

Москаленко М.П.

# Фізіологія рослин. Частина I



Суми 2018



Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка

Природничо-географічний факультет

Кафедра загальної біології та екології

Москаленко М.П.

## **Фізіологія рослин. Частина I**

**Суми - 2018**

УДК 581.1(075.8)  
М 81

*Рекомендовано до друку рішенням вченої ради  
Сумського державного педагогічного університету  
імені А.С. Макаренка  
(протокол № від січня 2018 р.)*

**Автор**

**М. П. Москаленко** кандидат біологічних наук, доцент кафедри загальної біології та екології СумДПУ імені А. С. Макаренка.

**Рецензенти:**

**В. Г. Скляр**, доктор біологічних наук, завідувач кафедри екології та ботаніки Сумського Національного аграрного університету.

**А. П. Вакал**, кандидат біологічних наук, завідувач кафедри загальної біології та екології СумДПУ імені А.С. Макаренка.

**М 81 Москаленко М. П. Фізіологія рослин:** навчальний посібник: у 2-х частинах. Ч.1 / М. П. Москаленко.; Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка, Кафедра загальної біології та екології. – Суми: ФОП Цьома С.П., 2018. – 100 с.

*Навчальний посібник у першій частині містить програмний навчальний матеріал з розділів «Клітина», «Мінеральне живлення рослин», «Ріст і розвиток рослин».*

*Даний навчальний посібник стане у нагоді викладачам курсу фізіології рослин, студентам природничих факультетів педагогічних закладів вищої освіти, а також вчителям біології.*

УДК 581.1(075.8)  
© Москаленко М. П. 2018  
© ФОП Цьома С.П., 2018

# ЗМІСТ

<b>Вступ</b> .....	6
<b>Розділ 1. Клітинна організація живих організмів</b> .....	7
1.1 Клітина як рівень організації живого, методи вивчення клітини (7).	
1.2 Клітинні мембрани (10).	
1.3 Транспорт речовин в клітині (15).	
1.4 Осмотичні явища в рослинній клітині (20).	
1.5 Органоїди, властиві рослинним клітинам (22).	
1.6 Ферменти (27).	
Питання до семінарських занять (31).	
<b>Розділ 2. Мінеральне живлення рослин</b> .....	35
2.1 Джерела надходження мінеральних речовин в екосистему (36).	
2.2 Закони Лібіха (37).	
2.3 Ґрунт як джерело мінеральних речовин (38).	
2.4 Поглинання мінеральних речовин та їх транспорт в рослині (40).	
2.5 Антагонізм іонів (43).	
2.6 Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на мінеральне живлення рослин (45).	
2.7 Ступені забезпеченості рослин мінеральними речовинами (47).	
2.8 Секрети, екскрети, рекрети (48).	
2.9 Фоліарне поглинання (49).	
2.10 Кругообіг азоту (50).	
2.11 Кругообіг фосфору (54).	
2.12 Коротка характеристика елементів мінерального живлення (56).	
Питання до семінарських занять (58). Задачі (59).	
<b>Розділ 3. Ріст і розвиток рослин</b> .....	60
3.1 Внутрішньоклітинні системи регуляції (62).	
3.2 Міжклітинні системи регуляції (67).	
3.3 Фітогормони (70).	
3.4 Організменні системи регуляції (78).	
3.5 Фотоперіодизм (83).	
3.6 Гормональний контроль цвітіння (84).	
3.7 Криві росту (85).	
3.8 Етапи онтогенезу вищих рослин (87).	
3.9 Фізіологічні основи стану спокою рослин (93).	
3.10 Рухи рослин (94).	
Питання до семінарських занять (96).	
<b>Список використаних джерел</b> .....	98

## ВСТУП

Існує декілька визначень фізіології рослин. Загалом вони подібні і відрізняються лише рівнем узагальнення основних понять.

Фізіологія рослин – це наука про процеси, що відбуваються в рослинному організмі, або фізіологія рослин – це наука, що вивчає, як рослини функціонують, тобто як вони вбирають та перетворюють енергію, ростуть і розвиваються. Таким чином, в центрі проблематики фізіології рослин знаходяться біологічні процеси, що забезпечують нормальну життєдіяльність рослинного організму.

Фізіологія рослин зародилася у 17-18 столітті як наука про живлення рослин. У класичних трудах італійського біолога М. Мальпігі “Анатомія рослин” (1679 р) та англійського ботаніка і лікаря С. Гейлса “Статика рослин” (1727 р), поряд з описом структури рослинних тканин та органів, викладено результати декількох дослідів фізіологічного змісту, які доводять існування висхідного та низхідного потоків води та поживних речовин у рослин.

У 1772-1782 рр Пристлі, Ингенхауз та Сенебьє, доповнюючи один одного, відкрили явище фотосинтезу. Сенебьє у 1800 р. вперше запропонував термін “фізіологія рослин” і сформулював основні завдання, предмет досліджень та методи фізіології рослин. У 19 сторіччі остаточно визначились основні розділи сучасної фізіології рослин: фотосинтез, дихання, водний режим, мінеральне живлення, ріст та розвиток, транспорт речовин, рух, стійкість.

У першій половині 20 сторіччя бурхливий розвиток набула фізіологія рослинної клітини, експериментальна морфологія та екологічна фізіологія рослин. Наприкінці 20 сторіччя фізіологія рослин вступає в період синтезу знань біохімії, молекулярної біології, біофізики та біологічного моделювання. Підвищується інтерес до вивчення систем регуляції та механізмів, що забезпечують цілісність рослинного організму, ролі мембран в системах регуляції, механізму дії фітогормонів та електрофізіології рослин.

# РОЗДІЛ 1. КЛІТИННА ОРГАНІЗАЦІЯ ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ

## 1.1 Клітина як рівень організації живого, методи вивчення клітин

Повсякденна практика показує, що в неживих утвореннях рівень впорядкованості постійно знижується: гори руйнуються, мертві організми гниють і т.і. Ця загальна тенденція відображена в другому законі термодинаміки, який говорить, що в будь якій ізольованій системі, а нежива природа складається з ізольованих систем, ступінь безладності може тільки збільшуватися.

