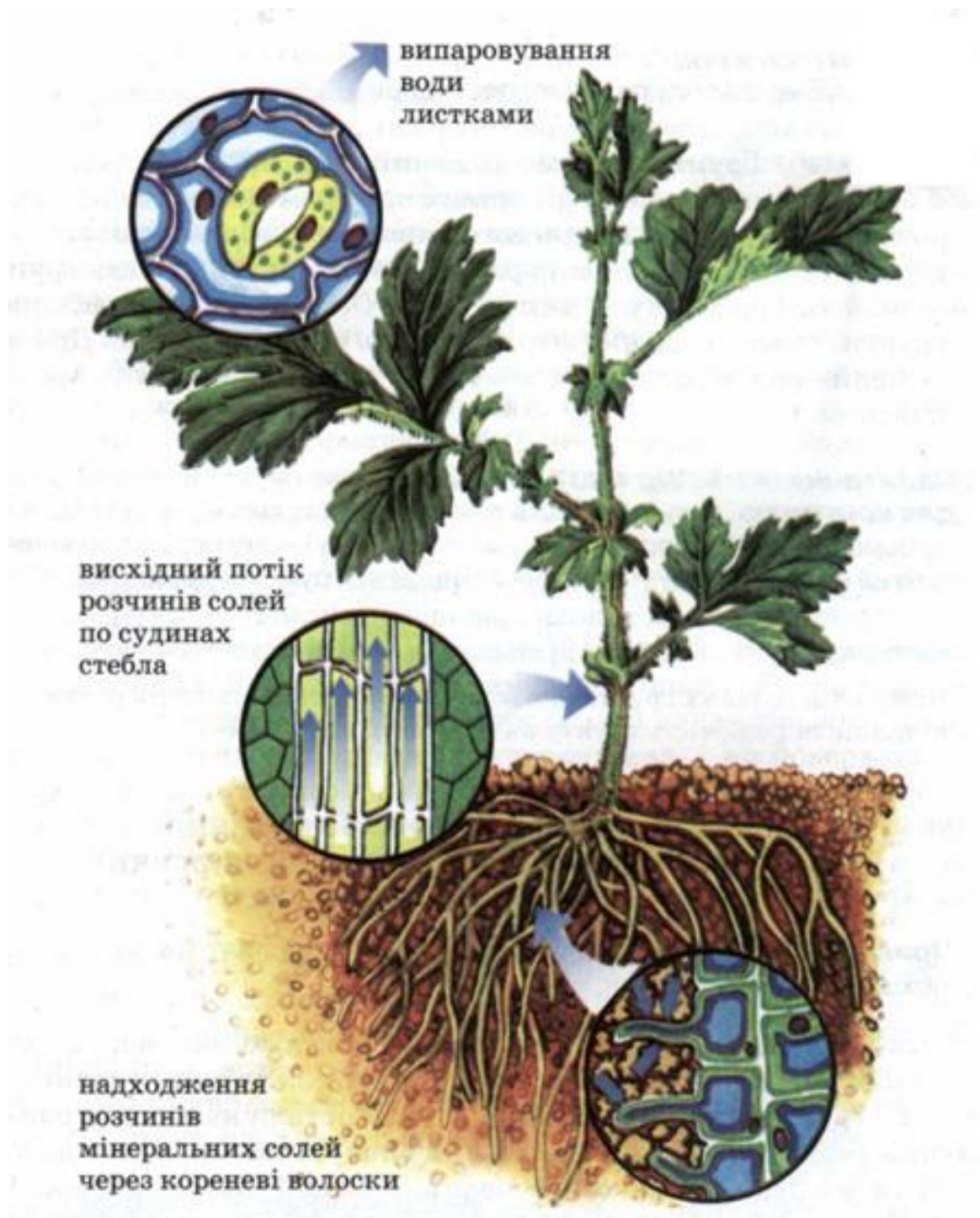


ФІЗІОЛОГІЯ ТА БІОХІМІЯ РОСЛИН



Зміст

- 1. ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН. ОСНОВНІ НАПРЯМКИ СУЧАСНОЇ ФІТОФІЗІОЛОГІЇ**
- 2. БУДОВА І ФУНКЦІЇ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ**
- 3. СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ ТА ІНТЕГРАЦІЇ У РОСЛИН**
- 4. ФОТОСИНТЕЗ**
- 5. ДИХАННЯ РОСЛИН**
- 6. ВОДНИЙ ОБМІН**
- 7. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН**
- 8. ДАЛЬНІЙ ТРАНСПОРТ РЕЧОВИН У РОСЛИН**
- 9. ГЕТЕРОТРОФНИЙ СПОСІБ ЖИВЛЕННЯ У РОСЛИН**
- 10. БІОГЕНЕЗ КЛІТИННИХ СТРУКТУР І ОНТОГЕНЕЗ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ**
- 11.РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН**
- 12.ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН**

ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН. ОСНОВНІ НАПРЯМКИ СУЧАСНОЇ ФІТОФІЗІОЛОГІЇ

Сучасна фітофізіологія є інтегративною дисципліною, яка вивчає функціональну активність рослинних організмів на різних рівнях їхньої організації.

Фізіологія рослин – наука про функціональну активність рослинних організмів.

Об'єктом фітофізіології є рослинний організм на різних рівнях його організації. Виняткова специфічність хімічного складу, морфологічної будови й функцій, залежність процесів обміну речовин від стану структур, динамічність останніх — такі характерні властивості об'єкта досліджень цієї науки.

Предметом фізіології рослин є функції живих рослинних організмів, їхніх органів, тканин, клітин та клітинних компонентів.

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

Проблеми та завдання фітофізіології настільки об'ємні та складні, що вирішення їх потребує застосування цілого комплексу тонких фізико-хімічних методів, різноманітних експериментальних та теоретичних підходів. Саме тому ця дисципліна входить до рангу точних **фундаментальних наук**.

Фізіологія рослин, безсумнівно, посідає чільне місце в системі біологічного знання. Входячи до циклу ботанічних дисциплін, вона має тісні взаємозв'язки з біохімією, біофізикою, імунологією, генетикою, математичним моделюванням; найтісніше пов'язана з фізіологією тварин.

Методологія фізіології рослин заснована на уявленнях про рослинний організм як складну саморегулюючу систему, яка містить ієрархію різних структурних рівнів — від субклітинних до цілісної рослини. Пізнання фізіологічних функцій здійснюється через дослідження простих рівнів організації, з наступною інтеграцією даних при розгляді фізіологічних систем зростаючої складності.

Щоб пізнати життя рослини, слід насамперед проаналізувати всі окремі прояви її життєдіяльності. Це забезпечує *аналітичний метод* дослідження. Відновлення картини функціонування рослинного організму як єдиного цілого відбувається завдяки застосуванню *синтетичного методу*. Поряд із цим у фітофізіології широко використовуються такі методи: польові, лабораторні, спостереження та моделювання, фізико-хімічні, математичні, різноманітні експериментальні та теоретичні підходи.

Впровадження цих методів призвело до виникнення *загальної фізіології, фізіології окремих культур, прикладної фізіології*. Вивчення функціональних пристосувань в онто- та філогенезі зумовило появу *еволюційної фізіології*.

На сучасному етапі можна сказати, що *фітофізіологія вивчає перетворення речовини, енергії, форми та інформації в рослин*.

Важливим аспектом фізіології рослин є також **практична спрямованість** її досліджень, завдяки чому ця наука цілком обґрунтовано вважається теоретичною основою раціонального рослинництва та сучасних біотехнологій. Розвиток методів генної інженерії відкриває нові можливості конструювання рослин із

новими практично важливими властивостями.

На сучасному етапі основного значення набувають проблеми розкриття механізмів саморегуляції та інтеграції, які забезпечують цілісність рослинного організму, його стійкість до умов навколишнього середовища, високу кінцеву продуктивність. У першу чергу це пов'язано з ростом витрат на виробництво одиниці рослинної продукції. Чергове подвоєння врожайності в рослинництві потребує 20-30-кратного збільшення ресурсних та енергетичних витрат. Перед фізіологією рослин постала проблема створення ресурсозберігаючих рослинних організмів, у тому числі шляхом генетичної трансформації фотосинтетичного, імунного апаратів та систем азотфіксації.

Інтенсифікація рослинництва, розвиток аграрного сектора України стає провідним фактором негативного впливу на біосферу, хімічного та біогенного, включаючи генетичне забруднення середовища. Тому на основі вивчення фізіології та біохімії рослин потрібно знайти екологічно безпечні системи й технології; регулятори росту рослин, добрива та антистресові препарати нових поколінь; а також навчитися керувати ендогенними регуляторними системами рослин, уникаючи застосування зовнішніх (екзогенних) хімічних регуляторів.

Сучасне зростання врожаїв супроводжується погіршенням їхньої якості (знижується білковість пшениць, цукристість коренів цукрового буряку, зростає забрудненість продукції рослинництва пестицидами, гербіцидами). Тому слід розробити фізіологічні основи управління якістю врожаю шляхом оптимізації та збалансованості процесів кореневого живлення та росту, фотосинтезу й нагромадження господарсько цінних продуктів, у тому числі вторинних біосинтезів.

Одним із перспективних напрямків запишається проблема фототрофної функції рослинних організмів як основи первинної трансформації сонячної енергії та збереження екологічної рівноваги в біосфері. На відміну від рослин, людина не навчилася безпосередньо використовувати енергію Сонця. Вирішення цієї проблеми рослинним організмом знаходиться на рівень вище від технічних рішень, відомих людству. Притаманний рослині процес фотосинтезу продовжує зберігати таємницю того, як у зеленому листку завдяки сонячній енергії утворюються продукти живлення для всього живого на Землі. Розкриття природи фотосинтезу наблизить нас до розуміння походження живого, ефективного використання сонячної енергії, штучного синтезу вуглеводів, жирів та білків, розв'язання енергетичної кризи.

У даний час, коли під впливом антропогенного стресу катастрофічно руйнуються природні екосистеми, еколого-фізіологічні дослідження, у тому числі дикоростучих рослин, набувають вагомого теоретичного й практичного значення.

Вивчення корисних для людини властивостей у конкретних дикорослих видів (висока стійкість, конкурентоспроможність, типи життєвих стратегій) може вказати на шляхи впровадження їх до генотипу культурних рослин, а також допомогти підібрати види для проведення природовідновних заходів, фітодеконтамінації середовища та екологічної фітоіндикації. Дослідження в даному напрямку в перспективі дозволять увести нові види для одержання продуктів харчування і як джерела різноманітної сировини.

Глибоких досліджень потребує проблема фізіології хворої рослини,

фізіологія грибів-патогенів, а також проблема взаємодії між рослинами (алелопатія), її чинники й механізми.

Таким чином, перед фізіологією рослин постає багато цікавих та важливих завдань. В узагальненому вигляді це:

1. Вивчення закономірностей життєдіяльності рослин (механізмів живлення, росту, розмноження, водного обміну і т.д.), дослідження функцій різних частин рослини у процесі росту та розвитку, що охоплює виникнення певних функцій та їх перетворення з однієї форми в іншу.
2. Розробка теоретичних основ отримання максимальних врожаїв сільськогосподарських культур (установлення оптимальних умов для росту та розвитку рослин і можливостей регулювання цими процесами з метою максимального забезпечення потреб людей харчовими продуктами, технічною сировиною та кормами для тваринництва з бажаними характеристиками та якістю).
3. Вивчення та з'ясування природи стійкості рослин до абіотичних та біотичних факторів навколишнього середовища, особливо в зонах зі складними екологічними проблемами.
4. Вивчення механізмів азотфіксації, фотосинтезу з метою розробки устаткування для здійснення цих процесів у штучних умовах.

ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

I. Сучасний стан фітофізіології є результатом довгого шляху розвитку, пройденого цією наукою більш ніж за 250 років її існування. Зародилася вона в XVII-XVIII ст. у лоні ботаніки. Початком наукового підходу до фізіології рослин стали праці Яна-Батіста Ван-Гельмонта (1579-1644), який провів перший кількісний вегетаційний дослід із метою вивчення шляхів живлення рослин. Пізніше у класичних працях італійського біолога М. Мальпігі "Анатомія рослин" (1679 р.) і англійського ботаніка С. Гейлса "Статика рослин" (1727 р.) поряд з описом будови рослинних органів подаються результати низки фізіологічних дослідів.

У 1772-92 рр. Д.Прістлі, Я.Інгенхауз і Ж.Сенеб'є, доповнюючи один одного, виявили компоненти, за рахунок яких відбувається повітряне живлення рослин. Шляхом точного хімічного аналізу швейцарець Н.Соссюр довів, що рослини на світлі засвоюють вуглець із CO_2 . Так було відкрите явище фотосинтезу, хоча сам термін «фотосинтез» В.Пфеффер запропонував лише у 1877 р..

Знаменитим для фізіології рослин став 1800 рік, коли Ж.Сенеб'є видав трактат з фізіології рослин у 5-ти томах. Це був перший підручник із цієї дисципліни, де подавалася суть предмету, визначалися методи й завдання даної науки; тут же Ж.Сенеб'є ввів термін "фізіологія рослин".

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

У XIX ст. завдяки зусиллям вчених різних країн повністю сформувалися основні розділи сучасної фітофізіології:

– **фотосинтез** (Ж.Б.Бусенго, Ю.Сакс, К.А.Тімірязєв, М.С.Цвет,

Л.Мархлевський, О.М.Бах);

- **дихання** (А.С.Фамінцин, Л.Пастер, О.М.Бах, Г.Бертран);
- **водний режим** (Г.Дютроше, Г.Де Фріз, Ю.Сакс);
- **грунтове живлення** (Ю.Лібих, Ж.Б.Бусенго, Й.Кноп, М.Бейєрінк, С.М.Виноградський, Д.М.Прянішніков);
- **транспорт речовин** (В.Пфеффер, Е.П. Вотчал);
- **ріст і розвиток** (Ю.Сакс, А.С.Фамінцин, Й.В.Баранецький, А.Ф.Баталін, М.Ф.Леваковський, Г.Клебс);
- **рух** (Т.Найт, Ч. Дарвін, В.Пфеффер);
- **подразливість** (Б.Сандерсон, М.Ф.Леваковський);
- **стійкість рослин** (Д.І.Івановський, К.А.Тімірязєв).

III. Перша половина ХХ ст. характеризується швидким і всестороннім розвитком фітофізіології. Головним напрямком стає вивчення біохімії механізмів дихання (В.І. Палладін, С.П. Костичев, О. Варбург, Д.Кейлін, Г.Кребс) і фотосинтезу (Р.Вільштетер, К.Ван-Кіль, Р.Хілл, М.Кальвін, Д.Арнон).

Паралельно розвивалися фітоферментологія, експериментальна морфологія, екологічна фізіологія рослин. Як самостійні дисципліни виділяються вірусологія, мікробіологія, біохімія та агрохімія.

Великим досягненням стало відкриття ендогенних регуляторів росту й розвитку рослин – фітогормонів (Н. Холодний, Д. Нелюбов, Ф. Вент, Ф. Кегль, І. Куросава, Т. Ябута). Продовжується розробка проблеми мінерального живлення (Д. Сабінін, П. Власюк). Подається теоретичне обґрунтування стійкості рослин (М. Максимов, І.Туманов, П. Генкель).

У другій половині ХХ ст. у фізіології рослин намічається тенденція до злиття в єдине ціле біохімії й молекулярної біології, біофізики й біологічного моделювання, цитології й генетики рослин. Стає все більш очевидним, що явища життя неможливо зрозуміти в рамках однієї з біологічних наук. Фізіологія вступає в період синтезу. У зв'язку із цим зростає зацікавлення до вивчення систем регуляції й механізмів, що забезпечують цілісність рослинного організму (А. Курсанов, М. Чайлахян, М. Гродзінський). Прискорюються дослідження механізмів реалізації спадкової інформації, роль мембран у системах регуляції, механізмів дії фітогормонів.

Усьому цьому сприяє швидкий прогрес у розробці методів культури органів, тканин і клітин, які мають велике значення і для практики (К.Ситник, Ю.Глеба, Ф.Калінін).

Значні перспективи відкриває для фізіології та біохімії рослин нова галузь промисловості – біотехнологія. В інтенсивному сільському господарстві знаходять широке застосування теорії мінерального живлення і водного обміну, хімічні регулятори росту рослин, гербіциди й фунгіциди.

Великого значення набувають праці Б.Келлера та його учнів, присвячені проблемі екологічної фізіології та солестійкості рослин.

КОРОТКИЙ ІСТОРИЧНИЙ НАРИС РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН В УКРАЇНІ

Одним із засновників фізіології рослин в Україні є професор Київського

університету Й.В. Баранецький (1843-1905 рр.). Його основні наукові праці присвячені вивченню проблем росту, водного режиму, анатомії рослин. Вагомий внесок у розвиток прикладної фізіології рослин в Україні вніс Є.П. Вотчал (1864-1937 рр.), який з 1890 р. очолив кафедру фізіології рослин та мікробіології Київського політехнічного інституту. Створив відому школу фізіологів.

В.М. Любименко (1873-1937 рр.) - один із найбільш видатних ботаніків-фізіологів, який організував фітофізіологічні лабораторії в Харкові, Києві, Криму. Вивчав фотосинтез, фотоперіодизм, біосинтез вторинних метаболітів, адаптацію організмів до умов довкілля, їх ріст та розвиток. Світове визнання української фізіології рослин здобули праці М.Г. Холодного (1882-1953 рр.) з фітогормонології. Він вніс вагомий вклад у фізіологію, анатомію, екологію рослин та ґрунтову мікробіологію.

У становленні даної науки велика заслуга належить В.І. Паладіну (1859-1922 рр.), який працював професором фізіології та анатомії рослин Харківського університету, був директором Нікітського ботанічного саду. Основні його наукові праці присвячені вивченню процесів дихання рослин та участі в них ферментів.

Становленню фізіології рослин в Україні сприяли також наукові дослідження українського вченого фітофізіолога Н.Г. Гаморака (1892-1937 рр.). Працюючи в Кам'янець-Подільському державному українському університеті, він провів оригінальні дослідження продигового апарату й транспірації рослин, запропонував декілька нових приладів та методів для фізіологічних досліджень, в 1920 р. видав два підручники з анатомії та морфології рослин, які взагалі були першими українськими підручниками в цій галузі.

Колискою фізіології рослин в Україні фактично став Інститут ботаніки (М.Г. Холодний, Є.П. Вотчал, В.М. Любименко). Саме на його базі виростали нові наукові заклади, формувались відомі школи фітофізіологів. У 30-ті роки тут працювали А.С. Оканенко, М.Г. Молотковський, В.К. Залеський, Ф.М. Порошко та ін.

У ці ж роки розпочато дослідження фізіологічно-біохімічної ролі мікродобрив, які пізніше послужили теоретичною основою для створення нових видів добрив із добавками мікроелементів (П.А. Власюк). У 1946 році було створено Інститут фізіології рослин та агрохімії АН України під керівництвом О.І. Душечкіна (1874-1956 рр.). Тут працюють С.І. Лебедєв (фотосинтез), В.М. Любименко, Ф.Ф. Мацков, Д.О. Долгушин, Ф.Г. Кириченко, В.М. Ремесло (розвиток рослин), В.Я. Юр'єв, В.І. Бабенко та ін. (вчення про онтогенез).

Взагалі для українських фізіологів традиційною стала розробка проблем росту та розвитку рослин (Ф.Л. Калінін, Г.Х. Молотковський, І.П. Білокінь, К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко та ін.).

У 50-их роках в Україні було створено лабораторію з культури рослинних тканин (Ф.Л. Калінін, В.В. Сарнацька, В.К. Яворська, В.М. Троян). Проведено фундаментальні дослідження фізіології окремих органів рослин, зокрема фізіології кореня та листка (К.М. Ситник, Л.І. Мусатенко, Т.Л. Богданова).

1972 року розпочинаються наукові розробки з генної інженерії рослин (К.М. Ситник, Ю.Ю. Глеба), завдяки чому пізніше було створено Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України. Шляхом злиття протопластів із наступною регенерацією рослин тут було одержано нові гібридні рослини,

створено клітинні лінії та рослини, стійкі до гербіцидів, стресових факторів.

Загальне визнання у світовій науці мають праці академіка А.М. Гродзинського — основоположника сучасної алелопатії. Ним започатковано низку нових наукових напрямків щодо використання рослин в ергономічних системах — фітодизайні, медицині, космічній біології. Він активно досліджував теоретичні й методичні питання інтродукції та акліматизації рослин, був одним із головних координаторів розвитку фізіології та біохімії рослин в Україні.

У 60-их роках розпочато дослідження з симбіотичної азотфіксації (А.В. Манорик, Ю.П. Старченков), фізіологічної стійкості рослин (Д.П. Проценко, О.І. Колоша, І.Г. Шматько, А.В. Капля), організації адаптивних систем (М.М. Мусієнко, В.А. Сидоров, Б.О. Левенко).

1962 року створюється відділ біофізики та радіобіології ІФР АН України (Д.М. Гродзинський), де вивчаються радіобіологічні реакції рослинних організмів, механізми захисної дії радіопротекторів. Академік Д.М. Гродзинський уперше розробив теорію надійності рослинних систем на різних рівнях організації, проаналізував загальні та специфічні реакції рослин на іонізуючу радіацію.

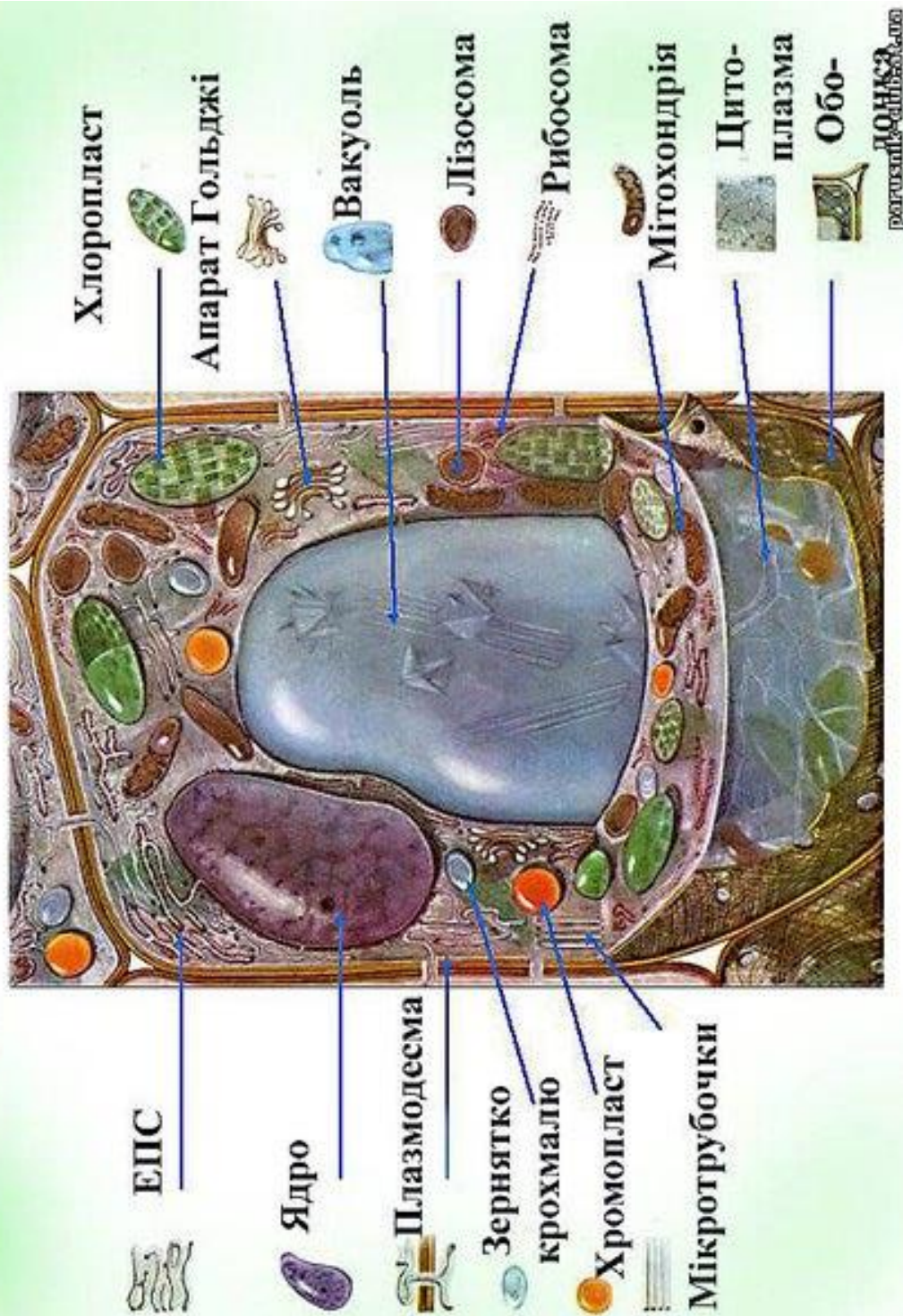
За участю українських учених у середині 70-х років підготовлено та здійснено серію фітобіологічних експериментів, проведених на штучних супутниках Землі, космічних кораблях, орбітальних станціях, а також при виконанні деяких міжнародних космічних біологічних програм (Є.Л. Кордюм та ін.). Вагомий внесок у розвиток фізіології водоростей, вищих водних рослин внесли вчені Інституту гідробіології НАН України (Л.Я. Сіренко зі співробітниками).

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

Експериментальні та оглядові статті з різних проблем фізіології рослин публікуються в таких вітчизняних журналах: "Фізіологія й біохімія культурних рослин", "Український ботанічний журнал", "Доповіді НАН України", "Вісник Аграрної науки", а також у періодичних виданнях вищих навчальних закладів.

Серед зарубіжних видань — журнал АН Росії «Физиология растений», журнали Американської асоціації біологів рослин «Plant Physiology», «Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology» та аналогічних асоціацій Європи — «Planta», «Plant Physiology and Biochemistry», «Nature» та інші.

Будова рослинної клітини



БУДОВА І ФУНКЦІЇ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

Термін “клітина” вперше застосував Роберт Гук 1665 року, описуючи будову тканин кори коркового дуба, яку він вивчав під удосконаленим ним же мікроскопом. Із часу відкриття клітинної теорії (М.Шлейден, Т.Шванн, 1839 р.) загальне визнання отримала універсальність клітинної будови всього живого.

За сучасними уявленнями, клітина – це основна структурно-функціо-нальна одиниця всіх живих організмів, елементарна жива система. Лише віруси мають неклітинну будову і розглядаються як доклітинні форми життя.

Рослини побудовані із клітин і є евкаріотами. Рослинна клітина містить: ядро з ядерцями, мітохондрії, Апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, мікротіла, рибосоми, цитоскелет (мікротрубочки та мікрофіламенти).

Для рослинної клітини, на відміну від тваринної, характерно: пластидна система, полісахаридна клітинна стінка, центральна вакуоля, відсутність центріолей при поділі. У функціональному плані рослинна клітина, на відміну від інших, має здатність до автотрофного способу живлення (фотосинтез) та росту шляхом розтягування.

Клітина є гетерогенною системою. Характерний для живих систем високий ступінь організованості метаболізму в часі та просторі значною мірою зобов'язаний наявності в протоплазмі диференційованих, спеціалізованих ділянок. Вони різняться за ступенем активності хімічних сполук і каталітичних механізмів, що регулюють їх перетворення. Такі ділянки називаються *компартаментами*, а саме явище подібного розчленування клітинного простору отримало назву *компартаментації*.

У рослинній клітині можна виділити три важливі компартменти: **клітинну оболонку, протопласт, вакуолю**. Протопласт складається із цитоплазми і ядра.

Цитоплазма – напіврідка прозора й в'язка гомогенна маса, розташована під клітинною оболонкою переважно у вигляді відносно тонкого пристінного шару. Це біологічний колоїд, що тісно взаємодіє з органелами, які він оточує. Середній шар, що становить основну масу цитоплазми, називають *гіалоплазмою*, або *цитозолем*. Цитозоль – це розчинна частина цитоплазми, основна її речовина.

Зовнішню поверхню протопласта оточує протоплазматична мембрана (*плазмалема*), яка переходить з однієї клітини до іншої, утворюючи *плазмодесми*. Зсередини протопласт обмежений *тонопластом*, який відокремлює його від вакуолі. Розрізняють також мембрани ядра, мітохондрій, пластид та інших органодів.

• БІОЛОГІЧНІ МЕМБРАНИ

***Мембрани** – високоорганізовані структури клітин, що завжди містять ліпіди та білки, склад яких, як і інших наявних компонентів, залежить від типу й функцій мембрани.*

Будова біологічних мембран

На даний час найбільш визнаною вважається рідинно-мозаїчна гіпотеза побудови біологічних мембран. Згідно з нею основу мембран становить подвійний шар фосфоліпідів із деякою кількістю інших ліпідів (галактоліпідів, стеринів, жирних кислот та ін.).

Ненасичені жирні кислоти забезпечують рідкий (рихлий) стан бішару при фізіологічних температурах. Ліпіди мембран безперервно міняються місцями. Переміщення ліпідних молекул бувають 4-х типів: у межах моношару (латеральна дифузія), шляхом переміщення ліпідних молекул із протилежних моношарів (“фліп-флоп”), а також сегментальні та кругові. Біологічні мембрани побудовані й розміщені асиметрично (різний склад ліпідів у різних шарах бішару, якісно різні гідрофільні середовища ззовні та всередині).

У рідких шарах знаходяться спеціалізовані протеїнові комплекси. Ліпопротеїни занурені в ліпідну фазу й утримуються гідрофобними зв’язками. Гідрофільні білки утримуються на поверхнях мембран електростатичними зв’язками. Основну роль у формуванні мембран відіграють гідрофобні зв’язки. Товщина біомембран – 6-10 нм. Інтегральні білкові глобули розміщені у фосфоліпідних шарах орієнтовно. Ця орієнтація визначається особливостями гідрофобних та гідрофільних ділянок кожного білка. Певні ділянки ліпопротеїнів служать для самокомплектації поліензимних мембранних комплексів. Функціональна активність мембран і зміна мембранного потенціалу супроводжуються спливанням або зануренням субодиниць, їхніми латеральними переміщеннями.

Функції біологічних мембран

Лабільна структура мембран дозволяє виконувати їм різноманітні функції: бар’єрні, транспортні, осмотичні, електричні, структурні, енергетичні, біосинтетичні, секреторні, травні, рецепторно – регуляторні та ін.

1) Розмежування. Первинне призначення клітинної мембрани – розмежування внутрішнього й зовнішнього середовища. Далі шляхом еволюції виникає велика кількість спеціалізованих внутрішньоклітинних відсіків (компаратментів), які обмежені мембранами й утримують у невеликих об’ємах необхідні ферменти та метаболіти.

2) Транспортна. Одночасно виникають механізми трансмембранного переносу іонів, субстратів, метаболітів. У живих клітинах розрізняють *пасивний* (за хімічним й електричним градієнтом) і *активний* (проти електрохімічного градієнта з витратою енергії) транспорт. *Пасивний транспорт* здійснюється:

- а) через фосфоліпідну фазу, коли речовина розчинна в ліпідах;
- б) по проміжках між ліпідами, якщо такі є;
- в) із допомогою ліпопротеїнових переносників;
- г) по спеціалізованих каналах (натрієві, калієві та ін.).

Органічні субстрати можуть переноситися спеціальними переносниками в симпорте (разом і в ту ж сторону) з іонами H^+ .

Активний транспорт здійснюється транспортними АТФ-фазами з використанням енергії АТФ (для K^+ , Na^+ , Ca^{2+} аніонів) та АТФ і НАД(Ф)Н для H^+ . Активний транспорт іонів водню отримав назву «протонної помпи» (H^+ -помпи).

H^+ -помпа бере участь у регуляції внутрішньоклітинного рН, створенні мембранного потенціалу, запасанні і трансформації Е, у мембранному й дальньому транспорті речовин, поглинанні мінеральних солей коренями, ростовій та руховій активності.

3) Осмотична. Багатостороння роль і осмотичної роботи мембран. Деякі простіші та водорості через постійне пасивне осмотичне надходження води, щоб зберегти

свою цілісність і не бути розірваними, мусять постійно виводити надлишок води скоротливими вакуолями.

Для всіх інших рослин інтенсивний гідростатичний (тургорний) тиск води є важливим фактором їхнього існування. Осмотичне надходження води створює тургор, йому протидіє тиск еластично розтягнутих клітинних стінок. Разом це підтримує форму нездерев'янілих частин і є тією силою, яка забезпечує ріст рослинних клітин.

Регулюючи концентрацію осмотично-активних речовин, рослинні клітини всмоктують воду з оточуючого середовища, навіть коли вміст води в ньому дуже низький.

4) Структурна. Більшість органоїдів клітини мають мембранну структуру (побудовані з мембран або обмежені ними). Структурна функція мембран полягає також в упорядкуванні розміщення поліферментних комплексів, висока ефективність яких визначається зближенням каталітичних центрів. 1 молекула білка звичайно оточена 20-30 молекулами фосфоліпідів; при локальному затвердінні ліпідів можливе їх видалення з деякої ділянки, що призводить до злипання білків, втрати ними активності. Тому для діяльності мембранних ферментів важливо, щоб оточуючі ліпіди знаходилися в рідкому агрегатному стані.

5) Координаційна (регуляторна). Непроникність фосфоліпідного шару для більшості сполук створює умови для векторних процесів. Векторний характер має транспорт речовин, передача сигналів із зовнішнього середовища до цитоплазми, ферментативна діяльність.

Завдяки всім цим механізмам здійснюється мембранна координація множинності біохімічних реакцій, що протікають у клітині.

6) Акумуляція й трансформація енергії. Акумуляція й трансформація енергії – це одна з особливих функцій мембран. У хлоропластах зелених рослин енергія світла трансформується в енергію НАДФ і АТФ, а в кінцевому рахунку – в енергію хімічних зв'язків.

Згідно з хеміосмотичною теорією П.Мітчела, процес синтезу АТФ у мітохондріях і хлоропластах здійснюється через утворення електрохімічного мембранного потенціалу H^+ за рахунок роботи H^+ -помпи.

Електрохімічні потенціали в клітинах створюються і за рахунок інших pomp: Na^+ , K^+ АТФ-ази, Ca^{2+} АТФ-ази, аніонної АТФ-ази. Осмотичний градієнт цих потенціалів – трансмембранний градієнт K^+ (ΔpK^+) і Na^+ (ΔpNa^+) – слід розглядати як резервну форму енергії.

Таким чином, у живих клітинах, крім субстратів дихання, енергія може запасатися у двох формах: у вигляді високоенергетичних хімічних сполук і у вигляді електрохімічного мембранного потенціалу.

7) Рецепторно-регуляторна. Важлива функція мембран – рецепторно-регуляторна. До складу мембран входять хемо-, фото-, механорецептори білкової природи. Ці рецептори сприймають сигнали, які надходять із зовнішнього і внутрішнього середовища, забезпечуючи адаптивні реакції клітин на зміни умов існування.

• СУБКЛІТИННІ СТРУКТУРИ РОСЛИННИХ КЛІТИН

Пластиди

Це обмежені подвійною мембраною круглі чи овальні органели, які містять внутрішню систему мембран різної складності. У пластидах синтезуються та запасуються органічні речовини. Вони можуть бути *безбарвні* (пропластиди, лейкопласти, етіопласти) або *забарвлені* (хлоропласти, хромопласти).

У меристемах існують пропластиди. Це дрібні (до 1 мкм), різноманітні за формою, недиференційовані пластиди, в яких внутрішня мембрана має лиш слабкі інвагінації. Якщо в зрілих клітинах зберігається ця структура, то вона називається лейкопластом. Лейкопласти найчастіше трапляються в клітинах меристем конуса наростання кореня, клітинах бульб, кореневищах, епідермі листків. Невеликі за розмірами, містять поодинокі тилакоїди й виконують різноманітні функції. У них відкладаються запасні поживні речовини: крохмаль (*амілопласти*), білок (*протеїнопласти*), жири (*олеопласти*) і т.д.

Етіопласти формуються при вирощуванні зелених рослин у темноті. За таких умов у пропластидах формується проламелярне тіло й вони перетворюються в етіопласти. Етіопласти можна розглядати як певну стадію розвитку хлоропластів. Вони утворюються в первинних листках або сім'ядолях паростків до того, як останні вийдуть із ґрунту на світло. При освітленні внутрішня структура мембран етіопластів піддається складній перебудові й вони перетворюються в хлоропласти. У деяких голонасінних це перетворення відбувається й у темноті.

Фотосинтез здійснюється в хлоропластах. Вони трапляються переважно в клітинах паренхіми листка й відсутні у меристемі. Це овальні тільця 5-10 мкм довжиною; 2-3 мкм у діаметрі. В одній клітині звичайно є 15-20 хлоропластів і більше (до кількох сотень). Мають зовнішню й внутрішню мембрани. Внутрішня мембрана обмежує внутрішнє гомогенне середовище (stroma) і утворює ущільнені плоскі широкі інвагінації – *тилакоїди стром*, а також невеликі щільні дисковидні утвори – *тилакоїди гран*. Декілька таких тилакоїдів, що лежать один над одним, формують стопку – *грану*. Хлоропласт може мати 40-60 гран і, як правило, - від 5 до 20 тилакоїдів у грані. У гранах виявлено перфорації, крізь які мембрани гран поєднуються, а внутрішньотилакоїдний простір сполучається за допомогою вузьких трубочок – *фрет*.

Тилакоїдна система – це єдиний компартмент, відокремлений від стромы тилакоїдною мембранною системою. Розрізняють три важливі компартменти хлоропластів: • *міжмембранний простір між зовнішньою і внутрішньою мембранами*; • *стромальний*; • *внутрішньотилакоїдний*.

- Зовнішня мембрана проникна для метаболітів. Цю проникність забезпечують специфічні мембранні білки – поріни, які формують пори, крізь які вільно проходять речовини з молекулярною масою до 10 кДа.

- Стромальний компартмент забезпечує важливі метаболічні цикли фотосинтезу. Тут локалізовані ферментні системи синтезу й перетворення вуглеводів.
- А внутрішньотилакоїдний – формує протонний градієнт у ході світлових реакцій фотосинтезу. У цих реакціях беруть участь хлорофіли, каротиноїди, компоненти редокс-ланцюгів і запасання енергії, що локалізовані в мембранах тилакоїдів.

Хлоропласти мають власну білоксинтезуючу систему із ДНК, рРНК і 70S рибосомами. Хлоропластна ДНК передається по материнській лінії (через пропластиди). Кільцева ДНК хлоропластів відрізняється від ядерної як за наявною в ній інформацією, так і за фізико-хімічними властивостями. У залежності від виду рослин пластидний геном (пластом) становить лише 0,001 – 0,1% геному ядра. Але рослинна клітина має багато копій цього геному, завдяки чому вміст пластидної ДНК сягає 5-10% від усього пулу ДНК у клітині.

Хлоропласт – основна клітинна органела, яка забезпечує перетворення сонячної енергії та синтезує в процесі фототрофного живлення енергетичні та пластичні ресурси біосфери. У хлоропластах відбувається також синтез пігментів, хлоропластних цитохромів, жирних кислот (пальмітинової, олеїнової, лінолевої), галактоліпідів.

При рості клітин кількість хлоропластів збільшується шляхом поділу (утворюється перемичка поперек органоїда або відбувається брунькування).

Хромопласти. Хромопластами називають нефотосинтезуючі забарвлені пластиди, які містять, в основному, червоні, помаранчеві й жовті пігменти. Вони, як правило, розвиваються із хлоропластів, мають приблизно такі самі розміри та форму, досить подібні й за структурою. Однак не містять системи фотосинтетичних мембран. За своєю внутрішньою структурою хромопласти поділяють на п'ять типів: глобулярний, мембранний, трубчастий, ретикулотрубчастий, кристалічний. Фізіологічна функція хромопластів детально не вивчена. Яскраве забарвлення, можливо, приналежить комах для запилення та поширення насіння.

У стромі всіх пластид міститься кільцева ДНК.

Мікротіла

Круглі органоїди діаметром 0,2-1,5 мкм., обмежені елементарною мембраною, містять гранулярний матрикс. Деколи містять білковий кристалоїд. У клітинах трапляються різні типи мікротілець із певними конкретними функціями.

Пероксисоми – знаходяться в листках, де зв'язані із хлоропластами й мітохондріями. Містять низку окиснювальних ферментів і вважаються компарментами для детоксикації H_2O_2 . Пероксисоми беруть участь в окремих етапах фотодихання. У них відбувається окиснення гліколевої кислоти, що надходить із хлоропластів, до гліцину, який у мітохондріях перетворюється в серин.

Гліоксисоми – наявні в клітинах ендосперму та сім'ядолях лише під час проростання насіння, що містить запасні жири. Коли сім'ядолі виходять на поверхню ґрунту, використання жирів припиняється, гліоксисоми зникають і з'являються пероксисоми. Цей процес контролюється за допомогою світла. Гліоксисоми містять ферменти, необхідні для перетворення жирних кислот у цукри: системи β -окиснення жирних кислот і гліоксилатний цикл. Завдяки їм ацетил-КоА не окиснюється повністю, а використовується для синтезу вуглеводів. При роботі ферментативних систем пероксисом і гліоксисом утворюється пероксид водню, який руйнується каталазою.

Сферосоми (олеосоми). Сферичні утвори діаметром 0,5 мкм, які сильно заломлюють світло. Містять ліпіди й ферменти ліпазу та естеразу. При

проростанні насіння олійних культур сферосоми функціонують у комплексі із гліоксисомами. Беруть участь у процесах глюконеогенезу.

Вакуолярна система

Вакуоля – компартмент усередині протопласта, заповнений водним розчином (*клітинним соком*) та відокремлений від цитоплазми мембраною – *тонопластом*. Вакуоля – типовий органоїд рослинної клітини. У меристематичних клітинах вакуолі – це дрібні пухирці; у зрілих є велика центральна вакуоля, яка може займати до 90 % обсягу клітини.

Вакуолярна система формується декількома шляхами:

1. У результаті розширення цистерн ЕР. Спочатку окремі фрагменти пластинчастої чи трубчастої мембранної системи роздуваються, збільшуючись в обсязі, і відокремлюються. Так утворюються провакуолі, які зливаються, а далі формується тонопласт.
2. Шляхом інвагінацій тонопласта. У цьому випадку відбувається захоплення частини цитоплазми разом з високомолекулярними речовинами і навіть органелами. Опинившись всередині збільшеної вакуолі, вони розщеплюються системою гідролаз.
3. Шляхом автофагії. Процес починається з оточення мембраною ендоплазматичної сітки окремої ділянки цитоплазми. Далі відбувається перебудова зовнішньої мембрани та ферментних систем. Завдяки діяльності гідролаз деградує полімерний вміст цитоплазми, що, в свою чергу, сприяє надходженню води.

Вакуолі, утворені різними шляхами, можуть зливатися. 98 % вмісту вакуолі становить *вода*. Вакуольний сік має специфічний склад і містить *органічні речовини* (цукри, кислоти, ферменти), *сполуки вторинного походження* (феноли, таніни, алкалоїди та ін.) і *мінеральні солі* (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , залишки SO_4^{2-} , PO_3^{3-}). Концентрація розчинених речовин сягає 0,4-0,6 М. Більшість ферментів вакуолі – кислі гідролази. Кислотність вакуолярного соку здебільшого становить 5-6,5 одиниць рН; але може дорівнювати 1 (бегонія), або 2,0 (лимон). Деякі вакуолі містять нерозчинні сполуки (кристали, аморфні відклади, включення). Вакуолярний сік за своїм складом не однаковий не лише в різних рослин, але й у клітинах різних тканин. Однак завжди основним компонентом його є вода.

Речовини у вакуолі потрапляють завдяки різноманітним транспортним системам: *АТФ-залежна H^+ -помпа* (транспорт H^+ , цукрів, органічних кислот усередину, а K^+ – усередину й назовні), *білкові переносники тонопласта* (амінокислот та інших речовин). У вакуолях відкладаються запасні речовини (алейронові зерна). Тут часто трапляються пігменти. Блакитного, фіолетового або темно-червоного кольору рослинні клітини набувають за рахунок *антоціанів*, які легко розчиняються у воді. Вони ж визначають забарвлення багатьох овочів, фруктів та квітів.

Вакуолі виконують опорну функцію, створюючи тургор, функцію запасання (запасні білки насіння тощо) і накопичення відходів діяльності цитоплазми. Від концентрації вакуолярного соку значно залежать осмотичні властивості клітини. Завдяки наявності та діяльності гідролаз виконується ще одна функція – *лізосомна*.

Процес вакуолізації – необхідна умова для росту клітин розтягуванням.

Мікротрубочки й мікрофіламенти (цитоскелет)

У зовнішньому кортикальному шарі цитоплазми зрілих клітин локалізовані мікротрубочки. Їхній зовнішній діаметр – 30 нм, а внутрішній – 14 нм. Орієнтовані паралельно один до одного вздовж клітини.

Функції мікротрубочок досить різноманітні. При поділі вони становлять основу веретена, беруть участь в утворенні клітинної оболонки (контролюють пакування целюлозних мікрофібрил), мають велике значення у формуванні серединної пластинки. У монадних водоростей мікротрубочки входять до складу джгутиків.

Усі мікротрубочки складаються із глобулярного кислого білка *тубуліну*. Вважають, що стінку мікротрубочки формують 13 ланцюжків білка тубуліну, згорнутих спіралью. Цитоплазматичні мікротрубочки – динамічні структури, які легко дисоціюють на субодиноці і збираються знову. Для збирання мікротрубочок необхідно: кисле рН, іони магнію, ГТФ і АТФ. Дисоціація прискорюється підвищеною концентрацією іонів кальцію й низькою температурою.

У цитоплазмі рослинних клітин є також мікрофіламенти з нем'язевого актину. Цей скоротливий білок може знаходитися в мономерній (глобулярний, Г-актин) чи в полімерній формі подвійної спіралі (фібрилярний, Ф-актин). Складання глобулярних мономерів у подвійну спіраль фібрилярного актину відбувається із затратою енергії та з участю іонів магнію. Мікрофіламенти можуть створювати сіткоподібну структуру цитоплазми, формуючи плетиво безпосередньо під плазмалемою.

Мікрофіламенти актину беруть участь у просторовій організації метаболічних процесів, служать основою рухової активності цитоплазми – циклозу. Вони взаємодіють із мікротрубочками і плазмалемою, формують гнучку структуру цитоскелета. З цитоскелетом пов'язані зміни форми клітини, переміщення внутрішньоклітинних структур, їхнє орієнтування, певна локалізація органел, більшості молекул (ферментів) у цитоплазмі.

Клітинна стінка

Клітини рослин оточені щільною полісахаридною оболонкою, яка всередині вистелена *плазмалемою*. У вищих рослин клітинна стінка (оболонка) має три шари: серединна пластинка, первинна та вторинна оболонки. При поділі клітини на стадії телофази першою формується **серединна пластинка**. Вона скріплює оболонки сусідніх дочірніх клітин і складається із клейких, драглистих пектинових речовин.

Основою серединної пластинки є сітчаста структура, утворена ланцюжками пектинової кислоти (синтезується з полігалактуронової кислоти), що щільно переплітаються між собою та з молекулами геміцелюлози. З'єднання окремих молекул відбувається за рахунок утворення подвійних солей кальцію, магнію та етерифікації. За нестачі кальцію пектинові речовини ослизнюються, клітини роз'єднуються (мацерація тканин).

Первинна клітинна стінка. Клітини, що діляться чи ростуть розтягуванням, мають *первинну* клітинну оболонку (меристеми, мезофіл листка). Після закінчення росту на клітинну стінку зсередини відкладаються нові шари і виникає міцна *вторинна* оболонка.

До складу клітинної стінки входять :

1. структурні компоненти (целюлоза в рослин, хітин у грибів);
2. компоненти матриксу стінки (геміцелюлоза, пектин, білки);
3. інкрустуючі компоненти (лігнін, суберин);
4. речовини, які відкладаються на поверхні стінки (кутин, віск).

Целюлоза (полімер β -Д-глюкози), *геміцелюлоза* (полімери гексоз і пентоз) і *пектинові речовини* (похідні уронових кислот) – вуглеводні компоненти клітинних стінок. Вони адсорбують воду, зв'язують іони металів і зумовлюють катіонообмінну здатність клітинних стінок.

Крім вуглеводів, у матриксі наявні білки (ферменти, лектини, екстенсин, білкові гранули). Білок первинної стінки *екстенсин* – це глікопротеїд, подібний до колагену, виконує структурну функцію. Містить у своєму складі до 90% всього оксипроліну клітини і має важливе значення при розтягуванні клітинної стінки. Вуглеводмістні білки *лектини* забезпечують ідентифікацію та взаємодію між різними клітинами, захищають від інфекції, виконують рецепторні функції. Ферменти забезпечують розтягування стінки та вбудовування нових компонентів.

Лігнін – полімер із нерозгалуженим ланцюгом із ароматичних спиртів (кумарового, синапового) і *суберин* роблять клітинні стінки непроникними для води (ендодерма, перидерма; при здерев'янінні та скорковінні клітин). Поверхня епідермальних клітин захищена *кутином* і *восками*. Шар кутину, пронизаний полісахаридними компонентами стінки, утворює *кутикулу*.

Молекули целюлози зібрані в мікрофібрили й утримуються водневими зв'язками. Водневі зв'язки існують також між мікрофібрилами целюлози та геміцелюлози. Майже всі інші зв'язки в клітинній стінці – ковалентні: між геміцелюлозами й пектиновими речовинами, між пектиновими речовинами й білком екстенсином, між лігніном і екстенсином, лігніном і целюлозою.

Первинна клітинна стінка сягає товщини 0,1-1 мкм та складається із целюлозних *мікро-* і *макрофібрил*, занурених у матрикс. Кожна мікрофібрила має довжину 1-5 мкм, діаметр 4-10 нм. 100 молекул целюлози утворюють *міцелу*, 20 міцел – *мікрофібрилу*, а 250 мікрофібрил – *макрофібрилу*.

Первинна клітинна оболонка містить до 80% води.

Воски – складні ефіри високомолекулярних спиртів і жирних кислот, які формують довгий ланцюг ліпідних сполук.

Лігнін. За хімічним складом це група споріднених високомолекулярних полімерів. Головний будівельний блок – фенілпропановий залишок (C_6-C_3).

Кутин – основний полімер кутикули, що складається з із суміші жирних гідрокислот, поєднаних між собою ефірними зв'язками у тривимірну структуру. Кутин, разом із зануреними у нього восками, утворює кутикулу.

Суберин – побудований аналогічно кутину, але відрізняється природою жирних кислот.

Вторинна клітинна стінка. При її формуванні на первинну оболонку зсередини накладається багато вторинних шарів, вміст целюлози досягає 60%, її фібрили в кожному шарі лежать паралельно, а в сусідніх – під кутом один до одного, в матриксі з'являються різні включення – лігнін, суберин, кутин, віск тощо. Цим досягається значна міцність і твердість вторинної стінки, вона втрачає еластичність, а клітина – здатність до подальшого росту. Головний компонент жорсткої оболонки – лігнін, наявність якого типова для вторинних оболонок

клітин деревини. Лігнін скріплює целюлозні волокна й утримує їх у певному місці. Елементи ксилеми, механічні клітини склеренхіми зазнають інтенсивної лігніфікації. Суберин у поєднанні з воском спричинює окорковіння клітинної стінки, що знижує її проникність. Кутин формує кутикулярний шар назовні оболонки, завдяки чому вона стає майже непроникною.

Функції клітинної стінки. Клітинна оболонка є секреторним продуктом протопласту і виконує різноманітні функції.

Клітинна стінка здійснює захист вмісту клітин від пошкоджень і надмірної втрати води, підтримує форму (за рахунок тургору), захищає плазмалему від руйнування в разі високого гідростатичного тиску, служить важливим компонентом іонного обміну клітин та місцем транспорту речовин із клітин у клітину.

Оболонка клітин забезпечує окремим клітинам і рослині в цілому механічну міцність і опору. Вона визначає розмір, форму і стабільність клітини. Одночасно вона може залежно від умов змінювати свої розміри: стискатися чи розтягуватися. Розтягування буває зворотним (еластичним) і частково незворотним (пластичним).

Клітинна оболонка є протиінфекційним бар'єром, тому що містить білки-лектини, захисні речовини (глікопротеїни, еліситери, калозу) та ферменти (оксидази, гідролази), які знешкоджують чужорідні організми або ізолюють їх. У ній містяться ферментативно активні білки, чим зумовлена участь клітинних стінок в обмінних процесах тканин.

Особливості будови та формування клітинної стінки забезпечують одну з унікальних властивостей рослинного організму – здатність до росту розтягуванням.

Клітинна оболонка бере участь у поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин.

Стінка корневих волосків є першим бар'єром на шляху проникнення речовин з ґрунту. Основні механізми пасивного поглинання іонів – це явище адсорбції, меншою мірою – дифузія та масовий потік. Завдяки катіоно- та аніонобмінній властивостям клітинних стінок рослина формує власний поглинальний комплекс.

У результаті контакту сусідніх клітин виникає **апопласт** – єдина система клітинних стінок. По апопласту, минаючи мембранні бар'єри, переміщуються речовини.

Клітинні стінки пронизані порами, через які тягнуться *плазмодесми*. Плазмодесма – це канал, вистелений плазмалемою й заповнений цитоплазмою. Центральну частину пори займає десмотрубка, яка складається зі спіральних розміщених білкових субодиниць. Десмотрубка з'єднується з мембранами ЕС сусідніх клітин. Сукупність об'єднаних протопластів рослинного організму утворює **симпласт**.

Таким чином, зв'язки між сусідніми клітинами можуть здійснюватися через плазмалему, цитоплазму, ендоплазматичну сітку, клітинну стінку.

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

• ОРГАНИ, ТКАНИНИ ТА ФУНКЦІОНАЛЬНІ СИСТЕМИ ВИЩИХ РОСЛИН

Тіло вищих рослин побудоване з двох частин – пагона й кореня, які утворюють головну вісь рослини. До складу **пагона** входять: стебло, листки, вегетативні бруньки, квіти, плоди; **коренева система** складається з головного, бокових і додаткових коренів.

Стебло в основному виконує опорну та провідну функції. Воно має рухову активність (зона розтягування), часто служить місцем відкладання запасних речовин, у багатьох випадках є органом вегетативного розмноження (столони, вусики). У ході еволюції з'явилися численні модифікації стебла й виникли нові функції. Наприклад, підземні кореневища, бульби, цибулини виконують функції вегетативного розмноження, зберігання запасних речовин, перенесення несприятливих сезонних умов. Соковиті фотосинтезуючі стебла сукулентів являють собою пристосування до нестачі вологи. Функцію підтримання тіла виконують вусики, захисну – колючки.

Листок – спеціалізований орган повітряного живлення, який здійснює фотосинтез, газообмін і транспірацію. Листки можуть виконувати запасну функцію (сім'ядолі), захисну (колючки), опори (вусики), бути ловчим апаратом (комахоїдні рослини).

Корінь – спеціалізований орган ґрунтового живлення, служить для закріплення в ґрунті, володіє руховою активністю (зона розтягування). Корінь може мати запасну функцію (бульби, потовщення), дихальну (болотяні рослини). Виконання нових функцій призводить до виникнення коренів-підпорок, ходульних коренів, коренів-присосок (плющ), повітряних коренів (орхідеї) і т.д.

Вегетативні бруньки – це зачатки пагонів і служать для їхнього нарощування. Розрізняють апікальні, пазушні та додаткові (адвентивні – виникають на будь-якій частині з живих клітин) бруньки. Брунька складається зі стеблової й листової частин. Стеблова частина називається конусом наростання, який зусібіч покритий лусками, що являють собою зачаткові листки.

Генеративні органи забезпечують процес статевого розмноження з подальшим утворенням насіння і плодів.

Квіткові бруньки в більшості деревних рослин закладаються в рік, який передують цвітінню. Ці бруньки є зачатками квіток.

Квітка – це видозмінений нерозгалужений пагін з обмеженим ростом, пристосований до статевого розмноження з наступним утворенням насіння й плодів. Типова квітка складається із квітконіжки, квітколожа, оцвітини, андроцея, гінецея. Особливості будови квітки зумовлені, насамперед, способом її запилення.

Плід – це орган покритонасінних рослин, який утворюється після запліднення з маточки, а також іноді й з інших частин квітки внаслідок їхнього розростання й видозмінення.

Вегетативні органи забезпечують ріст пагонів та їхнє розгалуження, а генеративні – процес статевого розмноження.

Кожен із перелічених органів рослинного організму побудований з декількох типів **тканин** (*група клітин спільного походження, які виконують певну фізіологічну функцію і мають подібну морфологічну будову, що забезпечує*

найкраще виконання цієї функції). За функціональним значенням у рослин розрізняють такі типи тканин:

- твірна (меристеми);
- асиміляційна (хлоренхіма, стовбчаста, губчата паренхіма);
- запасна; покривна (епідерма, ризодерма, перидерма, ендодерма);
- видільна;
- механічна;
- провідна;
- аеренхіма.

У рослин існує декілька єдиних для всього організму **функціональних систем**, кожна з яких складається з кількох типів тканин і спеціалізованих клітин. Це системи автотрофного й ґрунтового живлення; судинно-провідна система, опірня система, рухова система, статевая система тощо.

Дихальна й видільна системи мають дифузний характер. Рослина дихає всією своєю поверхнею.

У більшості рослин відсутні спеціалізовані органи чуття. Немає в рослин і нервової системи. Передача електричних імпульсів здійснюється по провідних пучках.

Усі особливості рослинного організму пов'язані з його *способом живлення*. Автотрофний тип живлення – головна особливість рослинного організму. Він підтримується кореневим живленням. Однак частина клітин і тканин постійно чи тимчасово живляться гетеротрофно.

Основні функції рослинного організму можна представити у вигляді схеми (рис.1.).

Центральне місце в обміні речовин цілої рослини займає *транспорт речовин*. Цей транспорт здійснюється по апопласту (фаза клітинних стінок і міжклітинники), симпласту (синцитію протопластів) і, можливо, по ендопласту (безперервні цистерни ендоплазматичної сітки). Основний шлях дальнього транспорту – провідна система (ксилема й флоема). Поживні речовини при участі *дихання* використовуються для синтезу специфічних метаболітів і структур клітин. При цьому частина речовин виділяється у вакуолі або назовні. На основі *поділу, росту й диференціації* клітин здійснюється морфогенез рослин, а також процеси *розмноження*. У багатьох явищах суттєву роль відіграють *рухові реакції* рослин. *Захисні* функції рослини реалізуються за рахунок синтезу захисних речовин, частина з яких виділяється назовні, і за рахунок формування спеціальних анатомічних і морфологічних структур. Для всіх цих процесів необхідна енергія, яка з'являється при диханні.

Таким чином, вища рослина – складна біологічна система, функціональну активність якої забезпечують 10-15 органів, 3-4 десятки різних спеціалізованих тканин, декілька десятків спеціалізованих груп клітин (для порівняння: тіло гідри утворене двома типами тканин і десятьма типами клітин; черв'яка – десятьма-дванадцятьма спеціалізованими тканинами).

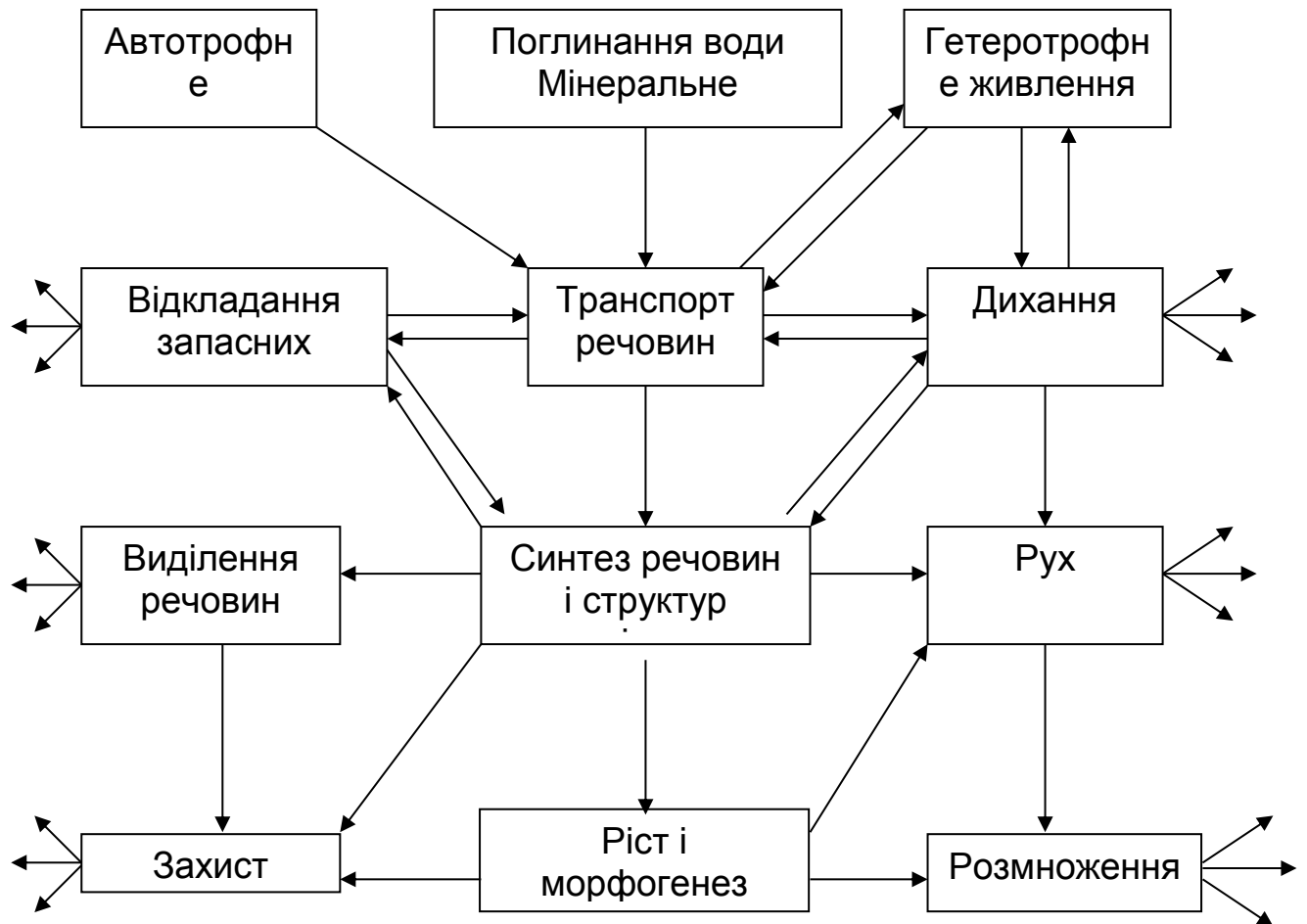


Рис. 1. Основні функції рослинного організму

СИСТЕМИ РЕГУЛЯЦІЇ ТА ІНТЕГРАЦІЇ У РОСЛИН

Складна будова рослинного організму вимагає і досконалих систем управління. Цілісність будь-якого організму забезпечується системами регуляції, управління та інтеграції. Під регуляцією звичайно розуміють підтримання значень параметрів систем у певних межах. Управління – це процес переведення системи з одного стану в інший шляхом дії на її змінні. У широкому розумінні термін "регуляція" охоплює і процеси управління. В такому значенні цей термін уживається в біології.

Регуляція забезпечує *гомеостаз* організму, тобто *підтримку параметрів внутрішнього середовища в заданих межах*, а також створює умови для його розвитку (*епігенезу*). На всіх рівнях організації гомеостаз забезпечується негативними зворотними зв'язками, епігенез – переважно позитивними зворотними зв'язками.

До складу систем регуляції та інтеграції у рослин входять: внутрішньоклітинні системи регуляції, міжклітинні системи регуляції та інтеграція регуляторних механізмів на рівні цілісного організму

• Внутрішньоклітинні системи регуляції

У ході еволюції спочатку повинні були виникнути внутрішньоклітинні системи регуляції. До них належить регуляція на рівні **ферментів (метаболічна), генетична та мембранна**. Усі ці системи тісно пов'язані між собою. Більше того, в основі всіх форм внутрішньоклітинної регуляції лежить єдиний первинний рецепторно-конформаційний принцип (молекула певної будови + специфічний фактор → зміна конфігурації → зміна функції).

Регуляція активності ферментів

Розрізняють ізотеричну та алостеричну регуляцію активності ферментів.

Ізостерична регуляція здійснюється на рівні **каталітичних** центрів:

- ферментативна активність залежить від *наявності та кількості субстрату* – закон дії мас;
- ферментативна активність залежить від *наявності та кількості самого ферменту*, а також *інгібіторів і активаторів* каталітичного центру та *продуктів реакції*.

Деякі ферменти, крім каталітичних (ізостеричних) центрів, мають також **алостеричні** → для зв'язування *алостеричних ефекторів* (регуляторів – інгібіторів чи активаторів, метаболітів, гормонів, субстратів).

Інтенсивність роботи ферментів визначається також наявністю *коферментів* (для двокомпонентних ензимів), *ко-факторів* (специфічно діючих катіонів).

Активність тих чи інших ферментів може бути пов'язана з конкуренцією за спільні субстрати і коферменти, що є одним із способів взаємодії різних метаболічних циклів.

Важливим способом регуляції ферментативної активності є *трансформація латентної форми ферменту (зимогена) в активну форму*. Це досягається шляхом

руйнування деяких ковалентних зв'язків за допомогою протеаз, відновленням дисульфідних груп, фосфорилуванням протеїнкіназами за рахунок АТФ або асоціацією неактивних субодиниць.

Є й інші способи зміни ферментативної активності. Це: різна компартментація ферментів, субстратів, речовин-регуляторів; зміна значення рН середовища, іонного складу, зміна інших фізико-хімічних умов середовища; руйнування ферментів протеазами.

Генетична система регуляції

Генетична система керування внутрішньоклітинними процесами забезпечується регуляцією на рівні реплікації, транскрипції, процесингу і трансляції. Молекулярні механізми впливу тут такі ж, як і при регуляції активності ферментів (кількість та співвідношення компонентів, рН, іонний склад, модифікація молекул, інгібітори тощо), але насиченість і складність регуляторних сіток значно зростає.

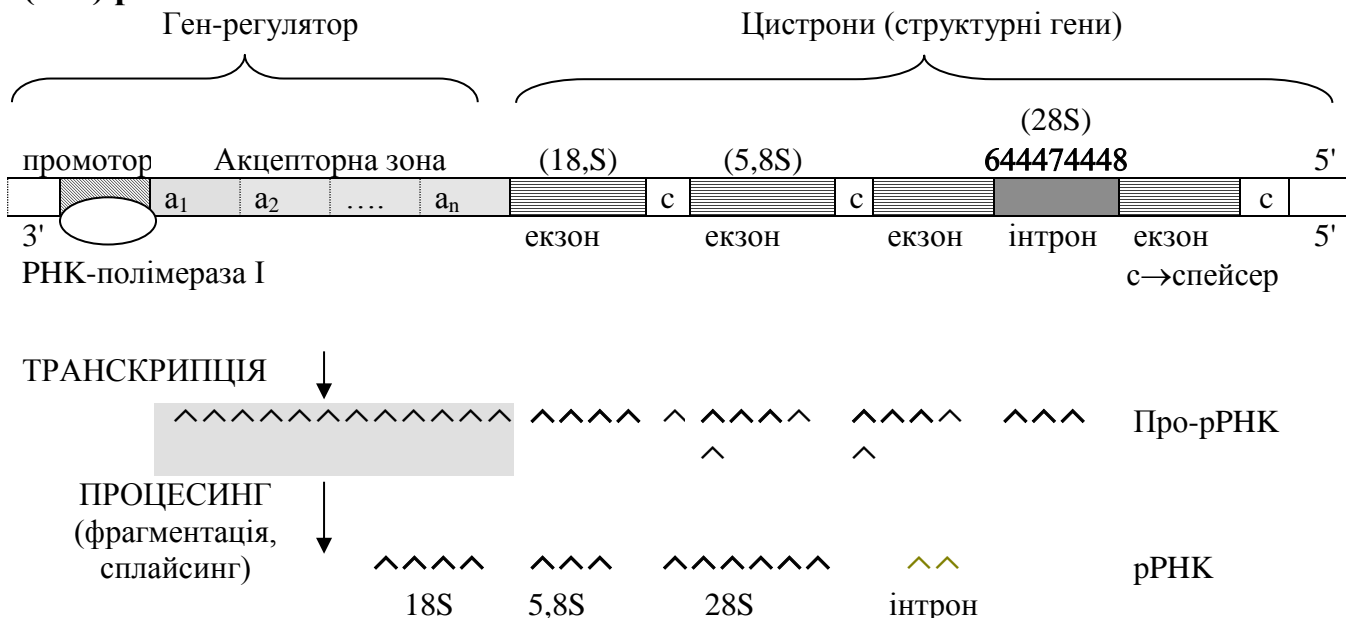
Роль генів → зберігання та передача інформації. Інформація записується й зберігається в структурі хромосомної ДНК у вигляді триплетного нуклеотидного коду. Передача інформації здійснюється шляхом: транскрипції → трансляції → процесингу (модифікація біополімерів). ⇒ У результаті утворюється активний білок, який виконує різноманітні функції: *каталітичні (ферменти); рухові (скоротливі білки); транспортні (насоси, переносники); рецепторні (хемо-, фото-, механорецептори); регуляторні (білки активатори, інгібітори, репресори); захисні (лектини) та ін.*

Усі ці функції білків є важливими механізмами керування біохімічними та фізіологічними процесами, які відбуваються в клітині та цілому організмі.

Регуляція на рівні транскрипції та післятранскрипційного процесингу

Для отримання в певний момент конкретної інформації зі структур хромосом у клітині існує складна система регуляції, не всі механізми якої у даний час відомі.

Схема організації ділянки ядерцевої ДНК, яка кодує синтез 18S, 5,8S і 25S (28S) рРНК



Гени, які кодують білки, складаються з гена-регулятора (промотор + акцепторна зона) та структурних генів (цистронів).

РНК-полімераза I, яка здійснює транскрипцію генів, приєднується до промотора (ділянка ініціації транскрипції) лише після того, як усі ділянки акцепторної зони будуть активовані відповідними ефекторами – фітогормонами, метаболітами та іншими речовинами. Весь процес регулюється шляхом впливу на стан РНК-полімерази (ферментативна регуляція) та на ген-регулятор (ефекторами), а також наявністю і кількістю всіх інших компонентів транскрипції.

Структурні гени (цистри) розділені спейсерами (прокладками). В генах, крім кодуючих ділянок (екзонів), можуть бути некодуючі ділянки (інтрони). Часто блоки структурних генів у ядерцевій ДНК, слідуючи один за одним, багатократно повторюються. Тандемна організація структурних генів у еукаріот характерна для ділянок ДНК, які кодують рРНК, тРНК і білки-гістони.

В результаті “перепишування” (транскрипції) структурних генів синтезується про-мРНК. Зрілі мРНК утворюються в ході процесингу про-мРНК в результаті її фрагментації, виділення ділянок, що відповідають спейсерам, а також завдяки сплайсингу (вирізання інтрону й об'єднання 2-х частин мРНК).

Інтронна структура не характерна для рибосомальних генів, однак вона представлена в генах хлоропластів, мітохондрій, нижчих грибів і у деяких інших еукаріот. Усі вищеописані процеси ферментативні й мають складну систему регуляції.

Крім того, існує декілька гіпотез про **механізми посттранскрипційної регуляції експресії генів мРНК**.

Згідно з однією в ядерній ДНК існують інтеграційні регуляторні гени з численними повторами. Якщо в нуклеоплазмі у великій кількості з'являються *транскрипти* з певних регуляторних генів, то утворюються *комплементарні асоціати* з відповідними про-мРНК. У результаті прискорюється процесинг про-мРНК і активовані таким чином мРНК починають функціонувати. При цьому також різко зростає швидкість їх зчитування з відповідних структурних генів.

Ефектори (Еф, сигнали), які поступають до ядра з цитоплазми, індукують вибірккову експресію інтеграційних регуляторних генів. Еф₁, наприклад, фітогормон, взаємодіючи зі своїм рецепторним білком (РБ₁), індукує транскрипцію певного інтеграційного регуляторного гена з численними повторами *a...a*. Про-РНК із цього регуляторного гена піддається процесингу й утворюються регуляторні транскрипти. Вони, у свою чергу, утворюють комплементарні асоціати з про-мРНК₁, індукуючи швидше новоутворення й активацію цієї мРНК₁.

На відміну від мРНК₁, зчитування й активація мРНК₂, наприклад, залежать від одночасної наявності двох ефекторів – Еф₁ і Еф₂. Це можуть бути гормони різних класів або метаболіти. Таким чином, синтез мРНК₂ – приклад генетичної індукції, яка знаходиться під подвійним контролем.

Так, синтез нітратредуктази в рослинах можна індукуватися нітратом (субстратна індукція) і цитокініном; до того ж кінцевий продукт відновлення нітрату – амоній – блокує розвиток нітрат-редуктазної активності.

Регуляція на рівні трансляції

Механізм трансляції набагато складніший від процесів транскрипції. В той час, як транскрипцію забезпечують десятки білків, то трансляцію – сотні. Лише в рибосомах еукаріот їх 70-100, при цьому рРНК відіграють роль каркаса для самовкладання цих білків. Регуляторні сітки тут насиченіші, а механізми – складніші. Інтенсивність і спрямованість трансляції залежать від:

- 1) концентрації інформаційних РНК (мРНК), рівень яких визначається їх синтезом, транспортом, зберіганням, активацією й розпадом;
- 2) наявності всіх компонентів апарату трансляції – рибосом, тРНК, амінокислот, АТФ, ГТФ, синтетаз, регуляторних білків.
- 3) фізико-хімічних умов (рН, іони, температура та ін.).

Мембранна регуляція

Мембранна регуляція здійснюється завдяки змінам у мембранному транспорті, зв'язуванню чи вивільненню ферментів, регуляторних білків, тобто шляхом зміни активності функціональних білків.

Усі функції мембран (транспортна, осмотична, енергетична та ін.) одночасно є і різними сторонами регуляторного механізму внутрішньоклітинного обміну речовин. Особливе значення у цих механізмах має система мембранних хемо-, фото- і механорецепторів, які дозволяють клітині змінювати властивості мембран, а отже, обмін речовин у залежності від змін оточуючого середовища.

В основі мембранної регуляції знаходиться той стан динамічної нерівноваги, який підтримується в кожній клітині на певному стаціонарному рівні завдяки роботі іонних насосів, локалізованих у мембранах. Особливу роль відіграють протонні помпи, які функціонують на базі мембранних H^+ -АТФ-аз або редоксланціогів, створюючи електрохімічний потенціал іонів H^+ ($\Delta\mu H^+$). Значення мембранного потенціалу на плазмалемі сягає 100-200 мВ, причому внутрішня поверхня мембрани має від'ємний заряд. Енергія даного потенціалу використовується для поглинання клітиною катіонів, аніонів, цукрів та інших сполук.

Підтримка на стаціонарному рівні значення мембранного потенціалу є найважливішою складовою частиною гомеостазу. При зниженні мембранного потенціалу на плазмалемі його величина відновлюється внаслідок відкриття калієвих каналів і виходу іонів K^+ або активацією протонного насосу.

Мембранна регуляція має вирішальний вплив на зміну концентрацій внутрішньоклітинного **кальцію**. Останній входить до клітини за електрохімічним градієнтом через кальцієві канали, а викачується з участю Ca^{2+} -АТФ-ази або шляхом антипорту з іонами водню. Кальцій може акумулюватися у вакуолях, в ендоплазматичному ретикулумі та звільнятися з них. Його концентрація в цитоплазмі підтримується на досить низькому рівні ($10^{-7}M$). Незначне підвищення його концентрації (до $10^{-6}M$) впливає на активність Ca^{2+} -залежних протеїніназ, фосфорилювання білків, рух цитоплазми, стан цитоскелету, секреторну, мітотичну активність та інше. Кальцій регулює всі ці процеси через зв'язок із *кальмодуліном* та іншими кальцій-утримуючими білками.

Крім того, в рослинних клітинах, як й у тварин, у ролі регуляторної системи функціонує **фосфоінозитольний цикл**, який шляхом звільнення Ca^{2+} та активації в плазмалемі протеїнкінази С фосфорилує білки іонних каналів, регулюючи їхню роботу.

Зовсім недавно (Kaufman, 1994) виявлено, що в мембранній регуляції у вищих рослин значну роль відіграють **ГТФ-зв'язуючі сигнальні білки**. Це так звані великі ГТФ-зв'язуючі регуляторні протеїни та малі G-протеїни. Великі G-протеїни складаються із трьох (α , β , γ) субодиниць, але взаємодіють лише з одним рецептором та однією ефекторною системою. Вважають, що вони передають сигнали від семисегментних трансмембранних рецепторів до таких специфічних клітинно-ефекторних систем, як **аденілциклазна**. Відомо, що аденілциклазна система є універсальним механізмом передачі зовнішніх сигналів та їх реалізації на молекулярному рівні в еукаріот.

Малі G-протеїни є мономерами з молекулярною масою між 20 і 30 кДа. Виявлено три підкласи малих G-протеїнів із різноманітними регуляторними функціями — від транспортування білків, везикул до регуляції клітинного циклу, росту клітин, їх диференціації, організації мікрофіламентних структур цитоскелету.

За участю мембран відбувається:

- *контактна* регуляція ферментативної активності (стосується фіксованих ензимів на мембранах ендоплазматичного ретикулуму, АГ і т.д.);
- *дистанційна* регуляція ферментативної активності (доставка субстратів, коферментів, продуктів реакції у везикулах, зсуви іонні, рН та ін. процеси, що відбуваються з участю мембран). Так, мембрани регулюють вміст іонів кальцію в різних компартментах клітини, а Ca^{2+} + регуляторний білок кальмодулін зумовлюють активацію протеїнкінази, яка фосфорилує різні білки, змінюючи їхню функціональну активність.

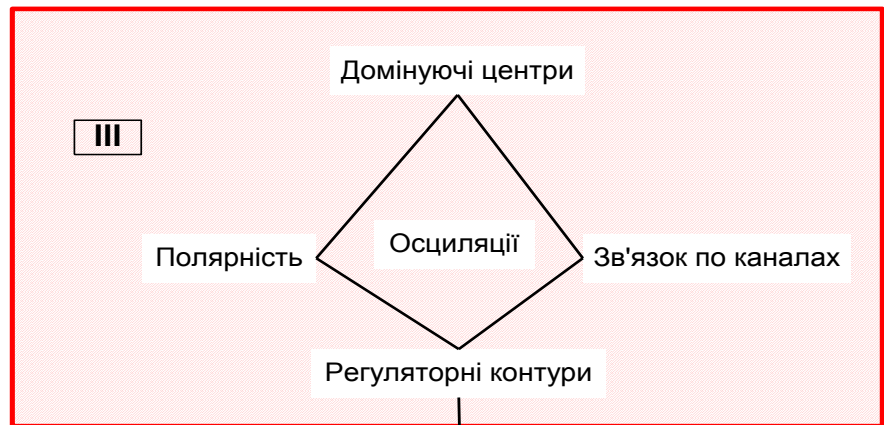
Мембранна регуляція генної активності на рівні реплікації, транскрипції, процесингу і трансляції здійснюється:

- *контактним* способом \Rightarrow у результаті наявності функціонально-активної подвійної ядерної оболонки та існування зв'язків хромосом із мембранами (просторова організація хромосомного апарату в нуклеоплазмі) і зв'язків рибосом із мембранами (гранулярний ЕР);
- *дистанційним* способом \Rightarrow транспорт попередників синтезу ДНК, РНК, ферментів, регуляторних білків і т.д. за допомогою мембран; зміна іонних потенціалів та рН у міжмембранних просторах (зростання іонної сили до 0,4 моль/л, наявність Mn^{2+} і рН 7,5 активують РНК-полімераза II, яка синтезує мРНК; а при низькій іонній силі, наявності Mg^{2+} та рН 8,5 активується РНК-полімераза I, яка відповідає за синтез рРНК); (для ініціації трансляції сприятлива низька концентрація іонів K^+ і рН 7,5, а для подальшого процесу елонгації поліпептиду в рибосомальному комплексі — підвищена концентрація K^+ і рН 8,4).

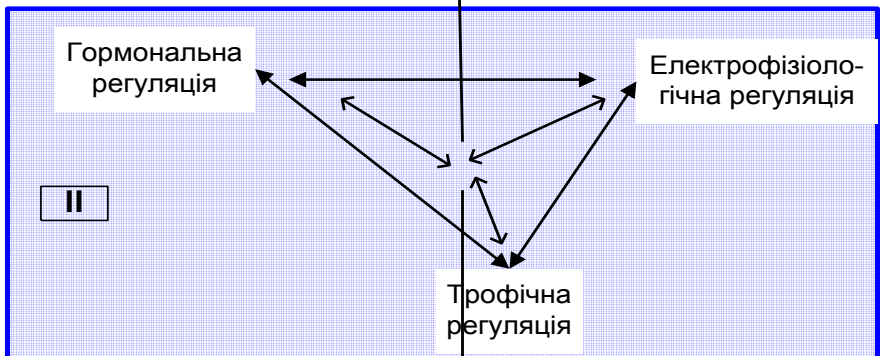
Існує думка, що зсуви в іонному гомеостазі клітин у відповідь на зовнішні впливи служать первинним внутрішньоклітинним індуктором процесів мітозу та диференційної активності генів.

Ієрархія систем регуляції у багатоклітинних рослин

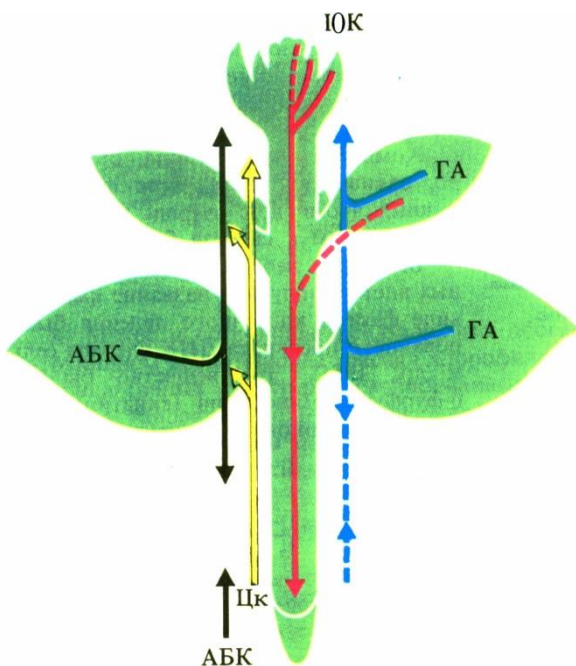
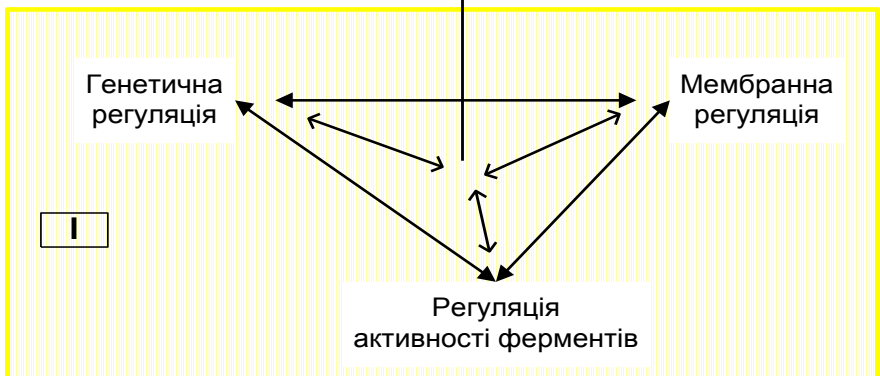
III - Організмівий рівень інтеграції



II - Міжклітинна регуляція



I - Внутрішньоклітинна регуляція



Основні ділянки синтезу фітогормонів і напрямок їх транспортування у рослин

• Міжклітинні системи регуляції

Трофічна регуляція

Важливою складовою частиною забезпечення цілісності рослинного організму, регуляції його гомеостазу є трофічні взаємодії між різними частинами рослини. *Взаємодія з допомогою поживних речовин – найпростіший взаємозв'язок між клітинами, тканинами та органами.* Як відомо, система живлення у рослин двокомпонентна: повітряне живлення здійснюється в основному листками, а поглинання води і мінеральних речовин – корінням. Рослинний корінь та інші гетеротрофні органи залежать від надходження речовин-асимілятів, котрі утворилися в листках у процесі фотосинтезу (цукор, вітаміни, нікотин і т.п.). У свою чергу надземні частини мають потребу в мінеральних речовинах та воді, які поглинаються з ґрунту коренем.

Зсуви у вмісті різних елементів живлення впливають на обмін речовин, фізіологічні та морфогенетичні процеси у рослин. Однак *трофічна регуляція носить швидше кількісний, ніж якісний, характер.* При голодуванні у рослин, як правило, розвиток продовжується відповідно до внутрішніх закономірностей, але у них формуються органи меншого розміру і зменшується кількість листків, плодів, насіння. При цьому кінцева величина насіння залишається в нормі.

Гормональна система регуляції

Фітогормони – сполуки, із допомогою яких здійснюється взаємодія клітин, тканин та органів і котрі в незначних кількостях необхідні для запуску та регуляції фізіологічних і морфогенетичних програм.

Гормони рослин – порівняно низькомолекулярні органічні речовини (Mr 28-346). Вони утворюються в різних тканинах та органах і діють у дуже низьких концентраціях (порядку 10^{-12} - 10^{-5} моль/л). Уперше їх виявили Ч.Дарвін (1881) та Г.Фітting (1910).

Великий вклад у розвиток гормонального напрямку щодо фізіології рослин вніс український фітофізіолог М.Г.Холодний. 1918 року він висловлює думку про те, що верхівки кореня, стебла, молоді листки є органами внутрішньої секреції, які виділяють до зони росту речовини гормонального характеру. Згодом М.Г.Холодний створив фітогормональну теорію тропізмів (теорія Холодного-Вента).

Досліджуючи причини рухів, кореляцій, переходу рослин від спокою до активного росту він дійшов висновку, що каталізаторами та регуляторами ростових і морфогенетичних процесів виступають гормони, вітаміни, ферменти. У 1939 році вийшла монографія вченого “Фітогормони”, яка мала надзвичайно глибокий вплив на подальший розвиток досліджень із фітогормонології, фізіології росту. Надалі ці напрямки розвивали К.Ситник, Л.Мусатенко, Т.Богданова (1978). Слід зауважити, що фітогормональна система менш спеціалізована порівняно з ендокринною системою тваринних організмів. У рослині для запуску чи виключення будь-яких морфогенетичних та фізіологічних програм використовуються ті самі гормони, тільки в різних співвідношеннях.

Встановлено, що у вищих рослин міститься кілька важливих класів гормонів: індоліл-3-оцтова кислота (**ауксин**) – ІОК, **цитокиніни** (ЦК), **гібереліни** (ГА),

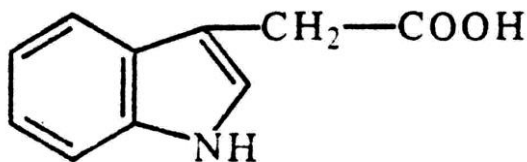
етилен (Ет), абсцизини (АБК). Останнім часом до них зараховують і **брасини** (брасиностероїди), **жасмонову кислоту**, а також фенольні інгібітори росту (ФІ) негормональної природи.

