

З м і с т

Передмова	9
Розділ 1. Вступ. Загальні закономірності життєдіяльності рослин	11
1.1. Завдання курсу фізіології і біохімії рослин	11
1.2. Зелені рослини – живі організми	12
1.3. Закони життєдіяльності рослин	14
1.4. Методи досліджень у фізіології рослин	16
1.5. Етапи історії	17
1.6. Довідкові матеріали	21
Розділ 2. Фізіологія і біохімія рослинної клітини	22
2.1. Клітина – елементарна жива одиниця тіла рослини	22
2.2. Біохімічний склад клітин рослин	23
2.3. Склад, структура і функції компонентів клітини	31
2.4. Клітина в ієрархії систем рослинного світу	40
2.5. Мембранні системи клітини	43
2.6. Енергетика рослинної клітини	46
2.7. Структурна в'язкість цитоплазми	48
2.8. Рух цитоплазми (циклоз)	50
2.9. Окисно-відновний потенціал	51
2.10. Хемілюмінесценція	51
2.11. Поглинання і виділення речовин клітиною	52
2.11.1. Пасивне поглинання. Дифузія	52
2.11.2. Активний транспорт	54
2.11.3. Множинність механізмів поглинання речовин клітинами рослин	57
2.11.4. Поглинання води клітинами рослин	58
Розділ 3. Фотосинтез – основний тип автотрофного живлення рослин	61
3.1. Історія формування наукових уявлень про повітряне живлення рослин	61
3.2. Наукове визначення фотосинтезу	63
3.3. Поширення фотосинтезу в природі	64
3.4. Значення фотосинтезу	65
3.4.1. Планетарна роль зелених рослин	65
3.4.2. Космічна роль зелених рослин	68
3.5. Лист – орган фотосинтезу	70
3.5.1. Фотосинтетична поверхня рослин	70
3.5.2. Хлоропласти	72
3.6. Пігменти	75
3.6.1. Пігментна система зелених рослин	75
3.6.2. Хімічні властивості хлорофілу	79
3.6.3. Оптичні властивості хлорофілу	80

3.6.4. Адаптація пігментної системи до умов освітлення	82
3.6.5. Біосинтез хлорофілу	85
3.7. Енергетика фотосинтезу	86
3.7.1. Сонячна радіація як джерело енергії	86
3.7.2. Квантований характер сонячної енергії	87
3.7.3. Поглинання світла й активування хлорофілу	88
3.7.4. Флуоресценція	89
3.8. Хімізм фотосинтезу	90
3.8.1. Блок-схема фотосинтезу	90
3.8.2. Світлові реакції	91
3.8.3. Діяльність фотосистеми II	92
3.8.4. Діяльність фотосистеми I	93
3.8.5. Електронно-транспортні ланцюги	94
3.8.6. Фотосинтетичне фосфорилування	96
3.8.7. Темнові реакції	98
3.8.8. Різноманіття шляхів фотосинтезу	100
3.9. Продукти фотосинтезу	106
3.9.1. Якісне різноманіття продуктів фотосинтезу	106
3.9.2. Фактори, що впливають на спрямованість фотосинтетичного процесу	108
3.10. Методи вивчення фотосинтезу	110
3.10.1. Показники фотосинтетичної діяльності	110
3.10.2. Принципові основи методів визначення інтенсивності фотосинтезу	111
3.11. Екологія фотосинтезу	113
3.11.1. Світло	113
3.11.2. Вуглекислий газ	117
3.11.3. Температура	120
3.11.4. Вода	121
3.11.5. Елементи мінерального живлення	122
3.11.6. Взаємодія екологічних факторів	123
3.11.7. Фотосинтез і просторове розташування листків рослин	124
3.11.8. Фотосинтез і життєвий стан рослин	126
3.11.9. Онтогенетичний стан рослин	127
3.11.10. Добовий і сезонний хід фотосинтезу	128
3.12. Фотосинтез і врожай	131
3.12.1. Фотосинтез як фактор урожаю	131
3.12.2. Способи оптимізації фотосинтезу в агрофітоценозах	133
3.12.3. Світлокультура рослин	137
3.12.4. Програмування врожаїв за ФАР	140
Розділ 4. Обмін органічних речовин у рослин	143
4.1. Загальні закономірності метаболізму	143
4.2. Ферменти – каталізатори і регулятори метаболізму	144
4.3. Властивості ферментів	147
4.4. Кінетика ферментів	150
4.5. Класифікація ферментів	151