В той же час живі системи на всіх рівнях організації (молекулярному, клітинному, організменному, екосистемному, популяційно-видовому, біосферному) мають високий ступінь впорядкованості. Ясний лад, порядок, видно і в окремих органах (крило метелика, око восьминога і т.і.) і в субклітинних утвореннях (мітохондрії, джгутики), у формі та розташуванні елементів, що їх складають. Всі атоми зібрані у виключно точні структури, хоча всі вони надійшли із зовнішнього середовища, де знаходились у вкрай неорганізованому стані. За другим законом термодинаміки впорядкованість всередині живої системи завжди повинна компенсуватися збільшенням неупорядкованості решти Всесвіту, тобто зовнішнього середовища. Таким чином, живі організми повинні бути хоча б частково відкриті по відношенню до навколишнього середовища. Тому живі організми з точки зору термодинаміки, не можуть бути ізольованими системами. Оскільки всі організовані структури живого організму зазнають руйнування, потрібне їх відновлення за рахунок енергії та речовин зовнішнього середовища.

Клітина, як і будь яка інша жива система не може бути ізольованою або повністю відкритою до середовища. Вона повинна бути напівавтономною або напівізольованою хімічною системою. Для того, щоб підтримувати необхідну

концентрацію речовин, ця система має бути фізично відділена від свого оточення. В той же час клітина поглинає ті речовини, які потрібні їй в якості “сировини” для побудови власних структур і виводить назовні – продукти обмінних процесів. Завдяки цьому, забезпечується стабільність характеристик внутрішнього середовища - гомеостаз.

Клітинна теорія. Серед вчених, які сформулювали клітинну теорію, виділяють наступних:

Роберт Браун 1831-1833 рр., дослідив ядро як характерне сферичне тіло, здатне до поділу в рослинних клітинах;

Пуркінє 1840 р., запропонував назву “протоплазма” для клітинного вмістилища, пересвідчившись, що саме воно, а не клітинна стінка являє собою живу речовину;

Вірхов 1855 р., довів, що всі клітини утворюються з інших шляхом клітинного поділу;

Ботанік Шлейден і зоолог Шванн 1838-1839 рр., об’єднали ідеї різних вчених і сформулювали “клітинну теорію”, за якою основною одиницею структури і функції в живих організмах є клітина.

Всі перелічені наукові факти стали відомі завдяки застосуванню мікроскопічної техніки. Сьогодні використовується цілий ряд методів для вивчення клітини: мікроскопія, біохімічні методи, радіологічний метод, метод культури тканини, біотести і т.і.

Мікроскопія. Головним поняттям у мікроскопії є не збільшення, а роздільна здатність – здатність мікроскопа давати зображення двох об’єктів, розташованих близько один біля одного, як окремих. Роздільна здатність мікроскопа дорівнює половині довжини хвилі енергії, яка використовується в даному типі мікроскопа. Отримати роздільні зображення об’єктів меншого розміру, ніж ця величина, неможливо. Так як середня довжина хвиль видимого світла складає близько 550 нм., то роздільна здатність світлового мікроскопа дорівнює приблизно 200 нм. З приставкою ультрафіолетового світла (середня довжина хвиль - 250 нм.) можна отримати роздільну здатність в 100 нм. Але

багато клітинних структур мають менший розмір. Проблему їх вивчення було розв'язано із створенням електронного мікроскопа. В ньому як джерело енергії використовують пучок електронів, у яких довжина хвилі значно менша світлової, а значить, роздільна здатність електронного мікроскопа значно більша. Довжина хвилі електронів залежить від напруги, що подається до джерела електронів. Практично можна отримувати роздільну здатність в 0,5 нм., тобто в 500 разів більше, ніж у світловому мікроскопі. При використанні електронного мікроскопа головним лімітуючим фактором отримання необхідного зображення будуть вже методи підготовки живого матеріалу для дослідження.

Всередині колони електронного мікроскопа створюється глибокий вакуум, щоб запобігти розсіюванню електронів внаслідок контакту з молекулами газів повітря. Конденсори (електромагніти) потрібні для фокусування пучка електронів. В трансмісійному електронному мікроскопі електрони проходять через зразок, тому зріз повинен бути дуже тонким, бо електрони легко розсіюються або поглинаються зразком. Після проходження зразка електрони збираються на екран або на фотоплівку.

Головна вимога до фіксованого зразка – мінімум відмінності від живого матеріалу. Для фіксації використовують розчин – 99% етанолу + 1% оцтової кислоти або подібні препарати, які швидко вбивають рослинну тканину. Ділянки зразку з відносно високою молекулярною масою найкраще розсіюють електрони, тому при забарвленні тканин використовують солі важких металів (плюмбум, уран, осмій). На фотографіях такі ділянки виглядають темними. Напилення важкими металами під кутом робить зображення ще більш контрастним. Застосовують також негативне контрастування, коли фарбується фон (при вивченні поверхні дрібних частинок, рибосом, вірусів, мембран, барвник розташовується між деталями поверхневої будови). При використанні метода заморожування - розколювання фрагмент тканини швидко заморожують у рідкому азоті, а потім розколюють. Лінія розколу проходить

вздовж слабо з'єднаних площин, переважно мембран. Отримана поверхня точно повторює структуру мембрани.

В скануючому електронному мікроскопі дуже точно сфокусований пучок електронів рухається по зразку, відбивається від його поверхні і формує зображення. Переваги цього мікроскопа в тому, що деталі будови поверхні видно з більшою глибиною різкості, що створює ефект тримірності. Роздільна здатність скануючого мікроскопа дещо нижча, ніж трансмісійного - 5-20 нм., але він дозволяє працювати із зразками більшої товщини.

## **1.2 Клітинні мембрани**

Виникнення клітинних мембран. Вже у перших прообразах клітини, коацерватних краплинах, середовище було неоднорідним, бо до їх складу входили молекули різних речовин. Спочатку обмін речовин в цих утвореннях відбувався шляхом простої дифузії за градієнтом концентрації. Але з появою білків-ферментів швидкість хімічних реакцій збільшилась, реакції локалізувалися в активних центрах ферментів, зросла неоднорідність середовища. З'явилась проблема обмеження розповсюдження метаболітів в об'ємі клітини, а також в контролі за кількістю субстрат-ферментних зустрічей. Виникла необхідність обмеження ділянок цитоплазми, де був би можливий транспорт речовин без їхнього контакту з іншими компонентами цитоплазми. Вирішення цих питань стало можливим з появою сітки мембран, які, по-перше, відокремили клітину від зовнішнього середовища, а по-друге, розділили частини цитоплазми на достатньо самостійні ділянки у вигляді екранів, замкнутих каналів, мішків, цистерн і т.і.