Умовно перші три групи (ауксини, гібереліни та цитокініни) і частково брасини можна вважати речовинами стимулюючої дії, тоді як абсцизову кислоту, етилен і жасмонову кислоту – інгібіторами. Гібереліни та цитокініни трапляються у вигляді споріднених, подібно діючих груп молекул, тоді як інші – у природі представлені лише однією сполукою. В цілому, ріст і розвиток будь-якої тканини зумовлений наявністю всіх цих речовин, які синтезуються в різних частинах рослини.

Ауксини (ІОК)

Перші з фітогормонів, які були досліджені, – це ауксини – речовини індольної природи. Природний ауксин було ідентифіковано в 1934 р. у лабораторії Ф.Кегля як індоліл-3-оцтову кислоту з верхівок колеоптилей злаків. Тепер відомо багато синтетичних препаратів, які стимулюють ріст подібно до індолілоцтової кислоти (*індолілпіровиноградна, хлорфеноксіоцтова, 2,4-дихлорфеноксіоцтова кислоти* та ін.). Вони дешевші і часто активніші, адже в рослин немає ферментів для їх розщеплення.

ІОК широко поширена в рослинному світі, у представників прокаріот і грибів. У вищих рослин її найбільше у бруньках та листках, що розвиваються, в активному камбії, в насінні, що формується, у пилку. В цілій рослині ауксину найбільше на верхівці головного пагону.



ІОК

Попередники ауксину – триптофан і триптамін. ІОК може також вивільнятися зі зв'язаного стану (із глікозидів, комплексів із білками чи амінокислотами). Різні похідні індолу є попередниками ауксину, вони можуть у рослині перетворюватися на ІОК.

Транспорт ІОК паренхімними та камбіальними тканинами йде полярно із швидкістю 10-15 мм/год від верхівки до кореня. У стеблі рух відбувається провідними пучками. Механізм полярного транспорту такий. В апікальний кінець клітини гормон проникає пасивно разом з іонами H^+ ; а в базальному кінці активно секретується через клітинну мембрану. В листках ауксин пересувається по флоємі. Цей рух не є полярним, він збігається з транспортуванням вуглеводів.

Інгібітори транспорту → нафтілфаламінова кислота, морфактин.

Фізіологічна дія ауксину. Ауксин різноманітно впливає на рослину, залежно від етапу онтогенезу, виду рослин і, особливо, типу тканини. У високих концентраціях він токсичний. Гербіцид 2,4-Д – синтетичний ауксин для боротьби з бур'янами.

Найбільш виражений ефект ауксину виявляється в стимуляції росту розтягуванням. Ауксин активує поділ і розтягування клітин, необхідний для

формування провідних пучків і коренів, сприяє розростанню опліддя. Перше практичне застосування ауксину базувалося на його здатності стимулювати утворення корінців у живців.

Тканини, багаті на ауксин, володіють атрагуючою властивістю (притягування поживних речовин). У багатьох випадках обробка гормоном затримує процеси старіння тканин та органів. Ауксин зумовлює явне апикальне домінування. Він здатний затримати розпускання бічних бруньок та опадання листків і плодів. Застосовуючи ауксини у виробництві, можна регулювати листопад, опадання плодів, квіток. Ауксини впливають на в'язкість протоплазми, посилюють поглинання води багатьма тканинами (наприклад, паренхімою бульб картоплі). Гормон відіграє головну роль у ростових рухах – тропізмах і настіях.

Молекулярні механізми дії. Проникаючи до клітин, ІОК зв'язується зі спеціальними рецепторами, діючи на функціональну активність мембран, полірибосом і роботу ядерного апарату. У плазмалемі ауксин індукує роботу H^+ -помпи, в результаті чого матрикс клітинних стінок закислюється. Це призводить до посилення активності кислих гідролаз і розм'якшення клітинних стінок, що є необхідною умовою для росту клітин розтягуванням. Ймовірно, існують два типи впливу ауксину на фазу розтягування. Перший, короткочасний, зумовлюється “кислим ростом”, а потім спостерігається довготривалий вплив, пов'язаний з регуляцією експресії щонайменше 10-ти специфічних генів, які відповідають за процеси росту.

Майже всі тканини можуть розщеплювати ауксин із допомогою ІОК-оксидази. Фермент окиснює ІОК там, де вона більше не потрібна. Також велике значення має руйнування гормону на світлі (фотоокиснення).

Цитокініни

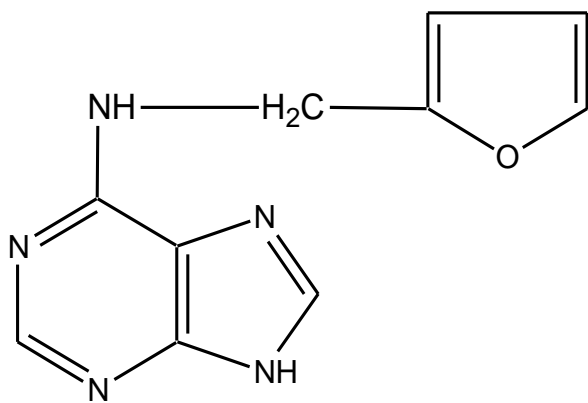
Речовини, необхідні для індукції поділу рослинних клітин, отримали назву цитокінінів. Відкриття цитокінінів пов'язане з дослідженнями культури тканин. У 50-х роках було виявлено, що клітини калусу в стерильній культурі на поживному середовищі через певний проміжок часу перестають ділитися. Згодом було виділено речовину, яка викликала поділ клітин. Її назвали *кінетином*. Дещо пізніше з недозрілих зернівок кукурудзи був виділений природний цитокінін – *зеатин*, який вважають найактивнішим природним гормоном цієї групи.

У даний час цитокініни виявлені у мікроорганізмах, водоростях, усіх вищих рослинах. Вони містяться в різних тканинах, зокрема, у ксилемному соці, верхівках коренів, проростаючому насінні, пухлинах корончатих галів, бульбочках бобових. Найбільше їх у плодах та насінні на початкових етапах формування і в меристематично активних ділянках. Цитокініни входять до складу всіх видів тРНК, але ці тРНК гормональною активністю не володіють.

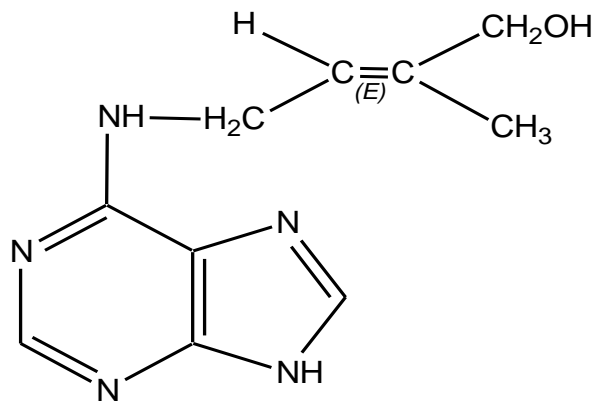
Основне місце синтезу цитокінінів у вегетуючих рослинах – *апикальні меристеми коренів*. З коренів цитокініни транспортуються до надземних органів по ксилемі. Цитокініни для тРНК синтезуються кожною живою клітиною.

Усі природні цитокініни – похідні ізопентеніладеніну. Вони синтезуються шляхом конденсації аденозин-5-монофосфату і Δ^2 -ізопентенілпірофосфату. Зв'язані цитокініни у вигляді риботидів, рибозидів і глюкозидів є транспортними й запасними формами.

Фізіологічна дія. Цитокиніни індують поділ клітин, однак лише за наявності ауксину. Обробка рослин цитокинінами разом з ауксинами змушує диференційовані клітини знову перейти до ділення. В культурі калусної тканини цитокиніни при підвищених концентраціях (0,5-1,0 мг/л) індують утворення бруньок та пагонів.



кінетин



зеатин

Усі фізіологічні ефекти, зумовлені дією цитокинінів, умовно можна поділити на дві групи: 1) стимуляція поділу клітин та їх диференціювання, 2) затримка процесів старіння.

Вони діють як специфічні стимулятори мітозу, відіграють істотну роль у процесах диференціювання клітин та органогенезу. В основі ростових ефектів цитокинінів лежить процес прискореного клітинного поділу, пов'язаний з посиленням синтезом ДНК. Вони індують утворення бруньок, їх розпускання, проростання насіння.

Під впливом цитокинінів відбувається загальна стимуляція обміну речовин, насамперед, синтезу ДНК і білків. Цитокиніни затримують старіння, тому що вони сприяють підтримці певного рівня білків та нуклеїнових кислот, а також шляхом збереження цілісності клітинних мембран.

Цитокиніни необхідні для нормального розвитку листків і для підтримання їх атрагуючої властивості. Вони запобігають розпаду хлорофілу, впливають на структуру хлоропластів, підвищують інтенсивність фотосинтезу, фотофосфорилування, активують рибулозодифосфаткарбоксилазу.

На молекулярному рівні цитокиніни в комплексі з регуляторними білками посилюють активність РНК-полімерази і матричну активність хроматину; при цьому збільшується кількість полірибосом і активується синтез білка, зокрема, нітратредуктази. Є дані про дію цитокинінів на транспорт K^+ , H^+ і Ca^{2+} .

Гібереліни

Відкриття даної групи фітогормонів пов'язане з вивченням хвороби рису, яка виявлялась у сильному видовженні стебла й листків (Є.Курсава, 1926). Згодом була виділена речовина, яка спричиняла витягування пагонів (Т.Ябута, 1938). Її назвали гібереліном.

У даний час виявлено близько 90 гіберелінів кислої та нейтральної природи. Для них уведено шифр ГА. Згідно з цим шифром гіберелова кислота, що є третім відкритим гібереліном, позначається, як GA_3 .

Гібереліни – численна група сполук класу тетрациклічних дитерпеноїдів, складної групи рослинних вторинних метаболітів, близьких до ліпідів. Це слабкі карбонові кислоти, які мають “гіберелановий” скелет.

Гібереліни виявлені у грибах, водоростях і вищих рослах. Найбільша їх кількість міститься в недозрілому насінні. Різні етапи онтогенезу рослин можуть характеризуватися неоднаковим вмістом та набором гіберелінів. Синтезуються головним чином у листках, а також у коренях. Світло стимулює утворення гіберелінів. Транспортування відбувається пасивно з ксилемним та флоемним током.

Як і всі поліізопренові сполуки, гібереліни синтезуються з ацетил-СоА через мевалонову кислоту і геранілгераніол. Зв'язані у вигляді глікозидів, гібереліни є запасною й транспортною формами.

Фізіологічна дія. Вплив гіберелінів на рослини найхарактерніше виявляється у видовженні стебла, зокрема, у стимуляції росту стебла при обробці карликових мутантів кукурудзи. Гормони помітно посилюють витягування пагонів і в нормальних рослин (~ на 30-50%). Через це гіберелін вважають *гормоном росту стебла*. Місця дії гіберелінів – *апикальні та інтеркалярні меристеми*, де під впливом цього фітогормону активується в основному розтягування, а не поділ клітин.

Яскравий прояв дії цих гормонів – *стимуляція стрілкування, а також цвітіння в рослин довгого дня в умовах короткого дня*; у рослин же короткого дня гіберелін може викликати протилежну реакцію щодо цвітіння. Гібереліни стимулюють цвітіння у багатьох видів рослин. Екзогенно внесений гіберелін знімає у дворічних рослин необхідність у яровизації. Це не стосується тих дворічників, які формують стебло вже в перший рік вегетації.

Гібереліни не стимулюють ріст кореня, а в підвищених концентраціях погіршують його стан. Як правило, вони не потрібні в культурі тканини. Обробіток гіберелінами виводить насіння й бульби деяких рослин зі *стану спокою*. Гіберелова кислота викликає *партенокарпію*.

Припускають наявність двох шляхів контролю гіберелінами специфічних фізіологічних процесів: по-перше, через синтез гормону з наступною ініціацією гіберелінзалежного процесу; по-друге, в результаті взаємоперетворення великої кількості подібних за структурою, але різних за своєю активністю гіберелінів. Це дає змогу рослині легко керувати різноманітними процесами метаболізму, перетворюючи активний ГА в неактивний і навпаки.

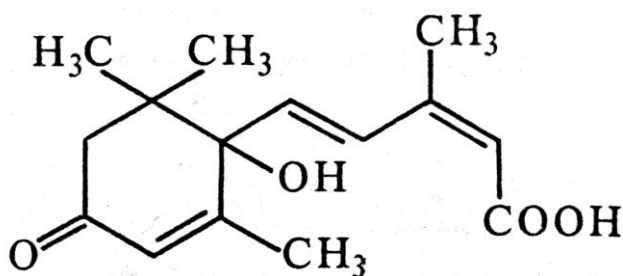
Молекулярні механізми дії. Виявлена активуюча дія гіберелінів на синтез НК і білків. Як й інші фітогормони, у клітині гібереліни перш за все реагують із специфічним регуляторним білком. Вони активують ферменти, які відповідають за синтез фосфоліпідів мембран та утворення гранулярного ЕР і секрецію ферментів.

Попередні дані також свідчать про те, що гіберелін індукує розтягування клітин завдяки підкисленню клітинних стінок аналогічно до того, як це робить ауксин. Причому, як виявилось, чутливі до ГА клітини не реагують на ауксин.

Абсцизини

Для того, щоб вижити у змінних умовах навколишнього середовища, рослина повинна мати здатність у потрібний час гальмувати або стимулювати ті чи інші фізіологічні процеси. Згадаємо перехід рослинного організму до літнього спокою, підготовку до зими чи, навпаки, до пробудження навесні. Без сумніву, в цих процесах значну роль відіграють фітогормони, зокрема, абсцизова кислота (АБК). Відкриття АБК було пов'язане з вивченням двох явищ – опадання листків і плодів та стану спокою бруньок. У 1961 році із сухих коробочок бавовнику, а в 1963 – зі старих листків берези було виділено речовину, яка гальмувала ріст і переводила бруньки до стану спокою. Її назвали абсцизовою кислотою, а згодом визначили молекулярну будову (Окума, Корнфорт, 1963).

Абсцизова кислота є сесквітерпеном ($C_{15}H_{20}O_4$) і має таку структуру:



АБК виявлена у папоротеподібних, голонасінних та покритонасінних. У водоростей та мохів її функцію виконує *лунуларова* кислота, а у грибів та бактерій її немає. АБК багато у старих листках, зрілих плодах, бруньках та насінні у стані спокою.

Абсцизини синтезуються переважно в листках (у пластидах), у плодах, що дозрівають, та в кореновому чохлаку. Синтез відбувається двома шляхами:

- 1) із мевалонової кислоти через ізопентилпірофосфат і геранілпірофосфат;
- 2) шляхом розпаду каротиноїдів через ксантоксин до АБК.

Зв'язана форма АБК – це складний ефір абсцизової кислоти з Д-глюкозою. Рух АБК в рослинах здійснюється як у базипетальному, так і в акропетальному напрямках у складі ксилемного й флоемного току.

Фізіологічна дія. У більшості випадків АБК *гальмує ріст* рослини. Вона виступає антагоністом ІОК, ЦК і ГА. У деяких випадках виступає як активатор (розвиток партенокарпічних плодів, видовження гіпокотилей, утворення коренів у живців і т.д.).

АБК – сильний *інгібітор проростання* насіння та росту бруньок і накопичується при переході рослин чи органів до *стану фізіологічного спокою*; призводить до утворення розмежувального шару у черешках листків та плодоніжках, прискорюючи опадання листя та плодів. АБК прискорює *старіння*, спричиняючи розпад НК, білків, хлорофілу.

Важливою функцією АБК є участь у *механізмах стресу*. Абсцизова кислота швидко нагромаджується в тканинах за дії несприятливих факторів, особливо у випадку нестачі води, викликаючи закривання продохів і зменшення транспірації. АБК бере участь у формуванні та прояві *реакції кореня на гравітацію*. Корінь росте вниз під впливом сили тяжіння. В механізмі явища геотропізму значну роль відіграє абсцизова кислота, яка при горизонтальному рості кореня

транспортується в нижню частину, де й затримує ріст. Відповідно верхня частина росте, зумовлюючи вигин кореня вниз.

Крім того, АБК необхідна для *утворення бульб*, екзогенне введення її зумовлює прискорення *дозрівання* плодів (виноград, полуниці, томати, яблука).

Таким чином, абсцизова кислота затримує ростові процеси в усіх їх проявах. Вона контролює перехід до стану спокою, старіння листків, дозрівання плодів, бере участь у бульбоутворенні, явищах геотропізму, є гормоном стресу, інгібітором проростання насіння, бульб, росту бруньок.

Механізм дії АБК на молекулярному рівні невідомий. Вважають, що вона блокує деякі етапи процесу транскрипції, трансляції, гальмує активність H^+ -помпи, змінює проникність мембран для іонів, що може спричинити різні наслідки. Важливою функцією АБК є активація експресії генів, що кодують захисні білки.

У практиці АБК використовують для обприскування плодових дерев у кінці вегетації з метою прискорення дозрівання й скорочення термінів збирання врожаю. Вміст абсцизової кислоти, особливості її деградації можуть бути важливим критерієм у селекції рослин стосовно посухостійкості. Розкриття механізмів інгібіторної дії АБК позитивно вплине на пошук екологічно безпечних, не фітотоксичних інгібіторів, ретардантів та інших синтетичних регуляторів росту у рослин.

Етилен

Газ етилен (етен, $CH_2=CH_2$) у низьких концентраціях (0,04-1,0 мкл/л) виявляє сильну морфогенну дію на рослини. Вперше фізіологічний ефект етилену описав Д.Нелюбов (1901), який виявив, що в етиологованих проростках газ викликає "потрійну реакцію" стебла: гальмування росту, потовщення і горизонтальну орієнтацію. Викликані етиленом зміни в рості не носять постійного характеру. Якщо етилен видаляли з атмосфери, то нормальний ріст відновлювався. Пізніше виявилося, що етилен прискорює дозрівання плодів (Ф.Денні, 1924). Однак майже всі вважали, що він є компонентом забруднення середовища. І лише 1934 року О.Гейну вдалося встановити, що етилен продукує сама рослина.

Етилен утворюється деякими бактеріями, грибами й вищими рослинами. Практично всі тканини покритонасінних здатні утворювати етилен. Найбільш активно це відбувається при пораненні або в стресових умовах. Найбільше його в листках, що старіють, та в плодах, котрі досягають. Виділення етилену гальмується браком кисню і може регулюватися світлом.

У вищих рослин етилен синтезується з *метіоніну* через *S-аденозилметіонін* та *аміноциклопропанкарбонову* кислоту. Остання є і транспортною формою та разом із етиленом, що добре розчинний у воді, переміщується з транспіраційним током. Однак вважають, що місце дії етилену наближене до того місця, де він синтезується, тому немає потреби в його транспортуванні. Концентрація етилену залежить від швидкості синтезу. В утворенні етилену бере участь низка ферментів, які активуються при дозріванні, в умовах стресу, а також ауксином і власне етиленом. Газ вільно дифундує через міжклітинний простір до оточуючого середовища.

Фізіологічна дія. Етилен *гальмує* подовження паростків; у дводольних *зупиняє ріст листків*; викликає затримку мітозу. Усі явища знімаються підвищеною

концентрацією CO_2 . Обробка етиленом *індукує утворення коренів* на стеблі; викликає *епінастію* (опускання) листків. У багатьох видів *прискорює проростання пилку, насіння, бульб, цибулин*. Та найефективнішим проявом дії етилену є регуляція процесів *дозрівання плодів*.

Дозрівання плодів – досить складний процес, який супроводжується посиленням інтенсивності дихання, розпадом багатьох сполук, розм'якшенням тканин, зміною їх забарвлення, запаху тощо. Встановлено, що плоди в період дозрівання синтезують етилен, який і регулює всі ці процеси. Етилен підвищує проникність клітинних мембран, що забезпечує можливість контакту ферментів та субстратів, підвищує інтенсивність синтезу білків, необхідних для процесу дозрівання.

Етилен — летючий фітогормон, тому може впливати на ріст сусідніх рослин. Гормон *гальмує полярний транспорт* ауксину, і саме з цим пов'язують здатність його посилювати процеси *старіння, опадання листків та плодів, усувати апікальне домінування*.

Роль його в *опаданні листків, плодів* пояснюється тим, що етилен спричинює розростання клітин розмежувальної (відокремлювальної) зони в основі черешка чи квітконіжки. Ці клітини набувають здатності синтезувати та виділяти ферменти, які руйнують клітинні стінки, — целюлазу, пектиназу. Ферменти атакують клітинні стінки, руйнують їх, рухаючись по клітинах розмежувальної зони. Зв'язок між клітинами переривається, що призводить на кінцевому етапі до опадання листя.

Різко зростає кількість етилену при *стресах і пошкодженнях* тканин. Вважають, що етилен може виконувати роль тригера — пускового механізму адаптивних реакцій при дії багатьох стресових факторів, наприклад при дефіциті кисню, інфекційних хворобах рослин тощо.

Є дані, що етилен відіграє важливу роль у *детермінації статі* у дводольних рослин. Так, у гарбузових він збільшує кількість жіночих квіток. На огірках було виявлено, що жіночі бруньки виділяють значно більше етилену, ніж чоловічі.

Таким чином, етилен гальмує ріст, прискорює старіння клітин, дозрівання і опадання плодів, формування розмежувального шару в черешках листків і плодоніжках, є гормоном стресу, бере участь у детермінації статі, прискорює проростання пилку та насіння.

Механізм дії етилену на молекулярному рівні маловідомий. Однак встановлено, що він стимулює синтез раніше зазначених ферментів, а також специфічно може зв'язуватись з білком-рецептором мембран ЕР та апарату Гольджі, активуючи таким чином утворення певних ферментів. Ймовірно, що етилен впливає на стан цитоскелету у клітин.

Один з можливих механізмів дії етилену такий. Рецептор етилену – гістидинкіназа – складається з двох трансмембранних білків: сенсорного (власне гістидинкіназа) і регуляторного. Етилен поєднується з рецептором, який локалізується в плазмалемі, при наявності іонів міді. У разі приєднання гормону відбувається інактивація рецептора. За відсутності етилену рецептор проявляє функції гістидинкінази, яка активує білок, що є головним у передачі сигналу. Наступним елементом сигнального ланцюга є ядерний білок (транскрипційний фактор), який поєднується з промотором гена-мішені та активує його експресію.

У виробничих умовах використовують препарат етефон, який під час обробки ним рослин розкладається з виділенням етилену. Синтетичні препарати використовуються для синхронізації цвітіння (наприклад, ананасів) та прискорення післязбирального дозрівання плодів.

Електрофізіологічна регуляція

Подразливість — одна з найважливіших властивостей живих систем, яка лежить в основі різноманітних рухів та інших проявів життєдіяльності рослин. На відміну від тваринних організмів, у рослин відсутня нервова система, тому функція збудження притаманна для всіх її елементів. Інтегральним показником подразливості у рослин є біоелектричні потенціали. За останні роки встановлено, що всі рослини за певних умов здатні генерувати потенціал дії (ПД). Як виявилось, у координації функціональної активності та в процесах морфогенезу важливе значення мають електрофізіологічні взаємодії клітин, тканин, органів.

Електротонічні поля та струми

Отже, електрофізіологічна регуляція бере участь у керуванні діяльністю та взаємоузгодженні функціональних процесів, що відбуваються в різний час у рослинному організмі. Як це відбувається?

Встановлено, що вегетуюча верхівка вищих чи нижчих рослин відносно більш базальної частини зазвичай заряджена позитивно; центр стебла електропозитивний щодо зовнішньої поверхні; верхівка колеоптиля від'ємна стосовно основи; кінчик кореня позитивний щодо іншої частини кореня; наземна частина рослини звичайно електропозитивна відносно кореня. Між ними виникає струм порядку 0,1-0,4 мкА.

Електропозитивація у рослин у більшості випадків пов'язана з діяльністю H^+ -помпи і характерна для ділянок із високою метаболічною активністю.

Як бачимо, між різними частинами рослинного організму існують стаціонарні, повільнозмінні різниці потенціалів, а також потенціали дії. Іншими словами, між ними існують електротонічні поля та струми. Такі види електричної активності й лежать в основі електрофізіологічної регуляції. Зміни в іонних потоках, що виникають за дії різноманітних факторів, спричиняють виникнення нових величин мембранних потенціалів. Існує думка, що під впливом електротонічних полів у клітинних мембранах відбувається латеральне переміщення заряджених ліпопротеїнових комплексів, які виконують різноманітні функції. Отже, в результаті зміни мікроструктури електричних полів у тканинах може бути перерозподіл рухомих білкових компонентів у мембранах, що буде зумовлювати новий фізіологічний стан клітини.

Таким чином, між різними частинами рослинного організму існують відносно стаціонарні (повільно-змінні) *різниці потенціалів (РП) – електротонічні поля та струми*. Усі зовнішні й внутрішні зміни призводять до зміни величин *мембранного потенціалу (МП) клітин або РП між різними частинами рослинного організму*. Зміна електротонічних струмів зумовлює в рослин зміни у ростових реакціях, морфогенезі, рухах.

Потенціал дії

На плазмалемі рослинних клітин у результаті діяльності іонних pomp виникає МП. Він може змінюватися в залежності від стану зовнішніх та внутрішніх умов. У збудливих клітин місцеве зниження МП до критичного рівня спричинює далі швидке його падіння (фаза деполяризації), після чого МП повертається до величини, близької до вихідного значення. Так виникає потенціал дії (ПД), або *спайк*, який має здатність поширюватися.

Остергаут у 30-х роках уперше виявив це явище в харових водоростей, а пізніше його зафіксували також у венериної мухоловки (25 см/с), у мімози (4 см/с). У більшості рослин ПД поширюється зі швидкістю 0,08-0,5 см/с. Він рухається по плазмалемі і плазмодесмам паренхімних клітин флоєми і протоксилеми провідних пучків.

Механізм спайка:

- фаза деполяризації пов'язана з входом у клітини іонів Ca^{2+} і виходом Cl^- ;
- реполяризація пояснюється виходом K^+ ; H^+ - і K^+ - насос відновлює рівновагу.

Таким чином, у рослин існує швидкий електричний зв'язок, хоча об'єм інформації, яку він передає, незначний.

Сигнальна роль ПД виявляється при проростанні пилку, при різкій зміні умов існування в зоні коренів, пагонів. Прикладом може бути потрапляння пилку на приймочку кукурудзи, в результаті продукується ПД, який надходить до зав'язі та спричинює там відповідні біохімічні перетворення. Зміна хімічного складу ґрунту в зоні кореня продукує одинокий імпульс, який, сягаючи листка, змінює його функції. Подразнення верхівки пагона спричинює ПД, який прискорює поглинання мінеральних іонів. Прилипання комах до листка рослянки викликає ПД, який змінює рухову й секреторну діяльність даного органа.

• Інтеграція регуляторних механізмів на рівні організму

Інтеграція – це процес упорядкування, узгодження та поєднання структур і функцій, тобто система зв'язків для функціонального об'єднання окремих фізіологічних реакцій у складну взаємноскоординовану діяльність рослинного організму.

Усі системи міжклітинної та внутрішньоклітинної регуляції тісно пов'язані між собою. Створюється єдина ієрархічна система регуляції, яка визначає взаємодію всіх частин рослини. Однак взаємодія частин ще не забезпечує цілісності рослинного організму. Необхідна ще й централізація управління в кожний окремий період онтогенезу.

Інтеграція на рівні організму здійснюється через домінуючі центри, полярність, осциляції, каналний зв'язок та регуляторні контури.

Домінуючі центри

Відомо, що рослина має чітко виражену біполярну структуру, і створюють цю структуру її полюси – **домінуючі центри** – верхівки пагона й кореня. **Домінуючі**

центри – це активні меристематичні ділянки, які мають вирішальний вплив на розвиток сусідніх тканин. Вони є зонами тканино- і органоутворення, сенсорними й атрагуючими центрами.

На всіх етапах онтогенезу домінуючі центри здійснюють централізовану регуляцію процесів росту, морфогенезу, функціональної активності рослинного організму (див. рис. Функції домінуючих центрів). Дія верхівки пагона може бути тимчасово замінена ауксином, а кореня – цитокініном, тобто фітогормонами, які продукуються цими домінуючими центрами. Яким же чином домінуючі центри впливають на інші частини цілого організму?

Полярність

В основі впливу домінуючих центрів лежить принцип створення *фізіологічних полів (фізіологічних градієнтів)*. Цей принцип тісно пов'язаний з властивістю полярності у рослин і полягає, зокрема, у градаційному зменшенні вздовж осі рослини осмотичного тиску, величини рН, концентрації різних речовин, активних ферментів, інтенсивності дихання і т.д. (Г.Х. Молотковський, 1961). *У вищих рослин полярність перш за все створюється градієнтами фітогормонів.*

Канальний зв'язок

У процесі еволюції у рослин між різними органами розвиваються комунікації, які дозволяють більш цілеспрямовано і швидше передавати як трофічні фактори, так і сигнали (відбувається каналізація сигналу). Такі комунікації у вищих рослин представлені провідними судинними пучками, по яких транспортуються поживні речовини й фітогормони, а також передаються електричні імпульси. Так у рослині здійснюється зв'язок між домінуючими центрами. Система канального зв'язку разом із полярністю (фізіологічні градієнти) забезпечує просторову організацію рослинного організму і знаходиться під контролем домінуючих центрів.

Осциляції

Передбачається, що часова інтеграція організму здійснюється системою взаємопов'язаних осциляцій (фізіологічних ритмів).

Вірогідно, що осциляції у домінуючих центрах, зокрема, коливання транспорту фітогормонів, служать для часової синхронізації фізіологічних процесів у цілій рослині. Так, фізіологічні та морфогенетичні осциляції в апексі пагона перетворюються в закономірне чергування листків, бокових бруньок і міжгалуззя.

Мають місце щогодинні, добові, сезонні, річні коливання фізіологічних процесів. Очевидно, що осциляції одного рівня накладаються на осциляції з більшою амплітудою і т.д., утворюючи ієрархію осциляцій, яку можна розглядати як біологічний годинник.

Взаємодія між різними системами регуляції здійснюється у вигляді регуляторних контурів.

Регуляторні контури

Як відзначалося, всі системи регуляції функціонують у взаємозв'язку. Ця взаємодія організована за допомогою регуляторних контурів. Зовнішній стимул сприймається специфічними *рецепторами чутливих клітин*, в результаті чого ці клітини переходять до збудженого стану. Рецепторні клітини перекодовують (трансформують) зовнішній сигнал у сигнал іншого роду – гормональний чи електричний. Цей сигнал ретранслюється (передається) *клітинами каналів зв'язку*.

Сягаючи компетентних клітин, здатних реагувати на нього, сигнал індукує їх функціональну активність, що і є відповіддю організму на зовнішній стимул. Таким чином, поява чи зміна функціональної активності є реакцією на сигнал.

На кожному етапі сприйняття сигналу й переходу клітини до активного стану існують зворотні зв'язки, які коректують ці процеси у відповідності до норми реакції. Зворотні зв'язки існують і на інших ділянках міжклітинних систем регуляції, утворюючи численні регуляторні контури.

Отже, *інтеграція на рівні організму відбувається завдяки взаємодії частин за принципом регуляторних контурів та завдяки елементам централізації управління. Домінуючі центри з допомогою полів, каналних зв'язків та осциляцій (ритміки) забезпечують цілісність рослинного організму.*

Подразливість

Функціональна роль розглянутих вище систем регуляції й інтеграції знаходить своє вираження в явищах подразливості. **Подразливість** – це здатність живих організмів та їх клітин відповідати на зміни у зовнішньому й внутрішньому середовищі адаптивними, тобто пристосувальними, реакціями. Без цієї властивості в організмів не було б шансів на виживання.

Апарат подразливості побудований на базі внутрішньоклітинної й міжклітинної систем взаємодії. Специфічні подразники (котрі необхідні в природних умовах існування) називають адекватними; неспецифічні – неадекватними.

Подразники можуть діяти на різні компоненти клітин (мембрани; механізми транскрипції, трансляції; на ферменти). Однак основна реакція клітини – це електрична реакція.

У рослин немає диференційованих органів чуття, але є рецепторні білки, клітини й тканини, які сприймають подразнення. Розрізняють фото-, хемо- і механорецептори.

Функціональна активність фоторецепторів необхідна для фототаксисів, фототропізмів, фотонастій і визначення фотоперіодичних сигналів.

Хеморецепція дозволяє рослинним організмам, їх тканинам і клітинам реагувати на аттрактанти, трофічні фактори (хемотаксиси, хемотропізми) і на фітогормони.

Механорецепція лежить в основі таких явищ, як геотропізми, тигмотропізми, сейсмонастії.

Закони подразливості

1. Закон сили подразнення.

Чим більше подразнення, тим сильніша (до певної межі) реакція-відповідь клітини й організму. Мінімальна сила подразнення, необхідна для індукції реакції-відповіді, називається *порогом збудження*. Сила порогового подразнення є *мірою збудливості*. Дія супермаксимальних впливів призводить до пригнічення функції та активності і врешті-решт – до загибелі клітини.

2. Закон тривалості подразнення.

Чим триваліше подразнення, тим сильніша (до певних меж) реакція-відповідь клітини й організму. Мінімальний час, необхідний для запуску реакції, називають *часом презентації*. При дуже тривалому подразненні чутливість клітини до подразника знижується.

3. Закон кількості подразнення.

Чим більша величина подразнення, тим менший час презентації, необхідний для індукції порогового збудження (і навпаки). Таким чином, ефект подразнення R є функцією кількості подразнення, тобто добутком сум подразнення (i) на його тривалість (t): $R=f(i \times t)$. Однак цей закон дійсний лише для біляпорогової ділянки.

4. Закон градієнта подразнення.

Чим вища крутизна наростання сили подразнення у часі (тобто градієнта подразнення), тим більша (до певних меж) реакція клітини й організму. Повільно зростаюче подразнення викликає менший фізіологічний ефект (адаптація), ніж у випадку миттєвого досягнення стимулом своєї повноти.

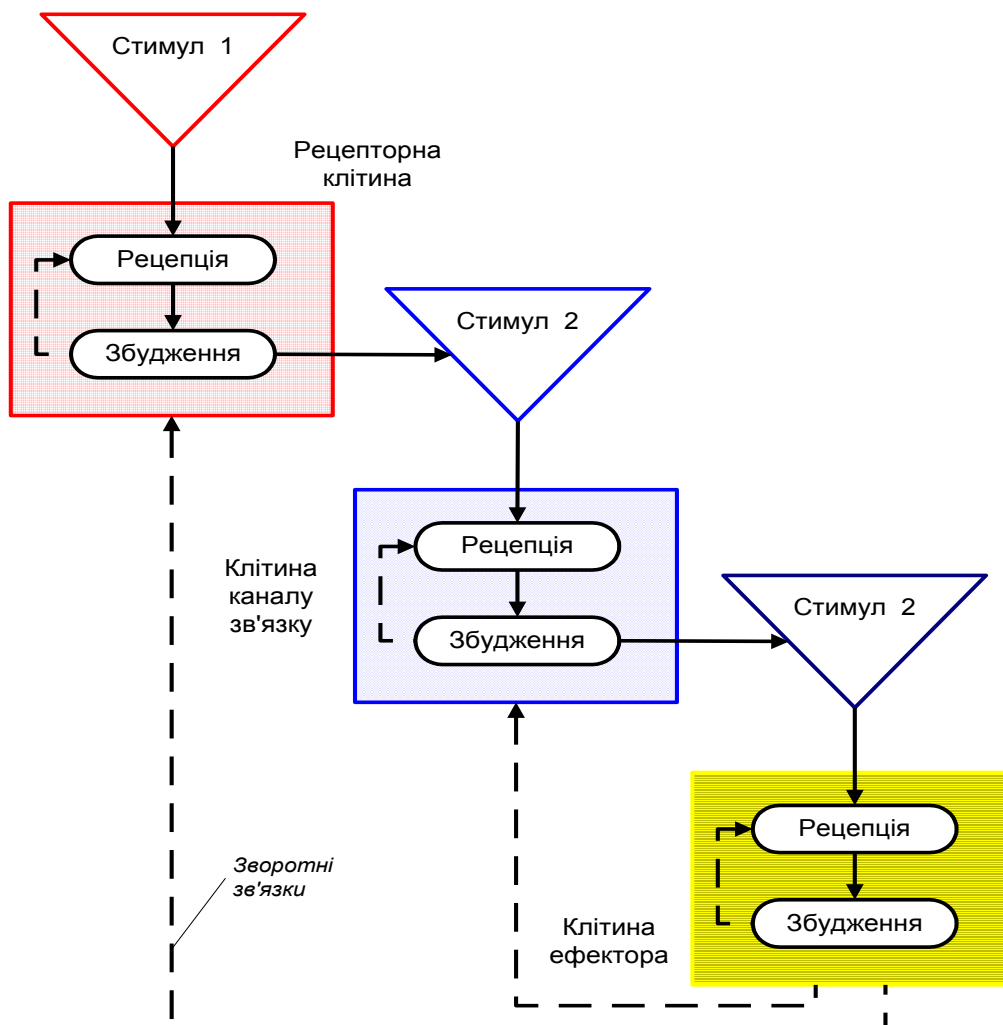
Таким чином, реакція клітини і цілого організму на дію подразника залежить від його сили, тривалості та градієнта наростання.

Функціональна рухливість тканин – здатність тканин реагувати на вплив із певною швидкістю.

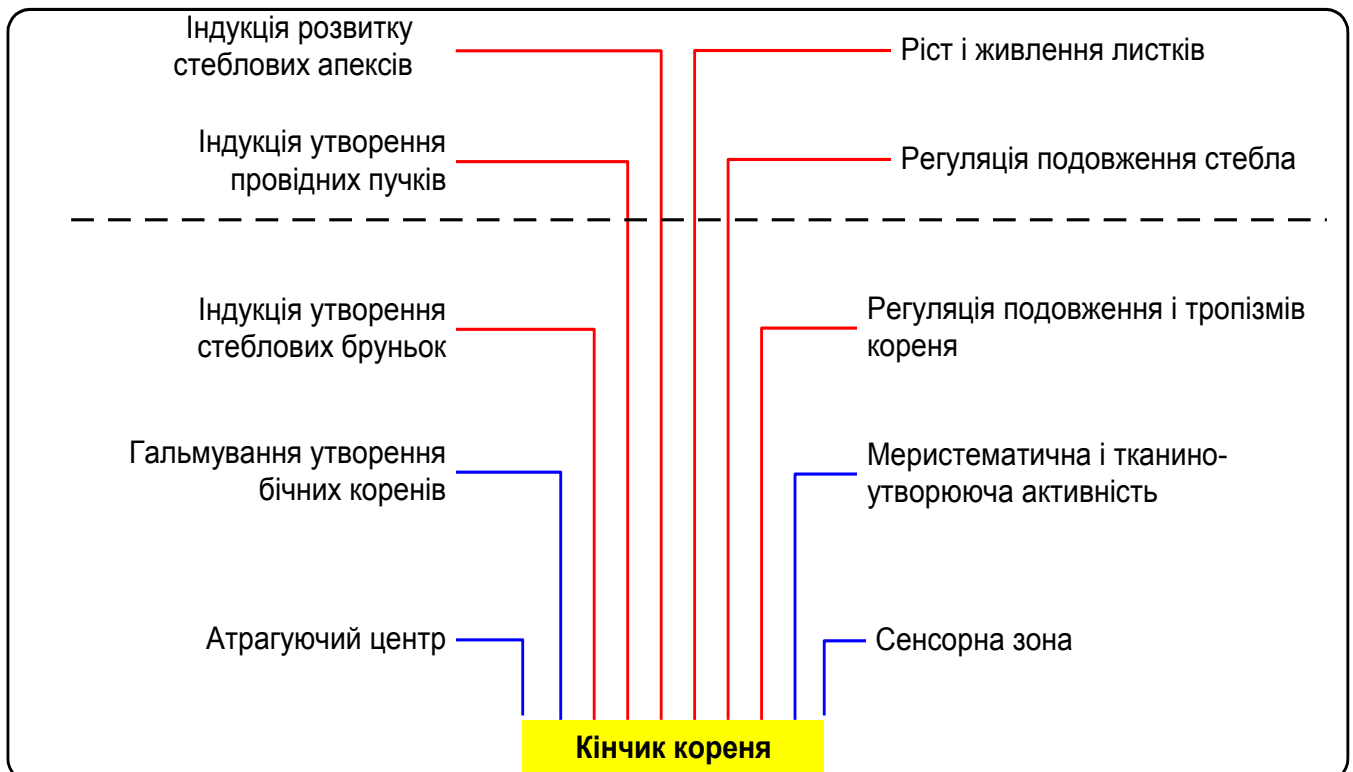
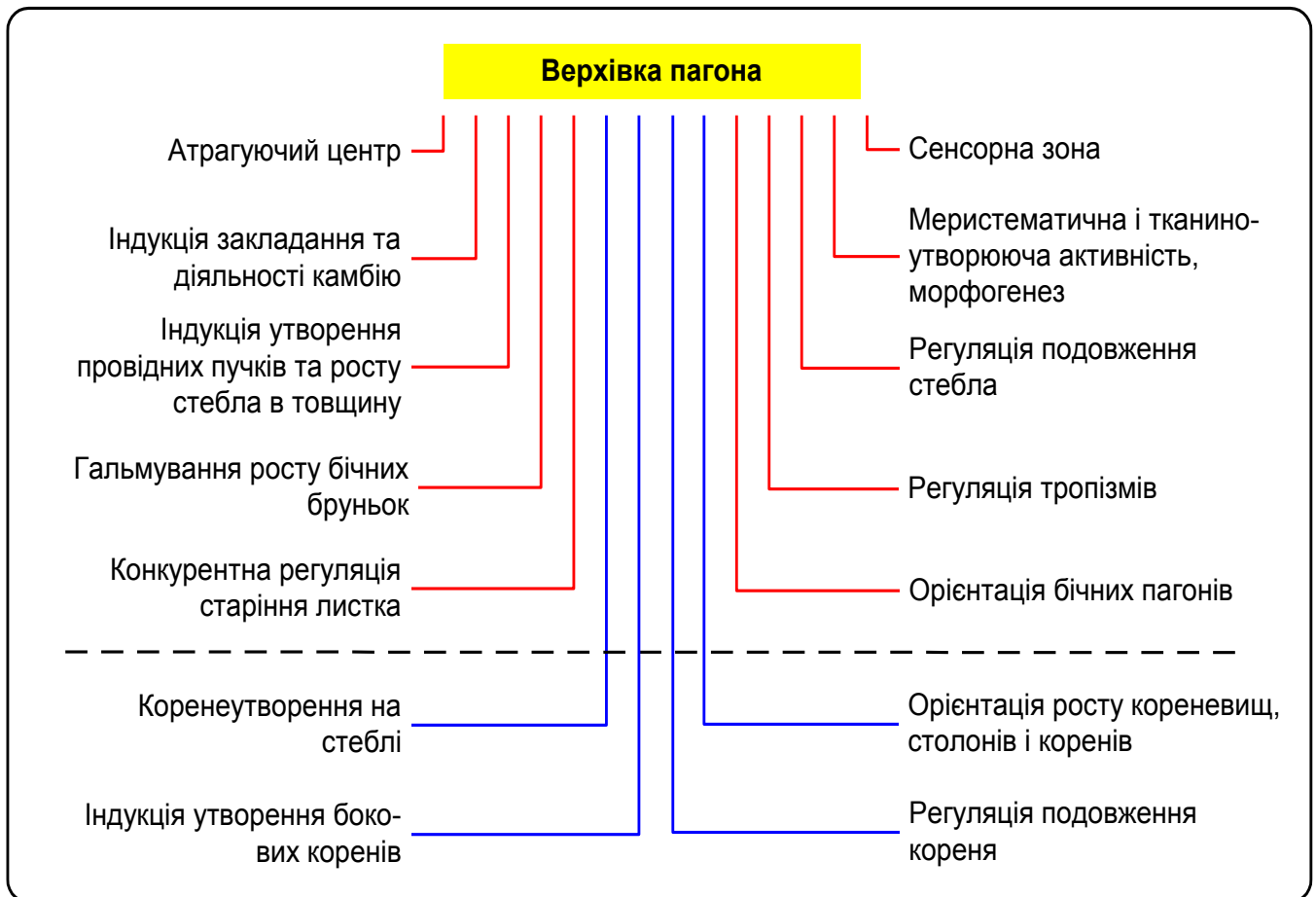
Парабіоз – це імпульсивне градуальне тривале збудження, яке є загальною первинною реакцією клітин і тканин на найрізноманітніші зовнішні дії (впливи).

Парабіоз – тимчасова втрата живою тканиною здатності до властивої їй діяльності під впливом надмірних подразнень.

Схема мікро- і макроконтурів процесів сприйняття та передачі подразнення у багатоклітинних організмів.



Основні функції верхівки пагона і кінчика кореня у вищих рослин



ВОДНИЙ ОБМІН

• ЗНАЧЕННЯ ВОДИ ДЛЯ РОСЛИН

Вода – тебе неможливо описати. . . Не можна сказати, що ти є необхідною для життя, ти – саме життя. . . , найбільший скарб у світі.

Антуан де Сент Екзюпері.

У тканинах рослин вміст води становить 70 - 95 %. Володіючи унікальними властивостями, вода виконує головну роль у всіх процесах життєдіяльності.

Значення води для організму дуже велике, а її функції надзвичайно різноманітні. Життя виникло у водному середовищі, і це середовище виявилось замкненим у клітині. Усі відомі на Землі форми життя не можуть існувати без води. При зниженні вмісту води у клітинах та тканинах до критичного рівня живі структури переходять до стану **анабіозу**.

Вода в біологічних об'єктах виконує такі важливі функції:

1. Водне середовище об'єднує всі частини організму в єдине ціле (від молекул до органів). У тілі рослин водна фаза утворює безперервне середовище, починаючи від прикореневої вологи і аж до поверхні розподілу рідини-газ у листках.
2. Вода – важливий розчинник і важливе середовище для біохімічних реакцій.
3. Вона бере участь у впорядкуванні структур клітин, входить до складу молекул білків, визначаючи їх конформацію.
4. Вода – метаболіт і безпосередній компонент (учасник) біохімічних процесів (при фотосинтезі – донор електронів; бере участь у процесах дихання; у гідролізі, синтезі).
5. Структурована вода має відносно високу протонну й електронну провідність.
6. Вода – головний компонент у транспортній системі вищих рослин.
7. Це – терморегулюючий фактор.
8. Добрий амортизатор при механічних впливах.
9. Вода забезпечує пружний стан клітин і тканин завдяки явищам осмосу й тургору.

У ході прогресивної еволюції рослинні організми ставали все більше відносно незалежними від води.

• СТРУКТУРА Й ВЛАСТИВОСТІ ВОДИ

Вода – єдина речовина на Землі, яка одночасно і у великій кількості перебуває в трьох агрегатних станах. У кожному з них структура води не однакова. Твердий стан буває щонайменше двох типів: кристалічний – лід,

некристалічний – склоподібний. Останній виникає при швидкому заморожуванні; не пошкоджує живі клітини.

МОЛЕКУЛЯРНА СТРУКТУРА І ВЛАСТИВОСТІ

Фізичні властивості

Фізіологічна функція води визначається насамперед її фізичними властивостями. Це найбільш аномальна речовина, хоча і прийнята за еталон міри густини та об'єму для інших рідин. Усі речовини збільшують об'єм під час нагрівання, зменшуючи при цьому свою густину. Вода ж має максимальну густину при 4°C; при замерзанні її об'єм різко зростає (на 11%), а густина зменшується.

Завдяки такій аномалії при охолодженні водою густина води на поверхні підвищується, верхні шари опускаються на дно, доки температура води на всій глибині не сягне межі густини (4°C). У разі подальшого охолодження вода стає легшою і тому не опускається на дно, захищаючи глибинні шари від охолодження до більш низької температури. За 0°C водою вкривається льодом.

Об'ємні зміни води при замерзанні/відтаюванні – найважливіший фактор впливу на материнські породи в процесі формування ґрунту. За таких умов розвивається тиск до 2400 атм, який руйнує гірську породу.

У разі тиску в 1 атм. точки замерзання і кипіння дорівнюють 0°C і 100°C відповідно. Із збільшенням тиску температура кипіння зростає, а температура замерзання при цьому зменшується.

Вода має досить високу приховану теплоту плавлення (≈ 335 Дж/г). А прихована теплота пароутворення – у 7 разів вища. Величина теплоємності води (тобто кількість тепла, необхідного для підвищення температури на 1°C) в 5 - 30 разів більша, ніж у інших речовин.

Висока теплоємність води захищає рослину від різких перепадів температури. Висока теплота пароутворення бере участь у терморегуляції. Високі температури плавлення, кипіння, висока теплоємність свідчать про наявність значної міжмолекулярної взаємодії.

Для води характерні високий поверхневий натяг за рахунок потужних сил зчеплення (*когезії*) між її молекулами (вищий поверхневий натяг є лише у ртуті), та явище *адгезії* (прилипання), яке виявляється при її підйомі проти гравітаційних сил, наприклад у тканинах дерев.

Вода має також високу теплопровідність (перенесення енергії від більш нагрітих ділянок тіла до менш нагрітих), що дає їй змогу випаровуватися навіть за 0°C. До розряду найважливіших властивостей належить також і відома здатність води розчиняти гази.

Завдяки унікальним фізико-хімічним властивостям вода стала найбільш придатним внутрішнім середовищем для всіх живих організмів.

Молекулярна будова води

У молекулі води дві пари електронів є спільними для ядер водню і кисню. Вони мають видовжені орбіти, й одна частина молекули несе частково позитивний заряд (коло атомів водню), а друга – негативний (коло атома кисню), утворюючи **диполь**.

Диполь – це сукупність двох точкових електричних зарядів, однакових за величиною та протилежних за знаком.

Просторово молекула H_2O утворює структуру тетраедра з чотирма полюсами електричних зарядів (2^+ і 2^-). Кожна молекула води, являючись диполем із тетраедричним розподілом електронів навколо атома кисню, може взаємодіяти з чотирма іншими молекулами води за рахунок електростатичних сил. У результаті виникає пентагональна структура, а така взаємодія з незначною долею ковалентності називається **водневим зв'язком**. Водневий зв'язок зумовлюється електростатичним тяжінням, що виникає внаслідок нерівномірного розподілу електронів між атомами, які беруть участь в утворенні ковалентного зв'язку.

Взаємодія між молекулами за рахунок електростатичних сил із незначною долею ковалентності називається **водневим зв'язком**.

Водневі зв'язки безперервно виникають і руйнуються. Крім того, відбувається постійне відщеплення протонів, тобто – дисоціація води на H^+ і OH^- (іони водню та гідроксиду). При $25^\circ C$ концентрація водневих чи гідроксильних іонів у чистій воді дорівнює 1×10^{-7} моль/л, що відповідає рН 7.

Згідно з сучасними уявленнями, в основі будови води лежить впорядкована структура, що складається з кристалічної решітки та з розмитої тепловим рухом частини молекул. Впорядковані ділянки (кластери) постійно виникають і зникають (час їхнього життя 10^{-10} с), тому їх називають «миготливими кластерами». У кожний даний момент часу в утворенні «миготливих кластерів» бере участь до $2/3$ молекул води. Деякі дослідники вважають, що рідка вода має однорідну льодоподібну (ажурну) структуру, в пустотах якої перебувають мономерні молекули води, що не утворюють водневих зв'язків.

Квазікристалічна (від лат. *quasi* – ніби, немовби) структура води є головною ознакою, за якою її відрізняють від інших рідин. Іншими словами, і в рідкому, й у твердому стані молекули води утворюють певну структуру. Лід має гексагональну кристалічну структуру. Вода в рідкому стані має впорядковані ділянки (кластери з льодоподібною структурою) і неупорядковані ділянки з незначною кількістю водневих зв'язків.

Універсальність води як розчинника зумовлена полярністю її молекул і здатністю утворювати водневі зв'язки. Кристали неорганічних солей розчиняються завдяки гідратації іонів цих солей. Добре розчиняються у воді також органічні речовини з карбоксильними, гідроксильними та іншими групами, з якими вода утворює водневі зв'язки. *Полярність молекул води зумовлює її властивість розчиняти речовини краще, ніж інші рідини.*

Ці властивості води і визначають ту унікальну роль, яку вона відіграє у біофізичних та біохімічних процесах, що супроводжують життєдіяльність усіх живих систем.

СТАН ВОДИ В РОЗЧИНАХ

Розчини електролітів

У розчинах, які містять іони, структура води суттєво змінюється. Маленькі іони з великою густиною заряду сильніше діють на структуру чистої води порівняно з великими іонами, які мають малу густину заряду. І ті й інші руйнують

структуру води: перші притягують молекули води; другі через великі розміри руйнують льодоподібний каркас. При цьому змінюється і в'язкість водного розчину.

В електричному полі *катіона* всі ближні молекули орієнтовані негативними полюсами всередину, а навколо *аніона* - досередини спрямовані позитивні полюси молекули води. Так виникає ближня гідратація. У процесі електрофорезу цей шар рухається разом з іоном як одне ціле. В результаті іон-дипольної взаємодії відбувається орієнтація дальніх молекул води – це дальня гідратація.

Гідратація – це орієнтування молекул води в електростатичному колі іона.

Воду, зв'язану з іонами, називають також **осмотично зв'язаною**. Вона є важливою складовою осмотичного тиску рослинних клітин.

У міру збільшення концентрації розчину відбувається перехід від структури чистої води до структури кристалогідрату.

Вплив гідрофобних радикалів на структуру води

Речовини з великими гідрофобними радикалами збільшують теплоємність розчину. Це пояснюється збільшенням ступеня структурної організації води. Навколо неполярних молекул утворюються кристалогідрати з пентагональними комірками. *Такі кристали плавляться не при 0°C , а при $5-30^{\circ}\text{C}$ – дане явище пояснює замерзання зерна й пошкодження посівів від появи льоду в тканинах при $4-5^{\circ}\text{C}$.*

Розчини білків

У білках гідратація зумовлена взаємодією молекул води з *гідрофільними* (іонними) і *гідрофобними* (неполярними) групами та її іммобілізацією в закритих просторах усередині макромолекул при їх конформаційних перебудовах. Найменш гідратований білок – у його ізоелектричній точці, де й спостерігають найнижчу розчинність білка.

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

Іммобілізація – це механічне захоплення води в разі конформаційних змін молекул біополімерів, внаслідок чого молекули води потрапляють до замкнутого простору.

• ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИННИХ КЛІТИН

Вміст води в рослинних тканинах – дуже мінлива та динамічна величина. Вона залежить від віку рослин, пори року, доступності вологи, інтенсивності транспірації тощо.

ФОРМИ ВОДИ В КЛІТИНІ

У клітинах розрізняють дві форми води - **вільну й зв'язану**. Зв'язана вода поділяється на:

- 1) зв'язану осмотично (гідратує розчинені речовини);
- 2) колоїдно зв'язану (інтер- та інтраміцелярна вода);
- 3) капілярно зв'язану (в клітинних стінках та судинах).

Проникність плазмалемі клітин коренів для води досить висока. В молодих коренях до 3/4 всієї внутрішньоклітинної води міститься у вакуолях, 1/4 частина – в оболонках і лише 1/20 – у цитоплазмі.

Вода утримується в клітинах за рахунок осмосу й набухання біоколоїдів. Навіть при наявності вологи, меншої від критичного рівня, велика кількість води залишається у зв'язаному стані.

Клітинні стінки мають велику гігроскопічність і утримують воду в основному за рахунок високої гідрофільності пектинових та целюлозних компонентів. Вони містять 2 фракції:

- малорухому (в мікрокапілярах та зв'язану з мікрофібрилами);
- і рухому (в крупнокапілярних просторах).

Вміст води у клітинних стінках становить 50 % від їх маси. Рух води зовні провідної системи відбувається в основному по апопласту.

У цитоплазмі вміст води сягає 95% її маси. Головний вид гідрофільних колоїдів у цитоплазмі — це білки. В гідрофобних ділянках вода має структуру, близьку до структури льоду. В органоїдах клітини звичайно міститься близько 50% води (пластиди, мітохондрії). Вакуольний сік переважно містить 98 % води, а також цукри, солі, іони, органічні кислоти, ферменти, пігменти, слиз і т. д. Вакуольний сік можна розглядати як розчин, що утримує воду осмотично через вибіркву проникність тонопласта.

ОСМОТИЧНЕ ПОГЛИНАННЯ ВОДИ

Поглинання води із зовнішнього середовища - обов'язкова умова існування будь-якого живого організму. Вона може надходити до клітин рослин за рахунок набухання біоколоїдів (проростання насіння) або за рахунок осмотичного поглинання.

Осмозом називають проходження розчинника в розчин, відділений від нього напівпроникною мембраною (яка пропускає лише розчинник).

Розглянемо, від чого залежить **осмотичний тиск** певного розчину на прикладі осмометра. Торбинку з напівпроникної плівки (пергамент, целофан, колоїдна плівка) із трубкою наповнюють розчином сахарози. Після занурення торбинки в чисту воду спостерігається піднімання рівня рідини в манометричній трубці до тих пір, поки гідростатичний тиск (**H**) стовпчика рідини не буде дорівнювати потенціальному осмотичному тиску (**P**): **H = P**.

Потенціальний осмотичний тиск вираховують за формулою:

$$P = i \times C \times R \times T \quad \text{де:}$$

C – концентрація розчину в молях;

T – абсолютна температура;

R – газова стала;

i – ізотонічний коефіцієнт (залежить від електrolітичної дисоціації).

Таким чином, для розведених розчинів осмотичний тиск при постійній температурі визначається концентрацією частинок (молекул, іонів) розчиненої речовини.

Потенціальний осмотичний тиск виражається в Паскалях і показує максимально можливий тиск, який має розчин даної концентрації або максимальну здатність розчину в мішечку (клітині) поглинати воду.

Осмотичні явища також можна розглядати через термодинамічні особливості системи і величини хімічного потенціалу речовин. Хімічний потенціал чистої води називається водним потенціалом (Ψ_{H_2O}). Він найвищий у хімічно чистій воді ($i=0$).

РОСЛИННА КЛІТИНА ЯК ОСМОТИЧНА СИСТЕМА

Рослинна клітина оточена еластичною клітинною стінкою, яка може розтягуватися. Вакуоля містить багато осмотично активних речовин (цукри, органічні кислоти, солі). Розглянемо спрощену модель рослинної клітини. Напівпроникна мембрана дорівнює системі з тонопласту й плазмалемі. При зануренні клітини в чисту воду остання за законами осмосу буде надходити всередину клітини.

Сила, з якою вода входить до клітини, називається **сисною силою** (S). Вона тотожна водному потенціалу клітини (Ψ_{H_2O}).

Величина сисної сили дорівнює різниці між **осмотичним тиском** клітинного соку (P) і **тургорним (гідростатичним) тиском** у клітині (H):

$$\boxed{S = P - H};$$

або в термодинамічних величинах :

$$-\Psi_{H_2O} = -\Psi_P + \Psi_H$$

*Тургорний тиск дорівнює протидії клітинної стінки, яка виникає при її еластичному розтягуванні. За певних умов (достатньої кількості H_2O) об'єм клітинного соку збільшується, цитоплазма розширюється, щільно прилягає до клітинної стінки і розтягує її. Внаслідок цього оболонка переходить до напруженого стану, що називається **тургором**.*

В умовах різного обводнення співвідношення між усіма компонентами цього рівняння змінюється. Коли клітина повністю насичена водою (повністю тургесцентна), то: **S = 0**; а **P = H**.

В умовах тривалого водного дефіциту більшість клітин губить тургор і рослина в'яне. В цих умовах **H = 0**; а **S = P**.

Явище втрати тургору клітинами можна спостерігати експериментально, занурюючи кусочки тканини в гіпертонічний розчин. У цьому випадку відбувається відтік води із клітин, що призводить до зменшення об'єму протопластів і їх відділення від клітинних стінок. Відбувається **плазмоліз**. Клітину в такому стані називають *плазмолізованою*.

В умовах різкої втрати води у молодих тканинах може відбуватися стискання клітин і тканин без плазмолізу. Це явище називається **циторізом**.

Крім осмотичного фактора, поглинання цитоплазмою води може бути пов'язане з гідратацією білків та інших біоколоїдів.

Величина осмотичного потенціалу неоднакова у різних видів рослин і у різних частинах однієї й тієї ж рослини. Існує вертикальний градієнт осмотичної концентрації та сисної сили від коренів до листків. Це важливо для пересування

води і розчинених у ній різних речовин. Осмотичний тиск зумовлює тургорні явища, ріст, рух рослин і т. д. Він змінюється в процесі життєдіяльності. Це має важливе пристосувальне значення.

• МЕХАНІЗМИ ТРАНСПОРТУ ВОДИ В РОСЛИНІ

Наземні рослини здатні створювати безперервний висхідний потік води. Він підтримується низкою механізмів, що забезпечують водообмін рослин. **Водний обмін у рослин складається з трьох етапів:**

- 1) поглинання води коренями;
- 2) пересування її по судинах;
- 3) транспірація (випаровування води листками).

КОРЕНЕВА СИСТЕМА ЯК ОРГАН ПОГЛИНАННЯ ВОДИ

Стан води в ґрунті

Рослина поглинає воду кореневою системою з ґрунту. Ґрунт – багатофазне тіло, яке складається з чотирьох основних компонентів: твердих мінеральних речовин, гумусу, ґрунтового розчину і ґрунтового повітря. *Частина ґрунтової води є недоступною для рослин. Її ще називають зв'язаною водою. Це хімічно зв'язана вода, вода дрібних капілярів, зв'язана силікатами, глинистими мінералами, гумусом (колоїди).* Воду у ґрунті утримують сили, які діють на межі розподілу різних фаз. Існують різні терміни для позначення доступності ґрунтової вологи. **Польова вологоємність** позначає максимальну насиченість ґрунту, коли низхідний рух води припиняється. **Вологість стійкого в'янення** служить показником мінімальних розмірів такого запасу, при якому рослини залишаються зів'язаними до тих пір, поки до ґрунту не надійде вода.

Під **доступною для рослин ґрунтовою вологою** розуміється та кількість води, яка нагромаджується в ґрунті від рівня вологості стійкого в'янення до польової вологоємності.

Будова кореня

Всі особливості морфології й анатомії кореня пов'язані з необхідністю поглинати воду і мінеральні речовини з ґрунту.

Частина кореня, яка росте, зазвичай, не перевищує 1 см в довжину і складається з *меристеми* (1-2 мм) із *кореневим чохлаком* та *зони розтягування*.

Основними функціями кореневого чохлака є:

- а) захист меристеми;
- б) полегшення просування в ґрунті шляхом виділення полісахаридного слизу секретуючими клітинами;
- в) сприйняття геотропічного стимулу клітинами statoцитами (містять статоліти) і забезпечення правильної орієнтації коренів у просторі.

Клітини меристеми постійно діляться, кожна клітина – 6-7 разів, і зразу ж починається їх диференціація. Після припинення поділу клітини кореня переходять до *зони розтягування*, де закінчується диференціація флоєми і формуються елементи протоксилеми. Диференціація тканин кореня завершується в *зоні корневих волосків*. Тут закінчується утворення головних тканин кореня: ризодерми, первинної кори, ендодерми й системи тканин центрального циліндра.

Ризодерма – одношарова тканина, яка покриває корінь ззовні. В одних видів рослин кожна клітина ризодерми має потенційну здатність утворювати кореневі волоски; в інших вона складається із двох типів клітин: трихобластів, які утворюють кореневі волоски, і атрихобластів. Основна функція ризодерми – поглинання води і мінеральних речовин. З віком ризодерма замінюється *екзодермою* і *перидермою* (корковою тканиною). У деяких рослин вона зберігається, змінюючи структуру. У трав'янистих рослин *кора кореня* звичайно складається з декількох шарів живих паренхімних клітин, розміщених між ризодермою та *ендодермою*. Ендодерма межує із центральним циліндром. Стінки її клітин містять лігнін та суберин і непроникні для води. Через цей шар вода рухається лише по симпласту.

До центрального циліндра належить комплекс тканин: *перицикл*, *флоема* й *ксилема*. Клітини *перициклу* – це зовнішній одношаровий шар (обкладка, обгортка) центрального циліндра і розміщуються під ендодермою. Вони регулюють транспорт речовин до ксилеми і флоеми. Крім того, виконують функцію твірної тканини – продукують бічні корені, а у дводольних – формують камбій і променеву паренхіму.

У зоні кореневих волосків *ксилема* представлена метаксилемою. У голонасінних функцію транспорту виконують трахеїди – довгі (0,1-12 см) гостроконечні клітини, які з'єднуються окаймованими (облямованими) порами.

У покритонасінних переважають судини – порожнисті трубки із клітинних стінок (0,1-2 м). Судини ксилеми контактують між собою і з паренхімними клітинами через окаймовані пори. Між ними немає плазмодесм. Вода і розчинені речовини з паренхімних клітин дифундують до порожнини судини через первинну клітинну стінку.

Ріст і рухова активність кореня

Щоб виконувати свої функції, корінь має здатність орієнтуватися в просторі і реагувати на градієнти життєво необхідних факторів, а також створює максимальну поверхню контакту з ґрунтом.

Проростаючи, корінь орієнтується в гравітаційному полі (Ч. Дарвін, Н. Холодний). Дія його сприймається статолітами. Дистальний кінець кореня, котрий росте, дуже чутливий до механічного тиску і проникає лише в пухкі ділянки ґрунту. Різний вміст та різна локалізація АБК призводять до цілеспрямованих вигинів кореня і різної швидкості його росту. Рух кінчика кореня полегшує кореневий чохлик. Він періодично ослизнюється і злущується.

У посушливий період корінь починає реагувати насамперед на градієнт вологості (Ю. Сакс), а вже потім – на гравітаційне поле.

При нестачі води різко збільшується поверхня поглинання за рахунок інтенсивного росту кореневих волосків. Зона кореневих волосків переміщується в ґрунті за дистальною зоною.

Поглинання води коренем та її радіальний транспорт

Найінтенсивніше вода поглинається в зонах розтягування та кореневих волосків. Основна функція кореневих волосків – збільшення всисної поверхні. Чотиримісячна рослина жита налічує близько 14 млн. корінців ($S_{\text{поверхні}} = 230 \text{ м}^2$) із 14 млрд. кореневих волосків ($S_{\text{поверхні}} = 400 \text{ м}^2$). *Всисна поверхня кореневої*

системи в десятки разів більша від площі надземної частини, де відбувається транспірація.

Гradient осмотичних тисків ґрунтового розчину та вакуолярного соку клітин кореня визначає напрям потоку води із ґрунту до рослини. При цьому вода завжди надходить в напрямі більш від'ємного водного потенціалу, тобто від тієї системи, де її енергія більша; туди, де її енергія менша. Корені всмоктують воду всією поверхнею, однак вище від кореневих волосків швидкість її поглинання різко зменшується в результаті скорковіння клітин.

Усмоктуючись ризодермою (епідермою), вода проходить через паренхімні клітини кори двома шляхами (по симпласту і по апопласту) відповідно до законів осмосу (за gradientом водного потенціалу). При цьому по клітинних стінках транспорт води відбувається значно швидше.

Згодом на рівні ендодерми через наявність непроникних для води поясів Каспарі швидкий апопластичний транспорт змінюється повільним симпластичним. Цього не відбувається в зонах росту, де ще не сформовані пояси Каспарі, і в ділянках закладки бічних коренів, де ендодерма переривається. Далі на шляху до судин ксилеми через перицикл рух води натрапляє на незначний опір і, ймовірно, здійснюється апопластичним шляхом.

Таким чином, коренева система здатна активно пересувати воду в клітинах кореня в певному напрямі – крізь кореневі волоски, клітини корової паренхіми, ендодерму, перицикл до судин ксилеми осевого циліндра кореня.

КОРЕНЕВИЙ ТИСК

Механізми кореневого тиску

Вода з ґрунту до клітин ризодерми надходить в результаті різниці осмотичних тисків між клітинами кореневих волосків та ґрунтовым розчином. Вода рухається пасивно в напрямку більшої концентрації осмотично активних речовин (солі, цукри тощо), тобто, в напрямку меншого водного потенціалу. Для того, щоб вода переміщувалася до клітин ризодерми, а не навпаки, у клітинах кореневих волосків концентрація осмотично активних речовин (а тому і осмотичний тиск) повинна бути більшою від концентрації осмотично активних речовин ґрунтового розчину. У протилежному випадку вода з клітин кореня буде відтікати до ґрунту.

Є декілька механізмів підтримання осмотичного тиску і сисної сили клітин кореня на належному рівні. Один із них – це діяльність іонних pomp плазмалеми кореневих волосків. Вони працюють за рахунок енергії АТФ і переносять іони з ґрунтового розчину крізь мембрану до цитоплазми. Таким чином у клітинах створюється більша концентрація солей, ніж у ґрунтовому розчині.

Високий осмотичний тиск і сисна сила клітин кореня може підтримуватися і в результаті надходження сюди цукрів, органічних кислот тощо.

До судин ксилеми вода також надходить завдяки осмотичним явищам. Це підтверджено експериментально. Осмотично-активними речовинами судин служать мінеральні речовини й метаболіти, що виділяються активними іонними помпами плазмалем паренхімних клітин, які оточують судини. Це створює сисну силу більшу, ніж в оточуючих клітинах, і сприяє транспорту води до ксилеми.

Крім того, у клітинних стінках ксилеми відсутня протидія, бо вони лігніфіковані і не еластичні.

У корені одночасно можуть функціонувати два насоси: сукупність іонних pomp плазмалем кореневих волосків та сукупність іонних pomp плазмалем паренхімних клітин ксилеми.

Таким чином, у результаті активної роботи іонних насосів у корені та осмотичного надходження води до судин ксилеми в них утворюється гідростатичний тиск, названий корневим тиском. Він забезпечує підняття ксилемного розчину по судинах із кореня до надземних частин. Увесь цей механізм називають **нижнім кінцевим двигуном**. Для його діяльності необхідна енергія. Джерелом енергії служать продукти фотосинтезу (вуглеводи). За рахунок їхнього окиснення в процесі дихання утворюється АТФ. Енергія АТФ витрачається на створення певної концентрації осмотично активних речовин, яка повинна бути вищою від концентрації осмотично активних речовин ґрунтового розчину і зростати від клітин корневих волосків до судин ксилеми.

Плач рослин. Гутація. Приклад діяльності нижнього кінцевого двигуна – плач рослин. На початку весни можна спостерігати інтенсивний тік рідини знизу вверх через пошкодження стовбурів чи гілок. У цей період корневий тиск в основі стовбура може сягати 10 атм. При видаленні стовбура спостерігають тривале виділення ксилемного соку (пасоки). Приладнавши на пенёк манометр, можна виміряти корневий тиск.

Іншим прикладом роботи нижнього кінцевого двигуна є гутація. В результаті його діяльності пасока нагнітається в пагони і при високій вологості повітря на кінцях листків виділяються краплини вологи. Особливо це явище характерно для тропічних рослин.

ТРАНСПІРАЦІЯ І ВЕРХНІЙ КІНЦЕВИЙ ДВИГУН

Транспірація - це фізіологічний процес випаровування води рослинами. Головний орган транспірації - листок. Транспірація буває кутикулярна (крізь кутикулу), продихова (крізь продихи) і лентикулярна (крізь сочевички).

Рослини мають велику листову поверхню. Вона полегшує поглинання CO_2 , вловлювання світла і випаровування. Вода випаровується через поверхню листків і через продихи. В результаті втрати води клітинами в них знижується водний потенціал, тобто зростає сисна сила. Це призводить до посилення поглинання клітинами листка води із ксилемних жилок і руху води по ксилемі з коренів до листків.

Так утворюється **верхній кінцевий двигун (ВКД)**. Сила ВКД тим більша, чим активніша транспірація і, таким чином, більша сисна сила клітин паренхіми. Це забезпечує рух води вверх по рослині. ВКД може працювати при повному вилученні НКД. *Для його роботи використовується не метаболічна енергія, а енергія зовнішнього середовища – температура й рух повітря.*

Листок як орган транспірації

Зі стебла вода рухається до листка через черешок по жилках. У міру розгалуження жилок кількість провідних елементів зменшується і дрібні жилки складаються з окремих трахеїд. Сітка їх дуже густа. У C_4 рослин наявна обкладка

пучків. Трахеїди закінчуються між клітинами мезофілу. Зовні одношаровий епідерміс з кутикулою (а часом волоски й лусочки) створюють бар'єр на шляху пересування води.

Між клітинами паренхіми площа внутрішньої поверхні листка зазвичай на порядок більша від його зовнішньої поверхні. Вода в міжклітинниках випаровується з усіх відкритих ділянок мезофілу.

Транспірація складається з 2-х процесів:

- 1) руху води по жилках до клітинних стінок мезофілу;
- 2) випаровування води в міжклітинні простори з подальшою дифузією через *продихи* або випаровування води із клітинних стінок в атмосферу шляхом *кутикулярної* транспірації. Вода рухається до поверхонь випаровування по клітинних стінках з меншою протидією, ніж по симпласту. Молекули води залишають рослину, переміщуючись (як і всередині рослини) у напрямку більш низького водного потенціалу (який тим нижчий, чим менша відносна вологість).

Види транспірації

Продихова транспірація. Продихи - головний провідний шлях для водяної пари, CO_2 і O_2 . Кількість їх та розміщення різне у різних рослин. У середньому кількість продихів коливається від 50 до 500 на 1 мм^2 . Транспірація через продихи проходить майже з такою швидкістю, як із поверхні чистої води (згідно з законом Стефана: швидкість транспірації залежить від діаметра отворів).

Кутикулярна транспірація. Інтенсивність кутикулярної транспірації сильно відрізняється у різних видів: від незначних втрат до 50%. Види хвойних і магнолієвих мають товстий шар кутикули і втрачають незначну кількість води через епідерміс. У молодих листків із тоненькою кутикулою кутикулярна транспірація становить половину всієї транспірації. У зрілих листків - лише 1/10 ч. загальної транспірації.

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

Регуляція продихової транспірації. Відкривання продихів регулюється декількома взаємодіючими механізмами. *Рушійною силою зміни ширини щілини є зміна тургору замикальних клітин.* У міру того, як замикальна клітина продиху осмотично поглинає воду, вона вигинається півколом і щілина збільшується. Фактори зовнішнього й внутрішнього середовища впливають на цей процес. Із зовнішніх факторів на рух продихів найбільше впливають вологість повітря й умови водопостачання, світло й температура; а із внутрішніх - парціальний тиск CO_2 у системі міжклітинників, стан гідратації рослин, іонний баланс і фітогормони, із яких цитокінін сприяє відкриванню продихів, а абсцизова кислота - закриванню. На стан продихів впливають вік листків і фаза розвитку рослин, а також ендогенні добові ритми.

Дуже сильний вплив на рух продихів має ступінь забезпечення клітин водою. Розрізняють гідроактивну й гідропасивну продихові реакції. *Гідропасивне закривання продихів пов'язане зі стискаючою дією сусідніх клітин епідермісу в*

умовах їх повного тургору. Гідропасивне відкривання відбувається при зменшенні цього стискування.

Гідроактивне закривання продихів відбувається, як тільки транспірація перевищить поглинання води коренями й зниження тургору в замикальних клітинах сягне критичного рівня. Ця реакція зумовлена збільшенням концентрації АБК у тканинах листка. АБК пригнічує діяльність H^+ -помп на плазмалемі замикальних клітин, у результаті тургор знижується і продихи закриваються.

На відміну від інших клітин епідермісу, замикаючі клітини містять хлорофіл. При доброму водопостачанні на світлі продихи відкриваються тим ширше, чим більша інтенсивність освітлення (діючий фактор - синє світло). Фотосинтез також впливає на рух продихів. При інтенсивному утворенні вуглеводів зростає сисна сила клітин і продихи відкриваються. Зворотні перетворення крохмалю в цукор також є суттєвими для змін сисної сили та тургору. Відкривання продихів зранку частково зумовлене світлом (фотоактивне відкривання).

Стан продихів залежить і від CO₂. Якщо концентрація CO₂ в передпродиховій порожнині нижча 0,03 %, тургор замикальних клітин збільшується і продихи відкриваються. Частково з цим пов'язане ранкове відкривання продихів (зменшується кількість CO₂ в результаті фотосинтезу). Вночі в міжклітинниках концентрація CO₂ збільшується внаслідок дихання при зменшенні чи відсутності фотосинтезу – тому продихи закриваються.

У сукулентів із специфічним добовим ритмом обміну органічних кислот продихи відкриваються вночі, коли парціальний тиск CO₂ в міжклітинниках зменшується в результаті інтенсивного утворення малату і закриваються вдень, коли при декарбоксилюванні малату вивільняється CO₂. Таким чином, у регуляції функціональної активності продихів беруть участь безліч факторів через прямі і зворотні зв'язки. В результаті одночасної дії цих зв'язків відбуваються незначні осциляції відкритості продихів.

Добові коливання транспірації

У дерев, тіневитривалих рослин, багатьох злаків і т.д. з досконалою регуляцією продихової транспірації (гомойогідричні рослини) випаровування води сягає максимуму до встановлення максимальної денної температури. Далі транспірація знижується і знову може збільшуватися в передвечірні години. Такий хід транспірації спричинює незначні добові зміни осмотичного тиску і вмісту води в листках. У видів, здатних переносити різкі зміни вмісту води в клітинах протягом доби (гідролабільні види), спостерігається добовий хід транспірації з одним максимумом у полудень. В обох випадках уночі транспірація мінімальна.

Транспірація зумовлює пересування по рослині величезної кількості води і має пристосувальне значення, що тісно пов'язане не лише з водообміном, а й 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, продуктивність тощо.

Інтенсивність транспірації – це величина, що показує, яку кількість води у грамах випаровує рослина за одну годину на одиницю S (удень – $15-250 \text{ г/м}^2$ за год.; вночі – $1-20 \text{ г/м}^2$ за год.).

Продуктивність транспірації – це величина, що визначає кількість грамів сухої речовини, яка утворюється при втраті 1000 г води ($\approx 1-8 \text{ г}$ на 1000 г води).

Транспіраційний коефіцієнт – це кількість грамів води, яка витрачається на утворення одного грама сухої речовини ($\approx 120-150 \text{ г}$ на 1 г сухої речовини).

Звідси можна зробити висновок, що на синтез витрачається лише **0,2 % H_2O** ; решта – на транспірацію.

РУХ ВОДИ ПО СУДИННІЙ СИСТЕМІ

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

Теорія зчеплення

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

- 1) *градієнтом осмотичного потенціалу* в клітинах кореня (від ґрунту до судин ксилеми) у результаті активного транспорту іонів живими клітинами і
- 2) *транспірацією*.

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

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

Згідно з **теорією зчеплення** (когезійній теорії, XIX ст.) вода в капілярних трубках судин ксилеми піднімається вгору у відповідь на присмоктувальну дію транспірації в результаті дії сил зчеплення (*когезії*) молекул води одна з одною та дії сил прилипання (*адгезії*) стовпа води до гідрофільних стінок судин. Ці сили також перешкоджають утворенню порожнин із повітрям, здатних закупорити судини. При закупорці (*емболії*) завжди є достатня кількість інтактних ниток води в інших судинах. Крім того, існує механізм відновлення безперервності водних ниток. Доведено, що опір води розриву становить 30 МПа . Цього достатньо, щоб забезпечити підйом води на $120-130$ метрів.

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

Водообмін між ксилемою і флоемою у рослин

Завдяки висхідному потоку вода і мінеральні речовини постачаються кожній клітині надземної частини рослин. Більша частина води випаровується, а менша (~ 0,2 %) використовується на:

- 1) метаболічні реакції;
- 2) підтримання тургору клітин;
- 3) транспорт органічних речовин по флоемі.

Спрямований униз флоемний потік розчинів формується в клітинах мезофілу листків, де із клітинних стінок переходить у флоемні закінчення. Вода із клітин листка та із судин ксилеми надходить до флоєми за осмотичним градієнтом, який виникає в результаті скупчення в клітинах флоєми цукрів та інших продуктів фотосинтезу. Низхідний флоемний потік постачає клітини кореня органічними речовинами. Закінчення пучків флоєми тут знаходяться поряд з елементами ксилеми, і вода знову за осмотичним градієнтом надходить до ксилеми. Так відбувається обмін води в провідній системі.

Значення висхідного потоку для рослин

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

2. Висхідний потік залежить від транспірації, а транспірація пов'язана із засвоєнням диоксиду вуглецю, що використовується у фотосинтезі. Щоб отримати CO₂, рослина мусить віддавати воду, а зменшення втрат H₂O (закривання продихів) зменшує і притік CO₂. У сільському й лісовому господарствах для отримання максимальних врожаїв важливо знати співвідношення між продукцією фотосинтезу і втратами води у рослині з метою їх регулювання.

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

4. Транспірація є способом захисту рослин від перегріву.

ОСОБЛИВОСТІ ВОДНОГО ОБМІНУ У РОСЛИН РІЗНИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ГРУП

Пристосування рослин до різних умов водопостачання позначилося на їхніх морфологічних, анатомо-фізіологічних і біохімічних особливостях. Залежно від екологічної ніші, яку вони займають, слід виділити насамперед водні рослини (гідратофіти) та наземні.

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

II. У наземних рослин механізми регуляції водного балансу спрямовані на захист від значних втрат води. Вони різні у рослин різних екологічних груп. За

здатністю пристосовувати водний обмін до коливань водопостачання розрізняють дві групи рослин.

Різноманітність типів водного обміну у рослин (схема):



3. Пойкілогідричні організми (бактерії, синьо-зелені водорості, зелені водорості порядку *Protococcales*, гриби, лишайники, злаки сухих степів, пилкові зерна та насіння покритонасінних) пристосувалися переносити значну нестачу води без втрати життєздатності. При цьому у них знижується інтенсивність обміну речовин. За характером змін усіх показників водного режиму (осмотичний тиск, інтенсивність транспірації, вміст води) протягом доби їх зараховують до *гідролабільних* рослин.

4. Гомойогідричні рослини (наземні папоротеподібні, голонасінні, квіткові) мають тонкі механізми регуляції продихової та кутикулярної транспірації, а також діяльності кореневої системи. В їхніх клітинах розвинена вакуольна система, і вони не здатні до зворотного висихання. Показники водного режиму характеризують *гідростабільний* тип. Ці рослини діляться на 3 екологічні групи.

5. Гігрофіти – тонколисті папороті, деякі фіалки, калюжниця та інші – рослини високої вологості і/або затінення. Для них характерно: відкриті продиhi, гідатоми для видалення води, погано переносять будь-яку засуху.

6. Мезофіти – листові дерева, лісові та лугові трави, більшість культурних рослин і т. д. – займають проміжне місце між 5-ою і 7-ою групами.

7. Ксерофіти – молочаї, алое, кактуси, полин, ковила та інші – переважають у місцевостях із сухим жарким кліматом, добре пристосовані до засухи.

• ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗРОШУВАЛЬНОГО ЗЕМЛЕРОБСТВА

Ріст і розвиток рослин дуже сильно залежить від доступності води. 1/3 поверхні суші має недостатньо вологості; половина з неї – вкрай посушлива. Надлишок вологості припадає лише на 9% суші.

Коли річні опади перевищують річне випаровування, то йде мова про **гумідну** зону; в протилежному випадку – про **аридну**. Землеробство в аридних зонах можливе лише при штучному зрошуванні.

ПРОБЛЕМА ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ

Для водного балансу конкретного регіону важлива не стільки абсолютна кількість опадів, скільки співвідношення опадів і випаровування. Як уже згадувалося, для третини поверхні суші характерне явище водного дефіциту, коли випаровування переважає над опадами (аридні зони). Причому більша частина цієї площі є вкрай посушливою з річними опадами менше, ніж 250 мм; тоді як випаровування сягає 800 мм. Найбільш радикальним засобом боротьби з посухою в таких сільськогосподарських зонах є штучне зрошення. Воно створює оптимальні умови вологості в активному шарі ґрунту, сприяє розвитку багатодітної мікрофлори та мінералізації органічної речовини, що значно підвищує продуктивність рослин.

Основною зрошувального землеробства є науково обґрунтований раціональний режим поливу з урахуванням системи мінерального живлення для відповідних культур в конкретній ґрунтово-кліматичній зоні. Досить часто через недоліки в розрахунках норм поливу вода проникає до глибоких шарів ґрунту, багатих солями, розчиняє їх, спричиняючи підйом до орного горизонту та засолення. Внаслідок цього значні площі родючих земель виводяться з обороту.

Недостатній полив також має небажані наслідки. Рослини в умовах зрошення розвивають значну листову поверхню, інтенсивно транспірують, анатомічна структура їх набуває рис вологолюбних організмів. Тривалі періоди між поливами особливо згубно діють на фізіологічну активність рослин і продуктивний процес.

Довгий час вважали, що вода доступна рослині, поки її вміст у ґрунті не сягнув коефіцієнта стійкого в'янення. До цього моменту всі фізіологічні процеси протікають нормально. Згодом виявилось, що навіть незначний дефіцит призводить до помітних змін в обміні речовин, а після одноразової короткої посухи він так і не нормалізується.

Внутрішній водний баланс рослин залежить від комплексу факторів, пов'язаних:

- а) із самою рослиною (посухостійкість, розміри кореневої системи, фаза розвитку);
- б) із кількістю рослин на даній площі;
- в) із кліматичними факторами (випаровування, вологість і температура повітря, туман, вітер, світло, опади і т. д.);
- г) із ґрунтовими факторами (кількість H_2O , осмотичний тиск ґрунтового розчину, структура й вологоємність ґрунту тощо).

ВПЛИВ ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ НА ФІЗІОЛОГІЧНІ ПРОЦЕСИ У РОСЛИН

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

Змінюючи обмін речовин, нестача вологи впливає на *продуктивність* рослин, смак плодів, щільність деревини, довжину й міцність волокна і т.д. Вміст вологи, необхідної для нормального росту та розвитку рослин, для проростання насіння, не однаковий для різних видів.

Вплив водного дефіциту на метаболічні процеси залежить і від його тривалості. У разі тривалого в'янення збільшується швидкість розпаду білків, нуклеїнових кислот. При цьому вміст білків у листках знижується, а в насінні – збільшується.

За водного дефіциту *вміст цукрів* спочатку зменшується через зниження інтенсивності фотосинтезу, потім дещо зростає в результаті гідролізу полісахаридів листків нижніх ярусів і далі знову зменшується (усі форми).

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

Із настанням водного дефіциту зменшується *дихальний коефіцієнт*, інтенсивність дихання різко падає, особливо у молодих листків.

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

В аридних зонах важливо знати характеристику ґрунтів, усі фізіологічні особливості рослин і їхні зміни за водного дефіциту, щоб правильно визначити терміни та тривалість поливу.

ТЕОРІЯ ВОДНОГО РЕЖИМУ Й ЗРОШУВАННЯ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН

Посухи та суховії завдають великих втрат сільському господарству. Суть штучного зрошування полягає у встановленні раціонального поливного режиму і системи живлення рослин у різних ґрунтово-кліматичних зонах.

