язками (олеїнова, лінолева, ліноленова) то вони є рідкими. Рослинні жири рідкої консистенції називають оліями. Рідкі рослинні жири перетворюють в тверді шляхом гідрогенізації – приєднання водню по місцю подвійних зв'язків у ненасичених жирних кислот. Гідрогенізовані рослинні жири входять до складу маргарину.

Властивості жирів характеризують такі показники, як кислотне число, йодне число, число омилення.

- **Йодне число** – це кількість грамів йоду, що зв'язується 100 грамами жиру. Приєднання йоду відбувається по місцю подвійних зв'язків, що мають місце в ненасичених жирних кислотах, тому йодне число дає уяву про вміст у жирі ненасичених жирних кислот. Чим вище йодне число, тим рідший жир і більш придатний для виготовлення лаків, фарб та оліфі. **Жири гіркнуть** головним чином в результаті окислення ненасичених жирних кислот киснем повітря і стають непридатними для споживання.
- **Кислотне число** – кількість міліграм лугу, необхідна для нейтралізації вільних жирних кислот, що містяться в 1 г жиру.
- **Число омилення** – показує, яка кількість міліграм лугу потрібна для нейтралізації всіх жирних кислот (вільних і зв'язаних з гліцерином) в 1 г жиру.

Ліпоїди – це жироподібні речовини (ліпіди, стеарини, стероїди, терпени, воски), у молекулі яких один залишок жирної кислоти заміщений іншою сполукою. Особливо велике значення мають ліпіди, молекули яких містять гідрофільну групу – залишок фосфорної кислоти, азотисті речовини, сахариди (фосфоліпіди, фосфатиди, гліколіпіди).

Полярні молекули ліпідів можуть легко взаємодіяти з полярними і неполярними молекулами. При цьому утворюються впорядковані структури на межі будь-якого середовища. Таке впорядковане розміщення гідрофільних і гідрофобних кінців молекул має першорядне значення для формування біологічних мембран.

Воски рослин – складні ефіри високомолекулярних спиртів і вищих жирних кислот за фізичними і хімічними властивостями вони нагадують жири. Віск утворюється в клітинах епідермісу у вигляді маслянистих крапель, які через тонкі каналці клітинних оболонок виділяються на поверхню і відкладаються на ній, кристалізуючись у вигляді тонких паличок або пластинок. Воски вкривають листки і плоди вищих рослин, роль їх – захисна.

Значення жирів для рослин:

- ✓ Ліпіди є складовою частиною біологічних мембран.
- ✓ Є джерелом енергії.
- ✓ При їх окисленні виділяється велика кількість води.
- ✓ Виконують функцію запасної речовини.

8. Вітаміни.

Серед інших органічних речовин, які містяться в клітині, вітаміни займають особливе місце (від латинського *vita* – життя). Це група органічних сполук різної хімічної природи, які необхідні для тварин і людини в дуже малих кількостях у порівнянні з основними поживними речовинами. Вітаміни не є джерелом енергії або

пластичним матеріалом для формування структурних компонентів організму, вони виконують каталітичні функції, забезпечують хід процесів обміну та перетворення енергії і пластичних речовин, є компонентами різноманітних ферментних систем.

Відкриття вітамінів пов'язано з роботами М.І. Луніна у 1880 році, а вперше виділив у чистому вигляді і дав назву „вітаміни” у 1912 році Функ (виділив вітамін В₁ – тіамін. Відкриття вітамінів є одним з великих досягнень біологічної науки кінця ХІХ століття.

Вітаміни мають відносно невелику молекулярну вагу, позначаються буквами. Класифікація вітамінів ґрунтується на фізико-хімічних властивостях, хімічній природі. Залежно від розчинності розрізняють жиророзчинні і водорозчинні вітаміни. Усі вітаміни відзначаються значною термостабільністю, крім аскорбінової кислоти (вітамін С), яка при нагріванні у присутності кисню руйнується.

Водорозчинні вітаміни: входять аскорбінова кислота, вітаміни групи В, нікотинова кислота (вітамін РР), вітамін Р, фолієва кислота іа ін. Характерною особливістю вітамінів, які розчиняються у воді, є здатність більшості з них брати участь у будові молекул коферментів. Майже всі вони не синтезуються в організмі людини і тварин.

- **Вітамін С** (аскорбінова кислота, хімічна формула - $C_6H_8O_6$) - це кристалічна речовина, має окислювально-відновні властивості, завдяки чому перетворюється у дегідрогеназу при відщепленні двох атомів водню. Тому у тканинах рослин вітамін С перебуває у двох формах. Синтезується у рослинах аскорбінова кислота з вуглеводів. Накопичення її залежить від умов вирощування. При вирощуванні рослин у північних районах вміст аскорбінової кислоти нижчий, ніж у рослин південних зон вирощування. Одні й ті ж рослини на легких ґрунтах містять більше аскорбінової кислоти, ніж на важких. Збільшенню кількості вітаміну С сприяють фосфорні добрива, а азотні - навпаки, зниженню. Найбільший вміст вітаміну С у плодах шипшини, ягодах чорної смородини і зелених плодах грецького горіха. Під час зберігання плодів та овочів вміст аскорбінової кислоти знижується. Найбільшими є втрати під час варіння. Добова норма споживання вітаміну С для людини становить 50-100 мг, нестача його у їжі веде до захворювання на цингу.
- **Вітамін В₁ (тіамін)** свою назву отримав завдяки наявності в ньому атома сірки. Це гетероциклічна сполука, молекула якої складається з двох компонентів - похідних піримідину і тіазолу. Вітамін В₁ утворюється на світлі лише в рослинному організмі і деяких мікроорганізмах. Молоді листки містять багато вітаміну В₁. При дозріванні насіння відбувається його відтік із листків і стебел. Найбільше вітаміну міститься у зовнішніх оболонках насіння злакових і бобових культур. На накопичення вітаміну В, суттєво впливають умови кореневого живлення. Добова норма вітаміну В, для людини складає 2-3 мг. Нестача його викликає тяжкі нервові і серцеві захворювання.
- **Вітамін В₂ (рибофлавін, вітамін росту)** за хімічною природою є азотистою основою У сполученні з фосфорною кислотою вітамін В₂ входить до складу флавінових коферментів (ФМН, ФАД), які беруть участь у окисленні багатьох органічних сполук, перенесенні водню від відновлених НАД Н і НАДР-Н на цитохромну систему. Нестача вітаміну В₂ веде до порушення обміну речовин. Синтезується рибофлавін у молодих органах рослин і деяких мікроорганізмах.

Добова норма його для людини складає 2-4 мг. Основним джерелом вітаміну B₂ є зелені овочі, м'ясні (особливо печінка і нирки), молочні та рибні продукти, дріжджі.

- **Вітамін B₃ (пантотенова кислота)** входить до складу коферменту А, який каталізує численні реакції синтезу. Сам вітамін B₃ синтезується лише у рослинному організмі, тому його нестача в організмі людини і тварини веде до серйозних порушень обміну жирів і вуглеводів. Зовнішніми проявами цих порушень можуть бути шорсткість шкіри, випадання волосся. Добова норма вітаміну B₃ для людини становить 10-20 мг. Найбільш багаті на його вміст дріжджі, деякі м'ясні продукти, оболонки насіння зернових.
- **Вітамін B₆ (піридоксин)** є похідним піридину. Піридоксин входить до складу активних груп ферментів, що каталізують реакції трансамінування, декарбоксілювання та інші перетворення амінокислот. Тому його нестача викликає порушення білкового обміну в рослин, людини і тварин. Вітамін B₆ синтезується в рослинному організмі і деяких мікроорганізмах. Людині протягом дня необхідно отримувати 2-4 мг вітаміну B₆.
- **Вітамін B₁₂ (ціанокобаламін).** Попереджує захворювання анемією, підвищує використання організмом рослинних білків. В рослинних продуктах його немає. Головним джерелом є тваринні продукти, печінка та нирки.
- **Біотин (вітамін Н).** Біотинові ферменти каталізують два типи реакцій - декарбоксілювання (при участі АТФ) і транскарбоксілювання, які мають важливе значення у синтезі вищих жирних кислот, білків, нуклеїнових кислот та ін. У рослин біотин синтезується головним чином у листках. Його нестача викликає уповільнення росту, у людини пошкоджується шкіра, волоссяний покрив. Добова норма біотину для людини - 10 мг. Звичайно його нестача спостерігається рідко, тому що вітамін Н у достатній кількості міститься у харчових продуктах (картопля, цибуля, томати). Так, наприклад, 1 л молока містить до 50 мг біотину.
- **Вітамін РР (нікотинова кислота)** - є похідним піридину. У рослинах міститься головним чином у вигляді кислоти, яка перетворюється в амід і бере участь у синтезі найважливіших окислювально-відновних ферментів (дегідрогеназ) з активною групою нікотинамідаден-індинуклеотид (НАД) або нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ). Синтезується нікотинова кислота у рослинах на світлі. Її нестача порушує активність обмінних процесів. У людини при нестачі вітаміну РР розвивається пелагра (хронічне захворювання шкіри, психіки та ін.). Добова норма споживання для людини становить 15-25 мг. Найбільше нікотинової кислоти містять дріжджі, пшеничні зародки, висівки, печінка і нирки тварин.
- **Вітамін B_c (фолієва кислота)** уперше був виділений з листків шпинату. Він бере участь у біосинтезі нуклеотидів, реакціях взаємних перетворень амінокислот, перенесенні формальдегідних, металевих і оксиметильних груп. Його похідна (тетрагідрофолієва кислота) виконує роль коферменту відповідних реакцій. Нестача фолієвої кислоти в організмі людини зумовлює розвиток різних захворювань крові (анемії, лейкопенії).

Жиророзчинні вітаміни. Групу вітамінів, які розчиняються у жирах і розчинниках жирів, складають вітаміни груп А (А₁, А₂), Д (Д₂, Д₃, Д₄, Д₅, Д₇), Є, К.

- **Вітаміни групи А (ретинол).** Відомі два вітаміни групи - А₁ і А₂, відповідно ретинол і дегідроретинол, нестача яких в організмі людини викликає захворювання очей (ксерофтальмію). Ці вітаміни зустрічаються тільки у тваринному організмі. У рослин синтезуються провітаміни А (каротиноїди), які в організмі тварин перетворюються у вітамін А. Провітамін А (каротиноїди) - це група жовтих і червоних пігментів, які дуже поширені у рослинному світі. У хімічному відношенні вони є ненасиченими вуглеводами терпенового характеру. В організмі тварин каротиноїди зазнають окислювального розпаду на місці центрального подвійного зв'язку й утворюють вітамін А. Каротиноїди містяться практично в усіх тканинах і органах рослин і виконують різноманітні функції, беручи участь у процесах фотосинтезу, окислювально-відновних реакціях, процесах розмноження. Вміст каротиноїдів різний у різних органах рослин: у листках їх більше, ніж у стеблі, коренях і бульбах, за винятком коренеплодів моркви, батату. Кількість каротиноїдів залежить від фази розвитку рослин, умов вирощування (світло, опади, добрива). Найбільше каротиноїдів міститься у листових овочах, червоній моркві, помідорах, перці і деяких фруктах. Добова потреба людини у вітаміні А становить 2 мг.
- **Вітаміни групи Д** – це поліциклічні сполуки спиртового характеру класу стеролів. Стероли під дією світла здатні перетворюватися у вітаміни групи Д. З великої кількості рослинних стеролів найбільш важливим є ергостерол, який у значних концентраціях міститься в листках, коренях і плодах; багато його у дріжджах. Високим вмістом вітаміну Д відзначається жир печінки морських риб. Для людини основним джерелом вітаміну Д у зимовий період є коров'яче молоко, яйця. У літній період, як правило, необхідна кількість вітаміну Д утворюється в організмі людини з рослинних стеринів під дією сонячних променів. Середньодобова потреба людини у вітаміні Д становить 0,02 мг. Нестача цього вітаміну веде до порушення сольового обміну і захворювання рахітом.
- **Вітамін Є (токоферол)** – це група гетероциклічних сполук. У рослинах зустрічається часто, особливо в зародках, дуже чутливий до ультрафіолетового світла. У тваринних організмах вітамін Є захищає від окислення ряд речовин. У рослинах токоферолі беруть участь у окислювально-відновних реакціях. Потреба людини у вітаміні Є точно не встановлена, але добовою нормою вважається 10-50 мг.
- **Вітамін К** дуже поширений у рослинах, особливо у надземних органах, тому що на його біосинтез значно впливає світло. Він бере участь у реакції фотосинтезу. В організмі тварин вітамін К забезпечує згортання крові.

9. Вітаміни як складова частина ферментів.

Багато вітамінів та їх похідних у поєднанні з різними речовинами утворюють ферменти.

Так, при зв'язуванні **вітаміну В₁** (тіаміну) у вигляді фосфорного ефіру з білком утворюється фермент піруватдекарбоксилаза, який розщеплює пірвіноградну кислоту до оцтового альдегіду та СО₂.

Вітамін В₂ (рибофлавін) утворює з фосфорною кислотою флавінмононуклеотид, який при взаємодії з аденіловою кислотою (нуклеотид аденозинмонофосфат) дає флавінаденіндинуклеотид, що в сполученні з різними білками входить до складу ряду окисно-відновних ферментів.

Вітамін РР (нікотинова кислота) у вигляді амідів входить до складу окисно-відновних ферментів дегідрогеназа, котрі каналізують реакції окислення органічних сполук з виділенням водню.

Пантотенова кислота є складовою частиною коферменту А, що активує синтез лимонної кислоти, жирних кислот та стеролів.

До складу великої кількості двокомпонентних ферментів входить також фосфорильовані похідні вітаміну В₆ (піридоксин) – піридоксальфосфат або фосфопіридоксин.

10. Вуглеводи.

Термін вуглеводи вперше був запропонований у 1844 р. К. Шмідтом. Ці речовини, за своїм складом можна розглядати як сполуки вуглецю з водою C_n(H₂O)_n. Хоча назва вуглеводи і не повністю відповідає хімічному складу речовин, які до них відносяться, Але вона збереглася до цього часу і стала тривіальною. Вуглеводи ще часто називають сахаридами.

Вуглеводи – основні поживні і структурні компоненти клітин і тканин рослин, вони забезпечують організм необхідною енергією та проміжними продуктами для підтримання процесів життєдіяльності і біосинтезу складних сполук. Саме вуглеводи виконують роль попередників органічних речовин рослинного організму. Вони складаються з вуглецю та кисню і на їх долю припадає 75-80% сухої речовини рослин. За хімічною будовою вуглеводи є альдегідами чи кетонами багатоатомних спиртів або продуктів їх конденсації.

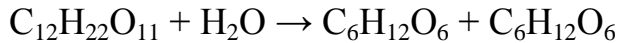
Вуглеводи діляться на три основні класи:

Моносахариди або прості цукри мають від 3 до 7 атомів вуглецю, гідроксильну (-ОН) і альдегідну (-СОН) або кетонну (СО) групи. До їх відносяться біози (гліколевий альдегід (СН₂ОНСОН), тріози С₃Н₆О₃, тетрози С₄Н₈О₄, пентоди С₅Н₁₀О₅, гексози С₆Н₁₂О₆ і гептоди С₇Н₁₄О₇.

Моносахариди з 5 і більше атомами вуглецю мають циклічну будову. Моносахариди зберігають окислювальну здатність карбонільної групи, і тому часто визначаються як відновлювальні цукри. Вони добре розчиняються у воді, мають велику кількість варіантів структури і тому використовуються рослинами для регуляції росту і розвитку. Для обміну речовин найбільш важливі фосфорильовані похідні моносахаридів, у тканинах рослин вони є ключовими проміжними продуктами вуглеводного обміну.

Олігосахариди є невеликими полімерами, які складаються з n моносахаридних залишків. Найменше їх число дорівнює 2, найбільше – 10. Олігосахариди не становлять клас певних вуглеводів. У багатьох випадках це просто короткі молекули – проміжні ланки під час синтезу або розпаду полісахаридів. Залежно від числа сахаридних субодиниць їх поділяють на ди-, три-, татрасахариди і т.п. До даної групи вуглеводів відносяться сахароза, мальтоза, лактоза, рафіноза, стахіоза.

- **Сахароза (тростинний цукор)** – зустрічається в листках, стеблах, бульбах, плодах. В цукрових буряках – до 27%, в тростині – до 25%. В розчинах легко гідролізується з утворенням глюкози і фруктози:



Глюкоза відхиляє площину поляризації вправо, а **фруктоза** – вліво. Суміш глюкози і фруктози називають інвертним цукром з зворотною площиною поляризації.

- **Мальтоза або солодовий цукор** розкладається при гідролізі на дві молекули глюкози.
- **Целобіоза** утворюється при гідролітичному розщепленні целюлози ферментом целюлозою, зустрічається у вільному стані в соці деяких рослин. Як і мальтоза, складається з двох молекул глюкози.
- **Рафіноза** – трисахарид ($C_{18}H_{32}O_{16}$), є в насінні бавовни, цукрового буряка та ін. При гідролізі утворює галактозу, глюкозу і мальтозу.

В слаболужних розчинах моносахариди глюкоза, маноза і фруктоза можуть взаємно перетворюватися: глюкоза в занозу, фруктоза в занозу і глюкозу.

Полісахариди. Вони подібні до олігосахаридів тим, що утворюються при конденсації моносахаридів, однак їх молекула набагато більша. Число залишків моноцукрів у молекулі може досягати кількох тисяч. Представниками полісахаридів є крохмаль, целюлоза. Емпірична формула – $(C_6H_{10}O_5)_n$.

- **Целюлоза** – найбільш поширений у природі полісахариди. Її молекули нагадують пласку витягнуту стрічку. У клітинній стінці вони утримуються міжмолекулярними водневими зв'язками і спаковані у паралельні ланцюги.
- **Крохмаль**, подібно до клітковини, є полімером глюкози, але складається з двох компонентів: лінійного полімеру амілози і амілопектину. У складі амілози міститься до 1000 залишків глюкози, а амілопектину – до 15000. на відміну від целюлози, яку вважають структурним вуглеводом, крохмаль легко розпадається і тому є джерелом енергії для життєдіяльності рослин. **Амілоза** (вміст у крохмалі 15-25%) розчиняється у воді і дає з йодом синє забарвлення. **Амілопектин** (вміст у крохмалі 75-85%) не розчиняється у воді, а з йодом дає забарвлення від червоно-коричневого до лілового. Крохмалю міститься, %: у зерні пшениці – 75, кукурудзи – 72, рису – 80, картоплі – до 24. За дії ферментів відбувається поступовий гідроліз крохмалю до декстринів, мальтози і кінцевого продукту – целюлози.
- **Інулін** – складається з залишків фруктози, міститься у великій кількості в бульбах земляної груші та в кореневищах жоржини.

11. Зв'язок між обміном жирів і вуглеводів.

Між обміном жирів і вуглеводів існує тісний взаємозв'язок, що здійснюється за схемою Іванова:



ТЕМА 3. ОСОБЛИВОСТІ ВОДНОГО РЕЖИМУ РОСЛИН

План

1. Вміст води у рослинах, її стан, властивості та фізіологічна роль.
2. Осмотичні властивості клітина та їх роль в житті рослини.
3. Коренева система як орган поглинання води.
4. Форми води у ґрунті і їх доступність для рослин.
5. Кореневий тиск, його прояви і значення.
6. Пересування води по рослині.
7. Транспірація, її показники та біологічне значення.
8. Використання фізіологічних показників для необхідності поливу.

1. Вміст води у рослинах, її стан, властивості та фізіологічна роль.

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

Воду у клітинах і тканинах, залежно від стану, поділяють на дві форми - **вільну і зв'язану**.

Вільна вода має велику рухомість. Вона становить до 75% загальної кількості води молодих тканин і знаходиться головним чином у вакуолях.

Розрізняють осмотично зв'язану (гідратація іонів і молекул), колоїдно зв'язану і капілярну (у складі клітинних стінок і судинах) воду.

Висока гігроскопічність клітинної стінки має велике значення для забезпечення руху води по рослині. Порівняно з клітинною стінкою, цитоплазма клітин більш насичена водою (95%). Стан насичення клітини водою забезпечується процесами її надходження і віддавання, тобто водообміном.

Властивості води:

- Висока теплоємність що забезпечує терморегуляцію рослинного організму;
- Висока теплопровідність (перенесення енергії від більш нагрітих ділянок організму до менш нагрітих внаслідок теплового руху), що дає їй змогу випаровуватися і при 0⁰C;
- Вода є диполем (сукупність двох точкових електричних зарядів, однакових за величиною та протилежних за знаком);
- Когезія – сили зчеплення між молекулами води;
- Адгезія – сила, з якою вода прилипає до стінок судин;
- Висока здатність розчиняти гази.

Властивості води визначають її фізіологічне значення, Отже, вода – це:

- специфічне середовище, в якому лише і відбувається всі фізіологічні процеси, пов'язані з життєдіяльністю рослинних організмів;

- зв'язуюча транспортна ланка між різними клітинами, тканинами, органами, яка забезпечує гомеостаз і функціонування організму як єдиного цілого;
- невід'ємний компонент протоплазматичних структур, який їх упорядковує;
- обов'язковий компонент, учасник низки біохімічних процесів;
- фактор, який забезпечує тургор, а отже, і форму тканин, органів, цілих рослин;
- фактор, який стабілізує температуру тіла, стає перепоною до перегрівання;
- універсальний розчинник;
- фактор, що забезпечує пружний стан (тургор) рослинного організму.

2. Осмотичні властивості клітина та їх роль в житті рослини.

Осмоз - це повільна дифузія молекул розчинника і речовин через напівпроникні мембранні перегородки. Явище осмосу має досить велике значення в біологічних процесах. В осмотичній системі, коли розчин відокремлений від води напівпроникною мембраною, здатною пропускати лише молекули води, виникає односторонній їх рух за градієнтом активності в напрямі розчину. Додатковий тиск, який необхідно створити, щоб перешкодити односторонньому рухові молекул води, називається **осмотичним**.

Осмотичний потенціал є компонентом водного потенціалу, що визначає здатність води виконувати роботу в певній точці системи. Активність молекул води, тобто кінетична енергія, залежить від концентрації розчину: чим нижча концентрація, тим вища активність води, і -навіпаки. Тому процес осмосу буде мати місце в осмотичній системі, компонентами якої є напівпроникна мембрана, з обох боків якої знаходяться два розчини різної концентрації або розчин і розчинник. При цьому осмотичний потенціал розчину, відокремленого мембраною від чистого розчинника, буде реалізований рівним за величиною показником осмотичного тиску.

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

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

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

Водний потенціал біологічних систем включає декілька складових:

Гравітаційний потенціал характеризує зміну активності води при переміщенні у гравітаційному полі Землі. Він відіграє помітну роль у ксилемному і флоемному транспорті у високих дерев.

Осмотичний потенціал визначається концентрацією розчинених речовин:
 $P = RCT_i$

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

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

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

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

$$S = P - T.$$

Процес поглинання води клітиною триває до повного насичення клітини водою, доки не буде досягнуто найбільше розтягування клітинної оболонки. Клітина при цьому матиме максимально можливий об'єм, концентрація клітинного соку стане мінімальною, а тургорний тиск - максимальним. Якщо таку клітину помістити в концентрований розчин, вона втрачатиме воду. Об'єм вакуолі зменшиться, зменшиться і тиск цитоплазми на клітинну оболонку, внаслідок чого знизиться тургорний тиск. При досягненні клітиною мінімального об'єму і подальшій втраті води протоплазма почне відставати від оболонки. Процес втрати клітиною води буде тривати до зрівноваження концентрацій клітинного соку і зовнішнього розчину. Явище відставання протоплазми від клітинної оболонки називається плазмолізмом, а клітина - плазмолізованою. При нестачі вологи в повітряному середовищі і втраті клітиною води між протопластом і клітинною оболонкою не утворюється вільний простір, але протопласт, зменшуючись в об'ємі, тягне за собою клітинну оболонку. Поверхня клітини стає хвилястою. Такий стан клітини називається циторизом. У прив'ялих рослин тургорний тиск клітин стає меншим нуля, тобто від'ємною величиною. Це пояснюється тим, що при циторизі сили пружності клітинної оболонки не стискають протопласт, а розтягують. Сума сил циторизу й осмотичного тиску визначає величину всисної сили зів'ялої клітини:

$$S = P + T.$$

Поглинаючи воду, така клітина буде збільшуватися у об'ємі, концентрація клітинного соку і осмотичний тиск зменшаться, з'явиться і почне зростати тургор. При повному насиченні клітини водою тургорний (T) і осмотичний тиск (P)

зрівнюються, а всисна сила (S) дорівнюватиме нулю. Таким чином, рослинна клітина є саморегульованим осмотичним механізмом.

3. Коренева система як орган поглинання води.

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

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

Вже в однорічного сіянця яблуні формуються 5-7 порядків розгалуження коренів загальною довжиною 250 м, а з кореневими волосками - близько 3 км. У дорослих дерев коренева система вимірюється десятками кілометрів. При цьому близько половини її сформовано коренями довжиною до 5 м. Щільність коренів в орному шарі ґрунту для забезпечення поглинання води деревними і трав'янистими рослинами повинна становити 0,3-0,5 см на 1 см³ ґрунту.