Будова мембран та їх значення. Мембрана повинна мати, як гідрофобні властивості, щоб виконувати свою бар'єрну функцію у водному середовищі клітини, так і гідрофільні, щоб забезпечувати контакт з цим середовищем. Вивчення будови мембран клітини показало, що їх хімічний склад повністю відповідає вищезазначеним вимогам. Основою клітинної мембрани є молекули



Білки утримуються в мембрані, завдяки гідрофобним та гідрофільним зв'язкам з відповідними ділянками ліпідів. Окремі молекули ліпідів здатні рухатись у межах свого шару (латеральний рух) та можуть переходити в протилежний шар («фліп-флоп»). Молекули білків також переміщуються у бішарі ліпідів, створюючи у ньому своєрідну мозаїку. Вся система мембрани досить рухлива. Саме тому представлену модель мембрани Сінгер та Ніколсон у 1972 р. запропонували називати рідинно-мозаїчною (рис. 1.2.2).

Завдяки своїй будові, клітинна мембрана має вибірккову проникність. Різні класи речовин транспортуються через мембрану з різною швидкістю, а для деяких вона взагалі непроникна.

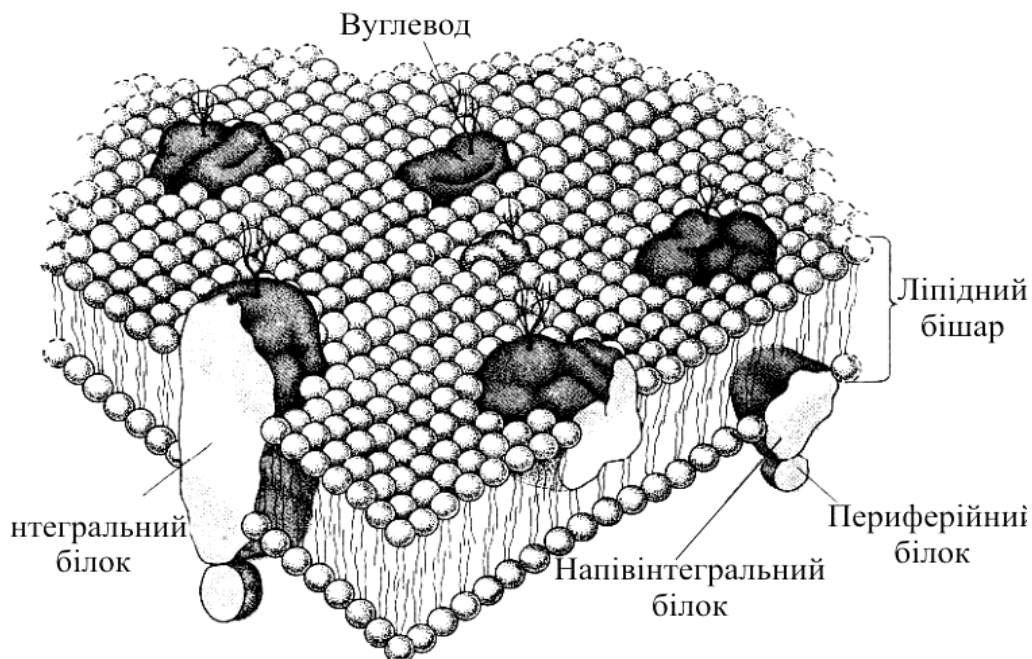


Рис. 1.2.2 Рідинно-мозаїчна модель мембрани

Функції мембран. Бар'єрна функція. Плазмалема, або цитоплазматична мембрана відокремлює внутрішнє середовище клітини від зовнішнього і забезпечує певну автономність клітини. Система внутрішніх мембран розділяє клітину на велику кількість спеціалізованих внутрішніх відсіків (компаратментів), де містяться різні, навіть антагонічні речовини і відбуваються

такі ж різні реакції. Органели клітини - це закінчений вигляд таких компартментів.

Виникнення компартментів та органел пов'язане з еволюцією умов існування і виникненням специфічних метаболічних процесів (фотосинтез, дихання, синтез гормонів і т.і.). Всі органоїди клітини мають мембранні стінки, які відділяють їх від протопласту.

Структурна функція. Як відомо, основа ефективного функціонування білків – оптимальне розташування їх третинної та четвертинної структури у просторі (певна просторова конформація - E). Таке їх розташування і забезпечується гідрофільними та гідрофобними зв'язками між ними та відповідними ділянками ліпідів у мембрані. Структурна функція мембран полягає у забезпеченні впорядкованого розташування мембранних білків у мембрані і, як наслідок, - успішного виконання ними своїх ферментативних, транспортних та інших функцій.

Структурна функція мембран тісно пов'язана з іншою: рецепторно-регуляторною.

Рецепторно-регуляторна функція. Рецепторами називають утворення, здатні сприймати зміни середовища. Більшість рецепторних білків клітини - глікопротеїни, до їх складу входять олігоцукри. Це хемо-, фото- або механорецептори, здатні змінювати свою просторову конформацію (E) при взаємодії вуглеводних "антен" зі специфічними хімічними та фізичними факторами зовнішнього та внутрішнього середовища.

Цукри у цьому випадку функціонують як інформаційні молекули, тобто, їх можна порівняти з білками та нуклеїновими кислотами. Рецептори, завжди якимось чином з'єднані із іншими білками, і при зміні своєї конфігурації внаслідок контакту з фактором середовища, корпоративно змінюють стан зв'язаних з ними білків. Останні (ферменти, насоси, каналотворюючі білки тощо) внаслідок цього змінюють ефективність виконання своєї функції. Ці зміни у мембранах впливають на напрямок та інтенсивність обміну речовин у клітині.

Розглянемо декілька механізмів дії білків-рецепторів:

1) внутрішній білок-рецептор може бути рецептором різних речовин - ефекторів, які надходять із зовнішнього середовища і регулюють активність ферменту через зміну просторової конфігурації його активного центру, оберненого в цитоплазму (рис. 1.2.3);

2) інтегральний білок-рецептор через свої олігоцукрові утворення сприймає хемо-сигнал, змінює свою конформацію і корпоративно змінює конформацію сусідніх білкових субодиниць, які утворюють канал пасивного транспорту через мембрану; канал відкривається або закривається;

3) хімічний або механічний сигнал сприймається рецепторними білками; наслідком цього є хімічна модифікація рецептора; це тягне за собою активацію "вторинного посередника" – білка, з'єднаного з рецептором і здатного до руху в напрямку геному, де він регулює процес транскрипції, впливаючи на активність ферментів полімераз та синтетаз.