4.6. Обмін вуглеводів	158
4.6.1. Загальні особливості вуглеводів	158
4.6.2. Різноманіття і властивості вуглеводів	160
4.6.3. Розпад вуглеводів	166
4.6.4. Особливості вуглеводного обміну в основних сільськогосподарських культурах	167
4.7. Органічні кислоти	170
4.8. Обмін ліпідів	174
4.8.1. Загальні особливості ліпідів	174
4.8.2. Біологічне значення ліпідів у житті рослин	176
4.8.3. Господарське значення ліпідів	176
4.8.4. Біосинтез ліпідів	177
4.8.5. Розпад ліпідів	179
4.8.6. Жироподібні речовини	181
4.9. Обмін білків	182
4.9.1. Загальні особливості білків	182
4.9.2. Значення білків для людини	183
4.9.3. Синтез і розпад білків	185
4.9.4. Зміна білкового метаболізму і трансгенні сорти	191
4.10. Вітаміни	197
4.10.1. Загальна характеристика вітамінів	197
4.10.2. Опис основних вітамінів і вітаміноподібних речовин	198
4.10.3. Екологічні фактори і синтез вітамінів рослинами	209
4.11. Вторинні метаболіти	211
4.12. Транспорт органічних речовин рослиною	213
Розділ 5. Дихання рослин	218
5.1. Біологічне значення дихання	218
5.2 Локалізація дихання	220
5.3. Зовнішні прояви дихання рослин	221
5.4. Дихальний матеріал	221
5.5. Хімізм дихання	223
5.6. Пентозофосфатний цикл	232
5.7. Гліюксилатний цикл	234
5.8. Дихання рослин і метаболічний фонд	234
5.9. Дихання у рослин різних видів	236
5.10. Вплив зовнішніх умов на процес дихання рослин	238
Розділ 6. Мінеральне живлення рослин	240
6.1. Історія вивчення мінерального живлення рослин	240
6.2 Мінеральний склад рослин	242
6.3. Поняття про макроеlementи і мікроelementи	244
6.4. Загальні закономірності мінерального живлення рослин	245
6.5. Elementи мінерального живлення і їх біологічна роль	248
6.5.1. Фосфор	248
6.5.2. Сульфур	250
6.5.3. Калій	251

6.5.4. Натрій	252
6.5.5. Кальцій	253
6.5.6. Магній	254
6.5.7. Силіцій	255
6.5.8. Мікроелементи	255
6.6. Поглинання мінеральних речовин рослинами	261
6.6.1. Коренева система як орган поглинання мінеральних речовин	261
6.6.2. Обмінна адсорбція	262
6.6.3. Різноманіття механізмів мінерального живлення рослин	266
6.6.4. Фізіологія некореневого живлення рослин	269
6.6.5. Поглинання коренями органічних речовин	271
6.7. Азотне живлення рослин	272
6.7.1. Значення нітрогену в житті рослин	272
6.7.2. Джерела нітрогену для рослин	273
6.7.3. Біохімія метаболізму нітрогену в рослинах	275
6.7.4. Фізіологічні основи використання азотних добрив	278
6.8. Ґрунт як джерело мінеральних речовин	279
6.8.1. Загальні властивості ґрунту	279
6.8.2. Родючість ґрунтів і ґрунтовий розчин	280
6.9. Методи вивчення рівня мінерального живлення рослин	284
6.9.1. Загальні підходи до вивчення рівня мінерального живлення рослин	284
6.9.2. Вивчення потреби видів і сортів культурних рослин у мінеральних речовинах	284
6.9.3. Вивчення рівня мінерального живлення рослин у польових умовах	286
6.10. Фізіологічні основи використання добрив	290
6.10.1. Мінеральні добрива – головний спосіб покриття виносу з орних ґрунтів біогенних елементів живлення культурними рослинами	290
6.10.2. Екологія застосування мінеральних добрив	292
6.10.3. Органічні добрива	294
Розділ 7. Водний режим рослин	296
7.1. Вода і рослини	296
7.2. Водний режим рослинних клітин	298
7.3. Поглинання води клітиною	299
7.4. Роль ґрунту у водопостачанні рослин	305
7.5. Доступність ґрунтової вологи для рослин	307
7.6. Поглинання води рослинами	310
7.6.1. Механізми водопоглинання	310
7.6.2. Вплив зовнішніх умов на поглинання води рослинами	315
7.7. Проведення води по рослині	317
7.8. Транспірація	319
7.8.1. Біологічне значення транспірації	319
7.8.2. Закономірності процесу транспірації	320
7.8.3. Кутикулярна і продихова транспірація	323
7.8.4. Регулювання транспірації рослинами	324