У цьому контексті важливим є питання про **верхню і нижню межі допустимої вологості ґрунту (ВМДВГ, НМДВГ).**

ВМДВГ називають *польовою вологоємністю*. Коли вологість більша, ніж ВМ, то, незважаючи на її доступність, вона малокорисна через нестачу O_2 . При НМДВГ рослини гостро потерпають від засухи, що віддзеркалюється на всій їхній життєдіяльності. Вологість стійкого в'янення не може служити діагностуючим показником для визначення термінів і норм поливу, тому що *зниження урожайності при ґрунтовій посузі зумовлюється не в'яненням рослин, а постійним водним дефіцитом у їхніх тканинах, який настає задовго до появи стійкого в'янення.*

Водний дефіцит у тканинах рослин з'являється при такій вологості ґрунту, коли його водоутримувальна сила перешкоджає повному насиченню рослин.

Ступінь доступності ґрунтової води в інтервалі від польової вологоємності до вологості стійкого в'янення для рослин не однаковий. Тому важливо визначити той стан вологості ґрунтів, нижче від якого порушуються нормальні фізіологічні процеси. Такий стан вологості ґрунту називають **нижньою межею оптимальної вологості (НМОВ).**

Величина НМОВ ґрунту залежить від фаз розвитку рослин, особливостей ґрунтово-гідрологічних та кліматичних умов, рівня агротехніки і запланованої величини врожаю, від наявності критичних періодів із гострою нестачею води. Так, для бавовника на типових сіроземах ці величини становлять: до цвітіння –

75% польової вологості, в період цвітіння – 70%, а дозрівання – 60% польової вологості. При цьому існують сортові відмінності.

У виробничих умовах терміни поливу визначають:

за вологістю ґрунту (на глибині 30-40 см);

за станом рослин – рівнем оводненості листків, їх осмотичним тиском, за відкритістю продихів, здатністю виділяти пасоку, за сисною силою листків. На даний час відомі критичні величини всисної сили листків для різних культур на різних фазах їх розвитку. Вони подані у довідниках.

Терміни та норми поливу повинні бути науково обґрунтованими, тому розв'язання проблеми фізіологічної діагностики вологозабезпечення рослин є надзвичайно актуальним для зрошувального землеробства. Норму поливу (M) розраховують за таким рівнянням:

$$M = E - P_0 - \Delta W,$$

де E — загальне водовикористання; P_0 — кількість опадів за вегетацію; ΔW — використані внутрішні запаси вологи в ґрунті за вегетаційний період.

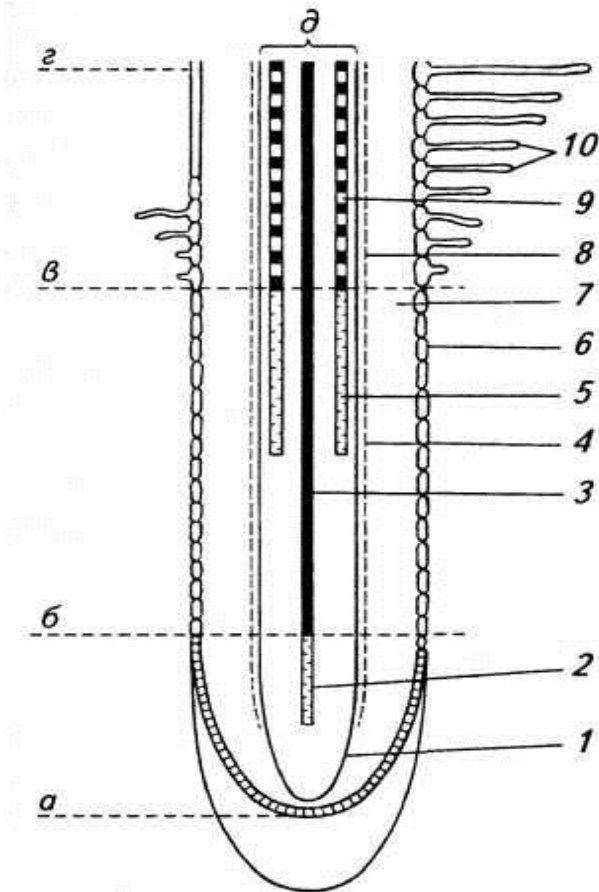
Та найкращі результати дає визначення термінів поливу за фізіологічним станом самого рослинного організму. В арсеналі способів фізіологічного контролю є різноманітні показники: водопоглинальна здатність листка; концентрація, осмотичний тиск і сисна сила клітинного соку; проникність і в'язкість цитоплазми; водоутримувальна здатність і водний дефіцит рослинних тканин; стан продихового апарату; вихід електролітів і електричний опір тканин, величина водного потенціалу; ростова реакція тощо. Для визначення цих показників розроблено та стандартизовано низку відповідних методів.

В умовах зрошувального землеробства широко використовують метод визначення всисної сили листків, яка корелює з такими показниками водного режиму, що не викликають порушень метаболізму. Так, величина всисної сили листків ярової пшениці на фазі кущіння - вихід у трубку становить 0,81...0,91 МПа, викалошування — 1,0...1,1, а наливу зерна — 1,11...1,21 МПа.

В умовах штучного зрошування формується власний мікроклімат рослин, який сприяє їхньому оптимальному розвитку. Цей фактор слід враховувати у разі застосування поливів незначними нормами з використанням дощувальних установок.

Отже, фізіологічна діагностика вологозабезпеченості рослин, встановлення раціонального поливного режиму та оптимізація мінерального живлення в різних ґрунтово-кліматичних зонах повинні бути основою штучного зрошення. Водний обмін рослин є інтегральним показником транспортної системи цілісного рослинного організму.

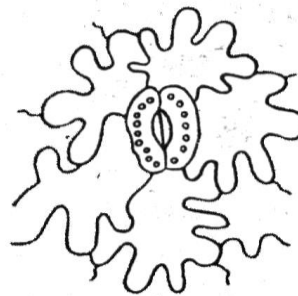
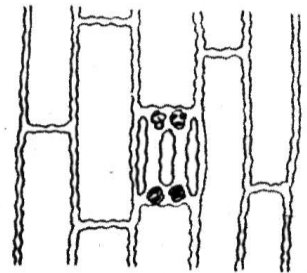
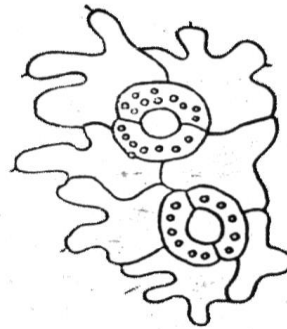
Вчасно проведений полив сприяє збільшенню врожаю. Розробка фізіологічних показників, які дають змогу точно й економно поливати рослини в умовах посушливих зон, — обов'язковий елемент високої культури зрошувального землеробства.



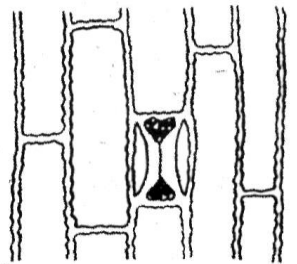
Мал. 1. Схема будови кореня:

а — кореневий чохлак; б — зона поділу; в — зона росту розтягування; г — зона поглинання; д — центральний циліндр;

1 — перицикл; 2 — незрілі елементи флоєми; 3 — дозрілі елементи флоєми; 4 — ендодерма без поясків Каспарі; 5 — незрілі елементи ксилеми; 6 — ризодерма; 7 — первинна кора; 8 — ендодерма з поясками Каспарі; 9 — зрілі елементи ксилеми; 10 — кореневі волоски.



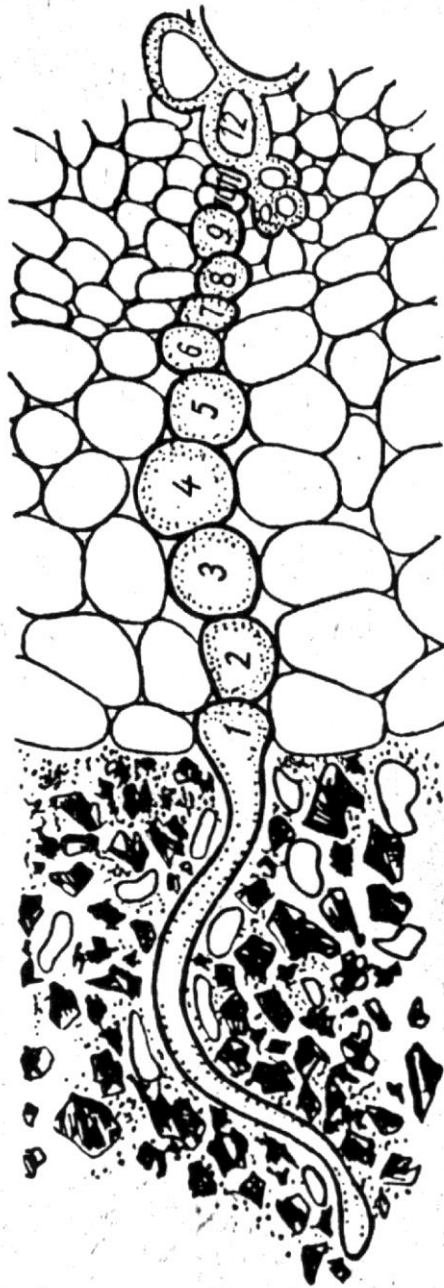
а



б

Продихи у відкритому (зверху) і закритому (знизу) стані:

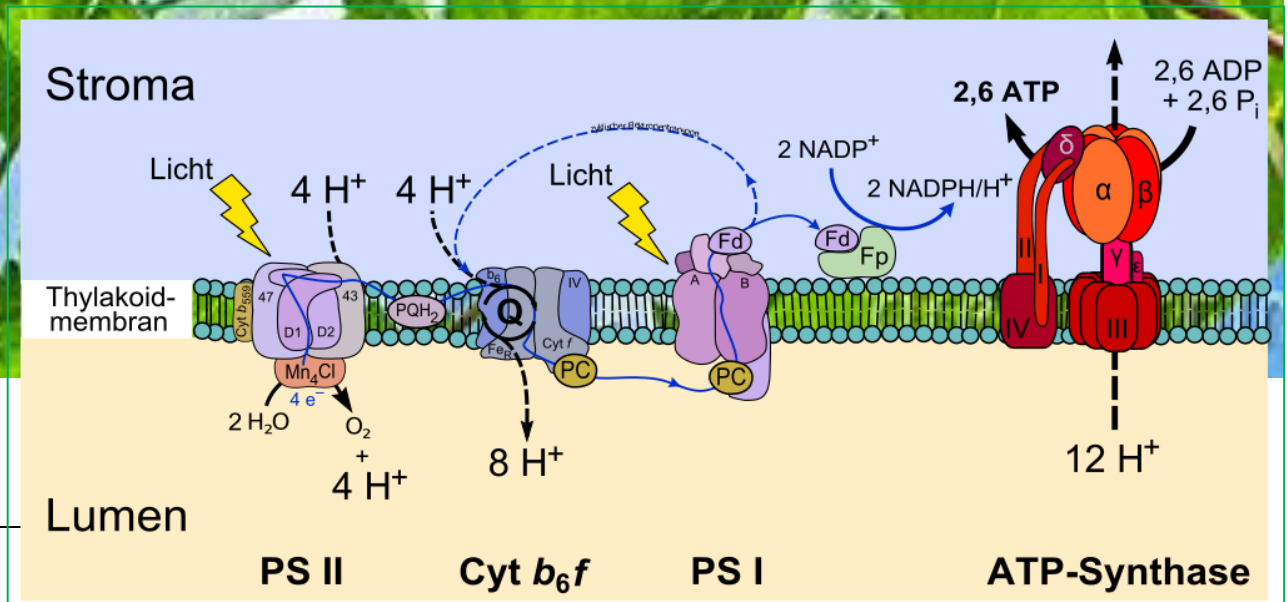
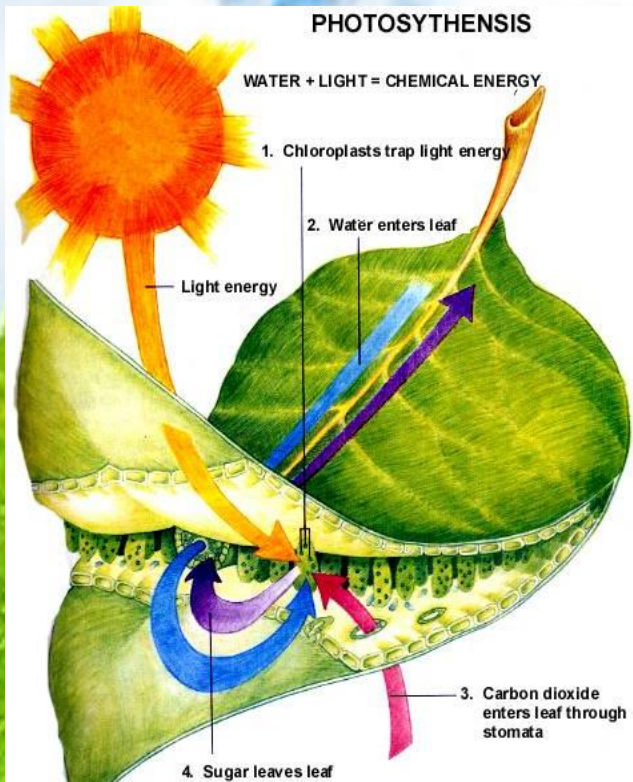
а — продихи дводольної рослини; б — продихи злака.



Мал. 9. Шлях води від кореневого волоска (1) до судин кореня (12) крізь клітини паренхіми кори (2—6), ендодерму (7), перицикл (8) і паренхіму осевого циліндру (9—11).

ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез – процес синтезу органічних сполук із неорганічних (вуглекислого газу та води) з використанням енергії світла й за участю фотосинтетичних пігментів (хлорофілу, бактеріохлорофілу, бактеріородопсину), часто з виділенням кисню як побічного продукту.



ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез – єдиний процес на Землі, 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 й людини.

Фотосинтез — це процес трансформації поглинутої організмом енергії (Е) світла в хімічну Е органічних (і неорганічних) сполук.

Провідну роль у цих перетвореннях відіграє відновлення CO_2 до рівня вуглеводів, при цьому може виділятися кисень. Однак у реакціях фотосинтезу (ф/с) можуть відновлюватися сульфати чи нітрати, утворюватися H_2 ; енергія (Е) світла може витрачатися на транспорт речовин через мембрану і також на інші процеси. Ф/с відіграє основну роль в енергетиці біосфери.

Історія вивчення фотосинтезу

З давніх-давен люди з подивом спостерігали, як великі рослини можуть виростати на безплідних скелях. Англійський ботанік і хімік С. Гейлс у 1727 році висловив думку про те, що рослини значну частину "їжі" отримують із повітря. При цьому світло, яке вбирається листям, "покрощує" цю "їжу".

Подібні думки висловлювали І. Ньютон і М. Ломоносов.

Початком експериментальних робіт у галузі ф/с послужили *досліди англійського хіміка Дж. Прістлі з рослинами під скляним ковпаком із свічкою*. Так був відкритий кисень (1774 р.). А через рік незалежно від Дж. Прістлі кисень відкрив і назвав французький вчений А. Лавуазьє. Дещо пізніше голландський лікар Я. Інгенхауз виявив, що рослини виділяють кисень лише на світлі, а у темноті – поглинають, як тварини при диханні.

У 1782 р. швейцарський дослідник Ж.Сенеб'є встановив, що *на світлі рослини також поглинають CO_2* . Це підтвердив швейцарський вчений Т.Соссюр, який методом кількісного аналізу довів, що *поглинається стільки CO_2 , скільки виділяється O_2* . Але наростання сухої маси рослини значно перевищувало кількість поглинутого CO_2 і мінеральних речовин. Т.Соссюр дійшов висновку, що органічна маса утворюється ще й за рахунок води. Це підтвердив французький агрохімік Ж.Буссенго (1840).

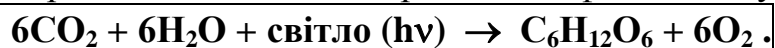
У 1865 р. німецький фізіолог рослин Ю.Сакс продемонстрував, що *на світлі у листках утворюється крохмаль і що він знаходиться у хлоропластах*. (дослід-проба Ю.Сакса). Згодом німецький фізіолог Енгельман (1881 р.) довів, що власне хлоропласти виділяють кисень на світлі.

Розмірковуючи над процесами, що відбуваються у живій рослині, Ю.Р.Майєр і Г.Гельмгольц сформулювали закон збереження й перетворення енергії. На основі чисто теоретичних розмірковувань вони стверджували, що *зелені рослини поглинають променисту сонячну енергію і перетворюють її у хімічну*. Експериментальні підтвердження цієї теорії були отримані видатним фізіологом рослин К.А.Тімірязєвим, який їх виклав у своїй докторській дисертації "Про засвоєння світла рослинами" (1875).

Він встановив: а) що *інтенсивність асиміляції CO_2 максимальна при освітленні рослини червоним світлом* (яке найбільше поглинається хлорофілом); б) що *хлорофіл служить оптичним сенсibilізатором (збільшує чутливість до світла) і бере безпосередньо участь у процесі фотосинтезу*. К.Тімірязєв

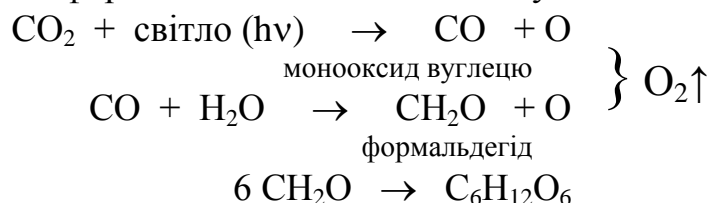
сформулював також ідею про космічну роль рослин: *фотосинтез — єдиний процес, за допомогою якого космічна сонячна Е вловлюється й залишається на Землі*. У хлоропласті промениста Е сонця перетворюється у хімічну Е вуглеводів. Крохмаль, клейковина, клітковина та інші сполуки, консервуючи сонячну Е, служать нам їжею і дають Е для всіх процесів життєдіяльності.

Результати вивчення повітряного живлення рослин за перші 100 років після дослідів Дж. Прістлі виражаються загальним рівнянням фотосинтезу:



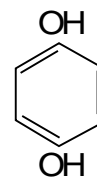
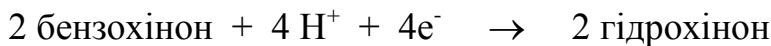
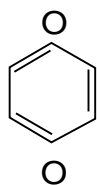
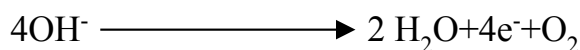
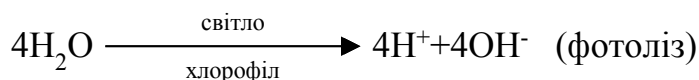
• ДВІ ФАЗИ ФОТОСИНТЕЗУ

Із наведеного вище рівняння незрозуміло, яке походження кисню — із CO_2 чи H_2O ? Спочатку вважали, що при ф/с відбувається фоторозклад CO_2 . При цьому утворюється формальдегід та монооксид вуглецю:



Однак ці речовини токсичні для рослин.

Російський біохімік О.М. Бах і голландський мікробіолог Б. ван Ніль припустили, що первинна фотохімічна реакція ф/с полягає у дисоціації води. Ця ідея була згодом підтверджена дослідями англійського фізіолога Р. Хіла. У 1937 році він з'ясував, що ізольовані хлоропласти під дією світла розкладають воду і виділяють кисень при наявності акцепторів e^- (бензохінона) — реакція Хіла. Процес розкладу води здійснюється в три етапи:



Прямі експериментальні підтвердження того, що O_2 при ф/с звільнюється власне з води, були отримані в 40-х роках окремо американськими й радянськими вченими. Поступово прийшли до розуміння того, що загальне рівняння фотосинтезу охоплює дві групи реакцій: *одна пов'язана з фотодисоціацією води, виділенням O_2 , та транспортуванням електронів, це — світлова фаза ф/с; а друга — із використанням CO_2 для синтезу глюкози і може відбуватися без світла, це — темнова фаза ф/с.*

Експериментальним підтвердженням реального існування цих двох фаз ф/с стали досліди з мигаючим світлом. Вони показали, що максимальна інтенсивність ф/с спостерігається не при безперервному, а при імпульсивному освітленні.

Далі було з'ясовано, що величина температурного коефіцієнта Q_{10} для першої групи реакцій ≈ 1 , бо фотохімічна реакція не залежить від t^0 ; а для темної фази ф/с Q_{10} при температурах 15°C і 25°C дорівнює 2,0-2,5, як і для хімічних чи ензиматичних процесів. Отже, інтенсивність ф/с лімітується швидкістю його хімічних (темнових) реакцій.

У 50-х роках американський фізіолог Д.І. Арнон дослідним шляхом відкрив *явище фотофосфорилування*, довів, що НАДФН і АТФ – кінцеві продукти світлової фази ф/с і, нарешті, встановив, що світлова фаза проходить у тилакоїдах хлоропласта, а темнова – у його стромі.

Таким чином, весь процес ф/с поділяється на темнову та світлову фази:

- **світлова фаза** полягає у поглинанні променистої Е пігментами хлоропластів та її перетворенні в хімічну енергію АТФ та НАДФН, одночасно проходить фотоліз води з виділенням O_2 ; все це відбувається у мембранах хлоропластів (у мембранах тилакоїдів).
- **темнова фаза** полягає у фіксації CO_2 та її відновленні до вуглеводів. При цьому витрачається енергія АТФ. Цей процес залежить від температури, не потребує світла, проходить у стромі хлоропластів.

• ПІГМЕНТИ ПЛАСТИД

Пігменти – найважливіший компонент апарату ф/с. Дослідження пігментів прискорилося завдяки відкриттю російським фізіологом – принципово нового *методу дослідження — адсорбційної хроматографії*. Через колонку із сорбентом пропускають розчин речовин. Речовини з різною величиною адсорбції з різною швидкістю рухаються по колонці і таким чином розподіляються. Так уперше були розділені пігменти зелених листків.

Пігменти пластид належать до 3-х класів речовин: **хлорофілів, фікобілінів, каротиноїдів**.

Хлорофіли

Структура і склад

Французькі хіміки П. Пельт'є і Ж. Каванту 1817 року виділили з листків зелений пігмент і назвали його **хлорофілом (зелений листок)**.

Польські біохіміки М.Ненцький і Л.Мархлевський (1897 р.) виявили, що в основі молекули хлорофілу, як і гема (простетичної групи) гемоглобіну, *лежить порфіринове кільце*.

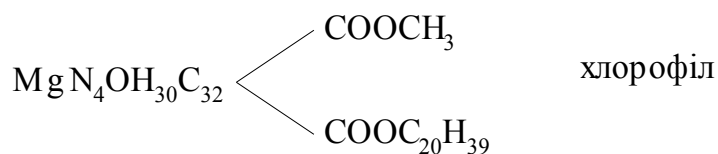
Німецький хімік Р. Вільштеттер у 1914 році встановив елементарний склад хлорофілу **а** – $\text{C}_{55}\text{H}_{72}\text{O}_5\text{N}_4\text{Mg}$ і хлорофілу **б** – $\text{C}_{55}\text{H}_{70}\text{O}_6\text{N}_4\text{Mg}$; а німецький біохімік Г. Фішер у 1930-40 роках повністю розшифрував структурну формулу. В 60-х рр. було здійснено штучний синтез хлорофілу.

Хлорофіл — складний ефір дикарбонової кислоти хлорофіліну ($\text{C}_{32}\text{H}_{30}\text{ON}_4\text{Mg}(\text{COOH})_2$), у якої одна карбоксильна група етерифікована

залишком метилового спирту (CH_3OH), а інша – залишком одноатомного ненасиченого спирту фітолу ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$).

Структурна формула хлорофілу

Чотири пірольні кільця (I-IV) з'єднані між собою метиновими містками (α , β , γ , δ) і утворюють порфіринове ядро. Зовнішні атоми вуглецю: 1-10. Атоми азоту пірольних кілець чотирма координаційними зв'язками взаємодіють з атомом Mg. Циклопентанове кільце (V) містить хімічно активну карбонільну групу біля C_9 і метильовану карбоксильну групу біля C_{10} . Бічний ланцюг IV пірольного кільця складається з *пропіонової кислоти*, поєднаної складноефірним зв'язком із *поліізопреновим ненасиченим спиртом* **фітолом** ($\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$).

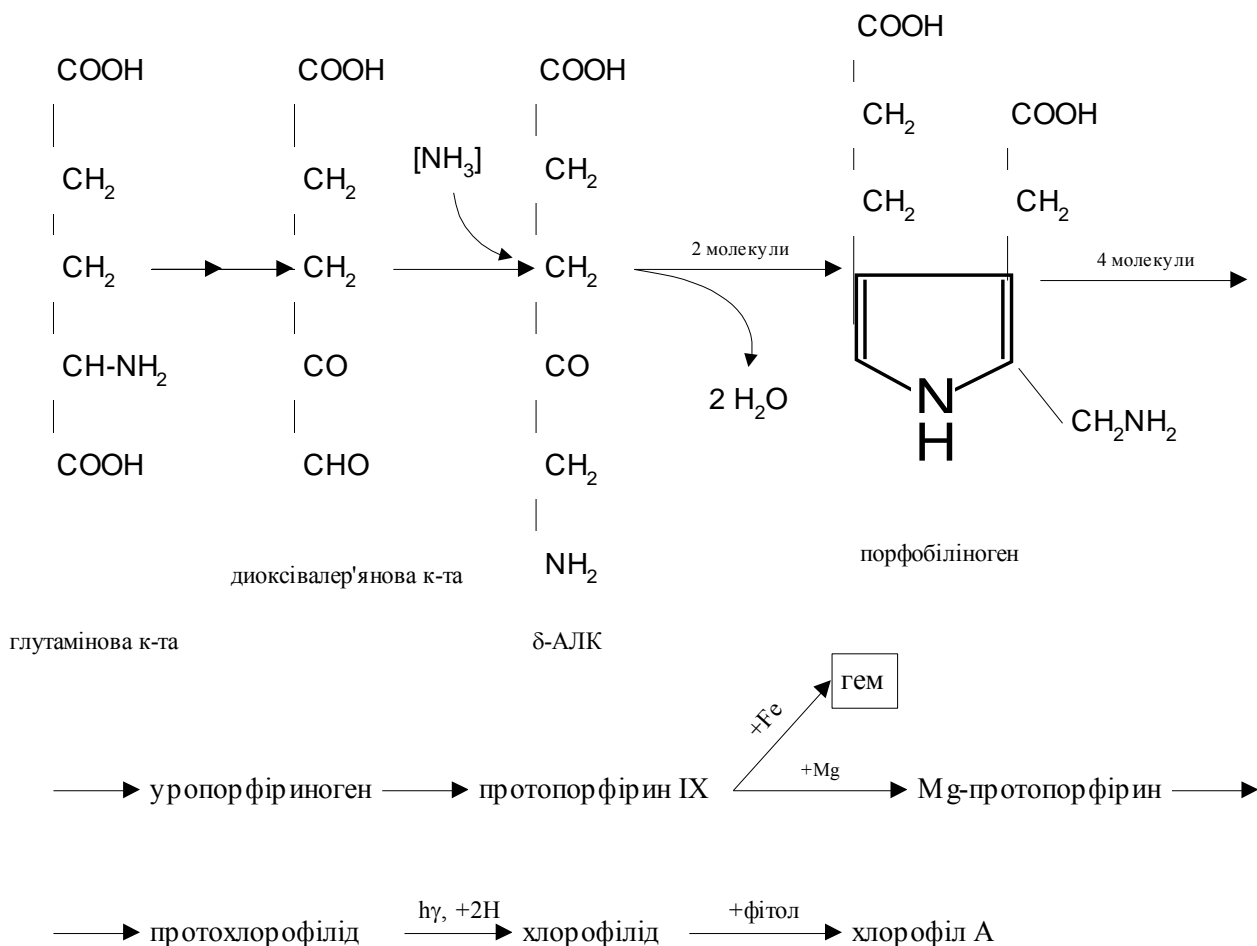


1, 3, 5 і 8-й вуглеці пірольних кілець мають метильні групи, 2-й — вінільну, 4-й — етильну. Порфіринове кільце – це система із дев'яти пар кон'югованих подвійних і одинарних зв'язків, що чергуються, із 18-тьма делокалізованими π -елекtrонами. **Хлорофілід** – структура хлорофілу без фітолу.

При заміщенні Mg на протони утворюються **феофітини**.

Усі фотосинтезуючі рослини і ціанобактерії містять хлорофіл а; вищі рослини, зелені водорості та евгленові — хлорофіл b, бурі й діатомові водорості — хлорофіл c, червоні водорості — хлорофіл d.

Біосинтез хлорофілів



Перший етап біосинтезу хлорофілів у рослин – утворення δ -амінолевулінової кислоти (АЛК) із C_5 -дикарбонових кислот.

Циклізація 2-х молекул АЛК призводить до утворення пірольної сполуки – порфобіліногена. З 4-х пірольних кілець формується уропорфіриноген, який перетворюється у протопорфірин IX. Подальший шлях перетворення протопорфірину може бути різним. З участю заліза формується гем, який входить до складу цитохромів, каталази, пероксидази, гемоглобіну. При залученні Mg утворюється протохлорофілід, який на світлі перетворюється в хлорофіл а. Усе це відбувається в хлоропластах.

Фізико-хімічні властивості хлорофілів

У твердому вигляді хлорофіл а є аморфною речовиною синьо-чорного кольору. Температура плавлення хлорофілу а – $117\text{--}120^\circ\text{C}$. Хлорофіли добре розчинні в етиловому ефірі, бензолі, хлороформі, ацетоні, етил. спирті; погано – в петролейному ефірі і нерозчинні у воді.

Різко виражені **максимуми поглинання хлорофілів** перебувають у **червоній** (хл. а — $660\text{--}663 \text{ нм}$; хл. б — $642\text{--}644 \text{ нм}$.) і в **синій** (хл. а — $428\text{--}430 \text{ нм}$.; хл. б — $452\text{--}455 \text{ нм}$.) частинах спектра (дані для розчинів хлорофілів у етиловому ефірі). Хлорофіли слабо поглинають оранжеве й жовте світло і зовсім не поглинають зелених та інфрачервоних променів.

Поглинання в синьо-фіолетовій частині спектра зумовлене системою кон'югованих одинарних і подвійних зв'язків порфіринового кільця. Інтенсивність поглинання в червоній ділянці пов'язана з гідруванням подвійного зв'язку $\text{C}_7\text{--C}_8$ у

четвертому пірольному кільці при переході від протохлорофіліду до хлорофіліду і наявністю Mg в порфіриновому ядрі.

На розміщення максимумів спектра поглинання впливає природа розчинників і взаємодія молекул хлорофілу з іншими пігментами та органічними речовинами.

Розчини хлорофілів у полярних розчинниках мають яскраву флуоресценцію (люмінесценцію) і здатні до фосфоресценції (в інфрачервоній частині спектра). Нативний хлорофіл флуоресцює слабо.

Ці явища залежать від різних шляхів використання енергії (E) електронного збудження.

Як відомо, найбільш стійкими є ті стани атомів, в яких валентні \bar{e} займають найнижчі енергетичні рівні і розподілені по них згідно з принципом Паулі (не $> 2 \cdot x$ \bar{e} із антипаралельними спінами на кожній орбіталі). Такий стан молекули називають основним синглетним (S_0) енергетичним станом. Коли молекула поглинає квант світла, то за рахунок цієї енергії \bar{e} переходить на більш високі вакантні орбіталі. Коли у збудженого \bar{e} зберігається той же напрямок спіна, то молекула знаходиться в синглетному збудженому стані (S^*), коли спіни \bar{e} змінюються, то таке збудження називається триплетним (T^*).

Поглинання молекулою хлорофілу кванта червоного світла призводить до переходу з основного синглетного енергетичного стану (S_0) до синглетного збудженого стану (S_1^*); поглинання синього світла з більшою E призводить до переходу \bar{e} на більш високу орбіту (S_2^*).

Збуджена молекула хлорофілу повертається до основного стану різними шляхами. При цьому відбувається виділення теплоти, флуоресценція, фосфоресценція. Нарешті, E збудженого стану може бути використана на фотохімічні реакції. В останньому випадку флуоресценції чи фосфоресценції не спостерігається.

Структура молекули хлорофілу в процесі еволюції чудово пристосована до своїх функцій сенсibilізатора фотохімічних реакцій. До її складу входять 18 делокалізованих $\pi \bar{e}$, що робить молекулу хлорофілу легко збудливою при поглинанні квантів світла.

Одночасно хлорофіл здатний до окисно-відновних перетворень. Хлорофіл, розчинений у піридині, в анаеробних умовах під впливом світла відновлюється аскорбіною кислотою або іншими донорами електронів. Після вимкнення світла реакція відбувається у зворотному напрямку. Фотовідновлений хлорофіл у свою чергу може відновлювати різні акцептори електронів (НАД⁺, рибофлавін, хінон, Fe³⁺, кисень). Таким чином, молекула хлорофілу може бути не лише первинним акцептором електрона, але і його первинним донором. Виходячи з цього можна зробити висновок, що молекула хлорофілу завдяки структурним і фізико-хімічним особливостям здатна виконувати 3 важливі функції:

- 1) вибірково поглинати E світла;**
- 2) запасати її у вигляді E електронного збудження;**
- 3) фотохімічно перетворювати E збудженого стану електронів у хімічну E фотовідновлених і фотоокиснених станів.**

Просторова організація хлорофілу:

магній-порфіринове кільце – утворює гідрофільну пластинку, яка розміщується над мембранами;

фітол знаходиться під кутом до порфіринового кільця і утворює гідрофобний полюс, який взаємодіє з мембранними структурами.

Фікобіліни

Найпоширеніші представники фікобілінів – фікоеритробіліни (переважають у червоних водоростей) і фікоціанобіліни (переважають у синьозелених).

Структура і властивості

Належать до жовчних пігментів – білінів. Це тетрапіроли з відкритим ланцюгом без металу. Містять систему кон'югованих подвійних і одинарних зв'язків. Пірольні кільця з'єднані між собою метиленовими чи метиновими містками. I і IV піроли мають по одній карбонільній групі. Містять бокові радикали: 4 метильних (C₁, 3, 6, 7), вінільну (C₂), етильну (C₈) і два залишки пропіонової кислоти (C_{4,5}).

Фікобіліни – це хромофорні групи фікобіліпротеїнів (ковалентний зв'язок). Фікобіліпротеїни діляться на 3 групи:

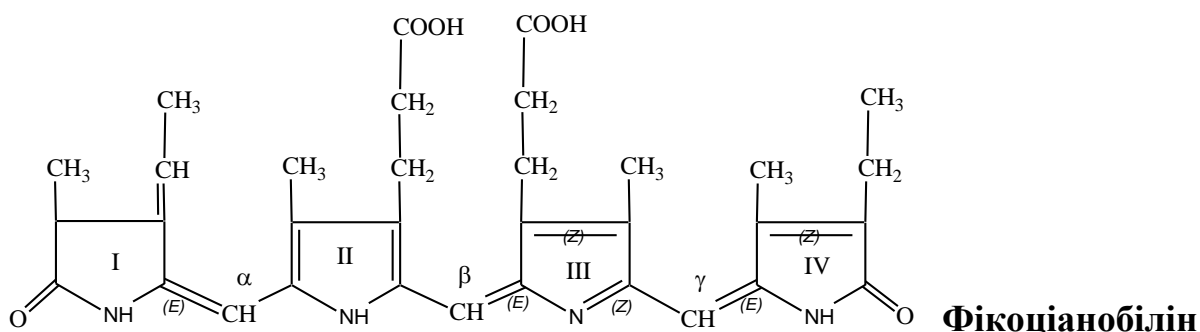
- 1) фікоеритрини – білки червоного кольору (498-568 нм);
- 2) фікоціаніни – синьоголубі білки (585-630 нм);
- 3) аллофікоціаніни – сині білки (585-650 нм).

Загальний спектр поглинання – 490-650 нм (зелені та жовто-оранжеві промені). Розчинні у воді. Локалізовані у фікобілісомах – гранулах, що розміщені на зовнішній поверхні фотосинтетичних ламел.

Значення

Максимуми поглинання світла у фікобілінів знаходяться між двома максимумами поглинання у хлорофілів: в оранжевій, жовтій і зеленій частинах спектра. Це пов'язано з оптичними властивостями води, яка перш за все поглинає довгохвильові промені. Тому до різних глибин доходить якісно різне світло. На глибині 36 м у воді повністю зникають червоні промені, 177 м – жовті, 322 м – зелені, на глибину 500 м не проникають навіть сині промені. В результаті у верхніх шарах океанів живуть переважно зелені водорості, глибше — синьо-зелені, а ще глибше — червоні (явище хроматичної комплементарної адаптації).

У водоростей фікобіліни — це додаткові пігменти, які замість хлорофілу виконують функції світлозбирального комплексу. Приблизно 90 % Е світла ними передається на хлорофіл а. У всіх рослин є фітохром — фікобілін, що є фоторецептором і виконує регуляторні функції.



Каротиноїди

Каротиноїди — жиророзчинні пігменти жовтого, оранжевого, червоного кольору, які наявні в хлоропластах усіх рослин. Вони також входять до складу хромопластів у незелених частинах рослини. Синтезуються бактеріями й грибами. Циклічні чи ациклічні ізопреноїди.

Структура і властивості

До каротиноїдів належать три групи сполук:

- 1) оранжеві чи червоні каротини ($C_{40}H_{56}$);
- 2) жовті ксантофіли ($C_{40}H_{56}O_2$, $C_{40}H_{56}O_4$);
- 3) каротиноїдні кислоти – продукти окислення каротиноїдів, наприклад, кроцетин $C_{20}H_{24}O_4$ має вкорочений ланцюг і дві карбоксильні групи.

Каротини і ксантофіли добре розчинні у хлороформі, бензолі, сірководневоді, ацетоні. Каротини добре розчинні в ефірах і майже не розчиняються у спиртах; ксантофіли — навпаки.

Усі каротиноїди – полієнові сполуки. Каротиноїди перших двох груп складаються із восьми залишків ізопрену (ланцюг кон'югованих подвійних зв'язків). Каротиноїди можуть бути ациклічними (аліфатичними), моно- і біциклічними. Цикли на кінцях молекул каротиноїдів є похідними іонона.

Ациклічний каротиноїд → лікопін. Циклічний α -каротин містить β -іононове кільце та ϵ -іононове кільце ($C_4=C_5$). β -каротин містить два β -іононових кільця ($C_5=C_6$). При гідролізі β -каротину по центральному подвійному зв'язку утворюються дві молекули ретинолу (вітаміну А).

Основні каротиноїди вищих рослин і водоростей — β -каротин, лютеїн, віолаксантин, неоксантин, зеаксантин.

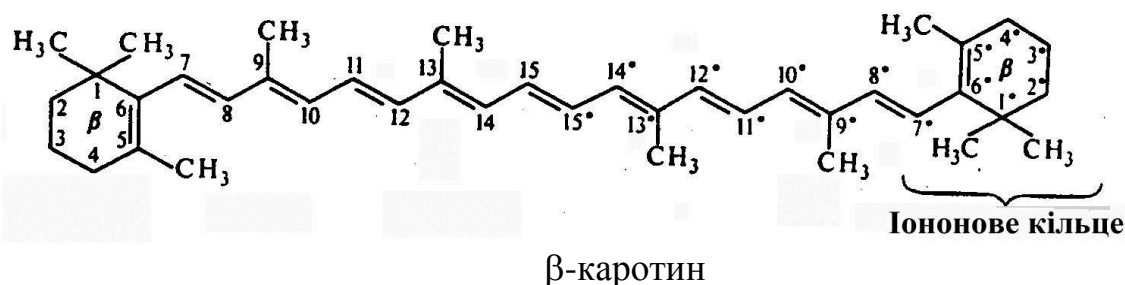
Синтез каротиноїдів починається з ацетил-СоА через мевалонову кислоту, геранілгеранілпірофосфат до лікопіна, який є попередником усіх інших каротиноїдів. Спектри поглинання каротиноїдів характеризуються двома смугами у фіолетовій і синій ділянках від 400 до 500 нм.

Каротиноїди, як і хлорофіли, нековалентно зв'язані з білками і ліпідами мембран.

Роль каротиноїдів у процесах ф/с

Каротиноїди — обов'язкові компоненти пігментних систем усіх фотосинтезуючих організмів. Головні їхні **функції** це:

- 1) участь у поглинанні світла як додаткові пігменти;
- 2) захист молекули хлорофілу від незворотного фотоокиснення;



Можливо беруть участь у кисневому обміні при фотосинтезі.

Значення каротиноїдів стає зрозумілим, коли ми розглянемо розподіл E в спектрі сумарної сонячної радіації на поверхні Землі, максимум якої припадає на синьо-голубу і зелену частини спектра (480-530 нм). У модельних дослідах показана висока ефективність *перенесення E світла* від каротиноїдів до хлорофілів. Цю здатність мають каротини, але не ксантофіли.

Цілим рядом експериментів (біохімічними у пробірках, на безкаротиноїдних мутантах – хламідомонада, кукурудза) доведена *захисна роль* каротиноїдів. Вони захищають молекули хлорофілів від руйнування (окислення).

У світлочутливих “очках” одноклітинних і на верхівках пагонів вищих рослин каротиноїди, контрастуючи на світло, сприяють *визначенню його напрямку*. Каротиноїди зумовлюють колір пелюсток і плодів деяких рослин (у більшості випадків це залежить від вакуольних антоціанів).

• СВІТЛОВА ФАЗА ФОТОСИНТЕЗУ

У світловій фазі ϕ/c відбувається поглинання світла молекулами хлорофілу a з участю додаткових пігментів і трансформація E світла у хімічну E АТФ та відновленого НАД(Ф)Н. Це складна система фото-фізично-хімічних реакцій, яка відбувається на мембранах хлоропластів.

До складу ламел хлоропластів входять 5 багатокомпонентних білкових комплексів: світлозбиральний, фотосистема I і фотосистема II, цитохромний (що беруть участь у міграції енергії) та АТФ-азний (що бере участь у синтезі АТФ).

Міграція E і транспорт e^-

Дві фотосистеми

Квантовий вихід ϕ/c — це кількість виділеного O_2 , або зв'язаного CO_2 на 1 квант поглинутої E . Доведено експериментально, що сумарний ефект (квантовий вихід) вищий при освітленні рослин одночасно короткохвильовим (650 нм) і довгохвильовим (700 нм) червоним світлом, ніж при дії кожного червоного світла окремо. Це явище отримало назву *ефекту посилення Емерсона*.

Звідси впливає припущення, що у хлоропластах взаємодіють дві пігментні системи. Використовуючи диференційне центрифугування у градієнті густини сахарози, вдалося виділити й вивчити білкові комплекси фотосистеми I і фотосистеми II (ФС I і ФС II).

Компоненти електронно-транспортного ланцюга хлоропластів (ЕТЛ)

Компоненти	Характеристика	Додаток
ФС II		
S	Білковий комплекс зв'язування й окиснення H_2O і виділення O_2 (S-система). Містить кластер з 4-х атомів Mn на кожний реакційний центр. Потребує наявності Cl^- і Ca^{2+} .	} зв'язані.
Z	Швидкий донор і переносник e^- до P_{680} , містить 2 міцно зв'язані атоми Mn.	

П₆₈₀ Цит B ₅₅₉ Фф Q _A Q _B	Хлорофіл a ₆₈₀ (димер) — реакційний центр + антенні пігменти (хлорофіли a ₆₇₀₋₆₈₃). Гемопротейн. Феофітин a — первинний акцептор e ⁻ у ФС II. Первинний пластохінон ФСII, асоційований з атомом заліза. Вторинний пластохінон ФСII (місце зв'язування PQ).	ФС II відновлює PQ і окиснює H ₂ O з виділення м O ₂ і H ⁺ .
PQ\ PQH ₂	Пул пластохінонів – ліпідорозчинних переносників e ⁻ і H ⁺ .	
Комплекс цитохромів b₆-f		
b ₆ Q _c , Q _z FeS _R цит.-f	Гемопротейн — цитохром B ₅₆₃ . Ділянки зв'язування пластохінона в комплексі цитохромів b ₆ -f Залізосірчаний білок Ріске (2Fe 2S). Цитохром-f — гемопротейн.	На світлі окиснює ФС II і відновлює ФС I.
П _ц	Пластоціанін — водорозчинний білок, містить мідь, переносник e ⁻ .	
ФС I		
П ₇₀₀ A ₁ A ₂ , A _B Фд ФАД (редуктаз а) НАДФ ⁺	Пігмент, хлорофіл a ₇₀₀ (димер) ⇔ реакційний центр + антенний компонент (хлорофіли a ₆₈₀₋₆₉₅). Мономерна форма хлорофілу a ₆₉₅ — первинний акцептор e ⁻ у ФС I. Залізосірчані білки (FeS білки) — вторинні акцептори e ⁻ , містять 4Fe і 4S. Фередоксин — водорозчинний білок, який містить залізосірчані центри. Фередоксин: НАДФ-оксидоредуктаза з ФАД, що слугує коферментом. Нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат окислений.	Відновлює на світлі НАДФ ⁺ .

З'єднувальною ланкою між ФС I і ФС II служать пул пластохінонів, білковий цитохромний комплекс b₆-f і пластоціанін.

ФС I виникла раніше. У бактерій Ф/С здійснюється без розкладу H₂O і виділення O₂ (фоторедукція). Донорами e⁻ служать сполуки H₂S, H₂, CH₄.

Антенні комплекси й міграція енергії

З'ясовано, що на кожен реакційний центр (РЦ) припадає 200-400 молекул хлорофілу, які поглинають світло і передають E на РЦ. Молекули хлорофілу a, а також хлорофілу b, каротиноїди, фікобіліни входять до складу світлозбиральних комплексів (СЗК).

Із ламел хлоропластів виділено світлозбиральний білковий комплекс із хлорофілами a і b (СЗК a-b), тісно пов'язаний з ФС II, і антенні комплекси, які безпосередньо входять до ФС I і ФС II (фокусуючі антенні комплекси фотосистем). У СЗК a-b наявні хлорофіл a і хлорофіл b (від 120 до 240 молекул) та каротиноїди. Половину білків тилакоїдів і близько 60 % загальної кількості хлорофілів локалізовано в таких комплексах.

Антенний білковий комплекс ФСII містить 40 молекул хлорофілів $a_{670-683}$ на один P_{680} і β -каротин. Антенний білковий комплекс ФСI складається із хромопротеїнів, які містять 110 молекул хлорофілів $a_{680-695}$ на один P_{700} , а також β -каротин.

Хромопротеїни антенних комплексів не мають фотохімічної й ферментативної активності. Коли б кожна молекула хлорофілу перетворювала поглинуту нею E світла у фотохімічну реакцію, то така система була б нерентабельною. Тривалість синглетного збудження (10^{-9} - 10^{-12} с) значно коротша від часу поглинання 1 кванта світла (0,1 с)

Більшу частину часу молекула хлорофілу простоювала б, поглинаючи світло. Тому роль антенних комплексів полягає в тому, щоб збирати й передавати E квантів на невелику кількість молекул реакційних центрів P_{680} і P_{700} , які і здійснюють фотохімічні реакції.

Передача (міграція) E по пігментах антенних комплексів відбувається за принципом індуктивного резонансу. Кожна молекула хлорофілу у синглетному стані є молекулярним осцилятором. Навколо збудженої молекули змінне електричне поле, що має певну частоту коливань, індукує осциляцію диполя (електрон-ядро) сусідньої молекули. При цьому молекула-донор переходить до основного стану, а молекула-акцептор — до збудженого стану і т.д.

Умовами для резонансного переносу E електронного збудження служать незначні відстані між молекулами (не >10 нм) і перекриття частот коливань у двох сусідніх молекул. Міграція E здійснюється від короткохвильових пігментів до більш довгохвильових, тобто до пігментів із більш низьким рівнем синглетного збудженого стану.

В антенних комплексах перенесення E відбувається за допомогою пігментів, що розміщуються у такому порядку: каротин (400-550 нм) \rightarrow хл. b (650 нм) \rightarrow хл. a (660-675) \rightarrow P_{680} (ФСII). Швидкість резонансного переносу E від молекули до молекули = 10^{-10} с. При цьому ефективність переносу між молекулами хлорофілу сягає 100%, а між молекулами каротину і хлорофілу – лише 40%.

Реакційні центри

Білки, які містять довгохвильові форми хлорофілів (P_{700} ФСI і P_{680} ФСII) у кількості 1 молекула на 200-400 молекул інших хлорофілів і які здатні до первинного фотохімічного розподілу зарядів, називають реакційними центрами (РЦ).

Фотосинтетична одиниця – мінімальне функціональне угруповання тилакоїда, яке здатне до фотосинтетичного розподілу заряду і складається з пігментів антенних комплексів та реакційних центрів.

Первинний розподіл зарядів у РЦ відбувається між молекулами хлорофілової природи і пов'язаний з транспортом e^- . Згідно з сучасними уявленнями, хлорофіли реакційних центрів виконують основну функцію в перетворенні енергії сонячних квантів. Завдяки специфічним зв'язкам та організації молекул-донорів і молекул-акцепторів хлорофіли реакційних центрів здатні використовувати одержану енергію збудження для утворення потоку електронів шляхом оборотних окисно-відновних реакцій. В результаті цього в тилакоїдній мембрані формується протонний і електричний градієнти.

Порядок реакцій у цих процесах визначається тривалістю того чи іншого стану молекул. Молекули знаходяться в синглетному збудженні 10^{-10} с. Від первинних донорів (P_{680}^* або P_{700}^*) первинні акцептори (Фф або A_1 відповідно) отримують електрони за 10^{-12} с.

Час зворотних рекомбінацій від Фф⁻ на P_{680}^+ , і від A_1^- до P_{700}^+ набагато довший — $\sim 10^{-6}$ с. Те ж саме стосується і подальших пар взаємодіючих молекул. Тому весь хід різко зміщений вправо.

Z , P_c і Q_A , A_2 — вторинні донори й акцептори. Їх відповідно окислений та відновлений стан більш стабільний, ніж стан окислених та відновлених компонентів в РЦ.

Отже, у РЦ енергія збудженого стану хлорофілу перетворюється на енергію розподілених зарядів, тобто перетворюється у хімічну Е.

Забігаючи наперед, можна окреслити такий ланцюг перетворення енергії.

Енергія Сонця використовується на збудження хлорофілів, збуджені хлорофіли із реакційних центрів перетворюють цю енергію на потік електронів низкою переносників шляхом здійснення окисно-відновних реакцій, енергія потоку електронів використовується на створення різниці у концентрації та заряді іонів водню по різні сторони тилакоїдної мембрани, утворена таким чином енергія електрохімічного градієнту іонів водню через АТФазний комплекс використовується на синтез АТФ, а енергія АТФ — на синтез органічних сполук.

Таким чином, на початку шляху ми маємо енергію Сонця, а в кінці — енергію вуглеводів, білків, жирів.

Нециклічне і циклічне транспортування e^-

Виходячи з даних про квантовий вихід ф/с (для виділення 1 молекули O_2 необхідно 8 квантів світла) та із складу компонентів двох ФС і величин їх окисно-відновних потенціалів, Р.Хілл, Ф.Бендалл та Л.Дюйзенс запропонували схему **нециклічного транспортування e^-** (Z-схема).

Нециклічне транспортування електронів охоплює ФСII, комплекс цитохромів b_6-f , ФС I. У ФСII димер P_{680} поглинає Е двох квантів короткохвильового світла і переходить до синглетного збудженого стану. Далі віддає $2e^-$ феофітину (Фф), від якого електрони, гублячи Е, переходять до пластохінонів ФСII — Q_A і Q_B , далі на пул ліпідорозчинних пластохінонів (PQ), які переносять через ліпідну фазу мембран електрони і протони, згодом — на залізосірчаний білок FeS_R і цитохром f , відновлюючи Cu-вмісний білок пластоціанін (Пц).

Вакантні місця в P_{680}^* заповнюються двома e^- від переносника $e^- Z$, який відновлюється з участю системи S. Окиснений білковий комплекс S зв'язує воду і відновлюється за рахунок e^- води. Для здійснення цих реакцій необхідна наявність Mn , Cl^- , Ca^{2+} .

Описаний ланцюг реакцій різко сповільнюється, коли ФС I не збуджена, бо весь Пц відновлюється. При збудженні P_{700} двома квантами довгохвильового червоного світла (ФС I) два e^- захоплюються A_1 , а потім послідовно передаються переносниками $e^- A_2$ і A_B фередоксину й фередоксин:НАДФ-оксидоредуктазі. Редуктаза відновлює НАДФ⁺.

На вакантні місця в P_{700}^* переходять електрони з пластоціаніну (Пц). З-схема переконливо пояснює ефект посилення Емерсона. Е, яка звільняється при передачі e^- із P_{680} на P_{700} використовується для синтезу АТФ з АДФ та неорганічного фосфату (фотофосфорилування).

Таким чином, при нециклічному транспортуванні e^- бере участь ФС II, комплекс цитохромів b_6-f і ФС I; при цьому відновлюється НАДФ $^+$ та синтезується АТФ.

Циклічне транспортування e^- відбувається тільки за рахунок компонентів ФС I і комплексу цитохромів b_6-f . У цьому випадку збуджені молекули P_{700}^* послідовно віддають електрони на A_1 , A_2 і A_B , Фд, PQ, FeS_R , цитохром- f , Пц і, в кінці, на P_{700} . Цикл замикається. При цьому НАДФ $^+$ не відновлюється. Звільнена енергія використовується тільки для фосфорилування АДФ.

Фотофосфорилування

Фотофосфорилування – це процес утворення АТФ, пов'язаний з індукованим світлом транспортуванням e^- по ЕТЛ хлоропластів.

Механізм фотофосфорилування АДФ, спряжений з діяльністю електронно-транспортного ланцюга, пояснює *хеміосмотична теорія* англійського біохіміка П. Мітчела. Суть її полягає ось у чому.

Ланцюг переносників e^- і H^+ діє таким чином, що трансмембранне перенесення e^- і H^+ в один бік чергується з перенесенням у протилежний бік лише e^- . *У результаті діяльності такої H^+ -помпи на внутрішній поверхні мембрани нагромаджується надлишок H^+ і виникає електрохімічний потенціал іонів H^+ , який є формою запасання Е.* Зворотний пасивний тік іонів H^+ можливий лише через протонний канал CF_0 H^+ -АТФазного комплексу (або H^+ -АТФази) і супроводжується утворенням високоенергетичного фосфатного зв'язку АТФ.

До H^+ -АТФазного комплексу, крім протонного каналу CF_0 , входить фактор спряження CF_1 , який володіє АТФ синтетазною активністю, тобто є АТФазою.

Таким чином, на внутрішній поверхні тилакоїдної мембрани під впливом світла збуджуються P_{700} і P_{680} . Два електрони від P_{680} захоплюються акцепторами на зовнішньому боці і передаються на окиснену форму PQ, що виконує функцію човника. $2PQ$ дифундують до цитохромного комплексу, захоплюючи перед тим із строми $2H^+$. Електрони з $2PQH_2$ поступають на ланцюг: $FeS_R \rightarrow$ цитохром- $f \rightarrow$ Пц $\rightarrow P_{700}$, а іони H^+ потрапляють до порожнини тилакоїда.

Друга пара H^+ звільняється тут же при фотоокисненні води.

У ФС I електрони з P_{700} захоплюються акцептором А, передаються через фередоксин до НАДФ $^+$, що знаходиться на зовнішній поверхні мембрани, причому 1 H^+ із строми використовується на відновлення НАДФ $^+$. *Отже, із зовнішнього середовища тилакоїда зникають, а у внутрішньому з'являються протони. Таким чином утворюється електрохімічний потенціал іонів H^+ , який використовується при нециклічному фотофосфорилуванні.*

При циклічному фотофосфорилуванні e^- від Фд поступають на цитохромний комплекс із використанням пула PQ, який діє як переносник H^+ і e^- . Згодом електрони через цитохром- f і Пц повертаються на основний енергетичний рівень у P_{700} , а протони надходять до порожнини тилакоїда. Створений таким

чином електрохімічний потенціал іонів водню в кінцевому результаті забезпечує синтез фосфатного зв'язку АТФ на CF_1 .

Локалізація e^- і H^+ - транспортних реакцій

Перенос електронів і протонів здійснюється в мембранах тилакоїдів. Світлозбиральні комплекси і фотосистеми (СЗК+ФС) локалізуються в основному на мембранах, які щільно контактують одна з одною. СЗК+ФС і АТФ-азний комплекс ($CF_1 + CF_0$), як правило, знаходяться на нестикуючих мембранах. Комплекси цитохромів b_6-f рівномірно розміщені між ними.

Взаємодія здійснюється за допомогою легкорухомого ліпофільного пластохінона RQ у ліпідній фазі і завдяки переміщенню водорозчинного Пц уздовж внутрішніх поверхонь ламел та водорозчинного Фд уздовж їх зовнішніх поверхонь.

• ШЛЯХ ВУГЛЕЦЮ (ТЕМНОВА ФАЗА Ф/С)

У результаті фотохімічних реакцій у хлоропластах утворились АТФ і НАДФН. Однак самі по собі ці продукти світлової фази не здатні відновити CO_2 і, очевидно, темнова фаза ф/с — складний процес із великою кількістю реакцій. У даний час відомі C_3 -, C_4 - шляхи фіксації CO_2 , фотосинтез за типом сукулентів (САМ-метаболізм) і фотодихання. САМ-метаболізм (Crassulacean Acid Metabolism) ще часом називають метаболізмом органічних карбонових кислот у товстолистих – МОКТ.

C_3 -шлях ф/с (цикл Кальвіна)

Американському біохіміку Кальвіну і його співробітникам за допомогою міченого $^{14}CO_2$ вдалося виявити *первинний продукт ф/с*. Ним виявилася 3-фосфогліцерінова кислота (ФГК). Згодом ними ж було виявлено *первинний акцептор CO_2 – рибульозо-1,5-дифосфат* і всі інші реакції C_3 -шляху ф/с. Цикл Кальвіна складається з трьох етапів: карбоксилювання, відновлення та регенерації.

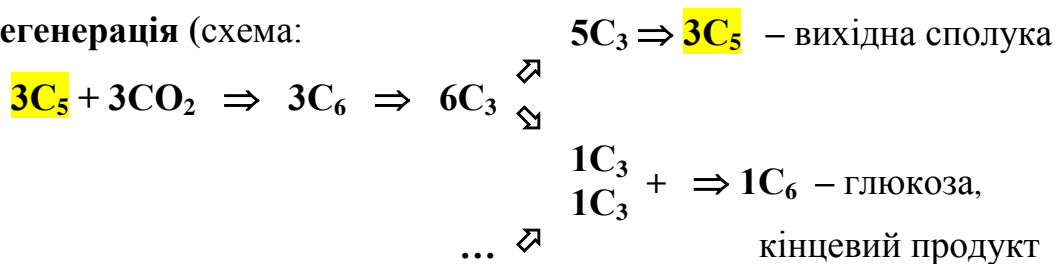
1. Карбоксилювання (схема: $C_5 + CO_2 \Rightarrow C_6 \Rightarrow 2C_3$):

- 1) *рибульозо-5-фосфат* з участю АТФ фосфорилується і перетворюється на *рибульозо-1,5-дифосфат – фосфорибульозокіназа*;
- 2) поглинається CO_2 , що приєднується до *рибульозо-1,5-дифосфату* — **рибульозо-дифосфаткарбоксилаза**. Отриманий продукт (2-карбокси-3-кетарабінітол-1,5-бісфосфат) зразу ж розкладається на 2 молекули *3-фосфогліцерінової кислоти*, при цьому засвоюється вода.

2. Відновлення (схема: $ФГК \Rightarrow ФГА$):

- 3) *3-ФГК* перетворюється на *1,3-дифосфогліцерінову кислоту* — **фосфогліцераткіназа+АТФ**;
- 4) *1,3-диФГК* за рахунок водню НАДФН₂ і **тріозофосфатдегідрогенази** відновлюється й утворює *3-фосфогліцеріновий альдегід*;

3. Регенерація (схема:



Регенерація первинного акцептора диоксиду вуглецю і синтез кінцевого продукту ф/с. В результаті вищеописаних перетворень при фіксації 3-х молекул CO_2 і утворенні 6-ти молекул відновлених фосфотріоз, 5 із них ідуть на регенерацію *рибульозо-5-фосфата*, а одна – на синтез глюкози:

- 5) *3-ФГА* під дією ферменту **тріозофосфатізомерази** перетворюється на *фосфодіоксіацетон*;
- 6) *3-ФГА* і *фосфодіоксіацетон* конденсуються – **альдолаза** – з утворенням *фруктозо-1,6-дифосфата*;
- 7) від *фруктозо-1,6-дифосфату* відщеплюється 1 фосфат і утворюється *фруктозо-6-фосфат* – **гексозофосфатаза**;
- 8) **транскетолаза** каталізує перенесення дво-вуглецевого залишка від кетози (*фруктозо-6-фосфат*) на альдозу (*3-ФГА*). В результаті утворюється: *еритрозо-4-фосфат* і *ксиульозо-5-фосфат*;
- 9) **трансальдолаза** сполучає *еритрозо-4-фосфат* (альдоза) із *фосфодіоксіацетоном*, і утворюється *седогентульозо-1,7-дифосфат*;
- 10) останній під дією **фосфатази** та води дефосфорилується й утворюється *седогентульозофосфат*;
- 11) під дією **транскетолази** з нього і *3ФГА* утворюються 2 молекули пентоз: *ксиульозо-5-фосфат* та *рибозо-5-фосфат*;
- 12) *рибозо-5-фосфат* з участю **рибозофосфатізомерази** перетворюється на *рибульозо-5-фосфат*;
- 13) 2 молекули *ксиульозо-5-фосфату* з участю **рибульозофосфатепімерази** перетворюються на 2 молекули *рибульозо-5-фосфату*. З цих трьох молекул *рибульозо-5-фосфату* (12 і 13 реакції) починається новий цикл фіксації CO_2 ;
- 14) із шостої молекули *3ФГА* під дією **альдолази** синтезується (при повторенні циклу) молекула *фруктозо-1,6-дифосфату*, із якої можуть утворюватися глюкоза, сахароза або крохмаль.

Лише 2 реакції у фотосинтетичному циклі є специфічними для фотосинтезуючих рослин, це – перша і друга. Таким чином, першим продуктом ф/с є ФГК, а кінцевим – фруктозо-6-фосфат. Для синтезу однієї молекули глюкози в циклі Кальвіна необхідно 12 НАДФН і 18АТФ, які постачаються фотохімічними реакціями світлової фази.

C_4 —шлях ф/с (цикл Хетча і Слека).

Цілим рядом досліджень 60-х рр. (Карпілов, Корчак, Незговорова, австралійські вчені Хетч, Слек) було відкрито C_4 -шлях вуглецю в ф/с.

До групи рослин із C_4 -шляхом ф/с належать цукрова тростина, кукурудза, сорго, амарант, лобода та інші. Листки цих рослин містять 2 типи хлоропластів: звичайні хлоропласти в клітинах мезофілу і великі хлоропласти, часто без гран, із клітин обкладки (обгортки) провідних пучків.

CO_2 через продиhi потрапляє до цитоплазми клітин мезофілу і вступає в реакцію з фосфоенолпіруватом (ФЕП) за участю **ФЕП-карбоксилази**, утворюючи щавлевооцтову кислоту (оксалоацетат).

Далі в хлоропластах щавлевооцтова кислота відновлюється до яблучної кислоти (малату) за рахунок НАДФН, що утворився у світловій фазі ф/с. Щавлевооцтова кислота при наявності NH_4^+ може перетворюватися в аспартат.

Згодом малат (або аспартат) переноситься до хлоропластів клітин обкладки судинного пучка, де він декарбоксилюється **малик-ензимом (малатдегідрогеназою декарбоксилюючою)** до пірувату і CO_2 . При цьому утворюється НАДФН.

CO_2 , який утворився при окиснюючому декарбоксилюванні малату (чи аспартату), приєднується до рибульозо-дифосфату з наступним утворенням ЗФГК — тобто в цих хлоропластах фіксація CO_2 здійснюється за типом циклу Кальвіна, а в процесі циклічного фотофосфорилування (ФСІ) синтезується велика кількість АТФ.

Утворений піруват поступає назад до хлоропластів клітин мезофілу, де може знову перетворюватися в первинний акцептор CO_2 — ФЕП.

Така компартментація процесів дозволяє рослинам із C_4 -шляхом здійснювати ф/с навіть при закритих продиhaх, оскільки хлоропласти клітин обкладки використовують малат (аспартат), який утворився раніше, як донор CO_2 . C_4 -рослини можуть також використовувати CO_2 , утворений під час фотодихання. Закриття продиhів у найспекотніший час скорочує втрати води за рахунок транспірації. Ефективність використання води у C_4 -рослин у два рази вища, ніж у C_3 -рослин. C_4 -рослини стійкі до засолення, тому мають переваги у посушливих та засолених місцях.

Фотосинтез за типом товстолистих (сукулентів)

Для сукулентів характерний добовий цикл метаболізму C_4 кислот з утворенням яблучної кислоти вночі. Цей тип ф/с часто називають САМ-метаболізм.

Уночі CO_2 поступає до листків, де за участю **ФЕП-карбоксилази** в цитоплазмі взаємодіє з фосфоенолпіруватом (ФЕП), утворюючи оксалоацетат. Джерелом ФЕП служить крохмаль. Теж саме відбувається із CO_2 , звільненому при диханні. Оксалоацетат відновлюється до яблучної кислоти (НАДН-залежна малатдегідрогеназа), яка накопичується у вакуолях.

Вдень, коли продиhi закриті, малат транспортується з вакуолі до цитоплазми і там декарбоксилюється (**малик-ензим**) з утворенням CO_2 та пірувату. CO_2 надходить до хлоропластів, де і захоплюється в цикл Кальвіна.

Таким чином, при САМ-метаболізмі фіксація CO_2 з утворенням малату (вночі) та декарбоксилювання малату з вивільненням CO_2 і пірувату (вдень) розподілені в часі. У C_4 -рослин ці ж процеси розподілені у просторі. Є також значні відмінності в анатомії фотосинтетичних органів, і частково у біохімії

даного циклу. Для САМ-рослин характерна більш висока, ніж у попередніх груп рослин, ефективність використання води, однак їхня продуктивність значно нижча.

Фотодихання і метаболізм гліколевої кислоти

Фотодихання (Ф/д) — це активований світлом процес вивільнення CO_2 і поглинання O_2 , який відрізняється від дихання мітохондрій. У функціональному плані до дихання цей процес прямого стосунку не має.

Рибульозодифосфаткарбоксилаза в хлоропластах може функціонувати як **оксигеназа**, каталізуючи окиснює розщеплення *рибульозодифосфату* на *3-ФГК* і *2-фосфогліколеву кислоту*. Молекули O_2 і CO_2 конкурують між собою в каталітичному центрі **рибульозодифосфаткарбоксилазиоксигенази**.

Ф/д здійснюється в результаті взаємодії трьох органел — хлоропластів, мітохондрій і пероксисом.

Гліколат із хлоропласта надходить до пероксисоми і там окиснюється **гліколатоксидазою** до *гліоксилату*. Перекис водню розкладається **каталазою**. *Гліоксилат* амінується і перетворюється в *гліцин*.

Гліцин транспортується до мітохондрії. Тут із двох молекул *гліцину* утворюється *серин* і звільняється CO_2 . *Серин* може знову поступати до пероксисоми і там передавати свою аміногрупу на *піруват*. Із *пірувату* виникає *аланін*, а із *серину* — *гідроксипіруват*, який відновлюється в *гліцерат*.

Гліцерат знову може потрапити до хлоропластів, де шляхом фосфорилування перетворюється на *3-ФГК* і вступає в реакції циклу Кальвіна.

Таким чином, існують різні шляхи відновлення CO_2 : C_3 - і C_4 - шляхи, САМ-метаболізм і фотодихання.

• ЕНДОГЕННІ МЕХАНІЗМИ РЕГУЛЯЦІЇ Ф/С

Регуляція фотосинтезу здійснюється на рівні ферментів, мембран, хлоропластів, клітин, тканин, органів і цілої рослини.

Регуляція на рівні листка

Головні функції листка: ф/с, транспірація й синтез органічних речовин.

Повітряному живленню сприяє *пластинкова форма листка і його внутрішня будова*. Основна тканина листка (мезофіл) складається з губчастої та стовпчастої паренхіми. Саме тут здійснюється ф/с і локалізуються хлоропласти.

Хлоропласти більшості рослин здатні *переміщуватися* в клітині в залежності від інтенсивності світла. Це відбувається завдяки діяльності скоротливих білків, пов'язаних з мембраною хлоропласта. При переході до ф/с у хлоропластах відбувається низка змін. Уже при хвилинному освітленні вони змінюють об'єм, стають більш плоскими. Тилакоїди і грани зсуваються та ущільнюються, запускається ЕТЛ хлоропластів, пов'язаний з трансмембранним перенесенням протонів та синтезом АТФ, НАДФН і O_2 .

Транспорт протонів усередину тилакоїдів призводить до підкислення їх внутрішнього вмісту до рН 5,0 і одночасному збільшенню рН строми до 8,0.

*Поява НАДФН, АТФ, O_2 , Mg^{2+} і зміна рН мають прямий і опосередкований впливи на ф/с реакції, більшість ферментів яких не активні при рН < 7,2; або без певних речовин чи іонів. Збільшення рН призводить також до значного зв'язування CO_2 . Фіксація CO_2 перш за все регулюється світлом, яке активує ферменти циклу Кальвіна. Ключовий фермент циклу Кальвіна – **РДФ-карбоксилаза**, крім світла, активується фруктозо-6-фосфатом і інгібується 6-фосфоглюконатом, фруктозо-1,6-дифосфатом.*

Підвищення концентрації O_2 в стромі може спричинити до зниження інтенсивності фіксації CO_2 за рахунок посилення фотодихання.

Великий вплив на клітину і її метаболізм мають АТФ, НАДФН і асиміляти, що утворюються в хлоропластах. При освітленні співвідношення АТФ/АДФ різко зростає в хлоропластах, а згодом і в цитоплазмі. Це здійснюється системою складних переносників. Вихід відбувається у вигляді ФГК, ФГА, ФДА; до цитоплазми надходить також фруктозодифосфат. Тут відбувається синтез сахарози, крохмалю та інших органічних речовин. При інтенсивному ф/с крохмаль синтезується й скупчується ще й у хлоропластах.

При перевантаженні тканин листка асимілятами інтенсивність ф/с знижується. А переповнення крохмалем пластид викликає зворотні, а згодом і незворотні зміни в стромі хлоропластів.

Однак збагачення тканин листка цукрами *підвищує функціональну активність провідних пучків*. Теоретично існує 2 способи транспортування асимілятів до провідних пучків: по симпласту (через плазмодесми й цитоплазми ряду клітин) і по апопласту (по клітинних стінках). У більшості рослин цей транспорт здійснюється по апопласту, де може скупчуватися 1/5 частина цукрів листка. Клітини флоємних закінчень здатні посилено поглинати амінокислоти і цукри проти градієнта концентрації за допомогою енергозалежних переносників.

Під дією світла зміни відбуваються не лише у клітинах мезофілу, але й у продихах. На світлі продихи більшості рослин широко відкриті, а в темноті — закриваються (виняток — товстянкові). Це пов'язано з роботою фотосинтетичного апарату в замикальних клітинах. При освітленні тут запускається механізм H^+ -помпи, посилюється поглинання K^+ і синтез малату, в результаті чого зростає внутрішньоклітинний осмотичний тиск і продихи відкриваються.

Ширина продихових щілин збільшується і при зменшенні вмісту CO_2 у міжклітинниках. Це зумовлено діяльністю механізму, який забезпечує достатню кількість субстрату (CO_2) для темної фази ф/с.

Збільшення відкриття продихів призводить до посилення транспірації та більш інтенсивного надходження води й речовин по ксилемі з коренів до листків, що необхідно для нормальної діяльності клітин мезофілу.

Регуляція на рівні цілої рослини

Інтенсивність процесу фотосинтезу залежить насамперед від умов навколишнього середовища, а також від фізіологічного стану рослини, етапу онтогенезу, потреб у фотоасимілятах тощо. У рослинному організмі існує система інтеграції складних зв'язків ф/с із усіма іншими функціями рослини.

Процеси онтогенезу забезпечують постійне існування атрагуючих зон. В атрагуючих центрах відбувається або новоутворення й ріст структур, або інтенсивний органоспрямований синтез запасних речовин. В обох випадках стан атрагуючих центрів визначає величину попиту на продукти ф/с. І якщо зовнішні умови не лімітують ф/с, то провідна роль у його детермінації належить атрагуючим центрам.

У всіх цих процесах важливу роль відіграють фітогормони, інгібітори. Фітогормони діють на ф/с дистанційно (в результаті регулювання процесів росту та розвитку → епігенезу) та прямо (через зміни стану мембран). Доведена роль цитокініну в біогенезі хлоропластів, синтезі хлорофілу і ферментів циклу Кальвіна.

• ЕКОЛОГІЯ ФОТОСИНТЕЗУ

Під екологією ф/с розуміють залежність продуктивності ф/с від факторів зовнішнього середовища. Вплив цих факторів і адаптація до них рослин дуже суттєві для рослинництва.

Вплив факторів зовнішнього середовища

Світло

Листки поглинають 80-85% фотосинтетично активної променистої Е і приблизно 55 % від Е загальної радіації. Фотосинтетично активна радіація (ФАР) – це світло з довжиною хвилі 400 -700 нм. На ф/с витрачається близько 1,5-2% поглинутої енергії.

Залежність швидкості ф/с від інтенсивності світла має форму логарифмічної кривої. Пряма залежність швидкості процесу від притоку Е спостерігається лише при низькій інтенсивності світла. У багатьох світлолюбних рослин максимальна інтенсивність ф/с спостерігається при освітленості, яка дорівнює половині повної сонячної. За таких умов настає світлове насичення. Дальше збільшення освітленості не посилює ф/с. Тіньовитривалі рослини активніше використовують низькі інтенсивності світла. У них світлове насичення ф/с досягається при 1-2 тис. люкс, а у світлолюбних деревних рослин – при 10-40 тис. люкс. У C_3 -рослин світлове насичення ф/с нижче, ніж у C_4 -рослин.

У ділянці світлового насичення інтенсивність ф/с значно вища, ніж інтенсивність дихання. **Рівень освітлення, при якому поглинання CO_2 в процесі ф/с урівноважується виділенням CO_2 в процесі дихання, називається світловим компенсаційним пунктом.**

Крім інтенсивності, для процесу ф/с важливим є і **якісний склад світла**. Найбільша швидкість ф/с у червоних променях. Це світло завжди наявне у прямій сонячній радіації, а коли сонце стоїть низько, то переважає Е червоного світла – оптимальна для переходу молекули хлорофілу до збудженого стану. Синє світло має значно більше Е, а інфрачервоне – недостатньо.

Рослини, вирощені у червоному і синьому світлі, суттєво відрізняються за складом продуктів ф/с. На синьому світлі утворюється велика кількість

неуглеводних сполук (амінокислоти, органічні кислоти тощо). Однак швидкість ф/с сильно зростає при додаванні невеликої кількості синього світла до червоного.

Вміст диоксиду вуглецю

CO_2 є основним субстратом ф/с, його вміст визначає інтенсивність процесу. Концентрація CO_2 в атмосфері = 0,03%. При цій концентрації інтенсивність ф/с становить лише 50% максимальної, яка досягається при зростанні CO_2 в повітрі до 0,3%.

Очевидно, еволюційно процес ф/с формувався при більшій концентрації CO_2 . Це дає можливість для підгодовування C_3 -рослин у закритих приміщеннях з метою отримання більшого врожаю. У C_4 -рослин таке підгодовування не дає ефекту, тому що у них існує особливий механізм концентрування CO_2 .

CO_2 проникає до листків через продихи. І хоча площа продихів становить лише 1-2% від площі листів, швидкість переміщення CO_2 велика, оскільки вона пропорційна довжині кола отворів.

Температура

Первинні фотофізичні процеси ф/с (поглинання й міграція E) не залежать від температури. Дуже чутливі до t процеси фотосинтетичного фосфорилування. Для ферментативних реакцій відновлення вуглецю $Q_{10} = 2-3$.

Загальна залежність ф/с від t відображається одновершинною кривою. Ця крива має три кардинальні температурні точки: мінімальну, при якій починається ф/с, оптимальну і максимальну.

Нижня температурна межа ф/с у рослин північних широт знаходиться в інтервалі $-15 - -1^\circ\text{C}$, а у тропічних — $+4 - +8^\circ\text{C}$. У рослин помірного поясу в інтервалі $20 - 25^\circ\text{C}$ досягається максимальна інтенсивність ф/с, а далі зростання t° призводить до гальмування процесу (особливо після 40°C). Деякі рослини пустель здатні здійснювати ф/с при 58°C .

Температурні межі можна розсунути попереднім загартуванням і адаптацією рослин до градієнта температур. Найчутливішими до дії t° є реакції карбоксилування, утворення сахарози і крохмалю та транспортування сахарози із листків.

Водний режим

Вода безпосередньо бере участь у ф/с як субстрат окиснення й джерело кисню. Величина оводненості листків визначає ступінь відкриття продихів і надходження CO_2 . При повному насиченні водою і в засушливий період продихи закриваються. Тривала засуха пригнічує всі процеси ф/с. Максимальний ф/с спостерігається за невеликого водного дефіциту (5-20%).

Мінеральне живлення

Для нормальної роботи фотосинтетичного апарату рослина повинна бути забезпечена всім комплексом макро- і мікроелементів. Повітряна й коренева системи живлення тісно взаємопов'язані. Мінеральні елементи входять до складу апарату фотосинтезу, чим і визначається їхня роль.

Mg входить до складу хлорофілу, бере участь у діяльності ферментів синтезу АТФ, НАДФ, карбоксилування;

Fe необхідний для біосинтезу хлорофілів, цитохромів, ферредоксину;

Mn і **Cl** необхідні для фотоокиснення води;

Сu входить до складу пластоціаніну;

нестача **N** впливає на формування пігментних систем, активність РДФ-карбоксилази та інших ферментів;

недостатня кількість **P** порушує світлові й особливо темнові реакції ф/с і дуже пригнічує ростові процеси;

зменшення вмісту **K** призводить до порушення всіх процесів ф/с, роботи продигового апарату, водного режиму.

Кисень

Процес ф/с звичайно здійснюється в аеробних умовах при концентрації O_2 в атмосфері 21%. Звичайний вміст кисню перевищує оптимальну для ф/с величину. Високі концентрації O_2 (23-30%) знижують ф/с і активізують фотодихання, зменшуючи активність РДФ-карбоксилази. Відсутність кисню для ф/с несприятлива.

Добові і сезонні ритми ф/с

Інтенсивність ф/с зростає із сходом сонця і сягає найбільших величин близько 9-12 год. У похмурі неспекотні дні такою вона залишається і далі. В жарку погоду, коли температура листків зростає, а оводненість зменшується, інтенсивність ф/с спадає. Нерідко о 16-17 год. спостерігається повторне посилення процесу. Інтенсивність ф/с знижується після 22 год. із заходом сонця.

Сезонні зміни залежать від кліматичної зони росту рослин. У пустелях усі коливання визначаються особливостями онтогенезу. В ефемерів максимальна активність ф/с спостерігається в кінці березня, на початку квітня і співпадає з початком плодоношення. У рослин, які завершують вегетацію на початку літа, в цей період спостерігається максимальний ф/с. У тих, які довго вегетують, сезонний максимум припадає перед початком посухи. В арктичних рослин інтенсивність ф/с менша на початку і в кінці вегетації, коли частішають заморозки.

Продуктивність рослин

Найвищі врожаї можуть бути забезпечені створенням таких оптимальних умов:

1. збільшенням листової поверхні у посівах;
2. продовженням часу активної роботи ф/с апарату протягом доби і вегетаційного періоду (підтримка агротехнікою та мінеральними добривами);
3. високою продуктивністю фотосинтезу, максимальними добовими приростами сухої речовини;
4. максимальним притоком продуктів ф/с до господарсько важливих органів.

Для отримання високих врожаїв необхідна селекційно-генетична робота, спрямована на збільшення інтенсивності ф/с, швидкості відтоку асимілятів, на зростання чистої продуктивності ф/с.

• КОСМІЧНА РОЛЬ РОСЛИН

Фотосинтез – єдиний процес на Землі, який відбувається в грандіозних масштабах і пов'язаний з перетворенням Е сонячного світла в Е хімічних зв'язків. Ця космічна Е, нагромаджена зеленими рослинами, становить основу для життєдіяльності всіх інших гетеротрофних організмів на Землі від бактерій до людини.

Виділяють 5 аспектів космічної та планетарної ролі рослин.

1. Нагромадження органічної маси

У процесі ф/с наземні рослини утворюють 100-170 млрд. т, а рослини океанів — 60-70 млрд. т біомаси в рік (у перерахунку на суху речовину). Загальна маса рослин на Землі дорівнює 2 400 млрд. т (на 90% – це целюлоза). Загальна маса тварин і мікроорганізмів – 23 млрд. т, що становить приблизно 1% від рослинної біомаси.

За час існування на Землі органічні залишки живого скупчувалися й модифікувалися. На суші вони представлені у вигляді підстилки, гумусу і торфу, із яких за певних умов у товщі літосфери формувалося вугілля.

В океанах органічні рештки входили до складу *осадових порід*. При опусканні до глибинних шарів літосфери з цих залишків утворилися *газ і нафта*.

Маса органічної речовини підстилки, торфу й гумусу оцінюється в 190, 220, 2 500 млрд. т відповідно, нафти й газу — 10 000-12 000 млрд. т, а осадових порід — 20 000 000 млрд. т.

Особливо інтенсивне нагромадження мертвих органічних залишків відбувалося 300 млн. років тому в палеозойську еру.

2. Забезпечення сталого вмісту CO₂ в атмосфері

Утворення порід у величезних масштабах виводило значну кількість CO₂ із кругообігу вуглецю. В атмосфері ставало все менше CO₂ і тепер його кількість становить лише 0,03% (711 млрд. т). У кайнозойській ері вміст діоксиду вуглецю в атмосфері стабілізувався й спостерігалися лише сезонні його коливання.

Цій стабілізації сприяє збалансоване зв'язування (ф/с) і вивільнення CO₂, що відбувається в глобальних масштабах. Щорічне надходження CO₂ до атмосфери зумовлено: диханням рослин – 10; диханням і бродінням мікроорганізмів – 25; диханням тварин і людей – 1,6; виробничою діяльністю – 5; геохімічними процесами – 0,1 млрд. т. (разом приблизно 41,7 млрд. т).

Потужним резервом діоксиду вуглецю є Світовий океан, у водах якого знаходиться в 60 разів більше CO₂, ніж в атмосфері.

Таким чином, фотосинтез, а також дихання організмів і карбонатна система океану підтримують відносно сталий рівень CO₂ у повітрі.

В останні роки спостерігається збільшення вмісту CO₂ в атмосфері на 0,23% щорічно.

3. Парниковий ефект

Вуглекислий газ і вода поглинають інфрачервоне випромінювання сонця і, таким чином, зберігають значну кількість тепла на Землі (парниковий ефект). Як згадувалося вище, живі організми постачають 85% CO₂, який щорічно надходить до атмосфери.

Тенденція до зростання вмісту CO_2 може спричинити зростання середньої температури на поверхні Землі, що ймовірно буде негативно впливати на довкілля. Однак цілком можливо, що це призведе до посилення ф/с, який ліквідує надлишок CO_2 . Таким чином, рослини нівелюють небажані наслідки парникового ефекту.

4. Нагромадження кисню в атмосфері

Спочатку кисень був наявний в атмосфері у мізерних кількостях, тепер він становить 21%. Поява й накопичення O_2 у повітрі пов'язані з діяльністю зелених рослин. Щорічно вони постачають до атмосфери 70-120 млрд. т O_2 . Цей кисень необхідний для дихання всіх живих організмів.

5. Озоновий екран

Важливий результат виділення рослинами кисню – утворення озонового екрана у верхніх шарах атмосфери на висоті 25 км.

Озон (O_3) утворюється в результаті фотодисоціації молекули O_2 під дією сонячної радіації. Озон затримує більшу частину ультрафіолетових променів (240-290 нм), які згубно впливають на все живе.

Руйнування озонового екрану – серйозна проблема охорони біосфери.