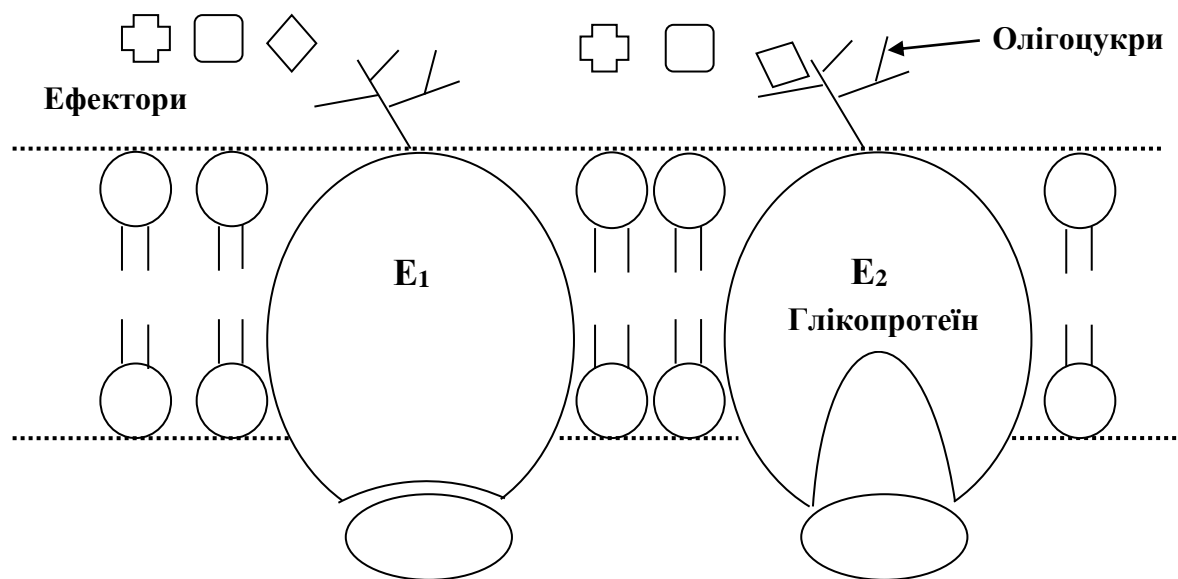


Рис. 1.2.3. Рецепторні білки, глікопротеїни мембрани

Вуглеводні ділянки глікопротеїнів плазмалем можуть зв'язуватися одна з одною, забезпечуючи зчеплення сусідніх клітин. Завдяки цьому, клітини правильно орієнтуються у просторі і утворюють тканини під час їх

диференціації. Приєднання вуглеводних залишків до білків (гліколізування) здійснюється в апараті Гольджі.

Транспортна функція. Перед багатоклітинними рослинними організмами стоїть проблема транспорту речовин на великі (між органами) та короткі (всередині клітини) відстані. Всі види транспорту базуються на здатності мембрани розпізнавати молекули різних речовин.

Окрім розглянутих, мембрани виконують ще кілька функцій: енергетичну, біосинтетичну та інші. Таке велике навантаження мембрани несуть через багатогранність і різноманітність процесів обміну речовин у клітині, що забезпечує високий рівень адаптованості рослинного організму до умов середовища та їх змін. При зміні екологічних умов одні процеси відбуваються на мінімальному рівні, інші - максимально активізуються. Загалом же обмін речовин має певний середній рівень інтенсивності і відповідає умовам, в яких знаходиться рослина.

### **1.3 Транспорт речовин у клітині**

Внутрішньоклітинний транспорт необхідний для:

- підтримки в клітині відповідного рівня РН і концентрації іонів, необхідних для ефективної роботи ферментів;
- постачання речовин, котрі є джерелами енергії, а також сировиною для створення клітинних структур;
- виведення з клітини токсичних продуктів метаболізму;
- секреції різноманітних речовин.

Інтенсивність транспорту речовин залежить від:

- попиту на них у різних компартментах клітини;
- природи цих речовин (розмірів молекули, хімічної активності, полярності і т.і.);
- стану транспортних засобів або механізмів, що забезпечують переміщення речовин.

Транспорт здійснюється шляхом дифузії, осмосу, активного транспорту, ендо- або екзоцитозу. Два перших процеси не потребують витрат енергії для свого здійснення (мають пасивний характер). Два останніх – активні, тобто пов'язані з витратами енергії.

Дифузія проста та полегшена. Дифузія - це процес, під час якого молекули газу або розчиненої речовини поширюються і заповнюють певний об'єм. При простій дифузії речовина рухається із ділянки системи з високою концентрацією в ділянку з більш низькою концентрацією. Такий рух називають рухом за градієнтом концентрації. Він відбувається доти, доки концентрація речовини по обидва боки мембрани не вирівняється. Через клітинну мембрану проходять як добре розчинні в воді (гідрофільні), так і важкорозчинні (гідрофобні) речовини. Гідрофобні речовини можуть розчинятися в жирах. Тому вони швидко дифундують через мембрани. Іони й малі органічні полярні молекули є ліпофобними, звичайно дифундують через мембрани повільно. До них відносяться цукри, амінокислоти, жирні кислоти та гліцерил. Перенесення цих речовин здійснюється шляхом полегшеної дифузії.

Полегшеною називається така дифузія, коли специфічний транспортний білок забезпечує рух речовини через мембрану за градієнтом її концентрації.

Розрізняють декілька видів полегшеної дифузії:

- уніпорт - молекули або іони транспортуються через мембрану, незалежно від наявності або перенесення інших сполук;
- симпорт - перенесення одних речовин здійснюється лише одночасно і в одному напрямку з іншим;
- антипорт - транспорт речовин, обумовлений одночасним і протилежно спрямованим транспортом інших сполук (рис. 1.3.1).

Симпорт і антипорт – види так званого котранспорту.

Існує два класи мембранних транспортних білків - білки-переносники та каналотворюючі білки.