7.8.5. Вплив зовнішніх умов на процес транспірації	328
7.9. Водний баланс рослин	331
Розділ 8. Ріст і розвиток рослин	334
8.1. Визначення росту і розвитку рослин	334
8.2. Ріст і розвиток клітин	335
8.3. Ріст рослин	337
8.3.1. Особливості росту вегетативних органів рослин	338
8.3.2. Добові і сезонні ритми в житті рослин	341
8.3.3. Спокій у житті рослин	342
8.3.4. Інтеграція ростових процесів	344
8.3.5. Кількісна оцінка ростових і формотвірних процесів	344
8.4. Регулювання росту в рослин	347
8.4.1. Системи, що регулюють ріст рослин	347
8.4.2. Мітогенетичне випромінювання	348
8.4.3. Відкриття фітогормонів. Термінологія	349
8.4.4. Різноманіття фітогормонів	350
8.4.5. Властивості фітогормонів	354
8.5. Фітогормони в сільському господарстві	357
8.5.1. Різноманіття шляхів використання фітогормональних препаратів	357
8.5.2. Стимулятори росту рослин	358
8.5.3. Гербіциди	360
8.5.4. Арборециди	361
8.5.5. Дефоліанти	361
8.5.6. Десиканти	361
8.5.7. Морфактини	361
8.5.8. Ретарданти	362
8.5.9. Адаптанти	363
8.6. Культура клітин і тканин. Біотехнології	363
8.7. Пестициди й екологічні проблеми	364
8.8. Розвиток рослин	366
8.8.1. Різноманіття типів онтогенезу у світі рослин	366
8.8.2. Періодизація онтогенезу	366
8.8.3. Характерні риси рослин на різних етапах онтогенезу	371
Ембріональний період	371
Ювенільний – передгенеративний періоди	374
Період зрілості	374
Фізіологія цвітіння і плодоношення	380
Старіння	384
8.8.4. Концепції розвитку рослин	384
Історія уявлень про розвиток рослин	384
Сучасні уявлення про загальні закономірності розвитку рослин	386
Розділ 9. Фізіологія і біохімія виділення речовин рослинами	387
9.1. Класифікація рослинних виділень	387
9.2. Секреція	389