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

Поглиналина функція кореня зумовлена особливостями його анатомічної будови. Корінь умовно поділяється на чотири зони - поділу клітин, розтягування, всмоктування, або корневих волосків, і провідну зону. Зона поділу клітин захищена корневим чохлаком і потребує незначної кількості води. Клітини цієї зони характеризуються наявністю великих ядер, відсутністю вакуолей, первинною будовою клітинних стінок. Їх водий потенціал визначається в основному матричною силою, тобто здатністю до бубнявіння колоїдів протоплазми і клітинних стінок.

Інтенсивне поглинання води розпочинається в зоні розтягування. Тут проходить посилене новоутворення білків цитоплазми. Значне збільшення об'єму клітин досягається за рахунок утворення великої вакуолі, яка є резервуаром осмотично активних речовин. Так виникає другий компонент водного потенціалу - осмотичний. Одночасно зі збільшенням об'єму вакуолі відбувається пом'якшення і розтягування клітинних стінок. Еластичність оболонки зменшує її опір поглинанню води.

Зона корневих волосків є основною поглинальною зоною кореня. Тут на 1 мм² поверхні кореня припадає 230-500 корневих волосків, що збільшує активну поверхню у 10-15 разів.

4. Форми води у ґрунті і їх доступність для рослин.

Глинисті частки ґрунту (алюмосилікати) і гумусові речовини, утворюючи колоїди, можуть утримувати значну кількість гідратаційної води. Таку воду умовно називають **зв'язаною**. Вода, що міститься в капілярах ґрунту, вважається вільною. Певна частина води входить до складу мінеральних компонентів ґрунту. Вона хімічно зв'язана і практично недоступна для рослини.

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

Поглинання рослинами води з ґрунту є більш складним процесом, ніж звичайне всмоктування води коренями з посудини, наповненої нею. Водоутримуючі сили ґрунту протидіють всмоктуванню рослиною води. Поняття "водоутримуючі сили" включає ряд сил, зумовлених різними факторами. Передусім, у ґрунті міститься не чиста вода, а розчин, концентрація якого визначає величину осмотичного тиску, який протидіє всмоктуванню води кореневою системою. Осмотична протидія всмоктуванню має значення тільки на засолених або надмірно удобрених ґрунтах легкокорозчинними солями.

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

Повітряносухий ґрунт теж містить незначну кількість води, яка залежить від його гранулометричного складу. Ця вода називається **гігроскопічною**. Сила зчеплення її з ґрунтовими частками становить близько 1000 атм, і тому така вода зовсім не може поглинатися рослинами. Властивість колоїдних речовин ґрунту бубнявіти у воді підвищує його водоутримуючу здатність, збільшує кількість міцно зв'язаної, так званої, **імбібіційної** води. Торфові ґрунти мають багато органічних речовин, тому містять велику кількість такої води.

5. Кореневий тиск, його прояви і значення.

Коренева система активно переміщує воду. У цьому можна легко переконатися при пошкодженні стебла, коли на поверхні з'являється рідина. Це явище отримало назву **плачу**. Сила, що направляє рух водного розчину в живих клітинах і судинах, називається корневим тиском. Рідина, що виділяється, називається **пасокою**. Вона є водним розчином мінеральних речовин, які надходять через кореневу систему і транспортуються з висхідною течією по елементах ксилеми. До складу пасоки, крім мінеральних елементів, можуть входити органічні речовини - продукти метаболізму (органічні кислоти, прості вуглеводи,

амінокислоти, вітаміни). Пасока у різних рослин неоднакова за хімічним складом, залежить від виду, фази росту і розвитку рослини.

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

Кореневий тиск можна визначити як тиск, що розвивається в ксилемі завдяки метаболічній діяльності кореня. Це сили, яку спричинює в рослині односторонній потік води з розчиненими речовинами незалежно від транспірації. Кореневий тиск у рослин є нижнім кінцевим двигуном, що забезпечує підняття і пересування води по рослинному організму.

6. Пересування води по рослині.

Шлях висхідної течії можна поділити на дві частини, різні за будовою, довжиною і фізіологічними властивостями.

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

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

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

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

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

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

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

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

Отже, рушійною силою висхідного току води у провідних елементах ксилеми є нижній двигун, що виштовхує воду, і верхній, що присмоктує її. Верхній кінцевий двигун розвиває силу до 10-15 і більше атмосфер. Цим визначається провідна роль верхнього кінцевого двигуна у водному обміні рослин. Але можливі періоди, коли питоме значення цих двигунів змінюється. Так, узимку і ранньої весни при відсутності листків у дерев провідна роль у переміщенні води належить нижньому кінцевому двигуну. Для верхнього кінцевого двигуна джерелом енергії є Сонце - енергія його променів, що поглинається листком і використовується на випаровування води. Для нижнього кінцевого двигуна джерелом енергії є дихання.

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

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

Швидкість руху води по ксилемі невелика. Для листових дерев вона становить у середньому 20 см⁷год на 1 см² поперечного зрізу деревини, а для хвойних - 5 см³/год.

7. Транспірація, її показники та біологічне значення.

Транспірація — це фізіологічний процес випаровування води рослиною. Органом транспірації у рослин є листок. Транспірація відіграє провідну роль у надходженні і пересуванні води і розчинених поживних речовин. Випаровування — це фізичний процес, при якому вода з рідкого стану переходить у газоподібний, втрачаючи при цьому значну кількість енергії, тому температура інтенсивно транспіруючого листка на 4-6 градусів нижча за температуру середовища.

Оскільки у рослин досить часто епідерміс вкритий кутикулою, то водяна пара виходить крізь продихи — пори в епідермісі, крізь які відбувається газообмін. **Продих** — це вузький міжклітинний отвір (щілина), обмежений двома замикаючими клітинами.

Продихи є майже в усіх наземних органах рослин, але більше їх у листках. Залежно від виду рослин кількість продихових отворів коливається від 10 до 600 на 1 мм² листка. У багатьох рослин (75 % видів), у тому числі більшості деревних порід, продихи розташовані на нижній стороні листка. Діаметр продихової щілини становить 3...12 мкм. Завдяки продихам здійснюється зв'язок між зовнішнім середовищем і міжклітинним простором рослини (гази обмін і транспірація). З поверхні продихів, площа яких становить 1% листкової поверхні, випаровується 50-80% тієї кількості води, яка може випаруватися з відкритої водної поверхні однакової з листком площі.

Процес продихової транспірації можна умовно поділити на ряд етапів:

- Випаровування води з поверхні клітин мезофілу до міжклітинників. Вже на цьому етапі рослина може регулювати транспірацію шляхом **збільшення вмісту осмотично і колоїдно зв'язаної води** та **зниженням обводнення стінок**.
- Вихід водяної пари з міжклітинників через продихові щілини. Транспірація води з поверхні листка через продихи проходить майже з такою ж швидкістю, як і з відкритої поверхні води.
- Дифузія водяної пари від поверхні листка до більш віддалених шарів атмосфери. Цей етап регулюється температурою повітря, швидкістю вітру, вологістю повітря.

Особлива назва (транспірація) для процесу випаровування води рослиною обґрунтована, оскільки це не просто фізичне явище випаровування, а складний фізіологічний процес. Транспірація має важливе значення в житті рослини. Насамперед вона створює неперервний потік води із кореневої системи до листків, поєднуючи всі органи рослин в єдине ціле, та захищає рослинний організм від перегріву. З транспіраційним потоком переміщуються також водорозчинні мінеральні та частково органічні поживні речовини. Чим інтенсивніша транспірація, тим швидше відбувається процес переміщення таких речовин.

Транспірація буває **продихова** (крізь продихи), **кутикулярна** (крізь кутикулу) і **лентікулярна** (крізь сочевички).

Продихова транспірація зазвичай є основною, але у рослинах різних екологічних груп значення обох видів транспірації неоднакове і залежить від умов навколишнього середовища.

Загальна площа продихів коливається від 1 до 2 % всієї листкової поверхні. Від інших клітин епідермісу листка замикаючі клітини продихового апарату відрізняються тим, що в них є хлорофіл. Крім того, їхні оболонки по периметру потовщені неоднаково зовнішні тоненькі, а ті, що оточують продихову щілину, — потоншені. Неоднакова товщина клітинних оболонок зумовлює зміну об'єму та форми замикаючих клітин, що зумовлює відкривання і закривання продихів. каналів, що виводять аніони.

Кутикулярна транспірація здійснюється крізь поверхню кутикули, що вкриває епідерміс листка. Вона, як правило, значно менша за продихову. Однак молоді листки рослин мають високу інтенсивність саме кутикулярної транспірації, тому що шар кутикули в них ще не такий потужний, як у старих листків. Якщо у старого листка кутикулярна транспірація складає 5... 10 % загальної транспірації, то

в молодого листка вона часто складає 40...70 % Пори кутикули, крізь які вода легко не лише випаровується, а й проникає в цитоплазму клітин епідермісу, мають діаметр 0,5... 1,0 нм. Віск кутикули може перебувати в аморфному чи кристалоподібному стані. В умовах посухи восковий наліт кутикули стає кристалоподібним, пори закриваються і кутикулярне випаровування припиняється. Природно, що молоді рослини особливо чутливі до водопостачання та легко засихають.

Лентикулярна транспірація відбувається за участю сочевичок — сукупності нещільно розташованих клітин перидерми, що випинаються на поверхню у вигляді горбочків, рисочок, крізь які і здійснюється газообмін у багаторічних стебел і коренів.

Рослина здатна регулювати інтенсивність транспірації. Закриваючи продихи, рослина знижує транспірацію і одночасно підвищує температуру тіла. Однак у разі, коли продихи закриті, рослина не може засвоювати для живлення вуглекислий газ повітря. Тому продиховий апарат рослин відповідним чином реагує на зміну умов довкілля, то замикаючи, то розмикаючи продихову щілину.

Транспірація зумовлює пересування по рослині величезної кількості води і має пристосувальне значення, що тісно пов'язане не лише з водообміном, а і з іншими метаболічними процесами, зокрема фотосинтезом, диханням, мінеральним живленням. Тому в разі дослідження водного режиму різних рослин надзвичайно важливе значення має вивчення таких величин транспірації, як її інтенсивність, транспіраційний коефіцієнт, продуктивність транспірації тощо.

- **Інтенсивність транспірації** — це величина, що показує, яку кількість | води в грамах випаровує рослина за одну годину конкретною поверхнею 1 листка. Ця величина коливається в межах 0,15...1,47 г на 1 дм² за 1 год.
- **Транспіраційний коефіцієнт** — це кількість води в грамах, яку випаровує рослина для накопичення одиниці сухої речовини. Для різних видів рослин його величина становить від 125 до 1000, а найчастіше близько 300. Цей показник залежить від умов середовища і є показником потреби рослин щодо вологи. Наприклад, для рослин пшениці він може бути в межах від 220 до 750 одиниць.
- **Продуктивність транспірації** — це величина, обернена транспіраційному коефіцієнту, що визначає кількість сухої речовини (в грамах), накопиченої рослиною за час випаровування 1 літра води.
- Використовують також показник **відносної транспірації** — відношення інтенсивності транспірації з одиниці площі листка до інтенсивності випаровування з такої самої площі вільної водної поверхні за одиницю часу.

8. Використання фізіологічних показників для необхідності поливу.

Основою зрошувального землеробства є науковообґрунтований раціональний режим поливу з урахуванням системи мінерального живлення для відповідних культур у конкретній ґрунтово-кліматичній зоні. Та найкращі результати дає визначення строків поливу за фізіологічним станом самого рослинного організму. До способів фізіологічного контролю відносяться:

- Водопоглинальна здатність листка.
- Концентрація, осмотичний тиск і всисна сила клітинного соку.
- Проникність і в'язкість цитоплазми.

ТЕМА №4. ФОТОСИНТЕЗ

План

1. Загальна характеристика фотосинтезу, його значення в енергетиці рослини, природі і сільському господарстві.
2. Листок як орган фотосинтезу.
3. Пігменти зеленого листка.
4. Фотосинтетична одиниця.
5. Світлова фаза фотосинтезу. Фотосинтетичне фосфорилування.
6. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі (цикл Кальвіна).
7. C_4 – шлях фотосинтезу (цикл Хетча і Слека або кооперативний фотосинтез).
8. Інтенсивність фотосинтезу та її залежність від умов середовища.
9. Показники фотосинтезу.
10. Фотосинтез як основа продуктивності сільськогосподарських рослин.

1. Загальна характеристика фотосинтезу, його значення в енергетиці рослини, природі і сільському господарстві.

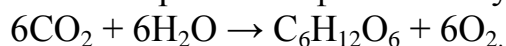
Фотосинтез – єдиний процес у біосфері, який веде до збільшення вільної енергії біосфери за рахунок зовнішнього джерела – Сонця і забезпечує існування як рослин, так і всіх гетеротрофних організмів, у тому числі і людини.

Датою відкриття процесу фотосинтезу вважають 1771 рік. Англійський вчений Д. Прістлі звернув увагу на зміну складу повітря внаслідок життєдіяльності тварин. У присутності зелених рослин повітря знову ставало придатним як для дихання, так і для горіння.

У 1779 році англійський лікар Я.Інгенхауз встановив зв'язок між світлом і здатністю рослин відновлювати повітря, а у 1782 році відбулося нове відкриття Ж.Сенебе, який константував виділення кисню рослиною тільки при поглинанні нею вуглекислого газу. Він же висловив думку, що одночасно із засвоєнням рослиною вуглекислого газу відбувається і засвоєння сонячної енергії. Н.Сосюр істотно доповнив роботи по вивченню фотосинтезу уточненням, що джерелом вуглекислого газу для рослин є повітря і довів участь води.

Саме цей процес у 1877 р. німецький вчений В. Пфєффер назвав *фотосинтезом*. Величезне значення для розкриття суті фотосинтезу мав закон збереження енергії, сформульований Р. Майєром (1845). Згідно з цим законом, енергія, яку використовують рослини, — це енергія Сонця, яку в процесі фотосинтезу рослини перетворюють на хімічну енергію.

Загальне рівняння фотосинтезу:



Під час процесу фотосинтезу за участю світлової енергії з неорганічних речовин утворюються органічні – вуглеводи, які є високоенергетичними сполуками і завдяки енергії, яка виділяється при їх розкладі під час дихання, проходять всі життєво-важливі для рослинного організму процеси: синтез складних речовин, дихання, поділ клітини, транспорт речовин, транспірація та ін. Фотосинтез – це процес, який сам себе забезпечує енергією, що утворюється під час

фотофосфорилування, також під час процесу фотосинтезу утворюється молекулярний кисень.

Процес фотосинтезу підтримує газовий склад сучасної атмосфери, потрібний для життя на Землі. Фотосинтез перешкоджає нагромадженню CO_2 , захищає планету від перегріву. Крім того, постійний вміст кисню (21 %) в атмосфері забезпечує існування озонового екрану на висоті 25 км. Озон — O_3 — створюється в результаті фотодисоціації молекул O_2 під дією сонячної радіації. Він захищає все живе від згубної дії ультрафіолетових променів (240...290 нм). Забруднений атмосфери, знищення лісів призводить до зниження вмісту кисню, виникнення озонових дірок.

Звідси прямий зв'язок фотосинтезу і охорони навколишнього середовища.

Не менш важливе значення фотосинтезу як основи одержання продовольства, кормів, технічної сировини. Глобально чиста продуктивність фотосинтезу за розрахунками становить $78 \cdot 10^9$ т вуглецю у рік, з яких 7% — безпосередньо або через тваринні організми використовуються як продукти харчування, паливо, сировина.

Незважаючи на високу ефективність початкових стадій фотосинтезу (95%), в урожай переходить менш як 1...2 % сонячної енергії, втрати якої зумовлені неповним поглинанням світлових променів, лімітуванням процесів на рівні біохімії та фізіології. Рослинність всіх континентів фіксує у вигляді хімічної енергії приблизно 1...2 % ФАР.

Згідно з теоретичними розрахунками, максимальна енергетична ефективність може бути до 28 % ФАР. При коефіцієнті корисної дії 3-5% ФАР можна одержати до 60 т/га органічної маси.

2. Листок як орган фотосинтезу.

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

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

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

Характерною особливістю покривної тканини листка є наявність **продихів**, площа яких не перевищує 1 % його загальної поверхні. Для того щоб процес фотосинтезу протікав нормально, в клітини до зелених пластид має надходити вуглекислий газ. Кількість його в атмосферному повітрі становить близько 0,03 %. Впродовж дня рослина засвоює таку кількість CO_2 , яка міститься приблизно в 30...60-метровому шарі повітря. Для утворення 1 г вуглеводів необхідно близько 1,47 г CO_2 (така кількість його міститься майже у 2500 л повітря). Це можливо

завдяки неперервному турбулентному рухові повітряних мас навкруг листків, який спричинюється нерівномірним нагріванням їх сонячними променями та вітром.

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

Отже, функціонування продихів регулює газообмін — надходження вуглекислого газу, виділення кисню та випаровування води.

Як правило, продихів більше з нижнього боку листка, куди не потрапляють прямі сонячні промені. На верхній частині їх значно менше, що зменшує випаровування води під дією тих самих променів.

Основну ж тканину листка займає мезофіл, який буває двох типів: **губчастий та палісадний**. Найбільше хлоропластів мають клітини **палісадної** або, як її ще називають, **стовбчастої паренхіми** (кілька десятків на одну клітину). Ці клітини щільно прилягають одна до одної, на відміну від пухко розміщених клітин губчастого мезофілу. Від 15 до 20 % загального об'єму листка становить міжклітинний простір, наявність якого характерна насамперед для губчастої паренхіми. Завдяки міжклітинникам значно зростає внутрішня поверхня листка (вона в 7... 10 разів більша за зовнішню поверхню), створюється відповідне співвідношення газового складу, яке відрізняється від атмосферного, хоча міжклітинний простір і поєднується з повітрям атмосфери через продихи. Саме за рахунок міжклітинного простору CO₂ постійно надходить з атмосфери, бо губчаста тканина мезофілу розміщується поблизу нижнього епідермісу, де розташовані численні продихи.

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

3. Пігменти зеленого листка.

Пігменти — це сполуки, які вибірково поглинають світло у видимій (400...700 нм) частині спектра. Пігменти пластид відносять до трьох класів, а саме: **хлорофіли, каротиноїди та фікобіліни**. Найважливіше значення в процесі фотосинтезу належить зеленим пігментам — **хлорофілам**.

Основними пігментами, без яких фотосинтез не відбувається, є **хлорофіл а** для зелених рослин і **бактеріохлорофіл** для фототрофних бактерій.

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

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

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

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

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

Усі вищі рослини та зелені водорості містять також **хлорофіл b**. Різниця між ними полягає в тому, що до хлорофілу *b* біля третього атома вуглецю другого пірольного кільця замість *метильної групи* ($-CH_3$), яка характерна для хлорофілу *a*, приєднана *альдегідна* ($-COH$)-група. Ці два хлорофіли відрізняються також за забарвленням: **хлорофіл а** має синьо-зелений відтінок, тоді як **хлорофіл b** — жовто-зелений. Вміст хлорофілу *a* в листку приблизно втричі більший, ніж хлорофілу *b*.

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

У разі заміщення атома Mg^{2+} воднем утворюється *феофитин*.

Завжди чітко вирізняються два максимуми поглинання: **в області коротких хвиль** та відповідно **в довгохвильовій**. Наприклад, спектри поглинання хлорофілу *a* — 420 і 662 нм, а хлорофілу *b* — 455 і 644 нм. Виявлено форми хлорофілів, які поглинають світло з довжиною хвилі 700, 710 і навіть 720 нм.

Поряд із зеленими пігментами в хлоропластах є й такі, що належать до групи каротиноїдів.

Каротиноїди — це найпоширеніші в рослинному світі жиророзчинні жовті, оранжеві та червоні пігменти аліфатичної будови. Вони є обов'язковим компонентом фотосинтетичного апарату. За хімічною природою всі вони — полімери вуглеводню і складають ланцюг із 40 вуглецевих атомів побудований з 8 залишків ізопрену.

Каротиноїди можуть бути **ациклічними (лікопін)**, **моноциклічними або біциклічними**. Окиснені форми каротиноїдів називають **ксантофілами**. Ксантофіли становлять близько 50 % всіх каротиноїдів листка.

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

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

Отже, каротиноїди розширюють спектр дії фотосинтезу, забезпечуючи, поглинання від 10 до 20 % енергії сонячних квантів, причому близько 50 % енергії поглинається в короткохвильовій області — зоні високих енергій. Ці пігменти

виконують функцію світлопоглинання, передаючи енергію свого електронно-збудженого стану до хлорофілу *a*. Зворотний процес передачі неможливий. Слід підкреслити, що каротиноїди, на відміну від хлорофілів, не здатні до флуоресценції. Вони виконують **захисну функцію**, як хімічні буфери в реакціях фотосинтезу. Можливий механізм захисту полягає в тому, що каротиноїди здатні реагувати зі збудженою молекулою хлорофілу, забираючи від нього енергію, чим попереджають його фотоокиснення.

Такі фотосинтезуючі організми, як синьозелені водорості, бактерії та деякі інші представники водоростей, окрім хлорофілів і каротиноїдів, мають ще одну групу допоміжних пігментів — **фікобіліни**.

Наявність фікобілінів дає змогу водоростям у процесі фотосинтезу використовувати промені, які проникають на певну глибину, та займати відповідні екологічні ніші.

4. Фотосинтетична одиниця.

Світлозбиральні пігменти-антени, реакційний центр (РЦ) і відповідні ферменти електронтранспортного ланцюга утворюють комплекс - **фотосинтетичну одиницю**. У вищих рослин фотосинтетична одиниця має 250-300 молекул хлорофілу і 500 молекул каротину.

Відомо кілька моделей організації фотосинтетичної одиниці (ФСО). Окремі пігментні білкові комплекси фотосистем можуть працювати незалежно одна від одної. При цьому кожний реакційний центр може отримувати енергію тільки від своїх світлозбиральних молекул. Це моно-, або уніцентральна модель. Інколи окремі світлозбиральні комплекси, що обслуговують реакційний центр, можуть утворювати домени, між якими можливе перенесення енергії. Це буде мультицентральна фотосинтетична одиниця, різні реакційні центри якої пов'язані між собою через міграцію енергії. При цьому у кожному домені може бути 20-30 РЦ. Фотосинтетична одиниця не завжди є однорідною структурою. Комплекс ФС-1, наприклад, включає 5-7 поліпептидів і 100-200 молекул хлорофілу *a* на один РЦ Р₇₀₀. Ці молекули створюють ядро ФС-1 - 40 молекул хлорофілу; внутрішню антену - 20 молекул і периферійну антену - 40 молекул хлорофілу.

Реакційний центр (РЦ) складається з білка, молекул хлорофілу, феофітину, кількох цитохромів, ферредоксину і НАД. Для функціонування РЦ важливу роль має наявність у ньому агрегатів хлорофілу і феофітину, в яких електрон від збудженої молекули хлорофілу передається до збудженої молекули феофітину.

При нормальних фізіологічних умовах розміщення у хлоропластах білково-пігментних комплексів є нерівномірним: ФС-2 локалізується у зонах щільного стикування тилакоїдів гран; ФС-1 знаходиться переважно у тилакоїдах строми. Зв'язок між просторово віддаленими комплексами здійснюється за допомогою рухомих переносників електронів - пластохінону, пластоціаніну і ферредоксину, які можуть переміщуватися шляхом дифузії і забезпечувати перенесення електронів між ФС-1 і ФС-2.

Поглинання квантів світла відбувається послідовно кожною молекулою світлозбиральної антени зі швидкістю один квант за 0,1 с. Енергія поглинутих фотонів світла стікається до РЦ.

Пропускна спроможність фотосинтетичної одиниці (світлове насичення фотосинтезу) визначається здатністю реакційного центру поглинати 50 квантів світла за 1 секунду.

5. Світлова фаза фотосинтезу. Фотосинтетичне фосфорилювання.

Суть світлової стадії фотосинтезу полягає у перетворенні енергії квантів світла в енергію хімічних лабільних високореактивних сполук - АТФ і

Фотосинтетичне фосфорилювання - це процес утворення високоенергетичних сполук шляхом трансформації енергії електрона. Здійснюється воно за участю двох фотосистем - ФС-1 і ФС-2. Рух збуджених електронів відбувається по відповідному електронтранспортному ланцюзі. Розрізняють два види фотосинтетичного фосфорилювання - циклічне і нециклічне.

Циклічне фотосинтетичне фосфорилювання - це процес утворення АТФ при переміщенні електрона по замкнутому колу ЕТЛ. Воно здійснюється за участю фотосистеми-1 (ФС-1), реакційним центром якої є молекули хлорофілу *a* з максимальним поглинанням світла з довжиною хвилі 700 нм (P₇₀₀). При попаданні кванта світла на молекулу хлорофілу реакційного центру електрон, що вибивається з орбіталі енергією цього світла, проходить шлях по ЕТЛ у напрямі зростання окислювального потенціалу і на певному відрізку шляху вивільнює енергію, яка використовується для синтезу двох молекул АТФ. Сам електрон продовжує шлях, повертається на попереднє місце у своїй орбіталі і заповнює там електронну дірку, що утворилася при його вибиванні квантом світла. Після цього хлорофіл реакційного центру може знову поглинати фотони і переходити до збудженого стану - цикл повторюється.

При **нециклічному фотосинтетичному фосфорилюванні** працюють обидві фотосистеми. У фотосистемі-2 реакційним центром є хлорофіл з максимумом поглинання світла з довжиною хвилі 683 нм (P₆₈₃).