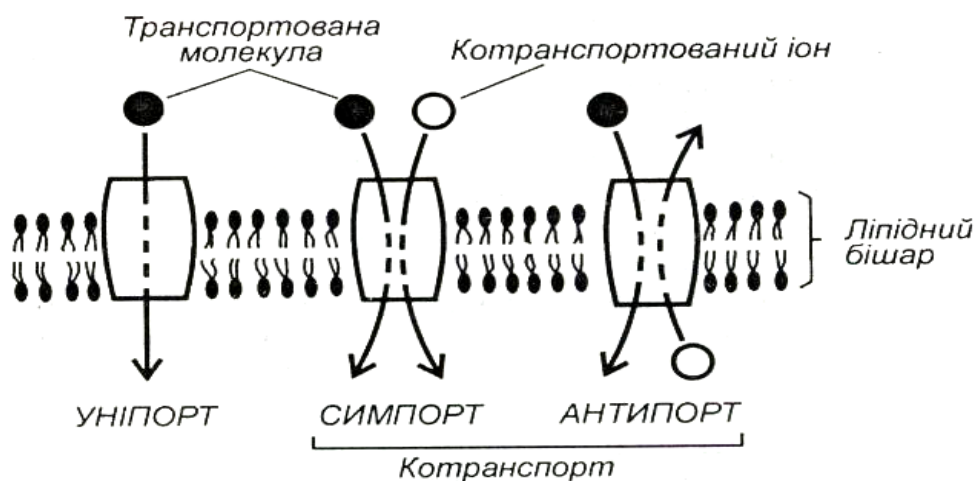


Рис. 1.3.1. Види полегшеної дифузії

Білки-переносники є інтегральними. Вони зв'язують молекулу речовини по один бік мембрани. Це призводить до зміни просторової конфігурації білка і, як наслідок, до переносу даної молекули на інший бік мембрани. Каналотворюючі білки формують заповнені водою пори, які проходять через весь ліпідний бішар. Через канали найчастіше транспортуються неорганічні іони відповідного розміру та заряду.

Активний транспорт. Транспорт речовин із середовища з низькою концентрацією в середовище з більш високою концентрацією даної речовини не можна пояснити дифузією, так як відбувається проти градієнту концентрації. Такий транспорт здійснюється за рахунок енергії гідролізу АТФ і називається активним (рис. 1.3.2).

Транспортні інтегральні білки, що здійснюють АТФ-залежний активний транспорт називають АТФ-азами. Вони здатні фосфорилуватися і знаходитися у двох просторових конформаціях -  $E_1$  та  $E_2$ . Механізм активного транспорту полягає в наступному. Розглянемо як приклад транспортний білок плазмалеми.

При конформації білку  $E_1$  його ділянка зв'язування з субстратом обернена всередину клітини і має високу спорідненість до субстрату, який потрібно перенести, на інший бік мембрани проти градієнту концентрації, а при конформації  $E_2$  - обернена назовні.

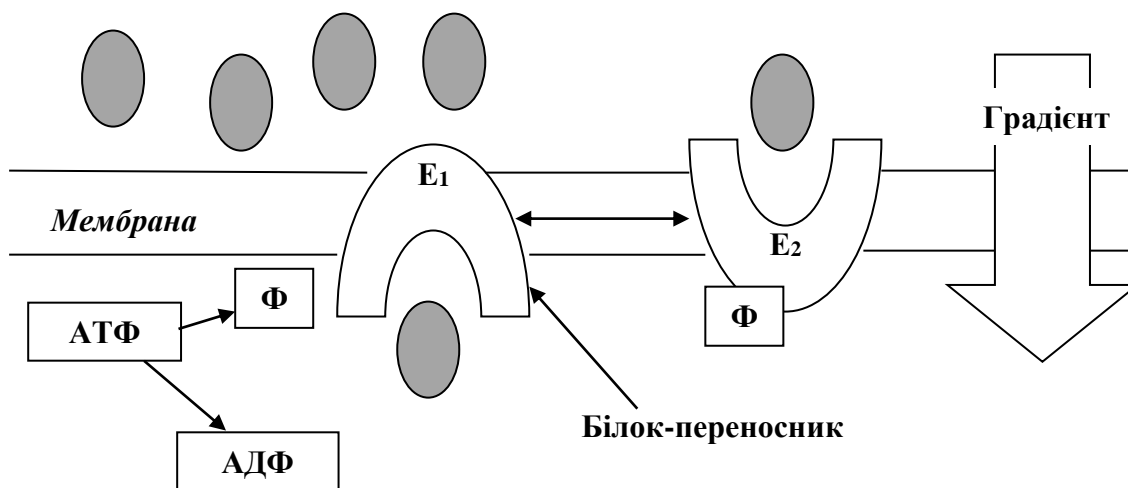


Рис. 1.3.2. Активний транспорт речовин через мембрану

Зв'язування субстрату та наступне фосфорилування білка з боку цитоплазми призводить до зміни конформації білка з E1 на E2 та наступного вивільнення субстрату через мембрану на протилежному її боці. Потім зв'язування субстрату на зовнішній поверхні мембрани і наступне дефосфорилування повертають білок у вихідну конформацію E1. Слід зазначити, що транспорт речовин через плазматичну мембрану, мембрану ЕПР та інших клітинних органел відбувається однаково.

Осмо́с – це рух молекул води (розчинника) через мембрану із ділянки меншої в ділянку більшої концентрації розчиненої речовини. Клітину можна назвати осмотичною системою, тому що її мембрани легко пропускають воду, яка є розчинником у клітині. Осмотичні явища, тісно пов'язані з поняттям хімічного та водного потенціалу.

Хімічний потенціал – це енергетичний рівень молекул даної речовини, який виражається в швидкості її дифузії ( $\phi$ ). Хімічний потенціал чистої води називають водним потенціалом ( $\phi_{H_2O}$ ). Він характеризує здатність води до руху, тобто здатність дифундувати, випаровуватися або поглинатися. Максимальна величина водного потенціалу у хімічно чистій воді (дистиляту). Вона умовно прийнята за нуль.

Деяке уявлення про природу осмосу можна отримати з такого прикладу (рис. 1.3.3).