9.3. Екскреція	389
9.3.1. Виділення через трихоми і залозисті волоски	389
9.3.2. Нектарники	390
9.3.3. Гутація	392
9.3.4. Листопад як форма виділення речовин рослинами	393
9.3.5. Кореневі виділення	393
9.4. Алелопатія	394
9.5. Рослинні виділення і тварини-фітофаги	398
Розділ 10. Рухи рослин	399
10.1. Рухи живих організмів	399
10.2. Таксиси	401
10.3. Пасивні рухи рослин	401
10.4. Тропізми	402
10.5. Настії	406
Розділ 11. Фізіологічні механізми адаптації рослин до несприятливих умов	409
11.1. Толерантність і адаптації	409
11.2. Теорія фітостресу	411
11.3. Посухо- і жаростійкість рослин	412
11.3.1. Водний дефіцит	412
11.3.2. Посухостійкість	418
11.3.3. Вчення про критичні періоди	420
11.3.4. Захист рослин від водних дефіцитів	421
11.3.5. Регулювання водного режиму рослин у посівах при зрошенні	425
11.4. Холодо- і морозостійкість рослин	432
11.5. Солевитривалість	439
11.5.1. Засолення ґрунтів і його причини	439
11.5.2. Рослини на засоленому ґрунті	440
11.5.3. Фізіологія і біохімія солевитривалості	442
11.5.4. Глікофіти на засолених ґрунтах	443
11.5.5. Діагностика солевитривалості	444
11.5.6. Особливості рослинництва на засолених ґрунтах	444
11.6. Стійкість рослин до забруднення навколишнього середовища ксенобіотиками	445
11.6.1. Забруднення ґрунтів і стійкість рослин до едафічних забруднювачів	445
11.6.2. Забруднення атмосферного повітря і газостійкість рослин	447
11.7. Стійкість рослин до радіоактивного випромінювання	448
11.8. Фізіологія стійкості рослин до хвороб, шкідників і бур'янів	451
11.9. Діагностика деяких видів стійкості рослин	452
 Післямова. Зелені рослини в природі і сільськогосподарському виробництві ...	454
Список додаткової літератури	459

Передмова

У підготовці фахівців сільського господарства курс фізіології і біохімії рослин посідає одне з центральних місць. Це визначається простою істиною: врожай культурних рослин є підсумком їхньої життєдіяльності, росту і розвитку, рівня метаболічних процесів. Сукупність цих біологічних феноменів становить основу технологічних рішень, прийнятих у галузі рослинництва, селекції і землеробства. Тому розуміння законів життєдіяльності рослин і уміння використовувати ці закони для керування продукційним процесом складає важливий компонент професійної підготовки будь-якого фахівця сільського господарства.

Протягом XX сторіччя й особливо його останніх десятиліть уявлення про фізіологію і біохімію рослин істотно змінилися. Досягнення в галузі молекулярної біології, генетики і біотехнологій збагатили фізіологію рослин новими ідеями і підходами. У практику рослинництва увійшли фітогормональні препарати, трансгенні сорти, екологічно безпечні технології одержання продукції. Одночасно зросло навантаження на агроєкосистеми і значно зросли вимоги до рівня продуктивності посівів. За останні 100 років населення Землі зросло з 1,6 млрд. чол. (1900 р.) до 6,2 млрд. чол. (2000 р.), тобто збільшилося майже в чотири рази. Вже одне це потребує більш ніж чотирикратного збільшення обсягів виробництва рослинницької продукції. До кінця XX століття практично цілком був вичерпаний фонд земельних ресурсів, придатних для організації ріллі. Усе, що можна було розорати, виявилось розораним. Екстенсивний фактор розвитку сільського господарства змінився інтенсивним, що висунуло на перший план метаболічну теорію продуктивності рослин і уміння в польових умовах найбільш повно використовувати генетичні й біологічні потенціали вирощуваних рослин. Цінність знань у галузі фізіології і біохімії рослин для фахівців сільського господарства різко зросла.

Україна має величезні можливості розвитку рослинництва на науковій основі з урахуванням досягнень сучасної фізіології і біохімії рослин і дотриманням вимог екологічного імперативу. При загальній площі в 603,7 тис. км² в Україні розорано 57% території. Тут зосереджено 20% усіх чорноземів світу, тобто потенціал родючості ґрунтів є одним із найзначніших. Але одержання високих врожаїв якісної рослинницької продукції не є простим завданням, оскільки значні площі ріллі в Україні мають виражене радіаційне, техногенне і побутове забруднення, а в деяких регіонах набули

значного розвитку ерозійні процеси. Ведення сільськогосподарського виробництва в таких умовах потребує використання всього комплексу наукових знань про життєдіяльність рослин і їхні адаптаційні можливості. Стійкий соціально-економічний розвиток України потребує стійкого сільськогосподарського виробництва, досягнення якого можливе лише за умови оволодіння сучасними фундаментальними знаннями в галузі наукової фізіології і біохімії рослин.