Поглинаючи квант світла, молекула реакційного центру ФС-2 вивільнює свій електрон, і в ній утворюється електронна дірка. Електронний ланцюг, який поєднує ФС-1 і ФС-2, розпочинається з акцептора електронів - ферменту С2 ФС-2. Послідовність руху електронів між ФС-2 і ФС-1 така: акцептор пластохінон (Пх) → цитохром *f* → пластоціанін (Пц) → P₇₀₀. Проте, потрапити до хлорофілу P₇₀₀ електрон може лише після того, як P₇₀₀, прийнявши квант світла, пошле по ланцюгу свій електрон. Це призведе до утворення електронної дірки, яка і буде заповнена електроном, що рухається від P₆₈₃. Електрон від молекули хлорофілу P₇₀₀ рухається до переносника 2, передається далі на більш окислені сполуки – ферредоксин (Фд) і виводиться на зовнішній бік тилакоїду хлоропласта. Тут він пов'язується з протонами і відновлює НАДФ до НАДФ-Н₂. Постачальником протонів є вода, що піддається фотолізу. Вона також є донором електронів для заповнення електронної дірки у P₆₈₃. Отже, молекула хлорофілу ФС-2 повертається до вихідного стану за рахунок електронів, які утворилися при фотолізі води.

Під час нециклічного фосфорилювання утворюються два види сполук - АТФ і НАДФ-Н₂. Перша - при русі електрона від P₆₈₃ до P₇₀₀, а друга - від P₇₀₀ до зовнішнього боку тилакоїдів. У зв'язку з тим, що при нециклічному

фосфорилуванні працюють одночасно обидві фотосистеми, за один прохід електронів утворюються чотири молекули АТФ і дві молекули НАДФ·Н₂. АТФ слугує джерелом енергії, НАДФ·Н₂ – джерелом енергії і водню (відновна сила) для відновлення СО₂ до вуглеводів у реакціях темної стадії фотосинтезу.

Механізм утворення АТФ айбільш вдало пояснюється хеміосмотичною теорією Мітчелла (1961-1966 рр.), згідно якої на одному боці фотосинтетичної мембрани накопичуються протони, створюючи різницю потенціалів, і, як наслідок - електричне поле, що має відповідний потенціал енергії. У результаті періодичного підключення до даного процесу ферменту АТФ-ази концентрація протонів з обох боків мембрани вирівнюється, а енергія, яка при цьому вивільнюється, витрачається на утворення АТР з АДР і неорганічного фосфору (Р_н). Ця теорія має назву хеміосмотичної теорії сполучення тому, що осмотична енергія, нагромаджена у вигляді різниці електрохімічних потенціалів протонів Н⁺, витрачається на хімічну роботу - синтез АТФ.

6. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі (цикл Кальвіна).

Ця стадія фотосинтезу була детально вивчена у 1946-1956 рр. американським біохіміком М.Кальвіном з співробітниками і відома також під назвою циклу Кальвіна. Енергія для циклу Кальвіна постачається у вигляді АТФ і НАДФ Н₂, утворених у світлових реакціях.

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

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

У дослідах американських учених з міченою вуглекислою вже через 2 с після введення цієї сполуки у суспензію водорості хлорели або хлоропластів радіоактивний вуглець виявили у 3-фосфогліцериновій кислоті (ФГК). Дещо пізніше (через 7 с) радіоактивна мітка локалізувалася у монофосфатах і дифосфатах цукрів. Це дало підставу стверджувати, що первинними продуктами фотосинтезу є фосфогліцеринова кислота, а акцептором СО₂ - рибулозо-1,5-дифосфат (РДФ).

Приєднання вуглекислоти до акцептора і подальші перетворення її до цукрів мають складний характер, вимагають участі енергії і певних ферментів, відбуваються у три послідовні етапи:

- 1) карбоксилювання акцептора;
- 2) відновлення вуглекислого газу;
- 3) регенерація рибулозодифосфату.

Перший етап полягає у приєднанні СО₂ до акцептора за участю ферменту рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилази. Внаслідок цього утворюється нестійка шестивуглецева сполука, яка миттєво гідролізується до двох молекул фосфогліцеринової кислоти (ФГК):

На другому етапі темної стадії за участю енергії АТФ і "відновлю-вальної сили" - НАДФ·Н₂ - утворюється глюкоза, а саме: до кожної з двох молекул ФГК за допомогою ферменту фосфогліцераткінази приєднується по одному залишку

ортофосфорної кислоти, внаслідок чого утворюється дифосфогліцерінова кислота, яка під впливом ферменту дегідрогенази і НАДФ·Н₂ відновлюється до фосфогліцерінового альдегіду (ФГА). Як тільки утворився 3-ФГА (перший цукор фотосинтезу), саме фотосинтез закінчується, так як всі подальші реакції можуть проходити і в нефотосинтезуючих організмах.

Одна з молекул цієї сполуки при участі тріозофосфатізомерази ізомеризується до фосфодіоксиацетону (ФДА). Із двох тріоз - ФГА і ФДА - за допомогою альдолази здійснюється синтез однієї молекули шестивуглецевої сполуки - фруктозо-1,6-дифосфату (ФДФ), яка є вихідною сполукою для утворення інших вуглеводів (сахарози, крохмалю):

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

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

З 12 молекул ФГА на синтез вуглеводів використовуються дві, а основна їх кількість (10 молекул) витрачається на відновлення акцептора CO₂, тобто рибулозобіфосфату.

Завдяки цьому рослина досить швидко нагромаджує велику кількість молекул акцептора і тим посилює інтенсивність поглинання CO₂. Регенований рибулозо-1,5-дифосфат приєднує молекулу CO₂ і знову підключається до циклу.

У циклі Кальвіна відбувається перетворення тріоз, чому рослини з таким циклом фотосинтезу називаються С₃-рослинами, а шлях фотосинтезу – С₃-шляхом. Переважна більшість рослин (близько 80%) мають такий шлях фотосинтезу. Крім фіксації CO₂ у пентозофосфатному циклі (цикл Кальвіна), процес карбоксилювання здійснюється і при взаємодії вуглекислоти з моно-карбоновими кислотами шляхом утворення дикарбонових кислот.

7. С₄ – шлях фотосинтезу (цикл Хетча і Слека або кооперативний фотосинтез).

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

Встановлено, що у хлоропластах клітин обкладки провідних пучків у першу секунду освітлення фіксація і перетворення CO₂ здійснюються за циклом Кальвіна з

утворенням тріоз, а у хлоропластах мезофільної тканини первинними продуктами фотосинтезу є чотирьохвуглецеві сполуки - малат і аспарат.

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

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

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

- а) карбоксилювання акцептора - фосфоенолпіровиноградної кислоти (ФЕП) з утворенням щавлевооцтової кислоти (ЩОК);
- б) відновлення ЩОК до яблучної кислоти (малат);
- в) декарбоксилювання малату до піровиноградної кислоти (ПВК);
- г) новоутворення ФЕП з ПВК за допомогою енергії АТФ.

Вуглекислий газ, що потрапляє до клітин мезофілу, вступає у реакцію з ФЕП за участю ферменту фосфоенолпіруваткарбоксилази. Наслідком реакції є чотирьохвуглецева сполука - щавлевооцтова кислота (ЩОК). Ця сполука за рахунок $НАДФ \cdot H_2$ відновлюється до яблучної кислоти, яка переноситься до хлоропластів клітин обкладки судинного пучка. Це можливе завдяки інтенсивному обміну продуктами первинного перетворення вуглекислого газу між хлоропластами клітин мезофілу й обкладок судинного пучка. У хлоропластах клітин обкладок яблучна кислота декарбоксилюється, тобто віддає молекулу CO_2 , яка вступає у цикл Кальвіна, що функціонує у цих клітинах. Піровиноградна кислота, що утворилася внаслідок декарбоксилювання яблучної кислоти, переміщується по численних плазмодесмах знову до клітин мезофілу, у яких за допомогою енергії АТФ перетворюється у ФЕП, тобто у первинний акцептор CO_2 . Цикл повторюється.

Цикл Хетча-Слека не замінює цикл Кальвіна, а лише доповнює його. Тому у C_4 -рослин злагоджено працюють обидва цикли. Компартаментація процесів асиміляції CO_2 дозволяє таким рослинам здійснювати фотосинтез і при закритих продихах, використовуючи вуглекислий газ, що виділяється при декарбоксилюванні яблучної кислоти. C_4 -рослини, як правило, мають більш високу продуктивність, ніж C_3 -рослини. Вони можуть здійснювати фотосинтез при більш низьких концентраціях CO_2 і при високій інтенсивності світла.

8. Залежність фотосинтезу від умов середовища.

Вуглекислота. Вміст вуглекислоти в атмосфері відносно невеликий, досить постійний і становить близько 0,03 об'ємних відсотки. Безпосередньо ж у посівах різних культур у різні періоди доби концентрація CO_2 непостійна: вона то знижується внаслідок поглинання рослинами у процесі фотосинтезу, то зростає при зниженні інтенсивності фотосинтезу.

Зростання концентрації вуглекислоти в атмосфері, навіть десятикратне, сприяє поступовому прискоренню процесу фотосинтезу. Підживлення рослин вуглекислим газом у закритих приміщеннях є досить ефективним заходом для підвищення продуктивності, особливо С₃-рослин. С₄-рослини не реагують на збагачення повітря вуглекислим газом, тому що в них існує особливий механізм накопичення СО₂ у тканинах листків.

Температура. Пригнічення фотосинтезу розпочинається нерідко при відносно невисоких температурах, після 20°C. Найголовнішою причиною такої залежності асиміляції СО₂ є неоднакова реакція на температурний режим видимого фотосинтезу і дихання а саме: зі зростанням температури інтенсивність дихання зростає значно швидше, ніж інтенсивність дійсного фотосинтезу.

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

Умови водного режиму значною мірою визначають структуру хлоропластів, впливають на біосинтез і вміст пігментів у листках рослин, на утворення листової поверхні.

Тривалий водний дефіцит призводить до порушення нециклічного фотофосфорилування. Разом з тим частковий дефіцит води (5-20 відсотків від повного насичення) забезпечує оптимальний хід фотосинтезу.

Мінеральне живлення. Повітряне і кореневе живлення тісно взаємопов'язані. Залежність фотосинтезу від мінеральних елементів визначається їх необхідністю для формування фотосинтетичного апарату (пігментів, фотосинтетичних систем та ін.), його оновлення і функціонування.

Нестача азоту, як і калію та фосфору, порушує синтез хлорофілу. Зменшення вмісту пігментів у листках, структурні зміни в організації хлоропластів призводять до зниження інтенсивності фотосинтезу і в кінцевому результаті - до зменшення продуктивності рослин.

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

9. Показники фотосинтезу.

Інтенсивність фотосинтезу – кількість мг вуглекислого газу, що засвоюється 1 дм² листової поверхні за одну годину. Залежно від виду рослин і фази їх розвитку, інтенсивність фотосинтезу коливається в межах від 5 до 25 мг СО₂/дм²год.

Чиста продуктивність фотосинтезу – утворення сухої органічної речовини певною листовою поверхнею за певний період часу. Визначається за формулою:

$$ЧПФ = \frac{B_2 - B_1}{0,5(T_1 + T_2) \times n}$$

Фотосинтетичний потенціал рослин – сума щоденних показників площі листя посіву за вегетаційний період або його частину, виражена в м²діб/га.

Досить часто виникає потреба визначити інтенсивність роботи фотосинтетичного апарату, спрямовану на формування не стільки біомаси, скільки господарсько цінних органів рослин, зокрема насіння, бульб, цибулин, коренеплодів тощо. Для цього використовують поняття біологічний та господарський врожай.

Біологічний врожай — це сума всіх добових приростів за вегетаційний період: Розмір листової поверхні посівів виражають за допомогою

Господарський врожай становить лише певну частину біологічного, до того ж у різних культур коефіцієнт господарського використання досить різний. Зокрема, у хлібних злаків найціннішим є зерно, у картоплі - бульби, у багатьох інших рослин – коренеплоди. Тому господарсько цінний урожай визначають з урахуванням коефіцієнта господарського використання ($K_{\text{госп}}$).

Листковий індекс - це відношення сумарної поверхні листків до площі ґрунту, зайнятого посівом. У пшениці, наприклад, цей індекс дорівнює 7, а це значить, що на 1 гектарі її посіву площа листків становить 70 000 м².

10. Фотосинтез як основа продуктивності сільськогосподарських рослин.

Урожай біологічний і господарський.

Фотосинтез є основним процесом утворення органічної речовини. У поєднанні з асиміляцією мінеральних елементів ґрунту він створює матеріальну базу для формування кількості і якості врожаю рослин. Про вирішальну роль фотосинтезу у формуванні врожаю свідчить те, що на частку органічної речовини припадає в середньому 95 відсотків маси сухої речовини тканин рослини. У молекулах органічних речовин зосереджений увесь запас енергії рослини.

Проте, при сучасних технологіях вирощування, сільськогосподарські культури на створення відносно високих врожаїв використовують незначну кількість сонячної енергії: ярова пшениця - 3,26; картопля - 3,02; цукровий буряк - 2,12%.

Управління процесами фотосинтезу, їх регулювання є одним із найбільш ефективних шляхів управління продуктивністю рослин. Разом з тим необхідно враховувати, що загальна продуктивність рослинного організму залежить не тільки від інтенсивності фотосинтезу, але і від співвідношення між процесами асиміляції і дисиміляції, від ефективності використання органічних речовин, що виникли під час фотосинтезу, і від того, на які потреби рослина ці речовини переважно використовує,

Донорно-акцепторним зв'язкам належить основна роль у співвідношенні між процесами росту і розвитку, формуванні господарсько цінної продуктивності рослин.

Фотосинтезуючі органи рослин повинні забезпечувати органічними речовинами не тільки власні потреби, але і формування інших органів. У регулюванні розподілу асимілятів велика роль належить гормонам, зокрема абсцизовій кислоті.

Отже, якщо знати потенційні можливості та закономірності роботи фотосинтезуючих систем усіх рівнів організації (від реакційних центрів і хлоропластів до фітоценозів) та узгоджувати їх з іншими важливими функціями рослин (енергетика, ріст, морфогенез), то у виробничих умовах можна створити системи, які функціонували б із мінімально необхідними витратами субстратів і

енергії. При цьому необхідно враховувати також залежність фотосинтезу від процесів росту і розвитку, дихання, водного режиму та мінерального живлення.

Для нотаток

Lined area for notes consisting of 32 horizontal lines.

ТЕМА №5. ДИХАННЯ РОСЛИН

План

1. Загальні уявлення про дихання рослин і його фізіологічна роль.
2. Теорії дихання А. М. Баха, В. І. Палладіна.
3. Ферментативні системи дихання.
4. Взаємозв'язок процесів бродіння і дихання.
5. Гліколіз як підготовчий етап аеробного дихання, його енергетика.
6. Цикл трикарбонових кислот. Енергетика циклу Кребса.
7. Цикл гліоксалевої кислоти.
8. Пентозофосфатний цикл.
9. Окислювальне фосфорилування.
10. Дихальний коефіцієнт і його залежність від природи окислювального субстрату.
11. Дихальний газообмін рослин як фактор продукційного процесу. Взаємозв'язок процесів фотосинтезу і дихання

1. Загальні уявлення про дихання рослин і його фізіологічна роль.

В природі існують два основні процеси, в ході яких енергія сонячного світла, що була акумульована в органічній речовині, вивільняється, - це дихання та бродіння.

Дихання – це аеробний окислювальний розпад органічних сполук на прості, неорганічні, що супроводжується виділенням енергії.

Бродіння – анаеробний процес розпаду органічних сполук на більш прості, що також супроводжується виділенням енергії.

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

У більшості випадків основним джерелом енергії і відновлюючої сили для метаболічної активності рослин є вуглеводи. Проміжні сполуки, які утворюються під час окислення, використовуються як вихідний матеріал для ряду синтетичних реакцій. Відщеплені у процесі окислення органічної речовини електрони використовуються для відновлення НАД, а потім надходять до електротранспортного ланцюга, поступово передаються по системі цитохромів *a*, *b*, і *c*, де на кожному новому етапі переходять на все більш низький енергетичний рівень і нарешті приєднуються до кисню. При цьому утворюється вода.

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

Виділена енергія використовується рослиною для утворення складних органічних речовин у процесах метаболізму. Саме дихання є джерелом енергії для росту рослин, різних синтетичних реакцій, поглинання елементів мінерального живлення, транспорту асимілятів. Значення дихання полягає у тому, що цей складний окислювально-відновний процес є джерелом енергії і лабільних сполук, необхідних для процесів

життєдіяльності рослинного організму. Тобто, завдяки диханню відбувається перетворення синтезованих у процесі фотосинтезу органічних сполук і використання їх для побудови тіла рослин.

2. Теорії дихання А. М. Баха, В. І. Палладіна.

У 1845 р. швейцарський хімік Х.Ф.Шейнбайн запропонував теорію окислювальних процесів, згідно якої рослинні клітини вміщують сполуки, що здатні легко окислюватися у присутності O , і тим самим активувати молекулярний кисень. Але він помилково вважав, що активація кисню відбувається шляхом утворення озону

Продовжені О.М.Бахом, ці дослідження дали можливість створити у 1897 р. теорію біологічного окислення, яка отримала назву **перекисної** теорії Баха. Її суть полягає в тому, що молекулярний кисень повітря ($O = O$) після взаємодії з ненасиченими органічними сполуками активується: ($- O - O -$). Цей активований кисень сполучається з окислювальною речовиною (А), утворюючи перекис (AO_2). Такий перекис взаємодіє з другою сполукою (В) і окислює її спочатку одним атомом кисню. Реакція може повторюватися, і тоді другий атом кисню окислить другу молекулу речовини В. Схема цього процесу така:

1. Активування молекулярного кисню:

Вихідна речовина - акцептор кисню (А) - повністю відновлюється, а субстрат (В) окислюється.

У теперішній час відомо, що шлях включення кисню в органічну сполуку, згідно з перекисною теорією біологічного окислення Баха, не має відношення до дихання, але ця теорія відіграла значну роль у сучасному розумінні механізмів активації кисню. Визначенню ролі кисню при окисленні субстрату сприяли дослідження німецького біохіміка О.І.Варбурга та англійського І.Д.Кейлі, які у 20-х роках встановили наявність зв'язку між поглинанням кисню і функціонуванням цитохромної системи.

Ще О.М.Бах поряд із перекисною теорією висловив і другу гіпотезу, згідно якої біологічне окислення може здійснюватися шляхом відщеплення від субстрату попередньо активованого водню. У такому випадку роль кисню полягає в регенерації первинного акцептора водню - хінону. Послідовність цих реакцій така:

Ця гіпотеза постулює наявність у клітині специфічних сполук (хінонів і хіноноподібних речовин), які виконують роль переносників водню дихального субстрату. Вона отримала подальший розвиток у теорії хімізму дихання В.І.Палладіна (1912), який припустив наявність специфічних посередників дихання і назвав їх дихальними хромогенами. Віддаючи водень, хромоген окислюється і перетворюється у пігмент, який здатний до зворотного відновлення за рахунок водню субстрату. За В.І.Палладіним, дихальний субстрат окислюється з участю води, яка виконує роль донора водню для відновлення дихального пігменту до хромогену. У процесі відновлення пігменту бере участь і водень субстрату, що окислюється. Кисень води йде на окислення вуглецю субстрату. Отже, вуглекислий газ при диханні утворюється анаеробним шляхом. Кисень, який поглинається під час дихання, згідно теорії В.Палладіна, використовується на окислення хромогенів

до пігментів. Роботи О.А.Курсанова і Б.Б.Вартапетяна довели, що поглинутий кисень йде на утворення води.

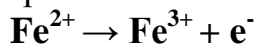
3. Ферментативні системи дихання.

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

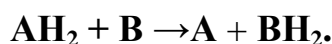
- делокалізація дихального апарата (мітохондрії, пероксисома, цитоплазма та ін.);
- поліфункціональність, тобто наявність каталізаторів, що характеризуються багатьма властивостями;
- принцип, коли в організмі міститься не один, а кілька ферментів, які каталізують ті самі або близькі реакції.

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

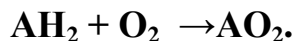
- ✓ Реакції, в яких спостерігається безпосередня втрата електрона в результаті зміни його валентності. Такі реакції каталізують і ферменти *оксидази*, в активних центрах яких є метали:



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



- ✓ Пряме окиснення молекулярним киснем за допомогою *оксигеназ* або *трансфераз*:



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



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

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

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



Універсальним окиснювачем є кисень O_2 , який має максимальний позитивний потенціал (+0,817 В), а функцію донорів електронів виконують різні органічні речовини. Всі електрони транспортуються до O_2 через багатокомпонентну окисно-відновну систему, і окиснення однієї речовини (донора електронів і протонів) поєднується з відновленням іншої сполуки (акцептора електронів і протонів).

Ферменти, що каталізують такі реакції, називають *оксидоредуктазами*. Є три групи оксидоредуктаз: анаеробні дегідрогенази, аеробні дегідрогенази і оксидази.

4. Взаємозв'язок процесів бродіння і дихання.

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



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

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

Перший етап бродіння і дихання - це гліколітичне розщеплення глюкози до піровиноградної кислоти (ПВК). Наступний етап - аеробний. Піровиноградна кислота розщеплюється з утворенням кінцевих продуктів CO_2 і H_2O при диханні. В анаеробних умовах вона зазнає неповного окислення бродіння.

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

5. Гліколіз як підготовчий етап аеробного дихання, його енергетика.

На початку XIX ст. М.Соссюр зробив важливе спостереження: при вирощуванні в атмосфері без кисню зелені рослини виділяють CO_2 . Подальше вивчення цього явища дало змогу Л.Пастеру встановити, що в анаеробних умовах рослини не тільки виділяють вуглекислий газ, але й накопичують спирт та інші продукти спиртового бродіння.

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

дві фосфотріози: фосфодіоксиацетон і 3-фосфогліцериновий альдегід. Це перша стадія гліколітичного розщеплення глюкози (гліколізу). Завдяки наявності в клітинах специфічного ферменту фосфотріозізо-мерази відбувається перетворення фосфодіоксиацетону у фосфогліцериновий альдегід.

На наступній стадії гліколізу фосфогліцериновий альдегід через ряд реакцій перетворюється у фосфогліцеринову кислоту. Спочатку до фосфогліцеринового альдегіду приєднується ще один залишок фосфорної кислоти від АТФ. Утворений 1,3-дифосфогліцериновий альдегід за допомогою специфічної дегідрогенази окислюється до 1,3-дифосфогліцеринової кислоти. Енергія, яка вивільняється при цьому, спочатку зосереджується в одному із фосфатних зв'язків дифосфогліцеринової кислоти, а потім переноситься з участю трансфосфорилази на АДФ і таким чином утворюється молекула АТФ і молекула 3-фосфогліцеринової кислоти. Далі фермент фосфогліцеромутаза ізомеризує 3-фосфогліцеринову кислоту до 2-фосфогліцеринової, від якої потім під дією енолази відщеплюється молекула води. Ця реакція супроводжується перерозподілом енергії в молекулі, внаслідок чого утворюється фосфоенолпіруватична кислота, молекула якої має макроергічний зв'язок. Цей фосфат за участю піруваткінази передається на АДФ (утворюється АТФ), а енолпіруватична кислота внаслідок своєї нестійкості самовільно перетворюється у піруватичну кислоту - кінцевий продукт гліколізу. Процес відбувається у цитоплазмі.

Гліколіз - це перший з вивчених метаболічних процесів. Термін "метаболізм" походить з грецької мови і означає "зміна" або ж "акт розкидання". Цим словом визначають сукупність хімічних процесів, які відбуваються в живих організмах.

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

На другій стадії гліколізу відновлюється по одній молекулі НАД-Н₂ на кожну з двох молекул фосфотріоз. Окислення ж однієї молекули НАД-Н₂ у електротранспортному ланцюзі мітохондрій у присутності кисню сполучене із синтезом трьох молекул АТФ. Отже, у розрахунку на одну молекулу глюкози синтезуються шість молекул АТФ. Усього у процесі гліколізу утворюється вісім молекул АТФ. Вільна енергія гідролізу однієї молекули АТФ становить близько 42 кДж/моль (10 ккал). Тому повний енергетичний баланс гліколізу дорівнює $42 \cdot 8 = 336$ кДж/моль, або 80 ккал.

6. Цикл трикарбонних кислот. Енергетика циклу Кребса.

Кінцевий продукт гліколітичного розщеплення глюкози - піруватична кислота (СН₃СОСООН) - в аеробних умовах зазнає подальших перетворень і окислюється до вуглекислого газу і води в дихальному циклі Кребса (цикл ди- і трикарбонних кислот).

Суть цих перетворень полягає в послідовному ступінчастому декарбонізації і дегідруванні піруватичної кислоти. Це окислення, як довів

англійський біохімік Г.Кребс, супроводжується утворенням ди- і трикарбонових кислот і наступним їх окисненням до CO_2 , за рахунок відщеплення водню.

Згідно теорії окислення В.Палладіна, кисень води, яка бере участь у цих перетвореннях, використовується для окислення вуглецю піровиноградної кислоти, а водень разом із воднем ПВК при участі дегідрогеназ спрямовується до активованого оксидазами кисню повітря. Важливим компонентом циклу окислення є щавлевооцтова кислота, яка сприяє повному окисненню піровиноградної.