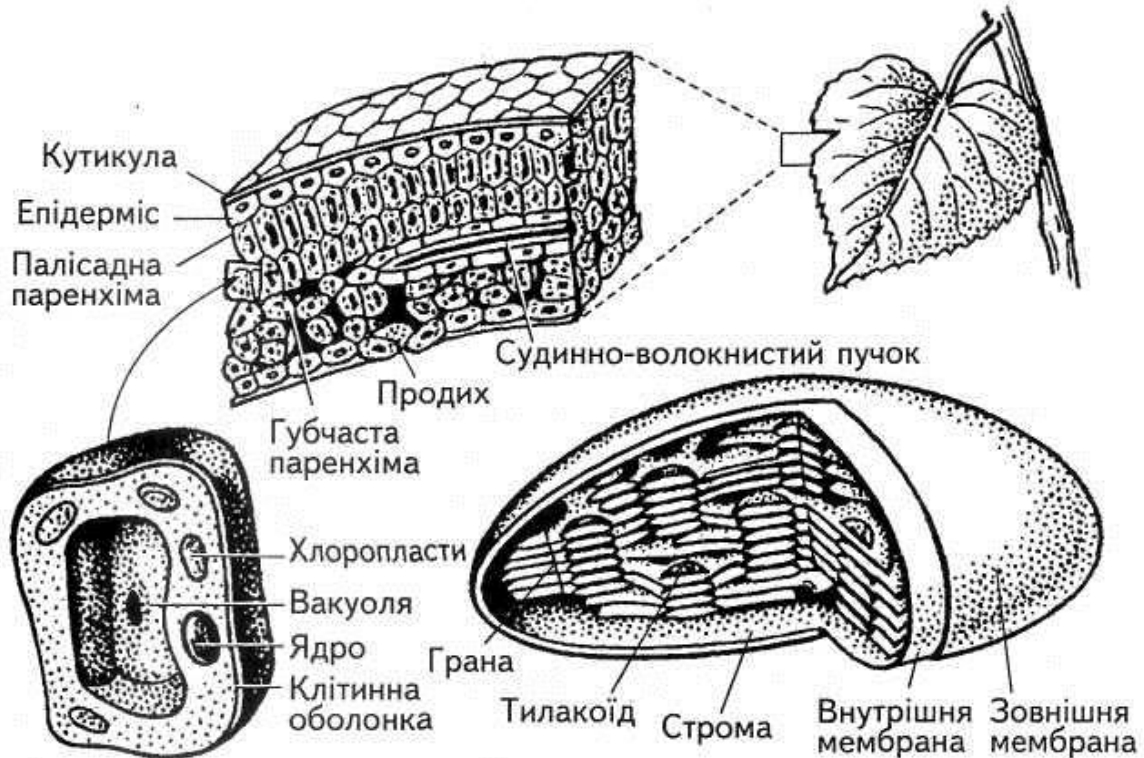


Рис. 1. Листок як орган фотосинтезу

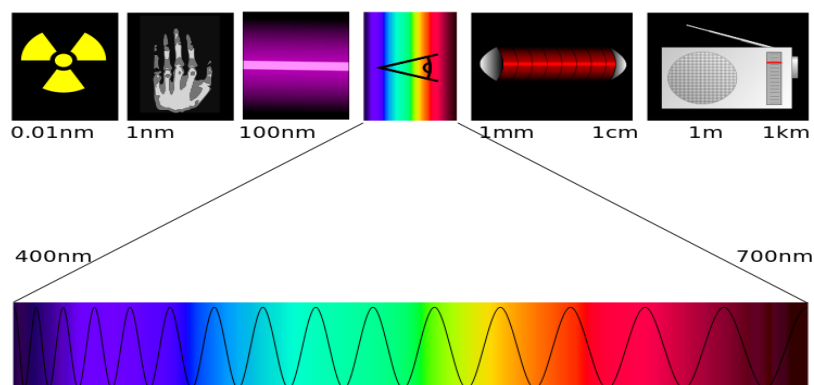
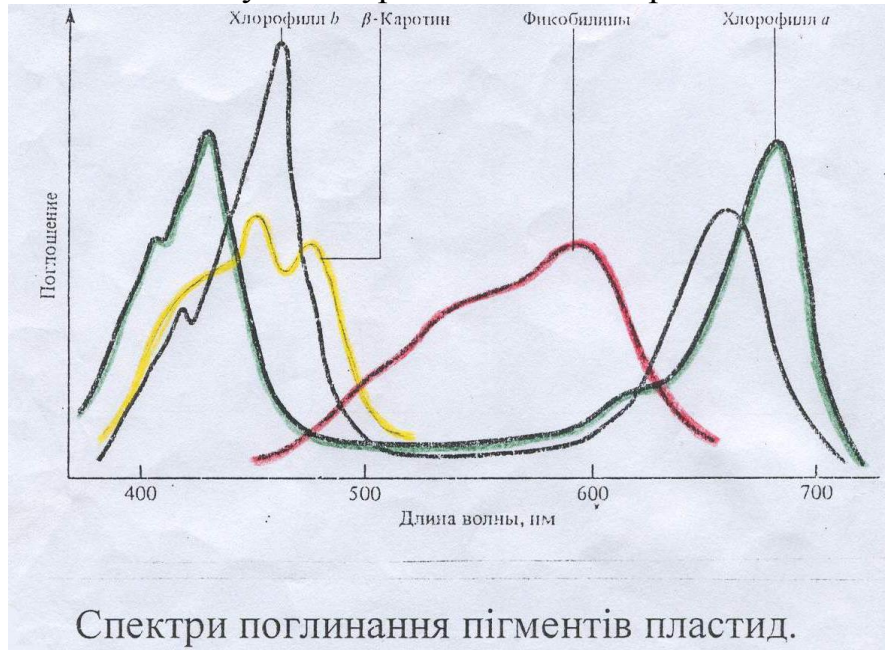
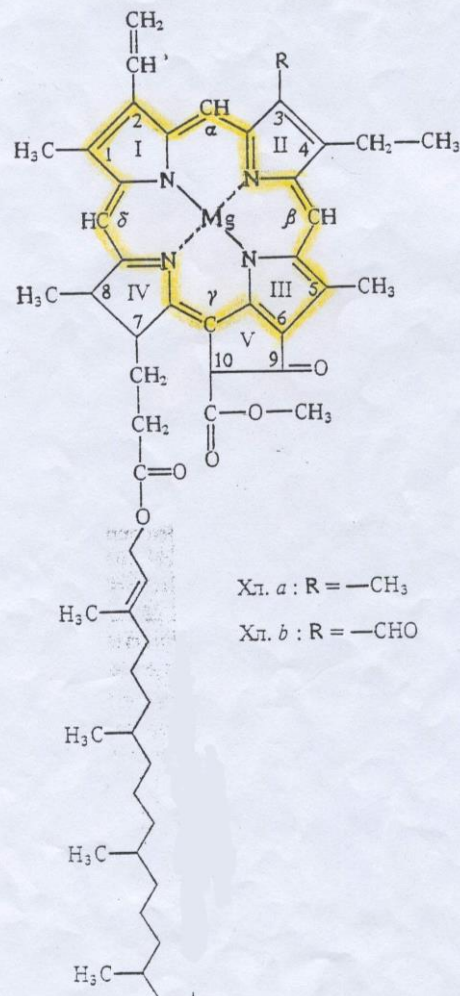


Рис. 2. Видиме світло у складі радіаційного випромінювання

Структурна формула хлорофілу *a*.

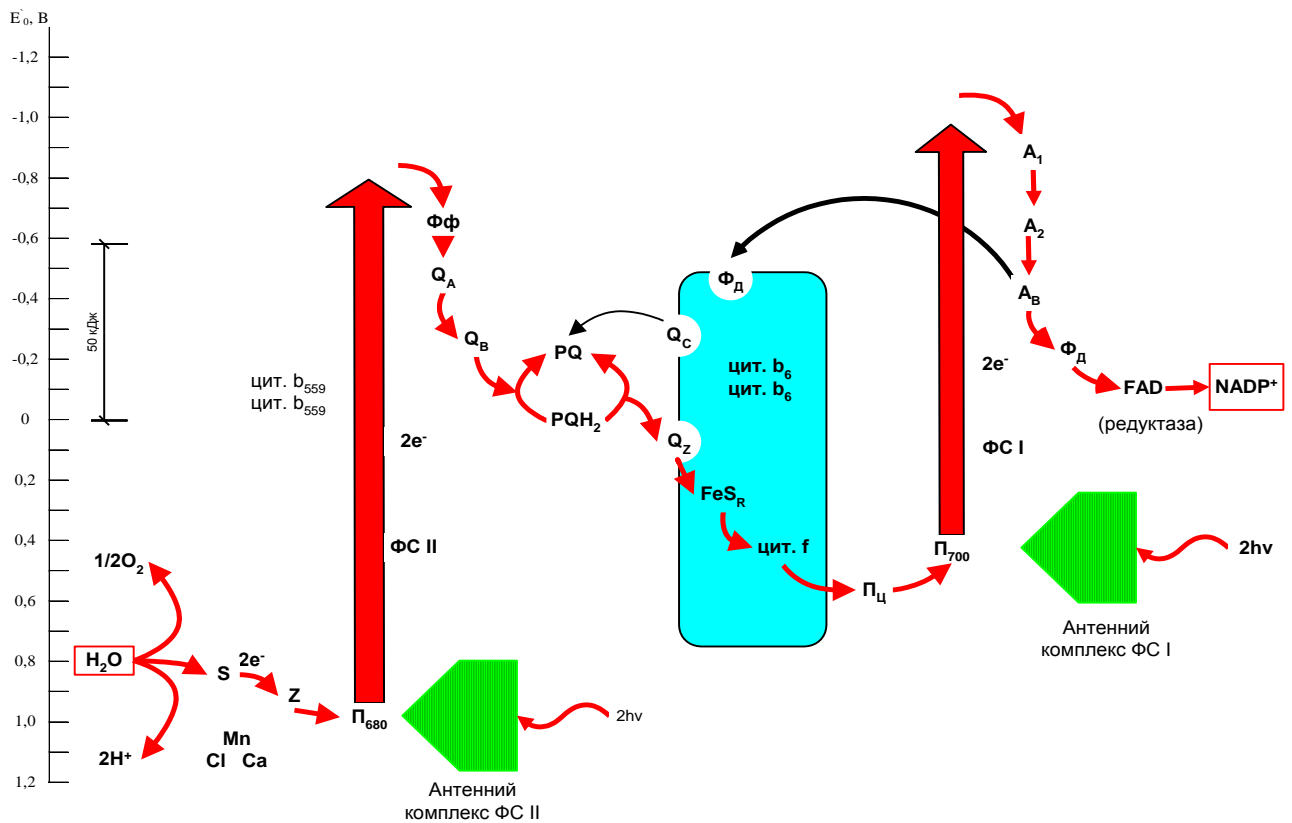


Рис. 5. Електронно-транспортний ланцюг хлоропластів

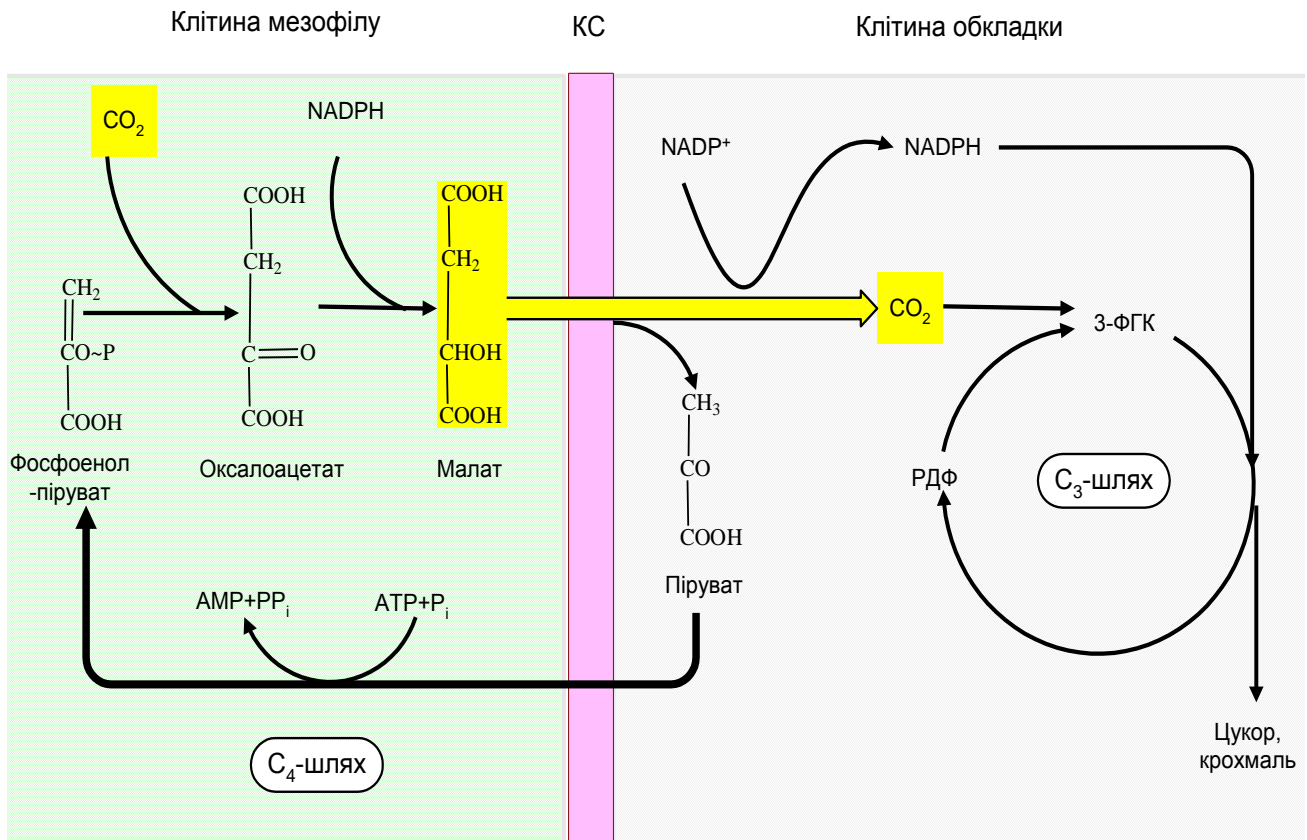
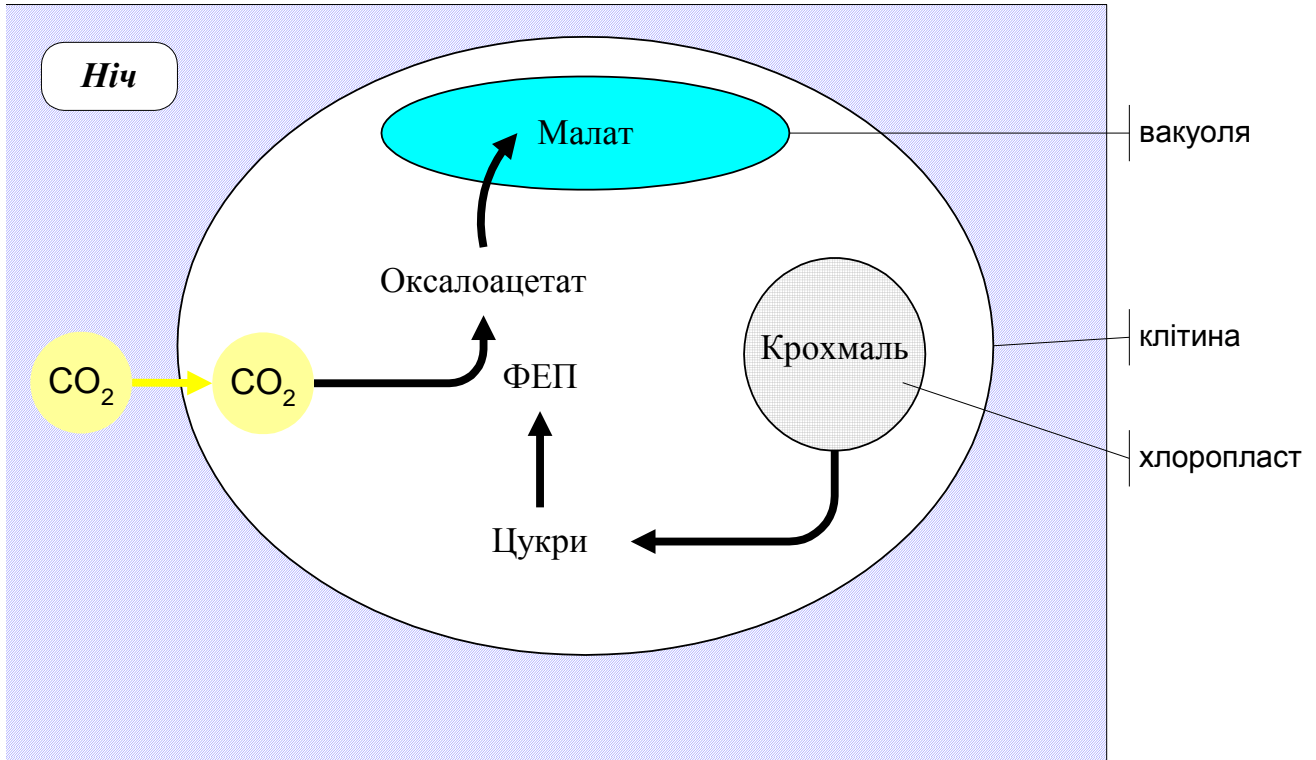


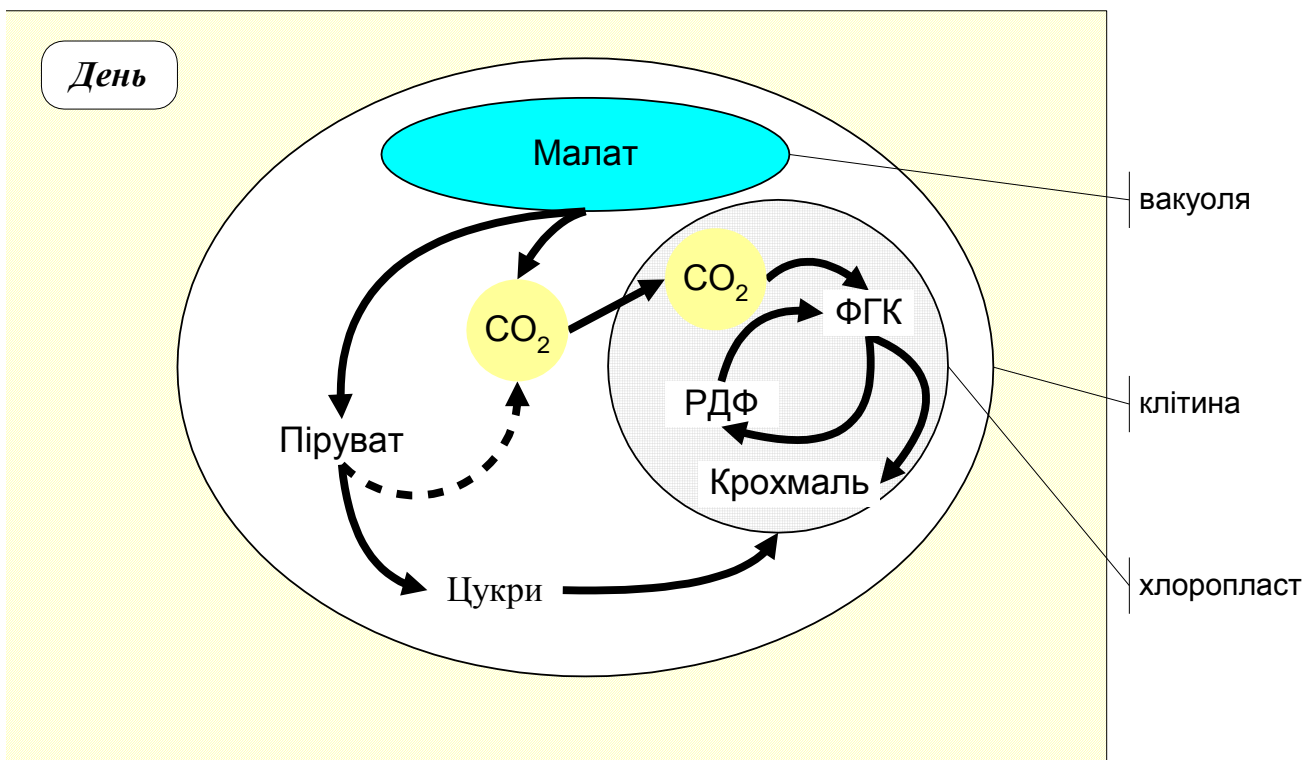
Рис. 6. С₄-шлях фотосинтезу

Метаболізм органічних кислот по типу товстянкових

Продихи відкриті



Продихи закриті



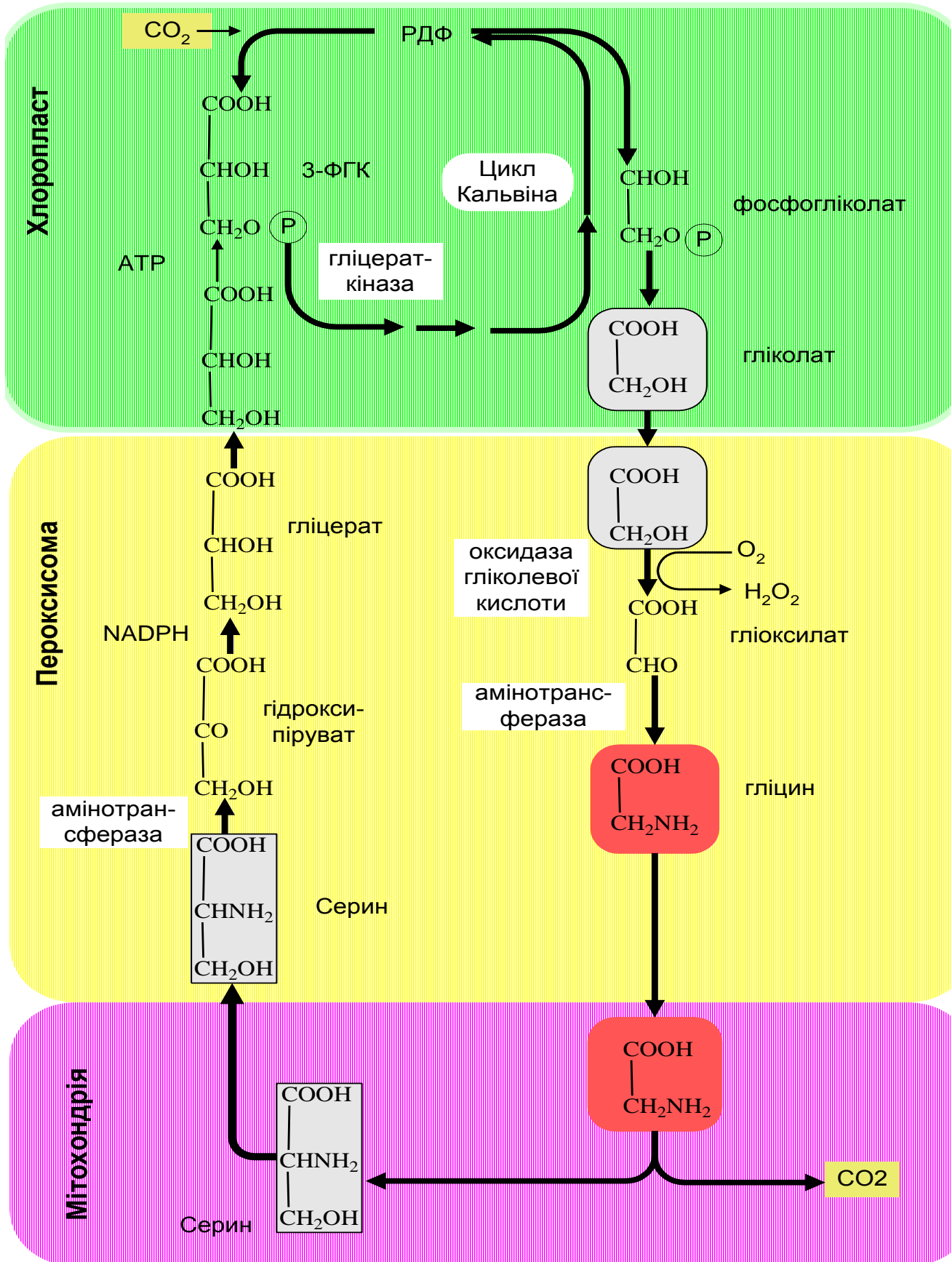


Рис. 8. **Фотодихання:**
взаємодія трьох органел – хлоропластів, мітохондрій і пероксисом.

ДИХАННЯ РОСЛИН

Утворені в результаті фотосинтезу цукри та інші органічні сполуки використовуються клітинами рослинного організму як поживні речовини. Найважливішим етапом живлення органічними речовинами на клітинному рівні виступає процес дихання.

Клітинне дихання – це окиснюючий (з участю кисню) розпад органічних поживних речовин, що супроводжується утворенням хімічно активних метаболітів і звільненням енергії, які використовуються клітиною для процесів життєдіяльності.

Загальні положення та рівняння дихання

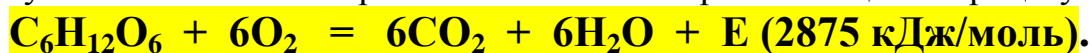
У природі існують два основні процеси, у ході яких енергія сонячного світла, що була акумульована рослиною в органічній речовині, звільняється, це – дихання та бродіння.

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

Бродіння – анаеробний процес розпаду органічних речовин на простіші (органічні), що також супроводжується виділенням енергії.

У разі дихання акцептором електронів в окисно-відновних реакціях є кисень, тоді як під час бродіння – органічні сполуки.

Наукові основи про роль O_2 в диханні були закладені працями А.Лавуазьє, Я.Інгенхауза, І.Бородіна, О.Баха, К.Енглера. У другій половині 19 ст. спільними зусиллями вчених запропоновано загальне рівняння цього процесу:



Одночасно О.М.Бах наголошував на тому, що біологічне окиснення пов'язане з відніманням від субстрату електронів чи протонів.

Ця гіпотеза О.М.Баха надалі була розвинена В.І. Палладіним у струнку теорію хімізму дихання. Положення його теорії про анаеробну й аеробну фази дихання та про роль води у цих процесах повністю підтвердилися.

Основні положення теорії біологічного окиснення (теорії Баха-Палладіна):

- обов'язковим учасником дихання є вода;
- вода разом із субстратом окиснення виконує функцію донора водню;
- у процесі дихання беруть участь специфічні активатори водню, які вилучають водень із субстрату;
- перші етапи дихання є анаеробними і не вимагають наявності молекулярного кисню;
- молекулярний кисень необхідний на завершальному етапі дихання для регенерації акцепторів водню з утворенням води.

Експериментальні дані про участь води в окисненні субстрату дихання й роль O_2 як кінцевого акцептора водню були отримані у 50-х рр. минулого століття і висвітлені в працях Б. Вартапетяна й А. Курсанова.

Завдяки дослідженням Костичева, Нейберга стало очевидно, що *дихання та всі види бродіння пов'язані між собою через піровиноградну кислоту і що існує генетичний зв'язок між диханням та бродінням.*

Дихання є одним із проявів обміну речовин між організмом і навколишнім середовищем, у результаті чого відбувається генерування енергії у вигляді АТФ, відновлювальних еквівалентів (НАД·Н₂, НАДФ·Н₂) та формування проміжних продуктів для різноманітних біосинтетичних реакцій рослинного організму.

Процес дихання складається з трьох етапів:

- гліколізу,
- циклу трикарбонових кислот (цикл Кребса),
- дихального ланцюга.

На перших двох етапах (гліколіз, цикл трикарбонових кислот) відбувається відновлення коферментів (НАД·Н₂, НАДФ·Н₂), які на третьому етапі окиснюються киснем повітря в дихальному ланцюзі мітохондрій.

Внаслідок дихання в організмі виникає взаємозв'язок між розкладом і синтезом основних хімічних сполук, які беруть участь у процесах обміну. Також відбувається газообмін із навколишнім середовищем: кисень поглинається, а виділяється вуглекислий газ.

• ОСНОВНІ ШЛЯХИ ОКИСНЕННЯ ДИХАЛЬНИХ СУБСТРАТІВ

Окиснення субстратів (S) у ході дихання здійснюється ферментами (ф). Ферменти, як біокаталізатори, мають декілька особливостей: високу активність, специфічність та лабільність. Ці властивості забезпечують можливість тонкої регуляції обміну речовин на рівні ферментів.

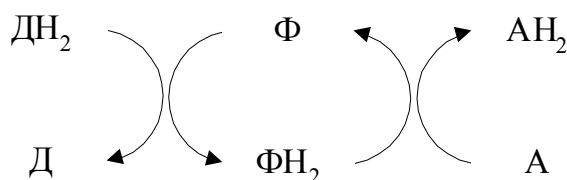
Існує 4 способи окиснення:

1. віднімання е⁻ ($\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+}$);
2. віднімання водню (гідрохінон \rightarrow хінон + 2 е⁻ + 2Н⁺);
3. приєднання О₂ ($2\text{H}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O}$);
4. утворення проміжної гідратованої сполуки з подальшим відніманням двох електронів і протонів:



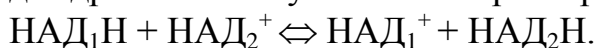
Оксидоредуктази

Оскільки окиснення однієї речовини – Д (донора е⁻ чи Н⁺) пов'язане з відновленням іншої сполуки – А (їх акцептора), то ферменти, які каталізують ці реакції, називають **окисно-відновними ферментами**, або **оксидоредуктазами**. Усі вони належать до першого класу ферментів і поділяються на 17 підкласів:



Існує декілька груп оксидоредуктаз: анаеробні дегідрогенази, аеробні дегідрогенази, оксидази та оксигенази.

Анаеробні дегідрогенази – передають електрони різним проміжним акцепторам, але не O_2 . Це двокомпонентні ферменти, коферментом яких може бути $НАД^+$ (алкоголь-, лактат-, малатдегідрогенази) або $НАДФ^+$ (ізоцитрат-, глюкозофосфатдегідрогенази). При окисненні субстрату $НАД^+$ ($НАДФ^+$) перетворюється у відновлену форму $НАДН$ ($НАДФН$), а другий протон субстрату дисоціює у середовище. Окислені й відновлені форми коферментів анаеробних дегідрогеназ можуть взаємоперетворюватися:



Анаеробні дегідрогенази передають водень, тобто e^- і H^+ , різним проміжним переносникам і аеробним дегідрогеназам.

Аеробні дегідрогенази – транспортуванняють e^- до різних акцепторів, в тому числі й до O_2 . Це також двокомпонентні ферменти – флавопротеїни. Крім білка, до їхнього складу входить міцно зв'язана простетична група – похідне рибофлавіну (вітамін B_2).

Розрізняють два коферменти цієї групи: флавінмононуклеотид (ФМН), або жовтий дихальний фермент Варбурга, і флавінаденіндинуклеотид (ФАД) (сукцинатдегідрогеназа). Активною групою цих ферментів є ізоаллоксазин.

Акцептори електронів для аеробних дегідрогеназ – це хінони, цитохроми, O_2 .

Оксидази – здатні передавати e^- лише кисню. При цьому утворюється:

вода – на O_2 переноситься 4 e^- (*цитохромоксидаза, поліфенолоксидаза*);

пероксид водню – на O_2 переноситься 2 e^- (*флавопротеїнові оксидази*);

супероксидний аніон кисню (O_2^-) – на O_2 переноситься 1 e^- (*ксантиноксидаза*).

H_2O_2 і O_2^- – токсичні і в клітинах швидко трансформуються на воду й кисень.

Серед оксидаз важливу роль відіграють залізовмісні ферменти й переносники, які належать до **цитохромної системи**. До неї входять цитохроми (в, c_1 , с) і цитохромоксидаза (цит. $a+a_3$). Уся система передає e^- від флавопротеїнів на молекулу кисню. В ланцюгу дихання напрям передачі e^- визначається величиною окисно-відновного потенціалу цитохромів:



Усі компоненти цитохромної системи містять залізорпфіринову простетичну групу. Інгібіторами цитохромоксидази є CO , ціанід, азид. У рослинних мітохондріях існує оксидаза, яка не пригнічується цими речовинами і називається альтернативною оксидазою.

Рослинні тканини містять також немітохондріальні оксидази:

- *поліфенолоксидаза* (перенос електронів і протонів від фенолів на кисень);
- *аскорбатоксидаза* (окиснює аскорбінову кислоту до дегідроаскорбінової кислоти);
- група *пероксидаз* (використовують як окиснювач пероксид водню:

$AH_2 + H_2O_2 \rightarrow A + 2H_2O$; можуть функціонувати як оксидази, або анаеробні дегідрогенази);

- каталаза (розкладає пероксид з утворенням молекулярного кисню:

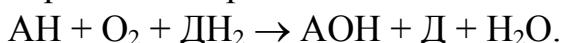


Оксигенази – активують кисень, у результаті чого він сполучається з органічними речовинами:

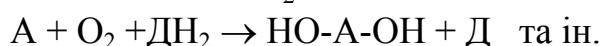
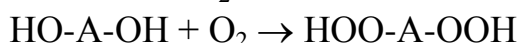
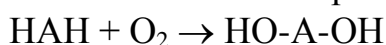
- *диоксигенази* приєднують два атоми кисню;
- *гідроксилази* приєднують один атом кисню (*монооксигенази*).

Донором e^- для оксигеназ слугують НАД(Ф)Н, ФАДН₂ та ін. сполуки. Ці ферменти беруть участь у гідроксилуванні багатьох ендогенних сполук (амінокислот, фенолів, стеринів), а також у детоксикації чужорідних токсичних речовин.

Гідроксилази здійснюють реакцію гідроксилування за схемою:



Диоксигенази приєднують два атоми кисню в найрізноманітніші групи:



Гліколіз

Гліколіз – процес анаеробного розпаду глюкози, що проходить із вивільненням Е, кінцевим продуктом якого є піровиноградна кислота (ПВК). Гліколіз – загальний спільний етап аеробного дихання і всіх видів бродіння.

Реакції гліколізу протікають у розчинній частині цитоплазми і в хлоро-пластах. У цитозолі гліколітичні ферменти організовані в мультиензимні комплекси на активних філаментах цитоскелету, що забезпечує векторність процесу.

Англійський біохімік А.Гарден і російський фізіолог Л.Іванов установили, що глюкоза піддається анаеробному розпаду лише після фосфорилування. Повністю весь процес гліколізу розшифрували німецькі біохіміки Г.Ембден і О.Меєргоф та радянський біохімік Я. Парнас.

Етапи гліколізу (біохімія процесу)

Ланцюг реакцій гліколізу можна розподілити на три етапи.

1. Підготовчий етап – фосфорилування гексози та її розщеплення на дві фосфотріози. Глюкоза (піранозна форма молекули) фосфорилується АТФ з участю **гексокінази**, перетворюючись у *глюкозо-6-фосфат*, який ізомеризується **глюкозофосфатізомеразою** у *фруктозо-6-фосфат*. Цей перехід необхідний для утворення більш лабільної фуранозної форми молекули гексози. *Фруктозо-6-фосфат* фосфорилується за участю АТФ **фосфотруктокіназою**. В результаті утворюється *фруктозо-1,6-дифосфат*.

Фруктозо-1,6-дифосфат – лабільна форма із симетрично розміщеними фосфатними групами, що несуть від'ємний заряд і відштовхуються один від одного електростатично. Така структура легко розщеплюється **альдолазою**. Таким чином, суть підготовчого етапу полягає в активації стабільної глюкози за рахунок подвійного фосфорилування і переходу у фуранозну форму з подальшим розпадом на *3-фосфогліцериновий альдегід (ЗФГА)* і *фосфодіоксіацетон (ФДА)*, які легко перетворюються один в одного (**тріозофосфатізомераза**).

2. Перше субстратне фосфорилування, яке починається з 3ФГА і завершується утворенням 3-фосфогліцеринової кислоти (3ФГК).

Фермент **дегідрогеназа фосфогліцеринового альдегіду** (НАД-залежний SH-фермент) утворює з 3ФГА фермент-субстратний комплекс, в якому відбувається окиснення субстрату та передача e^- і H^+ на НАД⁺. У ході окиснення ФГА у фермент-субстратному комплексі виникає меркаптанний високоенергетичний зв'язок (зв'язок із високою вільною енергією гідролізу).

Фосфороліз цього зв'язку звільняє SH-фермент, а до залишку карбоксильної групи субстрату приєднується неорганічний фосфат (зберігаючи Е окиснення 3ФГА). В результаті утворюється *1,3-диФГК*.

Високоенергетична фосфатна група з допомогою **фосфогліцераткінази** передається на АДФ і утворюються **АТФ** і 3ФГК.

Таким чином, на другому етапі гліколізу на кожен окиснену тріозу синтезуються 1 молекула **АТФ** і 1 молекула відновленого **НАДН**.

3. Друге субстратне фосфорилування, при якому 3ФГК за рахунок внутрішньомолекулярного окиснення віддає фосфат з утворенням **АТФ**.

3ФГК за допомогою **фосфогліцератмутази** перетворюється в 2ФГК. Далше **енолаза** каталізує відщеплення молекули води від 2ФГК, що супроводжується перерозподілом Е в молекулі. В результаті цього утворюється *фосфоенолпіруват* – сполука, яка містить високоенергетичний фосфатний зв'язок. Цей фосфат з участю **піруваткінази** передається на АДФ, а *енолпіруват* переходить до більш стабільної форми – *піруват*.

Енергетичний вихід гліколізу

На 2 і 3-му етапах утворюється 4 мол. АТФ і 2 мол. НАДН, на першому етапі витрачається 2 мол. АТФ. Окиснення 1 мол. НАДН = синтезу 3-х мол. АТФ. Таким чином, у процесі гліколізу утворюється **8 молекул АТФ**.

Вільна енергія гідролізу 1 молекули АТФ = 41, 87 кДж/моль (10 ккал), а 8 молекул АТФ дають 335 кДж/моль (80 ккал).

Зворотність гліколізу визначається зворотністю дії більшості ферментів. Однак реакції фосфорилування глюкози й фруктози, а також реакція утворення піровиноградної кислоти, які здійснюються за допомогою **кіназ**, вимагають затрати енергії макроергічних зв'язків. На цих ділянках зворотний процес може відбуватися завдяки використанню обхідних шляхів.

Функції гліколізу в клітині:

- здійснює зв'язок між субстратами дихання й циклом Кребса;
- постачає на потреби клітини АТФ і НАДН (в умовах аноксії – основне джерело АТФ);
- продукує інтермедіати, необхідні для синтетичних процесів у клітині;
- у хлоропластах – дає АТФ; метаболізує крохмаль у тріози, які експортуються до цитозолу.

Цикл Кребса

Враховуючи результати своїх попередників (Т.Тунберга, А.Сент-Дьєрдьї) та власні дослідження, англійський біохімік Г.А.Кребс запропонував схему окиснення *ди- і трикарбонових кислот* до CO_2 через "*цикл лимонної кислоти*" за рахунок віднімання водню. Таким чином у 1937 р. на тваринних об'єктах був відкритий цикл Кребса, а в 1939 р. англійським дослідником А.Чібнелом була доведена його наявність у рослин.

У циклі Кребса при наявності кисню піруват повністю окиснюється до CO_2 і H_2O . Усі ділянки цього процесу локалізовані в матриксі або на внутрішній поверхні мітохондрій. Виділяють 8 етапів.

1) Безпосередньо в циклі окиснюється не сам піруват, а його похідне – ацетил-КоА. Тому перший етап – це утворення активного ацетилу в ході окисного декарбоксилювання. Цей процес здійснюється з участю **піруватдегідрогеназного мультиферментного комплексу** (входять 3 ферменти і 5 коферментів: тіамінпірофосфат, ліпоєва кислота, коензими А, ФАД і НАД⁺). У ході складних перетворень через проміжні сполуки з коферментами із *ПВК* утворюються *ацетил-КоА* (що містить високоенергетичний тіоефірний зв'язок), CO_2 і НАДН.

2) Цикл Кребса починається із взаємодії *ацетил-КоА* з енольною формою *щавлево-оцтової кислоти (оксалоацетату)*, які при дії **цитратсинтази** перетворюються в *лимонну кислоту*. При цьому витрачається Е тіоефірного зв'язку.

3) Наступний етап циклу містить дві реакції і каталізується ферментом **аконітатгідратазою**:

- перша – в результаті дегідратації *лимонної кислоти (цитрату)* утворюється *цис-аконітова*;
- друга – *аконітат* гідратується і синтезується *ізолимонна кислота*.

4) *Ізолимонна кислота* під дією НАД-залежної **ізоцитратдегідрогенази** окиснюється в нестійку сполуку – *щавлевобуриштинову кислоту (оксалосукцинат)*, яка декарбоксилюється з утворенням α -кетоглутарової кислоти.

5) α -кетоглутарат піддається реакції окиснювального декарбоксилювання → **α -кетоглутарат-дегідрогеназний мультиферментний комплекс** — у результаті чого виділяється CO_2 , утворюється НАДН і *сукциніл-КоА* – високоенергетичний тіоефір.

5') За участю **сукциніл-КоА-синтетази** із *сукцинілу-КоА*, АДФ і H_3PO_4 утворюється *буриштинова кислота*, АТФ (субстратне фосфорилування), регенерує молекула КоА.

6) *Буриштинова кислота (сукцинат)* окиснюється до *фумарової* – ФАД-залежна **сукцинатдегідрогеназа**.

7) *Фумарова кислота* при дії **фумаратгідратази**, приєднуючи H_2O , перетворюється в *яблучну (малат)*.

8) *Яблучна кислота* з допомогою НАД-залежної **малатдегідрогенази** окиснюється в *щавлевооцтову*, яка самочинно переходить в енольну форму, реагуючи з черговою молекулою *ацетил-КоА*, і цикл повторюється.

Цикл Кребса практично незворотний, оскільки в ньому є дві сильно екзергонічні реакції – *цитрат-синтетазна [2-га реакція]* і *сукциніл-КоА-синтетазна [5-та*

реакція]. Протягом одного обороту циклу при окисненні пірувату виділяється 3 молекули CO_2 [1, 4, 5 реакції], відбувається залучення 3-х молекул H_2O [2, 5', 7 реакції] і видалення 5-ти пар атомів водню [1, 4, 5, 6, 8 реакції].

Значення та енергетичний вихід

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

У ході окиснення пірувату мають місце 5 дегідрувань, при цьому утворюються ЗНАДН [1, 5, 8 реакції], НАДФН [4 реакція] і ФАДН₂ [6 реакція] ($1\text{ФАДН}_2 = 2\text{АТФ}$), + 1 мол. АТФ при субстратному фосфорилуванні (5' реакція) → всього 15 молекул АТФ, а для 2-х молекул ПВК = **30 молекул АТФ**.

Отже, при окисненні глюкози в процесі дихання за функціонування гліколізу й циклу Кребса утворюється 38 молекул АТФ, що дорівнює 1591 кДж/моль (380 ккал/моль). Це становить 55% усієї енергії глюкози.

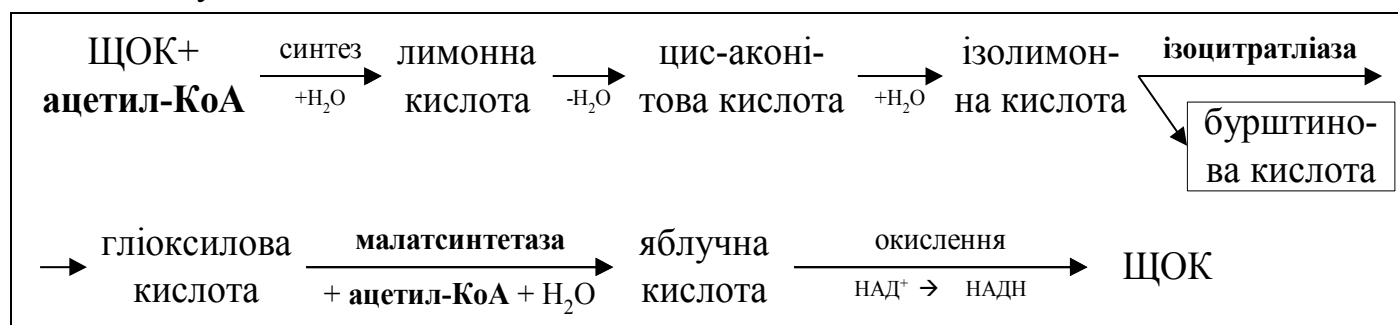
Значення циклу Кребса цим не вичерпується. Багато проміжних продуктів циклу використовується для синтезу різноманітних сполук (амінокислот, жирів, вуглеводів, поліізопренів і т. д.)

Цикл Кребса займає центральне місце в метаболізмі клітини. Через нього встановлюється зв'язок між обміном трьох найважливіших груп сполук – білків, жирів і вуглеводів.

Гліюксилатний цикл

Вперше описаний у 1957 р. Г. Корнбергом, Г. Кребсом. Відсутній у тварин. Гліюксилатний цикл можна розглядати як модифікацію циклу Кребса. Функціонує в проростаючому насінні олійних культур і в тих об'єктах, де запасні жири перетворюються в цукри (глюконеогенез).

Схема циклу:



Гліюксилатний цикл (цикл гліюксилової кислоти) локалізований у спеціальних мікротілах – гліюксисомах. У циклі беруть участь дві молекули ацетил-КоА і перша використовується для синтезу бурштиновоної кислоти. Бурштинова кислота виходить з гліюксисом, перетворюється на ЩОК і бере участь у глюконеогенезі (зворотній гліколіз) та інших біохімічних процесах. Цикл містить, як мінімум, 6 реакцій.

Гліюксилатний цикл дозволяє утилізувати запасні жири, при розпаді яких утворюється велика кількість молекул ацетил-КоА. Крім цього, на кожні 2 молекули ацетил-КоА в гліюксилатному циклі відновлюється 1 молекула НАДН.

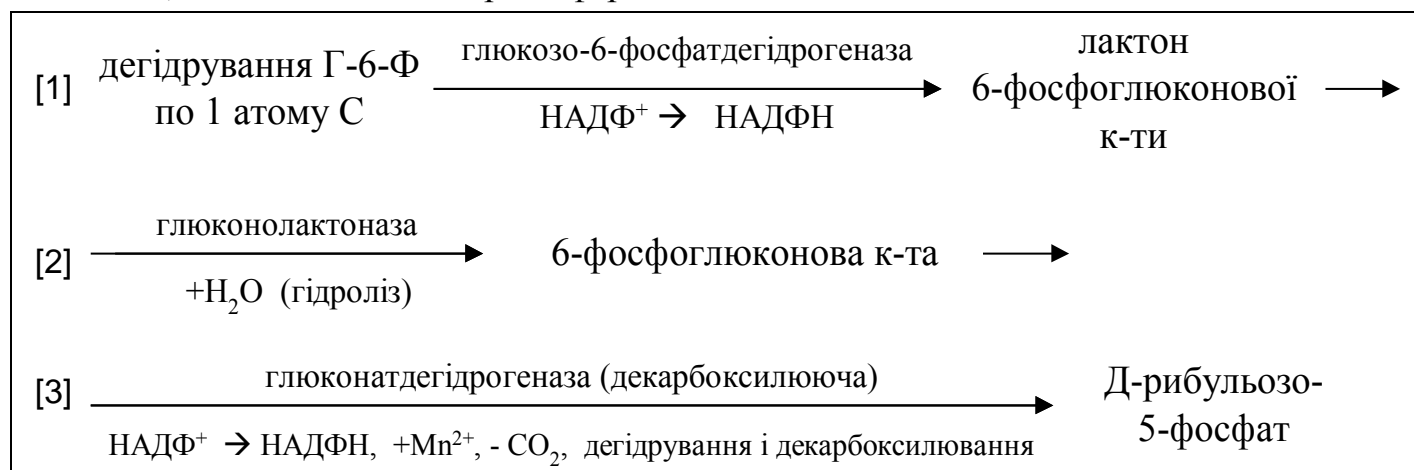
Пентозофосфатний шлях окиснення глюкози (ПФШ)

У рослинних клітинах існує ще один спосіб метаболізму гексоз – пентозофосфатний шлях (ПФШ), або апотомічне окиснення.

Усі реакції протікають у розчинній частині цитоплазми клітини, у пропластидах і хлоропластах. Цей шлях особливо активний у тих клітинах, де інтенсивно проходять синтетичні процеси. При ПФШ АТФ не утворюється.

Етапи ПФШ

I. Окиснення глюкози – каталізується дегідрогеназнодекарбоксилуючою системою, яка складається з трьох ферментів:



Таким чином, при окисненні кожного атома вуглецю (дегідрування) утворюється два НАДФН.

II. Рекомбінація сахарів для регенерації вихідного субстрату.

З *рибульозо-5-фосфату* під дією **епімерази** утворюється *ксилульозо-5-фосфат*, а під дією **ізомерази** – *рибозо-5-фосфат*.

Рекомбінація цукрів з участю **транскетолази і трансальдолази** призводить до появи *3-ФГА і седогептульозо-7-фосфату*, потім *еритрозо-4-фосфату* й *фруктозо-6-фосфату*.

Нарешті утворюються *фруктозо-6-фосфати*, які ізомеризуються (**гексозофосфатізомераза**) у *глюкозо-6-фосфат*.

Вкінці з шести молекул глюкозо-6-фосфату регенерує п'ять молекул глюкозо-6-фосфату. Сумарне рівняння ПФШ має такий вигляд:



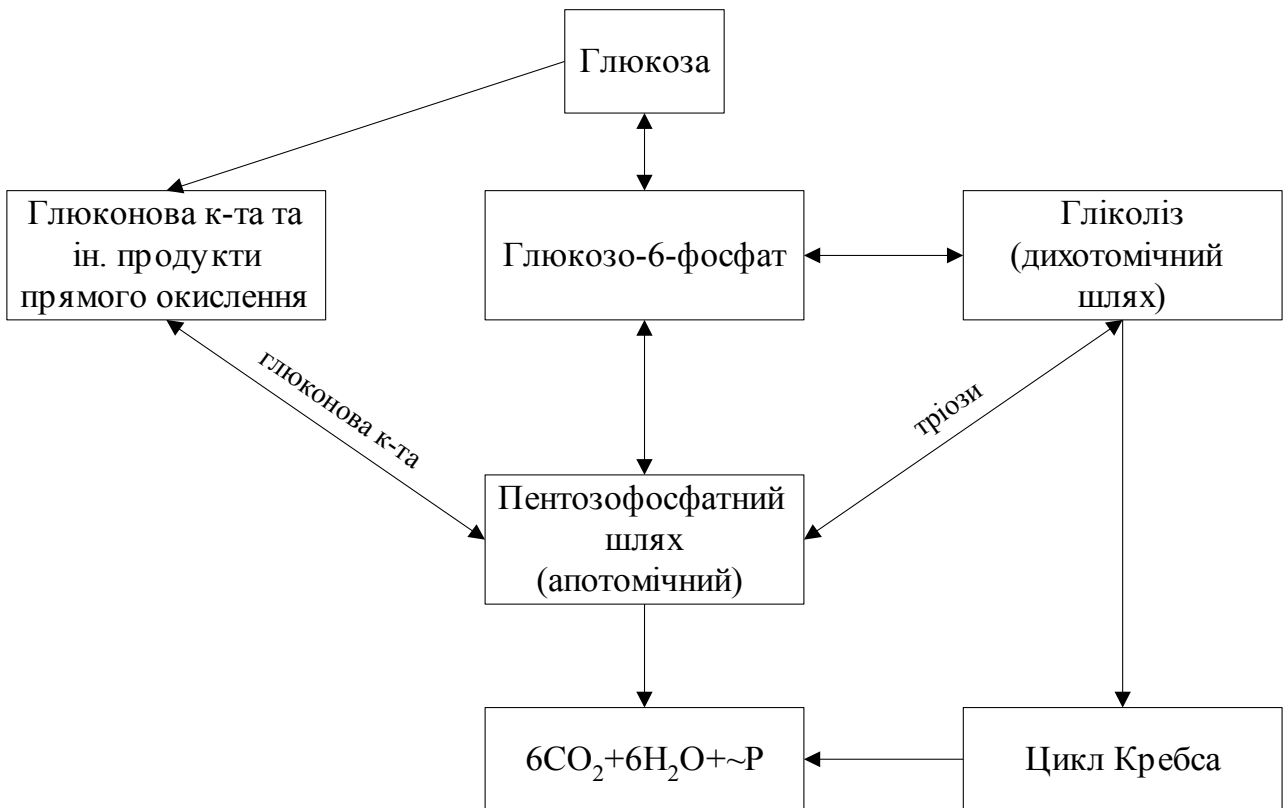
Енергетичний вихід ПФШ і його значення

При апотомічному окисненні глюкозо-6-Ф утворюється **НАДФН**, який окиснюється повільніше, ніж НАДН. Зазвичай атоми водню передаються з НАДФН на НАД⁺, а лише потім – до електронно-транспортного ланцюга.

Енергетичний вихід ПФШ = $12\text{НАДФН} = 12 \cdot 3 \text{ АТФ} = 36 \text{ АТФ}$. Однак головне значення ПФШ не в енергетичному, а в пластичному обміні. Тут можна виділити декілька аспектів:

- 1) ПФШ служить головним немітохондріальним джерелом НАДФН, який використовується переважно в синтетичних реакціях (синтез жирів, ізопреноїдів, відновлення SH-сполук).
- 2) У ході ПФ циклу синтезуються пентози, які входять до складу нуклеотидів, АТФ, коферментів НАД⁺, ФАД, коферменту А та ін. сполук.
- 3) ПФШ є джерелом вуглеводів із різною кількістю вуглецевих атомів – від C_3 до C_7 , які є попередниками ароматичних амінокислот, вітамінів, дубильних, ростових та ін. речовин.
- 4) Компоненти ПФШ беруть участь у темновій фіксації CO_2 . ПФШ є, посуті, зворотним циклом Кальвіна.
- 5) У хлоропластах ПФШ у темноті постачає НАДФН, а також 3ФГК і, т.ч., АТФ, підтримуючи їх кількість на певному рівні.

Окиснення глюкози по ПФШ йде 12-ма реакціями, а дихотомічний (гліколітичний) шлях через ПВК охоплює більше 30 реакцій. Усі ці цикли й шляхи між собою пов'язані.



Мал. 1. Взаємозв'язок різних шляхів дисиміляції глюкози

Пряме окиснення цукрів

У бактерій, грибів, тварин і водоростей виявлено шлях прямого окиснення глюкози без фосфорилування.

Окиснення глюкози до глюконової кислоти здійснюється специфічною ФАД-залежною оксидазою. Глюконова кислота через фосфорилування і низку

перетворень розпадається на тріози, які можуть поступати до інших циклів (цикл Кребса, ПФШ).

Взаємозв'язок різних шляхів дисиміляції глюкози

Біохімічні перетворення при диханні – гліколіз, цикл Кребса, ПФШ, пряме окиснення цукрів – система взаємопов'язаних процесів. На малюнку 1. представлена схема цих взаємозв'язків.

У клітині гліколіз і ПФШ просторово не роз'єднані, мають спільні субстрати. В нормі частка ПФШ у загальному обміні дихання становить приблизно 10-40 % і залежить від типу тканини і її стану.

В анаеробних умовах гліколіз домінує, а в хлоропластах активність апотомічного шляху окиснення вища. Активність ПФШ збільшується і при несприятливих умовах. У цитоплазмі велика частина продуктів ПФШ метаболізується через гліколіз.

• ДИХАЛЬНИЙ ЕЛЕКТРОННО-ТРАНСПОРТНИЙ ЛАНЦЮГ (ДЕЛ)

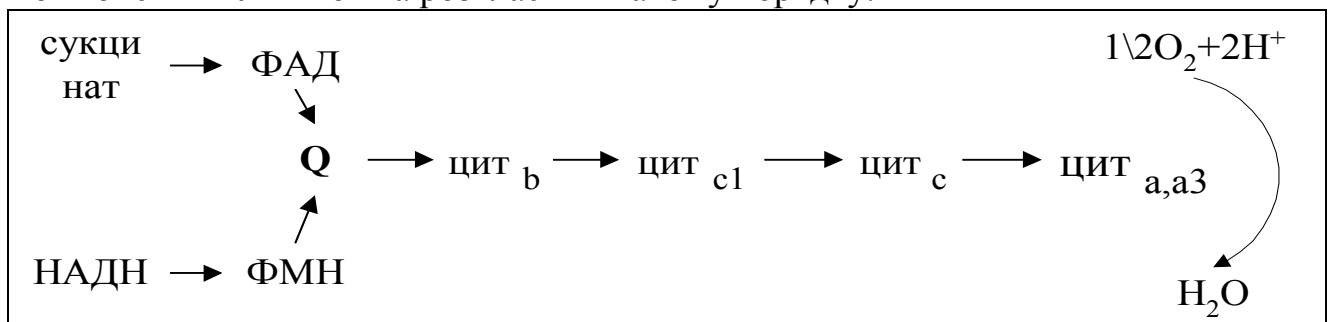
Цикл Кребса, гліоксилатний і ПФШ-хи функціонують лише в умовах достатньої кількості кисню. В той же час O_2 безпосередньо не бере участі в реакціях цих циклів. Кисень необхідний для кінцевого етапу дихання, пов'язаного з окисненням відновлених коферментів НАДН і $ФАДН_2$ у дихальному електронному ланцюзі (ДЕЛ) мітохондрій. З перенесенням e^- по ДЕЛ спряжений і синтез АТФ.

Електронно-транспортний ланцюг мітохондрій (ЕЛМ)

Б. Чанс та ін., (США), 50-ті рр.

ДЕЛ локалізований на внутрішній мембрані мітохондрій. Служить для передавання e^- від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується трансмембранним перенесенням іонів H^+ . Таким чином, ЕЛМ (як і тилакоїдів) виконує функцію окисно-відновної помпи.

Компоненти ЕЛМ можна розкласти в такому порядку:



Пара e^- від НАДН або сукцинату передається по електронно-транспортному ланцюзі до кисню, який, відновлюючись, утворює воду.

Згідно з сучасними даними, ЕЛМ складається з чотирьох мультиензимних комплексів і двох невеликих за молекулярною масою компонентів – убіхінону і цитохрому c.

Комплекс I здійснює транспортування e^- від НАДН до убіхінону Q. До складу комплексу входить флавінова (ФМН-залежна) НАДН: убіхінон-оксидоредуктаза, яка містить 3 заліzosірчані центри ($FeS_{N\ 1-3}$). У штучній фосфоліпідній мембрані комплекс функціонує як протонна помпа.

Комплекс II каталізує окиснення сукцинату убіхіноном. Цю функцію здійснює флавінова (ФАД-залежна) сукцинат: убіхінон-оксидоредуктаза, до складу якої також входять три заліzosірчані центри ($FeS_{S\ 1-3}$)

Комплекс III переносить e^- від відновленого убіхінону до цитохрому c, тобто функціонує як убіхінол: цитохром c-оксидоредуктаза. У своєму складі він містить цитохроми ψ_{556} і ψ_{560} , цитохром c_1 і заліzosірчаний білок Ріске. У присутності убіхінону комплекс III здійснює активне трансмембранне перенесення H^+ .

У термінальному **комплексі IV** e^- транспортується від цитохрому c до кисню, тобто цей комплекс є цитохром c: кисень-оксидоредуктазою (цитохром-оксидазою). До його складу входять чотири редокскомпоненти: цитохроми a_1 , a_3 і два атоми міді – Cu_A і Cu_B . Цитохром a_3 і Cu_B здатні до взаємодії з киснем, на який передаються e^- з цитохрому a- Cu_A . Транспорт e^- через четвертий комплекс спряжений з активним транспортуванням іонів H^+ . Функція цитохрому a_3 - Cu_B пригнічується ціанідом, азидом і CO.

Доведено, що комплекси **I**, **III** і **IV** перетинають мембрану. На внутрішній поверхні мембрани з матриксу $2 e^-$ і $2H^+$ із НАДН поступають на ФМН комплексу **I**. Електрони передаються на FeS-центри, звідти – на убіхінон, який приймає і $2H^+$, утворюючи семіхінони ($2 QH$) і дифундує до комплексу **III**. Тут на семіхінони поступає ще пара e^- від цит ψ_{560} , що робить можливе приєднання ще $2H^+$ із матриксу, і утворюється $2QH_2$. Повністю відновлений убіхінон (убіхінол) віддає $2 e^-$ цитохрому ψ_{556} і ще $2 e^-$ – FeS_R-цит. c_1 . У результаті $4H^+$ звільняються в міжмембранний простір мітохондрії.

Окиснені молекули убіхінону знову дифундують до комплексу **I** і готові приймати від нього (чи від комп. **II**) e^- і H^+ . Таким чином, цитохроми ψ служать донорами двох e^- для перенесення двох додаткових H^+ через ліпідну фазу мембран.

Водорозчинний цит. c на зовнішній поверхні мембрани, отримавши $2 e^-$ від FeS_R-цит c_1 , передає їх на цит. a- Cu_A термінального комплексу (комплекс IV). Цит a_3 - Cu_B , зв'язуючи кисень, переносить на нього ці $2 e^-$, в результаті чого з участю двох H^+ із матриксу утворюється вода.

Таким чином, із матриксу мітохондрій при транспортуванні кожної пари e^- від НАДН до $1/2 O_2$ в трьох ділянках ЕТЛ через мембрану переносяться щонайменше $6H^+$ до міжмембранного простору.

Передача $2 e^-$ від сукцинату на убіхінон у комплексі **II** не супроводжується трансмембранним переносом протонів.

Відмінністю рослинних мітохондрій від тваринних є здатність окиснювати екзогенний НАДН. Вони містять спеціальні флавінові НАДН-дегідрогенази, локалізовані на зовнішніх частинах обох мембран. Друга відмінність полягає у тому, що на внутрішній мембрані, крім основного (цитохромного) шляху перенесення електронів, є альтернативний, стійкий до дії ціаніду.

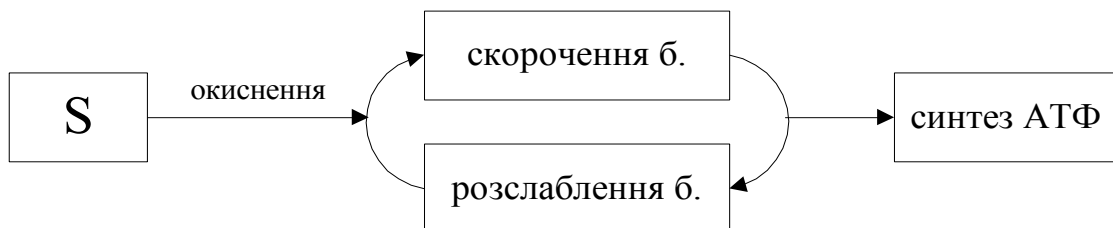
Окиснювальне фосфорилування

Перенесення e^- від НАДН до молекулярного кисню через ЕТЛ мітохондрій супроводжується втратою вільної Е. При цьому утворюється АТФ. Це було встановлено завдяки працям В. Енгельгарда, В. Беліцера (СРСР), Г. Калькара (США). Процес фосфорилування АДФ з утворенням АТФ, спряжений з переносом e^- по ЕТЛ мітохондрій, отримав назву **окиснювального фосфорилування**.

Експериментально доведено, що передача e^- від НАДН на кисень супроводжується утворенням хоча б трьох молекул АТФ, тобто коефіцієнт фосфорилування $P/O=3$. Таке ж значення коефіцієнту фосфорилування впливає з величин перепадів вільної Е між різними групами переносників.

Щодо механізму окисного фосфорилування існує три теорії:

- хімічна (через інтермедіатори білкової природи, що можуть утворювати комплекси з високоенергетичними зв'язками);
- механо-хімічна (конформаційна) – шляхом конформаційної зміни актиноміозинового компонента (фермент запасає Е і скорочується, далі відбувається розслаблення, при якому виділяється Е на синтез АТФ)



- хеміосмотична теорія англ. біохіміка П. Мітчела (1961) – користується найбільшою популярністю.

Хеміосмотична теорія

Потік e^- через систему молекул-переносників супроводжується транспортуванням іонів H^+ через внутрішні мембрани мітохондрій. У результаті на мембрані створюється електрохімічний потенціал іонів H^+ , який містить *осмотичний* (хімічний) і *електричний* градієнти (мембранний потенціал). Електрохімічний трансмембранний потенціал іонів H^+ і виступає джерелом енергії для синтезу АТФ за рахунок зворотного транспортування іонів H^+ через протонний канал мембранної H^+ -АТФази.

Теорія Мітчела виходить із того, що переносники перешнуровують мембрану, чергуючись таким чином, що в одному напрямку можливий перенос e^- і H^+ , а у зворотному – лише e^- . У результаті іони H^+ скупчуються на одному боці внутрішньої мембрани. Створений таким чином запас Е використовується для синтезу АТФ як результат розрядки мембрани при зворотному (за градієнтом концентрації) транспортуванні протонів через АТФазу, яка працює в даному випадку як АТФ-синтетаза.

*Спряження дифузії протонів із синтезом АТФ здійснюється за допомогою АТФазного комплексу, який називається **фактором спряження F_1** .*

F_1 - водорозчинний білок, який складається з дев'яти субодиниць п'яти типів. Білок F_1 є АТФ-азою і пов'язаний з мембраною через інший білковий комплекс F_0 , який перешнуровує мембрану. F_0 не має каталітичної активності і служить каналом для транспортування іонів H^+ через мембрану до F_1 .

За останні роки хеміосмотична гіпотеза Мітчелла отримала цілий ряд експериментальних підтверджень.

Різноманітність шляхів перенесення e^- і H^+

Завершальний етап багатьох процесів окиснення полягає в перенесенні e^- на кисень. Він каталізується термінальними оксидазами. Оксидазні системи такого роду локалізовані в мітохондріях, в ЕР, плазмалемі, цитоплазмі.

Головна редокс-система клітини – дихальний ланцюг внутрішньої мембрани мітохондрій. Її термінальні оксидази – **цитохромоксидаза** й **альтернативна оксидаза**.

У цитоплазмі функціонують 3 редокс-системи. Одна з них окиснює/відновлює НАД(Ф)Н, глутатіон, аскорбінову кислоту \Rightarrow термінальна оксидаза \rightarrow **аскорбатоксидаза**; друга окиснює НАДН, поліфеноли в хінони \Rightarrow термінальний фермент \rightarrow **поліфенолоксидаза**.

У цитоплазмі наявні також **флавопротеїнові оксидази**, котрі окиснюють різні субстрати.

У мембранах ЕР локалізовано два редокс-ланцюги. В одному з них при окисненні НАДН з участю **флавопротеїнів** і **цитохрому v_5** відбувається оксигеназна реакція, пов'язана з гідроксильованням, що призводить до утворення ненасичених зв'язків у жирних кислот. У другому субстратом виступає НАДФН, а завершує ланцюг **цитохром Р-450**, який, використовуючи кисень, гідроксильовує багато різних сполук.

Кінцеві оксидази мають різні характеристики і по-різному реагують на зміну умов у клітині.

Субстрати дихання і дихальний коефіцієнт

Як головний субстрат дихання рослини використовують вуглеводи і насамперед – вільні цукри. Коли їх немає в достатній кількості, субстратом окиснення можуть бути резервні полімерні речовини.

Функцію запасних вуглеводів виконують крохмаль (картопля, злаки), інулін (жоржини, топінамбур), геміцелюлози. Деякі рослини окиснюють багатоатомні спирти: сорбіт (груша), манніт (заразиха, маслини, ясен); органічні к-ти.

Резервні жири використовуються на дихання проростків, які розвиваються з насіння, багате на жири. Використання жирів починається з їх розщеплення ліпазою на гліцерин і жирні кислоти (*сферосоми*). Далі гліцерин перетворюється на ФГА. Жирні кислоти окиснюються за механізмом β -окиснення, в результаті якого послідовно відщеплюються двовуглецеві залишки у формі ацетил-КоА. Цей процес відбувається в *гліюкисомах*. Далі ацетил-КоА залучається до гліюксилатного циклу, кінцевий продукт якого – сукцинат – покидає гліюкисому й у *мітохондрії* бере участь у циклі Кребса. Тут синтезується малат, який у *цитозолі* перетворюється в оксалоацетат і далі у ФЕП (фосфоенолпіруват).

ФЕП – вихідний матеріал для синтезу глюкози, фруктози.

Процес утворення глюкози з неуглеводних попередників називається **глюконеогенезом**. У цьому процесі взаємодіють сферосоми, гліоксисоми, мітохондрії, пластиди і ферментні системи цитозоля.

Резервні білки використовуються для дихання після гідролізу до амінокислот і подальшої окиснювальної деградації до ацетил-КоА, або кетокислот, які захоплюються згодом у цикл Кребса.

При окисненні всіх субстратів виділяється енергія:

- при гідролізі біополімерів виділяється 1 % Е цукрів;
- гліколіз дає 20 % Е цукрів;
- цикл Кребса та ЕТЛ → 80 % Е цукрів;
- при цьому в АТФ запасається лише до 55% Е цукрів.

Відношення кількості молей виділеного при диханні CO_2 до кількості молей поглинутого O_2 називається дихальним коефіцієнтом ($\text{ДК} = \text{CO}_2/\text{O}_2$).

Кількість кисню, необхідного для окиснення субстрату в процесі дихання знаходиться в оберненій залежності від його вмісту в молекулі субстрату: чим менша кількість O_2 в молекулі субстрату, тим більше його витрачається на окиснення. Для гексоз $\text{ДК} = 1$; для жирних кислот – < 1 ; для органічних кислот – > 1 ($\approx 3-4$).

Величина ДК визначається як кількістю O_2 , що міститься в субстраті, так і постачанням киснем рослинних тканин.

За нестачі O_2 посилюється бродіння і ДК зростає. В цілому величина ДК відображає особливості процесу дихання даної тканини, органу за певних зовнішніх умов.

• РЕГУЛЯЦІЯ ПРОЦЕСІВ ДИХАННЯ

Ендогенні механізми регуляції дихання у рослин

Регуляція процесів дихання здійснюється на різних рівнях.

Це **субстратний контроль дихання** (доступність, кількість і склад дихальних субстратів); **регуляція активності ферментів** (оксидоредуктаз); **взаємозв'язок різних ланок дихання** (дихальних циклів і ЕТЛ мітохондрій, оксидоредуктаз мітохондрій, цитоплазми й інших органоїдів); **зміна фізико-хімічних умов у клітині, дія гормонів, геномний контроль** і т.д.

Ефект Пастера

Рівень O_2 в тканинах впливає на інтенсивність дихання і на величину витрати дихальних субстратів на синтетичні процеси.

Гальмування розкладу цукрів і більш ефективне їх використання при наявності кисню називають ефектом Пастера.

Механізм цього явища такий:

- велика кількість O_2 → посилення дихання → збільшення кількості АТФ → зменшення активності фосфофруктокінази і сповільнення гліколізу;
- надлишок АТФ → посилення ресинтезу глюкози;
- збільшення кількості O_2 → активація циклу Кребса, ПФШ → утворення проміжних продуктів, необхідних для синтезу.

У присутності O_2 всі цикли (і синтетичні) активно працюють. А збільшення кількості АТФ у результаті дихання ще більше сприяє синтезу.

Дихальний контроль

У рослинному організмі існує механізм дихального контролю (акцепторний механізм дихання). Дихальним контролем називають залежність швидкості споживання кисню мітохондріями від концентрації АДФ.

Залежність **інтенсивності дихального** процесу (ІД) від відношення діючих мас АТФ-системи можна записати так:

$$ID \approx \frac{[ATP]}{[ADP][P_i]}, \text{ причому, концентрація АДФ є обмежувальним фактором.}$$

При зростанні функціональної активності клітин АТФ витрачається, а АДФ збільшується, а це, у свою чергу, призводить до зростання швидкості дихання, перенесення e^- і збільшення інтенсивності окисного фосфорилування.

Регуляція гліколізу

Інтенсивність гліколізу контролюється на декількох ділянках.

Захоплення глюкози в процес регулюється на рівні ферменту **гексокінази** за типом зворотного зв'язку: надлишок продукту реакції (глюкозо-6-фосфату) аллостерично пригнічує діяльність ферменту.

Друга ділянка регуляції швидкості гліколізу знаходиться на рівні **фосфофруктокінази**. Фермент аллостерично інгібується високою концентрацією АТФ, а також цитратом і активується неорганічним фосфатом, АДФ та фруктозо-1,6-дифосфатом.

АТФ та ацетил-КоА зменшують активність **піруваткінази** та **піруватдегідрогеназного** комплексу; останній пригнічується ще й надлишком НАДН.

Регуляція циклу Кребса (ЦТК)

Використання клітинного ацетил-КоА залежить від енергетичного стану клітини. При незначній енергетичній потребі цикл Кребса гальмується й ацетил-КоА більше використовується на синтетичні процеси. Особливістю регуляції ЦТК є залежність всіх чотирьох **дегідрогеназ** від співвідношення $[НАДН]/[НАД^+]$.

Активність **цитратсинтази** гальмується високою концентрацією АТФ і цитратом. **Ізоцитрат-дегідрогеназа** інгібується НАДН і активується цитратом.

α -кетоглутаратдегідрогеназа пригнічується продуктом реакції – сукциніл-КоА й активується аденілатами (АДФ, АТФ, АМФ).

Окиснення сукцинату **сукцинатдегідрогеназою** гальмується оксалоацетатом і прискорюється АТФ, АДФ і відновленим убіхіноном (QH_2). **Малатдегідрогеназа** інгібується оксалоацетатом, і, можливо, АТФ.

Регулюючу роль може відігравати альтернативний шлях транспортування e^- в мітохондріях.

Регуляція ПФШ і гліоксилатного циклу

ПФШ окиснення регулюється концією $НАДФ^+$, оскільки містить дві $НАДФ$ -залежні **дегідрогенази** (глюкозо-6-фосфат- та 6-фосфоглюконат-дегідрогенази). Він регулюється також рівнем синтетичних процесів у клітині, які використовують $НАДФН$.

Нестача неорганічного фосфату пригнічує гліколіз та активує ПФШ.

6-фосфоглюконова кислота, еритрозо-4-фосфат інгібують гліколіз і сприяють ПФШ.

Активність гліоксилатного циклу знижується при зростанні концентрації оксалоацетату і фосфоенолпірувату.

Екологічні та онтогенетичні аспекти дихання

Вплив факторів зовнішнього середовища

Концентрація кисню. Процес дихання пов'язаний із споживанням кисню. Однак зниження парціального тиску кисню з 21% до 9% практично не впливає на інтенсивність дихання. При 5% вмісті кисню його поглинання у молодих рослин дещо знижується, а виділення CO_2 змінюється мало.

Очевидно, у процесі еволюції дихальні системи рослин формувалися в низькоокисневих умовах, про що свідчить висока спорідненість цитохромоксидази до кисню. Крім того, це дає можливість рослинам володіти широкою адаптацією до низьких концентрацій O_2 (елемент надійності). Така особливість рослин є важливою, бо газовий склад всередині тканин сильно відрізняється від атмосферного. Вміст O_2 в паренхімі протягом доби може коливатися від 7 до 17%. При пониженні концентрації O_2 до 1-2% дихальний коефіцієнт різко зростає і дихання переходить в анаеробний процес бродіння.

Надлишок O_2 виникає лише локально. Він пов'язаний з посиленням у клітині вільнорадикальних реакцій, що може викликати суттєві порушення обміну речовин.

Диоксид вуглецю. Підвищення концентрації CO_2 , як кінцевого продукту дихання, спричинює зниження інтенсивності процесу. Гальмуються реакції декарбоксилювання й активність сукцинатдегідрогенази, зменшується ДК. При цьому спостерігається закислення тканин – ацидоз, що призводить до шкідливих наслідків. Збільшення концентрації CO_2 викликає закривання продихів, гальмування проростання насіння.

Температура. Дихання, як ферментативний процес, залежить від температури. В інтервалі температур від 0°C до 20°C Q_{10} дихання $\approx 2-3$. При вищих температурах Q_{10} понижується. Одна з причин – зниження розчинності O_2 в рідинах при зростанні температури.

Дихання у зимуючих рослин спостерігається при дуже низьких температурах ($-20^\circ\text{C} \div -25^\circ\text{C}$). Температурний оптимум для видів помірних широт знаходиться у межах $35-40^\circ\text{C}$. Максимальні температури ($45 \div 55^\circ\text{C}$) визначаються здатністю білків до денатурації. Важлива і тривалість температурного стресу.

Водний режим. Зміна оводненості тканин рослин віддзеркалюється в динаміці інтенсивності дихання. Швидка тимчасова втрата води посилює дихання – реакція на подразнення. Тривалий водний дефіцит викликає поступове зниження дихання, причому це відбувається повільніше, ніж падіння інтенсивності фотосинтезу.

Дихання повітряно-сухого насіння (10-11% H_2O) дуже незначне. При зростанні вологості насіння до 15% дихання зростає у 4-5 разів, а при дальшому зростанні оводненості до 35% дихання збільшується в 1000 разів і більше.

Різке зростання дихання при набряканні насіння супроводжується виділенням тепла, що може призвести до перегріву ("самозгорання") при зберіганні.

Зміна інтенсивності дихання при втраті води залежить також від віку та фізіологічного стану рослини.

Мінеральні речовини. Розчин солей звичайно посилює дихання коренів проростків – ефект "сольового дихання". Вважається, що дія солей на дихання побічна. Деякі катіони металів (магній, калій) підвищують активність окисних ферментів, а їх нестача зменшує дихання. Катіони важких металів пригнічують дихання.

Світло. Дію світла на дихання зелених органів рослин вивчено недостатньо. *Освітленість, при якій інтенсивність фотосинтезу = інтенсивності дихання, називають компенсаційним пунктом.* Дихання не припиняється на світлі, в нормі його інтенсивність і розпад органічних речовин повинні бути значно меншими, ніж інтенсивність фотосинтезу.

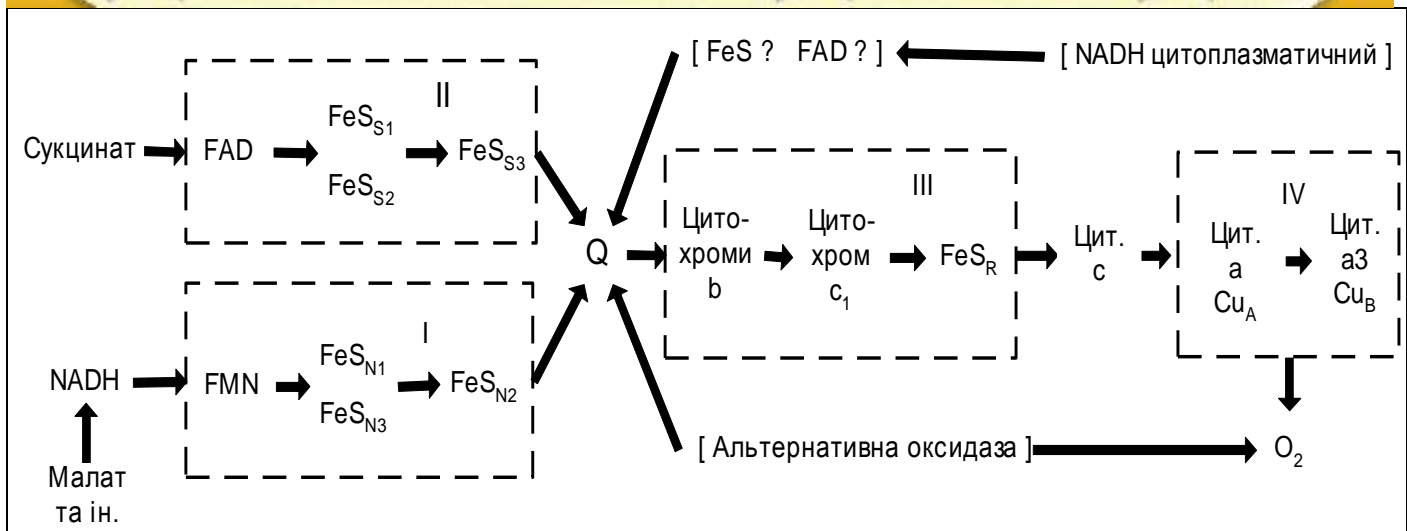
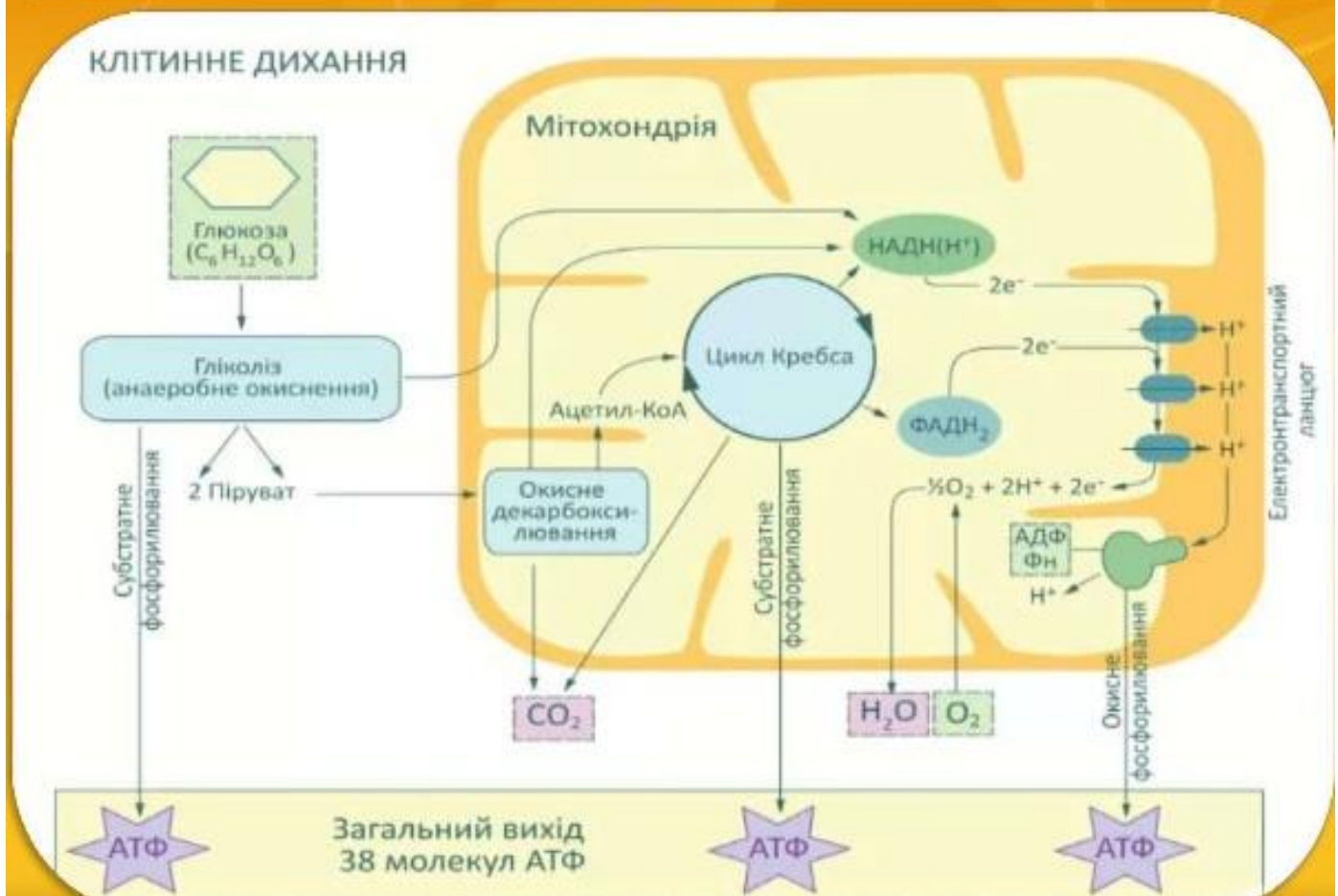
Дихання (поглинання кисню і виділення вуглекислого газу) незелених тканин активізується світлом короткохвильової частини спектру – ультрафіолетом (380 нм), синіми й зеленими променями (400-500 нм)

Пошкодження. Механічні впливи викликають короточасне посилення поглинання кисню. При цьому натискання і згинання впливають слабо, а зрізання й порізи – дуже сильно. В останньому випадку різні субстрати з'єднуються з оксидазами, а також активізуються процеси відновлення.

Зміна інтенсивності дихання в онтогенезі

Молоді органи й тканини рослин, які знаходяться в стані активного росту, мають найвищу інтенсивність дихання. Поки молодий листок росте й розвивається, інтенсивність дихання зростає. Потім дихання знижується до рівня половини максимального і лише перед пожовтінням спостерігається короточасний підйом. Цвітіння й плодоношення супроводжується посиленням дихання квітів та плодів. Перед повним дозріванням соковитих плодів спостерігається тимчасове посилення дихання – клімактеричний підйом дихання. Перед цим у тканинах зростає утворення етилену. Клімактеричним явищам запобігають, зберігаючи плоди у холодних приміщеннях, насичених CO₂ і азотом.

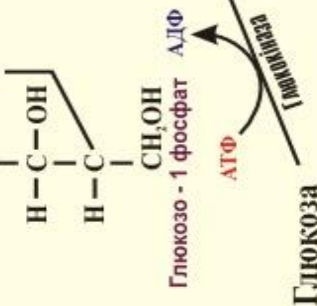
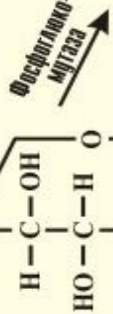
Клітинне дихання – це сукупність біохімічних реакцій, у ході яких відбувається окиснення вуглеводів, ліпідів і амінокислот до вуглекислого газу і води. Вивільнена енергія запасасться в хімічних зв'язках молекул АТФ



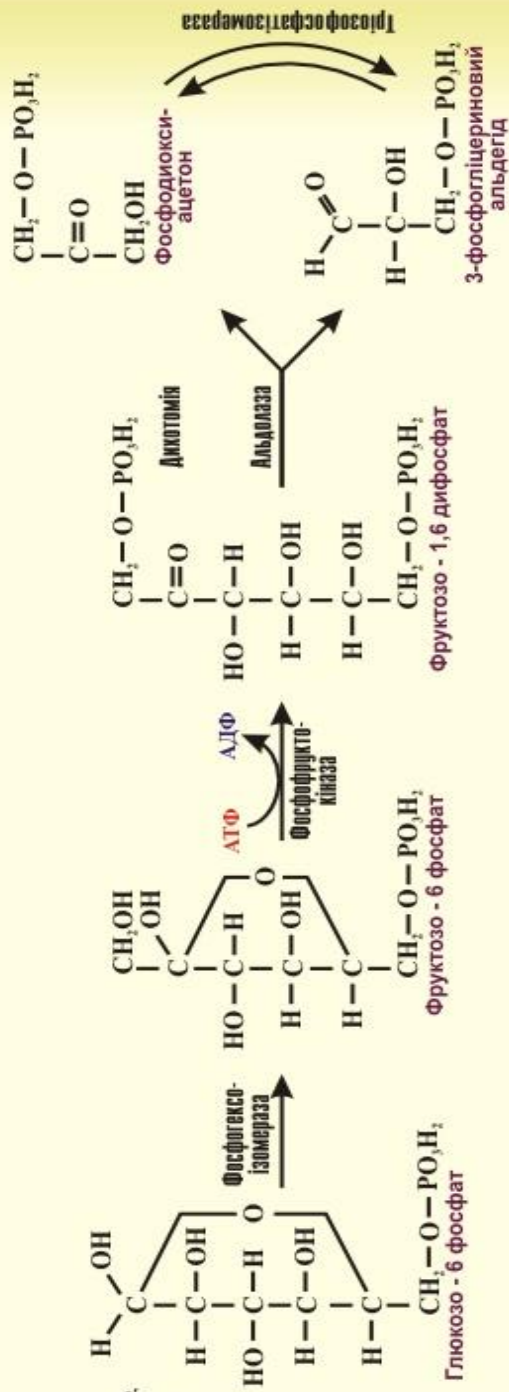
Електронно-транспортний ланцюг дихання рослинних мітохондрій

АНАЕРОБНЕ РОЗЩЕПЛЕННЯ ВУГЛЕВОДІВ

ГЛІКОГЕНОЛІЗ

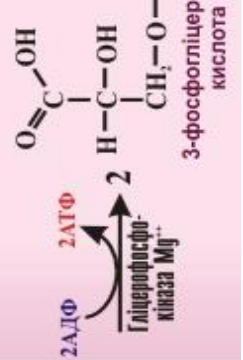
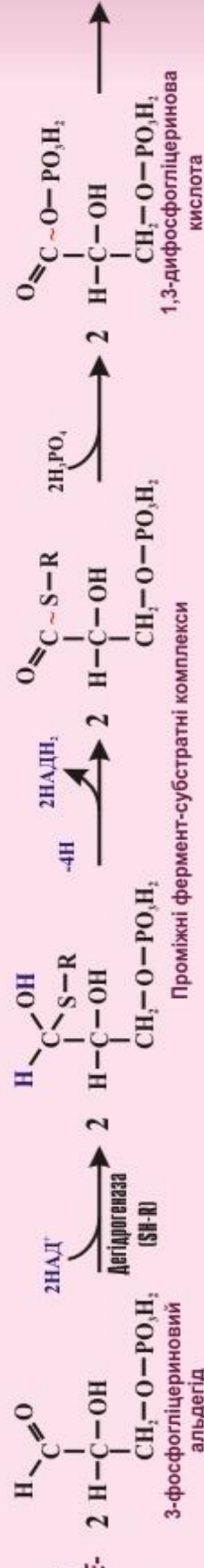


ГЛІКОЛІЗ

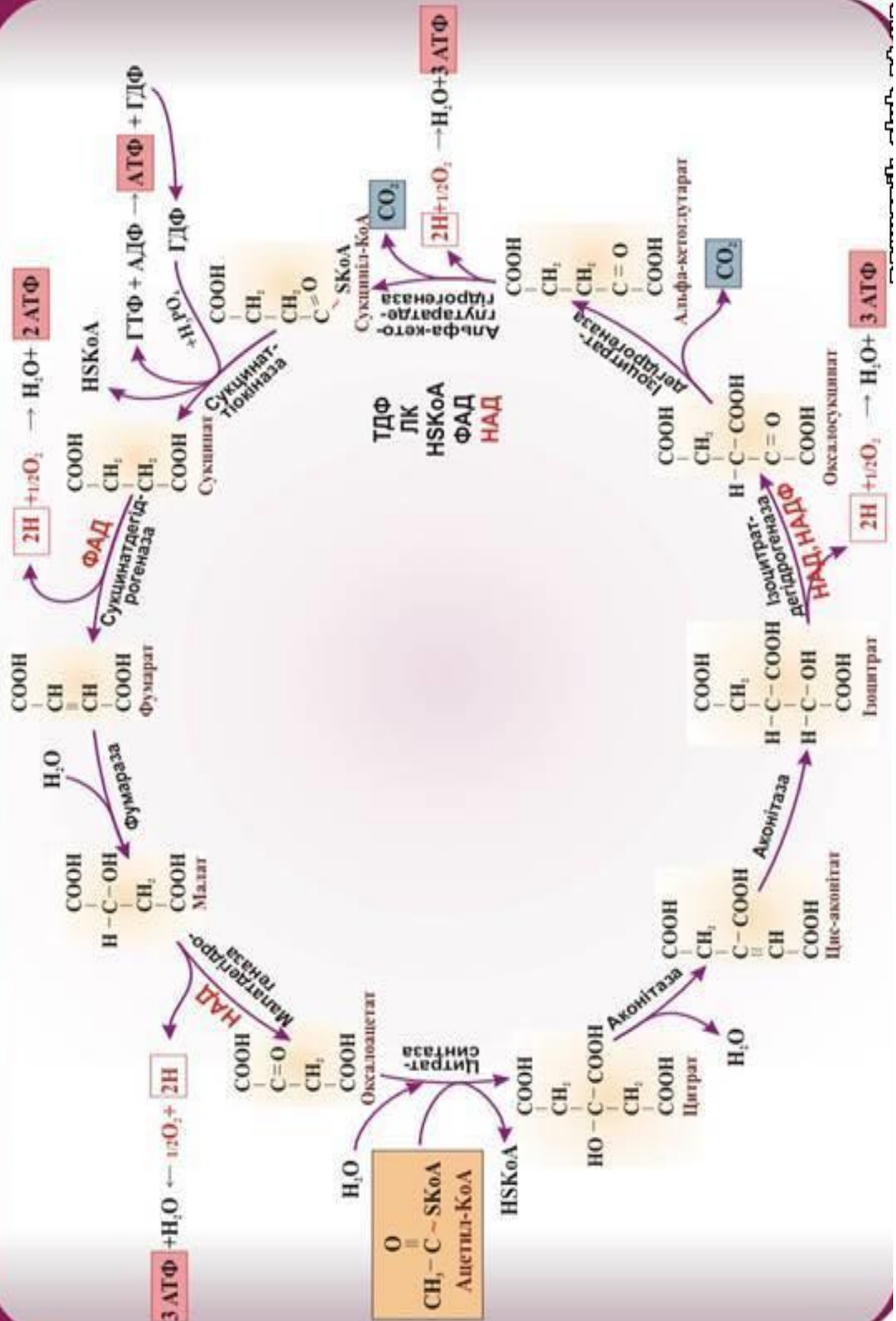


ГЛІКОЛІТИЧНА ОКСИДРЕДУКЦІЯ

ОКИСНЕННЯ 2-Х МОЛЕКУЛ 3-ФОСФОГЛІЦЕРИНОВОГО АЛЬДЕГІДУ



Цикл трикарбонових кислот Кребса



МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

Джерелом необхідного набору органічних сполук для рослин служать первинні продукти фотосинтезу. Вони утворюються з CO_2 та H_2O у процесі повітряного живлення рослин. В основі їхньої хімічної структури лежать C , O_2 і H_2 . У результаті обміну речовин первинні продукти фотосинтезу перетворюються на амінокислоти, білки, ліпіди, макроергічні сполуки, нуклеїнові кислоти, органічні речовини вторинного походження. Для їх утворення необхідна сукупність неметалів і металів (N, P, S, K, Ca, Mg, Fe, Cu та інші), тобто більшість елементів таблиці Менделєєва. Рослини отримують ці елементи із ґрунту. Тому інтенсивність росту рослин, зокрема врожайність сільськогосподарських культур, залежить, головним чином, від умов ґрунтового живлення.