Пропонований курс фізіології і біохімії рослин розрахований на студентів аграрних вузів III й IV рівнів акредитації. Він спирається на 40-річний досвід викладання автором курсу фізіології і біохімії рослин у сільськогосподарських і педагогічних вищих навчальних закладах. Порядок викладення навчального матеріалу загальноприйнятий і відповідає логічній послідовності життєвих процесів рослин. На відміну від курсів фізіології і біохімії рослин біологічних факультетів класичних університетів у пропонованому курсі більше уваги приділено практичним аспектам фізіолого-біохімічних процесів і явищ та можливостям керування ними для підвищення рівня продукційного процесу рослин.

Підручник орієнтований на модульно-рейтинговий принцип організації навчального процесу, тому не містить контрольних питань та інших методичних матеріалів. Вони подаються в інших навчальних посібниках.

Автор дякує своїм колегам-викладачам і студентам, спільна багаторічна творча співпраця з якими значною мірою сприяла вдосконаленню посібника.

Вступ. Загальні закономірності життєдіяльності рослин

1.1. Завдання курсу фізіології і біохімії рослин

Зелені рослини мають унікальну властивість: вони здійснюють синтез органічних речовин з неорганічних, використовуючи для цього енергію сонячного світла. Завдяки такій здатності зелені рослини відіграють надзвичайно важливу роль у біосфері Землі та в господарській діяльності людини.

Людина використовує синтезовані рослинами органічні речовини як їжу, корми для сільськогосподарських тварин і різноманітну технічну сировину. Рівень життєдіяльності рослин, обсяг продуктивності і стійкість до різних несприятливих факторів є найважливішими матеріально-економічними факторами розвитку людської цивілізації і предметом особливої науки – фізіології рослин.

Фізіологія рослин вивчає закономірності життя рослин і розробляє шляхи керування ними з метою оптимізації продуктивності культурних рослин, збереження і процвітання рослинного світу планети. Розглядаючи завдання фізіології рослин як науки, відомий класик біології К.А. Тимірязєв писав: «Мета прагнень фізіології рослин полягає в тому, щоб вивчити і пояснити життєві явища рослинного організму, і не лише вивчити і пояснити, але шляхом цього вивчення і пояснення повністю підкорити їх розумній волі людини так, щоб вона могла за власної волі видозмінювати, припиняти або викликати ці явища».

Основні фізіологічні процеси, що відбуваються в рослинах, цілком підкоряються законам фізики і хімії. Усю сукупність хімічних процесів, які складають життєдіяльність рослин, вивчає *біохімія рослин*.

На базі закономірностей, установлених фізіологією і біохімією рослин, удосконалюється не тільки практика вирощування

культурних рослин – рослинництво, а й розробляються прийоми одержання цінної продукції в процесі промислового виробництва з використанням живих організмів і біологічних процесів. На сьогодні цей напрямок практичного використання наукових даних фізіології і біохімії рослин оформився як окрема галузь народного господарства – *біотехнологія*. Біотехнологія базується на використанні живих організмів і біологічних процесів для одержання потрібної продукції промисловими методами. Біотехнології є основою дуже різних сфер економіки: хлібопекарства, виноробства, очищення стічних вод, одержання вітамінів, створення трансгенних сортів рослин, синтезу вакцин, антибіотиків і ще багато чого іншого.

1.2. Зелені рослини – живі організми

Основні характерні ознаки всіх живих організмів спільні для рослин і тварин, матеріальною субстанцією тіла яких є вуглецевмісні органічні речовини, серед яких особливо важливу роль відіграють білки. У рослин і тварин розчинником усіх видів речовин є вода, у водному середовищі відбуваються всі основні біохімічні процеси. Носіями спадкової інформації є нуклеїнові кислоти, енергія акумулюється переважно у формі фосфорорганічних сполук.