Безпосереднього окислення зазнає не сама піровиноградна кислота (ПВК), а її похідна - ацетил-коензим А (ацетил- CoA), який утворюється шляхом окислювального декарбоксілювання ПВК при участі коензиму А (CoA) і NAD^+ : Подальше окислення ацетил- CoA відбувається у циклічному процесі. Ацетил- CoA конденсується з щавлевооцтовою кислотою і водою. При цьому утворюються лимонна кислота і два електрони, які починають свій шлях до кисню, регенерується молекула CoA . Лимонна кислота через послідовні перетворення (цис-аконітова, ізолимонна, щавлевобурштинова, акетоглутарова, сукциніл- CoA , бурштинова, фумарова і яблучна кислоти) дає щавлевооцтову кислоту (регенерація) і завершує цикл. Цей цикл вміщує 13 основних реакцій, у п'яти з яких вивільнюється енергія і фіксується у вигляді пірофосфатних зв'язків аденозинтрифосфату (АТФ). Це такі окислювально-відновні реакції: утворення ацетил- CoA , окислення лимонної кислоти та ізолимонної кислоти через цис-аконітову до щавлевобурштинової кислоти; а-кетоглутарової - до сукциніл- CoA , бурштинової - до фумарової, яблучної - до щавлевооцтової.

Усі реакції циклу можна поділити на три етапи:

1. Декарбоксілювання піровиноградної кислоти й активування з утворенням ацетил-коензиму А.
2. Окислення піровиноградної кислоти.
3. Регенерація щавлевооцтової кислоти.

З кожним обортом циклу зникає одна молекула піровиноградної кислоти, від різних компонентів циклу відщеплюються три молекули CO_2 і п'ять пар атомів водню (електронів), включаються три молекули води. Через систему переносників електрони взаємодіють із системою цитохромів або інших оксидаз (наприклад, поліфенолоксидази) і зрештою - з киснем. Енергія електронів використовується на утворення 12 молекул АТФ. Відтворена щавлевооцтова кислота знову вступає у ланцюг вищезазначених процесів.

Рослина постійно містить майже всі органічні кислоти, які входять до циклу ди- і трикарбонових кислот, а також усі ферментні системи, що беруть участь у перетворенні цих сполук. Місцем локалізації ферментів є матрикс мітохондрій. У ньому ж знаходяться і ферменти окислення жирних кислот та інші.

Відповідно до схеми гліколізу, при анаеробному розщепленні глюкози до піровиноградної кислоти синтезуються 10 молекул АТФ. Але на 1-й стадії гліколізу відбувається дворазове фосфорилування молекул глюкози. Тому у результаті - накопичення енергії під час гліколізу становить вісім макроергічних зв'язків.

Подальше перетворення піровиноградної кислоти за умов наявності кисню відбувається шляхом послідовного відщеплення атомів водню одночасно з електронами, а також CO_2 , яке здійснюють відповідно дегідрогенази і декарбоксилази. Приєднуючи водень субстрату, дегідрогенази передають його через проміжні системи кисню. Ці перетворення мають циклічний характер (цикл Кребса). У них велике значення належить органічним карбоновим кислотам, які є вихідними компонентами для різних синтетичних процесів. За повний оборот циклу Кребса відбувається окислення п'яти пар атомів водню. З них дві пари беруться від молекули піровиноградної кислоти, а інші три пари атомів водню - від води, яка приєднується до кислот на протязі циклу.

Перетворення піровиноградної кислоти у циклі Кребса супроводжується вивільненням енергії. Переміщення електронів по ланцюзі супроводжується фосфорилуванням. Утворені при окисленні кожної молекули піровиноградної кислоти п'ять пар електронів викликають синтез у середньому 30 молекул АТФ. Трансформована під час аеробної фази енергія становить: $10 \text{ ккал} \cdot 30 = 300 \text{ ккал}$. В одному молі глюкози вміщено 674 ккал енергії. Отже, енергетична ефективність цього процесу становить близько 52%.

7. Цикл гліоксалевої кислоти.

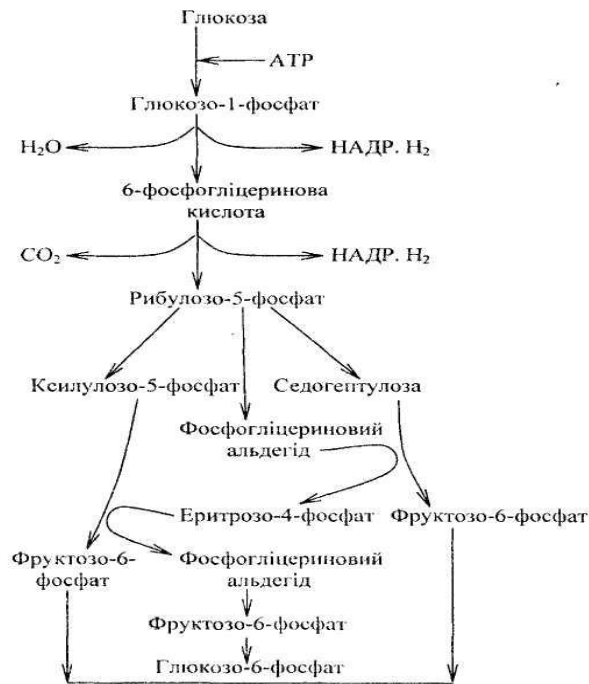
Гліоксилатний цикл локалізований не в мітохондріях, як цикл Кребса, а у спеціалізованих мікротілах - гліоксисомах. На відміну від циклу Кребса, у гліоксилатному циклі бере участь не одна, а дві молекули ацетил-СоА. При цьому ацетил-СоА використовується не для окислення, а для синтезу бурштинової кислоти.

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

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

8. Пентозофосфатний цикл.

У рослинній клітині поряд з розпадом глюкози шляхом гліколізу і в циклі Кребса, який є головним постачальником енергії, відбувається і другий важливий спосіб її перетворення - пентозофосфатний цикл.



У даному випадку розщепленню глюкози передують утворення монофосфорного ефіру, а потім нібито відсічення першого вуглецю у ланцюзі. Відповідно до цього пентозофосфатний цикл часто називають апотомічним окисленням на відміну від гліколітичного циклу, який називають дихотомічним за утворення у ньому двох тріоз.

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



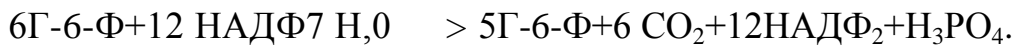
У цьому циклі можна виділити два етапи:

- а) окислення глюкози;
- б) регенерація вихідного субстрату.

Реакції першого етапу каталізує дегідрогеназно-карбоксілювальна система з трьох ферментів. Спочатку відбувається дегідрування глюкозо-6-фосфату за участю ферменту глюкозо-6-фосфатдегідрогенази, в активній групі якого є НАДР - акцептор електронів. Утворена 6-фосфоглюконова кислота зазнає окислювального декарбоксілювання і дегідрування до рибулозо-5-фосфату.

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

Для кожного оборту підсумкове рівняння пентозофосфатного циклу має вигляд:



Як впливає з цього рівняння, при повному окисленні однієї молекули глюкозо-6-фосфату утворюється 12 молекул НАДФН₂. Окислення 12 пар протонів від НАДФН₂ у процесі окислювального фосфорилування забезпечує синтез 36 молекул АТФ що становить $41,87 \text{ кДж} \cdot 36 = 1507 \text{ кДж/моль}$ і практично не поступається енергетичному виходу гліколітичного шляху дихання.

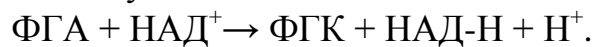
Окислення глюкози пентозофосфатним шляхом виявлено в різних органах рослини. Воно є головним джерелом утворення пентоз, які використовуються клітиною для синтезу нуклеїнових кислот. Цей цикл також постачає рибозу, яка у формі рибулозодифосфату служить акцептором вуглекислого газу у темній фазі фотосинтезу.

9. Окислювальне фосфорилування.

Трансформація енергії, яка вивільнюється у процесах дисиміляції, відбувається двома шляхами:

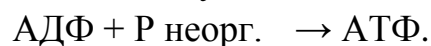
- 1) фосфорилування на рівні субстрату при окисленні дегідрогеназами;
- 2) окислювальне фосфорилування у субмітохондріальних системах.

Фосфорилування на рівні субстрату. При цьому типі фосфорилування вільна енергія біологічного окислення уловлюється у формі багатих енергією зв'язків між субстратом і фосфатом. Найбільш вивченим прикладом фосфорилування на рівні субстрату є одна з реакцій гліколізу:



Процес відбувається у два етапи з утворенням проміжного продукту дифосфогліцеринової кислоти, у молекулі якої є багатий на енергію ацилфосфатний зв'язок. На другому етапі залишок фосфорної кислоти з макроергічними зв'язками переноситься на АДФ із збереженням енергії.

Окислювальне фосфорилування у субмітохондріальних системах. Енергія, яка вивільнюється при розщепленні органічних речовин, перетворюється в енергію фосфатних зв'язків АТФ. Утворення АТФ відбувається за схемою:



Фосфорилування АДФ з утворенням АТФ відбувається лише у процесі окислення речовин. Цей процес має назву окислювального фосфорилування. Окислювальне фосфорилування у дихальному ланцюзі відбувається за рахунок поступового руху електронів між переносниками ЕТЛ. -Якщо ж синтез АТФ з якихось причин (дефіцит АДФ) неможливий, то рух електрона по ЕТЛ зупиняється. Це явище має велике значення у регулюванні окисного обміну і називається дихальним спряженням. Згідно гіпотези хімічного спряження, у процесі фосфорилування, тобто під час руху електрона по ЕТЛ, виникають проміжні, багаті на енергію сполуки, так звані, фактори спряження.

10. Дихальний коефіцієнт і його залежність від природи окислювального субстрату.

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

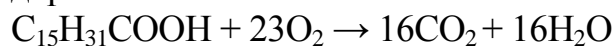
$$ДК = \frac{V_{CO}}{V_{O}}$$

Згідно закону Авогадро, одна грам-молекула будь-якого газу займає однаковий об'єм. Тому при окисленні глюкози відповідно з реакцією $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ дихальний коефіцієнт дорівнює:

$$ДК = \frac{6CO}{6O} = 1$$

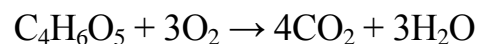
тобто кількість молекул виділеного вуглекислого газу відповідає кількості атомів вуглецю у молекулі субстрату, а число поглинутих молекул кисню зростає зі збільшенням кількості атомів водню і зменшується зі збільшенням числа атомів кисню у молекулі, що окислюється. Тому при окисленні жирів і білків, молекули яких містять відносно багато атомів водню і мало атомів кисню, дихальний коефіцієнт буде меншим від одиниці (для жирів - близько 0,7, білків - близько 0,8).

Наприклад, при окисленні пальмітинової жирної кислоти (компонента жирів), дихальний коефіцієнт буде дорівнювати:



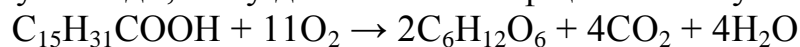
$$ДК = \frac{V_{CO}}{V_{O}} = \frac{16}{23} = 0.70$$

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



$$ДК = \frac{V_{CO}}{V_{O}} = \frac{4}{3} = 1.33$$

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



$$ДК = \frac{V_{CO}}{V_{O}} = \frac{4}{11} = 0.36$$

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

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

11. Дихальний газообмін рослин як фактор продукційного процесу.

Взаємозв'язок процесів фотосинтезу і дихання

Рівень продукційного процесу значною мірою залежить від інтенсивності дихання, а саме: від його складових - дихання росту і дихання підтримування. Процес фотосинтезу є першим етапом циклу обміну енергії і речовини в клітині. Утворені у світлових реакціях багаті на енергію активні метаболіти – АТФ, НАДФ Н₂ у темнових фазах перетворюються у багаті на енергію але у малоактивній формі запасні сполуки – білки, вуглеводи, жири. Щоб клітина могла використати нагромаджену у вуглецевих сполуках енергію, необхідно цю енергію трансформувати у енергію макроергічних фосфатних зв'язків АТФ. Саме це відбувається під час дихання, яке є другим етапом енергетичного обміну рослин.

Через це обидва процеси – фотосинтез і дихання, пов'язані з перетворенням енергії і утворюють єдиний енергетичний цикл.

Процеси фотосинтезу і дихання, на перший погляд, здаються протилежними. Процес фотосинтезу відбувається при освітленні у хлоропластах, нагромаджується енергія, відбувається поглинання СО₂ з його відновленням у органічних речовинах, також відбувається виділення кисню.

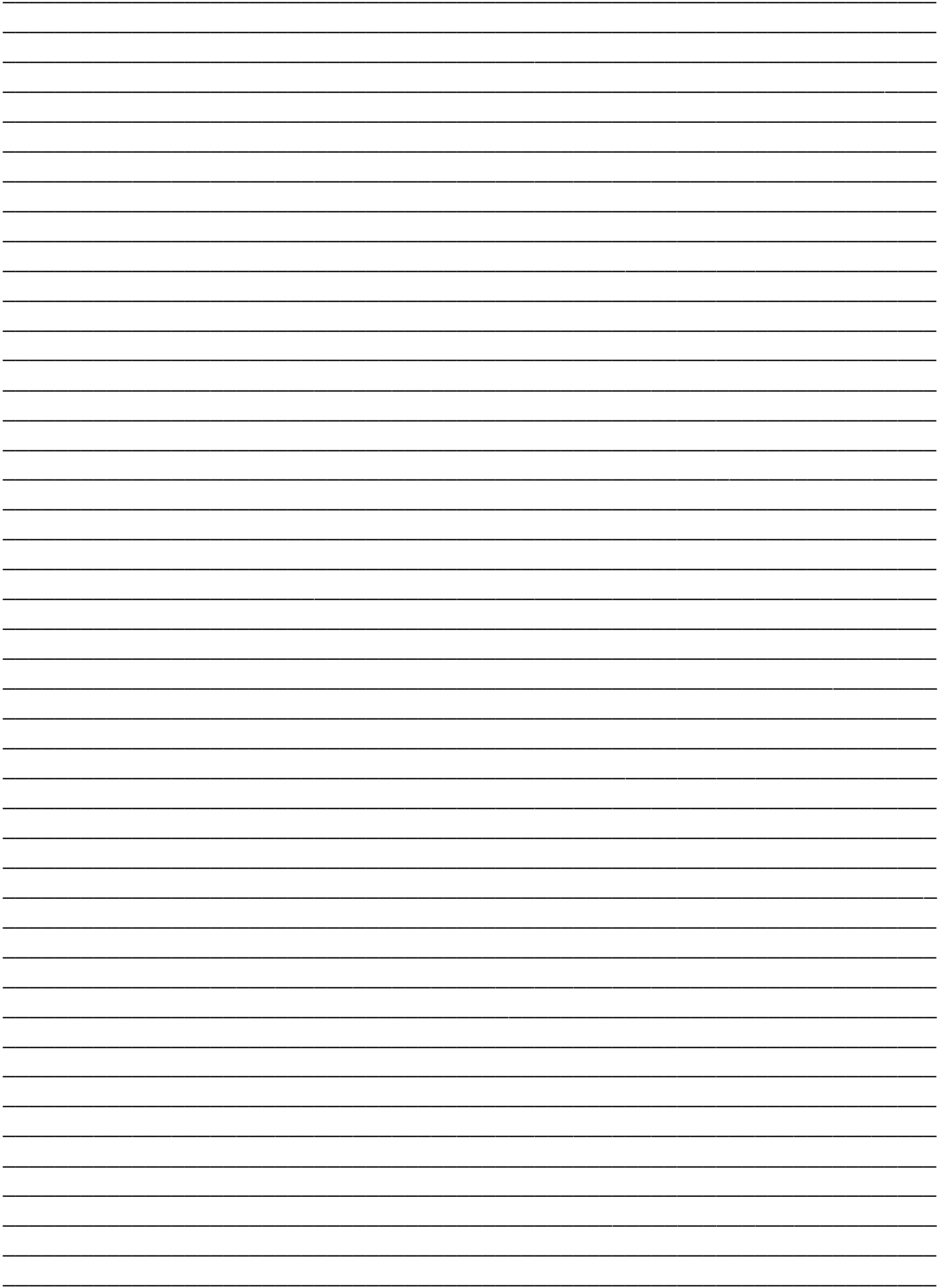
Дихання не залежить від світла, відбувається у мітохондріях. При диханні органічні речовини окислюються з виділенням енергії, СО₂ і води.

Однак ці процеси мають багато спільного. Обов'язковими учасниками є вода: при фотосинтезі вона є донором Н₂, а при диханні окислення речовин відбувається за рахунок кисню води.

Фотосинтез і дихання мають однакові проміжні сполуки – ФГК, ФГА, ФДА, рибу лозу, Ф-1,6-Ф.

Але є також і відмінності. Дихання та фотосинтез постачають АТФ. Але у процесі фотосинтезу джерелом енергії для синтезу АТФ є енергія сонячних променів, а при диханні – енергія окислення органічних речовин. Фотосинтез властивий лише організмам, що мають хлоропласти, тобто це унікальний процес. Дихання, навпаки, є універсальним процесом, притаманним усім живим організмам.

Для нотаток



ТЕМА №6. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

План

1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.
2. Методи дослідження мінерального живлення рослин.
3. Механізми поглинання елементів мінерального живлення рослиною.
4. Поняття про макро- і мікроелементи.
5. Доступні для рослин форми сполук фосфору і сірки та їх участь в обміні речовин.
6. Фізіологічна роль K, Ca, Mg та ін. елементів.
7. Фізіологічна роль мікроелементів.
8. Азотне живлення рослин. Перетворення нітратів.
9. Діагностика мінерального живлення.
10. Іонний транспорт мінеральних елементів у рослині.
11. Фізіологічні основи застосування добрив.

1. Розвиток вчення про мінеральне живлення рослин.

Мінеральне живлення - це поглинання рослинами необхідних мінеральних елементів і включення їх до обміну речовин. Вищі рослини переважно кількість цих елементів поглинають через кореневу систему, тому це живлення називають також кореневим живленням. Воно є одним із основних факторів регуляції росту, розвитку і продуктивності рослин.

Мінеральне живлення можливе завдяки автотрофності рослин, тобто їх здатності використовувати речовини неорганічної природи для формування своїх тканин і органів. Вчення про мінеральне живлення має давню і досить суперечливу історію.

Майже впритул до відкриття фотосинтезу на рубежі ХІХ ст. панувала думка про те, що рослини будують своє тіло із "соків землі". Ця думка базувалася на багаторічному досвіді землеробства про важливу роль ґрунту в отриманні врожаю ряду сільськогосподарських культур. Ще у VI-V ст. до н. е. при вирощуванні жита, пшениці, ячменю, кукурудзи, льону, багатьох овочевих культур для підвищення родючості ґрунту і продуктивності культур використовували гній, попіл, річковий мул.

Арістотель (384-322 рр. до н. е.) вважав, що ґрунт замінює рослині шлунок та інші органи травлення і забезпечує її їжею у вигляді складних речовин.

Німецький агроном А. Теєр наприкінці ХVІІІ - початку ХІХ ст. це тлумачення Арістотеля розвинув у "**гумусову теорію**".

Французький природознавець Паліссі у 1563 р. висловив досить вагомий міркування про роль добрив і мінеральних речовин, вважаючи, що гній не мав би ніякого значення, якби у ньому не містилась сіль, яка залишається після його мінералізації.

Англійський хімік Глаубер майже через 100 років (у 1656 р.) своїми дослідженнями довів позитивний вплив селітри на збільшення врожаю ряду рослин.

Оригінальні думки щодо живлення рослин належать **М.В. Ломоносову**, який надавав важливого значення не тільки ґрунтовому, але і повітряному живленню.

Французький агрохімік Ж.Б.Буссенго (1837) у своїх дослідках довів, що рослини можна вирощувати і на чистому піску, якщо внести туди мінеральні солі (попіл і селітру).

Німецький хімік Ю.Лібих розробив теорію мінерального живлення рослин, згідно якої основою родючості ґрунту є мінеральні речовини. При цьому він вважав, що рослини спроможні поглинати азот з повітря у вигляді аміаку. Крім того, Ю.Лібих не визнавав гумусову теорію і відкидав роль ґрунту як джерела органічних речовин для росту і розвитку рослин. Він вперше сформулював "**закон мінімуму**", згідно якого приріст урожаю лімітується фактором, який знаходиться у мінімумі. Ю.Лібих стверджував, що для запобігання виснаженню ґрунтів і зберігання їх родючості необхідно дотримуватись "**закону повернення**" поживних речовин, поглинутих рослиною. У свій час К.А.Тімірязев відзначав, що вчення про необхідність повернення речовин є одним із вагомих надбань науки.

Основні положення теорії:

- Корені отримують необхідні для живлення рослин елементи з ґрунту у мінеральній формі.
- Правило незамінності елементів мінерального живлення, тому що кожен елемент виконує певну фізіологічну роль.
- Споживання елементів мінерального живлення відбувається нормовано.

Важливе значення для розвитку теорії мінерального живлення мали досліді **І.Кнопа і Ю.Сакса**, якими була доведена можливість вирощування рослин до повного дозрівання у водних культурах при забезпеченні їх азотом, фосфором, калієм, сіркою, кальцієм, магнієм, залізом.

У теорію і практику мінерального живлення великий внесок зробили наші співвітчизники, академіки **Д.М.Прянишніков та П.А.Власюк**.

2. Методи дослідження мінерального живлення рослин.

- Лабораторний метод досліджень.
- Вегетаційний метод досліджень.
- Польовий метод досліджень.
- Виробничий метод досліджень.

Лабораторний – використовують різні субстрати для вирощування рослин. В лабораторних умовах були розроблені поживні суміші для вивчення впливу того чи іншого елемента живлення на рослини.

Суміш Кнопа:

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ – 1 г/л;

K_2HPO_4 – 0,25 г/л;

MgSO_4 – 0,25 г/л;

KCl – 0,125 г/л;

FeCl_3 – сліди.

Також є суміші Гельрігеля та Прянишнікова.

При складанні поживних сумішей існують певні вимоги:

- Всі елементи мінерального живлення повинні бути урівноважені.
- Жоден елемент не може бути замінений іншим.
- Елементи мають бути у певних співвідношеннях.

➤ рН повинно бути 6,5-7.

Існують фізіологічно кислі, лужні та нейтральні солі. З кислих солей в першу чергу поглинається катіон (HCl), з лужних – аніон (NaNO₃). З нейтральних солей поглинається і катіон і аніон (NH₄NO₃).

Вегетаційний дослід проводять у контрольованих умовах. Субстрат розміщують у посудину, додають елементи живлення, висаджують рослини та спостерігають за їх розвитком.

Польовий дослід проводиться у польових умовах на дослідній ділянці.

Виробничий дослід виконується у виробничих умовах.

3. Механізми поглинання елементів мінерального живлення рослиною.

Надходження поживних речовин до рослини залежить від їх припливу до поверхні коренів. Існує три способи, якими забезпечується контакт поживних речовин з кореневою системою.

Перший спосіб має назву кореневого перехоплення і полягає в тому, що коренева система у процесі постійного росту займає все більші і більші об'єми ґрунту, у якому містяться поживні речовини, перехоплює і поглинає їх.

Другий - це спосіб масового потоку поживних речовин, що рухаються у формі ґрунтового розчину разом з водою до поверхні коренів і поглинаються ними.

Третій спосіб - надходження поживних речовин до коренів за градієнтом концентрації.

При поглинанні мінеральних елементів біля поверхні кореня їх концентрація зменшується. Внаслідок цього виникає градієнт концентрації, завдяки якому нові іони рухаються в бік кореневої системи.

Усі три способи забезпечують кореневу систему поживними елементами і сприяють мобілізації мінеральних речовин ґрунту. Спосіб руху елемента у ґрунтовому розчині залежить від іона, у вигляді якого цей елемент поглинається рослиною. Наприклад, кальцій і магній (Ca⁺⁺, Mg⁺⁺) надходять до кореневої системи головним чином за рахунок масового потоку і кореневого перехоплення; катіони K⁺ - за рахунок дифузії і масового потоку; аніони PO₄³⁻ - тільки шляхом дифузії.

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

- 1) проста дифузія речовини крізь пори мембрани за градієнтом концентрації;
- 2) проходження розчиненої речовини крізь пори мембрани з потоком розчинника;
- 3) дифузія речовин, що розчиняються в ліпідах, крізь ліпідну фазу мембрани;
- 4) полегшена дифузія, при якій речовини проникають крізь мембрану у вигляді комплексу їх з мембранними переносниками;
- 5) обмінна дифузія, коли молекули й іони зовнішнього середовища і цитоплазми обмінюються (шляхом утворення комплексу з мембранними переносниками) молекулами та іонами такого ж виду, і тому концентрація їх у клітині не змінюється;

б) активний транспорт, який вимагає витрат енергії для перенесення речовин через мембрану;

7) піноцитоз.

Спочатку речовина підходить до мембрани, потім взаємодіє з її компонентами певним способом і проникає крізь неї. Після проникнення до клітини речовина підключається до метаболічних процесів.