Ось чому такого великого значення надають заходам щодо збільшення родючості ґрунтів, дотримання режиму внесення добрив, виконання всіх вимог агротехніки тощо.

Відомо здавна, що урожайність залежить від родючості ґрунтів. Значно пізніше було встановлено, що родючість ґрунту значною мірою визначається наявністю в ньому солей. Одним із перших таке припущення висловив звичайний французький ремісник Б. Паліссі в XVI столітті. І лише в середині XIX століття німецький хімік і фізіолог Ю. Лібіх сформулював основні положення сучасної агрохімії.

• РОЗВИТОК ВЧЕННЯ ПРО КОРЕНЕВЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

Уявлення про ґрунтове живлення рослин почали складатися у зв'язку з розвитком рослинництва. Вже в VI-V тисячолітті до нової ери вирощувалися пшениця, ячмінь, жито, кукурудза, льон, коноплі, багато городніх культур і плодові дерева, а зола, мул і гній використовувалися як засоби, що підвищують родючість ґрунту. Перший фізіологічний експеримент із метою вивчення живлення рослин був проведений голландським натуралістом Я. Б. ван Гельмонтом 1629 року. Він посадив у глиняну посудину, що містила 91 кг сухого ґрунту, вербову гілку масою 2,25 кг і регулярно поливав ґрунт дощовою водою. Через 5 років рослина і ґрунт були зважені окремо. Виявилося, що верба важила 77 кг (приріст біля 75 кг), а маса сухого ґрунту зменшилася усього на 56,6 гр. Таким чином, маса рослини збільшилася в 33 рази, не враховуючи щорічно опалих листків. Ван Гельмонт зробив висновок, що вся рослинна маса була створена за рахунок води, що вносилося при поливі. Цей дослід послужив основою для «водної теорії» живлення рослин, якої досить довго дотримувалися в ботаніці.

Значно раніше Аристотель (384—322 р. до н.е.) висловив припущення, що рослини поглинають їжу з ґрунту у вигляді складних речовин. Це уявлення наприкінці XVIII — початку XIX ст. було розвинуто німецьким агрономом А. Теєром, що розробив «гумусну теорію» живлення рослин. Давно вже було відомо, що чим темніший ґрунт, тим він родючіший. Темний колір ґрунту

залежить від вмісту в ньому різних органічних залишків, або гумусу (перегною). Відповідно до гумусної теорії рослини живляться водою і гумусом.

Однак поступово нагромаджувалися дані про роль мінеральних елементів у живленні рослин. Один з основоположників вітчизняної агрономії А. Т. Болотов намітив основні принципи мінерального живлення рослин. У 1770 р. вийшла його книга *«Про добриво земель»* — перша російська монографія з агрохімії. Болотов розробив прийоми внесення добрив до ґрунту і перелічив декілька десятків видів добрив, придатних для застосування в сільському господарстві.

Швейцарський натураліст Н.Т. Соссюр систематизував відомі на той час дані про живлення рослин і встановив, що ґрунт постачає рослинам азот і мінеральні елементи. При вирощуванні рослин з насіння тільки на дистильованій воді приріст золи не спостерігався. У своїй праці *«Хімічні дослідження рослин»* (1804) він звернув увагу на те, що різні солі поглинаються коренями з водного розчину з неоднаковою швидкістю. Французький агрохімік Ж.Б. Буссенго (1837) експериментально довів, що рослини можна вирощувати і на чистому піску, якщо вносити в нього мінеральні солі (золу і селітру).

Німецький хімік Ю.Лібих — один із засновників агрохімії, заперечуючи гумусну теорію, 1840 року опублікував книгу *«Хімія в додатку до землеробства і фізіології»*, де обґрунтував ***теорію мінерального живлення рослин***. Згідно з цією теорією основою родючості є мінеральні речовини ґрунту. Вчений вважав, що перегній потрібний лише для утворення CO_2 , котрий прискорює вивітрювання материнської гірської породи і збільшує культурний шар ґрунту. Він першим запропонував вносити як добрива чисті мінеральні речовини. Правильно оцінюючи значення мінеральних елементів у живленні рослин, Ю.Лібих у той же час вважав, що рослини поглинають азот з повітря у вигляді аміаку. Лише пізніше, у 1856 р., під тиском неспростовних фактів Ю.Лібих змушений був визнати, що джерелом азоту для мінерального живлення рослин можуть бути нітрати. Невірним у теорії вченого було також заперечення ролі органічних речовин ґрунту для розвитку рослини. Як тепер відомо, гумус необхідний не стільки для розвитку самої рослини, скільки для мікрофлори ґрунту, що відіграє значну роль у живленні рослин.

Ю.Лібих сформулював «закон мінімуму», відповідно до якого внесення будь-якої кількості мінеральних речовин не дасть приросту врожаю, доки не буде ліквідована нестача речовин, що містяться в мінімальній кількості, а також «закон повернення», що вказує на необхідність повернення до ґрунту поживних речовин, поглинутих рослинами. Він стверджував, що недотримання принципу повного повернення повинно призвести до виснаження ґрунту і зниження його родючості. У цілому ці положення вірні, але деякі послідовники Ю.Лібиха вивели з них *«закон спадаючої родючості ґрунтів»*. Практика сучасного землеробства довела повну неспроможність цього псевдозакону. Врожайність сільськогосподарських культур при правильній агротехніці і внесенні мінеральних добрив постійно зростає.

Остаточню спростували «гумусну теорію» досліді І. Кнопа і Ю. Сакса (1859). Вони підтвердили, що цілком можливо виростити нормальну рослину на воді до повного дозрівання при її забезпеченні лише сімома елементами: азотом, фосфором, сіркою, калієм, кальцієм, магнієм і залізом. Ці досліді утвердили

теорію мінерального живлення і створили основу для використання *вегетаційного методу*, у тому числі водних і піщаних культур. Поживний розчин, розроблений Кнопом, застосовується дотепер.

Ж.Б. Буссенго, використовуючи метод вегетаційних посудин і точні кількісні виміри, довів, що вищі рослини, як правило, не можуть зв'язувати атмосферний азот. Цією здатністю володіють бобові рослини. Таким чином, було вперше встановлено, що бобові рослини, на відміну від більшості інших, сприяють нагромадженню азоту в ґрунті. Німецький ботанік і мікробіолог Г. Гельрігель 1880 року довів, що бобові рослини здійснюють азотфіксацію в симбіозі з бульбочковими бактеріями. Самі бактерії в бульбочках бобових уперше були виявлені російським ботаніком М. С. Вороніним 1866 року.

Вагомі дослідження біологічних процесів, що відбуваються в ґрунті, провів С.І. Виноградський, що по праву вважається засновником ґрунтової мікробіології. В даний час відомо, що у ґрунті живуть найрізноманітніші мікроорганізми, які перетворюють азотовмісні сполуки:

- 1) *амоніфікатори*, що розкладають органічні азотисті сполуки (білки, нуклеїнові кислоти, сечовину й ін.) з виділенням аміаку;
- 2) *азотфіксатори* — мікроорганізми, що зв'язують молекулярний азот;
- 3) *нітрифікатори*, що, використовуючи кисень, окиснюють аміак до нітратів;
- 4) *денітрифікатори*, що перетворюють нітрати в молекулярний азот. При нестачі O_2 денітрифікатори використовують кисень нітратів і тим самим збіднюють ґрунт, повертаючи азот до атмосфери.

Крім бактерій, діяльність яких пов'язана з трансформацією різних форм азоту, у ґрунті є бактерії, котрі розкладають целюлозу, переробляють різні сполуки сірки і фосфору, силікатні бактерії, що беруть участь у вивільненні калію із силікатів ґрунтів, та ін. Деякі мікроорганізми постачають рослини вітамінами, амінокислотами, тому роль мікроорганізмів ґрунтів значно більша і складніша, ніж просто участь в обміні мінеральних речовин.

Російські вчені П. А. Костичев і В. В. Докучаєв розробили основи наукового ґрунтознавства. Радянський агрохімік К. К. Гедройц обґрунтував вчення про ґрунтовий поглинальний комплекс. Речовини, у тому числі й мінеральні, утримуються в ґрунті різними способами: механічним шляхом, фізичними взаємодіями, хімічним і біологічним зв'язуванням. Особливе значення Гедройц надавав фізико-хімічній, або обмінній, адсорбції, що здійснюється неорганічними (цеолітними) і органічними (гумусними) компонентами ґрунту. Він встановив, що в обмінній адсорбції велику роль відіграють кислі групи як органічної, так і неорганічної (силікатні групи) частини ґрунту. В основному ґрунти мають властивості катіонообмінників, хоча в них є й аніонзв'язуючі групи.

Усі ці дослідження призвели до чіткого розуміння того, що родючість ґрунтів пов'язана як зі специфічними особливостями материнської гірської породи (мінеральний склад і структурний стан ґрунту), так і з діяльністю ґрунтових мікроорганізмів, що мінералізують органічні залишки.

● РОЛЬ ЕЛЕМЕНТІВ МІНЕРАЛЬНОГО ЖИВЛЕННЯ

У рослинах виявлено близько 68 хімічних елементів, причому 47 із них наявні постійно. Відомо, що якісний склад елементів живих організмів у цілому аналогічний такому ж складові земної кори. Вміст їх у рослині залежить від її виду, ґрунтових та кліматичних умов.

*Найбільше всього в рослині **органогенних елементів** (C, H, O, N). Вуглець у середньому становить 45 % сухої маси тканин, кисень – 42 %, водень – 6,5 % і азот – 1,5 %, а всі разом – 95 %.*

***5 %, що залишилися, припадають на зольні речовини:** P, S, K, Ca, Mg, Fe, Al, Si, Na та ін. При спалюванні рослинних решток органогени виділяються у вигляді газоподібних сполук, а мінеральні речовини залишаються у вигляді **золи**.*

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

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

*Якісний склад золи залежить від характеру процесів обміну речовин, які протікають у тканинах та органах. Наприклад, у насінні більше K, P, Mg, які необхідні для нормального розвитку зародка; в запасуючих органах – K, який активує синтез крохмалю; у стеблах – Ca і Si; в листках – P, Mg, K (в молодих), Ca (у старих). При цьому ті елементи, що переважають у ґрунті, накопичуються більше. Окремі види здатні акумулювати певні елементи. Наприклад, морські водорості нагромаджують бром і йод; деякі злаки (кукурудза та інші) – золото і т.д. У залежності від вмісту мінеральних елементів в організмі розрізняють **макроелементи** (C, O, H, N, P, S, K, Ca, Mg, Na, Cl, Si, Al), **мікроелементи** (Fe, Zn, Mo, Mn, Cu, B, Co, та інші) та ультрамікроелементи (фізіологічна роль яких практично не вивчена). Перші становлять 10 - 10⁻² % від сирої маси рослини; другі – 10⁻⁵- 10⁻⁶ %; треті – 10⁻⁶- 10⁻¹² %.*

Без макроелементів і мікроелементів нормальна життєдіяльність рослин порушується. В той же час такі макроелементи, як натрій, кремній, алюміній не відіграють суттєвої ролі в рослині.

Макроелементи

*Дані елементи виконують в організмі дві основні функції – **структурну й регуляторну**. Першу несуть, головним чином, органогенні елементи (C, O, H, N), а також P і S, які беруть участь в утворенні нуклеїнових кислот, білків, ліпідів а також інших складових частин клітини, та Ca, Mg, які входять до складу клітинної стінки, мембран, хлоропластів.*

Другу функцію здійснюють одновалентні катіони й аніони (H⁺, K⁺, Cl⁻, Na⁺), які впливають на величину мембранного потенціалу та разом з іонами Ca²⁺ і Mg²⁺ беруть участь у регуляції фізико-хімічного стану колоїдів цитоплазми. При цьому кожний макроелемент виконує властиві тільки йому одному специфічні функції.

Азот засвоюється рослиною у вигляді аніонів (NO_2^- , NO_3^-), катіона (NH_4^+) і органічних сполук. Переоцінити значення азоту в житті рослини неможливо. За його нестачі у ґрунті порушуються всі найважливіші функції, ріст і розвиток рослин. Це важливий органогенний елемент, що є складовою частиною білків, нуклеїнових кислот, амінокислот, хлорофілу (без якого неможливий фотосинтез), гормонів, багатьох вітамінів, алкалоїдів, глюкозидів.

Одночасно – це дуже дефіцитний елемент. Він не виводиться з організму, а використовується багатократно (реутилізується) – тобто при старінні листків звільняється у процесі розпаду цитоплазматичних білків та інших азотовмісних сполук і відтікає в молоді частини рослини. Зовні це виявляється у зміні забарвлення старіючих листків – від зеленого до жовтого, починаючи з верхньої, більш старої їх частини. Подібні явища спостерігаються і за нестачі азоту в ґрунті. Листки набувають жовтого відтінку із червонуватими жилками. Крім того, затримується ріст рослин, значно зменшуються розміри листків і плодів.

Фосфор – засвоюється рослинами, головним чином, у формі аніона ортофосфорної кислоти (PO_4^{3-}), а також у вигляді фосфорних ефірів цукрів і спиртів. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати фосфор із фосфоритної муки та інших важкорозчинних фосфорних сполук – $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$, AlPO_4 , FePO_4 . До таких рослин належать люпин, боби, гречка.

Позитивний вплив фосфорного добрива краще виявляється при наявності достатньої кількості N і K. Фосфор, як і N, володіючи високою рухливістю, багатократно реутилізується в рослині. Входячи до складу нуклеїнових кислот і ліпідів, він виконує структурну функцію. Крім того, він є необхідним компонентом нуклеопротейдів (ФАД, НАД), макроергічних сполук (АТФ), фосфорних ефірів тріоз, пентоз, гексоз. Завдяки цьому фосфор бере активну участь у синтезі й перетворенні органічних речовин, зокрема, вуглеводів.

За нестачі фосфору порушуються процеси фотосинтезу та дихання, посилюється розпад складних органічних сполук. Зовні це виявляється зміною зеленого забарвлення листків на голубувато- і фіолетово-зелене з наступним засиханням. Листки жовтіють, чорніють по краях і опадають. Одночасно затримуються ростові процеси надземної та підземної частини організму. Перетворення фосфору в рослині активно відбувається під час росту органів та збільшення живої цитоплазми, особливо при проростанні насіння та його досягненні, коли P запасається у вигляді фітину – кальцій-магнієвої солі інозитгексафосфорної кислоти – $\text{C}_6\text{H}_6(\text{OH}_2\text{PO}_3)_6$.

Сірка засвоюється у вигляді сульфат-іонів із солей Na_2SO_4 , K_2SO_4 , CaSO_4 , MgSO_4 , $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$, а також із деяких органічних сполук (сірковмісні амінокислоти). Має високу рухливість, добре реутилізується.

Сірка входить до складу ферментів, де зв'язує коферменти (НАД, ФАД) і простетичні групи (наприклад Fe) із білковою частиною. Значна частина сірки рослин входить до складу сірковмісних амінокислот у формі сульфгідрильних (R-SH) груп, які беруть участь у формуванні третинної й четвертинної структури білків, перетворюючись у сульфідні групи (дисульфідні мости: R-S-S-R , $\text{R}_1\text{-S-S-R}_2$). Сульфгідрильну групу має цистеїн, дисульфідну – цистин та глутатіон – сильний відновник, що відіграє важливу роль в окисно-відновних процесах.

Група SH – складова частина коензиму A, який є початковою ланкою біосинтезу жирних кислот, лимоннокислого (циклу Кребса) і гліюксилатного циклів. Сірка в тілі рослин входить до складу гірчичних та часникових олій (хрестоцвіті, лілійні). Ці олії відлякують багатьох листкогризучих комах і, таким чином, відіграють захисну роль.

За недостачі сірки виникає хлороз – спочатку жовтіють жилки листків, згодом пластинки вкриваються червонуватими плямами, і листки відмирають.

Калій – засвоюється рослинами з розчинних солей – хлоридів, сульфатів, нітратів. Він також легко реутилізується, відтікаючи до молодих органів і тканин. У рослинах калій знаходиться, головним чином, у вільній, іонній формі. Лише незначна частина його неміцно зв'язується з білками цитоплазми.

Калій підвищує гідратацію колоїдів цитоплазми, її водоутримувальну здатність і проникність. Тим самим він створює умови для активного синтезу білків та інших органічних сполук. Крім того, калій активує близько 60 ферментів, у тому числі й синтетазу крохмалю та фосфокіназу, чим впливає на метаболізм АТФ. Разом із тим калій регулює відкривання продихів, активує рух асимілятів по рослині. Очевидно, без K неможливі такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, утворення складних полімерів (вуглеводів), транспорт органічних речовин.

За нестачі K ріст молодих рослин припиняється, листки жовтіють, потім буріють, засихають із країв або закручуються й зморщуються.

Кальцій – поглинається у формі катіона з його розчинних солей. Рослини, корені яких виділяють слабкі кислоти, можуть засвоювати кальцій з таких мінералів, як крейда й вапняк.

Кальцій малорухливий і не реутилізується в рослинах, а скупчується у формі малорозчинних солей (гіпс, оксалат кальцію) у старих листках. Він змінює кислотність ґрунтового розчину і тим самим впливає на надходження до коренів інших елементів. Са бере участь у підтриманні структури мембран і хромосом та входить до складу клітинних стінок у вигляді пектату кальцію. Він впливає на клітинний метаболізм, активізуючи деякі ферменти дихання (сукцинатдегідрогеназу), фотосинтезу, а також фосфатази (α -амілазу та інші). На відміну від калію, кальцій збільшує в'язкість цитоплазми і зменшує її оводненість, пригнічуючи тим самим клітинний метаболізм.

За надлишку в рослинах органічних та мінеральних кислот кальцій утворює з ними нерозчинні солі, які виводяться при листопаді. Так нейтралізується їхня шкідлива дія на рослини. Катіони кальцію послаблюють негативний вплив надмірної кількості інших катіонів на рослину, що особливо помітно на засолених ґрунтах.

Нестача Са особливо сильно впливає на корені – вони не ростуть у довжину, а лише потовщуються й ослизнюються, а згодом відмирають верхівки стебел і ріст припиняється.

Магній – поглинається з магнезійних солей ґрунту, а також із доломітового вапняку. Він виявляє достатню рухливість у рослині і тому легко реутилізується.

У тканинах магній знаходиться в іонній та зв'язаній формі. Він входить до складу хлорофілу й пектатів магнію, що містяться в клітинних стінках. Магній зв'язує велику та малу субодиниці рибосоми і тим самим підтримує її функціональну

активність. В іонній формі він активує фосфокінази та ферменти циклу Кальвіна. За нестачі магнію в рослині порушується синтез білків, хлорофілу і вуглеводів, знижується інтенсивність гліколізу.

Зовнішньою ознакою нестачі магнію є хлороз молодих листків. Зелені листки по краях і між жилками зафарбовуються в жовтий, червоний чи фіолетовий колір (мармуровоподібний хлороз). Спочатку це явище спостерігається на листках нижніх ярусів, а потім – і на верхніх.

Хлор завжди наявний у тканинах. Але він не є тим елементом, без якого рослини не будуть розвиватися чи виникатимуть значні порушення. Хлор потрібний тим видам, які еволюційно пристосувалися до хлоридного засолення (цукровий буряк, шпинат, гречка) та галофітам. Іони Cl^- беруть участь у фотоокисненні води.

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

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

Отже, кожний макроелемент виконує в організмі рослини специфічні функції. Тому ні один із них неможливо замінити іншим. Тобто для нормального росту і розвитку організму вимагається повний набір необхідних макроелементів. Співвідношення їхнього вмісту визначається видом рослин, фазою розвитку, умовами вирощування і т.д.

Головні елементи живлення – N, P і K – мають помітний вплив на зовнішній вигляд, темпи росту і розвитку рослин, тобто виконують формоутворювальну роль. При надлишку N посилюється утворення і приріст вегетативних органів, але затримується цвітіння, а також дозрівання плодів та насіння.

Калій, як і N, посилює вегетативний ріст, а фосфор, навпаки, прискорює розвиток рослин, цвітіння, плодоносіння. У зв'язку з цим потреба в даних елементах у процесі росту і розвитку рослин змінюється. На ранніх етапах онтогенезу для інтенсивного формування асимілюючих органів рослині необхідно більше N і K, а до початку закладки репродуктивних органів – більше P, оскільки перед цвітінням посилюється енергетичний обмін.

Таким чином, із допомогою N, K і P можна або прискорювати терміни цвітіння й плодоносіння, або віддаляти їх і активізувати утворення вегетативної маси (у посівах кормових трав, на окультурених луках, пасовищах). Змінюючи співвідношення N і K в ґрунті, можна регулювати утворення жіночих і чоловічих квіток у одно- та дводомних рослин.

Мікроелементи

Дані елементи входять до складу кофакторів і простетичних груп ферментів та контролюють такі життєво важливі процеси, як фотосинтез, дихання, перетворення речовин, ріст і розвиток рослин, виконуючи тим самим **метаболічну функцію**. Крім того, в іонному стані мікроелементи активізують роботу різних ферментних систем клітин і виконують **регуляторну функцію**. В той же час кожен мікроелемент відрізняється певною специфікою дії.

Залізо – потрібне рослині в більших кількостях, ніж інші мікроелементи, тому його інколи зараховують до макроелементів.

Джерелом заліза для рослин є його розчинні солі. Однак у лужному середовищі вони випадають в осад і стають недоступними для рослин. Гемінова форма заліза входить до складу цитохромів, каталази, пероксидази; негемінова – до складу ферредоксину, нітратредуктази, білка-FeS, тобто тих сполук, без яких неможливий фотосинтез, дихання, відновлення нітратів. Очевидно, у зв'язку з високою потребою заліза і його особливим значенням для рослин воно запасється у тканинах у вигляді феритину.

При нестачі заліза у рослин розвивається хлороз молодих листків, оскільки біосинтез хлорофілу відбувається з участю залізовмісного ферменту цитохромоксидази.

Цинк засвоюється рослинами тільки в рухливій, розчинній формі – в основному це сульфат цинку, кількість якого зростає при низьких значеннях рН ґрунту і спадає при дефіциті вологи. Тому на кислих дерново-підзолистих, сірих лісових і торф'яних ґрунтах рослини не відчувають нестачі цинку. Але в посушливі роки доступність його для рослин зменшується. Цинк засвоюється і листками при позакореновому підживленні (0,03 – 0,05 % розчин ZnSO_4).

Фізіологічна роль цинку різноманітна. Він входить до складу більш як 30-ти ферментів, дегідрогеназ ФГА, ЩОК, фосфатаз, карбоксилаз, а також карбоангідрази – ферменту, що здійснює зворотне розщеплення вугільної кислоти на воду й оксид вуглецю, який потрібний для темної фази фотосинтезу. Цинковмісні ферменти активують відновні процеси і тим самим створюють умови для інтенсивного біосинтезу білків і нуклеїнових кислот. Тому рослини, оброблені розчинами солей цинку, більш стійкі до посухи, високих температур та інших несприятливих факторів.

Важливою фізіологічною функцією цинку є його участь у синтезі гормону росту – ауксину. Тому не випадково він нагромаджується в молодих тканинах та зародку. При нестачі цинку пригнічується процес росту, у плодових дерев укорочується міжвузля, формуються розетки листків і дрібнопліддя; а в овочевих культур з'являється хлороз та плямистість листків.

Молібден засвоюється в формі аніону із легко рухливих солей – молібдатів натрію та амонію. Останній може використовуватися і для позакоренового підживлення (0,06-0,1 %-й розчин). Для рослин кислих ґрунтів молібден недоступний. Такі ґрунти треба вапнувати.

У тканинах молібден зв'язується з органічними речовинами. Він входить до складу нітратредуктази, яка відновлює нітратну форму азоту в амонійну. Остання безпосередньо витрачається на синтез амінокислот. Крім того, молібден пригнічує активність кислої фосфатази, що гідролізує фосфорні сполуки, і тим самим

підвищує вміст у рослині нуклеїнових кислот і органічних фосфатів (АТФ, фосфорних ефірів цукрів тощо). Молібден необхідний для білкового синтезу.

Потребу в Мо відчують не лише вищі рослини, але й малі організми. Особливо вільноживучі й симбіотичні мікроорганізми-азотфіксатори, у яких він входить до складу ферментного комплексу, що здійснює відновлення молекулярного азоту атмосфери в аміак.

Нестача Мо в рослині порушує розвиток листкового апарату. При цьому черешки й листки подовжуються і звужуються, втрачають тургор, в'януть, починаючи з країв. У окремих видів на поверхні листків, між жилками, з'являються жовто-зелені і блідо-оранжеві плями.

Марганець засвоюється рослинами з його розчинних солей у формі двовалентного окису. У випадку підвищеного вмісту кальцію в ґрунті, а також за тривалої сухої та спекотної погоди доступність його для рослин знижується. При позакореновому підживленні (0,06-0,1 %-й розчин KMnO_4) марганець засвоюється листками.

У тканинах марганець знаходиться у вигляді іонів різного ступеня окисненості (Mn^{2+} , Mn^{3+} , Mn^{4+}). Їхнє співвідношення залежно від характеру окисно-відновних процесів у клітині змінюється. Mn позитивно впливає на біосинтез хлорофілу, стабілізує його зв'язок із білками і тим самим підвищує стійкість до руйнування за несприятливих умов. Крім того, марганець бере участь у фотоокисленні води при фотосинтезі та у відновних реакціях циклу Кальвіна. Він активує декарбоксилази циклу Кребса і відновлення нітратів. При надлишку в рослині марганець стає антагоністом заліза і вбудовується замість нього у функціональні групи залізовмісних ферментів. Ознаки марганцевої нестачі мало типові, вони виражаються різними видами хлорозів. У плодових, крім хлорозів, відмирають і засихають верхівки гілок.

Мідь поглинається рослиною у вигляді катіонів із її розчинних солей, які утворюються неорганічними (сульфати, хлориди, нітрати) і органічними кислотами. Вона легко засвоюється і при обприскуванні листків розчинами цих солей (0,02-0,05 %-й розчин CuSO_4).

Мідь входить до складу фенолоксидази, аскорбінаоксидази, і, як вважають, цитохромоксидази, а також пластоціаніну (переносник e^- в ЕТЛ фотосинтезу). Таким чином, вона бере участь в окисно-відновних процесах при фотосинтезі та диханні. Крім того, мідь стабілізує зв'язок хлорофілу з білками хлоропластів і цим попереджає його розпад за несприятливих умов (засуха, зниження температури і т.д.).

Нестача міді особливо відчутна для рослин, які ростуть на висушених торф'яних ґрунтах. Його характерною особливістю у злаків є раптове побіління й засихання кінчиків листків („біла чума”) та ненаповненість колоса (пустоколосся). В овочевих та плодових культур мідне голодування викликає закручування, деформацію й зменшення розмірів листків, а також поступову зміну забарвлення від темного до світло-зеленого (при цьому жилки не змінюють свого кольору). У дерев листки стають хлоротичними, верхівкові бруньки відмирають, а на корі пагонів з'являються пухирці. Такі пагони згодом засихають. Якщо до ґрунту вносять солі міді, то хворі дерева нормально відростають.

Бор поглинається з ґрунту у формі аніонів борної кислоти (H_3BO_3), бури ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7 \times 10\text{H}_2\text{O}$) і борату магнію ($\text{MgB}_2\text{O}_4 \times 3\text{H}_2\text{O}$). Для позакореневого підживлення використовують 0, 03-0,05 %-й розчин борної кислоти.

Бор, на відміну від інших елементів, не входить до складу ферментів і не впливає на їх активність. Вважають, що в основі фізіологічної дії В лежить здатність утворювати з іншими органічними сполуками клітини (вуглеводи, органічні кислоти, коензими, феноли і т.д.) комплекси, що мають підвищену реакційну здатність. Цим і визначається позитивний вплив бору на обмін білків, нуклеїнових кислот, вуглеводів і ауксину. Крім того, цукри в комплексі з В легше переходять через мембранні бар'єри, що суттєво прискорює їх рух по судинній системі. Одночасно В підвищує водоутримувальну здатність колоїдів цитоплазми і, таким чином, зумовлює стійкість рослин до посухи.

Коли бору замало, то в першу чергу потерпають меристематичні тканини і репродуктивні органи. У зв'язку з цим при борному дефіциті знижується кількість квітів і зав'язей, спостерігається недостатній розвиток і його різні порушення у плодів, насіння. Д.Школьник та М.Власюк (1974-1976 рр.) пояснюють це формуванням неповноцінного пилку, в результаті чого порушуються процеси запліднення й утворення зав'язей. У коренеплодових культур борна недостатність викликає побуріння і суху гниль серцевини коренеплодів, а у столового буряка – чорну плямистість.

Від нестачі бору найбільше потерпають дводольні рослини. При цьому метаболізм вуглеводів у них зсувається в напрямку утворення фенольних сполук, зокрема, інгібіторів росту, які пригнічують синтез білка, поділ клітин і ріст органів.

Кобальт рослина поглинає з його розчинних солей, а також із піритних недопалків (відходи металургійної промисловості, які вносяться до ґрунту). Добрий ефект дає внесення кобальту до вапнованих дерново-підзолистих і торф'яних ґрунтів.

У рослині кобальт входить до складу органічних сполук, наприклад, вітаміну B_{12} , а також міститься в іонній формі. У зв'язаній формі він позитивно впливає на синтез хлорофілу й міцність пігмент-білкового комплексу, а в іонній – активізує роботу багатьох ферментів і тим самим прискорює ріст і розвиток рослин, підвищує в них вміст сухої речовини.

Високу потребу в кобальті мають бобові рослини, які живуть у симбіозі з азотфіксуючими бактеріями. Со подвійно впливає на процес симбіотичної азотфіксації. З одного боку, він у складі вітаміну B_{12} бере участь в утворенні рожевого пігменту – леоглобіну, необхідного для зв'язування вільного кисню при азотфіксації, а з другого – активує ферменти, які відновлюють молекулярний азот до аміаку. Тому за нестачі Со (особливо, коли у ґрунті відсутні доступні форми азоту) у бобових рослин припиняється ріст і нагромадження біомаси. У більшості ж інших рослин потреба в Со в декілька разів менша, ніж потреба в інших мікроелементах, і, зазвичай, якихось ознак нестачі Со у них не спостерігається.

У цілому практично ні один фізіологічний процес в організмі рослин не може відбуватися без участі тих чи інших мікроелементів. Нестача їх у ґрунті, у воді,

і, отже, у живих організмах зумовлює так звані хвороби недостатності, які супроводжуються порушеннями життєвих функцій, різними потворностями та аномаліями розвитку, а деколи спричиняють і відмирання рослин.

• **ЗНАЧЕННЯ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ В МІНЕРАЛЬНОМУ ЖИВЛЕННІ**

Поглинання речовин коренем

Поглинання речовин із ґрунту – одна з головних функцій кореня. Як відомо, корінь, сильно розгалужуючись, розвиває просторову сітку, яка має велику поверхню. Але його сумарна площа ще не дає повного уявлення про **поглинальну здатність**. Її показником слугує інтенсивність вбирання речовин окремими зонами кореневої системи.

Найбільшою поглинальною здатністю володіє зона кореневих волосків. Значна частина захоплених нею іонів передається до судин ксилеми і поступає до інших органів. Аналогічно функціонує і зона розгалуження, та речовин вбирає вона значно менше. Зони ж поділу та розтягування поглинають невелику кількість мінеральних сполук, що не виходять за межі цих зон і використовуються для їхніх потреб.

Поглиналина здатність стрижневих коренів (у дводольних) та додаткових коренів вузла кушіння (у злаків) суттєво вища, ніж відповідно у бокових коренів та в первинних корінців. Тому важливо знати характер розміщення в ґрунті кореневих систем та місцезнаходження зон найбільш активного вбирання. Це дозволяє раціонально використовувати добрива та ефективно проводити підживлення і полив рослин.

Поглиналина здатність коренів залежить як від ступеня їх розвитку, так і від форми елементів живлення, які можуть бути у вигляді мінеральних солей чи органічних сполук. Мінеральні солі ґрунту є або іонами, що входять до складу ґрунтового розчину чи вбирного комплексу, або важкорозчинними мінералами.

Найбільш доступні рослині іони. Інтенсивність поглинання їх залежить від актуальної кислотності (рН) ґрунтового розчину, його буферної ємності, концентрації іонів та їх зрівноваженості (ступінь збалансованості різновалентних іонів).

Актуальна кислотність ґрунту впливає на розчинність солей і на їх доступність для рослини. У випадку зміни рН ґрунтового розчину в сильно-кислу чи сильно-лужну сторону здатність рослин засвоювати певні елементи різко знижується. Так, при зростанні лужної реакції ґрунтового розчину легкодоступний одновалентний іон H_2PO_4^- переходить у менш доступні дво- і тривалентні форми. В той же час у кислому середовищі сильно зростає розчинність солей заліза, в результаті чого вони стають токсичними для рослин.

Від актуальної кислотності ґрунтового розчину залежить і здатність клітинних стінок кореневих волосків адсорбувати чи десорбувати певні іони. У зв'язку з цим для кожного виду рослин властивий певний діапазон рН, при якому вони краще за все поглинають елементи. Наприклад, люпин, жито та ячмінь краще ростуть при

pH 4,0-7,0; овес, картопля – 4,0-8,0; горох і пшениця – 5,0-8,0; буряк і люцерна – при pH 6,0-8,0.

Разом з тим *рослини самі активно впливають на pH ґрунтового розчину*, оскільки виділяють речовини кислої та лужної природи, поглинають аніони і катіони, а також вибірково захоплюють їх із тих чи інших солей. Якщо переважно вбирається катіон, то солі підкислюють ґрунт. У таких випадках вони називаються *фізіологічно-кислими* солями. При переважачому поглинанні аніонів солі підлужнюють ґрунт і називаються відповідно *фізіологічно-лужними*. Ще є *фізіологічно-нейтральні* солі.

Вибіркове поглинання іонів із солей визначається видовою потребою рослин у них. Наприклад, пшениця із хлориду калію поглинає з однаковою активністю і катіон і аніон; а картопля – переважно катіон. Тому pH ґрунту при внесенні цієї солі під злаки не змінюється, а під картоплю – знижується. Таким чином, при внесенні до ґрунту тієї чи іншої солі його pH змінюється, що суттєво впливає на доступність для рослини інших солей.

Однак ґрунт здатний протидіяти різкій зміні значень pH, тобто володіє певною *буферністю*. Це зумовлюється наявністю в ньому одночасно кислих і лужних солей (наприклад, KH_2PO_4 і K_2HPO_4), кислотні залишки яких дисоціюють або асоціюють і тим самим перешкоджають зсуву pH у той чи інший бік. Завдяки буферності ґрунтового розчину зсуви його pH, що виникають у результаті виділень мікроорганізмів, коренів, та внесення добрив, звичайно, вирівнюються. Однак буферна ємність ґрунту не безмежна, і якщо в нього вноситься забагато фізіологічно кислих чи лужних солей, то його pH накінець зміщується настільки, що багато елементів живлення стають недоступними.

Надходження іонів у корінь залежить також від їх концентрації. При помірній концентрації солей іони поглинаються вибірково. Коли ж концентрація сильно зростає, іони починають безконтрольно поступати до коренів у необмеженій кількості, не встигають зв'язуватися у тканинах і виявляють токсичну дію на клітини. Крім того, висока концентрація речовин у ґрунтовому розчині може спричинити зворотний відтік води із клітин кореневих волосків до ґрунту, що супроводжується в'яненням і відмиранням рослини. Це необхідно завжди мати на увазі при внесенні мінеральних речовин до ґрунту.

Метаболічна роль кореня

Корінь неможливо розглядати тільки як з'єднувальну ланку між ґрунтовим середовищем та надземною частиною. Багато сполук, які поступають із ґрунту, активно залучаються до найрізноманітніших речовин і лише після цього транспортуються до наземних органів, де беруть участь у різних процесах життєдіяльності. *Тому виділяють ще одну фізіологічно важливу функцію кореня – метаболічну.*

Сучасні уявлення про метаболічну діяльність кореня сформувалися в 20 – 70-х роках на основі досліджень Д.А.Сабініна і А.Л.Курсанова. Згідно з цими уявленнями, іони, поглинуті коренем, активно ним перетворюються в речовини основного та вторинного обміну і є необхідними для нормальної життєдіяльності рослини.

Зокрема, зразу ж після надходження до кореня іонів азоту у вигляді NO_3^- 50-70% з них залучається до синтезу амінокислот та амідів. Фосфор (у формі PO_4^{3-}) уже в перші секунди виявляється в складі АТФ, а через 5-10 хв. – у фосфорних ефірах тріоз і гексоз. Деяка частина перетворених речовин залишається, як відомо, у корені і бере участь у диханні, синтезі білків і різних специфічних речовин вторинного обміну (алкалоїди, фітогормони, каучук і т.д.).

Цікаві досліді, що визначають роль кореня в синтезі алкалоїдів, були проведені науковцями у 40-х роках минулого століття. Після прищеплення пагонів пасльону на кореневу систему тютюну, який утворює нікотин, цей алкалоїд виявили у листках прищепи (пасльону). Коли ж тютюн прищеплювали на кореневу систему беладони, то в листках прищепи з'явився не нікотин, а атропін.

Корені являються місцем синтезу таких рослинних гормонів, як цитокінін, абсцизова кислота, без яких не можуть рости і розвиватися надземні частини рослин. Так, рослини без коренів не розвиваються навіть на повному поживному середовищі. Це свідчить про те, що корені забезпечують надземні частини рослини пластичними, біологічно активними та іншими життєво важливими речовинами. Хімічний склад їх, як виявилось, визначається не тільки видовими, але й сортовими особливостями рослин. Ось чому коренева система підщепи впливає на хімічний склад листків та плодів прищепи, на активність її ферментів, стійкість до низьких температур, хвороб тощо.

У свою чергу корені з надземної частини отримують різні сполуки, перш за все асиміляти і гормони. Їх кількісний та якісний склад також специфічний.

• АЗОТНЕ ЖИВЛЕННЯ

Надходження азоту в рослини і його перетворення

Молекулярний азот (N_2) складає близько 80% атмосферного повітря. Однак у такому вигляді він недоступний для вищих рослин. Вони можуть засвоювати лише його окисли, або аміак, яких дуже мало в атмосфері. Тому основним джерелом азоту для рослин служать його мінеральні сполуки з ґрунту. Рослини мають здатність до автотрофного засвоєння не лише вуглецю, але й азоту.

Автотрофна асиміляція азоту

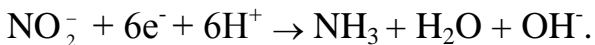
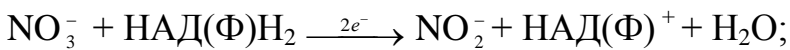
Азот знаходиться в ґрунті у вигляді різних сполук. Значна їх частина входить до складу **гумусу** (продукт неповного розкладу органічних залишків), який засвоюється рослиною лише після мінералізації ґрунтовою мікрофлорою на більш доступні сполуки, перш за все – на **аміак**. У газоподібній формі аміак легко засвоюється рослинами, але в такому вигляді його у ґрунті мало. Звичайно аміак розчиняється в ґрунтовій воді і, вступаючи у взаємодію з різними кислотами, дає **амонійні солі** або окиснюється бактеріями-нітрифікаторами і перетворюється в **азотисту** і **азотну кислоти**, які утворюють із катіонами **нітрити** й **нітрати**. Амонійні солі та нітрати – водорозчинні і є головною формою ґрунтового азоту, доступного рослинам.

Рослини для свого розвитку потребують значної кількості азоту.

Амонійний азот поступає до коренів **рослини** у відновленій формі і тому зразу ж бере участь в утворенні **амінокислот** та **білків**.

У нітратах азот знаходиться в окисненому стані. Тому, перш ніж залучитися до обміну речовин, він повинен відновитися до аміаку.

Перетворення нітратів у аміак у клітинах кореня називається їх хімічним відновленням. Це відбувається в результаті двох послідовних реакцій, що відбуваються з участю *нітрат-* і *нітритредуктаз*, які містять молібден і залізо. Спочатку нітрати відновлюються нітратредуктазою в нітрити, які згодом відновлюються нітритредуктазою до аміаку:



Необхідною умовою протікання даних реакцій є наявність відновника (донора електронів) і енергії. Джерелом e^- служить НАДН, а енергії – АТФ, які утворюються в процесі дихання кореня. Для активного відновлення нітратів у корені завжди повинен бути резерв вуглеводів, що використовується як субстрат дихання й джерело кетокислот, здатних зв'язувати аміак. У протилежному випадку аміак скупчується й гальмує реакцію відновлення нітратів.

За відсутності хоча б однієї з цих умов або при надходженні до коренів великої кількості нітратів, вони тут не метаболізуються, а піднімаються з транспіраційним потоком по стеблах до листків і там відновлюються до аміаку з участю НАДФН₂ і АТФ, які утворюються в результаті фотосинтезу. Тому даний процес називається фотохімічним відновленням нітратів.

Аміак, який синтезується в результаті відновлення нітратів, шляхом прямого амінування приєднується до первинних кетокислот (ПВК, ЩОК, α -КГК) і дає відповідні **первинні амінокислоти** (аланін, аспарагінову та глютамінову кислоти). Ці реакції відновного амінування каталізуються специфічними *дегідрогеназами* (аланін-, аспартат-, глютаматдегідрогенази) і протікають з участю НАД(Ф)Н₂.

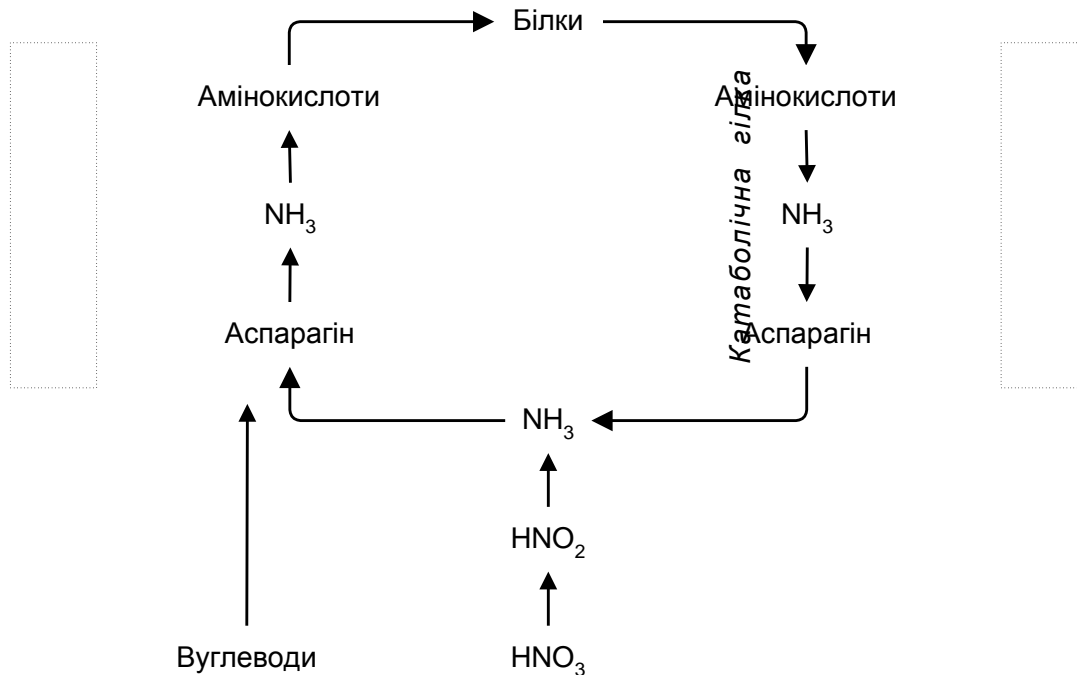
Первинні амінокислоти в результаті перебудови їх вуглеводневих скелетів перетворюються на інші амінокислоти і разом із ними використовуються у синтезі **первинного білка**. Весь цей процес являє собою анаболічну гілку азотного обміну. Більшість амінокислот використовується для синтезу необхідних для клітини білків, а вже непотрібні поліпептиди розпадаються до амінокислот. Вони можуть повторно використовуватися на синтез білків чи брати участь у реакціях переамінування, а можуть дезамінуватися з утворенням кетокислот і аміаку. Цей процес являє собою катаболічну гілку азотного обміну у рослині.

Аміак, який надійшов до рослини чи утворився при біохімічних перетвореннях – токсичний для організму. Але він не виводиться у зовнішнє середовище, як у тварин, а зв'язується *аспарагіною чи глютаміною кислотами з утворенням відповідних амідів – аспарагіну й глютаміну*. Даний процес відбувається з участю *синтетаз* і вимагає енергії.

Аміди являють собою своєрідне депо азоту, де дефіцитний для рослини аміак резервується і знешкоджується. *Аміногрупи первинних амінокислот і їх амідів за допомогою аміотрансфераз зв'язуються з різними кетокислотами. У результаті утворюються вторинні амінокислоти. Ферментативне перенесення аміногруп з амінокислот і амідів на кетокислоти без проміжного утворення аміаку*

отримав назву **переамінування**. В реакціях переамінування зв'язуються анаболічна та катаболічна гілки азотного обміну, початковою і кінцевою ланкою якого є аміак.

Крім автотрофної асиміляції N, існує **гетеротрофна**, коли деякі види рослин пристосувалися задовольняти свої потреби в азоті шляхом засвоєння азотовмісних сполук інших організмів. Це – рослини-паразити, напівпаразити, сапрофіти (поглинають гниючі органічні залишки), комахоїдні рослини.



Перетворення азотистих речовин у рослині

Фіксація молекулярного азоту

Молекулярний азот можуть зв'язувати тільки деякі бактерії. Вони відновлюють його в доступну для інших організмів аміачну форму. Тому їх називають азотфіксаторами. Розрізняють вільноживучі та симбіотичні азотфіксувальні бактерії.

Вільноживучі азотфіксатори заселяють водойми та ґрунти і становлять велику групу мікроорганізмів різних видів. До них належать бактерії родів *Clostridium* і *Azotobacter*, фотосинтезуючі бактерії та мікобактерії, актиноміцети, синьо-зелені водорості (або ціанобактерії) та лишайники.

Усі вони за певних екологічних умов збагачують ґрунт зв'язаними формами азоту. Так, основним постачальником його на рисових полях і у водах Світового океану є синьо-зелені водорості. Первинний ґрунт збагачується азотом у результаті діяльності лишайників. На підзолистих і торф'яних ґрунтах головним азотонакопичувачем служать мікобактерії, оскільки діяльність інших азотфіксаторів тут пригнічується високою кислотністю.

Механізм біологічної фіксації поки що повністю не розкритий. Встановлено, що цей процес здійснюється за допомогою **нітрогенази** – особливого ферментного комплексу, який містить дві білкові фракції. Одна з них складається з азоферредоксину, що містить негемінне залізо (4FeS), друга – із

молібденофередоксину, до якої, крім негемінного заліза у вигляді кластерів FeS, входять два атоми Мо.

Джерелом необхідного для даного процесу відновника молекулярного азоту служить відновлений фередоксин (постачає e^-), а джерелом енергії – АТФ, яка утворюється при бродінні (в анаеробних азотфіксаторів), або диханні (в аеробних). Активатором даної реакції є іони Mg^{2+} .

У загальних рисах процес зв'язування молекулярного азоту відбувається так. Спочатку азофередоксин з участю АТФ і електронів змінює конфігурацію і відновлюється, а потім передає електрони на молібденофередоксин, який уже безпосередньо взаємодіє з молекулярним азотом і відновлює його до аміаку. *Продуктивність зв'язування молекулярного азоту вільноживучими азотфіксаторами становить декілька десятків кілограмів азоту на гектар.*

Азотфіксатори-симбіотики являють собою численну групу так званих бульбочкових бактерій (рід *Rhizobium*), що розвиваються на коренях бобових, а також багатьох деревних та кущових (чагарникових) порід. До групи симбіотичних азотфіксаторів також належать деякі актиноміцети і ціанобактерії. У вільному стані вони не фіксують азот; цю властивість отримують, лише вступивши у симбіоз із вищими рослинами. В даний час відомо близько 190 видів дерев та кущів різних родин, із якими зазначені мікроорганізми вступають у симбіотичні відносини. Вони проникають до клітин кореня через кореневі волоски за допомогою особливого слизистого тяжу, який полегшує просування до глибших шарів тканин.

Очевидно, ці бактерії виділяють якісь речовини типу гормонів, які стимулюють поділ клітин кореня й утворення потовщень (бульбочок). У клітинах бульбочок бактерії змінюються фізіологічно й морфологічно, отримують додаткову мембрану і перетворюються в так звані бактероїди.

1967 року Бергерсен із допомогою ізотопу азоту ^{15}N встановив, що азотфіксацію здійснюють власне клітини бактероїдів. Важливу роль у процесі зв'язування азоту відіграють клітини корневих волосків. Вони містять рожевий пігмент леоглобін, який, подібно до гемоглобіну, зв'язує кисень і постачає ним бактероїди, що залягають у глибині бульбочок.

Механізм біологічної фіксації молекулярного азоту бактеріями-симбіотиками принципово не відрізняється від механізму зв'язування азоту вільноживучими азотфіксаторами. Цей процес здійснюється аналогічним ферментним комплексом і вимагає затрати великої кількості енергії.

Бульбочкові бактерії мають багато рас, кожна з яких живе на коренях тільки одного чи декількох видів рослин. *Від характеру раси залежить продуктивність азотфіксації. Найбільш активними азотонакопичувачами є симбіонти люцерни (дають приблизно 500-600 кг зв'язаного азоту на 1 га за рік), конюшини (300 кг/га), люпину (160 кг/га). Менш ефективні симбіонти гороху, квасолі, бобів (50-60 кг/га). Бульбочкові бактерії деревних порід зв'язують близько 100 кг азоту на 1 га за рік. У цілому продуктивність азотфіксації бульбочкових бактерій набагато вища, ніж у вільноживучих азотфіксаторів.* Це пояснюють тим, що в результаті симбіозу з вищими рослинами бульбочкові бактерії краще забезпечуються субстратами дихання та іншими необхідними метаболітами.

Продуктивність азотфіксації залежить від характеру взаємовідносин між партнерами по симбіозу та від активності штаму. Ефективні штами на перших стадіях проникнення й утворення бульбочок виявляють щодо вищої рослини явний паразитизм. Вони використовують її метаболіти, не фіксуючи азот. У

рослин з'являються ознаки пригнічення життєдіяльності. Однак із розростанням бульбочок і формуванням бактероїдів виникає та збільшується азотфіксувальна здатність бактерій і взаємовідносини партнерів набувають взаємовигідного характеру. До моменту цвітіння однолітніх бобових постачання бульбочок поживними речовинами знижується, бактероїди та клітини бульбочок лізують і фіксація атмосферного азоту припиняється.

Бульбочки багаторічних трав фіксують азот протягом декількох років, але до кінця кожного періоду вегетації частина їхніх клітин із бактероїдами деградує, тому інтенсивність азотфіксації також знижується.

При інфікуванні рослин неефективним штамом у бульбочках утворюється дуже мало легогемоглобіну і продуктивність азотфіксації практично дорівнює нулю. В таких випадках бактерії лише пригнічують ріст і розвиток вищої рослини. Тому в сільськогосподарській практиці насіння бобових культур спеціально інфікують бактеріальним препаратом нітрагіном, який містить високоефективний штам бульбочкових бактерій.

Біологічна фіксація молекулярного азоту відіграє в житті екосистеми виключно важливу роль. Велике значення азотфіксаторів у природних біогеоценозах, де різноманітні втрати азоту (вимивання солей, денітрифікація і т.д.) поповнюються головним чином за рахунок їхньої діяльності і лише частково – у результаті розкладу тваринних і рослинних рештків.

В агробіоценозах утрати азоту ще більші, оскільки тут значна його частина забирається разом із врожаєм. Наприклад, при врожаї картоплі 250-300 ц/га із ґрунту виноситься приблизно 200 кг азоту. Тому бобові є важливою складовою частиною будь-якої сівозміни. Однак значну частину втрат азоту доводиться поповнювати шляхом внесення органічних і мінеральних добрив.

• ДОБРИВА

Фізіологічні основи застосування добрив

У природних біоценозах увібрані з ґрунту сполуки частково повертаються з опалими листками, гілками, хвоєю. *При збиранні врожаю сільськогосподарських рослин поглинені речовини з ґрунту видаляються. Величина вивезення мінеральних елементів залежить від виду рослини і від врожайності, а в однієї і тієї ж культури – ще й від ґрунтово-кліматичних умов.* Овочеві культури, картопля, багаторічні трави використовують більше елементів живлення, ніж зернові. Наприклад, вивезення кальцію на одну тону продукції становить в зернових 10 кг, картоплі, кормового і цукрового буряка – 30-40, а у капусти – 60 кг.

Для запобігання виснаження ґрунту й одержання високих врожаїв сільськогосподарських культур необхідне внесення добрив.

Система добрив — це програма застосування добрив у сівозміні з урахуванням рослин-попередників, родючості ґрунту, кліматичних умов, біологічних особливостей рослин і сортів, складу і властивостей добрив. Система добрив створюється з урахуванням кругообігу речовин і їхнього балансу в землеробстві. Баланс поживних речовин враховує їхнє надходження до ґрунту (в тому числі і добрив), сумарну витрату на формування врожаїв і непродуктивні втрати з ґрунту. Необхідна умова функціонування системи добрив – запобігання забруднення навколишнього середовища внесеними в ґрунт хімічними сполуками.

Визначити мінеральний склад ґрунту і рослини допомагають хімічні методи. Вони дають загальне уявлення про кількість мінеральних сполук, що є в ґрунті і поглинаються рослинами. Доступність для рослин необхідних елементів та інші завдання вирішуються експериментально із застосуванням вегетаційного і польового методів.

В умовах вегетаційного методу рослини вирощують на водних розчинах досліджуваних мінеральних солей (водні культури) або солі вносять у пісок (піщані культури) або в ґрунти різного складу (ґрунтові культури). Умови освітленості, температуру повітря і температуру в зоні коренів, вологість та інші параметри регулюють у заданому автоматичному режимі. Для вивчення механізмів поглинання, перетворення і транспорту в рослині мінеральних елементів в умовах вегетаційного дослідження широко застосовують радіоактивні ізотопи фосфору (^{32}P), калію (^{86}Rb)¹ сірки (^{35}S), $^{14}\text{CO}_2$, важкий азот (^{15}N) та ін. Оскільки вегетаційні дослідження проводять в умовах невеликого обсягу розчину або субстрату (до 10 кг) з обмеженою кількістю рослин, їхні результати перевіряють у польових умовах (польовий метод), після чого вони можуть бути основою рекомендацій для використання в практиці сільського господарства.

Одночасно удосконалюються методи листової діагностики потреб рослин в елементах живлення за експрес-аналізами клітинного соку листків і методами хімічного аналізу елементів у ґрунтах.

Класифікація добрив

Добрива поділяють на **мінеральні й органічні**; **промислові** (азотні, калійні, фосфорні, мікродобрива) і **місцеві** (гній, торф, зола); **прості** (містять один елемент живлення - азотні, калійні, борні, молібденові, марганцеві) і **комплексні** (містять два або більше поживних елементів). Серед комплексних добрив виділяють складні і комбіновані. Складні добрива в складі однієї хімічної сполуки містять два або три поживні елементи, наприклад калійна селітра — KNO_3 , амофос — $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ та ін. Одна гранула комбінованих добрив містить два або три основні елементи живлення у вигляді різних хімічних сполук (наприклад, нітрофос, нітроамофоска та ін.).

Азотні добрива. Єдиним природним джерелом нагромадження запасів азоту в ґрунті є його фіксація з атмосфери мікроорганізмами. Азот, винесений із врожаєм, частково повертається до ґрунту з гноєм. Велике значення має застосування азотних добрив, що дають найбільші прирости врожаю.

Азотні добрива поділяються на чотири групи:

Нітратні добрива (селітри) містять азот у нітратній формі — NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. Фізіологічно лужні добрива, ефективні на кислих ґрунтах.

Амонійні й аміачні добрива — сульфат амонію $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, рідкий безводний аміак (містить 82,2% азоту), аміачна вода (водний 25%-вий розчин аміаку — NH_4OH). Ефективні на нейтральних і слаболужних ґрунтах через фізіологічну кислотність. На кислих ґрунтах одночасно потрібне вапнування.

Амонійно-нітратне добриво. Основне азотне добриво — аміачна селітра NH_4NO_3 — містить 34 % азоту, добриво фізіологічно кисле, але підкислює ґрунт слабше,

¹ Рубідій використовують як елемент із близькими до калію властивостями.

ніж $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. На кислих ґрунтах переваги має вапняна аміачна селітра $(\text{NH}_4\text{NO}_3 + \text{CaCO}_3)$.

Сечовина (карбамід) $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ — містить близько 46 % азоту, дещо підлужнює ґрунт при місцевому внесенні.

Для зниження втрат азоту сечовини й аміачних добрив до них додають інгібітори нітрифікації.

Фосфорні добрива. За вегетаційний період рослини поглинають із ґрунту в середньому 60 кг P_2O_5 з 1 га. Велика його частина до ґрунту не повертається. Запаси доступного для рослин фосфору відновлюються внесенням добрив. Потреба у фосфорних добривах зростає при доброму забезпеченні рослин азотом. *Фосфорні добрива поділяють на три групи в залежності від розчинності у воді.*

- Водорозчинні – простий суперфосфат $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ і подвійний суперфосфат $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \times \text{H}_2\text{O}$ з невеликою кількістю вільної фосфорної кислоти. Фосфор суперфосфатів слабо рухливий у ґрунті і концентрується в місці внесення. Тому бажане більш глибоке внесення добрива. Ефект добрива виявляється протягом 2—3 років.

- Добрива, фосфор яких нерозчинний у воді, але розчинний у слабких кислотах, – преципітат, томасшлак та ін. Фосфор знаходиться в них у доступній для рослини формі.

- Добрива, нерозчинні у воді і погано розчинні в слабких кислотах, – фосфоритне борошно, кістяне борошно.

Калійні добрива. Рослини поглинають калію більше, ніж інші зольні елементи. Показником рівня забезпеченості ґрунту калієм служить вміст у ньому обмінного калію.

Основним калійним добривом є хлористий калій (KCl). Він застосовується на всіх ґрунтах і під усі культури. Багато калію в гної. Сульфат калію (K_2SO_4) особливо важливий для культур, чутливих до хлору (картопля, льон, цитрусові). Калімагнезія $\text{K}_2\text{SO}_4 \times \text{MgSO}_4 \times 6\text{H}_2\text{O}$ — застосовується на бідних калієм і магнієм піщаних та супіщаних ґрунтах.

Калійні добрива — фізіологічно кислі, але кислотність їх виявляється при тривалому застосуванні без вапнування; на чорноземах і сіроземах вплив калійних добрив на pH ґрунту не спостерігається. Калійні добрива дають значні збільшення врожаю при достатньому постачанні рослин азотом і фосфором. Калій, так само як і фосфор, слабо мігрує в орному шарі ґрунту, тому його варто вносити на глибину, що відповідає розташуванню кореневої системи.

До **складних добрив** належить амофос — $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ з невеликою добавкою $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$. Повільно діючим складним добривом є магній-амоній-фосфат - $\text{MgNH}_4\text{PO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$.

До **комбінованих добрив** належать:

Нітрофоси і нітрофоски — подвійні і потрійні добрива. Азот, фосфор і калій знаходяться в них у розчинних сполуках (NH_4NO_3 , NH_4Cl , KNO_3 , KCl). а фосфор - у вигляді дикальційфосфату і фосфату амонію.

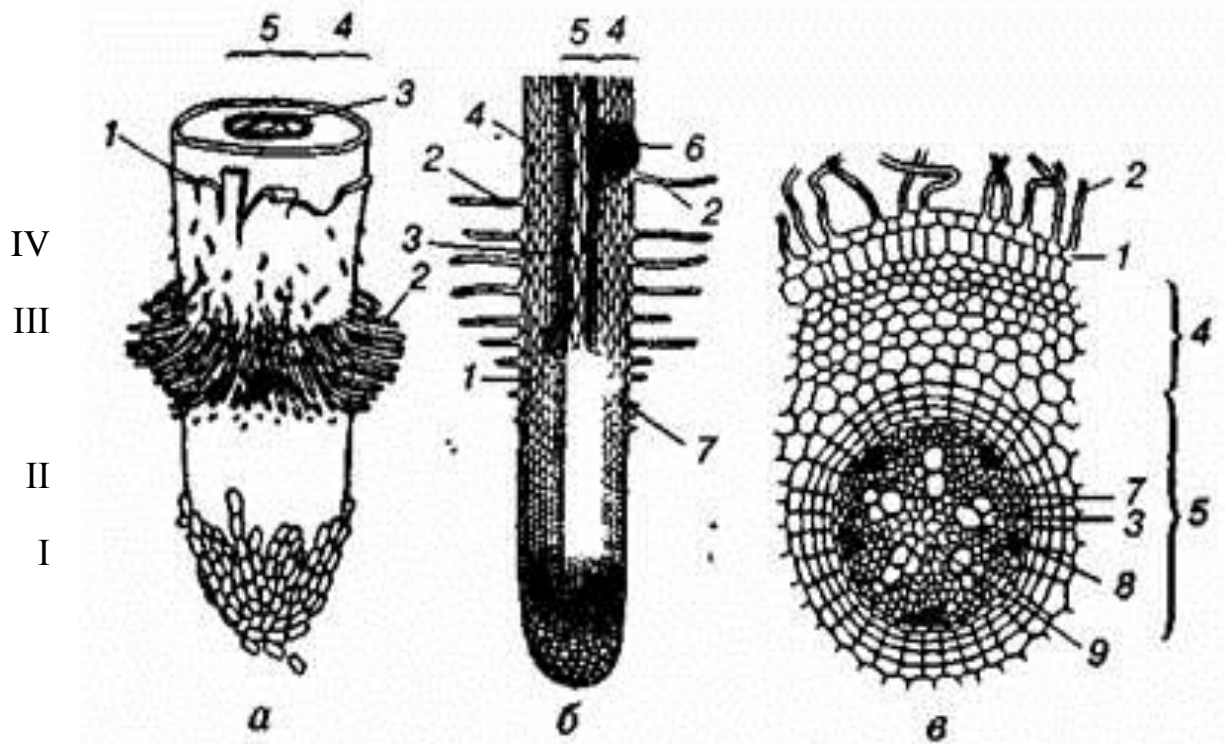
Нітроамофоси і нітроамофоски — містять більше мінеральних речовин, ніж нітрофоси, і усі компоненти (азот, фосфор, калій) знаходяться в легкорозчинній формі.

Органічні добрива — гній, торф, пташиний послід, зелені добрива — корисні при спільному внесенні з мінеральними добривами як важливі додаткові джерела основних мінеральних елементів, органічних речовин, а також покращують структуру ґрунту і його біологічну ефективність.

Мікродобрива. Нестача окремих мікроелементів може послужити одним із лімітуючих факторів збільшення врожаїв сільськогосподарських культур, незважаючи на застосування азотних, фосфорних і калійних добрив. Зазвичай рослини відчувають нестачу у міді на торфовищах, у молібдені — на кислих ґрунтах (дерново-підзолистих і сірих лісових), у борі та молібдені — на червоноземах, у марганці, залізі та цинку — на карбонатних і супіщаних ґрунтах. Тому внесення мікродобрив забезпечує значне підвищення ефективності добрив, що містять основні елементи живлення рослин. Для цієї мети здебільшого застосовують комплексні добрива, що містять два, три і більше основних елементів живлення і мікроелементи. Застосування мікродобрив важливе також для кращого використання рослинами основних поживних речовин. Так, марганець сприяє більшій рухливості фосфору в ґрунті, а кобальт підсилює надходження до рослин азоту. Підвищення рівня азотного живлення збільшує надходження не тільки фосфору, калію і магнію, але й міді, заліза, цинку, марганцю.

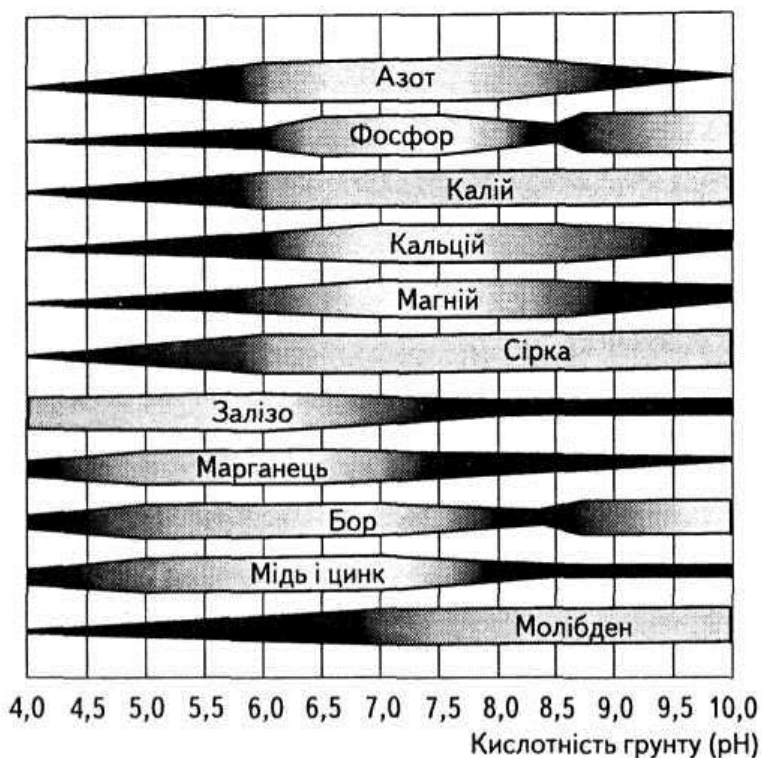
Бактеріальні добрива. Бактеріальні добрива — це препарати бактерій, які збільшують кількість доступних для рослин мінеральних елементів ґрунту. Ці добрива покликані підтримати біологічну активність ґрунтів. Для цієї мети використовують :

1. Препарати бактерій, що розкладають органічні сполуки фосфору в ґрунті, — *фосфобактерин*.
2. Препарат азотобактера — *азотоген*, або *азотобактерин*, що збагачує ґрунт вільними азотфіксаторами.
3. Препарат *нітрагін*, що містить бульбочкові бактерії, які сприяють утворенню бульбочок на коренях бобових, підсилюють фіксацію неорганічного азоту.
4. Препарати силікатних бактерій, що зумовлюють руйнування ґрунтових калійних силікатів і покращують калійне живлення рослин.



Мал. 1. Зони кореня і його первинна будова:

а — загальний вигляд; б — поздовжній розріз; в — поперечний розріз у зоні корневих волосків: I — зона росту з корневим чохлаком; II — зона розтягування і початку диференціації клітин; III — всисна зона; IV — провідна зона; 1 — волосконосний шар (епіблема, ризодерма); 2 — кореневі волоски; 3 — ксилема; 4 — кора кореня; 5 — центральний циліндр; 6 — початок росту бічного кореня; 7 — перицикл; 8 — флоема; 9 — серцевина



Мал. 2. Вплив рН на доступність мінеральних елементів для рослин

Ширина горизонтальних смуг показує розчинність сполуки, що пов'язано з її доступністю для рослини при поглинанні в іонній формі.



Мал. 3. Хвороби голодування буряків.

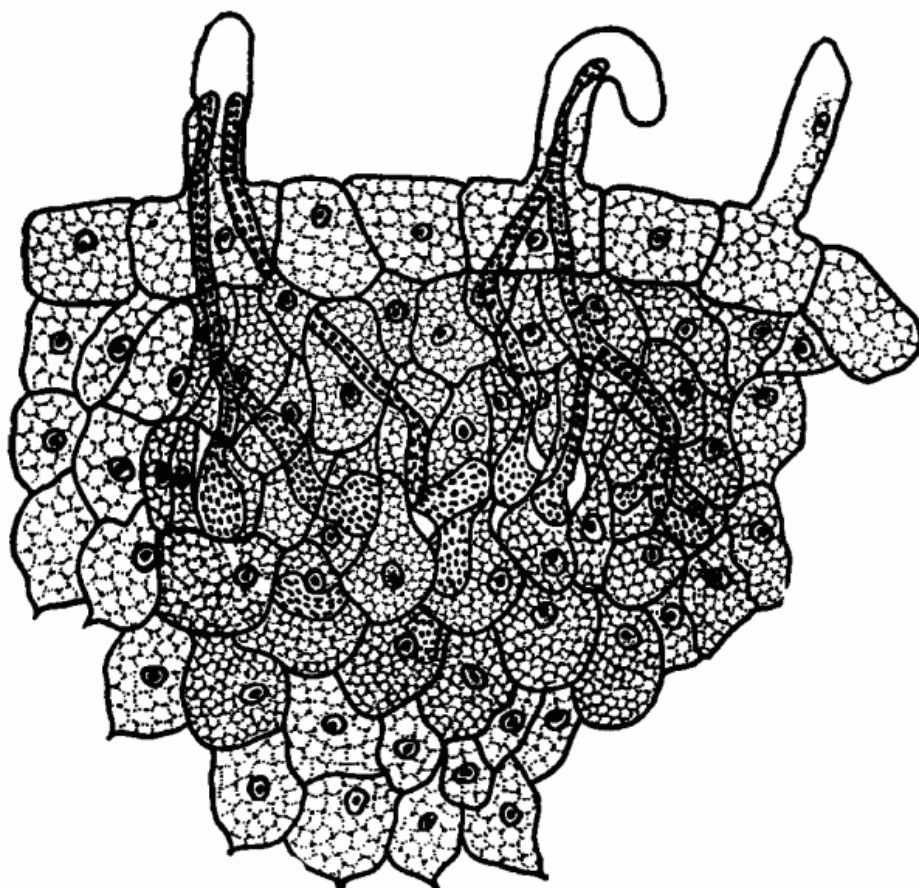
Голодування азотне, або хлороз (1), проявляється в пожовтінні листків. Вони стають блідно-зеленими, хлоротичними, швидко відмирають.

Голодування фосфорне, або буруватість листків (2). Листки при цьому стають темно-зеленими з металевим блиском, а на старших з'являються бурі плями, утворюючи так званий некроз міжжилкових тканин.

Голодування калійне (3) проявляється при внесенні в ґрунт недостатньої кількості калійних добрив. Характерною ознакою хвороби є відмирання тканин листків, по краях вони стають хвилястими, тонкими і ніжними. Через деякий час на них з'являються сухі темно-бурі плями, які, зливаючись, утворюють буру кайму.

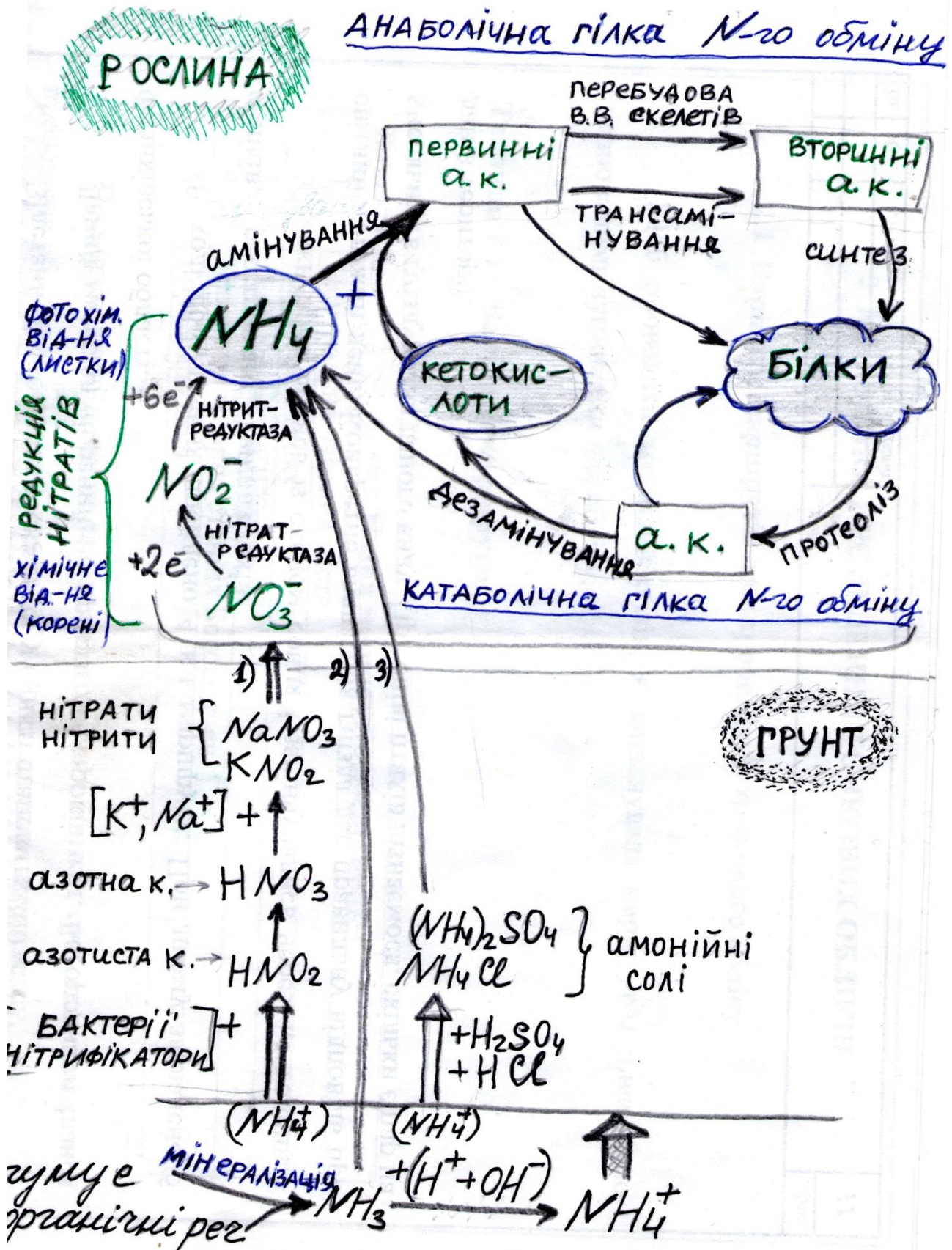
Нестача магнію (4). Нестача марганцю (5). Нестача заліза (6).

Мал. 4. Бульбочки з азотфіксуючими бактеріями на коренях рослини



Мал. 5. Схема виникнення інфекційних ниток.

У прямому кореновому волоску видно дві інфекційні нитки, у викривленому – одна галузиста



Мал. 6. Автотрофна асиміляція азоту

ДАЛЬНІЙ ТРАНСПОРТ РЕЧОВИН У РОСЛИН

Дальній транспорт – це переміщення речовин між органами у цілій рослині.

Ближній транспорт – це переміщення іонів, метаболітів і води між клітинами й тканинами (на відміну від мембранного транспорту в кожній клітині).

Транспортування речовин у рослині може здійснюватися по будь-яких тканинах і по спеціалізованих пучках.

Рух води з розчиненими речовинами може відбуватись:

- а) по провідних пучках;
- б) по клітинних стінках (апопласту);
- в) по цитоплазмі клітин із плазмодесмами (симпласту);
- г) можливо, по ЕПР з участю плазмодесм.

Рух розчинених речовин з участю провідних пучків здійснюється:

- а) по ксилемі (висхідний потік);
- б) по флоемі (низхідний потік від листків до зон споживання, і різної спрямованості при мобілізації запасних речовин).

У багатоклітинних водоростей метаболіти рухаються по симпласту (виняток – ламінарія, котра має ситовидні трубочки). Симпластичне й апопластичне проведення води властиве і мохам. У всіх вищих наземних рослин є провідні пучки, які складаються з трахеїд і судин ксилеми; ситовидних трубок і клітин-супутників флоєми та інших спеціалізованих клітин.

Провідні пучки з'єднують усі тканини рослин, забезпечуючи переміщення речовин на відстані від десятків сантиметрів до десятків метрів (у деревних). Транспортування по клітинних стінках і цитоплазмі здійснюється на невеликій відстані, що вимірюються міліметрами, наприклад, радіальний транспорт у корені чи стеблі, рух речовин у мезофілі листків.

• КСИЛЕМНИЙ ТРАНСПОРТ

Будова ксилеми і частково механізми ксилемного транспортування розглядалися у розділі “Водообмін у рослин”.

Склад ксилемного соку

Ксилемний сік – це водний розчин неорганічних речовин. Однак у пасоці із ксилеми пенька можна виявити різні азотисті сполуки (амінокислоти, аміді, алкалоїди та ін.), органічні кислоти, деякі цукри, багатоатомні спирти, фітогормони.

Органічні компоненти ксилемного соку змінюються в залежності від виду рослин і від природи іонів ґрунтового розчину. Ксилемний сік за складом різко відрізняється від вакуолярного. Його рН $\approx 5,9$.

МЕХАНІЗМИ КСИЛЕМНОГО ТРАНСПОРТУ

Завантажування ксилеми найінтенсивніше відбувається в зоні кореневих волосків. Тут працює декілька насосів, на діяльність яких витрачається метаболічна енергія. Головний насос – у плазмалемі клітин ризодерми і корової паренхіми. Він зумовлений роботою H^+ -помп, які є H^+ -АТФазами і, можливо,

протонно-транс-портними редокс-ланцюгами. Через клітини ендодерми з поясками Каспарі вода і мінеральні солі рухаються лише по симпласту. У цих місцях катіони й аніони із клітинних стінок надходять до цитоплазми.

У паренхімних клітинах пучків (*перехідних клітинах*) може діяти інша помпа, котра перекачує мінеральні речовини через пори трахеїд до їх порожнин. У судинах збільшується осмотичний потенціал і всисна сила. Вода за законами осмосу поступає до трахеїд та судин, де відповідно зростає гідростатичний тиск і здійснюється подача ксилемного соку до наземних частин рослин (нижній кінцевий двигун – НКД). Усі ці процеси відбуваються з витратою енергії АТФ. Та частина висхідного току води, яка зумовлена транспірацією (верхній кінцевий двигун – ВКД), здійснюється пасивно за фізико-хімічними законами і не пов'язана з витратою метаболічної енергії.

Таким чином, висхідний тік ксилемного соку відбувається за рахунок діяльності ВКД (енергія Сонця), НКД (енергія АТФ), а також капілярних явищ. Вода і розчинені в ній речовини рухаються по судинах ксилеми з великою швидкістю $\approx 1-20$ м/год.

Розвантажування ксилеми

Вміст органічних та неорганічних речовин у ксилемі залежить від виду рослини та умов мінерального живлення.

У міру переміщення по ксилемі склад висхідного потоку змінюється якісно й кількісно. У рослин кукурудзи й квасолі вміст Na^+ від кореневих волосків до шийки кореня може знизитись у 2-10 разів. Іони натрію та калію виходять із ксилемного соку і в стеблах.

У проростків кабачків у ксилемному соці з черешків листків концентрація іонів калію, кальцію, фосфору, нітрату вища, ніж у соці з основи стебла. Найбільша кількість іонів поглинається клітинами листків. Про це можна стверджувати, зважаючи на склад гутаційної рідини, яка виділяється із ксилемних закінчень через гідатоиди.

Розвантажування ксилеми, тобто надходження води та іонів із судин, зумовлене гідростатичним тиском у судинах, силами транспірації та атрагуючою дією оточуючих клітин. Воно також залежить від вибіркової проникності мембран та потреб клітин у тих чи інших елементах живлення. Ксилемний сік через клітинні стінки і плазмалему, де працює H^+ -помпа, потрапляє до цитоплазми. Для росту листків необхідні різні неорганічні речовини. Тому молоді листки є потужними акцепторними зонами для ксилемного соку. Більша частина води випаровується. При цьому можливе перенасичення хлоренхіми солями. У клітинах існує щонайменше 3 способи ліквідації надлишку іонів:

- утворення важкорозчинних солей (у клітинних стінках, вакуолях);
- відтік солей через флоему;
- виділення солей сольовими залозами й волосками.

Регуляція ксилемного транспорту здійснюється шляхом впливу на функціонування H^+ -помп та інших іонних насосів, що пов'язано з енергетикою дихання і забезпеченням кореневої системи асимілятами та киснем. Інший потужний регулятор ксилемного транспорту – транспірація, інтенсивність якої залежить від стану продихового апарату, що регулюється рослиною, та умов

внутрішнього і зовнішнього середовища, на які здебільшого рослина вплинути не може.

• **ФЛОЕМНИЙ ТРАНСПОРТ**

СТРУКТУРА ФЛОЕМИ

Асиміляти із листків надходять до флоеми, яка складається зі спеціалізованих клітин. Транспортну функцію здійснюють *ситовидні клітини* (нижчі і голонасінні рослини) та *ситовидні трубки* (покритонасінні). *Паренхімні клітини* пучка є запасуючими або пропускними, а *клітини-супутники* виконують енергетичну функцію.

Ситовидні елементи. Клітини ситовидних трубок містять невелику кількість органоїдів, тонопласт зруйнований, у зрілих клітин ядро відсутнє. Поперечні стінки-пластинки мають перфорації, вистелені плазмалемою й заповнені полісахаридом калозою та фібрилами актиноподібного Ф-білка. Трубки численними плазмодесмами пов'язані з клітинами-супутниками.

Клітини-супутники – невеликі, витягнуті вздовж ситовидної трубки, паренхімні клітини з великими ядрами, великою кількістю органел, особливо мітохондрій. Клітинні стінки пронизані галузистими плазмодесмами, яких у 3-10 разів більше, ніж у сусідніх клітин (20-30 тис.). У щільній цитоплазмі безліч інвагінацій, вистелених плазмалемою.

Організація провідної системи в листовій пластинці. Провідна система становить 25 % всього об'єму листка. Загальна довжина провідних пучків в 1 см² коливається в межах 20-100 см. З них 95 % припадає на частку атрагуючих тонких пучків.

Великі провідні пучки складаються зі ксилеми й добре розвиненої флоеми. У сукупності вони формують жилку. Найдрібніші пучки містять 1-2 трахеальні елементи, 1 ситовидну трубку із супроводжуючою клітиною. Закінчення флоеми може мати лише паренхімні клітини. Таким чином, первинне надходження асимілятів відбувається через паренхімні клітини флоемних закінчень. У *S₄*-рослин провідні елементи оточені щільним шаром обкладки, клітини якої відповідають ендодермі осевих органів. Транспорт асимілятів у листку строго орієнтований: із кожної мікрозони (декілька клітин мезофілу, радіус 70-130 мкм) до найближчого малого пучка.

Склад флоемного соку. Флоемний сік – це водний розчин органічних речовин. Основна транспортна форма цукрів – сахароза. Її вміст у флоемному соку може сягати 1 моль/л (85% від сухої маси), що в 10-30 разів більше, ніж у клітинах мезофілу. При цьому активність інвертази у флоемному ексудаті дуже низька.