Учені пропонували різні визначення життя. Одні з них за основу такого визначення брали білковий склад тіла (О.І. Опарін), другі – здатність до обміну речовин (Ф. Енгельс), треті – збереження і передачу від покоління до покоління спадкової інформації (О.А. Ляпунов), четверті (В.І. Вернадський) – тенденцію живих організмів переробляти якнайбільше «неживої речовини» для побудови «живої речовини» у вигляді все більшої кількості нових особин. Але більш конструктивним є не шлях пошуку якогось єдиного визначення життя, а оцінка основних його проявів з погляду функціонування живих істот. Таких загальних функціональних ознак у живих організмів можна виділити чотири:

- 1) наявність у живих організмів обміну речовин (метаболізму), що полягає в постійному поглинанні речовин з навколишнього середовища і їх ускладненні (*асиміляції*) при одночасному руйнуванні, спрощенні речовин, що входять до складу їх тіл, з виділенням частини таких речовин у природне середовище (*дисиміляція*);
- 2) здатність до росту і розвитку як сенсу індивідуального життя (онтогенезу). У процесі росту і розвитку змінюються розміри, форма і властивості живих організмів;
- 3) розмноження як універсальна властивість живих істот, що полягає в утворенні материнськими особинами зачатків (у рослин – спор, насіння і т.п.),

з яких розвиваються дочірні особини, що за основними своїми властивостями подібні до материнських особин;

- 4) подразливість, що виявляється в здатності живих організмів сприймати зовнішні впливи і певним чином на них реагувати. Подразливість – дуже важлива властивість, вона забезпечує пристосованість рослин і тварин до умов існування.

Як живі організми зелені рослини мають усі зазначені вище функціональні особливості. Проте рослини мають і специфічні особливості, які відсутні у тварин. Головна з них – автотрофність живлення. Автотрофність зелених рослин має дві грані. Перша – автотрофність по вуглецю полягає в здатності засвоювати вуглекислий газ і на його основі будувати органічну речовину. Друга – автотрофність за елементами мінерального живлення, що полягає в засвоєнні макро- і мікроелементів (азоту, фосфору, калію, заліза і багатьох інших) у вигляді іонів з наступним включенням цих елементів до складу молекул органічних речовин. Автотрофність живлення зелених рослин – найголовніша їхня властивість.

Зелені рослини – це термодинамічні машини особливого типу. Другий закон термодинаміки стверджує, що всі мимовільні процеси протікають завжди від упорядкованого стану до неупорядкованого: існуючі структури і зв'язки руйнуються і виникає випадкове розташування об'єктів. Мірою безладдя системи є так звана ентропія (S). Відповідно до другого закону термодинаміки всі матеріальні системи мають тенденцію до збільшення ентропії, поки вона не досягне максимуму, тобто

$$S \rightarrow \infty.$$

У такому стані система має мінімум вільної енергії.

Аналізуючи з термодинамічних позицій зелені рослини, можна помітити, що в них переважають процеси асиміляції і синтезу, під час яких атоми і молекули знаходяться в упорядкованому стані, виникають складні структури – клітини, тканини, особини рослин. При цьому ентропія зменшується, і кількість зв'язаної енергії зростає. Це можна записати за період життя рослини (Δt) як

$$\Delta S / \Delta t \rightarrow 0.$$

Розглядаючи навколишній світ, можна побачити, що зелені рослини (разом з іншими живими організмами) – це єдині об'єкти, що мають здатність протидіяти процесу загального наростання ентропії. З термодинамічного погляду в цьому полягає головна відмінність живого від неживого. Весь неживий світ перебуває в безперервному процесі зростання ентропії, тоді як світ живих істот утворений унікальними за своєю термодинамічною природою організмами, що знижують ентропійність у межах своїх тіл.