Залежно від характеру витрат енергії на поглинання і транспорт елементів мінерального живлення рослинами розрізняють два види надходження речовин - активний і пасивний. Перший супроводжується витратами метаболічної енергії і проходить проти градієнта концентрації. Другий відбувається без витрат метаболічної енергії. Пасивне поглинання іде за градієнтом електрохімічної активності.

Вважають, що в рослині існують дві єдині системи транспорту. Перша (пасивного поглинання і транспорту) складається з безперервної гідролітичної системи вільного простору (апопластний шлях); друга (активного поглинання і транспорту) включає в себе протопласти клітин, з'єднані між собою плазмодесмами (симпластний шлях).

4. Поняття про макро- і мікроелементи.

Для нормального життєвого циклу рослинного організму необхідними є такі елементи: **вуглець, водень, кисень, азот, фосфор, калій, кальцій, магній, сірка, залізо, марганець, мідь, цинк, молібден, бор, натрій, кремній, кобальт, хлор та ін.** Багато з них є суто мінеральними і поглинаються рослинами, головним чином, з ґрунтового розчину у вигляді іонів. А такі елементи, як **вуглець, водень і кисень** надходять до рослини переважно у вигляді **CO₂, H₂O і O₂**.

Майже вся органічна речовина обов'язково містить **чотири** елементи - **вуглець, водень, кисень і азот**, які називаються **органогенами**. Суха речовина тіла рослин, що залишається після тривалого висушування при температурі 102-105°C, майже **наполовину** складається з **вуглецю (45%)**. **Кисень** становить **42%**, **водень - 6,5**, **азот - 1,5%** їх маси. На решту елементів, що належать до **групи попелових**, припадає у середньому близько **5%**.

При спалюванні рослин органічні елементи у формі відповідних сполук: **H₂O, CO₂, H₂S, NH₃** у газоподібному стані виділяються в атмосферу, а решта - у формі оксидів становить мінеральну частину рослин і є попелом. Вміст попелу неоднаковий у різних органах і частинах рослин. Найменша його кількість у деревині - близько 1%, у коренях і стеблах - 4-5%, листках - 10-15%, квітках 15-20%, корі - близько 7 і насінинах - 3%. Різною є кількість попелу і у різних рослин. Наприклад, у листках картоплі - 5-13%; буряку -11 -12; ріпи - 8-15%. Склад мінеральних елементів рослин визначається умовами вирощування, віком, фазою розвитку.

Усі хімічні елементи за кількісним вмістом поділено Вернадським на **три групи**.

Десять з них, які необхідні у найбільшій кількості (від **10 до 0,01%** сухої маси рослини), належать до групи **макроелементів**. Це такі елементи: **вуглець, водень, кисень, азот, калій, фосфор, магній, кальцій, сірка**.

Елементи, що містяться в рослині у значно меншій кількості (від 0,001 до 0,00001%), складають групу **мікроелементів**. Серед них - залізо, бор, марганець, цинк, молібден, кобальт і деякі інші.

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

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

Вуглець, водень, кисень, азот, фосфор, сірка є основними компонентами органічної речовини, а такі елементи, як калій, кальцій, магній, марганець і хлор виконують регуляційну роль, беручи участь в осмотичній регуляції, балансі електронів і проникності мембран.

5. Доступні для рослин форми сполук фосфору і сірки та їх участь в обміні речовин.

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

Конституційні сполуки фосфору відіграють особливу роль при побудові ядер (входять до складу ДНК), біологічних мембран. Сполуки фосфору беруть безпосередню участь в енергообміні при таких фізіологічних процесах, як поглинання і транспорт елементів мінерального живлення, перетворення і переміщення запасних органічних сполук.

В усіх тканинах рослин присутні фосфорні ефіри цукрів - сахарофосфати, які відіграють провідну роль у процесах перетворення цукрів при диханні (наприклад, гліколіз), темновій фазі фотосинтезу та інших процесах метаболізму.

Фосфор поглинається коренями з ґрунту у вигляді вищого окислу PO_4^3 . Поряд з цією формою до рослин можуть надходити також іони HPO_4^2 і H_3PO_4 . Фосфорному живленню належить велике значення в початковий період росту і розвитку, оскільки він прискорює ці процеси, сприяє кращому засвоєнню поживних речовин, поглинанню вологи. Мінеральні фосфати, які накопичуються у клітинному соці, беруть участь в утворенні буферних розчинів, які регулюють величину рН клітини. Специфічною властивістю фосфору є здатність прискорювати репродуктивний розвиток рослин, скорочувати вегетаційний період. Метаболізм фосфатів у рослині залежить від багатьох умов. При нестачі води порушуються процеси фотосинтетичного й окислювального фосфорилування. Азотне голодування призводить до зменшення надходження фосфору в кореневу систему і пересування його до надземних органів. Низька температура зменшує інтенсивність поглинання і

метаболізму фосфору, що викликає затримку росту і зниження продуктивності рослин.

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

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

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

Особливе значення сірки полягає в тому, що вона входить до складу коензиму-А, зумовлюючи його різнобічну високу активність завдяки тіо-ефірному зв'язку. За місцем цього зв'язку можливе приєднання ацетильної групи з утворенням ацетил-КоА (CH₃CO~S-КоА), який бере участь в основних реакціях біосинтезу ліпідів, конденсації мономерних молекул до поліпептидних ланцюгів. Він є центром вуглеводного і жирового обміну клітини.

Сірка входить до складу незамінної амінокислоти метіоніну, яка у свою чергу є складовою частиною активного центру багатьох ферментів. Саме метіонінові залишки у складі молекули білка зумовлюють його гідрофобні властивості. Сірка визначає активність і спрямованість багатьох метаболічних процесів. У складі амінокислоти цистеїну вона міститься у формі сульфогідрильної групи, може бути резервом для утворення макроергічних зв'язків. Сульфогідрильні групи слугують активаторами ряду протеолітичних ферментів. В окислювально-відновних процесах важливу роль відіграє реакція перетворення сульфогідрильних груп до дисульфідних і навпаки.

Крім того, сірка входить до ефірних олій родини хрестоцвітних.

У ґрунті сірка перебуває в органічній і неорганічній формах. Переважає органічна форма у вигляді рослинних і тваринних залишків. Неорганічна міститься головним чином у формі сірчаноокислих солей кальцію, магнію і натрію. Саме така форма сірки (SO₄²⁻) доступна рослинам. Менш окислені (SO₂) або більш відновлені (H₂S) форми її токсичні для рослин.

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

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

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

6. Фізіологічна роль К, Na, Ca, Mg та ін. елементів.

Калій. Засвоюється з ґрунту у вигляді іонів K⁺. У організмі рослин знаходиться у незв'язаному стані.

Фізіологічна роль:

- Приймає участь у процесі фотосинтезу, зокрема у транспорті електронів по ЕТЛ.
- За його участі виділяється O_2 .
- Приймає участь у фотофосфорилуванні.
- Сприяє обводненню цитоплазми.
- Приймає участь у розкритті продихів.
- Є коферментом більше ніж 60 ферментів, впливає на вуглеводний і білковий обмін.
- Здатний до реутилізації
- Сприяє підвищенню стійкості до несприятливих умов.

Найбільше його у молодих рослинах та молодих органах.

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

Фізіологічна роль натрію інколи аналогічна калію. Наприклад, обидва елементи взаємозамінні при дії на осмотичні властивості клітини, тобто натрій теж сприяє гідратації цитоплазми. Разом з тим, якщо калій активує ферментні системи, сприяючи поєднанню субодиниць ферментних білків, то натрій, навпаки, стимулює їх дисоціацію. Забезпечує осмотичні властивості, надходження води і стимулює розтягування клітин при рості. «**Натрієфіли**» - буряки, люцерна, капуста, томати. «**Натрієфоби**» - кукурудза, рис, гречка, соя.

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

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

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

іонами фосфоліпідів кальцій стабілізує мембрани і зменшує їх пасивну проникність. Він входить до складу фітину і пектинів.

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

Не здатний до реутилізації.

Магній. Як і кальцій, цей елемент надходить до рослини у формі катіона (Mg^{2+}), але на відміну від кальцію нагромаджується переважно в молодих органах і тканинах рослин. Магній входить до складу молекули хлорофілу, а отже, без його участі не може відбутися процес фотосинтезу. Він є поліфункціональним елементом. Багато його функцій подібні до функцій калію і кальцію. Існує думка, що магній сприяє надходженню і руху по рослині фосфору. Разом з фосфором він входить до складу фітину, а тому бере участь у енергетичному обміні клітини. Входить магній і до складу пектинових речовин. Він відіграє важливу роль у вуглеводному обміні, активує ферменти фосфатази, які беруть участь в синтезі і гідролізі сполук глюкози з фосфорною кислотою, є кофактором багатьох ферментів, зокрема ферментів циклу Кальвіна.

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

7. Фізіологічна роль мікроелементів.

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

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

Залізо. Має здатність міняти валентність і тому має здатність переносити електрони і є складовою ряду ферментів (оксидази, каталази). У смстеї цитохромів бере участь у синтезі хлорофілу, активує ферменти хлорофілсинтетази. При нестачі проявляється хлороз.

Альбінізм – генетичне порушення синтезу хлорофілу.

Етіоляція – при відсутності освітлення не проходить утворення хлорофілу.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

При проростанні насіння марганець сприяє процесам гідролізу і пересуванню фосфорних сполук з насіння до стебла і коренів, прискорюючи біосинтез органічних фосфорних сполук у рослині. Нестача його викликає значний дефіцит

індолілоцтової кислоти, порушення транспорту фосфору до наземних органів рослини.

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

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

Крім розглянутих нами, рослина потребує такі мікроелементи, як кобальт, ванадій, хром та інші.

8. Азотне живлення рослин. Перетворення нітратів.

Азот. Був відкритий Резерфордом у 1732 році. Фізіологічне значення азоту визначається насамперед тим, що він є складовою частиною амінокислот, білків, нуклеїнових кислот і багатьох життєво важливих органічних сполук, які становлять основу протоплазми.

На Землі основна кількість азоту перебуває у газоподібному стані у вигляді молекулярного азоту N_2 , і складає близько 80% загального об'єму повітря. Запаси азоту в атмосфері оцінюються величиною приблизно 8 тонн на кожний квадратний метр Землі. Але ця величезна кількість азоту недоступна рослині. Посередниками, що сприяють переходу атмосферного молекулярного азоту в доступну форму, є мікроорганізми - азотофіксатори ґрунту. За рахунок азотофіксаторів, що вільно живуть у ґрунті, а також симбіотичних азотофіксаторів багаторічних і однорічних бобових рослин на 1 га ґрунту може щорічно нагромаджуватися 130 - 140 кг азоту.

З інших форм азоту в повітрі може бути незначна кількість аміаку й оксидів азоту, які утворюються при електричних розрядах. Ці форми азоту з атмосферними опадами потрапляють у ґрунт. Загальна кількість їх дуже мала, і тому вони не мають суттєвого значення в азотному живленні рослин.

У ґрунті азот міститься переважно у трьох видах сполук: амонійних солях, нітратних солях, органічних сполуках у вигляді різних рослинних і тваринних решток і продуктів їх розпаду (амінокислоти, пептиди, аміни). Рослини засвоюють переважно нітратну й аміачну форми азоту, запаси яких становлять не більше 1-2% загальної його кількості у ґрунті. Тому навіть багаті на органічну речовину чорноземи мають не більше 200 кг доступного азоту в орному шарі 1 га площі. Такої кількості азоту достатньо для отримання високого врожаю зерна. У дерново-підзолистих ґрунтах з низьким вмістом органічної речовини легкодоступних форм азоту у 3-4 рази менше.

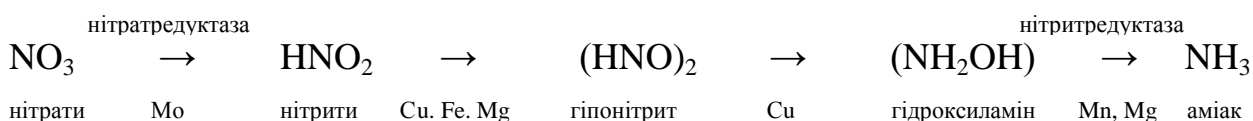
В основу класифікації покладено співвідношення між запасними вуглеводами і білками (C:N) у насінні рослин. Найбільш успішно аміак засвоюється рослинами з переважаючим вмістом вуглеводів. Прикладом можуть бути злаки, у яких співвідношення C:N у зерні становить приблизно 6:1. Паростки злаків, перебуваючи у темряві, легко засвоюють аміак до майже повного використання запасів вуглеводів насіння. В окремих бобових культур (горох, вика) співвідношення C:N менше, і їх живлення аміаком у темряві можливе лише при усуненні фізіологічної кислотності поживного розчину (додавання до розчину $CaCO_3$). Паростки насіння з іще меншим

вмістом вуглеводів (наприклад, люпин) зовсім не можуть асимілювати аміак у темряві.

Із слабокислого середовища (рН близько 5) рослини краще засвоюють нітратну форму азоту, а з нейтрального (рН близько 7) інтенсивніше поглинається аміачна форма азоту. Як уже наголошувалося, для використання аміачного азоту рослина повинна мати достатню кількість вуглеводів, які забезпечували б включення його у процеси метаболізму клітин. У протилежному випадку накопичення аміаку в клітинах рослин є згубним.

Вміст азоту в ґрунті у доступній для рослин формі визначається не тільки інтенсивністю мікробіологічних процесів мінералізації органічного азоту й азотофіксації, але й процесів поглинання його кореневою системою рослин, вимивання водою з орного шару. Крім цього, мають місце процеси його денітрифікації аеробними мікроорганізмами, які відновлюють нітратний азот до молекулярного. Останній вивітрюється з ґрунту в атмосферу. Цей процес особливо активний на перезволожених ґрунтах зі слабкою аерацією (наприклад, на рисових плантаціях).

Поглинутий рослиною азот включається до органічних сполук тільки у формі аміаку. Згідно сучасних даних, процес відновлення поглинутих нітратів каталізують флавопротеїдні ферменти. Він супроводжується зміною валентності атома азоту:



Нітратредуктаза - це індукований клітиною фермент у відповідь на надходження до неї нітрат-іона. Локалізована вона у цитоплазмі. Активність її особливо висока у клітинах молодих органів і меристемних тканинах. Активність нітриредуктази у 5-20 разів вища, ніж нітратредуктази. Тому нітри не накопичуються, а швидко відновлюються до аміаку. Місцем локалізації нітриредуктази в листках є хлоропласти, а в коренях - пропластиди.

Відновлення нітратів у різних рослин може відбуватись у коренях і наземних органах. У зв'язку з цим виділяють три основні групи рослин.

Перша група - це рослини, у яких нітратна форма азоту практично повністю відновлюється в коренях і надходить до надземних органів у вигляді органічних сполук. До цієї групи належить більшість деревних рослин.

Друга група - це рослини з редукцією нітратів у листках. Це ряд представників родини лободових (буряк, лобода), бавовник, нетреба та ін.

Третя група рослин найбільш чисельна. Рослини цієї групи характеризуються здатністю відновлювати нітрати і в листках, і у коренях. Як правило, активність нітратредуктази в листках вища, ніж у коренях.

Процес відновлення нітратів у листках тісно пов'язаний із процесом фотосинтезу, який є джерелом АТФ, енергія якої необхідна для синтезу ферментів (нітратредуктази) і транспорту нітратів, і джерелом органічних кислот, що служать субстратом для зв'язування аміаку.

Аміак, поглинутий кореневою системою з ґрунту й утворений шляхом відновлення нітратів у рослині, вступає у реакції з кетокислотами й утворює

амінокислоти та аміди. Провідна роль у процесах зв'язування аміаку в рослині належить реакціям біосинтезу глютамінової кислоти і глютаміну.

Азотне живлення бобових рослин має специфічні особливості, зумовлені їх здатністю вступати у симбіоз із мікроорганізмами. При цьому на коренях рослин утворюються нарости - бульбочки, у яких знаходяться бактерії, що можуть засвоювати атмосферний молекулярний азот. Вони накопичують таку кількість азоту, що можуть забезпечувати не тільки власні потреби в цьому елементі, але і потребу тих рослин, на коренях яких вони розвиваються. У свою чергу рослини забезпечують потребу бактерій у "їжі" у вигляді органічних сполук - продуктів фотосинтетичної діяльності (головним чином дисахаридів і моносахаридів).

Азотофіксуюча активність бактерій залежить від наявності у ґрунті азоту, в першу чергу - нітратів. При високому забезпеченні ґрунту азотом фізіологічна активність бульбочкових бактерій зменшується. Такий же вплив має і підвищена кислотність ґрунту.

Завдяки азотофіксуючій діяльності бульбочкових бактерій на 1га у симбіозі з бобовими рослинами може засвоюватися понад 100 кг атмосферного азоту. Тому необхідно створювати найбільш сприятливі умови для розвитку і фізіологічної активності мікроорганізмів. З цією метою застосовують бактеріальні препарати, наприклад, нітрагін.

9. Діагностика мінерального живлення.

Діагностика потреби мінерального живлення рослин є візуальна і хімічна.

Візуальна – проводиться за зовнішніми симптомами нестачі того чи іншого елемента.

Хімічна – більш досконала. В її основі знаходяться кольорові реакції взаємодії соку рослин з відповідними реактивами.

10. Іонний транспорт мінеральних елементів у рослині.

Пересування речовин у рослині забезпечується двома основними процесами:

1) транспіраційним, або висхідним, що несе воду і розчинені у ній поживні речовини від кореня до пагонів;

2) течією асимілятів, або низхідною течією, що здійснює транспорт утворених при фотосинтезі речовин від листків до частин рослин, які знаходяться нижче (стебло, корінь та ін.) і вище (верхівка стебла, пагонів, плоди та ін.) листка. Висхідна течія здійснюється по ксилемі, що включає специфічні провідні елементи тканини - судини і трахеїди. Низхідна течія здійснюється по флоемі, яка складається із ситовидних трубок і клітин-супутниць.

Транспорт мінеральних елементів по рослині здійснюється такими шляхами:

- Радіальний.
- Дальній.
- Ближній.

Радіальний. Перед тим, як потрапити до провідної системи, поживні речовини проходять через радіальну зону кореня.

Першим бар'єром при надходженні іонів у рослину є клітинна стінка, що складається з двох шарів первинної і вторинної оболонки. Суберин має гідрофобні властивості, тому оболонка стає непроникною для води. Такі суберинізовані оболонки є тільки у клітин ендодерми. Вони мають назву поясків Каспарі.

Целюлозні оболонки всіх клітин і міжклітинний простір рослини утворюють апопластну систему, або апопласт.

Апопластний рух іонів по оболонках екзодерми і мезодерми затримується поясками Каспарі. Лише певна частина іонів надходить до судин ксилеми апопластним шляхом завдяки наявності в ендодермі пропускних клітин. Основна ж кількість поживних елементів у рослинних тканинах переміщується симпластним шляхом.

Симпласт складається з протопластів усіх клітин, що сполучені одна з одною за допомогою плазмодесм.

Іони, що надійшли через плазмалему протопласта, можуть мігрувати по плазмодесмах без витрат енергії. Плазмодесми пронизують клітини кори, пояски Каспарі, ендодерму і паренхіму центрального циліндра у радіальному і поздовжньому напрямках. Число плазмодесм варіює в широких межах, залежно від віку тканин. Вони тісно пов'язані з ендоплазматичним ретикулулом, який сприяє симпластному транспорту.

Дальній. Відбувається по ксилемі, яка представлена судинами, трахеями та трахеїдами. Це висхідна течія, від центрального циліндра до листків.

Ближній. Відбувається у листку, від центральної жилки листка до клітин мезофілу.

11. Фізіологічні основи застосування добрив.

Використання мінеральних добрив — основний засіб підвищення врожайності сільськогосподарських культур. За рахунок азоту, фосфору, калію та інших дефіцитних у землеробстві елементів, які містяться у відповідних типах мінеральних добрив, культурні рослини краще використовують енергію Сонця і ґрунтово-кліматичні фактори, що дає змогу одержувати додаткові врожаї. Нестачу цих елементів неможливо замінити ніякими іншими агротехнічними заходами.

Ефективність добрив залежить від потреб рослин у поживних елементах і здатності ґрунту задовольняти ці потреби. Таку взаємозалежність образно виразив Д. М. Прянишников у вигляді трикутника, де у вершинах кутів розташовуються рослина — ґрунт — добрива, причому рослина розміщена у верхньому куті. Цим підкреслюється, що рослина і її врожайність — основа всіх проблем агрономічних і біологічних наук у практиці сільського господарства. Існують три загальноприйняті правила діагностики живлення.

- Впродовж вегетаційного періоду контролюють ступінь забезпечення посіву майбутнього врожаю основними елементами живлення. Основою діагностики живлення є хімічний склад рослин протягом вегетації. Одночасно з хімічним аналізом рослин слід враховувати етапи їхнього росту і розвитку.
- Визначають кілька поживних елементів, причому не менше трьох основних — азот, фосфор, калій.

ТЕМА №7. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

План

1. *Поняття онтогенезу, росту і розвитку.*
2. *Типи росту органів рослин.*
3. *Фітогормони.*
4. *Проростання насіння.*
5. *Спокій рослин, його види.*
6. *Переривання спокою.*
7. *Рухи рослин.*
8. *Фотоперіодизм.*
9. *Кореляції.*
10. *Теорія циклічного старіння та омолодження рослин.*
11. *Фізіологія цвітіння.*
12. *Роль внутрішніх і зовнішніх факторів у цвітінні*
13. *Цвітіння і запліднення*
14. *Фізіологія формування насіння і плодів*
15. *Перетворення речовин при дозріванні насіння*

1. Поняття онтогенезу, росту і розвитку.

Процес індивідуального розвитку кожної рослин супроводжується рядом закономірних змін, властивих даному біологічному виду. Сукупність цих фізіолого-біохімічних і морфологічних змін, зумовлених генетичними факторами, які відбуваються у рослинному організмі, починаючи від його виникнення із зиготи, спори або спеціалізованого вегетативного зачатка до природної смерті у звичайних умовах середовища, позначають поняттям **життєвого циклу**, або **онтогенезу**. За характером життєвого циклу рослини поділяються на:

- **монокарпики** (дають плоди один раз). Серед **монокарпиків** є однорічні, дворічні і багаторічні. У них тривалість життя залежить від умов вирощування: чим вони гірші, тим довше рослини не зацвітають і не відмирають.
- **полікарпики** (дають плоди багато разів). У **полікарпиків** розрізняють два життєві цикли: малий (життєвий цикл одного пагона) і великий (життєвий цикл усїєї рослини). Тривалість життя полікарпиків варіює у широких межах і може досягати 20-30 і більше років.

В онтогенезі виділяють основні процеси - ріст, розвиток, старіння та омолодження.

Ріст – незворотнє збільшення лінійних розмірів, поверхні, об'єму, маси рослинного організму, новоутворення структур цитоплазми, що відбувається у клітинах.

Найбільш помітним виявом активного життя рослин є ріст. Д.О.Сабінін (1963) перший визначив ріст як процес, основою якого є новоутворення елементів структури, що приводить до збільшення розмірів або маси рослини, але визначення росту як "процесу необерненого збільшення ваги або розмірів органа" не можна вважати достатнім. Найбільш надійним критерієм росту може бути новоутворення клітин і збільшення їх об'єму.

Прийнято виділяти три етапи росту - **ембріональний, розтягування і внутрішньої диференціації**. З них лише етап розтягування дійсно пов'язаний зі збільшенням розмірів і ваги організму. Два інші етапи можуть проходити без змін ваги або розмірів клітин.

Характер росту будь-якого організму, органа або популяції клітин має вигляд S-подібної кривої росту, яка складається з:

- **лаг-фази** (початкова фаза прихованого росту). На початковій фазі прихованого росту (лаг-фаза) функціонують механізми, пов'язані з новоутворенням нуклеїнових кислот (ДНК і РНК), біосинтезом білків-ферментів і фітогормонів.
- **лог-фази** (фаза інтенсивного росту). Під час цієї фази росту (лог-фаза) відбувається активний ріст клітин розтягуванням, з'являються нові тканини, органи, збільшуються їх розміри.
- **фази уповільненого росту**. На третій фазі ріст завершується, накопичуються речовини - інгібітори. Вся рослина або окремі її частини можуть переходити у стан спокою
- **стаціонарної фази**.

Розвиток – маються на увазі якісні фізіологічні, біохімічні та морфологічні зміни при новоутворенні елементів структури організму, які зумовлюють проходження рослиною певних етапів життєвого циклу – онтогенезу.

2. Типи росту органів рослин.

На відміну від інших організмів, рослини мають здатність у процесі онтогенезу утворювати нові тканини і органи. Процеси новоутворення локалізовані у певних частинах рослинного організму:

- верхівках стебел і коренів (апикальні меристеми).
- циліндричній їх зоні (латеральні і бокові меристеми - прокамбій, перицикл, камбій, фелоген).
- основі молодих міжвузлів і листків (інтеркалярні або вставні меристеми).

Основні частини пагона (стебло, листки, квіти, бруньки та ін.) закладаються в апикальній меристемі, яка називається **конусом наростання, або точкою росту**.

У багаторічних рослин ріст стебла і кореня не обмежений. На відміну від цих органів, ріст листка завжди обмежений. Листок у процесі свого розвитку проходить чотири фази:

- утворення примордію
- формування черешка
- закладання листкової пластинки
- ріст листкової пластинки.