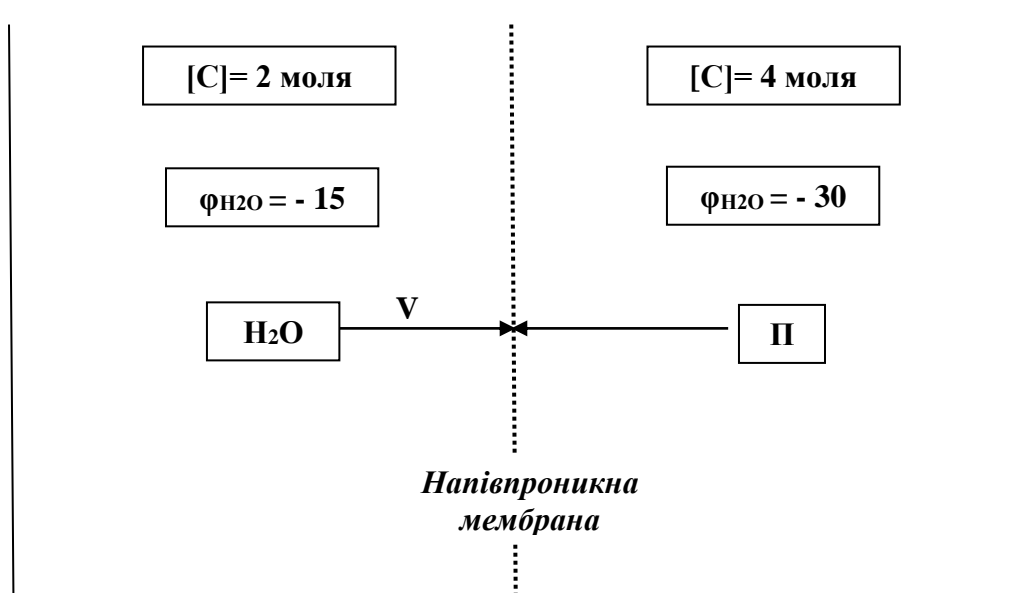


Рис. 1.3.3 Осмос, рух розчинника через мембрану, осмотичний тиск

Мембрана розділяє дві частини системи, в яких різна концентрація розчину, різна кількість молекул води, а значить, різний водний потенціал. Вода завжди буде рухатись в ту частину системи, де її кількість менша, (менший водний потенціал) та вища концентрація розчиненої речовини. Для того, щоб припинити надходження води до системи, треба створити тиск, спрямований у бік, протилежний руху води. Абсолютне значення цього тиску повинне дорівнювати тиску води. Такий тиск називають осмотичним ( $\Pi$ ).

При збільшенні концентрації розчину, відносна кількість води в ньому стає меншою, а значить, падає водний потенціал, і вода буде з більшою швидкістю рухатися через мембрану. Тому тиск, який треба прикласти, щоб зупинити воду, зростає. Отже, осмотичний тиск прямо пропорційний концентрації розчину.

Ендоцитоз і екзоцитоз. Це два активних транспортних процеси, завдяки яким в клітину (ендоцитоз) або із клітини (екзоцитоз) транспортуються досить великі об'єкти. При ендоцитозі речовини потрапляють у клітину внаслідок інвагінації (вигинання всередину) плазматичної мембрани. Утворені при цьому

дрібні пухирці відщеплюються від плазмолемми і переносяться разом з речовинами, які в них знаходяться. Якщо відбувається захват твердих часток, таких як бактерії, цей процес називається фагоцитозом. Цей процес мало поширений в рослинному царстві і присутній лише у плазмодіальних та клітинних слизовиків. Поглинання розчинених речовин, на відміну від поглинання твердих часток (піноцитоз), зустрічається не тільки у одноклітинних, але й у багатоклітинних рослин.

Процес, зворотній ендоцитозу, називається екзоцитоз. Під час екзоцитозу речовини експортуються із клітини у пухирцях або спеціальних вакуолях. Гарний приклад – участь пухирців діктіосом у формуванні клітинної оболонки. Ці пухирці з компонентами клітинної оболонки рухаються до периферії клітини. Коли вони досягають плазмалемми, мембрана пухирців зливається з нею, а вміст пухирців приєднується до клітинної оболонки, що формується. Екзоцитоз тісно пов'язаний з секреторною діяльністю клітини.

Відносно один до одного, розчини можуть бути ізотонічними (однакової концентрації), гіпертонічними (з більшою концентрацією), гіпотонічними (з меншою концентрацією).

#### **1.4 Осмотичні явища в рослинній клітині**

У клітині осмотичні явища, головним чином, пов'язані з клітинним соком вакуолі, гіпертонічним до міжклітинного середовища. В цьому випадку вода звичайно рухається у клітину. В такій ситуації вакуоль збільшується в об'ємі і тисне через плазмолему на клітинну стінку. Цей гідростатичний тиск називають тургорним ( $P$ ). При збільшенні тургорного тиску збільшується протитиск клітинної стінки, спрямований навпаки, в середину клітини.

Ця ситуація є нормальним станом клітини, бо забезпечує надходження води в клітину і створює внутрішню опору для рослини на рівні клітини, тканини, органу та цілої рослини.

Клітина поглинає воду з певною силою. Силу, з якою вода надходить до клітини, називають сисною (S). Її визначають як різницю між осмотичним і тургорним тиском:

$$S = \Pi - P$$

Сисна сила максимальна, коли вода тільки починає надходити у клітину, тургорний тиск в цей момент мінімальний, так як вакуоль має мінімальний об'єм. Надалі об'єм вакуолі збільшується і сила поглинання води клітиною зменшується. Сисна сила буде мінімальною, коли клітина буде повністю насичена водою. В цьому випадку тургорний тиск буде максимальним (рис. 1.4.1).

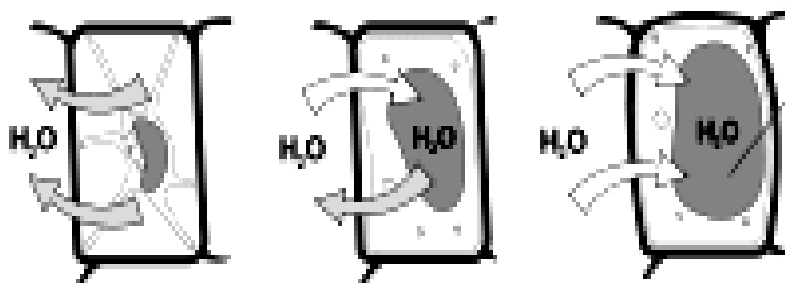


Рис. 1.4.1 Осмотичні явища в клітині

Якщо помістити клітину в гіпертонічний розчин, протопласт відстає від клітинної оболонки. Це явище отримало назву плазмолізу. Плазмоліз відбувається внаслідок того, що під впливом більш концентрованого зовнішнього розчину вода виходить з клітини. При рівних концентраціях клітинного соку і зовнішнього розчину осмотичний тиск у клітині та за її межами однаковий. Знаючи абсолютне значення концентрації зовнішнього розчину в молях, можна розрахувати його осмотичний тиск, а значить, і осмотичний тиск клітинного соку за формулою Клапейрона:

$$\Pi = RTC_i, \text{ де}$$

R – газова стала (0,8821), T – абсолютна температура (в °C), C – концентрація в молях, i – додатковий ізотонічний коефіцієнт.

Останній показник додається, якщо використовується розчин електроліту. Осмотичний тиск пропорційний кількості часток, що знаходяться у визначеному об'ємі розчину. При дисоціації ж кількість часток, природно, збільшується. Тому, кожний електроліт має свій ізотонічний коефіцієнт.

Значення осмотичного тиску дозволяє говорити про здатність рослин поглинати воду із ґрунту і утримувати її. Найбільший осмотичний тиск мають галофіти (близько 20 МПа), а найнижчий – водні рослини (0,1 МПа).