Можуть транспортуватися й інші олігоцукри (рафіноза, стахіоза), спирти (сорбіт). Вміст азотистих речовин (білків, амінокислот тощо) не перевищує 0,5 %. Наявні фітогормони, органічні кислоти, вітаміни. Неорганічні солі становлять 1-3%. Високий вміст K⁺ (50-200 ммоль/л). Він необхідний для процесів завантажування та розвантажування флоеми. pH ~ 8,0-8,5. АТФ міститься в концентрації 0,5 ммоль/л і надходить, очевидно, із супроводжуючих клітин.

МЕХАНІЗМИ ФЛОЕМНОГО ТРАНСПОРТУВАННЯ

Рух асимілятів по ситовидних трубках відбувається зі швидкістю 50-100 см/год і складається з трьох взаємопов'язаних процесів: завантажування флоєми, транспортування асимілятів і розвантажування флоєми.

Завантажування флоємних закінчень

Особливості транспорту асимілятів від мезофілу до флоєми вивчені недостатньо. Очевидно, у різних видів рослин він відбувається по-різному. У вільному просторі клітинних стінок може знаходитись близько 20 % цукрів листка. Якщо в стінках обкладки є пояски Каспарі, то цукри в цих ділянках повинні проходити через симпласт. Цьому сприяють і багаточисленні *плазмодесми*.

Розвиток системи "*лабіринтів*" у стінках клітин, проміжних між мезофілом і ситовидними трубками (бобові), сприяє транспорту через мембрану й апопласт.

У деяких рослин (напр., цукровий буряк) немає структурних пристосувань для полегшення руху асимілятів. Очевидно, в даному випадку розвинена система мембранних *переносників*.

У клітинах мезофілу осмотичний тиск значно нижчий, ніж у тонких провідних шляхах. У міру пересування від тонких провідних пучків до середньої жилки і далі вміст цукрів у пучках зростає, але не так різко, як при переході від мезофілу до тонких розгалужень. Таким чином, завантажування асимілятами провідної системи відбувається проти градієнта концентрації і супроводжується затратою енергії. АТФ постачають клітини-супутники, в яких дуже висока інтенсивність дихання.

Завантаження флоєми пов'язане з діяльністю іонних pomp.

У плазмалемі клітин-супутників функціонує H^+ -помпа, спрямована назовні. Закислення апопласта сприяє віддачі іонів K^+ і сахарози клітинами хлоренхіми. Одночасно виникає градієнт рН на плазмалемі клітин флоємних закінчень, що призводить до надходження до цих клітин сахарози в симпорте з іонами H^+ (*H^+ -цукор-котранспортний механізм*). У даному випадку трансмембранне перенесення H^+ здійснюється за концентраційним градієнтом, а сахарози – проти.

Весь процес забезпечується *білками-носіями* в плазмалемі, споріднення яких до цукрів зростає при їх протонуванні.

Іони H^+ , що надійшли до клітин, знову видаляються H^+ -помпою, робота якої поєднана з поглинанням іонів K^+ . Сахароза та іони K^+ по численних плазмодесмах переносяться до порожнин ситовидних трубок. Подібним чином із мезофілу поступають амінокислоти та інші метаболіти. Отже, у ситовидних трубках скупчуються сахароза та K^+ за рахунок постійного викачування протонів.

Зростання концентрації осмотично-активних речовин у судинах сприяє надходженню сюди води з оточуючих тканин і ксилеми.

Флоємний ексудат містить різноманітні іони. Із ксилемного соку до флоємного легко циркулюють K, Na, Mg, P, N. Мікроелементи Fe, Mn, Zn, Mo здатні рухатися по флоємі до молодих листків від зрілих.

До ситовидних трубок іони потрапляють як із клітин мезофілу, так і не виходячи за межі жилки через *перехідні клітини* з "лабіринтом", у стінках яких є численні вирости цитоплазми. Лабіринти (вирости цитоплазми) в їхніх стінках можуть бути локалізовані лише з того боку, який прилягає до судини ксилеми чи

ситовидної трубки флоєми; або на обох боках, коли перехідна клітина знаходиться в жилці між двома типами транспортних систем. Подібний обмін може здійснюватися й у стеблі, де провідні пучки зближені. Перехідні клітини також полегшують транспорт іонів із судин до симпласту ксилемної паренхіми.

Транспортування речовин по ситовидних трубках

Рух асимілятів по системі ситовидних елементів – особливий випадок симпластичного транспортування. Механізм цього процесу до кінця не з'ясований. Існує декілька пояснень.

Перша гіпотеза – потік під тиском (Е.Мюнх, 1926). Між фотосинтезуючими клітинами листка, де в симпласті скупчується сахароза, і тканинами, які використовують асиміляти (наприклад, кореня) створюється осмотичний градієнт. У ситовидних трубках він перетворюється у градієнт гідростатичного тиску. В результаті у флоємі виникає потік рідини під тиском від листків до коренів. Плазмалема ситовидних трубок при цьому є важливою умовою підтримання потоку під тиском.

Друга гіпотеза. Рушійною силою переміщення флоємної рідини з однієї ситовидної трубки до іншої через пори може бути транспортування іонів K^+ в ході електроосмотичного процесу. Згідно з цією гіпотезою, K^+ активно входить до ситовидної трубки вище перфорованої пластинки і виходить у апопласт вже в наступному члені нижче перфорованої пластинки. Тому на пластинках виникає від'ємний електричний градієнт, який сприяє транспортуванню крізь них іонів калію та воді.

Третя гіпотеза. Також передбачається, що фібрили актиноподібного Ф-білку в порах ситовидних пластинок у взаємодії з міозином можуть виявляти контрактильні (скоротливі) властивості, що сприяє рухові рідини по флоємі.

Можливо, співпрацюють різні механізми.

Розвантажування флоєми

Для розвантажування флоєми суттєве значення має підвищений гідростатичний тиск у ситовидних трубках. Крім того, органи, які інтенсивно ростуть, та запасуючі органи володіють значною атрагуючою силою, тобто здатністю поглинати асиміляти із флоєми.

У плазмалемі клітин акцепторної зони функціонує H^+ -помпа. Вона, з одного боку, закріплює апопласт і змушує транспортні системи віддавати K^+ і сахарозу до фази клітинних стінок; а з іншого – створює умови для надходження цукрів і K^+ до симпласту акцепторних тканин. Сахароза поглинається з участю мембранних переносників у симпорте з протонами, а іони K^+ – за електричним градієнтом. У молодих клітинах органічні речовини використовуються у процесах метаболізму, зокрема, витрачаються на дихання. У клітинах запасуючих органів сахароза часто скупчується у вакуолях (цукровий буряк).

Регуляція флоємного транспортування

Флоємний транспорт складається з низки функціональних систем зі своїми механізмами регуляції. На рівні мезофілу листка (донор) регуляція здійснюється шляхом зміни інтенсивності фотосинтезу в хлоропластах, надходження тріозофосфатів до цитоплазми та використання їх для синтезу сахарози. Фотосинтез також служить джерелом енергії (АТФ) для активного перенесення

асимілятів через мембрани.

При завантажуванні флоемних закінчень регуляція здійснюється на рівні H^+ -помпи, яка активується фітогормонами, перш за все ауксином. АБК блокує H^+/K^+ обмін, особливо при стресах (нестача води).

Інтенсивність розвантажування флоєми залежить від швидкості споживання асимілятів. Сила атрагуючої дії акцепторних органів підтримує поздовжній осмотичний градієнт, а, отже, градієнт гідростатичного тиску – основний рушій флоемного транспорту. Атрагуюча сила, у свою чергу, визначається інтенсивністю росту зони акцептора й активністю H^+ -помп.

І те й інше контролюється фітогормонами.

Регуляція флоемного транспорту може здійснюватись на рівні мембранних переносників сахарози. При зростанні концентрації асимілятів у ситовидних трубках відбувається зростання тургорного тиску, що призводить до притискання плазмалеми у клітинах флоемних закінчень до клітинних стінок і в результаті – до деформації структури переносника.

Флоемний транспорт *залежить* від достатньої кількості калію, а також від t^o , яка впливає на ферментні системи. Він активується при проходженні по провідному пучку електричного імпульсу (потенціалу дії). Для енергетичного забезпечення функціональної активності трансмембранних pomp необхідний кисень.

Таблиця

Порівняльний склад флоемного та ксилемного соку в однорічного люпину

Речовини (у ммоль/л)	Ксилема	Флоєма
Сахароза	---	450-470
Амінокислоти*	0,7-2,6	13-15
Калій	2,4-4,6	39,0-46,0
Натрій	2,2-2,6	4,4-5,2
Кальцій	0,4-1,8	0,5-1,6
Магній	0,3-1,1	3,5-5,8
Нітрати	Сліди	0,003
pH	5,9	8,0
* у мг/л		

Терпени — вуглеводні, що мають загальну формулу $(C_5H_8)_n$, а їхні похідні, що містять кисень, називають терпеноїдами. Терпени і терпеноїди належать до різних класів природних сполук, але, незважаючи на це, в основі структури всіх цих сполук лежить ізопрен: C_5H_8 .

У залежності від числа ізопренових ланок усі терпени і терпеноїди класифікують на наступні групи:

- 1) C_5H_8 — напівтерпени;
- 2) $C_{10}H_{16}$ — монотерпени, що складають легколетучі фракції ефірних олій;
- 3) $C_{15}H_{24}$ — сесквітерпени, що складають важколеткі (часто не переганяються з водяною парою) фракції ефірних олій;
- 4) $C_{20}H_{32}$ — дитерпени, що входять до складу ряду смол;
- 5) $C_{30}H_{48}$ — тритерпени, що є агліконами сапонінів;
- 6) $C_{40}H_{64}$ — тетратерпени, що утворюють різні пігменти, у тому числі каротиноїди;
- 7) $C_5H_8)_n$ — політерпени. До них відносяться каучук і гутаперча.

Загальна формула	Підкласи терпеноїдів	Поширення у природі
C_5H_8	Гемітерпени	Ефірні олії
$(C_5H_8)_2$ $C_{10}H_{16}$	Монотерпени (біізопрени)	Ефірні олії. Іридоїди.
$(C_5H_8)_3$ $C_{15}H_{24}$	Сесквітерпени (триізопрени)	Ефірні олії, сесквітерпенові лактони.
$(C_5H_8)_4$ $C_{20}H_{32}$	Дитерпени (тетраізопрени)	Смоли. Бальзами. Алкалоїди.
$(C_5H_8)_5$ $C_{25}H_{40}$	Сестертерпени (пентаізопрени)	Офіоблани, продукуються грибами
$(C_5H_8)_6$ $C_{30}H_{48}$	Тритерпени (гексаізопрени)	Сапоніни. Стероїди.
$(C_5H_8)_8$ $C_{40}H_{64}$	Тетратерпени (октаізопрени)	Каротиноїди. Ксантофіли.
$(C_5H_8)_n$	Політерпени (поліпреноли)	Каучук. Гутаперча.

ГЕТЕРОТРОФНИЙ СПОСІБ ЖИВЛЕННЯ У РОСЛИН

Автотрофи здатні самостійно синтезувати органічні речовини з неорганічних. Вони поділяються на ***фотосинтезуючі*** організми (більшість рослин і деякі бактерії) та ***хемосинтезуючі*** (бактерії).

Гетеротрофи – тварини, гриби, більшість бактерій і частина рослин – живляться готовими органічними речовинами.

Серед рослин є факультативні й облігатні гетеротрофи – **сапрофіти** (сапротрофи), **паразити**, **комахоїдні рослини**.

Крім того, у житті рослин є моменти, коли живлення відбувається за рахунок запасних органічних речовин, тобто гетеротрофно – проростання насіння, формування органів вегетативного розмноження, розвиток квіток, бруньок у квіткових рослин і т.д. Багато органів рослин гетеротрофні повністю чи частково (корені, квіти, бруньки, плоди, насіння) і, нарешті, всі тканини й органи рослин гетеротрофно живляться вночі.

Таким чином, *гетеротрофний спосіб живлення тканин так само звичний для рослин, як і фотосинтез*. Однак досліджений цей спосіб живлення недостатньо. Його вивчення дасть можливість зрозуміти механізми живлення клітин, тканин та органів у цілій рослині.

Рослини можуть засвоювати як низькомолекулярні органічні речовини, так і високомолекулярні. В останньому випадку говорять про **травлення** – *процес ферментативного розщеплення макромолекул органічних речовин на продукти без видової специфічності, які придатні для всмоктування*.

Розрізняють 3 типи травлення:

- внутрішньоклітинне (найдавніше, у рослин відбувається в цитоплазмі, вакуолях, пластидах, сферосомах);
- мембранне (у рослин не досліджено);
- позаклітинне (коли гідролітичні ферменти виділяються назовні; цей тип травлення характерний для комахоїдних рослин, ендосперму зернівок злаків тощо).

• **САПРОФІТИ (САПРОТРОФИ)**

Сапрофітами є гриби, і хоча вони належать до окремого царства, їхня фізіологія близька до фізіології рослин.

У плазмалемі грибів функціонує H^+ -помпа і в оточуюче середовище гриб виділяє різного роду кислі гідролази (позаклітинне кисле травлення). Механізм усмоктування також пов'язаний з роботою H^+ -помпи. Цукри й амінокислоти надходять до цитоплазми в симпорте з іонами H^+ з допомогою ліпопротеїнових переносників. Джерелом енергії служить різниця рН і електричний мембранний потенціал.

Серед рослин сапрофітний спосіб живлення досить звичний для **водоростей**: зокрема, для *діатомових* водоростей, які живуть на великих глибинах, де недостатньо світла; для *хлорококових*, *евгленових* (при великій кількості органічних речовин у водоймах).

За даними В.Ю.Семененка, *здатність до росту на органічному середовищі в темряві чи на світлі при відсутності CO₂ характерна для більшості видів синьозелених, зелених, жовтозелених та інших груп водоростей. Їхні представники в певних умовах переходять з фототрофного способу живлення на асиміляцію різних органічних сполук і здійснюють гетеротрофний або фотогетеротрофний спосіб живлення, часто суміщаючи їх.*

Слід зазначити, що перехід до фотогетеротрофного чи гетеротрофного типу живлення супроводжується індукцією додаткових ферментних систем. У таких організмів має місце пряме використання органічних джерел вуглецю та азоту. *Пластичність способів живлення нижчих рослин дозволила їм мати широкі ареали та зайняти різноманітні екологічні ніші.* Дослідження живлення водоростей дозволило вирощувати багатьох з них у різних водоймах та вводити до промислової культури.

Серед покритонасінних такий спосіб живлення трапляється рідко. Це звичайно безхлорофільні рослини, які використовують гниючі залишки рослин і тварин. Наприклад, різні види **мірмекодії**, зокрема, *Gidiophytum formicarum* – напівчагарник, стебло якого утворює велику бульбу з численними ходами, в яких поселяються мурашки. Ця рослина використовує для живлення продукти життєдіяльності та запаси мурашок.

До сапрофітів належать епіфіти – рослини, що оселяються на деревах, чагарниках. Вони пристосовані для добування поживних речовин і води з навколишнього середовища. Часто використовують органічні речовини перегниваючих залишків тварин і рослин.

Деякі безхлорофільні види для забезпечення себе органічною їжею використовують симбіоз із грибами – це **мікотрофні рослини**.

Особливо багато таких видів серед родини **орхідних**. На ранніх етапах розвитку всі орхідні вступають у симбіоз із грибами, оскільки у їхньому насінні запасу поживних речовин для розвитку зародка недостатньо. Гіфи грибів забезпечують зародок органічними речовинами й мінеральними солями з перегною. У дорослих орхідей з мікотрофним типом живлення гіфи грибів проникають до периферичної зони коренів. Однак фунгістатична дія тканин та діяльність клітин “фагоцитів” обмежують їхнє подальше пересування.

До сапрофітів належить і **під'ялиник** (*Monotropa*). Однак і тут наявний симбіоз із грибами у формі мікоризи. Рослина швидше виступає паразитом, перетравлюючи гіфи гриба, а сапрофітом є сам гриб. У більшості же випадків рослина використовує мікоризу для збільшення поглинання води й мінеральних солей.

• ПАРАЗИТИ

Можна вважати, що на прикладі під'ялиника та орхідей було розглянуто паразитичний спосіб живлення вищих рослин. При цьому мікоризний гриб також виступає як паразит, висмоктуючи через вирости-гаусторії поживні речовини. Механізм такого явища також побудований на основі H⁺-помпи.

Вищі рослини-паразити – це, як правило, високоспеціалізовані види з редукованими або повністю втраченими в ході еволюції листками, а часто і коренями. Деякі з них повністю втратили хлорофіл.

Наприклад, **вовчок** (заразиха, *Orobanchе*), що налічує близько 200 видів і паразитує на коренях багатьох культурних рослин, зокрема, на рослинах соняшника, тютюну, помідорів, капусти, картоплі та ін. Це багаторічні кореневі паразити, насіння яких досить дрібне, легко проникає до ґрунту і проростає лише при наявності виділень рослини-господаря.

З насіння вовчка утворюється тонкий проросток, який при заглибленні в ґрунт здійснює гвинтоподібні рухи. Торкаючись кореня рослини, корінець вовчка перетворюється на гаусторію, яка виділяє гідролази, що розчиняють клітинні стінки, і таким чином проникає всередину аж до деревини. Через деякий час корінь вовчка дає бруньку, з якої вгору розвивається товсте м'ясисте стебло з дрібними листочками без хлорофілу. Паразит зростається з коренем-годувальником настільки, що важко знайти межу між ними. У період росту вовчок поглинає велику кількість органічних, мінеральних речовин, а також воду рослини-господаря. У рослин томатів, уражених вовчком, вміст білкового азоту зменшується в 3 рази, а цукрів – у 16 разів.

Ще один приклад кореневого паразита – **петрів хрест** (*Lathraea squamaria*), який паразитує на коренях дерев та кущів. Його кореневище нагадує хрест і прикріплюється до кореня рослини-господаря присосками. У квітні-травні квітконосні пагони паразита з рожевими лусочками замість листя з'являються на поверхні ґрунту. Після перехресного запилення та плодоношення наземні пагони відмирають.

У **повитиці** (*Cuscuta*) нитковидні стебла з редукованими листками-лусочками обвиваються навколо стебел рослин-господарів і присмоктуються гаусторіями (видозмінені у присоски додаткові корені). З дисковидних гаусторій група клітин центральної частини проникає до корової паренхіми рослини-господаря і сягає центрального циліндра, звідки отримує всі необхідні речовини. *Завдає великої шкоди сільськогосподарським культурам, особливо конюшині, льону.*

Пізно навесні з насіння повитиці виростає тонка жовта нитка, яка здійснює ростові кругові рухи і знаходить рослину-господаря завдяки явищам хемотропізму. Після дотику до якоїсь рослини паросток обвиває її, а в місцях дотику з рослиною утворюються розміщені рядами бородавки, присоски яких вростають у стебло жертви. Повитиця не має кореневої системи, її замінюють присоски – видозмінені адвентивні корені, крізь які вона і одержує необхідні органічні речовини. Через певний час повитиця втрачає зв'язок з ґрунтом і функціонує тільки за рахунок рослини-господаря. Вона засмічує насінням ґрунт, посівний матеріал і є злісним карантинним бур'яном.

Паразитична рослина – **рафлезія** *живиться соками коренів тропічних ліан*, до яких вона проникає також за допомогою гаусторій та гідролітичних ферментів. Усе життя рафлезія проводить під землею, і лише її квіти з'являються на поверхні.

До напівпаразитів належить широко поширена в Україні омела (Viskum L.). Це переважно вічнозелені рослини зі значними галузженнями стебла. Замість коренів у них формуються присоски, в яких розвиваються судини, що приєднуються до провідної системи рослини-господаря. Якщо в помірній зоні види омели незначно ушкоджують своїх хазяїв, то в тропіках вони настільки

інтенсивно використовують їх соки, що сама рослина гине.

• **ЖИВЛЕННЯ КОМАХОЇДНИХ РОСЛИН**

Відомо більше 400 видів покритонасінних комахоїдних рослин. Більшість із них живе на бідних азотом болотистих ґрунтах.

Ловильні механізми. Листки комахоїдних рослин трансформовані у спеціальні ловильні пристрої (пастки). При пасивному типу ловлі здобич може прилипати до листків (**бібліс, росолист**) або потрапляти до спеціальних пасток у вигляді глечиків, трубочок, «квітів» яскравих кольорів із солодким ароматом (**сарраценія, геліамфора, дарлінгтонія**).

Для активного захоплення комах використовується приклеювання здобичі з одночасним окутуванням волосками чи листком (**жирянка, росянка**); захоплення за типом капкана (**альдрованда, венерина мухоловка**); ефект утягування за допомогою ловильних пухирців (**пухирчатка**).

Для всіх типів характерно виділення аромату. Швидкі рухи здійснюються, як правило, завдяки змінам тургору клітин і запускаються з допомогою потенціалів дії у відповідь на подразнення чутливих волосків. Чутливість волосків настільки висока, що вони відчувають масу волосини людини (0,00082 г). Характерно, що на неїстівні речовини (піщинки) волоски майже не реагують.

Травлення. Спіймані комахи перетравлюються секретами численних залоз. Деякі комахоїдні рослини паралізують здобич *алкалоїдами*. Липкий *слиз* містить багато кислих *полісахаридів* (на основі ксилози, маннози, галактози) і *органічних кислот*, а також *гідролази*, які активні в кислому середовищі.

Виділення одних залоз стимулює секреторну діяльність інших, які виділяють кислоти (мурашину, бензойну), ферменти (протеази, фосфатази, естерази, рибонуклеази, ліпази). Мурашина кислота не лише активує ферменти розпаду білків, а й знищує гнилісні мікроорганізми, які негативно впливають на саму рослину.

Секреторні клітини комахоїдних рослин мають добре розвинутий ЕР і апарат Гольджі, які продукують велику кількість секрету. Секреція носить активний характер і залежить від дихання.

Усмоктування продуктів розпаду здійснюється тими ж залозами. Вони з'єднані з провідною системою рослини. Ввесь процес відбувається дуже швидко – за лічені хвилини.

Процес травлення у комахоїдних рослин здійснюється принципово так само, як і в шлунку тварин (секреція кислот, кислі гідролази), і в даний час це не викликає сумніву.

Закислення середовища у шлунку тварин здійснюється в результаті функціонування H^+ -помпи у плазмалемі клітин слизистої тканини шлунка. За іонами H^+ до порожнини виходять аніони Cl^- . Хлор не є необхідним для рослин, і тому у них виходять аніони органічних кислот (мурашиної та ін.) Властивості кислої рослинної протеази подібні до властивостей пепсину, наприклад, максимум активності спостерігається при значеннях $pH=1-2$.

Найпоширенішим видом комахоїдних у помірній зоні є **росянка** (*Drosera*). Це невеличка болотяна рослинка, 10-15 см висотою, з круглими чи подовгастими

листками. Листки вкриті багатьма червонуватими волосками, що довші по краях і виділяють краплини липкої прозорої рідини, яка виблискує на сонці. Краплини містять речовини, які мають паралітичну дію, наприклад, коніїн. Рідина вкриває комаху, в ній містяться гідролази та кислоти, котрі забезпечують зовнішньоклітинне перетравлення. Листки росянки мають хлорофіл і здійснюють фотосинтез. Однак без тваринної їжі вона росте дуже повільно.

Значення комахоїдності. Комахоїдні рослини ростуть на бідних на мінеральні елементи ґрунтах. У них слабка коренева система і немає мікоризи. З тіла жертви ці рослини отримують N, P, K, S та інші елементи, а також органічні речовини. Звичайно готова органічна речовина для них є насамперед джерелом поповнення азоту. Завдяки властивому їм типу живлення, комахоїдні рослини займають певну екологічну нішу. Деякі з них здатні до цвітіння та розмноження лише після отримання тваринної їжі.

• ГЕТЕРОТРОФНИЙ СПОСІБ ЖИВЛЕННЯ ЗА РАХУНОК ВЛАСНИХ ОРГАНІЧНИХ РЕЧОВИН

Загалом зелені рослини автотрофні. Але органічні речовини, які утворюються в ході фотосинтезу із CO_2 та H_2O у листках, згодом надходять до всіх інших частин, які живляться за рахунок цих готових вуглеводних сполук, тобто гетеротрофно. У тих випадках, коли рослинний організм використовує запаси органічних речовин або біополімери цитоплазми, ці речовини повинні бути попередньо гідролізовані і, таким чином, перетворені у транспортабельну та легко засвоювану форму. Цей процес принципово не відрізняється від травлення у комахоїдних рослин.

Типові резервні речовини у вигляді вуглеводів, білків і жирів рослини найчастіше відкладають або в ендоспермі, або в сім'ядолях зародка насінини. У злаків у периферійній зоні ендосперму формуються алеїронові зерна, багаті на запасні білки. Крохмаль нагромаджується в ендоспермі та сім'ядолях насіння з низьким вмістом жирів, а ліпіди – у сферосомах.

Тому в процесі проростання в насінні існують дві активні зони: *мобілізації резервних речовин* (ендосперм, перисперм чи сім'ядолі) і *росту* (зародок).

Процеси травлення в ендоспермі

Процеси травлення в ендоспермі відбуваються в основному шляхом гідролітичного розпаду запасних речовин:

білки $\xrightarrow{\text{протеази}}$ амінокислоти ,
 полісахариди $\xrightarrow{\text{карбогідролази}}$ цукри ,
 ліпіди $\xrightarrow{\text{ліпази}}$ жирні кислоти + гліцерол.

Розглянемо, що відбувається при проростанні зерна. У зернівках для мобілізації та всмоктування резервних органічних речовин служить видозмінена сім'ядоля – *щиток*. Його функція аналогічна функції шлунка. В епітеліальних клітинах щитка функціонує H^+ -помпа і щиток виділяє в *ендосперм* органічні кислоти (лимонну, шавлевооцтову тощо). В результаті закислення напівмертвих клітин *ендосперму* (ядра та інші органоїди зруйновані) у них активізуються кислі

гідролази, в першу чергу – α -амілази, і крохмаль розкладається до мальтози та глюкози. Крім того, епітеліальні клітини щитка також виділяють в ендосперм кислі гідролази: α - і β -амілази, целюлазу, протеази, глюканази, фосфатазу, РНК-азу тощо.

На 3 – 4-ту добу проростання до травної діяльності щитка залучається єдиний живий шар клітин – периферійний *алеїроновий шар*. Він також виділяє органічні кислоти та гідролітичні ферменти. Така спільна діяльність призводить до повного розчинення запасних речовин ендосперму.

Щиток є і всисним органом. Через нього здійснюється перенесення гідролізованих резервних речовин з ендосперму до провідних пучків, які транспортують ці сполуки до зародка. Транспортування органічних речовин через плазмалему клітин щитка здійснюється завдяки роботі H^+ -помп і в симпорте з іонами H^+ .

Увесь цей процес перебуває під гормональним контролем. Секреторна діяльність щитка активізується цитокініном і ауксином, а алеїронового шару – гібереліном, який надходить із щитка й зародка.

Подібні процеси відбуваються і при проростанні дводольних, хоч в останньому випадку відбувається внутрішньоклітинне, а не позаклітинне травлення.

Мобілізація зарезервованого білка в проростаючому насінні

Сезонна періодичність розвитку рослин охоплює періоди спокою, перед якими асиміляти з листків відкладаються на майбутнє. Ці запаси необхідні рослині для початку росту в наступний вегетаційний період. Резервними формами поживних речовин є *білки, полісахариди, тригліцериди* (відносно осмотично неактивні форми).

Запасні білки локалізовані в алеїронових зернах і білкових тілах та представлені глобулінами (основна форма дводольних) і альбумінами. В залежності від здатності до екстракції різними розчинниками розрізняють також *проламіни і глютеліни*. Бобові рослини містять у насінні 20-30 %, олійні – 17-42 %, злаки – 7-14 % білка на суху масу.

Алеїронові зерна – резервуючі органоїди клітин розміром 0,1-25 мкм. Оточені одинарною мембраною. Містять 70-80 % білка на суху масу. До їхнього складу входять також вуглеводи, фосфоліпіди, фітин, РНК, солі щавлевої кислоти. Трапляються складні та прості алеїронові зерна. *Складні характерні для дводольних* і мають включення 2-х типів – глобоїдні й кристалоїдні, оточені аморфним шаром. *У злаків алеїронові зерна прості.* Знаходяться в алеїроновому шарі. В алеїронових зернах містяться деякі кислі гідролази.

Білкові тіла знаходяться в крохмалистому ендоспермі злаків. Це гетерогенні системи, які містять різні групи резервних білків, крохмаль, ліпіди і сягають розмірів в декілька мкм.

Розпад білків починається зразу ж після набухання і здійснюється кількома групами протеаз. Розрізняють три стадії протеолізу:

1 стадія – *обмежений протеоліз* основної маси зарезервованих білків, у першу чергу – *із головних органів зародка*. Збільшується рухливість і розчинність білків. У результаті їхнього гідролізу надходять амінокислоти, необхідні для синтезу нових ферментних систем.

2 стадія – триває 5-10 днів. Відбувається швидкий *розпад усіх запасних білків* до амінокислот, які транспортуються до зародка для його гетеротрофного живлення.

3 стадія – *повністю деградують резервні та ферментативні білки.*

Для дводольних характерно внутрішньоклітинне перетравлення білків. Їхній розпад відбувається в резервуючих клітинах уже на 3 – 5-й день з початку набухання. Різко зростає активність кислих гідролаз – фосфатаз, протеаз. У першу чергу зникають білки аморфного матриксу, потім кристалоїди і, нарешті, – глобоїди. Механізм підтримання кислого рН невідомий. Додаткова кількість гідролаз синтезується в ендоплазматичному ретикулумі, який прилягає до алейронових зерен. У міру гідролізу алейронові зерна перетворюються на вакуолі.

У зернівках відбувається як внутрішньоклітинне (алеїроновий шар), так і позаклітинне (ендосперм) перетравлення. Як гідроліз, так і транспорт амінокислот з ендосперму через щиток до провідних судин здійснюється при рН=4-6. Таким чином, підкислення ендосперму – важливий етап проростання зернівок.

Мобілізація резервних вуглеводів

Вуглеводи – важлива група запасних поживних речовин насіння. Деяке насіння містить велику кількість сахарози, мальтози, фруктози і т.д. Однак основний резервний вуглевод – крохмаль.

Злаки містять 50-75 % крохмалю сухої маси зерна, бобові – 50-60%

Крохмаль відкладається у пластидах при дозріванні насіння. Коли крохмальні зерна виростають до певних розмірів, ламелярна структура пластид руйнується. Розміри крохмальних зерен у різних рослин змінюються від 15 до 50 мкм.

При проростанні швидко зникають вільні цукри, а крохмальні гранули розпадаються. Їхня поверхня стає шершавою. Це діють фосфорилази. Згодом запускається потужний механізм гідролаз: α - і β -амілази, α -глюкозидаза, декстриназа.

Для насіння дводольних характерне внутрішньоклітинне розщеплення крохмалю, яке починається в перші години набухання в осьових органах. Вміст крохмалю в сім'ядолях зменшується лише з 4 – 5-го дня проростання.

У зернівках проходить позаклітинний гідроліз крохмалю, який починається від щитка і поширюється до дистальної частини ендосперму. Ввесь процес починається вже через 20 годин. Щиток забезпечує 17% всієї амілазної активності. Виділення амілаз клітинами алеїронового шару відбувається лише на 3 – 4-у добу.

Засвоєння жирів

Приблизно 75% видів квіткових рослин відкладають жири як резерв. Це нейтральні та полярні ліпіди, які знаходяться у *сферосомах* (0,5 мкм). Тут же виявлені кислі ліпази. Головні функції сферосом – запасання і перетравлення жирів.

У злаків цей процес відбувається зразу ж після набухання, але максимум його активності припадає на 3-й день.

У насінні олійних культур розпад резервних жирів починається на 2–3-ю добу. Ввесь процес проходить у 3 етапи. На **першому** – ліпаза розкладає

тригліцериди на гліцерин і жирні кислоти. На **другому** етапі жирні кислоти розщеплюються до ацетил-СоА, який на **третьому** етапі може перетворюватися на інші сполуки або окислюватися далше.

Ключова роль у перетравленні жирів належить *ліпазі*, уже наявній у клітині (синтезується про запас), або новоутвореній.

При проростанні насіння існує тісний контакт сферосом із гліоксисомами, де відбувається розпад моногліцеридів (лужна ліпаза) і β -окислення жирних кислот. Там же протікають реакції гліоксилатного циклу.

Гліцерин же відновлюється до фосфодіоксіацетону і може використовуватися для синтезу цукрів шляхом глюконеогенезу.

БІОГЕНЕЗ КЛІТИННИХ СТРУКТУР І ОНТОГЕНЕЗ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

“Те, що називають структурою, є повільним процесом великої тривалості; те, що називають функцією, є швидким процесом незначної тривалості”.

Л. Берталанфі

Вода і поживні речовини, що поступають до клітин з провідних пучків, використовуються для синтезу різноманітних речовин, із яких складаються самі клітини. У цих процесах головну роль відіграють нуклеїнові кислоти й білки. Білки є основою всієї життєдіяльності клітини, в тому числі й біогенезу клітинних структур.

• САМОЗБИРАННЯ ТА БІОГЕНЕЗ

Самозбирання клітинних структур

Перший етап на шляху формування внутрішньоклітинних структур – це процеси транскрипції та трансляції.

Наступні етапи – збирання надмолекулярних комплексів та їх транспортування до певних ділянок клітини.

Усі етапи перетворення білкової молекули, починаючи від синтезу її рибонуклеїнової матриці через утворення первинної, вторинної, третинної та четвертинної структур, і до входження разом з іншими сполуками до складу певних компонентів клітини, пов'язані з процесами самозбирання. Саме ці процеси лежать в основі формування та біогенезу клітинних структур.

Самозбирання — це процес спонтанної агрегації однорідних чи різнорідних молекул, який призводить до їхнього впорядкування та росту багатокомпонентних комплексів.

Самозбирання можна розглядати як процес **кристалізації**, якщо агрегація молекул не супроводжується утворенням ковалентних зв'язків. Коли ж виникають ковалентні зв'язки, то такий процес називають **полімеризацією**.

Механізми самозбирання засновані на слабких взаємодіях. У першу чергу орієнтуючий вплив на молекули виявляють далеко діючі електростатичні сили (на відстані 0,7 нм). Згодом взаємне притягання молекул доповнюється водневими зв'язками і, нарешті, на відстані 0,1 нм починають виявлятися ван-дер-ваальсові сили (які виникають між нейтральними атомами і молекулами в результаті їхньої поляризації) та гідрофобні взаємовідносини.

Вибірковість механізму самозбирання забезпечується існуванням у молекул біополімерів ділянок пізнавання, комплементарних до певних локусів молекул-партнерів. **Комплементарними** називають **стеричні структури**, що можуть входити в контакт із декількома атомами чи групами атомів і які здатні до попарних нековалентних взаємодій. Цим забезпечується висока спорідненість і специфічність утворення такого роду комплексів. Самозбирання молекул відбувається із зниженням вільної енергії і тому є довільним (спонтанним) процесом. А у зв'язку з участю лише слабких сил – це також і зворотний процес. Характер самозбирання визначається особливостями первинної структури

полімеру. Однак у багатьох випадках відбувається додаткова корекція процесу агрегації. Регулятором можуть слугувати фізико-хімічні умови середовища, молекули-регулятори та інші фактори.

Важливий елемент пізнання – підлаштовування структури одного з полімерів до місця зв'язування іншого, що створює більш точну стеричну відповідність взаємодіючих ділянок (РНК-полімераза→промотор).

Самозбирання в біологічних системах виявляється в бішаровому розміщенні фосфоліпідів у мембранах, у комплементарній послідовності азотних основ у нуклеїнових кислотах, у взаємодії ферменту та субстрату, білка-рецептора та ефектора, у збиранні багатокомпонентних ферментативних комплексів тощо. Наприклад, рибульозодифосфаткарбоксилаза в хлоропластах збирається з 8 великих (каталітичні функції) та 8 малих (регуляторні функції) субодиниць.

Мультиензимні комплекси монтуються в мембранах і на елементах цитоскелету шляхом самозбирання. Передбачається, що до складу живої клітини входять комплементарно зв'язані блоки ферментів та інших біополімерів. Ці блоки, у свою чергу, комплементарно об'єднані один з одним і, таким чином, створюють єдину взаємопов'язану систему. Агрегація молекул у водному середовищі цитоплазми спричинює утворення рідиннокристалічного стану речовин у такій системі.

Рідиннокристалічний стан можна розглядати як четвертий стан речовини. Рідкі кристали більше структуровані, ніж рідини, і менше, ніж ці ж речовини у твердому стані. Органічні речовини утворюють у воді рідиннокристалічні структури. Важлива особливість рідких кристалів – їхня структурна впорядкованість і одночасно молекулярна рухливість. Такі рідкі кристали “реагують” на різноманітні впливи зовнішнього середовища (світло, температура, тиск, поле), тобто мають властивості, характерні для живих клітин.

Самозбирання мембран. Білки й ліпіди, які входять до складу мембран, здатні до самозбирання. Гідрофобні мембранні білки асоціюються один з одним. Структурні білки мембран визначають орієнтацію інших мембранних білків. Ліпіди мембран синтезуються в різних частинах клітини та, як і гліколіпіди та глікопротеїни, доставляються у везикулах до місця збирання і також асоціюють між собою та з гідрофобними частинами білків.

Процес збирання відбувається в декілька етапів у відповідності з принципом взаємного “пізнання” складових частин і ліпід-ліпідних, білок-білкових, ліпід-білкових взаємодій. Міцність мембранам надають гідрофобні зв'язки. Крім того, у формуванні плазмалеми беруть участь готові мембранні блоки везикул Гольджі, що вбудовуються в неї у процесі секреції компонентів клітинної стінки. Якісний склад мембран, а тому і функціональні особливості визначаються інтегральними білковими глобулами, первинна структура яких закодована в геномі клітини.

Самозбирання полісом. Збирання субодиниць рибосом проходить поетапно. Спочатку в результаті транскрипції та трансляції синтезуються рибосомальні РНК та білки, пізніше шляхом процесингу формуються зрілі біополімери рибосом. Далі з участю структур 28S і 18S рРНК послідовно вбудовуються білки, специфічні для кожної субодиниці. Мала субодиниця

рибосоми взаємодіє з ініціаторною тРНК при наявності ГТФ, АТФ і білкових факторів ініціації. Весь цей комплекс зв'язується з мРНК. Для цього необхідні іони Mg^{2+} . Останньою до мРНК приєднується велика субодиниця рибосоми.

Аналогічно до мРНК приєднуються інші рибосоми і виникають полірибосомні комплекси. Ще один тип полірибосом – гранулярний ЕР і зовнішня мембрана ядра.

Самозбирання мікротрубочок і мікрофіламентів. Мікротрубочки джгутиків, кортикального шару цитоплазми і мітотичного апарату побудовані за єдиним планом із глобулярного білка *тубуліну*. Для збирання мікротрубочок необхідно: кисле рН, наявність Mg , тубуліну, АТФ, ГТФ, білків-регуляторів. Процес чутливий до іонів Ca^{2+} : їх надлишок (0, 02 ммоль/л і вище) сприяє розбиранню мікротрубочок.

Збирання проходить у два етапи. Спочатку збирається затравка (ядро), а потім мікротрубочка росте шляхом збирання субодиниць. Існує критична величина концентрації мономерів тубуліну, перевищення якої індукуює збирання мікротрубочок.

Мікротрубочки – поляризовані структури. Їх збирання ініціюється в центрах-організаторах мікротрубочок. Такими центрами є скупчення мембран ЕР на полюсах веретена та кінетохори хромосом. Коли один кінець мікротрубочки локалізований у центрі-організаторі, то приріст її здійснюється на вільному (дистальному) кінці.

Мікрофіламенти. В цитоплазмі рослинних клітин виявлений нем'язевий актин. Збирання глобулярних мономерів Г-актину в подвійну спіраль фібрилярного Ф-актину відбувається з витратою енергії АТФ при наявності Mg^{2+} . Фібрилярний актин утворює пучки мікрофіламентів, які беруть участь у рухах цитоплазми. Крім того, актин може формувати тонкі фібрили, здатні замикатися, створюючи сіткоподібну структуру цитоплазми. Замкнуті структури зумовлюють місцеве зворотне *желатування* цитоплазми і місцеве збільшення концентрації Ca^{2+} .

Біогенез органоїдів

Біогенез хлоропластів. В онтогенезі рослинної клітини хлоропласти формуються з пластид із слабо розвиненою системою внутрішніх мембран – *пропластид*, які знаходяться в меристематичних клітинах. Розвиток хлоропласта із пропластиди супроводжується диференціюванням мембранної системи (утворенням ламел і гран) через низку видозмін пластиди. Одночасно здійснюється синтез і відбувається просторова організація пігментів, світлозбиральних комплексів (СЗК), білків ФС1 і ФС2 та ін. компонентів. Перебудова мембранної системи хлоропластів та інших пластид супроводжується постійним оновленням структури мембран, руйнуванням ліпідів і білків та залученням до мембран нових складових частин.

Біогенез хлоропластів відбувається лише на світлі. Це чітко простежується при перетворенні *етіопластів*, сформованих у темноті, у хлоропласти. На світлі протохлорофілід етіопластів дуже швидко перетворюється в хлорофіл *a*. Одночасно відбувається синтез мРНК, рРНК, структурних білків та інших сполук. Потім близько двох годин триває фаза повільного зростання кількості хлорофілів,

після якої їх синтез значно прискорюється. До цього часу ламелярна структура хлоропласта вже сформована, але гран ще немає. Організаторами гран є білкові комплекси фотосистем.

Кількість хлоропластів у процесі росту клітини збільшується шляхом поділу пропластид або самих хлоропластів у фазі розвитку. При поділі ламелярна система пересікається перемичкою поперек органіда. Деколи спостерігається брунькування хлоропластів. Поділ хлоропластів відбувається кожні 6-20 год. Він регулюється червоним світлом (660 нм), зупиняється довгохвильовим червоним світлом (730 нм), а також низькою температурою.

Біогенез мітохондрій. Власна генетична система і здатність мітохондріальної ДНК до реплікації дозволяють мітохондріям розмножуватися самостійно. Тому в клітині мітохондрії утворюються з попередніх мітохондрій і, можливо, із промітохондрій. У меристематичних клітинах трапляються мітохондрії, розділені перетяжкою. При переході меристематичної клітини до росту розтягуванням кількість мітохондрій у клітині зростає в 3-8 разів і змінюється їхня структура.

Ріст мембран мітохондрій при функціональному навантаженні або після їхнього поділу відбувається шляхом добудови. Процес біогенезу мембран мітохондрій вивчений недостатньо.

Більшість білків, які входять до складу мітохондрій, синтезується в цитоплазмі. Лише 5-15% білків – продукти трансляції мітохондріальних полісом, причому ці білки виключно входять до складу внутрішньої мембрани мітохондрій. Білки мітохондріального походження є гідрофобними поліпептидами і їх самозбирання з участю фосфоліпідів служить базою для формування внутрішньої мембрани.

Півперіод життя мітохондрій залежить від скоординованої діяльності ядра, цитоплазми, самих мітохондрій і становить у різних об'єктів 5-10 днів; при цьому зовнішня мембрана оновлюється значно швидше від внутрішньої.

Біогенез мембран. Мембрани клітини постійно оновлюються. Генетичний зв'язок мембранних компонентів клітини виявляє провідну роль гранулярного ЕР у біогенезі клітинних мембран. ЕР – головне місце синтезу мембранних білків і ліпідів клітини. В мембранах ЕР локалізовані кінцеві етапи синтезу гліцероліпідів, мембранних фосфоліпідів (від яких залежить збирання мембран мітохондрій і хлоропластів), біосинтез стеролів, синтез усіх насичених жирних кислот і системи перетворення насичених жирних кислот у ненасичені. Тут синтезуються характерні для рослинних мембран полієнові жирні кислоти (лінолева, ліноленова, арахідонова).

Похідними мембран ретикулума є мембрани вакуолей, мікротілець, сферосом, можливо, зовнішні мембрани пластид і мітохондрій. Ретикулум безпосередньо пов'язаний з ядерною оболонкою. Через мембранну систему АГ він бере участь у синтезі плазмалемі.

Перехід мембран одна в одну отримав назву “перетікання” (“поток”) мембран. У даний час процес перетікання мембран розглядається як складова частина більш широкого поняття – концепції ендомембранної системи.

Розглянуті вище багатоступеневі процеси біогенезу клітинних структур можна представити схематично так:

ДНК→РНК→білки→самозбирання надмолекулярних функціонально активних блоків→функціональна активність метаболічних циклів, клітинних органоїдів.

• ФАЗИ ОНТОГЕНЕЗУ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

У процесі життєдіяльності клітини конкретний склад генів, які підлягають експресії, поступово й закономірно змінюється, у зв'язку з чим клітина проходить декілька етапів свого розвитку.

Життєвий цикл клітини, або її онтогенез, – це період існування клітини від моменту утворення в результаті поділу материнської клітини до її власного поділу або смерті. Онтогенез рослинної клітини складається з низки послідовних етапів: поділу, росту, диференціації, зрілості, старіння й смерті.

Поділ клітин

Мітоз. Мітоз – це такий спосіб ділення клітини, при якому число хромосом подвоюється, тому кожна дочірня клітина отримує подвійний їхній набір, тотожний хромосомному набору материнської клітини.

Першою фазою мітозу є профаза – фаза реорганізації клітини. При цьому відбуваються такі зміни: – органоїди переміщуються на периферію; – ядро збільшується; – хроматин формується у хромосоми з кінетохором; – ядерце дисоціює; – розпадається ядерна оболонка; – формуються структури веретена (без центріолей, а з допомогою скупчень мембран ЕР на полюсах клітини). Веретено побудоване з міжполюсних і хромосомних мікротрубочок. З мікротрубочками (МТ) асоційовані білки-регулятори синтезу МТ і кальмодулін, що бере участь у їхньому розбиранні. Кінетохори хромосом поки що не зв'язані з елементами веретена.

У прометафазі (метакінез) починається рух хромосом. Кінетохори збільшуються в розмірах, від них формуються хромосомні МТ. Хромосоми переміщуються спочатку до полюсів, а потім до середини веретена. У процесі цих рухів у хромосомі розкручуються дві сестринські хроматиди, з'єднані лише в кінетохорі. Постійно рухаючись хромосоми збираються вздовж поперечника веретена й утворюють метафазну пластинку (метафаза). При цьому вони здійснюють невеликі переміщення коливального характеру вздовж веретена.

Перехід клітини до анафазу супроводжується поділом кінетохора, фізичним відокремленням двох сестринських хроматид і переміщенням розділених хромосом до полюсів кінетохором уперед. Відбувається перерозподіл МТ: кількість їх біля полюсів зменшується й збільшується в ділянці екватора. Тут же починає утворюватися зона скупчення везикул – початок формування розподільної пластинки.

Переміщення хромосом пояснюють як участю фізичних сил, так і діяльністю біохімічних механізмів: послідовним відщепленням субодиниць МТ веретена білковою системою, розміщеною на кінетохорі, та взаємодією МТ і мікрофіламентів актину.

Після розходження хромосом починається телофаза – остання фаза мітозу. Біля полюсів МТ веретена дезінтегрують, утворюються ядерця, ядра, закінчується формування розподільної пластинки – фрагмопласта. Це відбувається шляхом

нагромадження вздовж екватора пухирців АГ та мембран ЕР. Пухирці містять пектинові речовини. Зливаючись, везикули утворюють дві мембрани – плазмалеми дочірніх клітин, розмежовані напіврідким шаром, що складається з пектинових речовин.

Від центру до периферії фрагмопласт росте за рахунок приєднання нових пухирців, але цитоплазми дочірніх клітин продовжують контактувати між собою через *плазмодесми*. Вони формуються в тих ділянках клітинної пластинки, в яких локалізовані нитки веретена з МТ і елементами ЕР. З боку цитоплазм дочірніх клітин починається формування первинних клітинних стінок, а фрагмопласт перетворюється в *серединну пластинку*. Мікрофібрили целюлози первинних клітинних стінок мають пухку текстуру, але основний напрямок орієнтації – перпендикулярний повздовжній осі клітини. Вміст целюлози спочатку не перевищує 2-3%.

Геміцелюлози, пектинові речовини і глікопротеїн екстенсин доставляються до клітинної стінки, яка формується, у везикулах Гольджі. Синтезований на гранулярному ЕР поліпептид екстенсин гліколізується в диктиосомах АГ. Компоненти ферментного комплексу целюлозо-синтетази локалізовані на зовнішній поверхні плазмалеми. Ферменти, необхідні для збирання полімерів стінки та їхньої модифікації також, очевидно, доставляються до стінки везикулами ЕР чи АГ. УДФ- і ГДФ-глюкоза для синтезу целюлози транспортуються з розчинної фази клітини через плазмалему. Нові молекули целюлози вбудовуються в клітинну стінку зсередини.

Мітотичний цикл. Період цитоплазматичного росту й підготовки до поділу (*інтерфаза*) та процес ділення (*мітоз*) і становлять мітотичний цикл клітини. В залежності від особливостей біохімічних процесів розрізняють 4 періоди мітотичного циклу:

– пресинтетичний період – **G₁** (англ. gap-інтервал) - найчутливіший до факторів зовнішнього середовища; в цей період готуються всі умови для синтезу ДНК;

– синтетичний період – **S** (синтез ДНК та гістонів);

– постсинтетичний (премітотичний) – **G₂** (продовжується синтез РНК, загальних білків клітини, різко зростає синтез тубуліну);

– власне мітоз – **M** (синтезуються білки та РНК до кінця метафази).

У рослин періоди мітотичного циклу контролюються гормонами. Для нормального проходження G₁ і G₂ періодів необхідний ауксин. Цитокінін необхідний, очевидно, для переходу клітини до поділу.

У клітин, що діляться, відбувається також становлення структур органотидів. Клітини, які вийшли за межі меристематичної зони, перестають ділитися (у них закривається генетична програма поділу) і переходять до наступного етапу онтогенезу – росту шляхом розтягування.

Розтягування клітин

Збільшення розміру клітин, що діляться, відбувається за рахунок синтезу нових структур цитоплазми й надходження значної кількості сполук азоту та інших поживних речовин. Після завершення поділу рослинні клітини переходять до більш швидкого росту – розтягуванням, який характерний лише для рослин.

Він служить важливим і основним способом збільшення площі листової поверхні, довжини стебла та кореневої системи. При рості розтягуванням збільшення об'єму клітини досягається за рахунок утворення великої центральної вакуолі. Одночасно із ростом вакуолі клітинні стінки пом'якшуються й розтягуються.

Перехід меристематичних клітин до розтягування вивчений недостатньо.

Сам процес переходу стійкий до дії несприятливих факторів (інгібіторів біосинтезу білків і нуклеїнових кислот, рентгенівських променів). Клітини вакуолізуються, перебудовується білоксинтезувальна система, зростає кількість гранулярних мембран ЕР, РНК, інтенсифікується синтез простих і складних вуглеводів, пектинових речовин. Механізми переходу клітин до розтягування маловідомі. Вважають, що велике значення може мати зміна вмісту і співвідношення фітогормонів (ауксинів, цитокінінів) та їх рецепторів. Для росту розтягуванням обов'язкова наявність ауксину.

Період росту клітин розтягуванням вивчений достатньо добре. У цей період підтримується робота уже сформованого механізму росту. Під впливом ауксину у вищих рослин збільшується пластичність клітинної стінки, її здатність до витягування. Механізм дії ауксину такий. Фермент індукує активний транспорт H^+ із цитоплазми до клітинної стінки. Зниження величини рН у фазі клітинної стінки сприяє розриву кислотолабільних зв'язків, активує кислі гідролази та інші ферменти, що модифікують компоненти клітинної стінки. Розтягуванню стінки сприяє і зростаючий внутрішньоклітинний тургорний тиск, який підтримується надходженням води до вакуолі, що росте.

Дія ауксину на ріст розтягуванням супроводжується синтезом РНК, білків, ферментів і секрецією полісахаридів та білків, необхідних для всього процесу. Ріст клітинної стінки забезпечується активною діяльністю АГ. На зовнішній поверхні плазмалемі активуються ферментні системи утворення нових компонентів стінки, збільшується синтез целюлози. До дії ауксину найчутливіший епідерміс пагонів. Ріст внутрішніх паренхімних тканин сильніше активується збільшенням кислотності за рахунок CO_2 . Посилення росту під впливом низьких значень рН (у межах 3-5) називається *ефектом кислого росту*. Він діє лише протягом 1–3-х годин і не підтримується синтезом білків.

У кінці росту розтягуванням збільшується лігніфікація клітинних стінок, накопичуються інгібітори фенольної природи й абсцизова кислота, зростає активність пероксидази й оксидази ІОК, зменшується вміст ауксинів, формується вторинна клітинна стінка. Все це призводить до гальмування й зупинки подовження клітин. Протягом усієї фази розтягування обсяг клітини зростає в 20-50 і навіть у 100 разів. Таким чином, ріст розтягуванням складається з таких етапів: розриву зв'язків між компонентами клітинної стінки і збільшення її пластичності; надходження води до вакуолі, яка росте і тисне на стінки, викликаючи розтягування й збільшення об'єму клітини; закріплення збільшеного об'єму шляхом залучення нових компонентів до структури оновленої клітинної стінки.

На всіх етапах росту клітин розтягуванням відбувається самозбирання різних структур (при організації й запуску генетичного апарату "розтягування", механізму дії ауксину; ферментних систем синтезу целюлози, геміцелюлози, білків (екстенсин), збільшення плазмалемі).

Диференціація клітин

Диференціація клітин – це поява якісних відмінностей між ними, пов'язаних із їхньою спеціалізацією. Спеціалізація клітин забезпечується біохімічними і структурними особливостями, які дозволяють клітині виконувати певні фізіологічні чи інші функції, необхідні для життєдіяльності рослини.

Деякі клітини диференціюються дуже рано, вже в апікальній меристемі, наприклад, клітини епідермісу. Більшість інших клітин меристем зовні мало відрізняються одна від одної. Але їхня майбутня спеціалізація часто детермінується уже в зоні поділу (про що свідчать дані імунохімічного аналізу).

В основі якісних відмінностей між клітинами лежать процеси диференціюючої активності генів. Кожна вегетативна клітина рослинного організму у своєму геномі містить повну інформацію про розвиток цілого організму і в певних умовах може сформувати цілу рослину (властивість *тотіпотентності*). Та, перебуваючи у складі організму, ця клітина буде реалізовувати лише частину своєї генетичної інформації. Сигналами (ефекторами) для експресії тої чи іншої генетичної програми служать певні визначені поєднання фітогормонів, метаболітів і фізико-хімічних факторів.

Із закінченням процесу диференціювання клітина вступає в етап своєї зрілості і починає виконувати ті функції, які закладені в її організації.

Старіння і смерть клітини

Старіння та відмирання – завершальні етапи онтогенезу диференційованих, зрілих клітин. Найкраще ці явища вивчені на старіючих листках.

Для старіючих клітин характерно послаблення синтетичних процесів і посилення гідролітичних. Знижується вміст РНК, білків, зростає активність гідролаз, пероксидаз, збільшується окиснення ліпідів мембран, знижується напівпроникність мембран, утворюються автофагічні вакуолі, руйнуються хлорофіл і хлоропласти, дисоціюють ЕР і АГ, розпадаються мітохондрії, ядра. Старіння стає незворотним із моменту руйнування тонопласту і виходу його вмісту до цитоплазми.

Для пояснення механізму старіння існують 2 групи гіпотез.

1. Перша група гіпотез пов'язує перехід клітин до старіння і відмирання із нагромадженням пошкоджень у генетичному апараті, у мембранах та інших структурах, із збільшенням концентрації токсичних речовин у клітині.

2. Прихильники другої групи гіпотез дотримуються думки про існування і запуск генетичної програми старіння як останнього етапу онтогенезу рослинної клітини.

Одна і друга гіпотези мають досить переконливі обґрунтування.

Причину старіння клітини можна краще зрозуміти, виходячи з фізіології цілої рослини. Зменшення надходження до клітини деяких фітогормонів (ауксинів, цитокінінів, гіберелнів) і поживних речовин різко прискорює процеси старіння. Ці гормони активують синтез білків, РНК, відновлюють структури хлоропластів, "омолоджують" клітини. Навпаки, етилен і АБК прискорюють процеси старіння.

Одна з ознак старіння клітини – зсув величини рН у кислотну сторону. Це негативно відображається на фізико-хімічному стані білків і активує кислі

гідролази. Ауксин, активуючи роботу H^+ -помпи, захищає цитоплазму від закислення, а органоїди – від деградації.

Послаблення H^+ -помпи, втрата мембранами властивості напівпроникності спричинює ліквідацію мембранного потенціалу та нездатність поглинати й утримувати речовини. З цього моменту клітина перестає бути живою і лізує.

РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

“Найістотніша ознака рослини полягає в тому, що вона росте: на це вказує сама її назва”.
Тімірязев К.

Онтогенез (істота+походження) – індивідуальний розвиток організму від зиготи (або вегетативного зачатка) до природної смерті.

У ході онтогенезу реалізується спадкова інформація організму (генотип) у конкретних умовах оточуючого середовища, в результаті чого формується фенотип – сукупність усіх ознак і властивостей індивідуального організму.

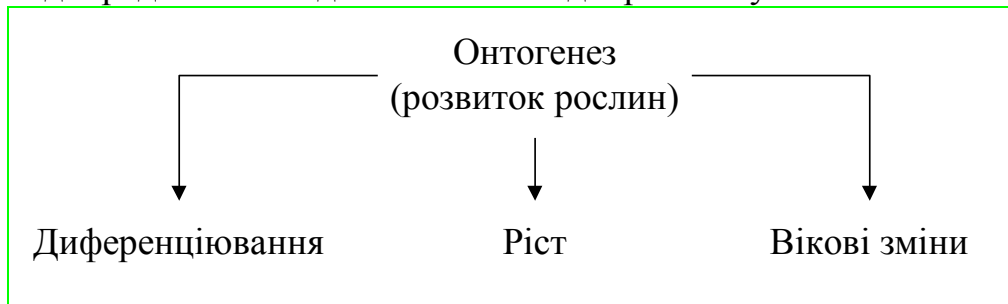
Розвиток – це якісні зміни в структурі і функціональній активності рослин та їх частин у процесі онтогенезу.

Поява якісних відмінностей між клітинами, тканинами й органами отримала назву **диференціювання**. Процес диференціювання ще трактують як спеціалізацію клітин, пристосування клітин і тканин у ході онтогенезу до виконання певних функцій.

Поняття “розвиток” охоплює також і вікові зміни.

Ріст – незворотне збільшення розмірів і маси клітин, органу чи всього організму, що пов’язано з новоутворенням елементів їх структур. Поняття “ріст” відображає кількісні зміни, які супроводжують розвиток організму чи його частин.

Підпорядкованість даних понять відображено у схемі:



• Етапи онтогенезу вищих рослин

Розвиток вищих рослин поділяють на чотири етапи: 1) ембріональний; 2) ювенільний; 3) репродуктивний; 4) старість.

Ембріональний етап

Ембріональний етап онтогенезу насінневих рослин охоплює розвиток зародка від зиготи до зрілої насінини.

Зигота утворюється в результаті злиття спермію пилкової трубки (чол. гаметофіт) із яйцеклітиною зародкового мішка (жін. гаметофіт). У зародковому мішку відбувається подвійне запліднення, вперше відкрите й описане С. Навашиним. Зародковий мішок знаходиться в нуцелусі, оточеному інтегументом. Нуцелус використовується для живлення зародка, рідше для перетворення в запасну тканину – *перисперм*. Інтегументи виконують захисну функцію і згодом перетворюються в покриви насінини.

Зародки проходять декілька послідовних фаз розвитку. Для більшості дводольних це проембрію, глобулярна, серцевидна, торпедовидна (торпедо) і дозрівання.

Яйцеклітина в зародковому мішку вже полярна: ядро зміщене до халазного полюса, а в мікропілярній половині розміщена велика вакуоля.

Після запліднення зигота зберігає поляризацію яйцеклітини і деякий час (від 2-4 год. до 1-3 діб) знаходиться в латентному стані. В цей час зростає синтез РНК, збільшується об'єм зиготи, починає ділитися триплоїдне ядро, утворюючи ендосперм, із нуцелуса і плаценти надходять ІОК і цитокініни, які необхідні для розвитку ендосперму.

При першому поділі зиготи, що відбувається перпендикулярно до осі її поляризації, дочірня клітина, повернена до мікропіле, значно крупніша і при подальшому поділі утворює однорядну нитку клітин – *суспензор (підвісок)*. Він виконує такі функції:

- подовжуючись, відсуває зародок вглиб тканин ендосперму;
- поглинає речовини з нуцелуса та інтегумента і передає їх зародкові;
- синтезує фітогормони.

Частина клітин суспензора, що межує із зародком, у деяких видів пізніше входить до складу апікальної меристеми та кореневого чохла зародкового корінця. Дві синергіди, які прилягають до яйцеклітини, виконують функцію гаусторії, поглинаючи речовини із нуцелуса. Аналогічну функцію гаусторії здійснюють антиподи, які знаходяться поряд з ендоспермом.

Друга клітина двоклітинного зародка, яка повернена до халазного полюса, двічі ділиться вповздовж осі поляризації, утворюючи *квадрант*. Згодом у більшості дводольних кожна з клітин ділиться впоперек, у результаті чого утворюється *октант*. Чотири дистальні (периферичні) клітини октанта далі сформують сім'ядолі й апекс пагона, а чотири проксимальні – гіпокотиль та базальну частину кореня. Зародок, який складається з однієї, двох, чотирьох і восьми клітин, називають проємбріо.

У міру розвитку зародка зростає концентрація ІОК та цитокінінів. Остання клітина суспензора, яка межує з октантом, стає *гіпофізою* – ініціальною клітиною кореневого полюса і морфологічно виділяється.

Усі 8 клітин проємбріо діляться периклинально (паралельно до поверхні октанта). Ця фаза розвитку називається глобулярною. Зовнішні клітини формують далі *протодерму*, а внутрішні дають початок первинній корі і центральному циліндру. На цій фазі особливо необхідний цитокінін. Він надходить з ендосперму, який відіграє головну роль у розвитку зародка.

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

Привертає увагу чітка хронологічна послідовність диференціації зародка на окремі спеціалізовані ділянки. Це відбувається завдяки наявності кореляційних зв'язків між клітинами різних ділянок. Ускладнення цих взаємовідносин вказує на становлення власної гормональної системи майбутнього організму.

Торпедовидна фаза (торпедо) розвитку зародка пов'язана з поділом клітин переважно впоперек повздовжньої осі та з більш інтенсивним ростом клітин у зачатках сім'ядолей і в зоні гіпокотилу. Чітко виділяються за видовженою по осі формою клітини прокамбію в гіпокотилі. Формується промеристема кореня. Крім ІОК та цитокініну, необхідний гіберелін (для росту гіпокотилу).

У деяких дводольних сім'ядолі й гіпокотиль у процесі росту згинаються й складаються вдвоє. Між сім'ядолями закладається апекс пагона, відбувається розпад суспензора. Якщо сім'ядолі виконують функцію запасання речовин, то вони заповнюють майже весь об'єм дозріваючого насіння і в них на останніх етапах формування зародка відкладаються білки, крохмаль, жири.

Надходження поживних речовин до насінневих зачатків, а потім до дозріваючих насіння і плодів визначається тим, що ці ділянки стають домінуючими центрами: в їхніх тканинах синтезується велика кількість фітогормонів, у результаті чого зростає їх атрагуюча дія.

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

Ювенільний етап

Етап молодості у насінневих рослин починається з проростання насіння або органів вегетативного розмноження і характеризується швидким нагромадженням вегетативної маси.

Рослини в цей період не здатні до статевого розмноження.

Процес проростання насіння ділиться на фази **набухання** (набрякання), **накільчування** (накльовування), **гетеротрофного росту** проростка та переходу до **автотрофного** способу живлення.

Набухання. Поглинання насінням води служить пусковим фактором проростання. Воно відбувається в результаті збільшення проникності насінневих покривів для води і за рахунок гідратації біополімерів у клітинах. Внаслідок цього розвивається онкотичний тиск (тиск набухання) і насінневі покриви розриваються. Набрякання практично не залежить від температури, вмісту O_2 , освітлення.

Накільчування починається, коли вологість насіння сягає величини 40-65%. Воно відбувається шляхом росту розтягуванням самого зародкового кореня або гіпокотилу, в результаті чого кінчик кореня виштовхується із насінини. При цьому у злаків він прориває кореневу піхву – *колеоризу*. Поділ клітин звичайно настає пізніше. Ріст розтягуванням можливий у результаті зменшення АБК при набряканні. Вихід кореня забезпечує закріплення проростаючої насінини в ґрунті та покращує поглинання води.

Гетеротрофний ріст. Услід за коренем починається ріст пагона. Проростаючи у темноті, і корінь, і пагін орієнтуються перш за все за гравітаційним вектором. Ріст осьових частин зародка й проростка підтримується фітогормонами. Причому, у злаків ІОК і цитокініни надходять спочатку до зародка з ендосперму, ГА звільнюються зі зв'язаного стану в зародковій осі, а через декілька годин індукується синтез гіберелінів у щитку. Епітеліальні клітини щитка починають

перетравлювати запасні речовини в ендоспермі. Створюються умови для кислого травлення і для всмоктування поживних речовин епітелієм (симпорт цукрів і амінокислот з іонами H^+ через плазмалему). Клітини епітелію вростають в ендосперм і здійснюють гетеротрофне живлення зародка, що розвивається.

Ріст зародкового корінця супроводжується появою у нього зон поділу, розтягування й диференціації клітин. Корінь сам починає синтезувати цитокиніни і ГА, які спрямовуються до пагона. Пагін подовжується завдяки розтягуванню *гіпокотиля* (дводольні) або *мезокотиля* (злаки). Гіпокотиль сильно згинається, й утворюється гачок, що полегшує його рух у ґрунті. У бруньці дводольних та на верхівці *колеоптиля* (безбарвний піхвовий листок) злаків синтезується ІОК.

Коли етиольований пагін сягає поверхні землі, виникають світлоростова та фотоморфогенетична реакції: ріст гіпокотиля чи мезокотиля різко гальмується, посилюється ріст *епікотиля* (перше справжнє міжвузля) і листків. Вміст етилену у зоні гачка знижується, і гачок випрямляється. Рослина зеленіє й переходить до **фототрофного типу живлення**.

У результаті продовження росту головного, бокових та додаткових коренів і формування пагонів та потовщення стебла рослина до кінця ювенільного періоду нагромаджує значну вегетативну масу.

Тривалість ювенільного періоду у різних рослин неоднакова: від декількох тижнів (однорічні трави) до десятків років (у деревних).

Проростки за багатьма параметрами не подібні до дорослих рослин:

- є відмінності у формі листків (огірки, бавовник) ;
- у внутрішній будові (папороті) ;
- у характері росту (плющ).
- менш потужна верхівкова меристема.

Етап молодості характеризується повною відсутністю цвітіння. Тут яскраво простежується явище *компетенції* (тобто готовність специфічно реагувати на той чи інший індукований вплив). У даному випадку ювенільна рослина не володіє компетенцією до факторів, які викликають закладання органів статевого чи вегетативного розмноження. Це може бути пов'язано з відсутністю в органах-мішенях, на які діють гормони, білків-рецепторів, що беруть участь в індукції генеративного розмноження.

Однак відсутність цвітіння - ще не показник ювенільності, оскільки багато рослин у зрілому стані довго не цвітуть. Для ювенільного росту характерна більша здатність до коренеутворення, що використовується у садівництві.

Ювенільний стан підтримується специфічним співвідношенням гормонів. Перехід від ювенільного типу росту до зрілого найкраще помітний у деревних порід. У бука, наприклад, можливе співіснування усіх фаз розвитку від ювенільності до зрілості.

Етап старості й відмирання

Етап старості та відмирання (сенільний етап) охоплює період від повної зупинки плодоношення до природної смерті організму. Це період прогресуючого ослаблення життєдіяльності. Його тривалість певною мірою визначається загальною тривалістю життя рослин. Вона є різною у рослин різних видів та екологічних груп:

- так, ефемери живуть 2-4 тижні;
- однорічні та дворічні рослини – 1-2 роки;
- деякі багаторічні трави – 10-30 років;
- виноград, тау-сагиз – 100 років;
- дерева (липа, ялина, дуб, секвоя) – більше 1000 років.

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

Для рослин характерні різні типи старіння:

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

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

Гіпотетичні механізми старіння

1) Гіпотеза німецького фізіолога рослин Г. Моліша ґрунтується на тому, що у монокарпічних рослин – одно-, дворічних і деяких багаторічних трав (агава, бамбук, які цвітуть один раз), старіння спостерігається зразу після цвітіння й дозрівання плодів. *Старіння зумовлюється відтоком більшості поживних речовин до репродуктивних органів, які розвиваються, і відмирання настає через виснаження вегетативних частин рослин.* Ця точка зору підтверджується тим, що зрізання квітів затримує старіння.

Проти цієї гіпотези свідчить той факт, що зрізання чоловічих квітів у дводомних рослин також затримує старіння, хоч відтоку поживних речовин немає. Крім того, у деяких рослин старіння індукується певним фотоперіодом. Можливо, старіння виникає при певному співвідношенні фітогормонів, яке настає під дією зовнішніх і/чи внутрішніх факторів.

2) На думку В. Казаряна (1959), *головну роль у процесах старіння відіграє функціональна кореляція між коренями й листками: причиною старіння може бути відставання розвитку кореневої системи.* Під час формування плодів ріст коренів пригнічується через припинення надходження асимілятів. Зменшення активності коренів спричинює порушення мінерального живлення, водного режиму, фотосинтезу і т.д., що знижує загальну життєдіяльність рослин.

Пригнічення росту коренів, чим би воно не зумовлювалося, призводить до зменшення надходження фізіологічно активних речовин і, в першу чергу, цитокінінів до надземних органів та зниження проліферативної активності апікальних меристем пагона, що стає причиною старіння цілого організму. (Проліферація – розростання тканини організму тільки шляхом новоутворення і розмноження клітин.)

3) *Теорія М. Кренке про циклічне старіння та омолодження рослин*. Кожен організм старіє й відмирає. Під старінням Кренке розуміє тривалий процес, який починається із запліднення яйцеклітини. Перехід організму від ембріонального етапу до молодого, потім до дорослого – усе це поступові процеси, пов'язані зі старінням. Процес старіння циклічний. Він пов'язаний з омолодженням – це новоутворення й розвиток молодих органів, у результаті чого кожна частина рослини характеризується власним та загальним віком.

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

• **Диференціація і ріст рослин**

Рослини, на відміну від тварин, протягом усього життя ростуть, утворюючи нові тканини і органи, які закладаються в ембріональних зонах, – **меристемах**.

Існування меристем підтримується *ініціальними клітинами (ініціалами)*, які здатні до поділу необмежено довгий час. **Апікальні меристеми** знаходяться на кінцях пагонів і кореня. **Латеральні меристеми** – уздовж пагона й кореня. До них належать **первинні** латеральні меристеми – *прокамбій і перицикл* та **вторинні** – *камбій і фелоген*. В основі молодих міжвузль і листків функціонують **інтеркалярні (вставні) меристеми**.

Після закладання тканин і органів у меристемах їх ріст відбувається завдяки поділу і подальшому розтягуванню клітин. Форма й розмір органів та рослин у цілому визначаються кількістю й локалізацією клітин, що діляться й розтягуються, а також інтенсивністю та орієнтацією їх поділу. В процесі росту рослинні клітини, які оточені клітинними стінками і зв'язані плазмодесмами, не переміщуються один відносно одного (на відміну від тваринних).

Таким чином, **морфогенез** рослинного організму складається з низки перетворень, що відбуваються на різних рівнях організації. Сюди входять процеси закладання, росту і розвитку клітин (*цитогенез*), тканин (*гістогенез*) і органів (*органогенез*), які генетично запрограмовані й скоординовані між собою. Апікальні меристеми виступають при цьому як твірні тканини і головні координуючі центри.

Морфогенез пагона

Головні частини пагона – стебло, листки, квітки – закладаються в апікальній меристемі пагона, яка є похідною ембріональної тканини дистального кінця зародка.

Апекс пагона. Апекс (конус наростання) вегетуючого пагона квіткової рослини складається з меристематичних клітин, які за розміром, частотою й напрямком поділу, за особливостями метаболізму можуть бути розподілені на декілька зон: *туніку і корпус*, який складається з *центральної, периферійної і стрижневої меристеми*.

Туніка (або мантия) – це один, два чи більше шарів клітин, які покривають апекс зовні. Клітини туніки діляться переважно антиклинально (площина поділу перпендикулярна поверхні апекса). Із зовнішнього шару туніки утворюється

епідерміс. Усі інші клітини, що лежать під тунікою, входять до складу **корпусу**, у якому виділяють зони *центральної, периферійної і стрижневої* меристеми.

Дистальна група клітин туніки і *центральна* зона корпусу виконують функцію ініціалей. Клітини цих ділянок відносно крупні і діляться рідко.

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

Клітини усіх зон апекса мають крупні ядра, густу цитоплазму і не містять вакуолей. Лише *стрижнева* зона складається з вакуолізованих клітин із відносно низьким вмістом РНК. Клітини цієї зони діляться антиклинально і дають початок повздовжнім рядам клітин первинної кори й серцевини стебла. Межі між зонами досить умовні.

Конус наростання пагона, володіючи високою здатністю до саморозвитку, потребує надходження поживних речовин і фітогормонів.

Ріст і розвиток листка

Листок у процесі формування проходить 4 фази:

1) утворення примордію; 2) формування осі листка (черешка) ; 3) закладання пластинки листка за рахунок бокової меристеми; 4) ріст пластинки розтягуванням.

Кожен листовий примордій утворюється у вигляді горбика в периферичній меристемі апекса пагона завдяки локальному периклинальному поділу клітин (площина поділу паралельна поверхні апекса). У багатьох видів периклинальний поділ у зоні закладання примордія відбувається і в туніці. Примордій бічної (пазушної) бруньки з'являється дещо пізніше. Згодом у ньому формується апікальна меристема, гомологічна апексу головного пагона.

Період часу між закладанням двох листових зачатків називається пластохроном. Тривалість його залежить від виду та умов і коливається від декількох годин до декількох діб. Примордії листків утворюються на апексі у строго заданій послідовності, визначаючи розміщення листків на зрілому пагоні, або філотаксис. У рослин поширений спіральний філотаксис. Кут між сусідніми примордіями має значення приблизно $137,5^\circ$. При такому куті в ідеальному випадку ні один листок не затінює інших.

Згідно з "теорією відштовхування" (Ю. Шоуте, 1913), коли детермінується центр листового примордія, в ньому продукуються інгібітори утворення нових центрів на невеликій відстані від нього. Відповідно новий примордій розвивається ззовні інгібіторних полів сусідів.

Зачатки листків впливають на тканини, що лежать нижче, індукуючи диференціацію провідних пучків. Ця дія зумовлена надходженням ауксину, який синтезується в примордіях.

Верхівкові клітини конуса листового примордія інтенсивно діляться, перетворюючи горбик у пальцеподібний виступ (довжиною 1 мм). Цей виступ складається в основному із клітин майбутньої середньої жилки та черешка листка. На краях зони середньої жилки починає функціонувати маргінальна (крайова) меристема, яка дає початок листовій пластинці. Одночасно припиняється верхівковий ріст листка.

Ініціальні клітини маргінальної меристеми і клітини самої меристеми діляться, головним чином, антиклинально, що сприяє збільшенню площі листової пластинки. Поверхневі ініціальні маргінальні клітини утворюють епідерміс, а субмаргінальні – внутрішні тканини листка.

Після 8-9 циклів поділу клітини маргінальної меристеми переходять до розтягування. Епідермальні клітини закінчують поділ першими, але найдовше ростуть розтягуванням. Клітини губчастої паренхіми закінчують поділ і ріст раніше від інших клітин. Поділ і розтягування палісадної (стовпчастої) паренхіми та розтягування епідермісу призводить до того, що клітини губчастої паренхіми розсуваються, утворюючи великі міжклітинники. Поділ та ріст палісадних клітин зупиняється трохи швидше, ніж закінчується розтягування епідермісу. Тому і палісадні клітини дещо відриваються одна від одної, утворюючи невеликі міжклітинники.

При рості листка однодольних зона поділу на апексі листового горбика поширюється по боках й охоплює увесь обвід стебла. Серповидний (злаки) чи кільцевий (осокові) меристематичний валик дає початок листові, що росте вгору. До формування валика горбик росте верхівкою, як у дводольних. Листкова пластинка продовжується шляхом інтеркалярного росту, який триваліший в основі пластинки.

На ріст листків впливають якість та інтенсивність світла. Синьо-фіолетове світло гальмує ріст міжвузля і сприяє росту листків. Інтенсивне освітлення позитивно діє на ріст палісадної паренхіми.

Гормональна регуляція росту листка вивчена недостатньо. На пізніх етапах необхідні різні кількості ауксину, цитокініну, гібереліну. Ріст листків обмежений.

Ріст і розвиток стебла

Стрижнева меристема апексу і прокамбій формують основні тканини стебла. Утворення прокамбію індукується примордіями листків, які ростуть і розвиваються. Виходячи з меристематичної зони, клітини починають розтягуватися, що спричинює швидке подовження пагона. Зона розтягування сягає декількох сантиметрів.

Ріст розтягуванням активується гібереліном і ауксином.

Стебло у дводольних потовщується за рахунок діяльності камбію, який активується ІОК з верхівки пагона і також завдяки корковому камбію – фелогену, який утворюється з різних зовнішніх шарів стебла.

Ріст бокових бруньок контролюється верхівковою брунькою пагона та листками, в пазухах яких знаходяться бокові бруньки.

Морфогенез кореня

У вищих рослин апікальна меристема кореня має порівняно просту будову. Це зона довжиною 1-2 мм. В ній не утворюються бокові органи, як у верхівковій меристемі пагона. Коренева меристема формує тканини кореня і кореневого чохла.

Крім клітин, які інтенсивно діляться, в меристемі кореня знаходиться група клітин, для яких характерний низький рівень синтезу ДНК і дуже повільний поділ. Вони знаходяться між кореневим чохлаком і активною меристематичною

зоною. Ця група клітин називається “центром спокою”. Вважають, що він є промеристемою, яка відновлює численність спеціалізованих ініціальних клітин при їх природному зношуванні чи пошкодженні. У цьому значенні функції клітин “центру спокою” подібні до аналогічної центральної зони апекса пагона.

Одна група ініціальних клітин дистального кінця апекса продукує клітини ризодерми і кореневого чохла. Друга ініціаль пов’язана з утворенням клітин первинної кори. Третя відповідає за підтримку меристематичної діяльності клітин, що диференціюють у клітини та тканини провідного пучка. В корені можна побачити утворення рядів спеціалізованих клітин від клітин-ініціалей.

Таким чином, в апікальних меристемах продовжується тканино- і органоутворююча діяльність, яка почалася ще при формуванні зародка.

Корелятивний ріст

Ростові кореляції – це залежність росту і розвитку одних органів або частин від інших.

Найпростіший тип кореляції пов’язаний з живленням. Гетеротрофні частини (корінь) залежать у своєму розвитку від пагона. У свою чергу розвиток пагона залежить від кореня. Пов’язані з живленням кореляції спостерігаються у випадку пригнічення вегетативного росту при плодоношенні, що пояснюється відтоком поживних речовин у насіння і плоди.

Та у багатьох випадках головну роль відіграють не стільки трофічні, скільки *гормональні взаємодії* між частинами рослини. Приклад гормональної регуляції – **апикальне домінування**. Це корелятивне пригнічення верхівкою пагона чи кореня розвитку бокових бруньок чи коренів.

Апикальна брунька пагона звичайно росте значно енергійніше, ніж бокові бруньки, що лежать нижче. Хоч здавалося б, що бокові бруньки знаходяться у кращому положенні щодо органічного живлення. Апикальне домінування знижується в міру старіння і може повністю зникнути, зокрема, коли апікальна меристема утворює квітку.

З’ясовано, що **ІОК**, нанесена на декапітовану верхівку, затримує утворення провідних елементів, що з’єднують бокові бруньки з центральною провідною системою. Декапітація цей процес стимулює.

Також показано, що нанесення кінетину на бруньку в стані спокою ініціює початкові етапи її розвитку. При цьому подальший розвиток бруньки можливий при постійному постачанні її кінетином та деякий час – ауксином.

Роль ауксину в апікальній бруньці полягає в створенні потужного атрагуючого центру, в результаті чого не лише поживні речовини, але й цитокінін, синтезований у коренях, надходить переважно до апікальної бруньки. При втраті апікальної бруньки цитокінін надходить до бокових бруньок і посилює в них клітинний поділ. Листкові зачатки в процесі формування починають синтезувати ауксин, необхідний для подальшого стабільного розвитку бокових пагонів.

Верхівкова брунька впливає також на ріст клітин у зонах розтягування пагона й кореня, індукує формування провідних пучків. Орієнтація листків, бокових пагонів і коренів також залежить від функціональної активності верхівки. Усі ці ефекти верхівки можна відтворити обробкою різних частин рослини ауксином. Таким чином, **ІОК** – головний гормон верхівки пагона – домінуючого центру.

Коли домінуючими центрами стають інші частини рослини, то й вони впливають на оточуючі тканини. Наприклад, насіння, що розвивається, активує ріст зав'язі та утворення плоду завдяки виділенню ауксину.

Кінчик кореня – це також домінуючий центр із атрагуючими та сенсорними властивостями. Він є активною меристематичною тканиноутворювальною зоною. Подовження клітин у зоні розтягування, закладка провідних пучків, утворення бокових коренів контролюються кінчиком кореня. Більше того, від діяльності кінчика кореня залежать індукція розвитку стеблових апексів, ріст і функціональна активність листків тощо.

Деякі з цих явищ, що перебувають під контролем кінчика кореня, можна відтворити за допомогою обробки **цитокініном**. Цитокінін контролює утворення примордіїв листків, їх ріст і трофіку, разом з ІОК необхідний для формування провідних пучків. У кореновому чохлаку утворюється АБК, що також впливає на ріст і розвиток різних частин рослин.

Гормональна взаємодія домінуючих центрів пагона (ІОК) і кореня (цитокініни) служить, очевидно, важливим ендогенним механізмом регуляції ростом і морфогенезом у цілій рослині. До цього додається взаємодія домінуючих центрів із листяками, які виробляють **гібереліни** та **АБК**. ***Виникнення градієнтів кількості і певного співвідношення фітогормонів разом із появою чи зникненням компетентності різних тканин до конкретних фітогормонів є основою для просторової організації росту і морфогенезу.***

Ростові кореляції широко використовуються в практиці рослинництва для отримання великої кількості господарсько корисної продукції: пасинкування; пікірування; верхівкування.

Періодичність росту

Процесам росту властива періодичність. У рослин найпоширеніші циркадні ритми з періодом близько доби – мітотична активність меристем (~20 год.), швидкість росту (~24 год.), ритми фотосинтезу і дихання, транспорту речовин, відкривання квітів і т. д. Ці ритми тісно пов'язані з добовими коливаннями освітлення, температури та іншими факторами середовища. Але при цьому вже існуюча періодичність фізіологічних процесів деякий час зберігається у рослин і при зміні умов середовища, тому ці ритми називаються *ендогенними*. Завдяки цим ритмам живі організми добре пристосовані до тих умов, в яких живуть, і мало залежать від випадкових погодних флуктуацій.

Крім добової, існує ще сезонна періодичність (наприклад, річні кільця у деревних рослин).

Для росту рослин на всіх етапах онтогенезу характерний період спокою. Існує спокій на *етапі ембріонального* розвитку рослин (спокій зиготи й насіння) та *спокій пагонів*, що знаходяться на різних фазах вегетативного розвитку.

Розрізняють ***вимушений спокій***, причиною якого є фактори зовнішнього середовища, та ***фізіологічний спокій***, під яким розуміється затримка проростання через особливості зародка чи оточуючих його тканин (особливий фізіологічний стан зародка, його морфологічна недорозвиненість).

Стан спокою регулюється балансом фітогормонів – ІОК, цитокінінами, гіберелінами, АБК. У деяких випадках пригнічення росту зародків пов'язано із надоптимальним вмістом АБК та ІОК; а вихід із стану спокою – із зниженням концентрації цих гормонів з одночасним збільшенням активності гіберелінів і цитокінінів.

Спокій бруньок та пагонів більше, ніж спокій насіння, визначається кліматичними умовами. Він є пристосуванням для перенесення несприятливих кліматичних умов. У деревних рослин на зиму апекси пагона перестають активно рости і покриваються бруньковими лусками. У такому стані спокою рослини значно морозостійкіші, ніж у стані активного росту. Для цієї ж мети служать цибулини, бульби, кореневища. Ці органи можуть адаптуватися також до перегріву й посухи. Весь період спокою бруньки можна розподілити на три фази:

- літній спокій (передспокій) ;
- глибокий зимовий спокій;
- період постспокою.

У більшості видів середньої смуги стан спокою контролюється фотоперіодичною діяльністю. Довгий день прискорює вегетативний ріст, а короткий – призводить до зупинки росту і формування сплячих бруньок. Однак не всі рослини реагують на зміну тривалості дня, а вихід із стану спокою контролюється не лише цим фактором. Для багатьох рослин вихід бруньок із спокою можливий лише після тривалого впливу низьких температур або в результаті короткої дії високих температур (теплові ванни, +30-40°C).

Порівнюючи спокій бруньок та насіння, виявляємо подібність, особливо при розгляді гормонального контролю спокою.

Спокій різних органів переривається за допомогою одних і тих же гормонів (гібереліни, цитокініни, етилен). При переході до стану спокою рівень ендогенних гіберелінів та цитокінінів знижується. Речовиною, що індукує спокій, є АБК.

Однак механізм дії фітогормонів у явищах спокою до кінця не вивчений.

• Регенерація у рослин

Регенерація – це відновлення організмом пошкодженої чи втраченої частини тіла. Здатність до регенерації досить поширена у рослинному світі від нижчих до вищих таксонів. У разі досягнення організмом певних розмірів ріст не припиняється. Замість втрачених клітин і тканин в результаті, наприклад, старіння чи поранення постійно стимулюється поділ і диференціювання нових клітин, що відновлює ушкоджені частини.

Регенерація – це процес відновлення організмом втрачених або ушкоджених клітин, тканин і органів, а також цілісного організму з його частин.

Наприклад, із черешка листка традесканції можна виростити всю рослину. Дуже велика різноманітність форм регенерації. Це зумовлено такими причинами. По-перше, регенерація – один із головних неспецифічних способів захисту рослин, що ведуть прикріплений спосіб життя, від усякого роду пошкоджень. По-друге, багато форм регенерації успішно використовуються рослинами як спосіб

вегетативного розмноження. Здатність рослин до регенерації лежить в основі технології мікроклонального розмноження рослин.

У разі поранення рослини регенерація відбувається за рахунок меристем, а за їхньої відсутності клітини спеціалізованих тканин у зоні механічного ушкодження дедиференціюються і набувають здатності до поділу. Прилягаючи до рани клітини розпочинають поділ периклинально, відокремлюючи нові клітини в напрямку до рани. Потім на поверхні поранення формується *фелоген*, який утворює захисну тканину – *перидерму*. Рани заживляються також *калусною* тканиною.