Примордії листків утворюються у конусі наростання. Шляхом інтенсивного поділу верхівкових клітин конусу листкового примордію утворюється пальцеподібний виступ, який складається з клітин серединної жилки та черешка листка. По краях середньої жилки закладається меристема для росту листкової пластинки і формування її тканин (епідермісу, паренхіми). На ріст листків значний вплив мають умови освітлення.

Основні тканини стебла формуються завдяки функціонуванню стрижневої меристеми конуса наростання і прокамбію. Розтягування клітин у зоні росту веде до

подовження пагона. Ріст стимулюється гіберелінами, які транспортуються з кореня і листків. У дводольних рослин стебло потовщується за рахунок діяльності камбію і фелогену.

На відміну від стебла, конус наростання кореня не утворює бічних органів. Коренева меристема формує кореневий чохлак і тканини кореня. Крім клітин, що активно діляться, серед меристематичних клітин в апікальній меристемі кореня міститься група клітин, які здатні відновлювати чисельність ініціальних клітин, коли частина їх втрачається або пошкоджується.

3. Фітогормони

З природних регуляторів росту найбільш відомі **фітогормони**. Ці речовини синтезуються в організмі рослини, беруть участь у регуляції метаболізму і значною мірою визначають характер і швидкість формотворчих процесів.

До останнього часу загально визнано п'ять типів фітогормонів:

- ✓ **Ауксини.**
- ✓ **Цитокініни.**
- ✓ **Гібереліни.**
- ✓ **Абсцизова кислота.**
- ✓ **Етилен.**

Синтез фітогормонів відбувається у певних тканинах і органах.

- **Ауксини** – перші з фітогормонів, які були досліджені (1934 р., Ф.Кегль ідентифікував ауксин як ІОК), є речовинами індольної природи. Попередником ІОК у рослин є триптофан та шикимова кислота. У вищих рослин синтез ауксинів найбільш інтенсивно відбувається в молодих листках, бруньках, в активному камбію, пилку та насінні, що формується. Незначна кількість ауксину виявлена в меристемах верхівок коренів.

Фізіологічна дія:

- Стимуляція росту розтягуванням при формуванні камбію, провідних пучків, коренів.
- Практичне значення – здатність стимулювати утворення корінців у живців.
- Впливає на диференціювання провідної тканини ростучих пагонів.
- Зумовлюють явище апікального домінування, коли верхівкова брунька затримує ріст пазушних.
- Затримує розпускання бічних бруньок та опадання листків і плодів.
- Застосуванням ауксинів регулює листопад, опадання плодів, квіток
- Впливають на в'язкість цитоплазми, посилюють поглинання води, зумовлюють рух цитоплазми.
- Бере участь у ростових рухах – **тропізмах і настояях**.
- **Цитокініни** – речовини, що стимулюють поділ клітин у культурі калусної тканини рослин. В 1963 році було виділено Беатин. Багаті на цитокініни верхівки коренів, меристеми, ксилемний сік, проростаючі насіння, дозріваючі плоди. Попередником є аденін.

Фізіологічна дія:

- Стимуляція поділу клітин та їх диференціювання.
- Затримка процесів старіння.

- Індукують поділ клітин при наявності аксинів.
- Затримують старіння.
- Стимулюють загальний обмін речовин.

В основі ростових процесів цитокінінів лежить процес прискорення клітинного поділу, пов'язаний з посиленням синтезу ДНК

- **Гібереліни** – відкрив у 1926 році Є. Куросава, виділивши з гриба *Gibberella fujikuroi*. Гіберелінів найбільше у молодих органах, які не завершили свій ріст. Синтезуються гібереліни, головним чином, у молодих листках, бруньках, насінні і кінчиках коренів. Попередником гіберелінів є мевалонова кислота.

Фізіологічна дія:

- Стимулюють вегетативний ріст.
- Активують процеси розтягування і ділення клітин.
- Прискорюють проростання насіння.
- Індукують цвітіння у деяких груп рослин.
- Сприяють утворенню партенокарпічних плодів.
- Змінюють формування статі у чоловічий бік.
- Підвищують активність багатьох ферментів.

Переміщуючись із тканини і органів, де вони синтезуються, фітогормони впливають на фізіологічні процеси в інших тканинах і органах.

- **Абсцизова кислота (АБК)** – природний інгібітор росту, який прискорює опадання черешків листків, гальмує ріст відрізків колеоптилів, затримує проростання насіння.. АБК володіє сильною інгібуючою дією, викликає опадання листків, перехід деревних рослин до стану спокою. Багато АБК в старих та зрілих листках, бруньках та насінні, що знаходяться у стані спокою. АБК інгібує поділ та розтяг клітин . попередником є мевалонова кислота.
- **Етилен** – відкрив Д.Н. Нелюбов у 1901 році. Прискорює дозрівання плодів і сприяє старінню всіх частин рослин. Це гормон старіння або дозрівання. У вищих рослин утворюється з амінокислоти метіоніну. Міститься в різних органах рослин (плоди, квіти, листя, стебла, корені), антагоністично взаємодіє з ауксином. Викликає уповільнення росту, прискорення старіння, дозрівання та опадання плодів, скидання квітів, зав'язі, листків (формує відокремлювальний шар в черешках листків і плодоніжках).

Ретарданти. Важливу групу регуляторів росту становлять ретарданти - синтетичні речовини, які уповільнюють вегетативний ріст, у першу чергу - видовження стебла і пагонів. Це - солі амонію, фосфонію, анцимідол, паклокутразол, хлорхолінхлорид та ін. Хлорхолінхлорид широко використовується для запобігання поляганню пшениці при вирощуванні на високих агрофонах та достатньому зволоженні. Обробка ними рослин у період формування нижніх міжвузлів сприяє помітному вкороченню соломини, що полегшує комбайнове збирання і знижує втрати зерна. Добрі результати отримують при обробці цим препаратом плодових культур, оскільки при цьому прискорюється плодоношення яблунь і груш, підвищується урожай.

4. Проростання насіння.

Проростання насіння - це процес, який потребує перш за все вологи, тому що без неї не можлива гідратація полісахаридів та інших речовин ендосперму. Характер

надходження і розподілу води у насінні зумовлений його анатомічними і генотипними особливостями.

Проростання насіння є поновленням росту зародка внаслідок активного поглинання ним води і складається з трьох фаз:

- 1) набухання, під час якого поглинання води регулюється складом запасних поживних речовин;
- 2) розвиток (пауза), протягом якого відбувається ензиматична трансформація та ініціалізація меристематичної активності.
- 3) ріст, який починається з руйнування оболонки і появи первинного кореня.

При набуханні вміст води у насінні спочатку збільшується швидко, потім дещо уповільнено. Першою реакцією на надходження води крізь насінневу оболонку є активація обміну речовин. Практично усі органи і тканини насіння містять, крім білків, жирів і полісахаридів, сполуки низькомолекулярної природи (цукри, амінокислоти), які у перші хвилини набухання використовуються на дихання з утворенням АТФ. Через 10-20 год інтенсивність дихання дещо знижується внаслідок вичерпання фонду низькомолекулярних сполук. Наступне підсилення дихання найчастіше співпадає з початком гідролізу білків, полісахаридів або жирів.

Фаза проростання насіння продовжується до утворення рослини як самостійного фотосинтезуючого організму. Більшість насіння проростає у темряві. При цьому паросток намагається пробитися крізь шар ґрунту за рахунок росту стебла. На поверхні у нього під дією світла починається ріст листків і стебла. Світло не лише дає енергію для фотосинтезу, але і виконує роль формотворчого фактора, який сприймається системою фітогормонів.

5. Спокій рослин, його види.

Не все насіння за умов достатньої вологості бубнявіє і проростає. Причиною цього може бути стан глибокого спокою, який зумовлений:

- морфологічною незрілістю зародка (неповний його розвиток),
- фізіологічною незрілістю,
- наявністю інгібіторів, які пригнічують ферментативні реакції,
- непроникністю насінневої оболонки для води, газів і т.п.

Здатність рослин та їхніх органів перебувати у стані спокою - це цінна біологічна властивість, яка допомагає витримувати несприятливі для життєдіяльності умови. Характерною ознакою спокою є відсутність видимого росту у бруньок, насіння, бульб, цибулин і низька інтенсивність обміну речовин - як результат специфічних особливостей стану біоколоїдів. Керування тривалістю спокою рослин має велике значення у практиці сільського господарства. Порушення його досягається різними методами.

Морфологічно і фізіологічно незрілі зародки можуть закінчити дозрівання спонтанно, шляхом перетворення внутрішніх стимулів. Речовини, які стримують проростання (похідні бензойної і коричної кислот, кумарин, абсцизова кислота) містяться у зародку, ендоспермі, насінневій оболонці або м'якоті і шкірочці плодів, можуть розщеплюватись або вимиватись водою. Непроникність насінневої оболонки для води і газів усувається при механічних пошкодженнях або при застосуванні хімічних препаратів. Проростання стимулюють гібереліни, етиленхлоргідрин, тіосечовина та ін.

6. Переривання спокою.

До екзогенних факторів, що впливають на стан спокою, належать світло, вологість, температура, газовий склад атмосфери. Серед них особливе значення має температура. Для кожного виду рослин проростання можливе лише за певних температурних умов. У багатьох випадках припинення спокою викликається дією холоду.

Стратифікація – виведення зі стану спокою зберіганням насіння при низьких температурах (від 0 до +5°C) у суміші ґрунту з піском або торфом протягом певного проміжку часу.

Скарифікація – штучне пошкодження насінневих покривів, що перешкоджають надходженню води і повітря та ускладнюють взаємодію насіння з оточуючим середовищем, механічним шляхом.

Вплив холодом на переривання спокою виявляється різними шляхами. Він може прискорити дозрівання зародка, усунути непроникність насінневої оболонки, знизити вміст інгібіторів та ін.

Іноді потреба рослин у холоді може бути замінена дією високих температур (наприклад, у сої, бавовнику, проса).

У деяких рослин проростання стимулює дія змінних температур. Для багатьох рослин необхідною є взаємодія температури і світла. Нерідко спокій насіння переривається низькими температурами, але зберігається при високих, а при середніх регулюється світлом. Часто холод може замінити червоне світло.

7. Рухи рослин.

Разом з обміном речовин, ростом і розвитком рух є характерною властивістю рослин. Рослини не мають специфічних органів руху. Проте, ряд специфічних реакцій зумовлюють зміну положення органів рослини у просторі і мікроструктур у клітині. Рухи рослин різноманітні і відбуваються як внаслідок подразнень, гак і без них.

Рух органів рослин, які закріплені у субстратах, звичайно спостерігається неозброєним оком і зумовлений передусім процесами росту і зміною тургорного тиску.

Рослини здійснюють свої рухи тим, що накопичують або віддають воду. Якщо поглинання води зворотне, то рухи вважаються тургорними. При незворотному поглинанні води мову треба вести про ростові рухи.

Ростові рухи пов'язані з ростом органів у довжину внаслідок збільшення об'ємів клітин за рахунок надходження води до вакуолі й одночасного росту клітинної оболонки.

Тропізми – зміна положення органів у закріплених у ґрунті рослин, які викликаються односторонньою дією зовнішнього подразника. Залежно від характеру подразника (світло, сила тяжіння, дотик, хімічні речовини, вода, електричний струм, тепло, пошкодження), розрізняють фото-, гео-, тигмо-, осмо-, гідро-, електро-, термо- і травмотропізми. За типом відповідної реакції тропізми можуть бути позитивними або негативними. У їхній основі, як правило, лежать процеси росту.

- **Фототропізми.** Із зовнішніх факторів, які впливають на рух рослин, особливе значення має світло (синьо-зелене і синьо-фіолетове). При позитивному фототропізмі вигинання органа у бік джерела світла відбувається перш за все внаслідок затримки росту освітленого боку органа і посиленого росту його затіненого боку. Місце сприйняття подразнення світлом знаходиться ближче до верхівки органа, ніж зона вигину, а між цими ділянками відбувається проведення подразнення.
- **Геотропізми.** Поряд зі світлом сила тяжіння є головним фактором, який визначає положення рослин у просторі. Геотропізмом називають здатність рослин сприймати і реагувати на земне тяжіння. Наочним прикладом геотропної реакції є напрям росту дерев на гірських схилах: розташування дерев не залежить від стрімкості схилу і спрямоване від центру Землі. Негативно геотропні органи або їх частини ростуть у напрямі від центру Землі. Геотропний вигин, як і фототропний, це рух, зумовлений ростом. В органів чи їх частин, які завершили ріст, можливий індукований геотропізмом вторинний ріст (наприклад, у полеглих злакових і деревних хвойних рослин).
- **Хемотропізм.** Хімічні речовини також можуть викликати спрямовані ростові рухи. Корені виявляють позитивний хемотропізм у першу чергу до фосфатів, двоокису вуглецю і кисню. Цей рух сприяє наближенню їх до багатих поживними речовинами і добре аерованих зон ґрунту.
- **Гідротропізм.** Його можна розглядати як особливу форму хемотропізму. Сприйняття подразнення, що зумовлює гідротропізм, проходить у кінчику кореня. Механізм сприйняття подразнення вивчений недостатньо. Можливо, перш за все має значення різниця тургорного тиску у клітинах, а в наступних процесах беруть участь і ростові речовини.
- **Тигмотропізм** - це спрямована відповідна реакція, яку викликає торкання; спостерігається позитивна у вусиків, колеоптилю, негативна - у коренів.

Інші тропізми можуть бути викликані термічними, електричними і травматичними подразниками.

Настії. На відміну від тропізмів, мри настіях немає залежності між напрямом дії подразника і відповідною реакцією. Настії проявляються завдяки змінам тургорного тиску. Назва їхня, як і тропізмів, залежить від подразника.

Фотонастії у квітів. Одні квітки (родина кактусові, складноцвіті та ін.) при освітленні відкриваються, інші (смілки) - закриваються. При кожному новому відкриванні і закриванні відбувається ріст у довжину, відповідно, верхньої сторони листочків оцвітини. В основі руху листків, які завершили ріст, завжди лежать коливання тургорного тиску (конюшини, кислиці звичайної, мімози).

Зміни температури також можуть викликати настичні рухи листочків оцвітини у багатьох рослин (крокус, тюльпан, пролісок).

У тісному зв'язку з фото- і термонастіями перебувають зміни положення органів, залежно від дня і ночі пікгіпастії, або "рух сну".

Сеймонастичні реакції - це найбільш швидкі і найбільш помітні у світі рослин рухи, які викликаються механічними причинами (трясіння, удари). Найбільш відомі сеймонастичні зміни положення у листків мімози. В основі їх лежать клітинно-фізіологічні процеси.

Інші приклади сейсмонастій - рух пиляків у барбарису.

8. Фотоперіодизм.

Цвітіння, утворення плодів і насіння, перехід бруньок у стан спокою, листопад і проростання насіння тісно пов'язані із сезонними змінами дня і температури. Найбільш глибокі зміни у рослині відбуваються під час цвітіння, коли відбувається перехід від утворення листків і бокових бруньок до формування квітів. При цьому вирішальне значення має тривалість світлового і темпового періодів. Зміни процесів росту і розвитку, залежно від тривалості дня і ночі, називають **фотоперіодичними реакціями** або **фотоперіодизмом**. У різних видів реакція на зміну довжини дня і ночі неоднакова. Залежно від неї, рослини ділять на три основні групи:

- ✓ рослини тривалого дня.
- ✓ рослини короткого дня.
- ✓ рослини нейтрального дня.

Цвітіння у рослин **тривалого дня** прискорюється у північних широтах, а в умовах короткого дня і тривалої ночі (південні райони) у ряді випадків зовсім не настає. До групи рослин тривалого дня належать пшениця, жито, ячмінь, льон та ін.

Протилежну реакцію виявляють рослини **короткого дня**, які прискорюють розвиток в умовах південних районів. До рослин короткого дня належать кукурудза, соя, просо, коноплі, томати та ін.

Рослини з **нейтральною реакцією** не мають фотоперіодичної чутливості до зміни тривалості дня (гречка, люцерна, кінські боби та ін).

Органом, який сприймає дію **фотоперіоду**, є здебільшого **листки** рослин. Максимальну фотоперіодичну чутливість мають листки, що завершили ріст. Прийнятий листками сигнал передається по рослині у вигляді хімічного стимулу до приймаючих органів (наприклад, до апікальних меристем при формуванні квітів, до столонів при утворенні бульб).

9. Кореляції.

Ріст і розвиток тканим, окремих органів і частин рослини перебувають у кореляційних зв'язках. Кореляції є взаємовпливом одних частин на інші, які нерідко досить віддалені. Так, ріст кореня залежить від надходження до нього асимілятів від наземних органів. У той же час розвиток пагона не можливий без мінеральних речовин і води, які поглинаються коренем з ґрунту. З іншого боку, пагін впливає на корінь через постачання йому ауксинів, а корінь забезпечує свій вплив на пагін за допомогою цитокінінів і гіберелінів. Це найбільш простий тип кореляції у рослинному організмі.

При пошкодженні цілісності організму порушуються і кореляції. Наслідком можуть бути зміни співвідношення росту окремих органів. Так, видалення сім'ядолей у паростків веде до порушення росту первинних листків і бічних коренів.

В основі кореляційних взаємовідношень лежить явище подразливості.

10. Теорія циклічного старіння та омолодження рослин.

Згідно основних положень **теорії циклічного старіння та омолодження рослин** (М.П.Кренке, 1940), під час онтогенезу індивідуум неодмінно старіє і вмирає.

Тривалість життя особини зумовлена еволюційними факторами, які можуть змінюватися під впливом зовнішніх умов розвитку. Старіння відбувається безперервно, але нерівномірно - як цілого організму, так і окремих його частин. При загальному індивідуальному старінні утворення нових частин рослини обов'язково веде до нерівномірного циклічного омолодження. Утворені дочірні клітини є тимчасово омолодженими. Механізм та інтенсивність процесів старіння клітин у стані спокою і тих, що активно діляться, дуже відрізняються. Найбільш повільно старіють клітини меристемних тканин у стані спокою. Інтенсивно старіють клітини при активному діленні.

Існує два поняття віку - **власний вік** частини рослини (строк від моменту її закладання до даного моменту) і **загальний вік** цієї ж частини рослини (складається з її власного віку і віку рослини до моменту закладання цієї частини).

У теперішній час **старіння** розглядається як посилене з віком послаблення процесів життєдіяльності організму, яке приводить у кінцевому підсумку до природного відмирання. Старіння виявляється як прогресуюче порушення біосинтезу білків, послаблення регулюючих систем, накопичення малоактивних структур і припинення фізіологічних функцій. Омолодження, навпаки – посилення процесів життєдіяльності, пов'язаних з інтенсифікацією синтезу нуклеїнових кислот і білків, активація ділення клітин та їх росту, виникнення і накопичення ембріональних тканин загальне активування фізіологічних функцій.

Тривалий час вважалося, що цикл розвитку рослинного організму зумовлений лише внутрішніми причинами, і перехід рослини від інтенсивного росту до плодоношення пояснювався віком. **Г.Клебс** довів можливість змінювати напрям розвитку рослин впливом факторів оточуючого середовища (вода, мінеральне живлення та ін.). Він вважав **вуглеводи** основною речовиною, що визначає перехід рослини від неї вегетативного росту до репродуктивного. Тобто, якщо у рослин більше вуглеводів, ніж азотистих і мінеральних сполук, то вони перейдуть до плодоношення, а при зворотній залежності збережеться вегетативний ріст.

11. Фізіологія цвітіння.

Процес цвітіння є першим ступенем до статевого відтворення рослин. У 1937 р. М.Х.Чайлахян назвав речовину гормональної природи, яка генерується листком і є сигналом до цвітіння, флоригеном. Відомі сполуки, що мають флоригенову активність (гібереліни, ауксини, цитокініни, етилен), але вони не відповідають універсальності флоригену, тобто здатні викликати перехід до цвітіння лише в окремих видів рослин. Тому прихильники теорії флоригену вважають, що ці речовини не можуть бути гормонами цвітіння. Сам М.Х.Чайлахян висунув модифіковану теорію флоригену, згідно якої гормон цвітіння складається з двох комплементарних речовин, одна з яких належить до гіберелінів, інша - до антизинів.

При переході до цвітіння виявляються деякі макроскопічні ознаки. Так, на початку репродуктивного розвитку дуже змінюється характер росту стеблової верхівки, прискорюється ріст молодих міжвузлів. Багато видів при переході до цвітіння прискорюють закладання листків. Останні листки, які формуються перед

квіткою чи суцвіттям, звичайно мають менші розміри і простішу форму, ніж усі попередні.

Змінюється і ультраструктура клітинних компонентів. Найбільш ранніми змінами при цьому є такі:

- 1) збільшується кількість мітохондрій і пластид;
- 2) відбувається редукція вакуолей. Значна частина цих змін у різних видів рослин має дивовижну схожість і є типовою для клітин з високою активністю.

12. Роль внутрішніх і зовнішніх факторів у цвітінні

Фотосинтез, перерозподіл асимілятів і постачання вуглеводів є факторами, які відіграють важливу роль при переході до цвітіння. Цей перехід можна прискорити або уповільнити шляхом зміни як зовнішніх факторів, так і внутрішніх. Водний стрес сприяє більш ранньому цвітінню деяких видів.

У деревних плодкових культур раннє стимулювання цвітіння можна викликати кільцюванням стовбура і гілок. Ця операція перериває потік асимілятів до кореневої системи і спрямовує їх до плодоносних гілок. Видалення молодих листків або конкуруючих верхівкових бруньок також може прискорювати цвітіння у деяких видів рослин.

Використовуються і хімічні речовини, які можуть змінювати активність акцепторів конкуруючих тканин. Ауксин здатний як прискорювати, так і інгібувати ініціацію цвітіння. Дія ауксину значною мірою залежить від концентрації, умов освітлення, температури, часу обробки та інших факторів. Відомо, що ауксини виконують основну роль у кореляціях між апікальними і бічними бруньками. Тому інгібування цвітіння при обробці ауксином може бути зумовлене ініціацією заблокованої бічної меристеми.

Цитокініни мають протилежну ауксину дію на утворення квітів.

Гібереліни також беруть участь у регуляції переходу від вегетативного стану рослини до репродуктивного. Метаболізм гіберелінів перебуває під фотоперіодичним контролем.

13. Цвітіння і запліднення

При формуванні квітки в апікальній меристемі активуються гени, що відповідають за морфогенез квітки. У сформованій внаслідок складних процесів її зав'язі міститься яйцеклітина (жіноча гамета) з двома синергідами на одному полюсі, на протилежному - знаходяться три ядра (антиподи), а у центрі - центральна клітина. У пиляках шляхом послідовних мейозу і мітозу утворюються чотири мікроспори. Якщо така мікроспора потрапить на приймочку, вона проросте. Її ядро розділиться мітотично й асиметрично з утворенням вегетативної і генеративної клітин. Функція вегетативної клітини полягає у забезпеченні життєдіяльності пилкового зерна і росту пилкової трубки. З генеративної клітини шляхом ділення утворюються дві чоловічі гамети (два спермії).

Мікроспора (пилкове зерно) містить запасні речовини, вітаміни, активатори та інгібітори росту.

Проростання пилку на приймочці маточки забезпечується завдяки секретам, які виділяють її клітини. Проростають лише сумісні пилкові зерна, інші - гинуть.

Пилкова трубка під час росту поступово переміщується по стовпчику приймочки у напрямі до мікропіле (пилковходу). Спермії, які знаходяться на кінці пилкової трубки, під час її надходження до зародкового мішка виходять. Один із них зливається з яйцеклітиною й утворює зиготу, а другий - з центральною клітиною і служить для формування ендосперму. Цей процес, відкритий наприкінці минулого століття С.Г.Навашиним, називається подвійним заплідненням. До зародкового мішка можуть потрапляти кілька пилкових трубок пророслих пилкових зерен, але спермії лише одного з них беруть участь у заплідненні, інші - дегенерують.

14. Фізіологія формування насіння і плодів

Запилення, запліднення й утворення зиготи та первинного ендосперму подібні у більшості рослин. Після запліднення насінного зачатка формується насіння, до складу якого входять зародок, запасні поживні речовини і насіннева оболонка. Зародок утворюється із заплідненої яйцеклітини (зиготи). Продукт злиття центральної клітини із сперматозоїдом (триpletне ядро) дає початок утворенню едосперму.

У злаків tripletне ядро ендосперму швидко ділиться, і через 2-3 дні після запліднення вже нараховується до 5000 вільних ядер. Потім починається утворення клітинних стінок, з'являються мітохондрії, пропласти-ди, ендоплазматичний ретикулум і апарат Гольджі. Меристематична активність зосереджена у зовнішніх клітинах ендосперму, з яких у кінцевому рахунку утворюється алейроновий шар клітин, заповнених білком і крапельками жиру.

Розвиток зародка починається після перших чотирьох ділень ядра в ендоспермі. Оточений ендоспермом зародок шляхом послідовних фаз диференціюється у щиток і корінчик з пагоном. Для розвитку зародка і формування насіння необхідне надходження органічних речовин з листків та інших органів рослинного організму. Воно забезпечується завдяки тому, що при розвитку насінневий зачаток, дозріваюче насіння й утворені плоди перетворюються в домінуючі центри, де виробляється велика кількість фітогормонів. Існує пряма залежність між кількістю ауксинів та інтенсивністю ростових процесів у зав'язі. На початкових етапах розвитку зародка фітогормони надходять від інших тканин, перш за все - з ендосперму. Потім їх синтез здійснюється у самому зародку. При формуванні насіння ауксини виділяються з нього у прилеглі тканини й активують ріст оплодня.