Існують градієнти осмотичного тиску в рослині. Він збільшується від периферії до центру та від основи до верхівки. У корені навпаки, знижується від основи до верхівки. Отже, у листках він майже завжди вищий, ніж у коренях. Дуже низький осмотичний тиск в провідній системі (0,1-0,15 МПа). У дерев'янистих порід він вищий, ніж у кущів, а у кущів вищий, ніж у трав'янистих рослин. Відрізняється він і у рослин різних екологічних груп. У рослин пустель осмотичний тиск вищий, ніж у степових рослин, а у степових вищий, ніж у лугових, ще менший він у рослин боліт та водних екосистем. У світлолюбних він вищий, ніж у тіньовитривалих. Рослини здатні в значній мірі регулювати величину осмотичного тиску, розщеплюючи за допомогою ферментів полімерні молекули до мономерів, що приводить до збільшення концентрації клітинного соку і, відповідно, підвищення осмотичного тиску.

## **1.5 Органоїди, властиві рослинним клітинам**

Рослини мають органоїди, присутні лише в рослинній клітині. Існування цих структур та їх діяльність пов'язані, в першу чергу, з автотрофним живленням рослин. Для кращого освітлення листової поверхні її треба оптимально розташувати в просторі. Тому існують клітинні системи та механізми, що забезпечують саме таке розміщення листків по відношенню до світла.

Вакуоль. Вакуоль – це обмежена мембраною ділянка клітини, заповнена клітинним соком. Клітинний сік - це концентрований розчин, що містить мінеральні солі, цукри, органічні кислоти, кисень, диоксид вуглецю, пігменти

та деякі відходи життєдіяльності або “вторинні” продукти метаболізму. В дорослій клітині до 90% її об'єму може бути зайнято вакуолею. Заповнюючи більшу частину клітини “дешевим” вмістилищем вакуолі, рослини економлять “дорогу” цитоплазму, що потребує для свого функціонування великої кількості енергії та пластичних речовин. Вакуоль обмежена мембраною - тонопластом.

Вакуолі виконують у рослині кілька функцій.

1. Вода надходить до вакуолі з концентрованим клітинним соком шляхом осмосу. Вакуоль збільшується в об'ємі. Внаслідок цього, в клітині підвищується тургорний тиск і цитоплазма притискається до клітинної стінки. Таким чином, підтримується пружність тканин, міцність та опора рослини в цілому.

2. За рахунок збільшення об'єму вакуолі відбувається збільшення розмірів клітини, т. зв. “ріст розтягом”.

3. Іноді у вакуолі присутні пігменти антоціани. Вони мають червоне, синє або пурпурове забарвлення і визначають забарвлення квітів (троянд, фіалок, жоржин), плодів, бруньок і листків. Це відіграє значну роль у привабленні комах, птахів і деяких інших тварин, для запилення та розповсюдження насіння. Збільшується вірогідність запилення і запліднення при статевому розмноженні.

4. У вакуолях певних тканин містяться гідролітичні ферменти і тоді вакуолі діють як лізосоми. Після загибелі клітини тонопласт, як і інші мембрани, втрачає свою вибірку проникність і ферменти, вивільнені із вакуолей, викликають автоліз клітини. Ця функція вакуолі задіяна при диференціації провідної системи із апікальних меристематичних клітин.

5. У вакуолях рослин можуть накопичуватись відходи життєдіяльності та деякі вторинні продукти метаболізму (оксолат кальцію та ін.). Біологічне значення цих вторинних продуктів не завжди зрозуміле. Це стосується, наприклад, алкалоїдів. Можливо, вони, подібно танінам з їх в'язучим смаком, відштовхують травоядних тварин (захисна функція). У вакуолі може накопичуватися і латекс, молочний сік рослини, у вигляді молочно-білої

емульсії (кульбаба). У деяких рослин існують навіть спеціалізовані молочні клітини, які виділяють молочний сік (гевея бразильська, мак снотворний).

6. Деякі із компонентів клітинного соку відіграють роль запасних поживних речовин, які при необхідності використовуються цитоплазмою. Серед них цукри, мінеральні солі та інулін.

Згідно загальноприйнятої точки зору, вакуолі виникають при розростанні порожнин ЕПР або пухирців АГ.

Клітинна стінка. Наявність клітинної стінки більше, ніж всі інші ознаки відрізняє рослинну клітину від тваринної. Головне завдання клітинної стінки полягає в забезпеченні окремим клітинам і рослині в цілому механічної міцності і опори. Тому будова та хімічний склад клітинної стінки повністю відповідає виконанню цього завдання (рис. 1.5.1).

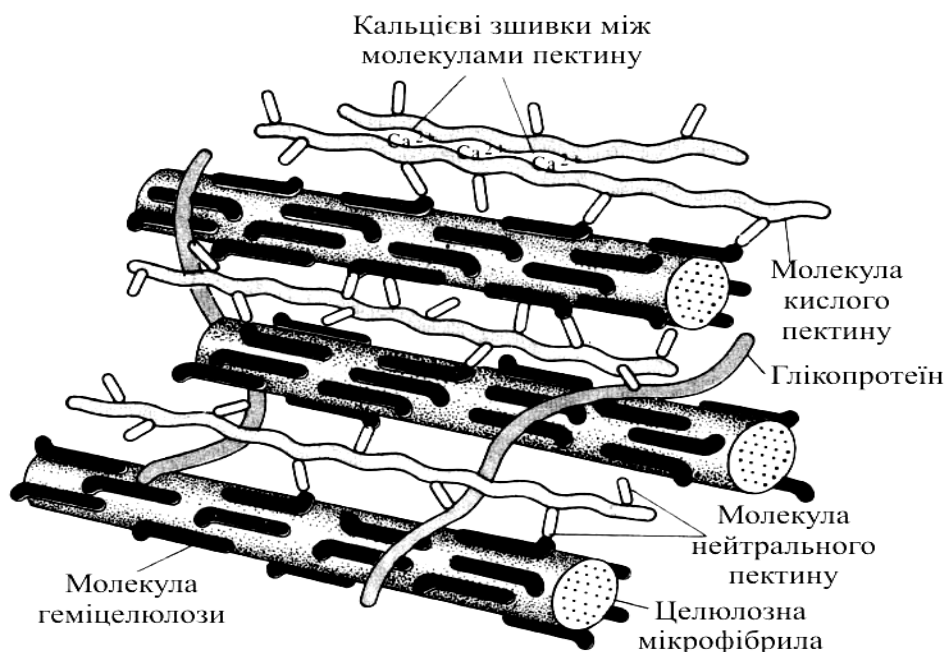


Рис. 1.5.1 Будова клітинної стінки

Клітинна стінка двокомпонентна і складається із:

- целюлозних мікрофібріл;
- поліцукрового матриксу.