Калус – це клітини паренхіми, що зазнають невпорядкованого поділу.

Індукція гістогенезу, органогенезу, а потім і соматичного ембріогенезу визначається співвідношенням фітогормонів, і, можливо, специфічними взаємодіями між клітинами.

Якщо цілісний організм роз'єднати за його зростаючою дезінтеграцією, а саме: рослина → її частина → орган → тканина → клітина, то відповідно зростає регенераційна активність, тобто здатність відновити ціле — тотипотентність рослинної клітини.

Наприклад, процес регенерації протопласта розпочинається вже через кілька годин після його виділення відновленням клітинної оболонки. У разі створення відповідних умов легко одержати *in vitro* калуси багатьох спеціалізованих диференційованих клітин — апексів стебла, гаметофіту спорових і голонасінних, листка, зав'язі, ендосперму, пилку. Проте досить важко одержати калусну тканину з яйцеклітини та зародкового мішка.

Тканини і органи можуть регенерувати також шляхом дедиференціювання клітин без утворення калусу. В ушкодженому стеблі провідна тканина регенерується з паренхімних клітин індукцією відповідних генетичних програм, причому індуктором для утворення ксилеми є полярне транспортування ауксинів, а для формування флоєми – наявність ІОК, цитокінінів та сахарози.

Діяльність апікальних і латеральних меристем — один із шляхів відновлення втрачених частин у рослин.

Органогенез можливий також із зародків, що перебувають в стані спокою, коли зникає домінуюча функція апікальної бруньки. Пагони утворюються з адвентивних зародків за рахунок латентних меристем. Живці більшості рослин здатні вкорінюватися, причому додаткові корінці утворюються з клітин таких тканин, як камбій, фелоген, перицикл, серцевинні промені.

Здатність соматичних клітин рослин до регенерації цілого організму — основа використання культури ізолюваних клітин в прикладних аспектах. Наприклад, для одержання великих популяцій рослин з однієї генетичної лінії гаплоїдів, виділення клонів клітин зі зміненим метаболізмом, стійкістю до несприятливих умов, хвороб, шкідників, а також для мікроклонального розмноження.

Способи регенерації у рослин

На даний час не існує загальноприйнятої класифікації форм регенерації у рослин та термінології.

Розглянемо класифікацію, виходячи з **механізмів** регенерації.

I. Фізіологічна регенерація – відновлення частин при їх природному зношуванні (у рослин – відновлення частин кореневого чохла, елементів ксилеми, кори; у тварин – відновлення епітелію, слизової тощо).

II. Травматична (репаративна) регенерація:

1. регенерація, зумовлена дедиференціюванням клітин:

- а) заживання ран – тканини рани дедиференціюють, їх клітини починають периклинально ділитися, утворюючи фелоген, який перетворюється в корковий шар. Деколи рана заростає калусом;
- б) органогенез, пов'язаний з утворенням калуса – клітини рани, дедиференціювавшись, переходять до неорганізованого поділу, утворюючи калус (пухкі паренхімні клітини). За певних умов окремі клітини можуть дати початок адвентивним (не з ембріональних клітин) органам: кореню, пагону;
- в) соматичний ембріогенез – на поверхні пошкодження утворюється калус. Із окремих клітин калуса формуються соматичні зародки (ембріоїди), які за певних умов розвиваються в цілий організм (із епідермальних клітин листків бегонії на ділянці переріаних жилок утворюються нові рослини);
- г) відновлення частини без утворення калуса – формування адвентивних пагонів із окремих епідермальних клітин на деякій відстані від пошкодження, відновлення флоєми чи ксилеми обхідним шляхом.

2. Регенерація на рівні меристем:

- а) відновлення апікальних меристем – при повздовжньому розсіканні конуса наростання із кожної половинки можуть регенерувати окремі апекси, як і при незначному видаленні дистального кінця (не більше 80 мкм). У молодих листків папороті відбувається відновлення зрізаної меристематичної верхівки;
- б) органогенез із попередніх зачатків – відростання бокових пагонів при видаленні апікальної бруньки; відростання бокових коренів при пошкодженні дистальної частини кореневої системи – ліквідується гальмівна дія цитокініну;
- в) органогенез із новоутворених адвентивних зачатків. Стеблові живці рослини утворюють корені завдяки активації периклинального поділу в камбії чи перициклі. Індукція поділу пов'язана з дією ІОК, яка, рухаючись базипетально, нагромаджується в нижній частині живця.

Таким чином, *рослини можуть відновлювати як наземну, так і підземну частини, використовуючи різні механізми регенерації чи їхні комбінації навіть при повній втраті частин.*

Розглянуті різноманітні типи регенерації забезпечують рослинному організмові високий ступінь надійності у разі зміни умов вирощування.

Явище регенерації становить як теоретичний, так і практичний інтерес. У теоретичному аспекті регенерація, тобто повторний розвиток тканин, органів або цілого організму, є чудовою моделлю для вивчення механізмів гістогенезу і морфогенезу. В практичному плані різноманітні прийоми, засновані на принципах регенерації, широко використовують у рослинництві, зокрема в процесі розмноження плодівих та інших культур укоріненням живців, і особливо – у разі клонального мікророзмноження (розмноження генетично ідентичних рослин у культурі клітин і тканин). Під час мікророзмноження значно скорочуються площі для вирощування рослин, а культура тканин підтримується впродовж всього року. Клональне мікророзмноження прискорює селекційний процес, дає змогу оздоровляти цінні

сорти, звільняючи їх від патогенних мікроорганізмів і вірусів, створювати кріобанки культур з цінними генетичними властивостями.

• Механізми морфогенезу

З'ясування принципів, що лежать в основі утворення специфічної форми кожного організму, – найважча і недостатньо досліджена проблема біології. Для її вирішення необхідно зрозуміти, яким чином клітини і тканини впливають одні на одних у процесі онтогенезу.

У рослинному організмі постійно взаємодіють між собою міжклітинні та внутрішньоклітинні механізми регуляції.

Для процесів ембріогенезу та регенерації дуже важлива **послідовна індукція певних генетичних програм і морфофізіологічна орієнтація в просторі**. Запуск генетичних програм здійснюється специфічними хімічними і фізико-хімічними факторами, *а орієнтація в просторі створюється поляризацією, в основі якої лежать мембранні процеси*. Клітини постійно отримують сигнали із зовнішнього і внутрішнього середовищ (тестують своє розташування й оточення). У відповідності з цим коректується їх функціональна активність, зчитування генетичної інформації й вектори поляризації. Таке коректування отримало назву “ефекту оточення”, або “ефекту розташування”.

Запуск генетичних програм

Серед рослин є прекрасні об'єкти для вивчення генетичних аспектів формоутворення, зокрема, морська одноклітинна водорість ацетабулярія (порядок сифонові). Її клітини складаються з ризоїдної основи з ядром, стебла та спороутворювальної шапки. Досліди на цій водорості показали, що у клітинному ядрі утворюються специфічні для кожного виду довгоживучі морфогенетичні інформаційні РНК, які надходять до стебельця і “керують” морфогенезом шапки через синтез специфічних білків. Таким чином, стебельце й основа окремо один від одного можуть визначати форму шапки, що є видовою ознакою.

У багатьох рослин механізми внутрішньоклітинної генної регуляції аналогічні. В залежності від того, яка сукупність (поєднання) генів у даній клітині активна (експресує), відбувається розвиток (диференціація) цієї клітини в тому чи іншому напрямку. Від напрямку диференціації клітини надалі буде залежати вид її функціональної активності. Таким чином, комбінація активних генів визначає напрямок диференціювання і особливості функціонування кожної окремої клітини.

Однак запуск чи виключення (відкривання чи закривання) генетичних програм у кожній клітині організму залежить і від надходження сигналів з інших клітин, тканин та органів, а також від умов навколишнього середовища. Механізми реалізації цих процесів складні і різноманітні.

При вивченні фізіолого-біохімічних основ морфогенезу у вищих рослин використовують метод **культури тканин**. Даний метод дозволяє вивчити дію трофічних і гормональних факторів на процеси морфогенезу. Це є можливим у результаті **тотипотентності** рослинних клітин.

Розглянемо дію фітогормонів на процеси диференціації калуса із серцевини стебла тютюну, який росте на повному поживному середовищі з добавками різних концентрацій ІОК та кінетину (таблиця 12.1).

Таблиця 12.1

Концентрація, мг/л	ІОК	Кінетин	Варіанти	Результат:
	0,5-2	0	(1)	у паренхімних клітин викликає лише ріст розтягуванням
	0,5-2,0	0,02-1	(2)	індукує поділ клітин і утворює пухку калусну тканину
	2,0	0,02	(3)	з калусної тканини індукується утворення коренів
	2,0	0,5-1	(4)	коренеутворення пригнічується, зате закладаються і ростуть стеблові бруньки
	2,0	5,0	(5)	ріст калуса і процеси новоутворення пригнічені
	0	0,02-1	(6)	видимого впливу немає.

Дослідження показали, що переважання ауксину (3) необхідне для запуску генетичної програми коренеутворення, а високий вміст цитокініну (4) при наявності ІОК індукує активність генів, що відповідають за програму пагоноутворення. Інше специфічне поєднання фітогормонів, трофічних факторів та фізико-хімічних умов індукують інші генетичні програми. Це відбувається лише тоді, коли клітини компетентні (чутливі) до дії сигналів (ефекторів).

Індукція поляризації у рослин

Важливою умовою формоутворення в процесі розвитку організму є поляризація біологічних структур.

*Під **поляризацією** розуміють специфічну орієнтацію процесів і структур у просторі, що призводить до появи морфофізіологічних градієнтів.*

При цьому фізіолого-біохімічні та анатомо-морфологічні відмінності змінюються у певному напрямі, внаслідок чого протилежні частини рослинного організму відрізняються. Полярність визначає розміщення осей, які зумовлюють форму клітин, органів і цілого організму. В результаті чого формується характерна для рослин біполярна структура (утворюється головна вісь: пагін-корінь).

Полярність – це фізіологічна нерівноцінність протилежних полюсів (верхівка/основа) певної клітини, органа або цілої рослини.

У фізіологічному плані полярність виявляється, зокрема, у процесах регенерації. Так, у стеблових та кореневих живців, незалежно від їх розміщення в просторі, пагони розвиваються з морфологічно апікального, а корені – з базального кінців. Це пояснюється тим, що ІОК, переміщуючись полярно, скупчується в

морфологічно нижньому кінці живця, індукуючи запуск генетичної програми коренеутворення.

Властивість полярності мають і окремі клітини. В ізольованих клітин зел. нитчастої водорості *Cladophora* ризоїди утворюються з морфологічно нижнього кінця клітини, а талом – із верхнього.

Часто індукторами поляризації біологічних об'єктів є різні фактори навколишнього середовища. Наприклад, у спор хвощів та папоротей полярність виникає лише в умовах одностороннього освітлення. При поділі з освітленої сторони формується заросток, а із затіненої – ризоїд.

Механізм поляризації детально вивчений у яйцеклітини бурої морської водорості *Fukus*. До запліднення яйцеклітина фукусу не має оболонки, а ядро знаходиться в центрі. Після запліднення клітина опускається на дно, покривається оболонкою і на її нижній поверхні починає формуватися ризоїдний виступ. Перший поділ відбувається перпендикулярно до утвореної осі. Верхня клітина дає початок більшій частині талому, нижня – невеликій частині талому і ризоїду. В темноті ризоїди ростуть у різних напрямках, а при освітленні – із затіненої сторони. Дія слабкого електричного поля також викликає поляризацію яйцеклітин, причому виступ ризоїда з'являється з боку анода. Локальна дія ауксину чи односторонній вхід Ca^{2+} індукують утворення ризоїду на місці подразнення. Ці зовнішні впливи зумовлюють виникнення локальних електричних токів, тобто – поляризацію.

Кальцій індукує секреторну активність яйцеклітини і локальне виділення полісахаридів клітинної стінки, що сприяє появі ризоїдного виступу. Навіть у ядрі утворюються пальцеподібні вирости оболонки в сторону майбутнього ризоїда, і в цій же ділянці цитоплазми концентруються мітохондрії й рибосоми.

Ауксин – ... (дати пояснення самостійно).

При дії електричного поля на яйцеклітину в її плазмалемі відбувається електрофоретичне переміщення ліпопротеїнових компонентів із позитивним чи негативним зарядом. Ці компоненти (іонні канали, насоси, ферменти) закріплюються на полюсах клітин із допомогою мікрофіламентів і мікротрубочок цитоскелету, що незворотно фіксує виникаючу первинну поляризацію і визначає головну вісь тіла рослини.

При подальшому поділі яйцеклітини (площина поділу перпендикулярна осі поляризації) ядра дочірніх клітин потрапляють у зовсім різні умови, які виникли в поляризованій цитоплазмі. У результаті в ядрах запускається неідентична генетична інформація і, таким чином, відбувається диференціація клітин.

Отже полярність рослин визначається полярністю заплідненої яйцеклітини, з якої розвивається новий організм. Під час клітинного поділу дочірні клітини сприймають полярність материнської. Це явище і забезпечує специфічну орієнтацію процесів і структур у просторі, що зумовлюють специфічну диференціацію клітин, яка зреалізовується в утворенні полярного зародка. У зародку вищих рослин формуються два зародкові органи – пагін із зародковою брунькою та корінь. Провідна функція у створенні процесів полярності належить фітогормонам.

Напрямок поляризації клітин постійно змінюється в процесі ембріогенезу, при утворенні примордіїв в апексі, у процесі закладки тканин листка, зачатків коренів у перициклі тощо.

При цьому кожна поляризована меристематична клітина може ділитися на дві нерівні (диференційний поділ) або на дві рівні (відтворювальний поділ) дочірні клітини. У другому випадку тканина росте за рахунок збільшення кількості однорідних клітин.

На формування фізіологічної полярності клітин впливають: полярні потоки іонів кальцію, градієнт біоелектричних потенціалів, базипетальний потік ауксину, особливості функціонування цитоскелету. Первинну інформацію щодо вектора поляризації формують іони кальцію. Індукція морфогенезу залежить від величини іонних градієнтів Ca^{2+} , які створюють електричну вісь полярності та впливають на розподіл у тканинах фітогормонів. У результаті цього в клітині формуються градієнти Са-зв'язуючих та Са-залежних білків, які з участю відповідних елементів цитоскелета завершують структурну поляризацію клітини.

Поляризація клітин у багатоклітинному організмі зумовлюється різноманітними чинниками: фізико-хімічними градієнтами (осмотичний тиск, рН, концентрація кисню, CO_2), гормональними, електричними і трофічними градієнтами, контактами із сусідніми клітинами (контактна поляризація), механічним тиском і натягом. Особливе значення для цілісності рослини мають ті градієнти, які створюються домінуючими центрами пагона та кореня – їх верхівками.

Коливальний характер цих градієнтів – важлива умова часової цілісності рослинного організму.

Ефект розташування

На виникнення полярності значно впливає взаємодія клітин та їх розміщення.

Виникнення полярності під впливом певної групи оточуючих клітин ідентифікують як ефект поля, ефект місцезнаходження чи розташування.

Клітинне оточення може впливати на формування полярності завдяки нерівномірному хімічному, механічному або електричному впливу.

Наприклад, клітина меристеми полярна вже завдяки своєму місцезнаходженню. Кожна клітина меристеми має верх і низ. Якщо надалі її поділ відбувається перпендикулярно до осі полярності, то дочірні клітини будуть різні за своїми фізіологічними та структурними особливостями, за факторами спадковості, що є в цитоплазмі, за наявністю фітогормонів, які регулюють активність геному тощо. І це незважаючи на те, що відбувся однаковий розподіл геному ядерного спадкового матеріалу (ДНК) між дочірніми клітинами.

Таким чином, на кожную клітину багатоклітинного організму впливають фізичні, хімічні, фізіологічні градієнти та сусідні клітини. В результаті у клітинах реалізуються власне ті потенції (можливості), які відповідають оточуючим умовам. Ця теорія отримала назву “**ефекту розташування**” чи “**ефекту поля**”.

Дж. Боннер (1965) для пояснення механізмів керування диференціацією в багатоклітинному організмі запропонував принцип морфогенетичних тестів. Для того, щоб адекватно відповісти на зміну умов і сигнали, які надходять із оточуючого середовища (властивість подразливості), кожна клітина постійно

тестує своє місцезнаходження. Результатом тестування буде запуск тих чи інших генетичних програм. Так, певна меристематична клітина ділиться впоперек на дві дочірні. Кожна з них “визначає” чи є вона верхівковою. Для апікальної клітини результатом буде продовження поділу, а друга, субапікальна, тестує величину групи оточуючих її клітин. Коли група незначна, запускається підпрограма поділу, яка функціонує до досягнення визначеної програмою кількості клітин на цій ділянці апекса.

При утворенні необхідної кількості клітин кожна з них тестує своє розташування відносно поверхні клітинної популяції. Коли аналіз показує, що якісь клітини знаходяться на поверхні груп, запускається програма їх диференціювання в клітини епідермісу. Інші клітини, що знаходяться не на поверхні, проводять тест на розташування всередині групи; в результаті чого в розміщених у самій глибині клітин індукується підпрограма диференціювання в паренхімні клітини серцевини, у розміщених по сусідству – в клітини ксилеми, а у тих, які знаходяться не так глибоко, – підпрограма утворення флоєми.

Клітини, які займають проміжне положення, стають камбіальними і діляться за замкненим циклом, формуючи елементи ксилеми і флоєми.

Дана гіпотеза отримала експериментальні підтвердження.

• Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин

На ріст рослин впливають різноманітні фактори зовнішнього середовища. Це фізичні фактори: світло, температура, сила тяжіння, газовий склад, магнітне поле, вологість, поживні речовини, механічні впливи.

Крім того, перебуваючи у складі рослинних угруповань, рослина зазнає впливу продуктів життєдіяльності інших рослин (алелопатія), а також фізіологічно активних речовин мікроорганізмів (антибіотиків, ростових речовин).

Світло. Ріст рослин може відбуватися як на світлі, так і в темноті. Зелені органи вищих рослин у темноті набувають деяких морфологічних особливостей, які відрізняють їх від рослин, що вирости на світлі. Такі рослини називаються **етиольованими**. У дводольних у темноті сильно видовжуються міжвузля, а листові пластинки недорозвинені, у проростків кукурудзи витягуються мезокотилі. В етиольованих рослин, як правило, недорозвинуті механічні тканини та продихи. Такі рослини безхлорофільні і мають блідо-жовте забарвлення через наявність каротиноїдів.

Явище етіоляції не пов'язане з відсутністю хлорофілу чи недостатністю живлення: етіоляція наявна у багатьох грибів, у проростків хвойних, які здатні зеленіти і в темноті.

Для ліквідації етіоляції достатньо нетривалого (5-10 хв.) щоденного освітлення, що не впливає на утворення хлорофілу. Цей процес (запобігання етіоляції) регулюється фітохромом (реакція на червоне – дальнє червоне світло) чи системою фітохром-флавопротеїн (реакція на дальнє червоне – синє світло). Найсильніший морфогенетичний ефект виявляє синьо-фіолетова частина спектру.

Етіоляція – важлива пристосувальна реакція проростків рослин, які знаходяться в ґрунті: за рахунок швидкого витягування мезокотилію, гіпокотилію чи епикотилію пагін за короткий час виноситься на поверхню, до світла. При освітленні етіюльованих проростків гальмування росту розтягуванням настає через декілька хвилин, інші ефекти світла (розгортання першого листка, закладання наступних листків, ріст волосків) відбуваються лише через декілька годин.

Температура. Ріст рослин залежить і від температури. В межах 0-35°C вплив t на ріст відбувається згідно з правилом Вант-Гоффа.

Для теплолюбних рослин min точки росту знаходяться вище 10° C, а оптимальні – в межах 30-40°C, для холодостійких – у межах від 0 до 5°C та 25-30°C відповідно. Максимальні температури для росту більшості рослин знаходяться в інтервалі 35-45°C. Оптимальною називають температуру, при якій ріст відбувається найшвидше. Але висока швидкість росту не завжди сприятлива для рослин. При “вигонці” стебло часто слабке, листки тонкі. В полі такі рослини вилягають.

Газовий склад. Для росту рослин необхідний кисень. Але короткотривале зниження його вмісту сильно не впливає на ріст. Також при тривалому зниженні вмісту кисню в зоні коренів при затопленні ріст продовжується, хоча і сповільнюється. При цьому запускаються адаптивні механізми, які дозволяють використовувати кисень нітратів, повітряносічних тканин і т.д.

Надлишок CO_2 у повітрі призводить до збільшення розтягування клітинних стінок і до тимчасового посилення росту тканин (ефект “кислого росту”). Вплив CO_2 на ріст ґрунтується на його здатності знижувати рН клітинних стінок і, таким чином, індукувати ріст клітин. Ефект CO_2 не залежить від наявності кисню. Одночасно із затіненням злаків він зумовлює надмірне їх витягування в загущених посівах, що є причиною вилягання рослин.

Водний режим. Процес росту рослин розтягуванням здійснюється шляхом вакуолізації клітин при достатньому надходженні до них води. Тому нестача води сповільнює ріст. Корені здатні рости лише в досить вологому ґрунті, майже насиченому водяною парою, з осмотичним тиском не більше 1-1,5 МПа.

Наземні частини рослин завжди знаходяться в більш сухому повітрі з вологістю 50-70%. Від утрати води вони захищені кутикулярно-епідермальним шаром. Тому в мезофілі листків пружність водяної пари звичайно не буває нижчою, ніж 98% відносної вологості. При тривалій нестачі води в тканинах фаза витягування завершується швидше, що спричинює вкорочення стебла та кореня, зменшення листків, їх дрібноклітинність і т.д.

Брак води в період стеблуння злаків завдає значних утрат врожаю.

Мінеральне живлення. Високий вміст елементів мінерального живлення, особливо N, сприятливий для росту. Він призводить до розростання вегетативних органів і необхідний для нарощування зеленої маси кормових рослин. Однак високий мінеральний фон затримує процеси диференціації, закладання квіток, що зменшує врожай плодів та зерна. В гідропонній культурі кращий урожай плодів та овочів отримують при періодичному голодуванні рослин, особливо азотом.

• Використання синтетичних регуляторів росту в рослинництві

Синтетичні регулятори росту для практичних цілей почали використовувати з 40-х років минулого століття. Роль їх зростає, особливо в овочівництві і при вирощуванні пшениці. Дають значний економічний ефект.

Одним із резервів підвищення врожайності та поліпшення якості продукції рослинництва є використання регуляторів росту рослин — природних або синтетичних сполук, які в малих концентраціях здатні призводити до значних змін у рості та розвитку рослин. Останнім часом вони все більше стають невід'ємними елементами інтенсивних технологій вирощування сільськогосподарських культур.

Екзогенне внесення фітогормонів необхідне тоді, коли їх не вистачає. Найчастіше це трапляється в особливі, критичні моменти онтогенезу (наприклад, в процесі проростання насіння, цвітіння, плодоношення), або якщо порушується цілісність рослинного організму (наприклад, у разі розмноження рослин живцями, культура тканин). Інколи виникають несприятливі умови вирощування рослин (дефіцит вологи, певних елементів мінерального живлення), що гальмують синтез ендогенних гормонів, тоді також необхідне їх екзогенне внесення.

Клітини, тканини та органи повинні бути сприйнятливими до екзогенних фітогормонів, тобто компетентними.

Компетентію зумовлюють наявність специфічних білків-рецепторів і загальний стан внутрішньоклітинних процесів. Клітина може бути на одній фазі росту компетентна до дії даного фітогормону, а на іншій — не компетентна.

Фізіологічна дія всіх фітогормонів залежить від їхньої концентрації та взаємовідношення. Підвищена концентрація, як правило, викликає не стимуляцію, а гальмування метаболізму і загибель організму.

Ендогенні фітогормони локалізовані у певних компартментах клітини, тому екзогенне внесення не може повністю замінити їх, оскільки у разі внесення зовні розподіл фітогормонів буде іншим.

Регулятори ауксинового типу

Деякі синтетичні сполуки впливають на рослини так, як ІОК. Однак вони діють у менших концентраціях і дія їх триваліша. Це — ІМК (індолілмасляна кислота), 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксоцтова кислота), 1-НОК (1-нафтилоцтова кислота).

Дані регулятори росту застосовуються для:

1. стимуляції вкорінення живців, відновлення кореневої системи

[ІМК (~15 мг/л, 10-20 год.), 1НОК];

2. отримання партенокарпічних (безнасінних) плодів, часто з підвищеним вмістом цукрів

[томати, огірки, особливо в теплицях];

3. зменшення опадання плодів (яблуні, груші, внесення ауксинів викликає додаткове надходження поживних речовин до плодів, а також запобігає утворенню відокремлювального шару у плодоніжках),

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

4. проріджування квітів та зав'язей у плодових

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

5. **знищення бур'янів** (у високих концентраціях 2,4-Д може застосовуватися як гербіцид селективної дії)

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

Цитокініни. За допомогою цитокінінів можливо:

регулювати ріст і органогенез в культурі ізольованих клітин та органів;

знімати апікальне домінування, чим викликається ріст бічних пагонів;

затримувати процеси старіння;

підвищувати стійкість рослин до несприятливих умов довкілля.

Гібереліни. Для практичних цілей використовують препарати гіберелінової кислоти, отримані за допомогою культури гриба *Fuzarium*. Використовуються для:

1. **підвищення виробництва безнасінних сортів винограду**

[обробка гібереліном цінних кіш-мішних сортів винограду сприяє формуванню великих щільних грон із масивними ягодами];

2. **виведення зі стану спокою** (бульб картоплі, насіння)

[обробка зібраних бульб картоплі розчином гіберелінової кислоти (1-2 мг/л) і тіосечовиною (20 мг/л) сприяє їх швидкому проростанню];

3. **стимуляції утворення солоду**

[гібереліни забезпечують синхронне проростання насіння ячменю, активують амілази, що покращує якість солоду для пивоваріння].

4. **підвищення врожаю зеленої маси** (за рахунок посиленого росту стебла рослин).

Етилен і його похідні: етрел, гідрел.

Використовують для прискорення дозрівання зелених плодів перед продажем, для стимуляції одночасного дозрівання плодів, для проріджування квітів та зав'язей, для збільшення кількості жіночих квіток.

Абсцизова кислота. Досить перспективним є застосування АБК з метою зменшення інтенсивності транспірації та підвищення стійкості рослин до посухи.

Синтетичні та інші регулятори росту. В Інституті біоорганічної хімії та нафтохімії НАН України створено комплекс регуляторів росту рослин на основі N-окиснених піридинових сполук (С. П. Пономаренко, 1999), а саме:

- *івін* — ефективний стимулятор росту овочевих культур;
- *потейтін* — стимулятор росту і розвитку картоплі. Підвищує стійкість до вірусних хвороб, поліпшує якість бульб;
- *емістим С*, екстракт ростових речовин у 60 %-му етиловому спирті, біостимулятор росту і розвитку зернових та інших культур;
- *зеастимулін* — підвищує врожайність, стійкість рослин кукурудзи до захворювань та несприятливих умов;
- *триман-1* — для підвищення продуктивності зернових культур;
- *агростимулін* — для підвищення енергії проростання та схожості насіння.

Гербіциди. Під цим терміном об'єднується велика група синтетичних речовин, які здатні не тільки затримувати ріст, а й спричинюють загибель рослин. У зв'язку з тим, що була виявлена висока чутливість до них дводольних рослин порівняно з однодольними, їх почали використовувати для боротьби із бур'янами.

Так, вибіркова дія була виявлена у 2,4-дихлорфенілоцтової кислоти, яка не пошкоджує злакові рослини, але знищує дводольні бур'яни. Пояснюється це тим, що вона легко проникає в апікальну меристему дводольних рослин (де і спричинює їхнє руйнування) і досить повільно – в інтеркалярну меристему однодольних. Селективність гербіцидів (наприклад, симазин, трийодбензойна кислота) ґрунтується на їхній специфічності у поглинанні, транспортуванні, розщепленні та фізіологічній дії гербіцидів.

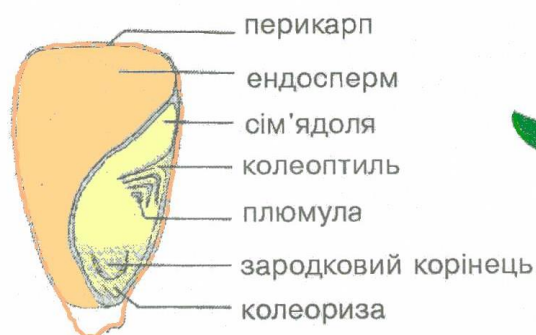
За останні роки значно змінилися вимоги до засобів захисту рослин. Передусім це має бути інтегрований захист сільськогосподарських культур, повністю безпечний для навколишнього середовища. Нові гербіциди (сатіс, діален супер, дуал та інші), які широко застосовуються в Україні, допомагають зберегти потенціал врожаю. Наприклад, сатіс — це комбінований продукт, який містить 6 % триазульфурону та 12 % флуороглюкофенетилу і рекомендований для боротьби з бур'янами зернових культур (пшениця, ячмінь). Він знищує однорічні дводольні бур'яни (підмареник чіпкий, редька дика, гірчиця польова, осот рожевий, талабан польовий, лобода біла, незабудка польова, галінсога дрібноквіткова, чистець однорічний, мак дикий та інші), в тому числі стійкі до 2,4 Д. Обидва діючі компоненти мають різні механізми дії. В той час як флуороглюкофен етил діє як контактний гербіцид зі значно вираженим спалювальним ефектом, триазульфурон гальмує ріст тканини (інгібітор синтезу амінокислот, насамперед валіну та ізолейцину).

Ретарданти. До цієї групи входять синтетичні речовини, які гальмують видовження стебла. Хоча структура їх не має нічого спільного з фітогормонами, проте вони здатні змінювати фітогормональний статус рослин і тим самим впливати на хід фізіологічних процесів. Ретарданти — це речовини, які зумовлюють вкорочення міжвузль через гальмування росту пагонів, стійкість до полягання, деякі (ССС, фосфон Д, АМО-1618) затримують синтез гіберелінів, в результаті чого зменшується довжина пагонів.

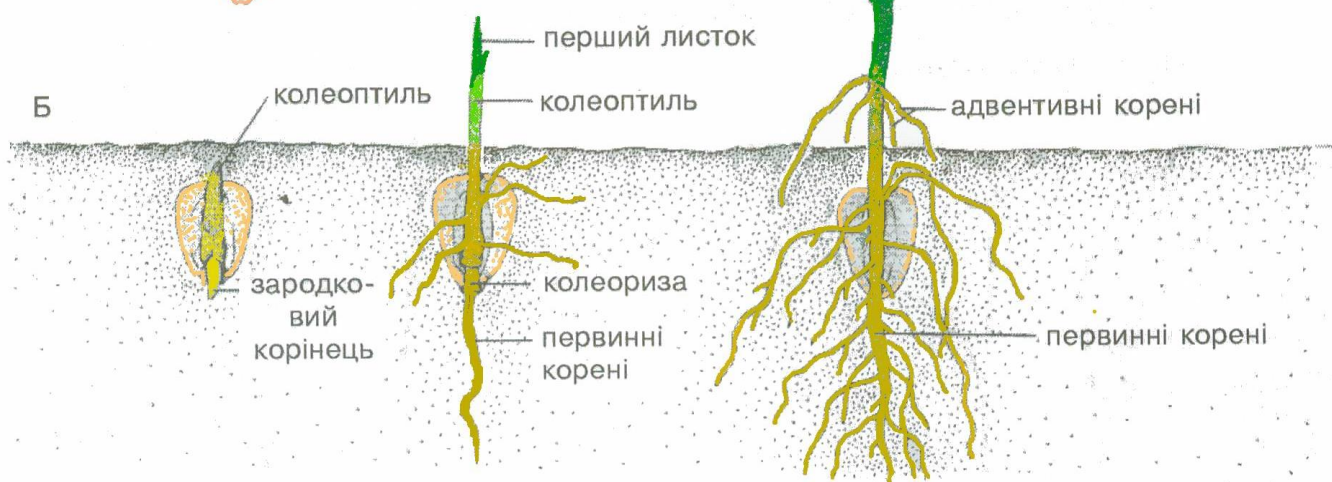
Хлорхолінхлорид (ХХХ), алар та ін. Використовуються для запобігання полягання злаків, для стримування витягування розсади овочів, а також для компактного формування кущів, крони дерев, зниження опадання плодів.

Спектр дії *морфактинів* (флуорен-9-карбонова кислота) надзвичайно широкий. Вони затримують проростання насіння, послаблюють апікальне домінування у пагонів і посилюють його у кореня, а також сприяють калусоутворенню тощо.

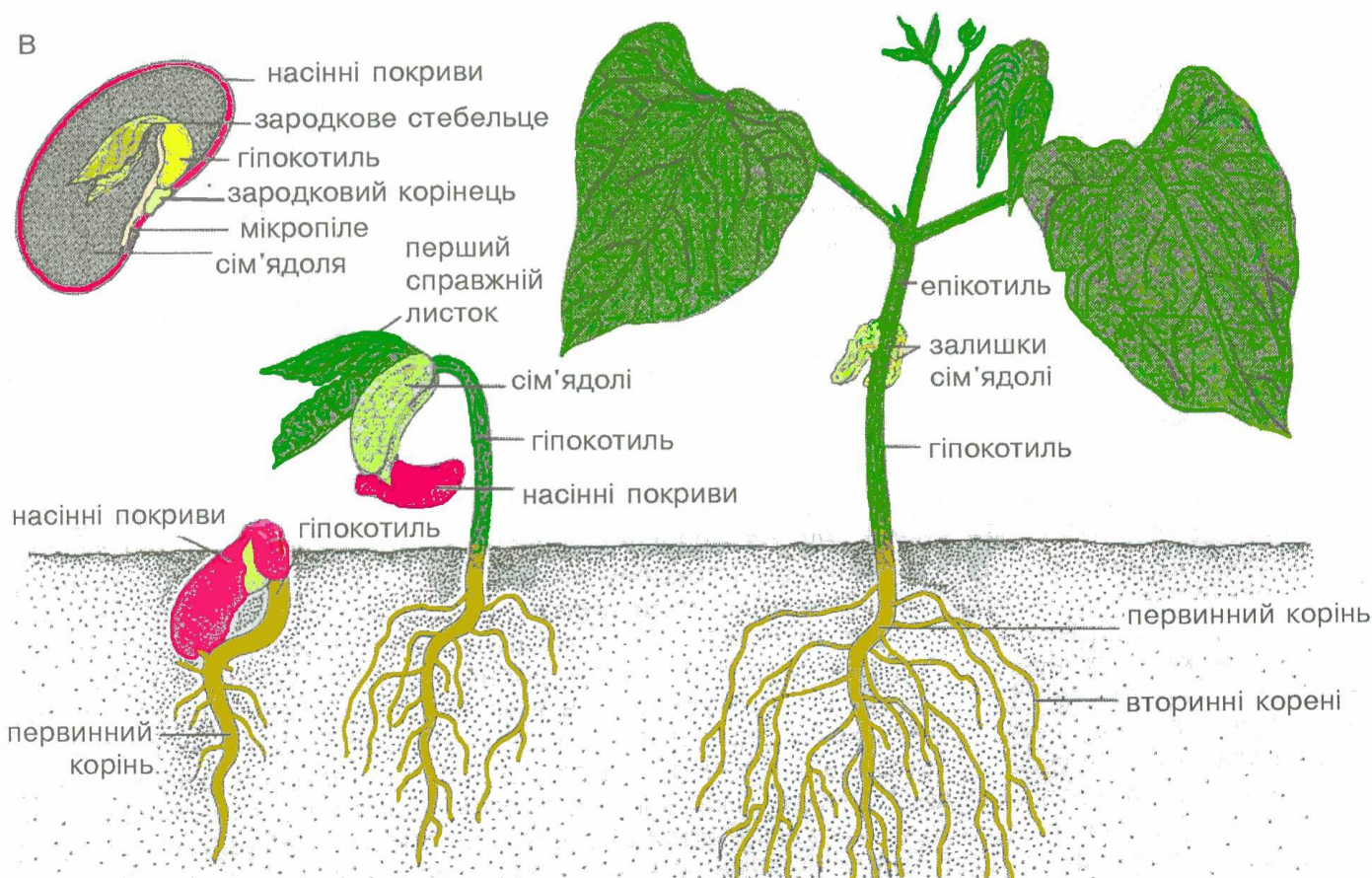
А



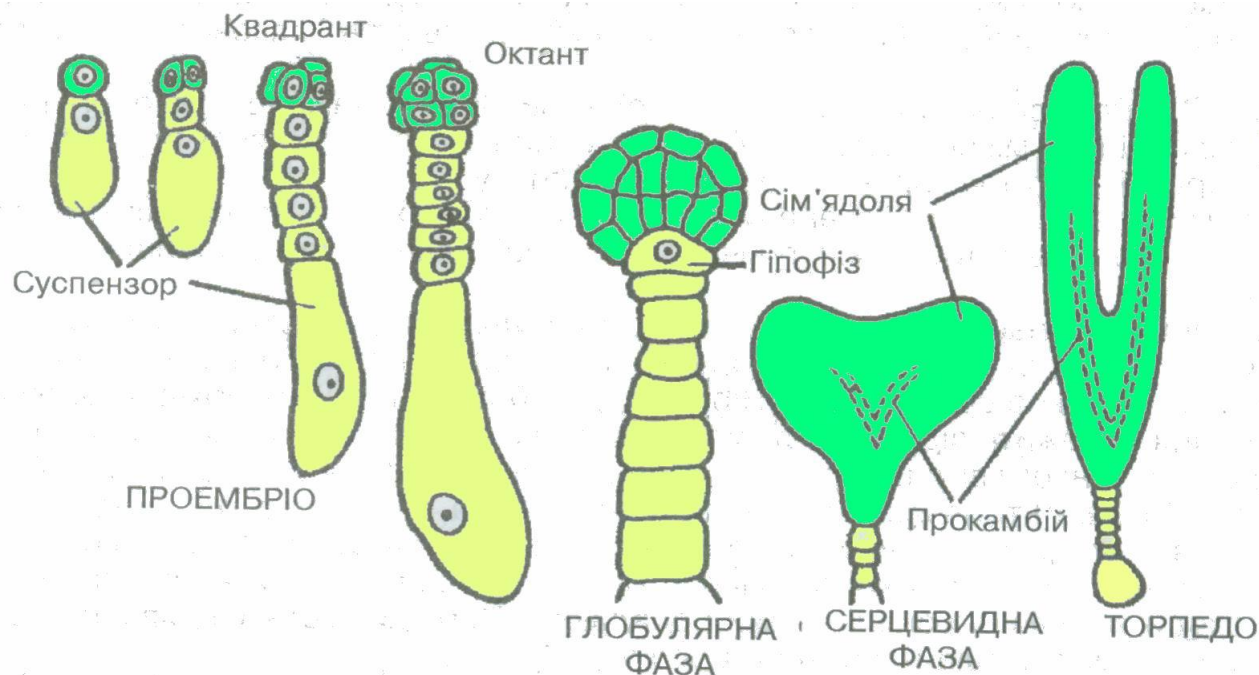
Б



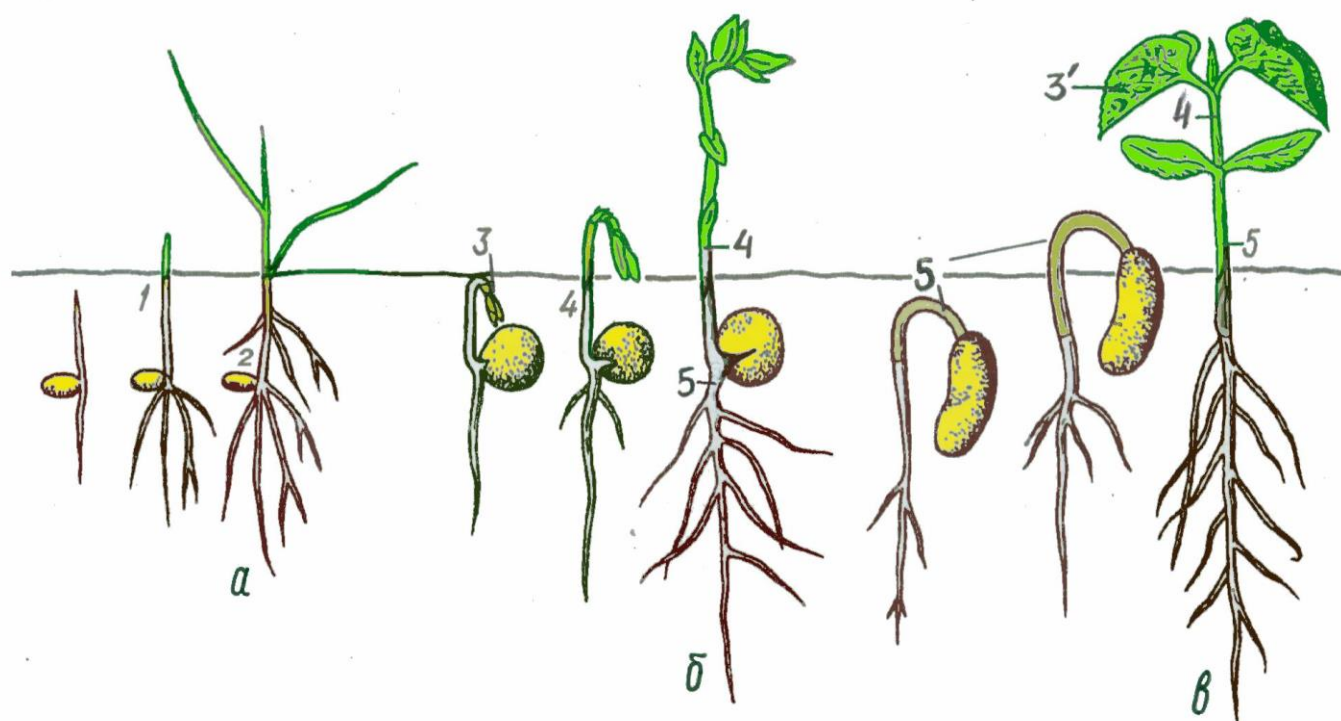
В



Проростання насінини (А) і розвиток паростка однодольних (Б) та дводольних (В) рослин

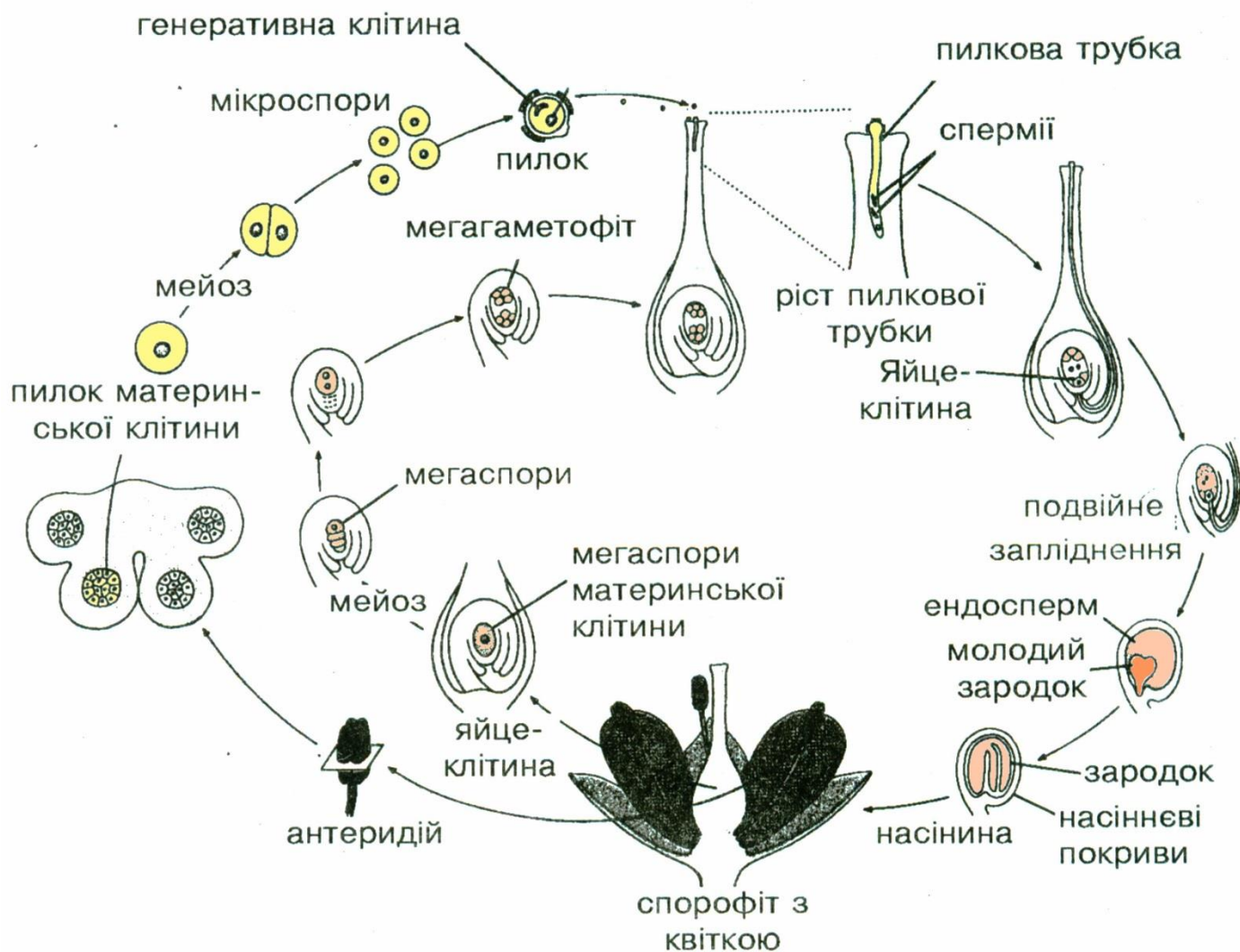


Основні фази розвитку зародка.

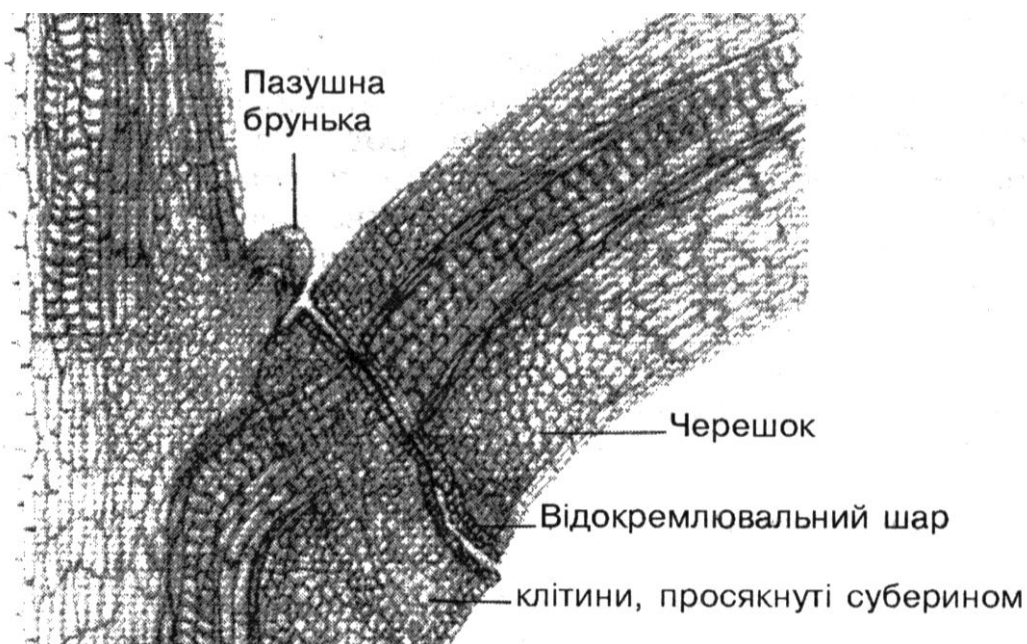


Етіюльовані підземні проростки й зміни їхньої форми, індуковані світлом при переході до надземного способу життя:

а – злаки; б – однодольні з гіпогеальним проростанням; в - дводольні з епігеальним проростанням: 1 – колеоптіль, 2 – мезокотиль, 3 – первинний складений листок, 3' – перший справжній листок, 4 – епікотиль, 5 – гіпокотиль



Життєвий цикл покритонасінних



Формування відокремлювального шару в черешку листка в період листопаду

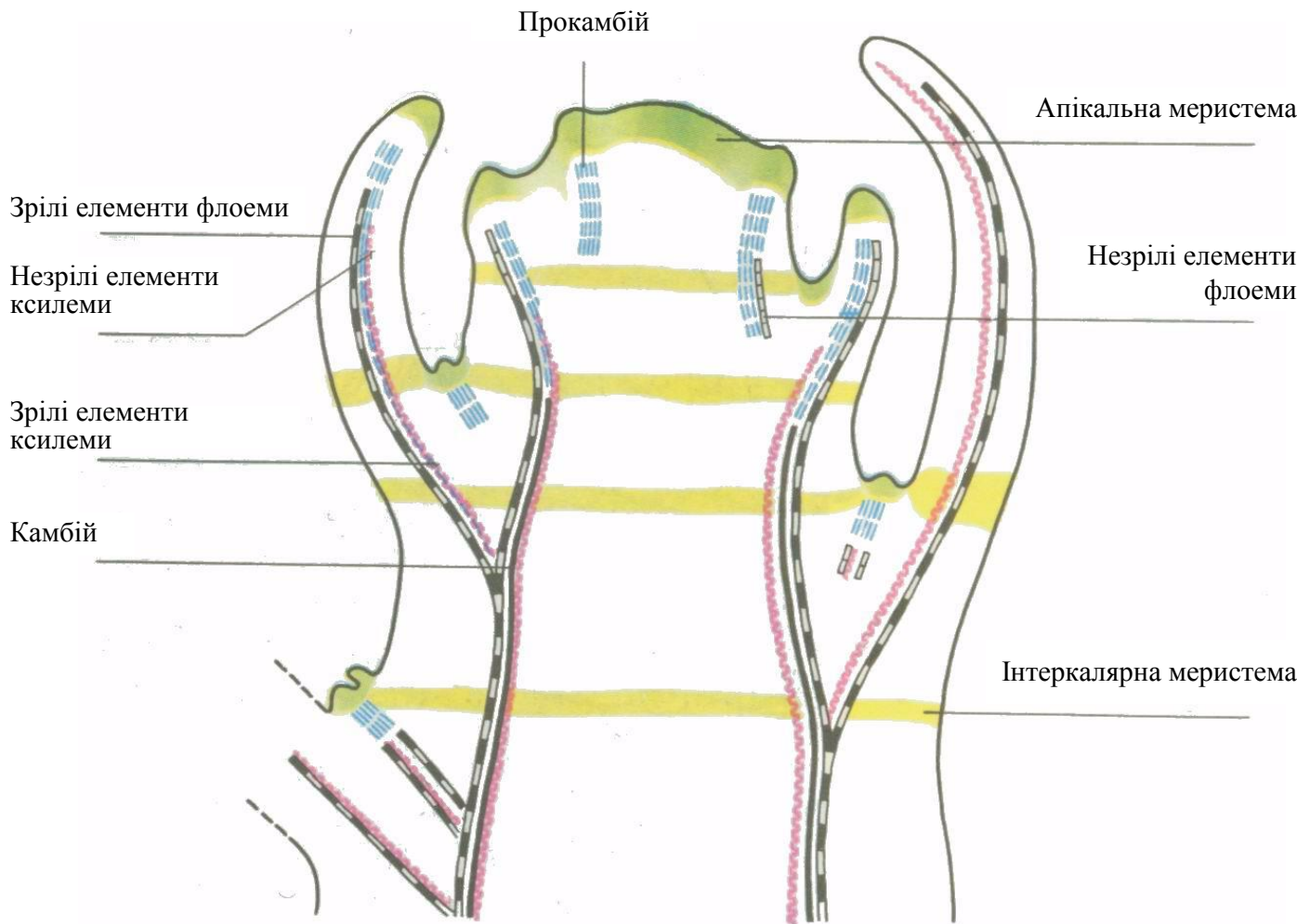


Схема розподілу меристем у стеблі

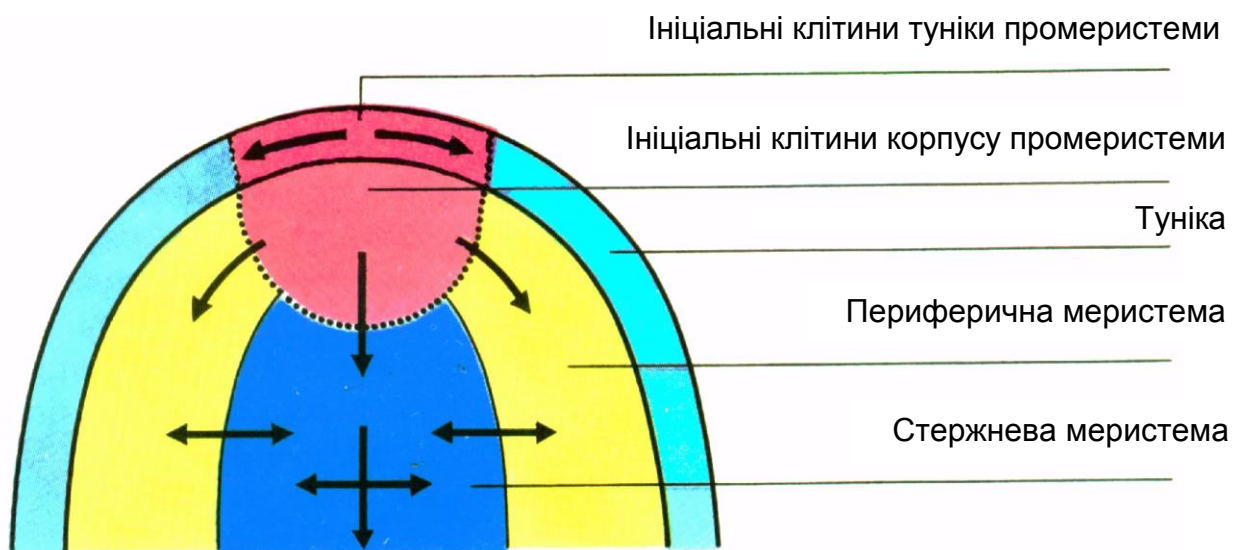
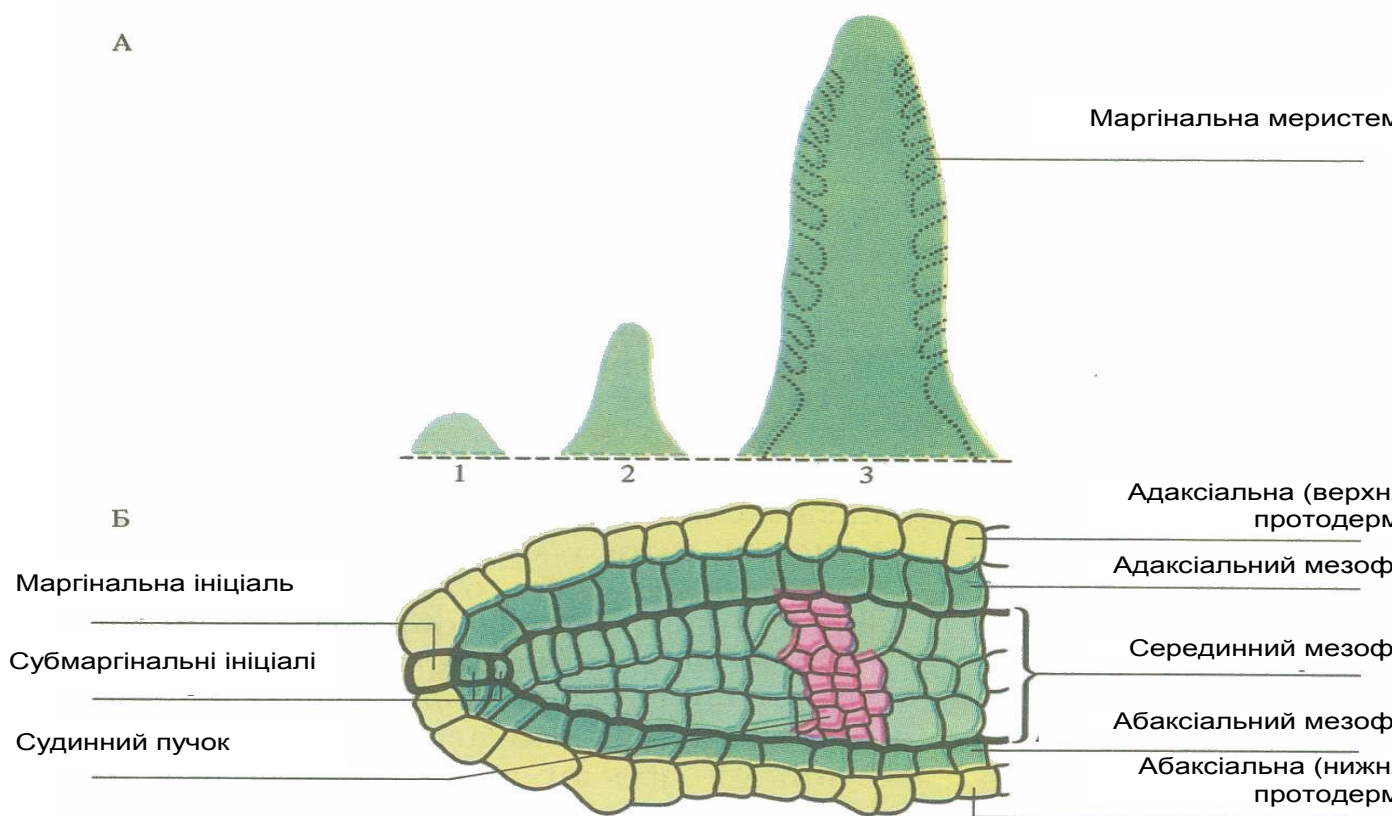


Схема будови конусу наростання стебла. Стрілками вказані напрямки поділу клітин.



Початкові фази розвитку листка (А) і поперечний зріз листкового примордія (Б):

1 - закладка примордія; 2 - пальцеподібний примордій; 3 - примордій з маргінальною меристемою.

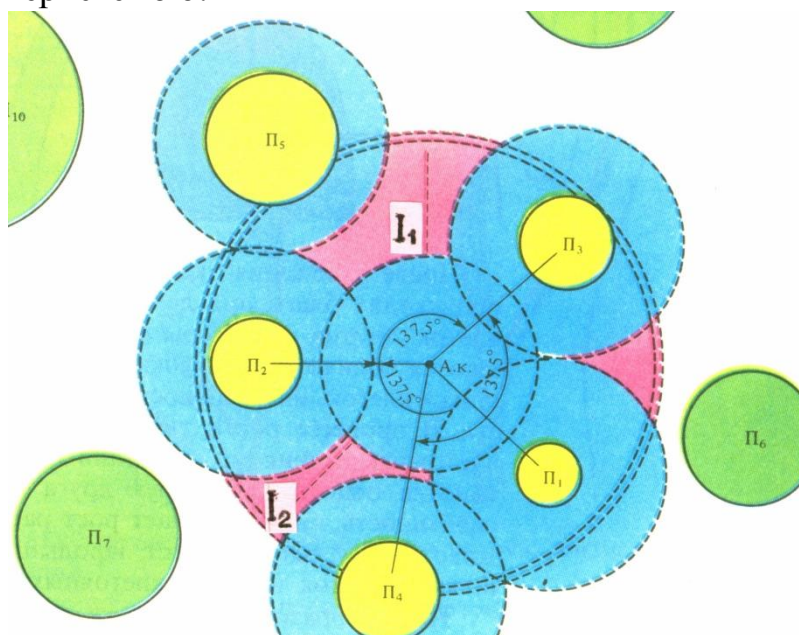
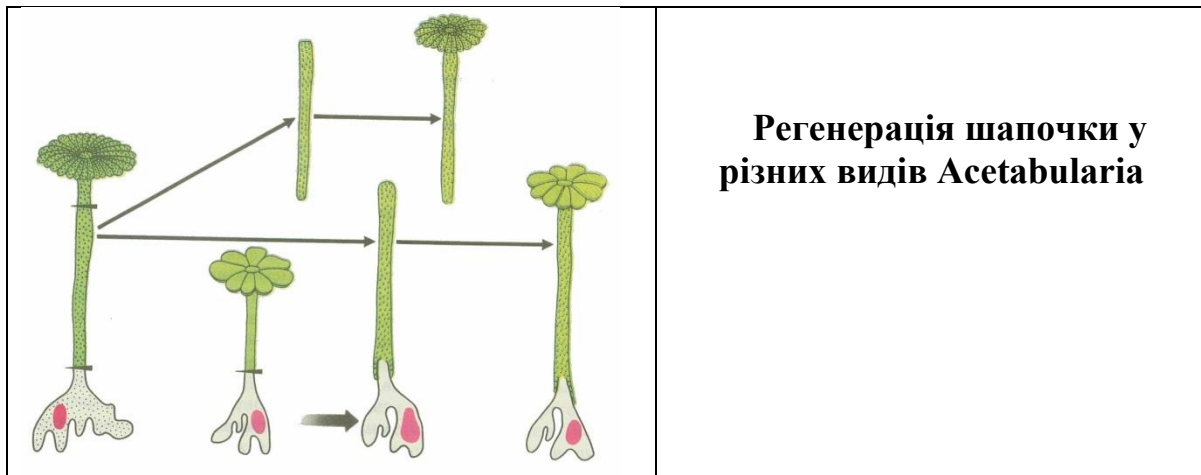


Схема будови апексу папороті (за С.W. Wardlaw, 1949).

Вважається, що апікальну клітину (А.к.) і листкові примордії (П₁-П₅), які формуються, оточують зони виділеного ними інгібітора поділу клітин. П₆-П₁₀ – примордії, які не виділяють інгібітора. Тільки в зоні І (ініціальній) концентрація інгібітора мінімальна, що допомагає закладці нового примордія.



Регенерація шапочки у різних видів *Acetabularia*

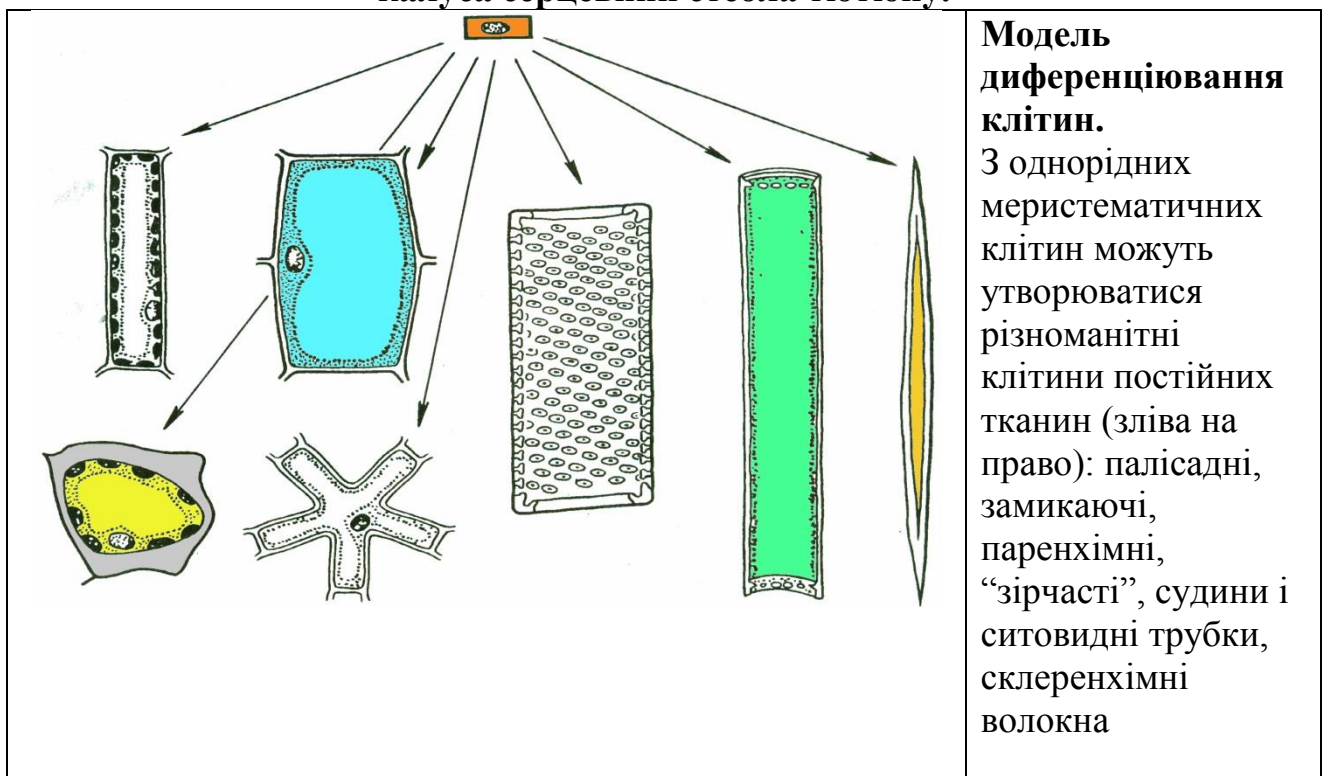


ІОК
Кінетин

2,0	2,0	2,0	2,0
0	0,02	0,5-1,0	5,0

Концентрація, мг/л

Спільна дія ІОК (2 мг/л) і кінетину на ріст і процеси диференціювання калуса серцевини стебла тютюну.



Модель диференціювання клітин.
З однорідних меристематичних клітин можуть утворюватися різноманітні клітини постійних тканин (зліва на право): палисадні, замикаючі, паренхімні, “зірчасті”, судини і ситовидні трубки, склеренхімні волокна

ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН

Ми розглянули всі етапи онтогенезу вищих рослин, за винятком етапу зрілості та розмноження. Протягом ювенільного періоду молоді рослини ростуть і розвиваються, створюючи потужну вегетативну масу і запас поживних речовин. Це дає їм можливість у певний відповідний момент часу сформувати органи розмноження, які живляться гетеротрофно.

Розмноження рослин – це фізіологічний процес відтворення собі подібних організмів, який забезпечує безперервність існування виду та розселення його представників у навколишньому просторі.

Способи розмноження у рослин

У рослин виділяють два способи розмноження: **статевий**, при якому новий організм розвивається в результаті злиття двох статевих (гаплоїдних) клітин – гамет; та **безстатевий**, коли нове покоління утворюється із соматичних (вегетативних) клітин.

Розрізняють дві форми статевого розмноження: 1) при якій новий організм виникає із заплідненої яйцеклітини (зиготи); або – 2) із незаплідненої яйцеклітини в результаті партеногенезу.

Розмноження шляхом розвитку заплідненої яйцеклітини характерне для всіх вищих та нижчих рослин. Важливим попереднім етапом цього способу розмноження є мейоз – складний поділ ядра, що забезпечує зменшення кількості хромосом удвічі. У вищих рослин він відбувається в статевих органах (квітах) і закінчується утворенням мікро- та мегаспор. З них формуються чоловічий та жіночий *гаметофіти*, які дають початок чоловічим та жіночим *гаметам*. Види, у яких існують окремо чоловічі та жіночі особини, називають *роздільностатевими*. Серед квіткових рослин є однодомні та дводомні види. В *однодомних* чоловічі та жіночі квіти утворюються на одній і тій же рослині, тоді як у *дводомних* одні рослини несуть лише чоловічі, а інші – лише жіночі квітки.

Безстатеве розмноження відбувається без утворення гамет, у ньому бере участь лише один організм. При безстатевому розмноженні новий організм розвивається зі спор, що утворюються на спорофіті, або із спеціалізованих чи неспеціалізованих частин тіла рослин. Даним способом відтворюється ідентичне потомство, єдиним джерелом генетичної мінливості служать випадкові мутації. Воно властиве споровим рослинам, які переважно мають більш-менш чітко виражене чергування двох поколінь – безстатевого диплоїдного (*спорофіт*) і статевого гаплоїдного (*гаметофіт*).

Таким чином, є дві форми нестатевого розмноження: 1) спороутворення (спорогенез) та 2) вегетативне розмноження.

Спорогенез – це процес утворення спор. Спорогенез, що проходить шляхом поділу клітин в органах нестатевого розмноження – *спорангіях*, характерний для нижчих рослин. В одноклітинних зелених водоростей окремі клітини можуть перетворюватися на спорангії. У вищих рослин розрізняють *мікроспорогенез* (утворення мікроспор) і *мегаспорогенез* (утворення мегаспор), які відбуваються у результаті двох послідовних поділів мейозу у спорангіях.

Спорангій мохоподібних представлений коробочкою спорогонія. Спорангії папоротеподібних і насінних рослин розвиваються на споролистках або в їхніх пазухах. Більшість вищих рослин утворюють мікро- і мегаспорангії, в яких розвиваються відповідно мікро- та мегаспори. Мегаспорангій у насінних рослин звичайно називають *нуцелусом*, мікроспорангій – *гніздом пиляка*.

Вегетативне розмноження – це така форма нестатевого розмноження, при якій з частини материнського організму утворюються ідентичні йому за своїми спадковими ознаками нові особини. Іншими словами, це відтворення цілого організму з його вегетативних частин.

На думку В.Скрипчинського (1970-90), еволюція способів розмноження у рослин відбувалася так. Із форм, які розмножувалися простим поділом клітин, виникли спороутворювальні, а пізніше – здатні до статевого розмноження організми.

У результаті об'єднання безстатевого й статевих способів розмноження з'явилися види з чергуванням поколінь. Згодом одне з поколінь стало домінуючим (у нижчих рослин це переважно гаметофіт, у вищих – спорофіт).

В анатомо-морфологічному відношенні процеси розмноження у більшості груп рослин вивчені досить детально, тоді як фізіологічна його основа недостатньо з'ясована. Перехід квіткових рослин від вегетативного розвитку і росту до генеративного – складний багатофазний процес.

Статеве розмноження квіткових рослин

Зв'язок життєвих циклів рослин із процесами цвітіння

Тривалість життя різних рослин неоднакова. Одні рослини живуть короткий період: кілька тижнів, місяців, рік. Поряд із цим існує багато трав'янистих та дерев'янистих рослин із тривалим періодом життя (по кілька сотень, а мамонтове дерево – навіть кілька тисяч років). Однак, незважаючи на таку різницю у тривалості життя, у них є загальна властивість, пов'язана з особливостями їхнього розвитку. Це формування спочатку вегетативних органів — листків, стебел, коренів, а потім — органів плодоношення. У різних рослин ріст охоплює різний період, так само як і органи плодоношення у них утворюються по-різному. Також можливість до повторного цвітіння властива не всім видам рослин. У зв'язку з цим їх поділяють на *монокарпічні* та *полікарпічні*.

Першу групу становлять рослини, які протягом життя, незалежно від його тривалості, зацвітають лише один раз і відразу після цвітіння та плодоношення гинуть. Ця група рослин дуже різноманітна й охоплює як однорічні, так і багаторічні види. Сюди належать:

ефемери (період їхнього росту й розвитку триває кілька тижнів) – весняна крупка, косянець зонтичний, ерофіла весняна;

однорічні рослини (протягом одного вегетаційного періоду вони утворюють вегетативні та репродуктивні органи, забезпечують плодоношення й дозрівання насіння) – картопля, огірки, льон, ярі злаки, зернобобові;

дворічні рослини (їхній життєвий цикл охоплює два вегетаційні періоди) —

цибуля, часник, буряк, морква, селера, капуста та інші;
багаторічні рослини (характеризуються тривалим періодом росту – від 8 до 50 років, зацвітають на певному році життя, а потім гинуть) – деякі агави, бамбуки, пальми, ферули тощо.

Другу групу становлять рослини, які протягом життя цвітуть багаторазово, інколи можуть зацвітати протягом одного року два-три рази, якщо їх скошувати, як це властиво для деяких трав. Сюди належать рослини, які зацвітають на 1-й рік життя (тимофіївка, люцерна, лисохвіст); на 2-й (багаторічний люпин); на 3-й (ягідники); на 8-12-й рік після щеплення, наприклад, груша, яблуня, айва; нарешті, на 25-30-й рік життя (клен, липа, дуб тощо).

Плодові рослини плодоносять залежно від підщеп. На карликових підщепах усі сорти зацвітають і дають плоди раніше. Груші та яблуні цвітуть пізніше, ніж кісточкові породи. Друга група рослин характеризується тим, що вегетативний ріст у них поновлюється щороку.

Слід запам'ятати, що згадані групи рослин не охоплюють всієї тієї різноманітності щодо росту і розвитку, яка властива рослинному світу.

Так, у сільськогосподарському виробництві широко користуються поділом рослин за типом розвитку на **ярі**, що дають врожай при весняній сівбі, **озимі**, які висівають восени, та **дворучки**, здатні плодоносити як при осінній, так і при весняній сівбі.

У рослинництві прийнято виділяти **фенологічні фази**, в які формуються певні морфологічні структури. Так, у хлібних злаків розрізняють *появу сходів, кущіння, вихід у трубку, колосіння, цвітіння та фази розвитку зернівки* — молочна, воскова, повна стиглість.

В однорічних дводольних рослин виділяють, як правило, *сходи, появу першої пари листочків, галузження стебла (стеблування), появу суцвіть, бутонізацію, цвітіння, утворення плодів і насіння, фази їх різної стиглості*.

В онтогенезі монокарпічних рослин виділяють періоди *вегетативного та генеративного (репродуктивного) розвитку*, який охоплює формування суцвіть, квіток, насіння, плодів та фази їхнього дозрівання.

При досягненні зрілого віку вегетативні бруньки перетворюються у флоральні. У них закладаються зачатки (примордії) органів квітки, здійснюється їх формування та ріст, а вслід за запиленням та заплідненням утворюються насіння та плоди. Початком цих перетворень є **ініціація цвітіння**.

Ініціація цвітіння

Ініціація цвітіння складається з двох фаз: індукції та евокації.

Індукція. Ця фаза відбувається під дією екологічних факторів: температури (яровизація) та чергування дня і ночі (фотоперіодизм); або ендогенних факторів, зумовлених віком рослин (Т.Д. Лисенко – вчення про стадійний розвиток рослин).

Яровизація – процес, що протікає в озимих форм однорічних і дворічних рослин під дією низьких позитивних температур певної тривалості і який сприяє прискореному розвитку цих рослин.

Рослини, які потребують яровизації, називають озимими, а ті, які розвиваються

без неї, – яrimi.

Озимі види без яровизації не зацвітають (*якісна реакція*); у деяких при дії низьких температур лише вкорочується час переходу до цвітіння (*кількісна реакція*). У рослин із кількісною реакцією яровизація може відбуватися в накільченому насінні. Рослини з якісною реакцією повинні сягнути певних розмірів (певного етапу розвитку) до її початку.

Яровизація звичайно продовжується 1-3 місяці. Найефективнішими є температури від 0 до +7⁰ C; для теплолюбних рослин — +10-12⁰ C.

Для деяких видів (жито, капуста) періодичне переривання низькотемпературної дії знижує або і нівелює (усуває) ефект яровизації.

Необхідна умова яровизації – наявність клітин, що діляться. Даний процес протікає в зародку або в апікальних меристемах стебла і молодих листків. Яровизаційні зміни передаються лише шляхом поділу клітин. Фізіолого-біохімічна суть яровизації до кінця не вивчена.

Після яровизації для більшості рослин необхідні довгоденні фотоперіоди. В інших рослин яровизація послаблює потребу у фотоперіодичній дії. Для деяких рослин безперервне освітлення сприяє переходові рослин від озимої поведінки до типово ярової.

Фотоперіодизм – реакція рослин на добовий ритм освітлення (на певне співвідношення тривалості дня та ночі), яка проявляється в зміні процесів росту та розвитку. Один з основних проявів цієї реакції – фотоперіодична індукція (або гальмування) цвітіння.

Фотоперіодизм вивчали американські фізіологи рослин У.Гарнер та Г.Аллард у 1920-1925 рр. В залежності від реакції рослин на тривалість дня, що прискорює зацвітання, вони поділяються на:

- довгоденні (ДДР – рослини довгого дня – злаки, хрестоцвіті, кріп; поширені в основному в помірних та приполярних широтах);
- короткоденні (КДР – рис, соя, конопля; субтропіки);
- довгокороткоденні (ДКДР) і
- короткодовгоденні (КДДР) – потребують чергування різних фотоперіодів;
- нейтральні (НДР – гречка, горох та ін.).

Поділ рослин на дані групи не пов'язаний з конкретною оптимальною довжиною дня, а лише дає уявлення про те, чи прискорюється цвітіння при збільшенні або зменшенні тривалості освітлення в кожному фотоперіоді.

Є рослини з *якісними й кількісними* типами фотоперіодичних реакцій. Інтенсивність освітлення, температура та інші фактори можуть змінювати характер фотоперіодичних проявів рослин.

Для КДР із якісною реакцією основним фактором служить тривалість темного періоду. Його переривання (хоч на 1 хв.) перешкоджає переходу до цвітіння. Переривання світлового періоду темнотою не впливає на терміни цвітіння. ДДР не потребують періоду темноти і зацвітають при безперервному освітленні. Дані фактори (температура і фотоперіод) можуть діяти послідовно, як, наприклад, в озимих злаків.

Фотоперіодична дія сприймається головним чином листками, а не апексами пагонів. Максимальну чутливість до фотоперіоду мають листки, які тільки що

завершили ріст. Здійснюється це головним чином завдяки фітохрому. Вважають, що його темнове перетворення може служити способом вимірювання часу за типом піскового годинника. Спалах червоного світла встановлює фазу ендогенного ритму.

Необхідність великої поверхні листків і достатньої інтенсивності світла для переходу до цвітіння у багатьох рослин пояснюється потребою меристем, що ростуть, в асимілятах. У НДР ініціація цвітіння забезпечується віковими змінами. Тут спрацьовує ендогенна регуляція.

Температурна й фотоперіодична регуляція служать пристосуванням рослин до умов існування, тому що вони зумовлюють сприятливі терміни для цвітіння. В ході фотоперіодичної індукції в листках утворюється стимулятор цвітіння, який транспортується до вегетативних бруньок пагонів, де запускає другу фазу ініціації – евокацію.

Евокація (з лат. викликання) є завершальною фазою переходу до цвітіння, під час якої в апексі відбуваються процеси, необхідні для закладання квіткових зачатків.

При надходженні флорального стимулу в апікальних меристемах відбувається низка змін: послідовно зростає вміст розчинних цукрів і активність інвертази, збільшується кількість мітохондрій та інтенсивність дихання; активізується мітоз, синхронізується поділ, посилюється синтез РНК і білків, змінюється їх **якісний** склад.

Для сприйняття стимулу цвітіння апекс пагона повинен бути компетентним до цього. У більшості деревних порід на етапі молодості ювенільні апікальні меристеми не здатні відповісти на флоральний стимул, наприклад, при щепленні їх на плодоносні дерева, оскільки вони не володіють відповідною компетенцією. *Компетенція до флорального стимулу може бути пов'язана з появою рецепторів у клітинах відповідних зон апекса. Ймовірно, це рецептори до гібереліну (в субапікальній меристемі) та до гіпотетичного антезину в іншій зоні меристем.* Цікаво, що у трав'янистих рослин усі апекси пагонів: і молоді, і старі здатні сприймати флоральний стимул, коли він надходить із листків. Компетенція до флорального стимулу в апексі пагона детермінована певними генами.

Точно визначити початок евокації нелегко, оскільки зміни в клітинах апекса пагонів можуть спостерігатися ще до початку дії індуктивних факторів або одночасно з початком їх впливу. У випадку фотоперіодичного впливу на листки досить швидка реакція апікальної меристеми може бути зумовлена електричними сигналами за рахунок зміни електротонічної різниці потенціалів між листком та апексом або через виникнення потенціалів дії. Така швидка електрична сигналізація може забезпечити підготовку апекса стебла для сприйняття флорального стимулу хімічної природи, який переноситься з листків до апексів значно повільніше.

*Стан, при якому перехід апікальної меристеми до утворення квітки стає незворотним, називають **флоральною детермінацією**.* В цей час в апексі відбуваються інтенсивні молекулярні, гістологічні і морфогенетичні зміни. Вони призводять до того, що в конусі наростання закладаються й формуються в

строго визначеному порядку всі складові квітки, відбувається мікро- та макроспорогенез і, вкінці, формуються чоловічий та жіночий гаметофіти. Усе це доводить, що *суть евокації полягає в переключенні генетичної програми з розвитку вегетативних бруньок на закладання й формування квітів.*

Природа флорального стимулу

1903 року німецький ботанік Г.Клебс висунув теорію, згідно з якою статеве розмноження всіх груп рослин *залежить від умов живлення* (зокрема, від співвідношення вуглеводів і азотних сполук – C/N). Зміна цих умов у несприятливу для вегетативного росту сторону зумовлює перехід рослин до статевого розмноження. Певною мірою це так.

Однак вивчення фотоперіодизму, ролі фітохрому, фітогормонів у процесах росту й розвитку підтвердили, що регуляція ініціації цвітіння – складне явище. Було встановлено, що фотоперіодична дія сприймається листками, а потім флоральний стимул передається до апексу пагона. Ці факти дозволили М.Чайлахяну (1937) сформулювати *гормональну теорію* розвитку рослин. Згідно з цією теорією при сприятливому фотоперіоді в листках утворюється гормон цвітіння – флориген.

1958 року Чайлахян висунув гіпотезу про *бікомпонентну природу флоригену*, згідно з якою гормон цвітіння складається із **гіберелінів** і **антезинів**. При цьому гібереліни зумовлюють появу і ріст квіткових стебел, а антезини індукують закладання квітів.

Відповідно до цієї гіпотези ДДР містять в основному антезини. При сприятливому фотоперіоді в листках ДДР синтезується значна кількість гіберелінів. Наявність обох компонентів флоригену – гібереліну й антезину – індукує цвітіння у рослин. КДР, що мають достатньо гіберелінів, синтезують антезин лише в умовах короткоденного фотоперіоду і зацвітають. У НДР вміст гіберелінів і антезинів збільшується з віком до якоїсь критичної величини, яка необхідна для ініціації цвітіння.

Дана гіпотеза передбачає участь й інших фітогормонів у регуляції закладання та формування квітів і досить переконливо пояснює механізм переходу рослин до генеративного стану. Однак природа антезину залишається невідомою.

Ж.Бернье, Ж.Кіне, Р.Сакс (1985) висунули свою *гіпотезу індукції й евокації цвітіння*. На їх думку, евокація контролюється не одним спеціальним морфогеном, а складною системою з декількох факторів, кожен з яких запускає свій ланцюг евокаційних процесів. Взаємодія цих процесів і призводить до закладання квітів.

Фактори, що беруть участь у регуляції евокації, утворюються в різних частинах рослинного організму (в апексах, бруньках, стеблі і навіть у корені), причому вони не обов'язково ідентичні у всіх видів. При несприятливому фотоперіоді в листках рослин з'являються інгібітори цвітіння.

Детермінація статі

Під детермінацією (визначенням) статі у рослин розуміють формування клітин, органів або особин певної статі в залежності від генетичних

факторів, локалізованих у хромосомах (генетичне визначення статі), і від умов внутрішнього та зовнішнього середовища (фенотипічне визначення статі).

Квіти, як орган статевого розмноження, можуть бути *двостатевими* чи *роздільностатевими*. Вони формуються на одних і тих же (*однодомні* – огірок, кукурудза, дуб, ліщина, береза) чи на різних (*дводомні*) рослинах. Дводомних рослин мало (коноплі, хміль, тополя, верба, обліпиха, шовковиця, осика). У деяких дводомних видів у клітинах виявлені статеві хромосоми типу XX чи XY (деякі мохи, елодея, дрейома).

Однак гени, що детермінують стать, локалізуються і в аутосомах. Особливо це стосується рослин, у яких спеціалізованих статевих хромосом немає. Гени, які визначають стать, відіграють важливу роль, дозволяючи клітинам по-різному реагувати на дію факторів внутрішнього і зовнішнього середовища. На відміну від тварин, процес формування статі в ході онтогенезу рослин може сильно змінюватися в залежності від умов аж до перетворення однієї статі в іншу.

Виявлення статі у рослин залежить від таких факторів зовнішнього середовища, як тривалість дня, інтенсивність і спектральний склад світла, температура, склад оточуючого повітря, мінеральне живлення.

Так, добре *азотне живлення* призводить до більш вираженої жіночої сексуалізації дводомних рослин, а *калій* сприяє розвитку чоловічих екземплярів. Висока *вологість* ґрунту і атмосфери сприяє диференціації жіночих квітів і формуванню жіночих рослин у дводомних видів. Дія *етилену* та монооксиду вуглецю призводить до значного збільшення кількості маточкових квітів. Низькі *температури* сприяють появі жіночої статі, високі – викликають протилежний ефект.

Значною мірою впливають на сексуалізацію рослин *світлові умови*, що частково пов'язано з явищами фотоперіодизму. У КДР короткий день або зменшення інтенсивності світла викликає швидкий репродуктивний розвиток і значніше виявлення жіночої статі. Наприклад, кукурудза в теплиці в осінньо-зимовий період дає стовідсотковий розвиток жіночих суцвіть на місці чоловічих волотей. На диференціацію статі має вплив і *спектральний склад світла*. Короткохвильове світло посилює виявлення жіночих ознак, а довгохвильове - гальмує цей процес.

Регуляція статі у різностатевих рослин контролюється фітохромною системою і пов'язана з кількістю та активністю *фітогормонів*. Дослідження впливу фітогормонів і ретардантів на сексуалізацію дають можливість зробити висновок про роль гіберелінів як гормонів, що посилюють **маскулінізацію** (чоловічу сексуалізацію) і про роль цитокінінів, а також ауксину і етилену як фітогормонів, що посилюють **фемінізацію** рослин.

У зв'язку з вивченням ролі фітогормонів для виявлення статі необхідно наголосити на значенні в цьому процесі органів, що їх синтезують. Доведено, що корені впливають на сексуалізацію рослин як органи, які синтезують цитокініни, а листки – як органи, які синтезують гібереліни. Тепер стає зрозуміло, чому видалення коренів у одно- та дводомних рослин сприяє посиленню чоловічої сексуалізації; а також – чому чоловічі екземпляри тополі

при щорічному підрізанні крон (зменшення маси листя) перетворюються в дерева з жіночою сексуалізацією (і утворюють велику кількість тополиного пуху).

Механізм дії фітогормонів на сексуалізацію пов'язаний із змінами активності генного апарату, про що свідчать дослідження щодо вивчення впливу інгібіторів синтезу нуклеїнових кислот і білків на виявлення статі у рослин.

Таким чином, визначення статі у покритонасінних рослин – це поява стану готовності до формування органів квітки, а то й особин рослин певної статі.

Цей процес регулюється генетичною, гормональною системами та умовами довкілля.

Розвиток квітки

Перехід від вегетативного стану до генеративного супроводжується утворенням квітки. ***Квітка — вкорочений нерозгалужений пагін з обмеженим ростом, листки якого метаморфізовані у зв'язку зі статевим розмноженням, яке призводить до утворення насіння.***

Квітка – складна система органів, що забезпечує насіннєве розмноження покритонасінних (квіткових) рослин. У двостатевій квітці проходять мікро- і мегаспорогенез, мікро- і мегагаметогенез, запилення, запліднення, розвиток зародка, утворення плода з насінням. Вона є вкороченим, видозміненим і обмеженим у рості пагоном, що несе оцвітину, тичинки й маточки. Поява квітки в процесі еволюції – ароморфоз, який забезпечив широке розселення покритонасінних на Землі.