Посилений ріст оплодня можна викликати штучно, виключивши запліднення. З цією метою насінний зачаток треба обробити фізіологічно активними речовинами. Отримані при цьому плоди не мають насіння (вони партенокарпічні), відрізняються значно більшими розмірами, ніж звичайні.

Зрілий зародок містить багато жирів і білка. Тому зрілу насініну можна розглядати як дуже зневоднений запасуючий орган, оточений щільною і звичайно непроникною оболонкою. Різниця у будові насіння у більшості випадків пов'язана з різним співвідношенням розмірів ендосперму і зародка, а в деяких випадках - з різною товщиною зовнішніх покривів. У зернівках злаків ендосперм становить 70-80% сухої маси насіння. Тут зосереджена основна частина запасів крохмалю і білка. Зернівка злаків має лише одну сім'ядоль, тому злаки належать до односім'ядольних

рослин. У бобових, на відміну від злаків, ендосперм існує недовго і у процесі дозрівання насіння перетворюється у тонкий шар, який оточує зародок. Місцем зосередження запасних поживних речовин у бобових є дві сім'ядолі. Вони ж одночасно є частиною зародка двосім'ядольних рослин. За хімічним складом насіння бобових, до яких належать деякі олійні культури (соя, арахіс), горох, квасоля, істотно відрізняються від злаків. У насінні арахісу, наприклад, може бути до 50% жиру і 30% білка.

Насіння міститься у плодах. Тканини плодів формуються із зав'язі. Нерідко в утворенні плоду беруть участь й інші частини квітки: квітколоже, оцвітину, квіткові луски. Ріст плоду взаємопов'язаний з розвитком насіння. Синтезовані під час розвитку насіння фітогормони регулюють ріст плодів, визначаючи надходження до них поживних речовин від листків. Тому у рослин, які формують плоди, помітно зменшується вегетативний ріст. Видалення плодів затримує процеси старіння рослинного організму.

15. Перетворення речовин при дозріванні насіння

Дозрівання плодів і насіння включає накопичення у них запасів поживних речовин, досягнення певних розмірів. Воно супроводжується метаболічними і фізіологічними змінами.

Процес дозрівання зернівок злакових культур - це послідовність етапів молочної, воскової і повної зрілості. При дозріванні насіння втрачає воду, у ньому накопичуються вуглеводи і білки, збільшується загальна маса сухої речовини.

У рослин пшениці відтік органічного азоту з вегетативних органів до колоса починається з моменту виходу їх у трубку. У міру формування колоса і дозрівання зерна у листках і соломі знижується абсолютний вміст клітковини, геміцелюлози і лігніну, незважаючи на те, що у рослині продовжується інтенсивний фотосинтез.

Спочатку в зернівках синтезуються головним чином білки. Тому незріле зерно має відносно високий вміст білків. Починаючи з кінця молочної фази, змінюється якісна спрямованість синтезу органічних речовин у зерні: різко збільшується синтез крохмалю, серед білків зростає частка спирторозчинних та лугорозчинних фракцій. Змінюється вміст і співвідношення мінеральних елементів: підвищується кількість фосфату, а кальцію і магнію - зменшується. Одночасно відбуваються морфологічні зміни - колір зерна від зеленувато-сірого стає золотисто-жовтим.

У дозріваючому насінні бобових культур, крім сої, основними процесами є синтез білків, крохмалю і клітковини. У насінні сої синтез жирів перевищує синтез крохмалю. Бобові, як правило, накопичують менше вуглеводів. Під час дозрівання насіння олійних культур переважають реакції синтезу жирів і білків. Біосинтез жиру починається відразу ж після запліднення і триває до повного дозрівання, який відрізняється лише інтенсивністю самого процесу і якісним складом жирних кислот. У початковому періоді переважають насичені жирні кислоти, а потім - ненасичені. Так, в олії насіння соняшнику кількість насичених жирних кислот знижується з 84,6 до 6,7% від загального вмісту жирних кислот. Значно збільшується вміст ненасичених жирних кислот і при дозріванні насіння льону. Таким чином, зріле насіння має олію більш високої якості.

Дозрівання соковитих плодів також супроводжується зміною фізичних і хімічних властивостей тканин, накопиченням поживних речовин. Ці поживні речовини не використовуються для живлення зародка насіння, а лише приваблюють птахів і тварин, які сприяють розповсюдженню насіння цих рослин. М'ясиста тканина соковитих плодів (оплодень, або перикарпій) зрілого плоду містить значну кількість цукрів, характеризується пом'якшенням, ароматом.

Процеси дозрівання соковитих плодів можна прискорити штучно, використовуючи газоподібний етилен. Етилен утворюється при анаеробних процесах у тканинах плодів при дозріванні і виділяється назовні. Тому, якщо розміщувати недозрілі плоди разом з дозрілими, можна також прискорити їх дозрівання.

З метою прискорення дозрівання насіння деяких культур застосовують й інші заходи: роздільне збирання злаків, обробку посівів бавовнику дефоліантами та ін.

Дозрівання таких частин, як бульби і корені, у яких накопичуються запасні поживні речовини, має певні особливості. Утворення бульб у більшості сортів картоплі починається поступово у процесі онтогенезу і виявляється після завершення ювенільного періоду, тобто у фазі бутонізації рослин. Бульби формуються на кінцях підземних пагонів (столонів). Процес ініціації бульб залежить від температури, тривалості дня. Стимулом бульбоутворення є фітогормони, синтезовані в листках. Ауксини затримують утворення бульб, гібереліни підсилюють ріст пагонів, у тому числі столонів, цитокініни сприяють формуванню бульб. Взаємодія цих груп фітогормонів регулює процеси ініціації і росту бульб.

Для нотаток

ТЕМА №9. ПРИСТОСУВАННЯ І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА

План

1. Пристосованість рослин до умов зовнішнього середовища як результат їх еволюції.
2. Фізіолого-біохімічні зміни у теплолюбивих рослин до понижених позитивних температур. Холодостійкість і шляхи її підвищення.
3. Дія на рослини мінусових температур. Морозостійкість рослин і шляхи її підвищення.
4. Загартування рослин до мінімальних температур.
5. Зимостійкість рослин.
6. Вилягання рослин, його причини і способи його попередження.
7. Дія на рослини максимальних температур. Жаростійкість.
8. Посухостійкість рослин. Класифікація рослин за відношенням до води.
9. Солестійкість рослин і можливі шляхи її підвищення.
10. Стійкість рослин до забруднення атмосфери, пестицидів та отрутохімікатів.

1. Пристосованість рослин до умов зовнішнього середовища як результат їх еволюції.

Пристосування рослин до несприятливих факторів носить еволюційний характер. Пристосування відбувається шляхом зміни фізіолого-біохімічних процесів, зміни анатомічної будови, утворення певних морфологічних пристосувань.

У процесі еволюції у рослин виникали і спадково закріпилися різні пристосувальні реакції. Відповідно до змін зовнішніх факторів сформувався ланцюг послідовних періодів активної життєдіяльності, найбільш відповідальних етапів індивідуального розвитку у найсприятливіші періоди року. Серед пристосувальних реакцій онтогенезу поширеними є фотоморфогенетичні реакції, а також термо- і фотоперіодизм. Одним із проявів термоперіодичних реакцій є яровизація, або прискорений розвиток озимих форм однорічних і дворічних рослин при дії на них періоду низьких позитивних температур. На відміну від яровизації, для завершення якої достатньо одноразового тривалого охолодження, основну роль у термоперіодизмі має зміна підвищених і понижених температур. Розрізняють добовий і сезонний термоперіодизм.

Фотоперіодизм, як пристосувальна реакція до сезонних ритмів зовнішніх умов, не обмежується тільки фотоперіодичною реакцією цвітіння. Відомі фотоперіодичні реакції бульбоутворення, цибулеутворення, переходу рослин до стану спокою та ін.

Реакція рослин на зміну зовнішніх факторів залежить від інтенсивності цих змін і функціонального стану організму. При особливо значних змінах настають порушення життєвих процесів, що можуть спричинити загибель організму. В усіх випадках функціональний стан організму переходить послідовно від стану активізації до гальмування і летальності.

Так, при зменшенні тривалості світлового періоду з наступним зниженням температури у клітинах рослин зміни у метаболітичних процесах призводять до зменшення обводнення клітин і тканин, накопичення запасних поживних речовин, формування специфічних захисних структур. Краще рослини переносять дію несприятливих факторів у стані спокою. Прикладом цього може бути листопад осінньої пори у багаторічних рослин, формування насіння та запасуючих органів.

2. Фізіолого-біохімічні зміни у теплолюбивих рослин до понижених позитивних температур. Холодостійкість і шляхи її підвищення.

При дії на теплолюбні рослини (огірок, соя, кукурудза, гречка) низьких позитивних температур відбуваються наступні фізіолого-біохімічні порушення:

- Зростає в'язкість цитоплазми.
- Зменшується надходження води.
- Порушується окислювальне фосфорилування.
- Припиняється синтез АТФ.
- Руйнується хлорофіл.
- Порушується процес фотосинтезу.

Холодостійкість. Під холодостійкістю розуміють здатність рослин витримувати низькі позитивні температури - від 0 до 10°C. До холодостійких належать рослини помірних і південних широт, зокрема більшість сільськогосподарських культур. Тропічні і субтропічні рослини при таких температурах ушкоджуються або відмирають.

Для оцінки холодостійкості часто користуються поняттям "біологічний нуль". Це температура, при якій припиняються активні ростові процеси. Для більшості сільськогосподарських рослин біологічний нуль знаходиться близько +4°C. Чим вище значення його, тим менша холодостійкість відповідної групи рослин.

Про холодостійкість певне уявлення дає сума біологічних температур. Чим менша ця величина, тим вища стійкість до холоду і тим скоріше у рослини завершується життєвий цикл.

Показники суми біологічних температур характеризують скоростиглість рослин, сортів. У дуже ранньостиглих вона становить 1200°, у середньостиглих - 2200-2800, пізньостиглих - 3400-4000°C.

До холодостійких належать яра пшениця, ячмінь, овес, горох; середньостиглих - люпин однорічний, боби, льон, соняшник, гречка; малостійких - просо, кукурудза, соя, сорго, квасоля; нестійких - рис, бавовник, баштанні культури.

Негативна дія понижених температур позначається передусім на стані цитоплазми (підвищення густини), проникності мембран, дезорганізації обміну нуклеїнових кислот, білків. Порушення структури мітохондрій і хлоропластів призводить до погіршення аеробного дихання, пригнічення фотосинтезу.

Способи підвищення холодостійкості рослин. Заходами, що забезпечують стійкість рослин до дії низьких температур, є створення умов вирощування для забезпечення високого рівня енергетичних процесів у клітинах тканин. Це - добра освітленість, підвищена вологість повітря, внесення фосфорних і калійних добрив. Досить ефективним є змінний вплив оптимальних і знижених температур на

проростаюче насіння і молоді рослини. Позитивне значення має також намочування насіння у слабких розчинах (0,25%) мікроелементів, азотнокислого амонію та інших солей. Дуже важливою є роль селекції у створенні холодостійких сортів сільськогосподарських культур та наступні заходи:

- Загартування молодих рослин (розсади).
- Загартування насіння.
- Обробка насіння перед посівом мікроелементами.

3. Дія на рослини мінусових температур. Морозостійкість рослин і шляхи її підвищення.

Значних збитків сільському господарству завдають заморозки, що нерідко трапляються у період вегетації рослин. Заморозки можуть бути весняними, осінніми. Найбільш небезпечними є літні приморозки.

Стійкість рослин до заморозків визначається видом, фізіологічним станом, умовами вирощування їх.

Найбільш стійкі до весняних заморозків рослини раннього посіву -ярі зернові і зернобобові культури, які можуть витримувати короточасні температури до - 7-10°C. При пізніх посівах рослини не встигають підготуватися до дії низьких температур. Коренеплоди, більшість олійних культур, льон, конопля переносять нетривале зниження температури до мінус 5-8°C; соя, картопля, сорго до 2-3°; рис, бавовник -до -1,5-2°C. Найменша стійкість до заморозків у баштанних культур. Зниження температур навіть до -0,5-1,5° викликає у них значні ушкодження.

Стійкість рослин до заморозків значною мірою визначається фазою розвитку.

Для зменшення ушкоджуючої дії заморозків проводять різні захисні заходи. До них, у першу чергу, належать оптимальні строки посіву і садіння, використання розсади як посадкового матеріалу для овочевих і квіткових культур, що дозволяє висаджувати рослини у відкритий ґрунт при настанні стійких сприятливих температур. Добрий ефект забезпечує дощування рослин перед заморозками або весняний полив. Розповсюдженими засобами є димові завіси, накривання рослин паперовими або плівковими ковпаками, матами із соломи та ін.

Процеси, що відбуваються у клітинах при їх замерзанні. Морозостійкість, під якою розуміють здатність витримувати низькі негативні температури, зумовлюється особливостями рослин. Однорічні рослини в морозний період перебувають у формі дозрілого насіння. Більшість багаторічників до настання низьких негативних температур частково або повністю втрачають наземні органи і перезимовують на значній глибині у ґрунті у вигляді цибулин, бульб, кореневищ. Проте, озимі культури і деревні рослини відчувають вплив негативних температур і нерідко страждають від їх дії. Причина загибелі рослин від морозу полягає у коагуляції білків протопласта, фізичній дії кристалів льоду на клітинні структури. Ушкоджені рослини втрачають тургор, листки набувають вигляду ошпарених, буріють і засихають. Із м'ясистих тканин при таненні виділяється вода.

Якщо промерзання тканини відбувається поступово, то лід утворюється в міжклітинниках і клітинних стінках. Утворені кристали льоду відтягують воду з клітин і викликають підвищення рН клітинного соку, зневоднюють цитоплазму,

змінюють осмотичні властивості клітини. Крім того, кристали льоду мають фізичний тиск на цитоплазму. При таненні льоду промерзлі клітини можуть зберігати життєздатність, якщо лід не ушкодив механічно їхню цитоплазму.

Стійкі до морозу рослини володіють рядом захисних функцій, основою яких є певні біохімічні зміни.

У клітинах рослин при низьких температурах спостерігається підвищений вміст цукрів, захисних білків, змінюється склад полярних ліпідів, зменшується обводнення клітин.

Захисна роль цукрів полягає в утворенні гідрофільних зв'язків з білками цитоплазми і запобіганні їх денатурації. Крім того, цукри знижують температуру замерзання цитоплазми, збільшують її водоутримуючу здатність. Велика кількість захисних білків і модифікованих ліпідних молекул підвищує структурованість клітин.

Таким чином, морозостійкість є тимчасовою адаптацією, а не постійною властивістю рослини. Розвиток її залежить значною мірою від зовнішніх факторів. Визначальним фактором, у першу чергу, є співвідношення сонячних днів із зниженими температурами вночі і кількості похмурих дощових днів з відносно зниженими і високими температурами. Чим вищим є це співвідношення, тим ефективніші умови для загартовування. Суттєво впливають на морозостійкість умови ґрунтового живлення. Стійкість рослин на кислих ґрунтах зростає при регулярному вапнуванні і внесенні під озимі достатньої кількості калійних і фосфорних добрив. Найбільш ефективним і надійним заходом запобігання зимовій загибелі посівів є виведення морозостійких сортів і застосування науково обґрунтованих технологій вирощування.

Отже, для підвищення морозостійкості слід дотримуватися наступних пунктів:

- Оптимальні строки посіву.
- Збалансоване мінеральне живлення.
- Достатня забезпеченість фосфором та калієм.

4. Загартовування рослин до мінусових температур.

Підвищення морозостійкості рослин тісно пов'язане з процесами загартовування, тобто з постійною підготовкою рослин до впливу низьких температур.

Теоретичні основи морозостійкості започаткував академік **М.О.Максимов**. Продовжуючи його дослідження, **І.І.Туманов** виділив у рослин три етапи підготовки до зимівлі: перехід до стану спокою та два етапи загартовування.

Перша фаза проходить при достатньому освітленні і низьких позитивних температурах у нічні години. На цій фазі світло необхідне не тільки для фотосинтезу, але і для підтримання ультраструктур клітини. За таких умов ще здійснюється фотосинтез, але значно гальмуються процеси росту і дихання. Тому цукри, що утворилися при освітленні, накопичуються у клітині. Тривалість першої фази загартовування становить близько двох тижнів. Після першої фази загартовування рослини здатні витримувати без пошкоджень температуру до -10°C

Друга фаза не потребує світла і відбувається при поступовому зниженні температур. Вона супроводжується вивільненням надлишків води з клітин і тканин

рослини до позаклітинного льоду. При цьому відбувається зближення молекул у цитоплазмі, підвищення її густини, уповільнення теплового руху молекул у просторі. Завдяки цьому рослини здатні витримувати дегідратацію макромолекул і мембранних структур. Друга фаза теж триває близько двох тижнів. Після другої фази загартування рослини здатні витримувати до $-20-25^{\circ}\text{C}$.

Але процес загартування носить зворотній характер. При підвищенні температури процес іде у зворотньому напрямку.

5. Зимостійкість рослин.

Взимку істотно змінюються погодні умови - температура, опади, волога. Значні морози змінюються короткочасними і тривалими відлигами. Часто спостерігаються завірюхи, а при безсніжних зимах - суховії. Така постійна зміна погодних факторів значно виснажує організм рослин і може навіть призвести його до загибелі. У несприятливі роки загибель посівів озимої пшениці досягає інколи 70-80%. Гинуть не тільки озимі зернові, але і багаторічні трави, особливо конюшина і люцерна. Деревні породи за морозних зим ушкоджуються не менше від озимих рослин. Комплекс несприятливих факторів взимку може викликати у рослин такі явища, як випрівання, вимокання, випирання, зимову посуху.

Випрівання рослин має місце теплої зими з великим сніговим покривом, особливо коли сніг випав на неохолоджений вологий ґрунт. За таких умов у рослин спостерігається інтенсивне дихання, яке призводить до великої витрати запасних поживних речовин, насамперед цукрів. Виснажені такими умовами рослини навесні гинуть від голоду і весняних заморозків.

Вимокання спостерігається під час тривалих відлиг, коли на поверхні ґрунту збирається багато води, яка затоплює посів, погіршує газообмін у рослині, призводить до посилення анаеробного дихання, токсичні продукти якого викликають отруєння і загибель її.

Якщо після відлиги настають морози, то утворюється **льодова кірка**, яка може бути навислою над посівом або контактною. Навислі кірки легко руйнуються котками, і рослини вивільнюються. Якщо ж кірка контактна, то рослини вмерзають у лід; аерація припиняється, втрачається стійкість рослин. Якщо вмерзають тільки вузли кушніння, а листки знаходяться на повітрі, то повітря від листків до кореневої системи проникає по міжклітинниках, і рослини виживають.

Рослини, що виходять з-під снігу весною при низьких температурах повітря і ґрунту, стійкі до затоплення. З підвищенням температури їхня стійкість різко знижується.

Випирання спостерігається при відсутності снігового покриву або коли верхній шар ґрунту сухий. У таких випадках промерзання ґрунту починається з більш низьких шарів, що містять вологу. Утворений на певній глибині ґрунту шар льоду поступово потовщується за рахунок вологи ще глибших горизонтів і виштовхує верхній шар ґрунту разом з рослинами, внаслідок чого коренева система їх розривається. Рослини залишаються на поверхні ґрунту. Щоб попередити їх загибель, необхідне своєчасне коткування весною для встановлення контакту кореневої системи з вологим ґрунтом.

Зимова посуха має місце при постійних сильних вітрах у зимовий період, особливо при нестачі опадів. Це призводить до значного зневоднення ґрунту. Рослини страждають як від нестачі вологи, так і від переохолодження ґрунту.

Таким чином, **зимостійкість** - це здатність рослин протистояти комплексу несприятливих факторів зовнішнього середовища у зимовий період. Для визначення зимостійкості використовують польові і лабораторні методи. З польових найчастіше застосовують метод діагностики стану зимуючих рослин у відібраних монолітах ґрунту. До лабораторних методів належить визначення зимостійкості рослин за реакцією забарвлення цитоплазми клітин конуса наростання (інтенсивність забарвлення збільшується при ушкодженні організму).

Підвищити стійкість рослин можна застосуванням різних агротехнічних заходів, до яких належить і вапнування кислих ґрунтів. Своєчасне вапнування і внесення добрив зменшує рН ґрунтового розчину, покращує іонний баланс у тканинах і цим сприяє підвищенню зимостійкості. Взимку слід проводити снігозатримання.

Вимокання - це загибель озимих хлібів, багаторічних трав, садів від застою на полях талих або дощових вод, чи вод від розливу рік. Загибель є наслідком отруєння організмів токсичними речовинами, що утворюються в анаеробних умовах, порушення надходження поживних речовин і води, відмирання кореневої системи.

6. Вилягання рослин, його причини і способи його попередження.

Проблема вилягання посівів особливо гострою стала у зв'язку з інтенсифікацією землеробства й рослинництва, різким зростанням застосування органічних і мінеральних добрив. Вилягання зернових культур зазнають 30-60% посівних площ. Найбільш часто вилягають озимі зернові.

На полеглих посівах, крім недобору врожаю, значно погіршується якість зерна (натура, скловидність, вихід муки та ін.), ускладнюється збирання, сушіння зерна, знижується продуктивність праці.

Вилягання рослин спостерігається при порушенні співвідношення між масою наземної частини рослин і міцністю нижньої частини стебла. Це явище зумовлюється недостатнім потовщенням соломини і слабким розвитком у ній механічних елементів. При виляганні у рослин порушується геотропічна реакція, відбувається етіоляція стебла.

Основними факторами, що індукують вилягання рослин, є надмірне зволоження ґрунту і повітря, загущення посівів, надмірне внесення добрив, сильні вітри з дощем, морфологічні ознаки сорту рослин (довгостеблові форми більш схильні до вилягання, ніж короткостеблові).

Багато сучасних інтенсивних сортів пшениці на високому агрофоні спроможні забезпечити врожай зерна 70-80 ц/га і більше, але практично у виробничих умовах збирають 40-50 ц/га. Однією з важливих причин цього є вилягання. Це явище має місце не тільки у зоні достатнього зволоження, але і в районах з напівпосушливим кліматом. У Лісостепу і на Поліссі України вилягання спостерігається фактично кожного року. При цьому ступінь його прояву залежить як від метеорологічних умов, так і від особливостей сорту.

Стійкими до вилягання можуть бути рослини, у яких протягом вегетації відбувається постійне нарощування сухої речовини і нагромадження запасних вуглеводів у стеблі.

Боротьба з виляганням у кожному конкретному випадку повинна передбачати відповідні агротехнічні заходи: правильний обробіток ґрунту; глибину заробки насіння, оптимальні норми висіву і густоту стояння рослин, збалансоване мінеральне живлення, добір стійких до вилягання сортів.

Поряд із заходами, що запобігають виляганням, широко використовують ретарданти, які викликають укорочення та потовщення стебла, збільшують листові пластинки, посилюють ріст коренів. Найбільш поширеними ретардантами є хлорхолінхлорид (ССС) і його аналоги, наприклад, дегідрел, компазан. Дія ретардантів залежить від застосування хімічних засобів захисту, азотних добрив і системи їх внесення.

Радикальним заходом боротьби з виляганням вважають створення короткостеблових сортів. Але ця ознака в озимій пшениці часто сполучена із слабкою зимостійкістю, недостатньо розвинутою кореневою системою, пониженою якістю зерна, невисокою стійкістю до грибних хвороб.

7. Дія на рослини максимальних температур. Жаростійкість.

Жаростійкість - це здатність рослин витримувати дію високих температур. За цією ознакою рослини можна умовно поділити на 3 групи: 1) головним чином нижчі рослини (термофільні бактерії, синьо-зелені водорості), що переносять без ушкоджень температуру 75-90°C; 2) жаровитривалі рослини посушливих зон (сукуленти, що витримують температуру до 60°C і ксерофіти - до 54°C); 3) нежаростійкі - мезофітні і водні рослини, що витримують температуру до 40°C.

Рослини, що ростуть на сухих, світлих, добре прогрітих місцях, більш стійкі до високих температур, ніж тіньовитривалі.

Жаростійкість значною мірою залежить від абсолютних значень температури і тривалості її дії. Короткочасний вплив надто високих температур (43-45°) може бути таким же згубним, як і тривала дія дещо нижчих, які перевищують оптимальне значення.

Під впливом високої температури повітря зменшується площа листків та їх фотосинтетична активність. Практично всі генеративні клітини зазнають структурних змін, втрачають активність і здатність до поділу. За високих температур пилок стає стерильним, гальмується проростання фертильних пилкових зерен на приймочці. Це є однією з причин зниження врожаю пшениці.

Під час спеки при достатньо високій вологості повітря регуляція температури листків рослин шляхом транспірації обмежена. За таких умов перевищення оптимального температурного рівня призводить до часткової або повної денатурації білків, що викликає ушкодження білково-ліпідних комплексів мембран. У результаті цього відбувається дезорганізація багатьох фізіологічних процесів.

Підвищення температури особливо небезпечне при інтенсивній інсоляції. У рослин існує ряд адаптивних пристосувань для захисту від теплових ушкоджень, зокрема такі, як транспірація, вертикальне орієнтування листків, фототаксис

хлоропластів, більш світле забарвлення листкової поверхні, захисні шари кіркової тканини, шар кутикули, висока концентрація вуглеводів у цитоплазмі і деякі ін.

У польових умовах на ступінь ушкодження рослин високою температурою має вплив комплекс факторів середовища, у тому числі нестача вологи у гранті. Найбільш чутливими ланками є реакції Хілла і фосфори-лювання. Гальмування, або інгібування цих процесів високими температурами супроводжується зниженням у клітинах білків і нуклеїнових кислот, хлорофілу, фотохімічної активності хлоропластів, розриванням цілісності і висиханням мембран, порушенням вуглеводного, азотного і ліпідного обміну рослин. Тому короткочасний тепловий шок понад 45°C може пригнічувати захисні реакції рослин щодо вірусних і окремих грибкових інфекцій.

Реакція рослин на екстремальну температуру визначається функціональними і структурними особливостями клітин. Серед цитоплазматичних змін, викликаних дією високих температур, слід відзначити інгібування руху, збільшення густини і коагуляцію цитоплазми, ядерні зміни, втрату мембранної напівпроникності. Висока температура викликає у рослин патологічне дихання й утворення токсичних речовин.

Жаростійкість значною мірою визначається стадією розвитку рослин: молоді, активно ростучі рослини менш стійкі, ніж старі і ті, що перебувають у стані спокою. Тому найбільшої шкоди високі температури завдають рослинам на ранніх стадіях їх розвитку. Наприклад, у фазі кущіння пшениці у конусі наростання відбувається диференціація колосків. Висока температура гальмує цей процес, внаслідок чого зменшується число колосків у колосі і число квіток у колоску, що призводить до зниження врожаю. Для багатьох рослин спека особливо небезпечна під час цвітіння, оскільки викликає стерильність квіток і обпадання зав'язей.

Стійкість різних органів рослин є неоднаковою: менш стійкі підземні органи, більш стійкими є пагони і бруньки. При дозріванні плодів високі температури навіть корисні, якщо рослина взагалі витримує їх нормально. Серед тканин найбільш стійкими є камбіальні.

Для підвищення жаростійкості рослин П.О.Генкель запропонував насіння окремих культур (цукрові буряки, морква, томати, дині) обробляти перед висіванням 0,2%-ним розчином хлористого кальцію. Але цей захід не завжди забезпечує надійний ефект. Не дає бажаних наслідків і загартування рослин проти високих температур.

Для жаростійкості використовують ті ж методи, що і для діагностики посухостійкості. Заходами запобігання шкідливій дії високих температур є впровадження полезахисних смуг і штучне зрошування. Для деревних рослин рекомендують побілку стовбурів.

8. Посухостійкість рослин. Класифікація рослин за відношенням до води.

Під посухою розуміють тривалу нестачу вологи. Це найбільш часте явище серед несприятливих факторів зовнішнього середовища, особливо на півдні і сході України. Посуха призводить до великих втрат урожаю сільськогосподарських

культур. Шкідливість її залежить від фази розвитку і тривалості дії. Найбільшої шкоди посуха завдає під час активного росту і при формуванні генеративних органів рослин.

Здатність рослин витримувати тривалі періоди нестачі вологи називається посухостійкістю. Є два види посухи - атмосферна і ґрунтова.

Суто атмосферна посуха може спостерігатися весною, коли температура повітря значно перевищує температуру ґрунту, який на цей час ще недостатньо зволожений за рахунок танучого снігу. При цьому відносна вологість повітря є досить низькою (у межах 10-20%). Атмосферна посуха сприяє зростанню транспірації. Якщо надмірна втрата води рослинами не поповнюється поглинанням її кореневою системою з ґрунту, то виникає водний дефіцит і рослини починають в'янути.

Тривала атмосферна посуха призводить до ґрунтової посухи, яка для рослин є більш небезпечною. Вона спостерігається найчастіше у середині або наприкінці літа. Нестача вологи у ґрунті призводить до ушкодження кореневої системи, порушення водного режиму всієї рослини, негативно позначається на фізіолого-біохімічних процесах. При цьому у клітинах посилюються гідролітичні процеси: відбувається розпад полімерних сполук, у першу чергу полісахаридів, а при більш жорсткій посусі - і білків. Це призводить до накопичення шкідливих концентрацій аміаку, порушення цитоплазматичних структур, зниження інтенсивності фотосинтезу.

При тривалій посусі пригнічується і дихання рослин, одночасно порушується транспорт речовин у рослині, припиняються ростові процеси.

Посухостійкість є генетично зумовленою ознакою, тісно пов'язаною і місцем вирощування рослин та їх адаптацією до водного дефіциту. Вона відображає здатність рослин витримувати значне зневоднення за рахунок розвитку високого водного потенціалу (сисної сили) тканин при збереженні функціональної активності клітинних структур, а також за рахунок адаптивних морфологічних особливостей стебла, листків і генеративних органів. Посухостійкі рослини мають високий вміст зв'язаної води, високу в'язкість цитоплазми і певні анатомоморфологічні пристосування, для них властивий ксероморфізм, верхні листки у порівнянні з нижніми, менші за розмірами, мають дрібні клітини, густе жилкування, високу інтенсивність транспірації і високу сисну силу.

Найбільшою посухостійкістю відзначаються **ксерофіти** - рослини посушливих місць. Вони включають кілька груп рослин, що відрізняються морфологічною та анатомічною будовою (кактуси, сукуленти, гонколисткові ксерофіти - полин, верблюдяча колочка та ін.; шорстколисткові ксерофіти - степові трави, ковила, типчак, перекотиполе).

Рослини помірного клімату - **мезофіти** - характеризуються помірною стійкістю до посухи. До цієї групи рослин належать основні сільськогосподарські культури. Їх стійкість зумовлена пристосованістю, яка полягає у здатності регулювати інтенсивність транспірації за допомогою продихового апарату, шляхом обпадання листків і навіть зав'язі плодів. Рослини мають добре розвинену кореневу систему, високу водоутримуючу здатність тканин.

Гігрофіти - це рослини вологих місць, які є нестійкими до посухи.

Гідрофіти – це рослини, що живуть у водному середовищі.

Різні органи рослин, як і різні види рослин, мають неоднакову стійкість до посухи. Наприклад, молоді ростучі листки, завдяки припливу до них асимілятів, відносно більш стійкі, ніж листки, що закінчили свій ріст, або старі. При тривалій посусі пластичні речовини до молодих листків можуть надходити від генеративних органів. Посуха завдає особливо великої шкоди під час формування генеративних органів. На ранніх етапах розвитку вона може призвести до стерильності квіток, а на більш пізніх - до зниження якості і кількості врожаю. Ярі й озимі злаки найбільш чутливі до нестачі вологи у фазу виходу у трубку і колосіння; просо і сорго - у фази викидання волоті і наливу зерна; зернобобові - під час цвітіння; картопля - цвітіння і формування бульб; соняшник - утворення корзинки і цвітіння; баштанні - під час цвітіння і дозрівання.

Діагностику посухостійкості рослин проводять польовими і лабораторними методами. До польових належить прямий метод, при якому різні види і сорти рослин вирощують у природних посушливих умовах і визначають ступінь їх посухостійкості. Такий спосіб є надійним, але вимагає тривалого часу. Існують лабораторні методи штучного створення (моделювання) дефіциту вологи. Наприклад, вирощування рослин у вегетаційних умовах, коли рослини зазнають дії нестачі вологи у ґрунті або впливу потоку сухого нагрітого повітря. Як показник стійкості рослин до посухи, можна використати водоутримуючу здатність рослинної тканини, густину цитоплазми та ін.

Для боротьби з посухою проводять зрошення разом із внесенням мінеральних добрив. Зрошення слід проводити таким чином, щоб рослини встигли використати всю воду і не відчували нестачі вологи. Для визначення правильних строків і доз поливу необхідно проводити контроль за вологістю ґрунту (вона повинна бути вищою за коефіцієнт в'янення рослин), станом продохів листків, визначати водний потенціал тканин, концентрацію клітинного соку та ін.

Кращий спосіб поливу - дощування, завдяки якому не тільки зволожується ґрунт, але і покращується мікроклімат.

9. Солестійкість рослин і можливі шляхи її підвищення.

Ряд ґрунтів містять надлишкову кількість розчинних солей, яка є шкідливою для росту і розвитку рослин. Цей надлишок спостерігається здебільшого у зонах з недостатнім зволоженням, коли процеси промивання ґрунтів і вимивання солей незначні. Засолення може викликатися і підняттям розчинів солей із глибших ґрунтових горизонтів і створення високої концентрації цих солей у зонах розміщення кореневої системи. Аналогічному засоленню сприяє систематичне внесення високих доз мінеральних добрив, особливо у формі сирих калійних солей.

Надмірне засолення ґрунту призводить до зростання осмотичного тиску ґрунтового розчину й ускладнює поглинання води кореневою системою рослин. Крім того, надлишок розчинних солей є токсичним для рослини.

Ґрунти, що містять 0,25 % легкорозчинних солей, належать до слабо-засолених, при концентрації солей до 0,5 % вважаються середньозасоленими (солончакуваті). Сильнозасолені ґрунти (солончаки) містять понад 0,5% солей.

За реакцією на засолення ґрунту рослини поділяють на **галофіти** і **глікофіти**. У природних умовах на солончакових ґрунтах росте досить велика кількість видів, що пристосувалися до високої концентрації солей у них. Це - група галофітів, які можуть рости на живильному середовищі, що містить 3-5% натрієвих солей. Серед галофітів можна виділити три основні групи рослин, що відрізняються анатомічними і фізіологічними властивостями:

1) **евгалофіти** - соленакопичувальні рослини з м'ясистими стеблами і листками, клітини яких відзначаються дуже високим осмотичним потенціалом, що перевищує осмотичний потенціал ґрунтового розчину. Такі рослини вільно поглинають різні катіони й аніони із засолених ґрунтів;

2) **криногалофіти** - солевіділяючі рослини. їх протоплазма відзначається високою проникністю для солей, ніби фільтруючи і перепускаючи їх крізь себе. При цьому вміст солей у самих клітинах залишається постійним.

Рослини цієї групи мають спеціальні секреторні клітини - міхурчасті волоски на листках, у яких накопичуються солі. Повністю заповнені солями волоски розриваються, і сіль залишається на поверхні листка. На місці відмерлих волосків виростають нові;

3) **глікогалофіти** - соленепроникні рослини, у яких солепроникність крізь цитоплазму клітин дуже незначна. Клітинний сік їх має великий осмотичний тиск, що зумовлюється високою концентрацією органічних сполук, особливо вуглеводів. До таких рослин належать полин і деякі ін.

Згідно теорії А.Шимлера (1898), шкідлива дія високої концентрації солей проявляється, головним чином, високим осмотичним тиском ґрунтового розчину, чим і визначається "фізіологічна" сухість засолених ґрунтів. Пізніше Б.П.Строгонов і П.О.Генкель довели, що порушення життєдіяльності рослин на таких ґрунтах є наслідком не тільки дії осмотичного тиску, але і токсичного впливу солей. Ступінь ушкодження рослин залежить від складу іонів у середовищі. Найбільш токсичним є аніон HCO_3 , менш токсичні аніони хлору і сульфатів. Солестійкість визначається насамперед властивостями цитоплазми, її чутливістю до токсичності тих чи інших солей.

Більшість культурних рослин слабостійкі або зовсім не мають стійкості до засолення.

Фізіологічна дія засолення проявляється зміною осмотичних властивостей клітин, руйнуванням цитоплазматичних мембран і зменшенням активності ферментів, яке призводить до порушення взаємозв'язку фотосинтетичного й окислювального фосфорилування. Засоленість викликає порушення білкового обміну, внаслідок чого накопичуються вільні амінокислоти, утворюються токсичні сполуки (кадаверин, путресцин, аміак).

Здебільшого рослини найменш стійкі до засолення на початкових етапах онтогенезу. З віком їх стійкість змінюється.

За ступенем солестійкості культурні рослини поділяються на слабостійкі (пшениця, гречка, льон, огірки, квасоля, яблуня, вишня), середньостійкі (овес, просо, кукурудза, соняшник, жито, картопля, цибуля, морква, томати, виноград, люцерна) і сильностійкі (ячмінь, гірчиця, конюшина, капуста, цукровий буряк).

Солестійкість визначають прямим і побічним методами. Цей вид стійкості можна визначити за енергією проростання насіння, процентом схожості тощо. З лабораторних методів застосовують такі, як визначення швидкості відкривання і закривання прорихів у розчинах солей, ступеня вицвітання хлорофілу та ін.

Для боротьби із засоленістю і зменшенням її шкідливості проводять гіпсування ґрунтів, застосовують інші методи хімічної меліорації.

Одним з основних методів боротьби є створення солестійких сортів. До сильного засолення можуть адаптуватися тільки рослини з інтенсивним метаболізмом органічних кислот, сахарози, а також аспарагінової і глутамінової амінокислот, які можуть знешкоджувати аміак шляхом утворення амідів.

П.О.Генкель пропонував здійснювати передпосівний обробіток насіння окремих сільськогосподарських культур розчинами солей MgSO_4 , Na_2CO_3 для підвищення стійкості, відповідно, до дії хлоридного, сульфатного і содового засолення. Вважається, що при цьому заході відбувається загартування насіння до засолення, наслідком якого є зменшення проникності мембран цитоплазми і значне зростання порога токсичної дії солей.

10. Стійкість рослин до забруднення атмосфери, пестицидів та отрутохімікатів.

Інтенсивний розвиток промисловості, сільськогосподарського виробництва, активна діяльність людей супроводжуються значними змінами навколишнього середовища. Щорічно зростає газоподібне забруднення атмосфери, у ґрунті і воді накопичуються різні хімічні сполуки. Все це гальмує нормальний розвиток, викликає захворювання і навіть зникнення багатьох рідкісних видів рослин і тварин, призводить до порушення екологічної рівноваги, зменшення врожаю сільськогосподарських культур, погіршення його якості.

При спалюванні нафти, кам'яного вугілля і різних органічних відходів в атмосферу виділяється велика кількість різних вуглеводнів, оксидів азоту і сірки, вуглекислого газу та інших речовин, а також тверді компоненти - пил, сажа. Дим і гази не тільки отруюють оточуюче середовище, але впливають і на клімат. Як правило, на територіях, що прилягають до великих промислових підприємств, вологість повітря й освітленість нижчі за норми, а температура вища, ніж у незадимлених місцях.

Промислове забруднення середовища токсичними сполуками завдає великих збитків сільському господарству й екологічній системі в цілому.

Для розробки профілактичних заходів з охорони рослин на основі контролю забруднення повітря, ґрунту і води необхідно чітко уявляти токсичну дію токсикантів на рослинний світ, які функціональні зміни вони можуть викликати, шляхи їх надходження до рослинного організму.

Двоокис сірки, окисли азоту, галогеноводневі та інші шкідливі газоподібні сполуки проникають у рослину з повітря внаслідок газообміну, а також з дощем і при осіданні туману або пилу на поверхню пагонів. Основна ж маса токсичних газів надходить до листка через прорихи. Потрапляючи до міжклітинників, вони контактують із губчастою паренхімою мезофілу, потім дифундують через

плазмалемі до протопласта клітини і там викликають різні хімічні, біохімічні, структурні і функціональні зміни. Швидкість надходження газу обумовлена стійкістю до нього рослинного організму, а ступінь впливу залежить від властивостей і хімічних форм забруднюючої речовини.

У клітинах ушкоджених рослин спостерігається зниження рН клітинного соку, помітно активуються такі ферменти, як пероксидаза, порушується вуглеводно-азотний обмін, пригнічується рух цитоплазми і розтягіння клітин, відбувається розпад хлорофілу і руйнування структури хлоропластів, спостерігається депресія фотосинтезу; порушується проникність і регуляторна діяльність замикаючих клітин продихів. Усі ці зміни в подальшому призводять до порушення росту і розвитку рослин, зменшують у 1,5-2,0 рази інтенсивність транспірації. Внаслідок цього значно зменшується урожай і погіршується його якість. В озимих культур різко зменшується морозостійкість.

Токсичні гази несприятливо впливають і на розвиток кореневої системи, оскільки при цьому значно зменшується загальна маса коренів та їх фізіологічна активність.

Загальними фенотипічними ознаками ушкодження рослин є некрози і хлороз листків, подальше їх відмирання і передчасне обпадання. Але за цими зовнішніми ознаками важко визначити, яким саме токсикантом ушкоджена рослина, тому що в цілому картина змін є досить неспецифічною для тієї чи іншої отруйної речовини. Дія токсиканту залежить від його дози, яка дорівнює добутку концентрації токсиканта на тривалість дії.

Для SO_2 припустима концентрація в повітрі може становити не більше 80 мкг/м^3 при тривалій дії і 240 мкг/м^3 при короткочасному впливі; для фтористого водню - відповідно $0,50 \text{ мкг/м}^3$ і $1,0 \text{ мкг/м}^3$; для HCl - 100 мкг/м^3 і 200 мкг/м^3 . Але HCl не становить великої небезпеки, тому що лише в окремих місцях цей забруднювач зустрічається в концентраціях, що викликають ушкодження рослин. Токсичність газів залежить від факторів зовнішнього середовища, особливо від вологості повітря. Наприклад, при високих концентраціях SO_2 в повітрі збільшення вологості призводить до утворення сірчатої, а потім сірчаної кислоти, внаслідок чого токсичність SO_2 різко посилюється. Газоподібна сірка (SO_2), що проникла через продихи, контактує з вологою поверхнею клітин листка і переходить у водний розчин. Залежно від рН клітинного розчину, утворюються сульфіти, гідросульфіти та інші сполуки. SO_3^{2-} і HSO_3^{2-} токсичні для багатьох біохімічних і фізіологічних процесів. Ступінь фітотоксичності зменшується при переході SO_3 до SO_4^{2-} . Це окиснення в рослинних клітинах може здійснюватися ферментативним і неферментативним шляхом. У більшості рослин метаболічно активні молоді листки акумулюють більше сірки, ніж старі. При освітленні акумуляція здійснюється швидше, ніж у темряві. Окиснення SO_3^{2-} може здійснюватися у хлоропластах при освітленні, у мітохондріях. Крім того, воно стимулюється і такими ферментами клітин, як пероксидаза, цитохромоксидаза, ферредоксин-НАДР-оксидаза, металами й ультрафіолетовим світлом.

Адсорбований листками двоокис сірки не локалізується в місцях проникнення. Він має високий ступінь рухомості і може транспортуватися з листків до

коренів, в оточуюче середовище. Адсорбований листками SO_2 , може бути використаний у метаболічних процесах відновлення сірки.

Короткочасний вплив низьких концентрацій двоокису сірки у багатьох рослин призводить до посилення фотосинтетичних процесів. Навпаки, високі концентрації і тривала дія низьких концентрацій інгібують фотосинтез. Дія ця проявляється на реакціях карбоксилування, транспорті електронів і реакціях фотосинтетичного фосфорилування.

При ушкодженні дводольних трав'янистих рослин і листкових дерев типовою є поява некротичних ділянок між жилками листка; в однодольних рослин - слабкий жовтуватий колір або некроз кольору слонової кістки, який розпочинається на кінчиках листка і розповсюджується на всю листову пластинку.

Некроз кінчиків і країв листків є типовим симптомом ураження широколистих рослин фтористим воднем. Некротизована тканина може відокремлюватися від неушкодженої вузькою червоно-коричневою смугою, що утворилася внаслідок відкладання смоли і танінів.

Численними дослідженнями доведено, що забруднюючі атмосферу речовини призводять до певного пригнічення росту і розвитку рослин без ознак видимих симптомів ураження. Їх дія проявляється в першу чергу на біохімічному рівні, потім розповсюджується на ультраструктурний і клітинний рівні, і вже після цього розвиваються видимі симптоми ушкодження.

Чутливість рослин до окремих шкідливих газів залежить не тільки від зовнішніх, але й від внутрішніх факторів. Наприклад, хлібні злаки мають підвищену стійкість до SO_2 на окремих критичних стадіях розвитку - стадії трьох листків і перед цвітінням. Для дводольних критичним є період між цвітінням і початком дозрівання.

Значний вплив на фізіологічні процеси в рослинах мають такі речовини і сполуки, як озон, окисли азоту, фториди.

Під впливом озону змінюється проникність рослинних тканин для води, глюкози, окремих іонів, а також проникність мембран мітохондрій і хлоропластів; інгібуються фотосинтез - знижується не тільки активність електронтранспортної системи, але і вміст хлорофілу.

Дія газоподібних сполук NO і NO_2 в концентраціях, що не призводять до появи видимих ушкоджень, викликає зниження інтенсивності фотосинтезу. Інгібування фотосинтезу окислами азоту може бути наслідком конкуренції процесів асиміляції CO_2 і відновлення нітратів, що відбуваються у хлоропластах з участю універсального відновлювача НАДФ-Н. Під впливом NO , відбувається набрякання мембран хлоропластів, а будь-яке порушення у структурі мембран впливає на інтенсивність фотосинтезу.

Газоподібні фториди (HF) надходять до рослини через продиhi листків і можуть впливати на їх функціонування. Фториди можуть впливати на фіксацію CO_2 , послаблювати синтез хлорофілу, інгібувати активність реакції Хілла, стимулювати або пригнічувати дихання, залежно від тривалості дії. Зміни в диханні під впливом фторидів відбуваються внаслідок розбухання мембран мітохондрій і виходу з них білків, змін активності окислювальних ферментів. NaF порушує рибосомальні системи.

Речовини, які забруднюють атмосферу, знижують стійкість рослин до низьких температур і посухи.

Значному забрудненню ґрунту і води сприяє неправильне використання хімічних препаратів у боротьбі зі шкідниками і хворобами сільськогосподарських культур, з бур'янами. Деякі пестициди на протязі кількох літ або десятиліть не розкладаються і тому можуть накопичуватися у ґрунті, воді, потрапляти у харчові продукти.

Так, ще у 40-і рр. ХХ ст. для боротьби з деякими видами комах широко застосовувалися дуже ефективні хлоровмісні вуглеводи. На великих площах було внесено сотні тисяч тонн препарату ДДТ, який не піддавався розпаду і у великій кількості нагромаджувався у ґрунті, а потім з током води через ґрунтові води потрапляв у водоймища, накопичувався у рослинах, організмі тварин, з продуктами харчування потрапляв у організм людини, викликаючи тяжкі отруєння. Застосування ДДТ давно заборонене. Але його запаси у воді і ґрунті до сьогодні дають про себе знати.

Адаптація багатьох видів шкідників до токсичних препаратів викликає необхідність постійного пошуку і синтезу нових, більш ефективних хімічних сполук для боротьби з комахами, бур'янами і різними хворобами сільськогосподарських рослин. Тобто, відбувається постійне отруєння ґрунту і води новими хімічними речовинами. До них належать не лише пестициди, інсектициди, але й деякі регулятори росту. Ряд таких сполук погано розчиняються у воді, але відносно легко засвоюються живими організмами і накопичуються в них. Внаслідок такої біоаккумуляції відбувається накопичення і радіоактивних ізотопів деяких біологічно важливих елементів.

Для нотаток

Рекомендована література

Базова

1. Величко Л. Н. Практикум з фізіології рослин / Л. Н. Величко, А. С. Меркушина, Л. В. Чорна. – Умань, 2006. – 76 с.
2. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин / Ю. А. Злобін. – Суми: „Університетська книга”, 2004. – 463 с.
3. Власенко М. Ю. Фізіологія рослин / М. Ю. Власенко, Л. Д. Вельямінова-Зернова. – Біла Церква, УДАУ, 1999. – 304 с.
4. Фізіологія рослин з основами біохімії / [М. М. Макрушин, Є. М. Макрушина, Н. В. Петерсон, В. С. Цибулько]; під ред. М. М. Макрушина. – Київ: Урожай, 1995. – 352 с.
5. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин / М. М. Мусієнко. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.
6. Плешков Б. П. Биохимия сельскохозяйственных растений / Б. П. Плешков. – М.: Агропромиздат, 1987. – 493 с.
7. Третьяков Н. Н. Практикум по физиологии растений / [Н. Н. Третьяков, Т. В. Карнаухова, А. А. Паничкин и др.]; под редакцией Н. Н. Третьякова. – М.: Колос, 1982. – 271 с.

Допоміжна

1. Гелстон А. Жизнь зеленого растения / А. Гелстон, П. Девис, Р. Сеттер. – М.: Мир, 1983. – 549 с.
2. Беля Л. Н. Энергетика фотосинтезирующей растительной клетки / Л. Н. Беля – М.: Наука, 1980. – 33 с.
3. Вахмистров Д. Б. Питание растений / Д. Б. Вахмистров. – М.: Знание, 1979. – 64 с.
4. Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П. А. Генкель – М.: Наука, 1982. – 278 с.
5. Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А. Т. Мокроносов – М.: Наука, 1981. – 196 с.
6. Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза / А. А. Ничипорович – М.: Наука, 1982. – 317 с.

15. Інформаційні ресурси

1. http://www.studmed.ru/musyenko-mm-fzologiya-roslin_253359481f7.html
2. <http://www.twirpx.com/file/383985/>
3. <http://9knig.ru/estestv/7233-fiziologiya-rastenij.html>