Квіткою закінчується головне або бічні стебла. Безлиста частина стебла під квіткою називається *квітконіжкою*. У сидячих квіток квітконіжка вкорочена або відсутня. Квітконіжка переходить у вкорочену вісь квітки, її стеблову частину – *квітколоже*. Форма квітколожа може бути різною, на ньому розташовані усі інші частини квітки: *чашолистки*, що утворюють *чашечку*, *пелюстки*, які формують *віночок*, *тичинки* і *маточка*.

Оцвітину складається з чашечки і віночка. Оцвітину буває подвійною (жовтець, шипшина) або простою (кропива, коноплі). Квітки без оцвітини називаються голими (осока, верба).

У зелених *чашолиستках*, які містять хлорофіл, відбувається фотосинтез. У деяких рослин (тюльпана, анемони) вони стають пелюсткоподібними і виконують функції пелюсток; можуть служити для захисту дозріваючих плодів, для їх поширення. *Пелюстки* виконують функції приваблювання запилювачів і сприяння запиленню. Походження пелюсток двояке: в одних рослин – це видозмінені тичинки (*жовтецеві, макові* тощо); інша група рослин має пелюстки, як і чашолистки, листяного походження (*півонія, магнолієві*).

Тичинки – орган квітки, в якому утворюються пилкові зерна. Сукупність тичинок у квітці називають *андроцеєм*. Є гомологом *мікроспорофіла* голонасінних рослин. Тичинка складається з *тичинкової нитки* та *пиляка*, котрий має дві половинки, що з'єднуються в'язальцем. У кожній половинці пиляка є по два пилкових гнізда (пилкових мішка) – *мікроспорангії*, де утворюється значна кількість мікроспор, із яких формується пилкок (***пилкові зерна***). Розміри пилкових зерен – 10-200 мкм. Пилкові зерна вкриті двома оболонками: зовнішньою (*екзиною*) та внутрішньою (*інтиною*). *Екзина* міцна та, завдяки наявності у ній спорополеніну, характеризується високою стійкістю: не розчиняється у кислотах і лугах, витримує температуру до 300° С, зберігається мільйони років у геологічних відкладах. На поверхні екзини звичайно є скульптурні потовщення, а також *апертури* – невеликі тонкостінні ділянки, що дають змогу змінювати об'єм пилкового зерна і через які під час проростання виходить пилкова трубка. Розрізняють пилкові зерна з клейкою і неклеюкою поверхнею. *Інтина* складається головним чином із пектину й целюлози. Пилкове зерно містить низку резервних речовин, вітаміни, активатори та інгібітори росту. Зрілий

пилек містить приблизно 10-15 % води.

Маточка розташована всередині квітки. Вона утворюється з одного або кількох *плодолистків* (мегаспорофілів). Сукупність плодолистків називають *гінецеєм*. Кожна дозріла маточка складається з нижньої розширеної частини – *зав'язі*, середньої циліндричної – *стовпчика* і верхньої, трохи розширеної – *приймочки*. Якщо зав'язь прикріплюється до квітколожа тільки своєю основою, а вся інша частина її вільна, то її називають верхньою (картопля, помідори). Якщо зав'язь занурена у квітколоже, з яким вона зростається, то таку зав'язь називають нижньою (огірок, гарбуз).

У *зав'язі* маточки знаходиться порожнина – *гніздо*. Розрізняють одно- і багатогнізду зав'язі. Багатогнізда – утворюється в результаті зростання кількох плодолистків. Кількість гнізд відповідає кількості зрослих плодолистків. У кожному гнізді на стінках зав'язі формуються *насінневі зачатки*. Їх може бути від одного (слива, вишня) до кількох тисяч (мак, орхидні). При анатомічному дослідженні *насінневого зачатка* розрізняють такі складові частини: *насіннева ніжка*, *нуцелус*, *покриви (інтегументи)*, *пилковхід (мікропіле)*, *зародковий мішок*. Насінний зачаток виник у філогенезі спороносних органів. Уперше він з'являється у насінних папоротей. У голонасінних насінні зачатки містяться на плодолистках відкрито, у покритонасінних – усередині зав'язі. Маточка виникла в процесі еволюції рослин як орган, у якому відбувається запліднення і який у цілому бере участь у формуванні плоду.

Квітки бувають одно- і двостатеві. *Одностатеві* квітки несуть або тільки плодолистки, або тільки тичинки, як, наприклад, у дуба, тиса, тополі. У *двостатевих* (гермафродитних) чоловічі і жіночі статеві органи розвиваються в одній квітці (проліски, горох). Відповідно є *одно-* та *дводомні рослини*. В однодомних рослин чоловічі й жіночі квітки ростуть окремо на одній рослині (дуб, ліщина, бук). У дводомних – чоловічі і жіночі квітки знаходяться на різних рослинах, тобто кожна конкретна рослина є або жіночою, або чоловічою (тис, тополя, гостролист, обліпіха).

Як бачимо, процес **утворення квітки** складний і багатоступеневий. Він починається з індукції – першої фази ініціації цвітіння. Перехід до цвітіння спричиняється тривалістю дня або фотоперіодом та холодом (яровизація). Лише в деяких видів за відсутності індуктивних умов утворення квіток не спостерігається зовсім (повний контроль цвітіння зовнішнім середовищем). У багатьох видів індуктивні умови прискорюють цей процес (кількісний контроль) або зовсім не діють (автономне утворення квіток).

Після закінчення першої фази ініціації цвітіння настає друга, завершальна (евокація), *під час якої в апексі відбуваються процеси, які зумовлюють появу зачаткових елементів квітки*. Якщо сприйняття фотоперіоду (індукція) можна назвати листяною фазою ініціації цвітіння, то евокація — це фаза, яка реалізується в апексі стебла. В ході евокації під впливом флорального стимулу в конусі наростання стебла індукується експресія генів, що відповідають за морфогенетичну програму квіткоутворення. Збільшується кількість клітинних поділів, змінюється форма апекса.

Спочатку в конусі наростання зменшується вміст гістонів клітинних ядер, потім зростає вміст РНК та білків, змінюється склад азотистих основ РНК. Відразу ж за цим різко збільшується синтез ДНК та частота мітозів. Фізіологічно і морфологічно виділяються групи ініціальних клітин, особливості поділу яких визначають наступний етап морфогенезу кожної частини квітки. Першими закладаються *чашолистки*, з'являються примордії *пелюстків*, потім послідовно закладаються *тичинки* і *плодолисточки*.

Примордії **плодолистків** поступово набувають підковоподібної форми,

подовжуються і зростаються краями. Таким чином утворюється *маточка*. На внутрішній стороні кожного плодолисточка закладається примордій *сім'ябруньки*. Сім'ябрунька розростається, формуючи складові частини *насінного зачатка*, з якого після запліднення розвивається насінина. Насінний зачаток закладається на плаценті і здебільшого має кулястовидовжену форму. В центрі формується *нуцелус*, що у більшості рослин обростає покривами (*інтегументами*, одним чи двома), які на верхівці не зростаються один з одним, залишаючи отвір – *мікропіле*. Частина насінного зачатка, від якої відходить насінна ніжка, називається *халазою*. Насінна ніжка з'єднує сформований зачаток із плацентою і містить судинний пучок.

Нуцелус виконує функції мегаспорангія. Одна з його клітин стає *археспоріальною*, вона ділиться редукційним шляхом (мейоз) з утворенням чотирьох гаплоїдних макроспор. Три з них руйнуються, а одна дає початок **зародковому мішку (жіночий гаметофіт)**. Внаслідок трьох наступних послідовних мітозів із неї у зародковому мішку з'являються 8 гаплоїдних ядер, причому після першого поділу два дочірні ядра спрямовуються до протилежних полюсів поляризованого гаметофіта і там діляться ще два рази. Три ядра коло кожного полюса відокремлюються в клітини. Одна з клітин біля мікропіле стає яйцеклітиною (жіночою гаметою), а дві інші — *синергідами*. Інші три ядра на протилежному полюсі утворюють *клітини-антиподи*. Решта двоє ядер мігрують до центру, зливаються, перетворюючись на *вторинне диплоїдне ядро центральної клітини*, що дає початок *ендосперму*. Яйцеклітина і жіночий гаметофіт у такому вигляді готові до запліднення.

Головна роль синергід полягає в привабленні пилкової трубки до зародкового мішка шляхом виділення хемотропних речовин і в проведенні сперміїв у простір між яйцеклітиною та центральною клітиною. Ймовірно, що синергіди виконують функції гаусторій, поглинаючи поживні речовини із соматичних клітин для потреб яйцеклітини та зародкового мішка. Роль антипод полягає в забезпеченні зародкового мішка поживними речовинами.

Тичинкова нитка утворюється за рахунок апікального, а потім інтеркалярного поділу і росту клітин примордія. В дистальній частині ініціальні клітини дають початок тканинам *пиляка*.

У **пиляку** клітини спорогенної тканини послідовно діляться шляхом мейозу. В результаті з материнської клітини утворюються 4 *гаплоїдні мікроспори*. У процесі утворення мікроспор спорогенні материнські клітини гублять більшу частину цитоплазматичних РНК і білків. Із кожної такої *мікроспори* формується **пилкове зерно (чоловічий гаметофіт)**. При цьому вона збільшується в розмірах, вкривається подвійною оболонкою. Ядро мікроспори ділиться мітотично й асиметрично, в результаті чого всередині пилкового зерна з *вегетативним* ядром з'являється маленька генеративна клітина зі своїм *генеративним* ядром. Генеративна клітина ділиться й утворює два спермії (чоловічі гамети). У багатьох видів це відбувається уже в пилковій трубці. Вегетативна клітина забезпечує життєдіяльність пилкового зерна та ріст пилкової трубки.

Таким чином, у процесі розвитку пилкового зерна шляхом мейозу, а потім

мітозу, з нього утворюється дуже редукований *чоловічий гаметофіт*. Він складається з *однієї* (покритонасінні) або *кількох* (голонасінні) *вегетативних клітин* та *однієї* *маленької генеративної клітини* зі своїм генеративним ядром, яка здебільшого поділяється на два *спермії* (*чоловічі гамети*), що беруть участь у заплідненні.

Центральний момент репродуктивного розвитку мікроспор – індукція мейозу. Якщо пиляки зрізати до початку чи під час мітозу пилкових зерен (уже після мейозу) і культивувати в простому мінеральному середовищі, то більша частина мікроспор стає нежиттєздатною, а в іншій частині замість нормального гаметогенезу починається клітинний поділ з утворенням гаплоїдних проростків (пилкових ембріодів). Це використовується в культурі мікроспор для отримання гаплоїдних рослин.

Важливу фізіологічну функцію в редукційному діленні при мікроспорогенезі виконують *каротин* і *каротиноїди*. Понижений вміст їх у пиляках призводить до порушення мікроспорогенезу та утворення абортівного пилку.

У процесі **мега- і мікроспорогенезу** в клітинних стінках на ранніх фазах розвитку відкладається калоза (β -1,3-глюкан), яка забезпечує тимчасову ізоляцію клітин, що переходять на генеративний шлях розвитку. Генеративна клітина пилкового зерна при формуванні також на деякий час покривається клітинною оболонкою з калози, що необхідно для її ізоляції від цитоплазми вегетативної клітини. Потім калоза зникає і генеративна клітина залишається оточеною оболонкою з целюлози й пектину. Таким чином, *тимчасова ізоляція клітин* – *важлива умова для переходу до генеративної фази розвитку*.

Отже, евокація охоплює процеси на молекулярному і внутрішньоклітинному рівнях, завершення яких створює умови для флорального морфогенезу.

Тривалість періоду цвітіння окремої квітки коливається від 2-3 годин (*Hibiscus*) до 80 днів (тропічна орхідея *Odontoglossum*). Тривалість цвітіння залежить від кількості утвореного квіткою пилку, кількості квіток та часу цвітіння першої й останньої квітки. У рослин з однією квіткою (*Moneses uniflora*) чи у квітах з однією тичинкою (орхідеї) тривалість цвітіння досить значна, оскільки таку поодинокую квітку знайти комахам-запилювачам досить важко. Навпаки, коли квіток багато або коли вони продукують багато пилку, їхнє цвітіння короткочасне. Період цвітіння залежить і від запилення. Якщо запилення проходить раніше, раніше квіти й опадають. Періодичність закривання і відкривання квіток визначається дією тепла й світла на рослину.

Запилення та запліднення

Запліднення - один із важливих процесів статевого розмноження. Його можна поділити на декілька фаз: *запилення, проростання пилку, ріст пилкової трубки в тканинах маточки і власне запліднення, тобто утворення зиготи*.

Анатомічно ці процеси досліджено у багатьох покритонасінних. Фізіолого-біохімічні аспекти запліднення в даний час інтенсивно вивчаються.

Після того, як у пилкових мішках сформуються пилкові зерна, стінки пиляків підсихають, розтріскуються, що зумовлює вивільнення пилку. Далі необхідно, щоб пилкок за допомогою комах, вітру чи води потрапив на приймочку маточки.

Перенесення пилкових зерен на приймочку маточки називають запиленням.

Розрізняють *самозапилення*, коли пилок потрапляє на приймочку тієї самої квітки, й *перехресне запилення*, при якому пилок із квіток однієї рослини потрапляє на приймочки квіток іншої. Спосіб запилення залежить від будови й фізіологічних особливостей квітки, зовнішніх умов довкілля тощо.

Після запилення відбувається набухання і проростання пилкових зерен, що супроводжується декілька разовим **контролем сумісності**. Зовнішній шар оболонки пилкового зерна (*екзина*) має у своєму складі речовини терпеноїдної природи, які зумовлюють її захисні властивості щодо несприятливих умов довкілля. В її порожнинах також локалізовані білки, що контролюють функціонування системи сумісності пилку і приймочки, в тому числі внутрішньовидову та міжвидову несумісність. Внутрішня частина оболонки (*інтина*), крім целюлози і пектинових речовин, містить білки, які забезпечують взаємне розпізнавання пилку і приймочки маточки, та гідролітичні ферменти (кислу фосфатазу, протеазу, РНК-азу тощо). Вони концентруються біля пор проростання й активуються при контакті пори з тканинами приймочки. При потраплянні на приймочку маточки пилок починає набрякати. Згодом утворюється пилова трубка, стінки якої складаються з інтини. Вона проходить через пори в екзині. Утворення пилової трубки стимулюється речовинами, які виділяються приймочкою у відповідь на споріднений пилок, що потрапив на неї.

Механізм розпізнавання до кінця не з'ясований, проте відомо, що при контакті глікопротеїнів екзини з несумісною приймочкою зразу ж починається утворення калози, яка ізолює пилове зерно. Проростання несумісного пилку може зупинитися і в тканинах приймочки чи стовпчика. Приймочка секретує S-фактори (глікопротеїни), які взаємодіють із компонентами клітинної стінки несумісної пилової трубки і пригнічують її ріст. Залозиста тканина приймочки складається із субепідермальних шарів та епідермальних клітин у вигляді сосочків. Вона виділяє секрет із ліпідів (похідні восків), які виконують захисну функцію, та фенольних сполук (антоціани, флавоноїди, коричні кислоти). Фенольні компоненти регулюють проростання пилку, захищають від інфекцій та відіграють певну роль у системі контролю щодо сумісності. Потрапляє на приймочку маточки різний пилок, але проростає лише сумісний.

У випадку сумісності активуються кутиназа й інші гідролітичні ферменти інтини, які пом'якшують стінки клітин маточки, чим сприяють росту пилової трубки. При цьому початкові етапи проникнення пилової трубки визначаються її позитивною гідротропічною реакцією, а кінцеві – позитивною хемотропічною реакцією на речовини, що виділяються тканинами мікропіле, синергідами та яйцеклітиною (це сахароза, мінеральні речовини, в т.ч. Ca^{2+} ; амінокислоти; гіберелін).

У стовпчику маточки пилова трубка переміщується між клітинами чи – у деяких видів – по пектинових шарах клітинних стінок. Провідна тканина стовпчика постачає пиловій трубці поживні речовини та активатори росту. Пилкові трубки секретують ферменти, які розпушують кутин приймочки і пектинові речовини серединних пластинок клітинних стінок; а також ауксин, який бере участь в ініціації розвитку плоду. Однак збільшення вмісту ауксину

пов'язано не лише з процесами проростання пилку.

Зразу ж після запилення змінюються біохімічні процеси у зав'язі: спостерігається надходження фосфору, зміна в ній розподілу білків і вуглеводів. У регуляції подібних процесів велику роль відіграють електрофізіологічні явища. При запиленні квітів у приймочках з'являється потенціал дії, який поширюється у напрямку зав'язей. Потенціал дії, очевидно, виконує сигнальну функцію, оскільки зав'язь відповідає на електрофізіологічний сигнал зміною метаболізму, з якого починається підготовка жіночої репродуктивної системи до запліднення.

Після запилення відбувається процес **запліднення** – **злиття чоловічої статевої клітини з жіночою**. Пилкова трубка за короткий час проходить крізь пухку тканину стовпчика і через мікропіле проникає до зародкового мішка. Ріст пилкової трубки активізує вегетативна клітина, розміщена в прикінцевій частині. За вегетативною клітиною в пилкову трубку переходить генеративна клітина, з якої в результаті мітотичного поділу утворюються два спермії. В окремих випадках спермії можуть утворюватися ще в пилику.

Пилкова трубка через мікропіле проникає до зародкового мішка. В місці контакту трубки із зародковим мішком стінки останнього ослизнюються і пилкова трубка проходить усередину. Досягши яйцеклітини, пилкова трубка розривається і з неї виходять два спермії, а вегетативна клітина трубки руйнується. Спермії виходять, і один із них зливається з ядром яйцеклітини, утворюючи зиготу, а другий — із вторинним (диплоїдним) ядром центральної клітини, яка дає початок ендосперму. Таким чином у зародковому мішку відбувається відкрите професором Київського університету Святого Володимира (тепер імені Тараса Шевченка) С.Г. Навашиним (1898) **подвійне запліднення**.

Значення подвійного запліднення полягає в тому, що і зигота, і первинна клітина ендосперму, маючи подвійну спадковість, набувають більшої життєздатності і пристосованості до умов існування. Звідси стає зрозумілою роль численних пристосувань у морфології та фізіології квітки, спрямованих на забезпечення перехресного запилення.

У зародковий мішок може проникати декілька пилкових трубок. Однак спермії цих трубок не беруть участі в заплідненні і дегенерують. Злиттю спермій із ядрами жіночого гаметофіту передують деконденсація хроматину в ядрах. Коли у зав'язі є декілька насінних зачатків, то в кожному з них відбувається описаний вище процес.

Розвиток насіння та плодів

Утворення та дозрівання насіння

Після запліднення зигота певний час (від декількох годин до кількох діб) перебуває в латентному стані, протягом якого вона збільшується в об'ємі, у ній посилюється синтез РНК та нових білків. У цей час відбувається інтенсивний поділ вторинного (триплоїдного) ядра і тканина ендосперму швидко заповнює зародковий мішок. Спочатку утворюється велика кількість ядер, а потім між ними виникають перегородки, утворюючи клітини, що продовжують ділитися.

В одних рослин ендосперм повністю витрачається під час формування зародка (бобові, гарбузові), а в інших – зберігається в зрілому насінні (злакові). Для розвитку ендосперму необхідні ауксини і цитокиніни, які надходять із нуцелуса. Після нагромадження певної кількості поживних речовин в ендоспермі починає свій розвиток зигота, даючи початок зародку насінини.

Зародок проходить декілька послідовних фаз розвитку. Для більшості дводольних вони такі: **проембріо, глобулярна, серцевидна, торпедовидна (торпедо) та дозрівання**.

Формування зародка починається з ділення зиготи впоперек до повздовжньої осі зародкового мішка. Верхня клітина, що лежить ближче до пилковходу, утворює підвісок, який відсуває нижню клітину всередину до ендосперму. Підвісок у одних видів рослин залишається одноклітинним, у інших – ділиться впоперек і стає багатоклітинним, усе більше відсуваючи нижню клітину в ендосперм. Нижня клітина розростається у передзародок насіння, що має кулясту форму. Він ділиться на чотири клітини двома перпендикулярними перегородками, потім кожна з них ділиться ще на дві. Спочатку клітини більш-менш однорідні. У міру подальшого ділення відбувається диференціація клітин на зародковий корінець, зародкове стебло, зародкові листки (сім'ядолі) і зародкову бруньку. На цей час насінний зачаток перетворюється на насінину, його покриви і залишки ендосперму утворюють шкірку насінини.

Отже, зигота росте шляхом багатократного мітотичного ділення, перетворюючись на багатоклітинний **зародок**, який складається з *первинного пагона, або плюмули, первинного кореня* та однієї (в однодольних) чи двох (у дводольних) *сім'ядолей*. Плюмла складається зі стебла, першої пари справжніх листочків та термінальної бруньки. Якщо запасною тканиною служать сім'ядолі, то вони ростуть за рахунок ендосперму, який може при цьому зовсім зникнути.

У насінині, що розвивається, ріст зародка, а інколи й ендосперму відбувається в зародковому мішку. При цьому оточуючий його нуцелус руйнується, постачаючи зародку поживні речовини. Деколи поживні речовини (крохмаль, рідше жири) відкладаються у **периспермі**. Перисперм подібний до *ендосперму*, але утворюється з *нуцелусу* і має диплоїдний набір хромосом. Перисперм характерний для родин гвоздикових, лататтєвих, імбірних, перцевих та ін., а серед голонасінних — для гнетових і тисових. У насінні деяких рослин розвивається і перисперм, і ендосперм. Надалі постачання поживних речовин забезпечує провідний пучок *фунікулуса* — ніжки насінного зачатка, яка залишає на поверхні зрілої насінини слід — *рубчик*. *Мікроніле* зберігається у вигляді маленької пори в шкірці насінини, через нього надходить кисень і вода при майбутньому проростанні насінини. Насінна шкірка (*теста*) — це тонкий захисний шар, що утворюється з інтегументів.

Після запліднення насінний зачаток уже називають *насіниною*, а зав'язь — плодом. У міру розвитку насіння зав'язь перетворюється на дозрілий плід і його стінки називають *перикарпієм*. Решта частин квітки в'януть, відмирають і опадають. Сформована насінина — типовий продукт статевого розмноження у покритонасінних рослин. Таке розмноження забезпечує переваги певному виду, котрі пов'язані з генетичною мінливістю.

Для різних рослин встановлено, що насіння, яке розвивається, є центром

синтезу ауксину, гібереліну, цитокінінів, завдяки чому воно стає акцепторною зоною притягнення поживних речовин із листків, пагонів. Крім гормонів, у плодах та насінні виявлено й інші біологічно активні речовини, зокрема, інгібітори росту: *саліцилову, ферулову, п-кумарову, абсцизову кислоти*, вміст яких зростає в міру дозрівання насіння.

Процес дозрівання характеризується як зовнішніми — морфологічними, так і глибоко внутрішніми фізіолого-біохімічними змінами та перетвореннями в рослинному організмі. Гістохімічні та біохімічні дослідження свідчать, що процеси запилення й запліднення викликають значне збільшення фізіологічної активності різних частин рослин, що прискорює надходження багатьох пластичних і фізіологічно активних речовин до репродуктивних органів.

Так, під час дозрівання злаків у їх насінні *поступово знижується вміст води і зростає кількість сухої речовини*. Процес дозрівання зернівок у злаків охоплює такі фази зрілості: молочну, воскову та повну з відповідним вмістом води в зернівках: 50-65%, 25-40% і 13-15%. За час дозрівання проходить відтік пластичних речовин із стебел і листків, у зернівках збільшується вміст вуглеводів, білків і загальна вага сухої речовини зерна. Наприклад, в озимій пшениці з моменту виходу в трубку спостерігається невинне зниження вмісту органічного азоту у вегетативних частинах і відтік його до колосу, який інтенсивно розвивається. При дозріванні колосу в листках і стеблі знижується абсолютний вміст клітковини, геміцелюлози, лігніну, які одночасно із фотоасимілятами також використовуються для побудови крохмалю та геміцелюлози зерна.

Паралельно з процесом перегрупування та перебудови органічних речовин між певними частинами рослинного організму спостерігаються і морфологічні зміни: зелене забарвлення поступово змінюється, спочатку набуває сіруватого кольору, а далі жовтіє, переходячи в золотисто-жовтий.

У насінні однодольних і дводольних рослин, в ендоспермі й сім'ядолях неперервно зростає абсолютний і відносний вміст білків, полісахаридів, запасних жирів; втрата води зумовлює зниження гідрофільності колоїдів, абсолютна вага зрілих зернівок зростає у 2,5-3 рази порівняно з восковою стиглістю.

Отже, *під час дозрівання насіння переважають синтетичні процеси і поступове їх зневоднення. На завершальних стадіях дозрівання насіння вміст води в ньому зменшується до 10-15%, а вміст інгібіторів росту зростає. Це супроводжується зниженням метаболічної активності і є кроком для переходу насіння до стану спокою.*

Дозріле насіння, як правило, зразу ж не може прорости. Упродовж одного-двох місяців, а у деяких рослин і 5-6 місяців у насінні проходять процеси фізіологічного (післязбирального) дозрівання. Це відбувається під час проходження стану фізіологічного спокою.

Слід зазначити, що інколи спостерігається проростання насіння на материнській рослині. Це явище одержало назву вівіпарія (від лат. viviparos — живородіння); воно властиве мангровим деревам (*Rhizophora, Avicennia*).

Таким чином, *із заплідненої диплоїдної яйцеклітини формується зародок*

насінини, а із вторинної триплоїдної клітини – поживна тканина (ендосперм), покриви насінного зачатка перетворюються в покриви насінини, а стінка зав'язі, розростаючись, утворює оплодень.

Утворення та дозрівання плодів

ПЛІД — орган покритонасінних рослин, що утворюється після запліднення з **маточки** та здебільшого ще й з деяких **інших частин квітки** (*квітколожа, оцвітини, квітконіжки, квіткових лусок*) внаслідок їхнього розростання та видозмінення; служить для захисту і розповсюдження насіння. Складається із зовнішньої частини — **оплодня** (перикарпій) й **насінини** (або насінин), що розвивається всередині плода. Іноді плід утворюється без запліднення (*партенокарпія*). В **оплодня** розрізняють 3 шари: зовнішній — екзокарпій, середній — мезокарпій і внутрішній — ендокарпій. *Екзокарпій* переважно тонкий, іноді утворює різні вирости (напр., у клена). Звичайно — особливо у соковитих плодів — найкраще розвинутий *мезокарпій*, який часто буває м'ясистий, з великим умістом цукрів (у черешні, персика) або олій (у маслини, авокадо). *Ендокарпій* тонкий; нерідко він видозмінюється і перетворюється на кам'янисту тканину – кісточку (у вишні, абрикоса). Залежно від будови й консистенції оплодня плоди поділяють на соковиті та сухі.

У простих соковитих плодів весь оплодень або його частина соковита, м'ясиста з однією насінною (кістянка) або багатьма (ягода, яблуко, гарбузина). Складні соковиті плоди утворюються або з кількох окремих квіток (супліддя у шовковиці), або з кількох маточок однієї квітки (багатокістянка у малини). Сухі плоди мають сухий шкірястий або дерев'янистий оплодень; серед них розрізняють *розкриті* плоди (біб, стручок, коробочка), *нерозкриті* (горіх, горішок, зернівка, сім'янка, крилатка), *членисті*, що поділяються поперечно на окремі частини з насінинами (у редьки дикої, верблюжої колючки), та дрібні, які розпадаються поздовжньо на однонасінні елементи (у мальви, кленів, зонтичних).

Таким чином, плід формується із зав'язі маточки після запліднення і є характерною ознакою квіткової рослини. Саме через наявність плода квіткові рослини називаються покритонасінними. Тканини плоду закладаються при формуванні квітки й утворюються із зав'язі, але нерідко в цьому процесі беруть участь інші частини квітки.

Розвиток плодів можна розділити на 4 фази:

- 1) формування зав'язі до запилення;
- 2) ріст за рахунок поділу клітин зразу після запилення та запліднення;
- 3) ріст за рахунок розтягування клітин;
- 4) дозрівання.

Різде посилення поділу клітин зав'язі спостерігається після запилення. Потім настає фаза розтягування клітин. *Характер росту перебуває у тісній залежності від типу плоду. Сигмоїдна крива росту плодів* характерна для томатів, яблук, груш, авокадо й ін. В даному випадку клітини діляться майже виключно під час формування квіткової бруньки. Після запилення поділ клітин ще деякий час продовжується. Далше збільшення розмірів відбувається за рахунок розтягування.

У плодів типу кістянок (абрикос, слива, вишня й ін.) ріст характеризується *подвійною сигмоїдною кривою*. Перший швидкий період росту зумовлений розростанням зав'язі, нуцелуса та інтегументів насіння, а зародок та ендосперм майже не розвиваються. Коли у другій фазі починається розвиток зародка, зав'язь росте дуже слабо. В той же час проходить склерифікація кісточки. Коли зародок досягає повної зрілості, починається другий прискорений розвиток плоду, який продовжується до його повного дозрівання. Таким чином,

спостерігається взаємозв'язок між розвитком насіння й ростом плодів.

Запліднена яйцеклітина, ендосперм і насіння, що розвиваються, мають значний контролюючий вплив на ріст плодів. Так, недорозвинене насіння в силу певних причин (комахи-шкідники) служить причиною передчасного опадання плодів. Нерівномірний розвиток насіння призводить до деформації плодів.

Регуляція розвитку плодів пов'язана із запиленням. Уже саме розміщення навіть чужорідного пилку на приймочку, без запліднення, індукує розростання стінок зав'язі без розвитку насіння. Цю дію можна замінити мертвим пилком або екстрактами з нього. Діючі фактори – речовини гормональної природи, ауксини і гібереліноподібні сполуки.

Сім'ябруньки і насіння також регулюють ріст плодів за допомогою гормонів. Насіння, що розвивається, є місцем синтезу ауксинів, гіберелінів, цитокінінів. Власне ці речовини роблять недозрілий плід центром притягування поживних речовин. Тому розвиток плодів пов'язаний з помітною зупинкою вегетативного росту, а у однолітніх – із старінням усієї рослини.

Крім перелічених вище гормонів, у плодах та насінні виявлено й інші біологічно активні речовини, які регулюють їх розвиток. Це різні цитокініни, інгібітори росту, зокрема, саліцилова, п-кумарова, ферулова кислоти; інгібітор проростання насіння – абсцизова кислота.

Рівень та співвідношення гормонів від часу запліднення до дозрівання плодів сильно змінюється. Так, зразу ж після запліднення спостерігається максимум активності гіберелінів. Трохи пізніше максимальної активності досягають ауксини. Зростання кількості ауксинів співпадає з переходом ендосперму до клітинного поділу, а досягнення максимуму – з активним ростом зародка. Наступний пік ауксинів пов'язаний з посиленням клітинного поділу на периферії ендосперму в уже сформованому насінні.

Найвищий рівень цитокінінів характерний для дуже молодих плодів та насіння. Дозрівання плодів супроводжується продукуванням етилену, який різко прискорює завершальну фазу їх розвитку.

Розміри меристем, які зумовлюють розміри плодів, сильно залежать від їх постачання поживними речовинами, тим більше – від метаболізму цілої рослини.

При розвитку плодів та насіння відбуваються значні метаболічні зміни. Так, дихання плодів, дуже інтенсивне на перших етапах розвитку, знижується в міру їхнього росту і дещо посилюється у соковитих плодів у період дозрівання. При диханні витрачаються цукри та органічні кислоти. Їх вміст у ході розвитку плодів сильно змінюється. Асиміляти в основному поступають до плодів з фотосинтезуючих листків, хоч частина з них може синтезуватися у хлоропластах недозрілих плодів. Серед органічних кислот у плодах переважають трикарбонові (яблучна, лимонна, винна та ін.). У великих кількостях накопичуються ароматичні кислоти. Під час росту їх вміст та співвідношення змінюються. Нагромадження органічних речовин залежить і від кліматичних факторів, і від виду рослин.

Процеси дозрівання починаються, коли плоди закінчують свій ріст. На початкових етапах дозрівання в плодах *переважають процеси синтезу речовин*.

Далі дозрівання соковитих плодів характеризується зниженням співвідношення кислот та цукрів, утворенням ароматичних речовин, розкладом хлорофілу і дубильних речовин, накопиченням антоціанів та інших вакуолярних пігментів, зменшенням твердості та пружності тканин шляхом гідролізу пектинових речовин клітинних стінок. В цей період різко підвищується дихання тканин перикарпу (клімактеричний підйом дихання), що супроводжується посиленням синтезом етилену. Вплив екзогенного етилену прискорює процеси дозрівання, що підтверджує його роль як фітогормона, що стимулює досягання плодів.

Цікаво, що динаміка нагромадження цукрів при дозріванні плодів різних видів рослин неоднакова. Так, у *помідорів* вміст цукрів підвищується за рахунок моноцукрів при майже незмінному вмісті сахарози. У *дині*, навпаки, вміст сахарози зростає, тоді як кількість моноцукрів та крохмалю залишається майже незмінною. Плід стає м'яким і запашним. Твердість плодів також залежить від наявності пектинових і дубильних речовин у ньому. В зелених плодах *помідорів* на нерозчинну фракцію пектинових речовин припадає 2/3 загального вмісту пектину; в зрілих плодах його вміст знижується до 4%. Це свідчить про те, що продукти гідролізу пектину використовуються в обміні речовин при дозріванні. При дозріванні перикарпію плодів змінюється активність багатьох ферментів, спостерігаються зміни складу пігментів. Так, у *помідорів* з'являється лікопін, у *абрикосів* — каротин. У період дозрівання більшість плодів має характерний аромат, що зумовлено присутністю складних ефірів, синтез яких проходить із використанням значної кількості кисню. Нагромаджується вітамін С, біосинтез якого також вимагає наявності кисню.

Завершення процесів дозрівання супроводжується формуванням відокремлювального (відмежувального) шару в плодоніжці та опаданням плодів. Формування цього шару індукується зниженням вмісту ауксинів і високим рівнем етилену. Після проходження періоду дозрівання плід вступає у фазу відмирання.

Отже, покритонасінні — найбільш високоорганізовані вищі рослини. Від інших рослин вони відрізняються наявністю квітки з пристосуванням до перехресного запилення, маточкою, що захищає насінні зачатки, подвійним заплідненням та утворенням плоду з насінням. У квіткових рослин відбувається подальша редукція гаметофітів. У результаті подвійного запліднення в них утворюється ендосперм, який забезпечує живлення зародка в процесі його розвитку, що підвищує життєвість нової рослини.

Вегетативне розмноження

Вегетативне розмноження — типова властивість рослин, яка відрізняє їх від тварин. **Вегетативним** розмноженням називається відтворення рослин з їх вегетативних частин, тобто з кусочків талому, пагона чи кореня.

Це — одна з форм безстатевого розмноження, дуже поширена серед рослин. Найскладніших та найрізноманітніших способів воно досягає у вищих і особливо — у квіткових рослин. Багато рослин розмножується тільки

вегетативно. Це здійснюється як спеціалізованими, так і неспеціалізованими частинами тіла рослин. Під час вегетативного розмноження у багатьох рослин відбувається роз'єднання частин рослинного організму, які розвиваються в нові особини. Так, в елодеї можна відокремити частину тіла рослини, і вона розвиватиметься самостійно. Аналогічно розмножується ряска, яка за короткий час утворює величезну кількість рослин, що вкривають водну поверхню різних водойм.

Способи вегетативного розмноження рослин

Існують три основні способи вегетативного розмноження в природних умовах:

- 1) розмноження відсадками чи паростками різної природи, які відділяються від материнської особини після укорінення;
- 2) розмноження бульбами й цибулинами;
- 3) відособлення частин материнського організму.

Вегетативне розмноження рослин має величезне біологічне значення.

Здатність покритонасінних до інтенсивного вегетативного розмноження відіграла немало роль у їх успішній конкуренції з голонасінними, яким властиве тільки насінне розмноження. У багатьох випадках вегетативне розмноження стало єдиною можливою формою репродукції, яка забезпечує розселення виду й збереження генофонду. Досить часто рослини утворюють структури, спеціально призначені саме для вегетативного розмноження: цибулини, кореневища, столони, бульби. Деякі з них слугують для резервування поживних речовин, що дає змогу рослині пережити несприятливі умови. Тому більшість рослин зі спеціалізованими органами вегетативного розмноження практично втрачають здатність до розмноження насінням, передаючи функції як розмноження, так і відкладання та зберігання поживних речовин цим органам.

Між розвитком спеціалізованих органів вегетативного й статевого розмноження спостерігається декілька аналогій. І ті й інші утворюються в результаті індукції, яка сприймається листками і передається за допомогою хімічних стимулів відповідним частинам рослин. Усі головні етапи фотоперіодичної реакції при утворенні органів вегетативного розмноження також близькі до фотоперіодичних реакцій квітучих рослин. Після диференціації та росту в обох випадках настає етап дозрівання. При утворенні бульб та цибулин, як і при цвітінні, вегетативний ріст пригнічується. Морфологічно як квіти, так і бульби та цибулини є видозміненими пагонами.

Бульба являє собою потовищену здуту частину стебла, яка складається з декількох міжвузль.

Цибулина утворюється в результаті вкорочення міжвузль та іммобілізації вуглеводів в основі дуже молодих листків.

Розмноження бульбами. Здатність до утворення бульб формується в процесі онтогенезу поступово і проявляється після завершення ювенільного етапу. Бульби живуть лише один рік. У процесі бульбоутворення спочатку розвиваються **столони** – стебла зі зміненою геотропічною реакцією (*перший*

етап), а потім на них формуються **бульби** (*другий етап*).

Найбільш суттєво на цей процес впливають температура й тривалість дня. При цьому частина рослин утворює бульби лише при короткому дні, а частина – як при короткому, так і при довгому. У дослідях із щепленням рослин, що не утворюють бульби, на бульбоноси (наприклад, томати на картоплю, соняшник на топінамбур) було показано, що стимул до утворення бульб у фотоперіодично чутливих бульбоносів не володіє видовою специфічністю, виробляється в листках і має гормональну природу.

З'ясувалося, що ауксини пригнічують бульбоутворення, гібереліни посилюють ріст столонів і, таким чином, сприяють росту бульб. А найбільший позитивний вплив на формування бульб мають цитокініни. У КДР *перший етап* контролюється співвідношенням **АБК/ГА**, а *другий* – **ІОК/Цк**. При довгому дні в листках утворюється більше гіберелінів, а в стеблових бруньках – ауксину. В цих умовах проходить *перший етап* і формуються **столони**. При короткому дні в коренях і в столонах є багато цитокінінів, а в листках – абсцизової кислоти. Настає *другий етап*, суть якого полягає в гальмуванні утворення столонів та запуску процесів **бульбоутворення**.

На думку М.Чайлахяна (1984), *механізм гормональної індукції бульбоутворення* (перехід до *другого етапу* і його реалізація) у видів, які утворюють бульби при короткому дні, *складається з двох фаз*. Спочатку з листків до нижніх бруньок надходять абсцизини і гібереліни. Оскільки при КД співвідношення їх (АБК/ГА) зміщене із переважанням абсцизинів, то прискорений ріст столонів, викликаний гібереліном, гальмується (*перша фаза*).

Під час *другої фази* утворюються бульби, ріст яких регулюється більш високою концентрацією цитокініну в коренях і столонах відносно ауксинів (співвідношення ІОК/ЦК зменшується).

Таким чином, в умовах ДД при несприятливому для бульбоутворення співвідношенні гормонів (у листках переважає ГА, в коренях – ІОК) відбувається утворення й ріст коренів та столонів. Стимулом для бульбоутворення служить таке співвідношення АБК до ГА, яке впливає на завершення *першого етапу* та переходу до *першої фази другого етапу*.

Цим різноманітність способів бульбоутворення у рослинному світі не обмежується. Так, бульби бувають стеблового і кореневого походження, підземні і надземні. У жоржини бульби кореневого походження, формуються на коренях і стеблові пагони при цьому не утворюються. Бульбами розмножуються картопля, топінамбур, батат та інші рослини.

Розвиток та ріст бульб підтримується надходженням до них продуктів фотосинтезу, які утворюються в листках. При цьому інтенсивність транспорту асимілятів до бульб корелює з вмістом у них цитокінінів, ауксину та гіберелінів, які створюють атрагуючу силу бульб. Власне тому при інтенсивному утворенні бульб затримується ріст надземних частин рослин.

Розмноження цибулинами. Розмноження цибулинами характерне для однодольних рослин з родин лілійних та амарилісових: тюльпана, нарциса, гіацинта, лілій тощо. Дикий часник утворює велику кількість цибулинок: на орному гектарі їх може бути до 600 кг.

Цибулина складається із дуже короткого стебла та м'ясистих листків із резервними речовинами. Зверху вона вкрита залишками минулорічних листків, запасні речовини яких уже втрачені. Цибулина містить одну або кілька дочірніх цибулин ("діток", зубків), кожна з яких може утворювати пагін. Під кінець вегетації кожен пагін дає нову цибулину. Корені у цибулин відходять безпосередньо від стебла, і головного кореня немає.

Якщо більшість бульбоносів утворюють бульби в умовах короткого дня, то формування цибулин, навпаки, вимагає довгого дня. В досліді витримування навіть частини листків при короткому дні гальмувало формування цибулин. Регуляція цього процесу вивчена недостатньо. Органами, що рецептують дію фотоперіоду, є листки.

Фотоперіодичний стимул може передаватися з одного пагона на інший тільки за умови, що у другого пагона видалені листки. Коли пагони з листками піддаються дії різних фотоперіодів, то цибулину формує лише пагін, який знаходився на ДД. *Стимулом до утворення цибулини є певне співвідношення фітогормонів, або комплекс фітогормонів.* Так, формування цибулин супроводжується зменшенням активності ауксинів, а збільшення їх концентрації прискорює ріст листків і цибулинних лусок.

Вегетативне розмноження цибулинних рослин не так пов'язано з формуванням цибулини, як з утворенням на ній пазушних пагонів – майбутніх дочірніх цибулинок. Вони закладаються в період зимового спокою. В цей час, хоч і дуже повільно, формуються нові органи. При проходженні періоду спокою у цибулинних рослин, на відміну від бруньок і насіння, ростові процеси повністю не зупиняються. Кінетин, гіберелова та індолілоцтова кислоти посилюють утворення пазушних бруньок, які формують дочірні цибулини. Такий самий ефект дають підвищення температури зимового зберігання цибулин та видалення квітконосного пагона.

Проростання цибулин, як і бульб, відбувається після проходження періоду спокою. Вихід із стану спокою прискорюється після дії на цибулини низької температури, тобто яровизацією. Стан спокою цибулин підтримується високим вмістом АБК, а при проростанні рівень інгібіторів знижується, а цитокінінів, ауксинів і гіберелінів – зростає.

Знання принципів регуляції стану спокою бульб і цибулин дозволяє запобігати їх проростанню при зберіганні з допомогою синтетичних інгібіторів росту, таких, як гідрозид малеїнової кислоти.

Розмноження іншими способами

У дикоростучих рослин широко поширене розмноження кореневою поростю, тобто відростанням при пошкодженні рослин сплячих бруньок у нижній частині стовбура (пенькові пагони). Таке розмноження характерне для вишні, сливи, яблуні, айви, бузку, глоду, вільхи, берези, хрину, люцерни, осоту та інших рослин. Часто на пошкоджених коренях коло поверхні землі виникають кореневі пагони, які розвиваються з адвентивних бруньок.

Деякі види розмножуються кореневищами (пирій повзучий, м'ята перцева та ін.). Кореневища є підземними стеблами, які ростуть горизонтально і мають дрібні плівчасті бурувато-коричневі листочки, бруньки, додаткові корені.

Кореневища є і зимуючим органом, і органом розмноження.

Трапляється також розмноження **надземними пагонами**, наприклад, столонами (зеленчук, костяниця, перстачі та ін.) чи вусами (суниці, полуниці, жовтець тощо). Столони – це повзучі горизонтальні стебла, які стеляться по поверхні землі. Вони не є зимуючим органом. Від їх вузлів відходять додаткові корені, які разом із частиною стебла відокремлюються від материнського куща, і таким чином утворюються нові рослини.

Надземні повзучі пагони (вуса, столони, батаги) є переходом від типових вертикальних стебел до кореневища.

Деякі рослини розмножуються **гілками-відсадками**, що вкорінюються на місці контакту пагона з ґрунтом.

Є група **живородних рослин**. У пазухах їх листків та в суцвіттях замість квіток утворюються маленькі, вкриті листками пагони, які, опадаючи з материнської рослини, вкорінюються. Живородні рослини поширені переважно в полярних, високогірних і степових місцевостях.

Деякі способи вегетативного розмноження тісно пов'язані з процесами регенерації (живцювання, вівіпарія й ін.). Так, утворення вивідкових бруньок (вівіпарія) може розглядатися як випадок соматичного ембріогенезу (каланхое) і є результатом фізіологічної диференціації тканин. Різноманітність тканин пов'язана з реакцією на довгий день і полягає в збільшенні на краях листка вмісту хлорофілу, ДНК, РНК, білків. Таким чином, утворення вивідкових бруньок, як спеціалізованого органу вегетативного розмноження контролюється фотоперіодом.

Використання вегетативного розмноження в рослинництві

У рослинництві найчастіше застосовують розмноження живцями, щепленням та відсадками.

Відсадками – шляхом пригинання нижніх галузок і присипання їх землею. Укорінений пагін морфологічно не відрізняється від інших.

Живцями. Використовують зимові безлисті та літні з листками живці, зелені листки (бегонія). Зимові живці беруть з однорічних, дво-, трирічних гілок. Найбільш придатні молодші, однорічні живці після листопаду 30 см завдовжки. Зелені живці зрізають тоді, коли в стеблі відбувається приріст і вони остаточно не здерев'яніли. На поверхні зрізу утворюється плівка, під якою енергійно діляться клітини і пізніше утворюється калус. На калусі розвиваються корені, а пагони утворюються з бруньок живця.

Живці, взяті з різних ділянок рослин, мають різні властивості. Живці з плононосної зони дають рослини, які швидше зацвітають порівняно з рослинами з ювенільних живців. Живці з бокової зони часто дають рослини, які довго зберігають двосторонню будову. Живці зі старих дерев укорінюються гірше. Має значення і фізіологічний стан самого живця. Максимальною здатністю до вкорінення володіють пагони в період сповільнення їх вегетативного росту, коли вміст у них ауксинів найбільший.

Обробляючи живці різними ауксинами (ІОК, індолілмасляна, індолілпропіонова, трийодбензойна, α -нафтілоцтова кислоти), стимулюють

коренеутворення у видів, які самі не вкорінюються.

Розвиток живця значно прискорюється завдяки **щепленню** й використанню кореневої системи підщепи. При цьому *прищеп* зберігає свої властивості.

Рослину, на якій роблять щеплення, називають *підщепою*. Підщепу підбирають так, щоб вона мала певні господарськоцінні якості – морозостійкість, сильний або карликовий ріст, довговічність, стійкість до хвороб тощо.

Є різні види щеплення (Проценко, 1978) – щеплення під кору, щеплення врозщеп, окулірування (щеплення однією брунькою-вічком), копулірування, коли прищеп та підщеп мають однакову товщину.

Щеплення *під кору* у деревних порід проводять навесні, коли у рослин спостерігається велика активність камбію. Кора в цей час легко відокремлюється від деревини стебла. На підщепі роблять горизонтальний зріз на міжвузлі під стебловим вузлом. Потім кору надрізають у вертикальному напрямку вниз від зрізу й обережно відгинають край кори. Прищепу беруть у вигляді живця з трьома-чотирма міжвузлями. На нижньому кінці міжвузля прищепи відрізають напівконус у вигляді язичка, який вставляють під кору підщепи так, щоб опукла сторона язичка була назовні. При цьому відігнуті кінці кори добре притискують і місце щеплення обв'язують плівкою.

Щеплення *врозщеп* застосовують у випадках, коли підщеп значно товща, ніж прищеп. При цьому підщепу розколюють і в щілину вставляють живці прищепи, кінці яких загострюють клином. Місце щеплення замазують садовим варом і теж обв'язують. Цим способом щеплять як дерев'янисті, так і трав'янисті рослини.

Дуже часто застосовують *окулірування* — щеплення однією брунькою (вічком). При цьому бруньку вирізають із кусочком кори та деревини і прищеплюють на дичках. На підщепі роблять Т-подібний надріз, а вічко вставляють із так званим щитком, тобто з кусочком деревини та кори. Після того, як щиток уставлено під кору, його притискують корою та обв'язують. Якщо прищеп та підщеп мають однакову товщину, застосовують *копулірування*. Для цього роблять навскісні зрізи на прищепі та підщепі, щоб вони щільно прилягали одна до одної. Такі навскісні зрізи роблять для того, щоб збільшити поверхню стикання прищепи та підщепи. Місце щеплення обв'язують і змащують садовим варом. Щеплення проводять навесні та восени, але воно можливе і в іншу пору року, що залежить від способу щеплення. Так, часто окулірують влітку сплячою брунькою, яка до початку зими зростається з підщепою і навесні наступного року починає ріст.

Зростання прищепи та підщепи відбувається таким чином. Живі клітини коло поверхні зрізу, особливо клітини камбію, кори, судинних пучків, починають інтенсивно ділитися, заповнюють щілину проміжною тканиною. Через деякий час клітини прищепи та підщепи з'єднуються плазмодесмами, потім утворюються диференційовані клітини, які з'єднують провідні системи підщепи та прищепи.

Загалом методи вегетативного розмноження набули широкого поширення в рослинництві. В останній час у практиці сільського господарства та селекційній

роботі широко використовують **метод отримання рослин** із потрібними властивостями з **допомогою культури тканин** (а також меристем, сім'ядолей, зародків).

Із однієї клітини чи з групи клітин у стерильних умовах вирощують цілі рослини для клонального розмноження цінних культур, отримують безвірусні форми сільськогосподарських рослин (картопля, цукровий буряк, виноград), шляхом злиття протопластів створюють міжвидові гібриди; культивуванням мікроспор отримують дигапloidні рослини, дуже цінні для селекції; розвиваються методи культивування частин гаметофіту і репродуктивних органів. Цей метод широко застосовується для створення банку безвірусних сортів багатьох культур.

Розробка основ методу має порівняно недавню історію. Німецький ботанік Габерландт (1902) вперше застосував цей метод для роботи з клітинами палісадної паренхіми. Він хотів виростити цю тканину з однієї клітини. Невдача, що спіткала автора, дещо затримала роботу з рослинними організмами, але дослідження були продовжені на тваринних об'єктах.

В Україні культуру ізольованих коренів широко використовував М.Г. Холодний ще в 1915 р., коли він за допомогою даного методу виявив біосинтез фітогормонів у кінчиках коренів, що стало основою для розробки його теорії тропізмів. Цей метод він використовував і пізніше.

В 30-і роки праці американського вченого Уайта та французького вченого Готре зумовили розробку власне сучасного методу культури рослинних тканин і органів. Уайт довів, що коренева меристема може рости тривалий час, якщо її пересаджувати на свіже середовище. Культура клонів кінчиків кореня помідорів в його дослідках підтримувалася понад 30 років (Уайт, 1949).

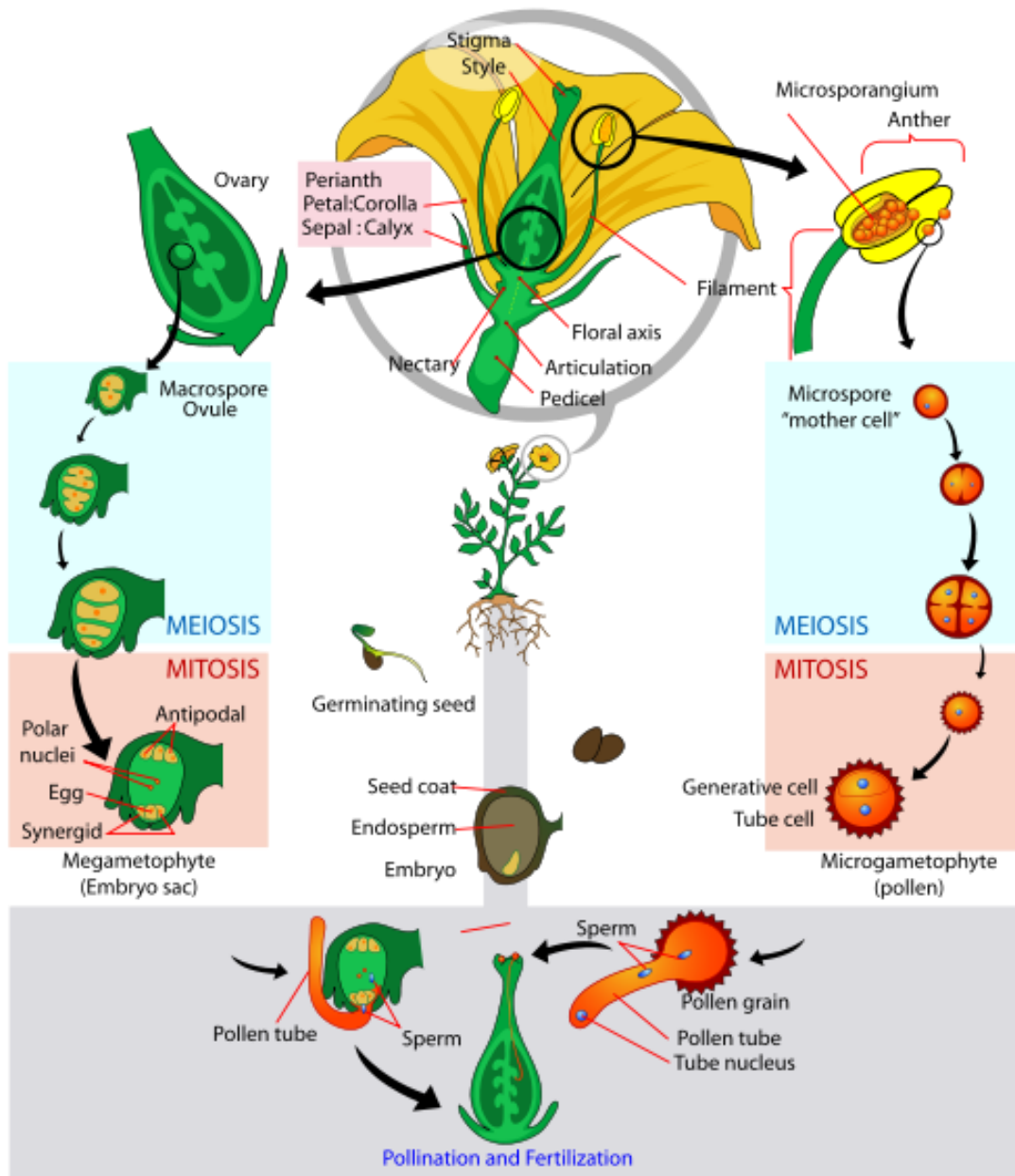
Найважливішою умовою вирощування ізольованих рослинних тканин є поживні середовища необхідного складу. Заслугою Готре є те, що він вдосконалив склад поживних середовищ для вирощування недиференційованих тканин різних органів однодольних, дводольних та голонасінних рослин (1959). Готре ввів у культуру різні калусні тканини у вигляді чистих клонів. В Україні ці роботи були організовані в лабораторії Ф.Л. Калініна (Калінін, Сарнацька, Поліщук, 1980).

Відомо, що клітини різних тканин, органів, організмів функціонують *in vivo* в специфічних метаболічних умовах. Це є науковою основою для розробки різних за складом поживних середовищ. Як відомо, тепер їх створено більше ста. Обов'язковими компонентами поживних середовищ є певні макро- і мікроелементи, вуглеводи, біологічно активні речовини, які регулюють процеси поділу клітин та їх диференціацію. Склад найбільш вживаних в технології мікроклонального розмноження середовищ висвітлено в монографіях, статтях, наукових розробках. Мінеральний компонент, обумовлений основними фізіологічними вимогами більшості тканин рослин, є найбільш стабільним. Модифікації вмісту поживних речовин досягаються внесенням різноманітних регуляторів росту. Особливо важлива регуляторна роль ауксинів і цитокінінів та їхнього співвідношення.

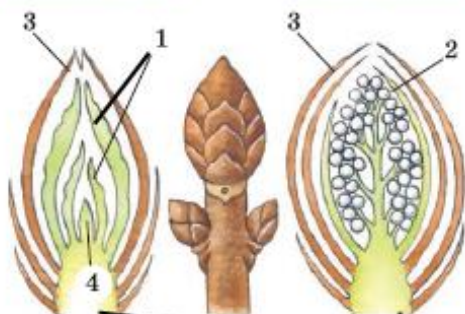
Метод культури ізольованих тканин полягає ось у чому. Шматочки тканин вміщують у пробірку, в колбочки, чашки Петрі на поживні рідини або напівтверді агарові середовища. Окремі тканини вирощують у стерильних умовах. Таким способом ізольовану тканину можна витримувати протягом десятків років у стані активного росту. У процесі культури ізольованих тканин перш за все утворюється калус, у ньому закладаються бруньки, з яких розвиваються пагони, а також додаткові корені.

Калус, калус – маса недиференційованих клітин, яка утворюється в разі пошкодження рослин, виникає внаслідок розростання групи недиференційованих клітин, утворюваних

камбієм чи іншими тканинами в місцях надрізів, тріщин, ран; розвивається під час культивування на штучних середовищах з поодинокі клітини, має вигляд аморфної маси, тонкого шару або напливу.



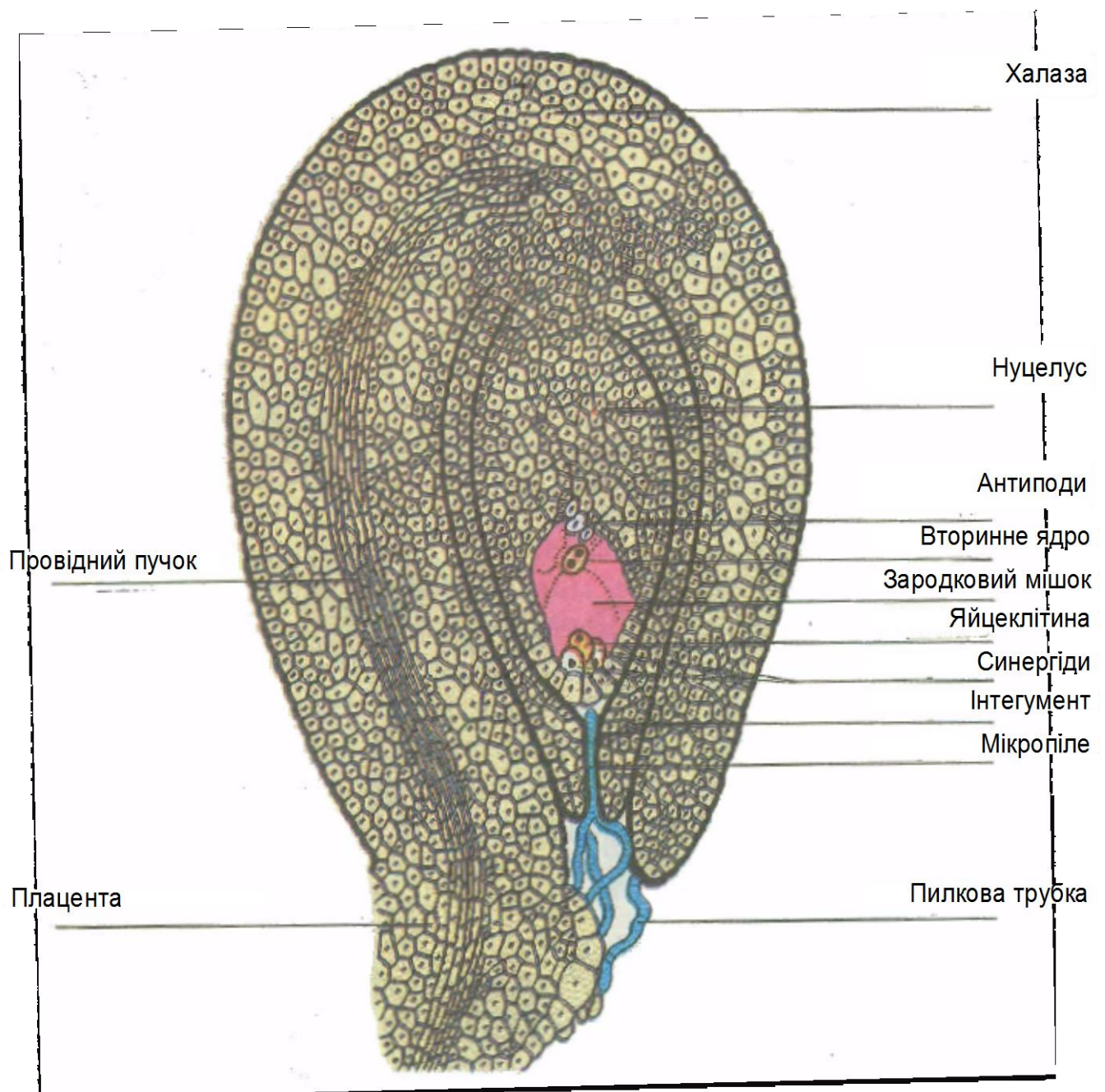
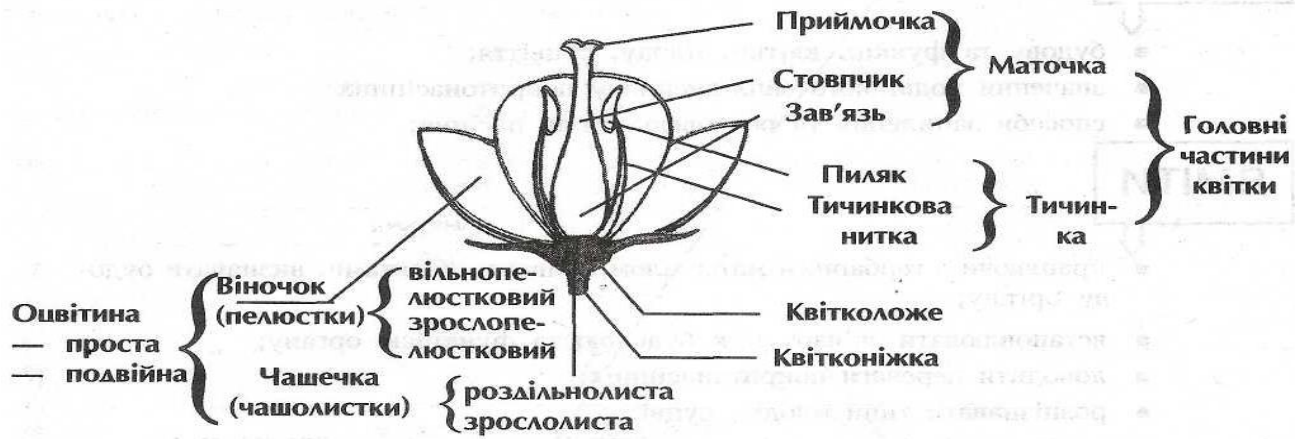
вегетативна генеративна



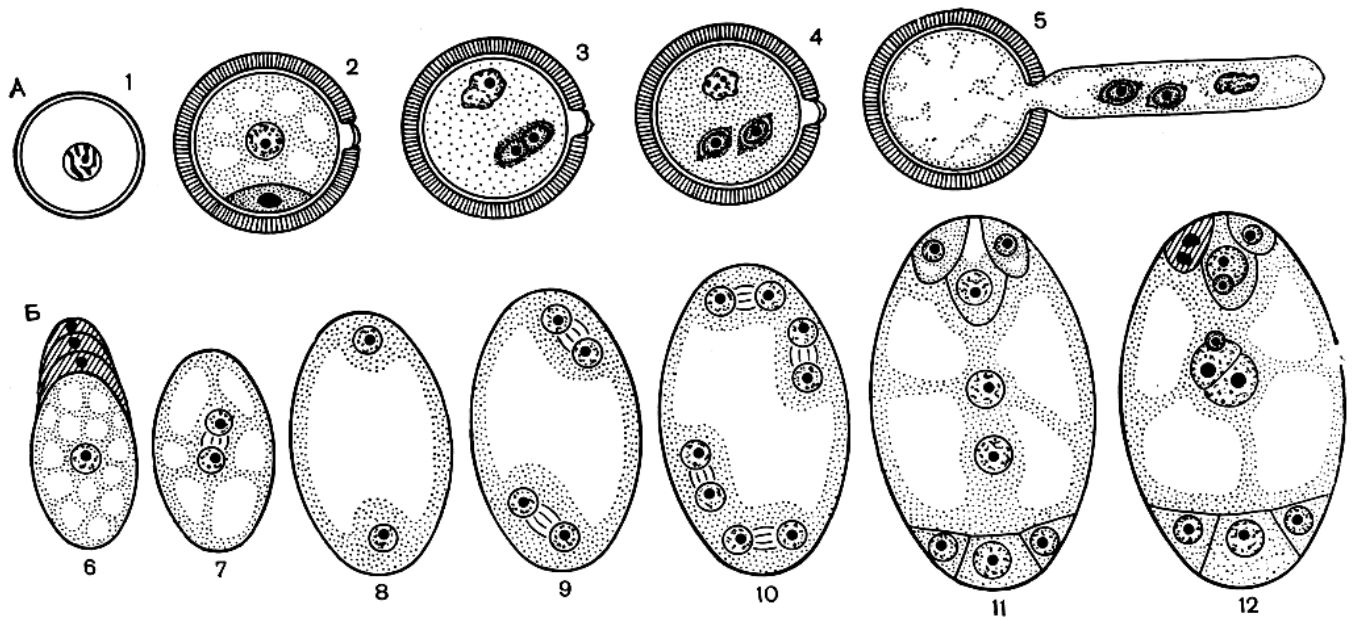
- 1 - зачаткові листки
- 2 - зачаткові квітки
- 3 - покривні луски
- 4 - конус наростання
- 5 - зачаткове стебло

Будова бруньки

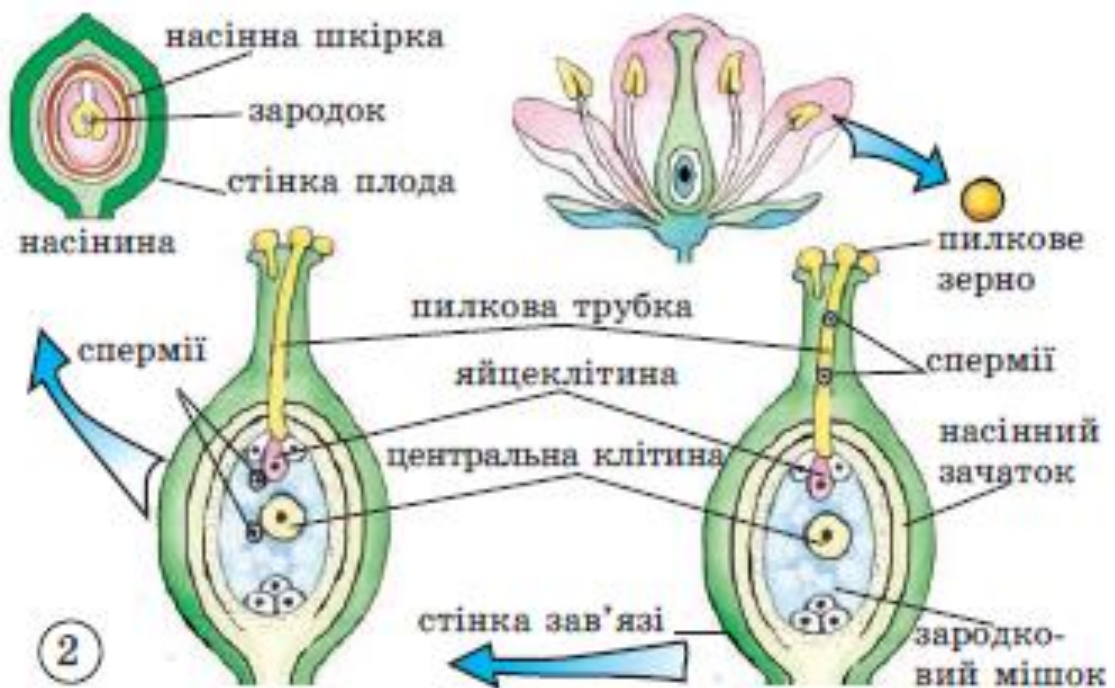
БУДОВА КВІТКИ



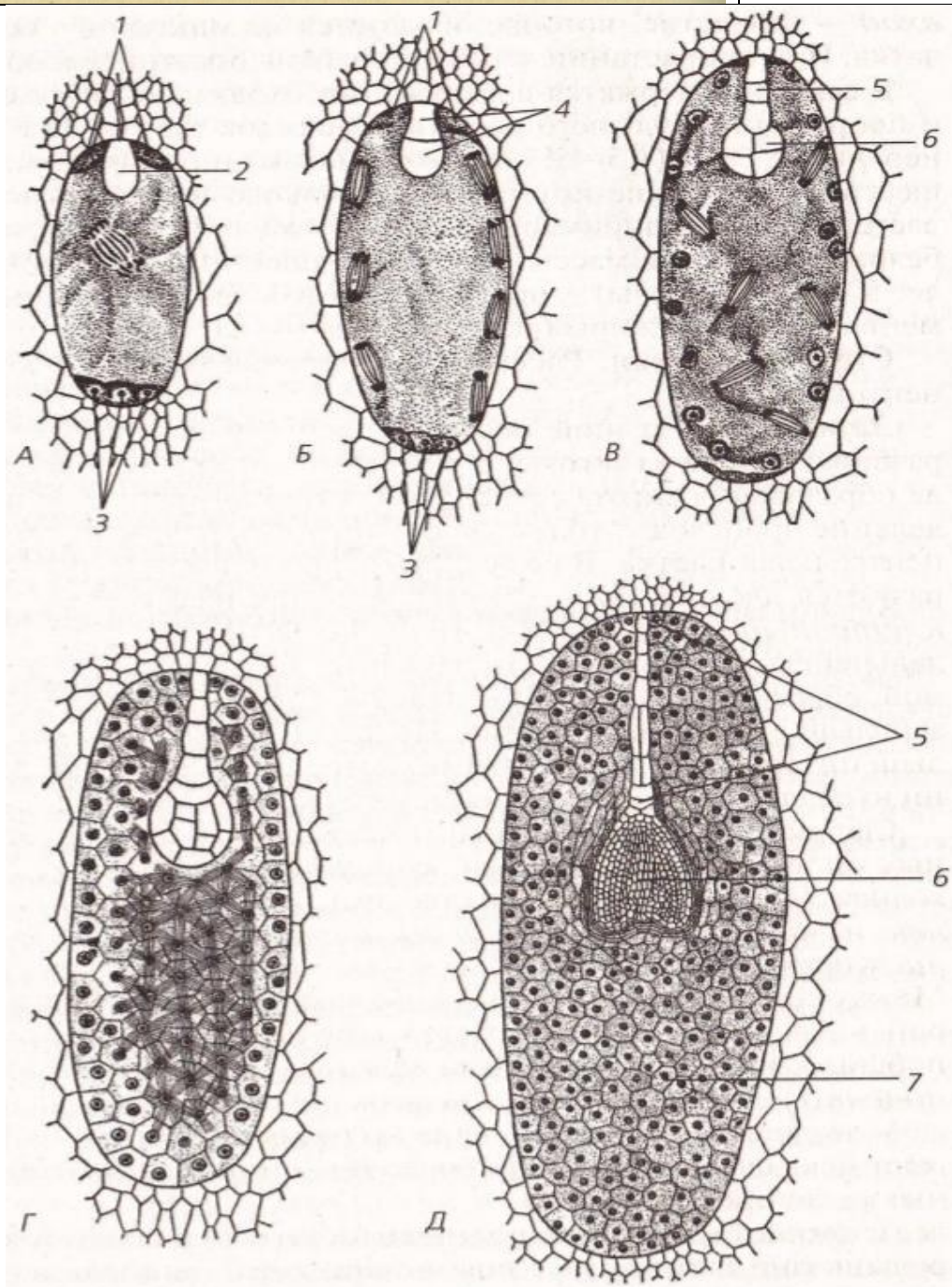
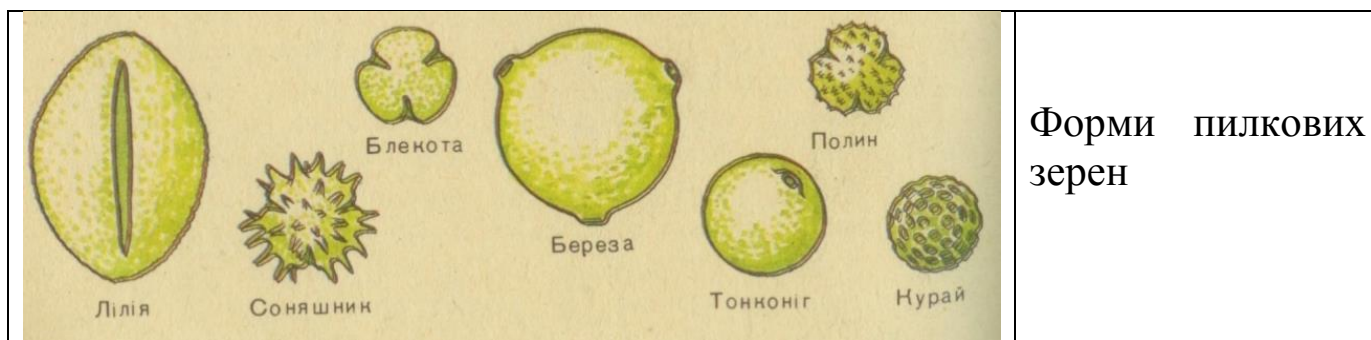
ділиться мітозом чотири рази і з утворених восьми ядер формується семиклітинний зародковий мішок (жіночий гаметофіт)



Гаметогенез: розвиток пилкового зерна (А) і зародкового мішка (Б)

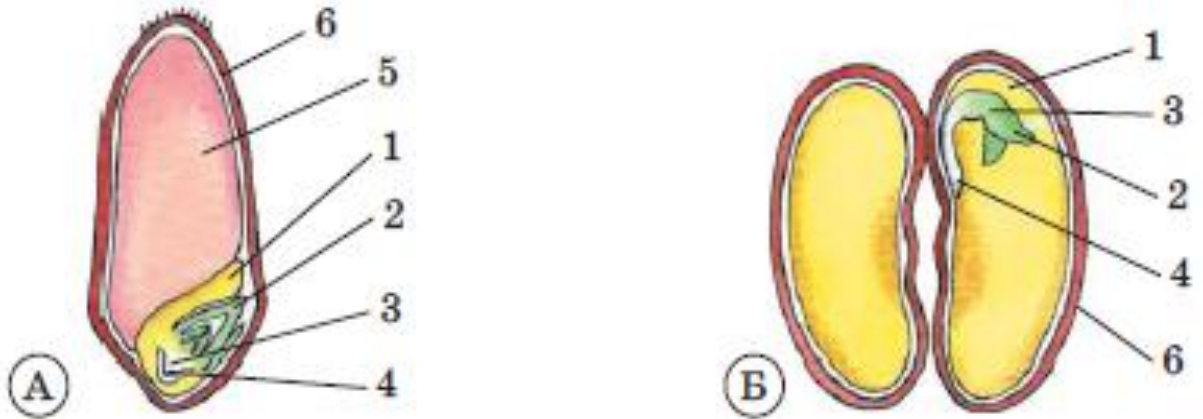


Подвійне запліднення

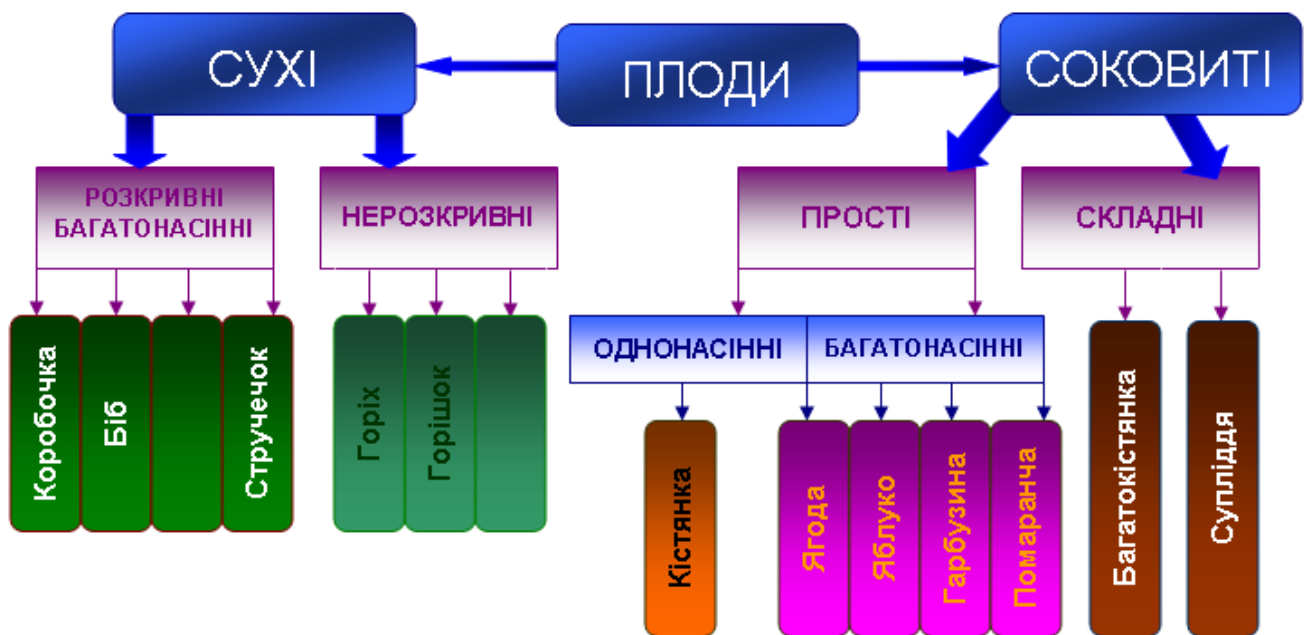


Розвиток зародка і ендосперму у дводольних: А – стан спокою зиготи, початок ділення вторинного ядра і формування ендосперму; Б, В – зародок у фазі проембрію, швидкий мітотичний поділ ядер майбутніх клітин ендосперму; Г – глобулярна фаза розвитку зародка, формування клітин ендосперму, які продовжують ділитися; Д – серцевидна фаза розвитку зародка, сформований

ендосперм; 1 – синергіди, 2 – зигота, 3 – антиподи, 4 – двоклітинний зародок, 5 – суспензор, 6 – зародок, 7 – ендосперм



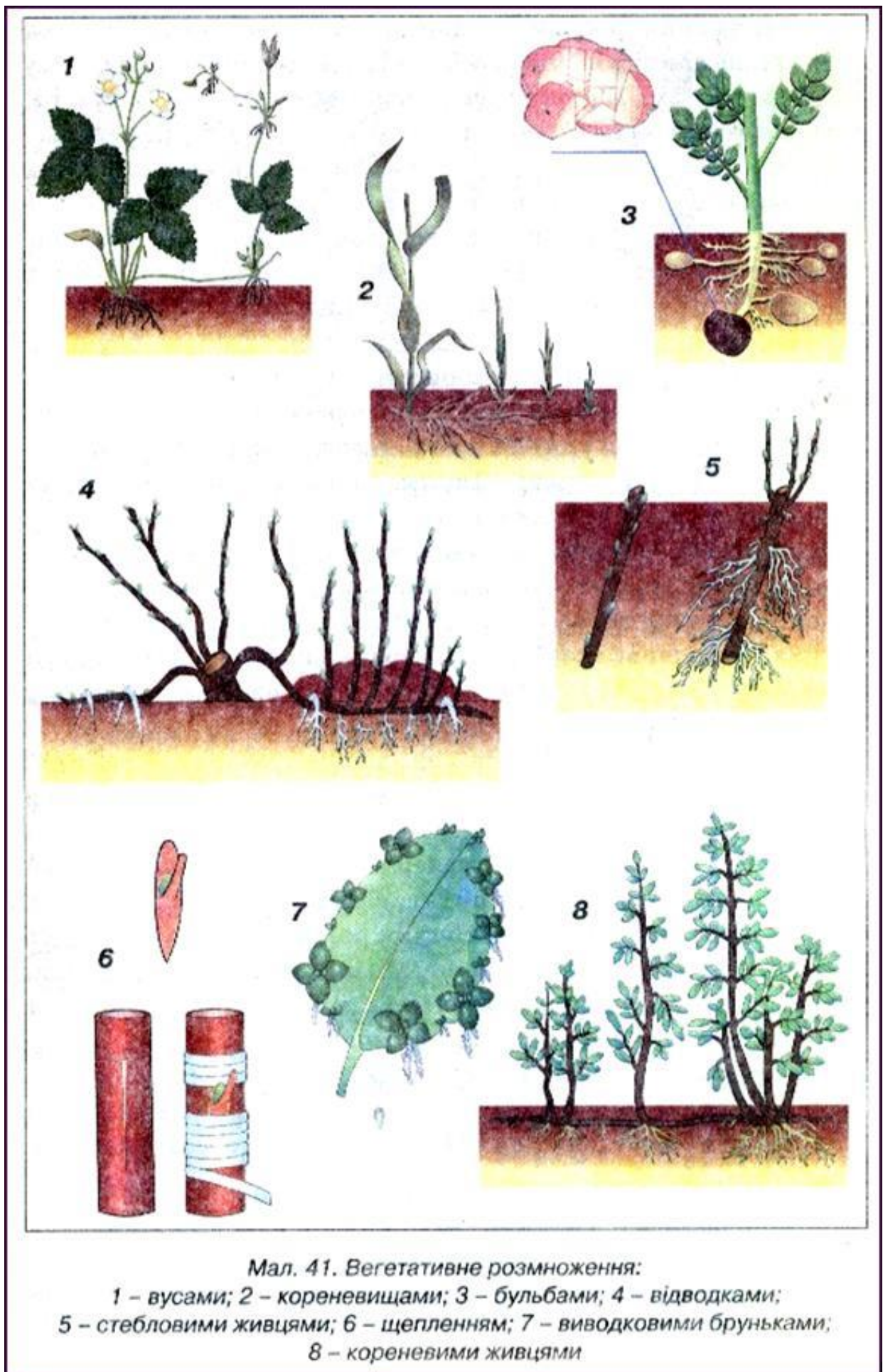
Мал. 152. Будова насінини пшениці (А) та квасолі (Б): 1 – сім'ядоля (у насінини квасолі дві сім'ядолі); 2 – зародкова брунька; 3 – зародкове стебло; 4 – зародковий корінь; 5 – ендосперм; 6 – насінна шкірка (у насінині пшениці вона зрослася зі стінкою плода)

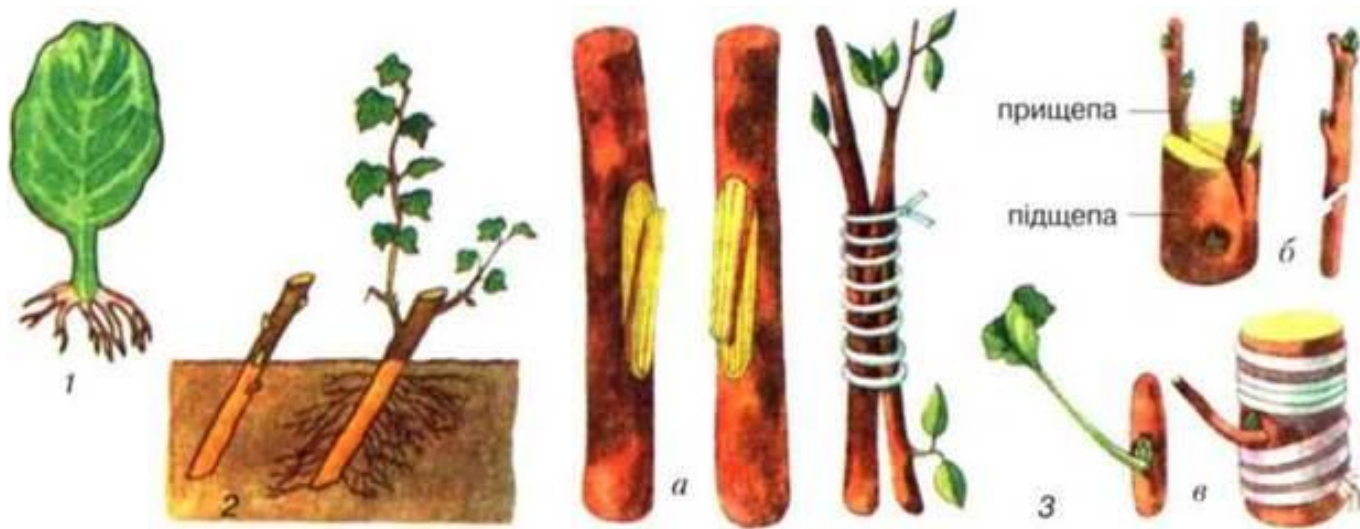
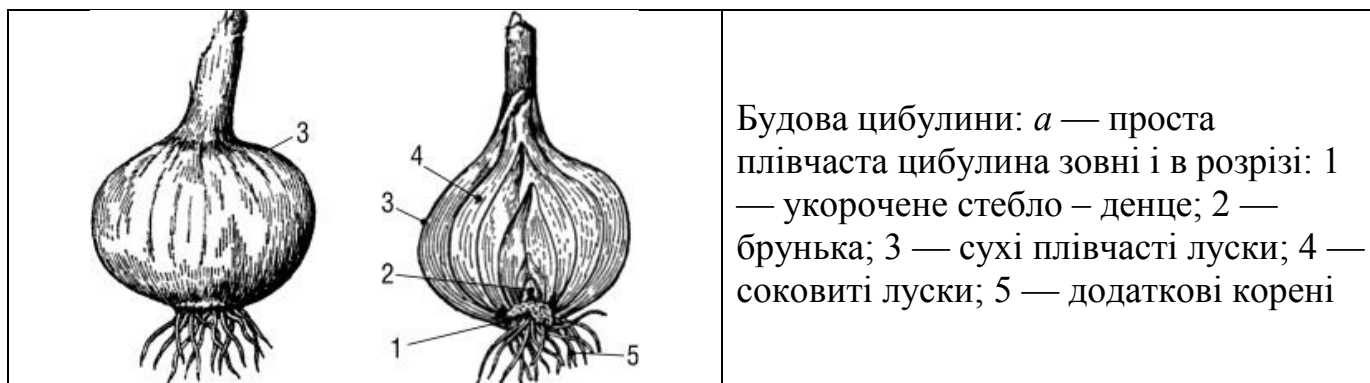


Типи плодів



Мал. 157. Сухі плоди: 1 – біб; 2 – стручок; 3 – стручечок; 4 – коробочка; 5 – горіх; 6 – сім'янка; 7 – зернівка





Способи вегетативного розмноження:

1 — розмноження листком (сенполія); 2 — живцювання; 3 — щеплення (*a* — зближенням, *б* — живцем, *в* — вічком)