Целюлоза – полімер, мономер якого глюкоза, що повторюються багато разів, має волокнисту будову і високу стійкість на розрив. Багато молекул

целюлози, зшитих поперечними водневими зв'язками, утворюють стійкі пучки – мікрофібрили. Занурені в матрикс мікрофібрили утворюють каркас клітинної стінки.

Матрикс складається з кількох компонентів:

- геміцелюлоза – як і целюлоза – поліцукор з мономерами ксилозою, галактозою, маннозою та ін. Молекули геміцелюлози, як і целюлози, виглядають як ланцюг, але коротші, менш впорядковані та більш галуджені.

- пектини – кислі поліцукри, його мономери - арабіноза і галактоза, галактуронова кислота, метанол. Довгі молекули пектинових речовин можуть бути лінійними або галудженими.

- глікопротеїни, пов'язані з молекулами пектину поперечними зв'язками.

Спеціалізовані клітини провідної та механічної тканин, окрім первинної клітинної оболонки зображеної будови, мають і вторинну клітинну оболонку, яка відкладається із внутрішнього боку первинної клітинної стінки. Протопласт таких клітин, як правило, відмирає. У вторинній оболонці більше целюлози, ніж у первинній, а пектинові речовини і глікопротеїни в них відсутні. Тому вона жорстка і практично не розтягується.

Багато клітин, такі як трахеальні елементи ксилеми та клітини склеренхіми, лігніфікуються (дерев'яніють) – просичуються лігніном – складною полімерною речовиною не поліцукрової природи. Лігнін скріплює целюлозні волокна і утримує їх на місці, діє як дуже твердий і жорсткий матрикс. Він же забезпечує клітинам додатковий захист від несприятливих фізичних та хімічних факторів. Целюлоза та лігнін обумовлюють властивості деревини як незамінного будівельного матеріалу.

Клітинна стінка виконує кілька функцій.

1. Забезпечує окремим клітинам, тканинам, органам і рослині в цілому механічну міцність та опору.

2. Жорсткість клітинних стінок та опір розтягу обумовлюють тургесцентність клітин, коли в них за осмосом надходить вода. Це підсилює опорну функцію у всіх рослинах і є єдиним джерелом опору для трав'янистих

рослин та органів, у яких відсутній вторинний ріст (листок), зберігає клітини від розриву в гіпотонічному середовищі.

3. Орієнтація целюлозних мікрофібріл обмежує і до деякої міри регулює ріст і форму клітин, так як від розташування мікрофібріл залежить здатність клітин до розтягу в певному напрямку.

4. Система зв'язаних одна з одною клітинних стінок – апопласт - слугує головним шляхом, по якому рухаються вода та мінеральні солі. Клітинні стінки закріплені між собою за допомогою серединних пластинок, що складаються, головним чином, з пектинових речовин. У стінках є невеликі пори, крізь які проходять цитоплазматичні тяжі, що називаються плазмодесмами. Плазмодесми зв'язують живий вміст окремих клітин – об'єднують всі протопласти в єдину систему – симпласт.

5. Зовнішні клітинні стінки епідермальних клітин покриваються особливою плівкою – кутикулою, що складається з воскоподібної речовини – кутину. Кутикула зменшує втрати води та можливість проникнення в рослину патогенних організмів.

6. У деяких клітин їх видозмінені стінки зберігають запаси поживних речовин (геміцелюлоза в деякому насінні). У так званих передаточних клітин площа поверхні клітинних стінок збільшена й відповідно збільшена площа плазматичної мембрани, що підвищує ефективність перенесення речовин шляхом активного транспорту.

Пластиди. Пластиди – це органоїди, властиві тільки рослинним клітинам, вони утворюються із пропластид – дрібних тілець, знайдених у меристематичних зонах рослини. Пластиди – двомембранні органоїди.

Класифікація пластид.

Хлоропласти. Містять хлорофіл та каротиноїди і здійснюють процес фотосинтезу. Знаходяться, головним чином, у листках. Детально будуть розглянуті в темі “Фотосинтез”.

Хромопласти. Нефотосинтезуючі забарвлені пластиди, що містять червоні, оранжеві та жовті пігменти (каротиноїди). Знаходяться в пелюстках квітів і збільшують ймовірність запилення та запліднення.

Лейкопласти. Незабарвлені пластиди, які не містять пігментів. Вони пристосовані для зберігання запасів поживних речовин і тому їх найбільше в запасуючих органах – коренях, коренеплодах, насінні, а також у молодих листках. В залежності від природи запасних речовин, лейкопласти поділяють на амілопласти (крохмаль), ліпідопласти (ліпіди у вигляді масел та жирів), протеїнопласти (білок).

## 1.6 Ферменти

У будь-якій живій системі відбувається безліч хімічних реакцій, без яких неможливий енергетичний та пластичний обміни - основа існування живого організму. Ці ж самі хімічні реакції можуть відбуватися і за межами клітини, але із значно меншою швидкістю і за умов, які не сумісні з існуванням живої клітини (висока температура, крайні межі рН, тиск та ін.).

Ферменти – це білкові молекули, які забезпечують високу швидкість хімічних реакцій. При цьому зберігаються нормальні умови в клітині ( $t = 5-40^{\circ}\text{C}$ ). Отже, ферменти можна назвати біологічними каталізаторами.

Зазвичай в клітині, щоб перетворити вихідну речовину в продукт або продукти, відбувається декілька реакцій з утворенням ряду проміжних сполук (інтермедіатів). Декілька ферментів діють послідовно один за одним і утворюють так званий метаболічний шлях. Можливість існування таких шляхів обумовлена тим, що один фермент каталізує тільки одну певну реакцію, з'єднуючись лише із певною строго визначеною речовиною - субстратом. Здатність ферменту взаємодіяти лише з певними речовинами (субстратами) називається специфічністю дії ферменту.

Існування метаболічних шляхів забезпечує високу ефективність хімічної діяльності.

По-перше, непотрібних проміжних продуктів накопичується дуже мало, оскільки кожен продукт однієї реакції використовується в наступній і так по всьому ланцюгу.

По-друге, якщо продукти однієї реакції відразу вступають у наступну, то можливість зворотної реакції буде мінімальною. При швидкому використанні кінцевого метаболіту ціла серія реакцій буде швидко закінчуватися.

По-третє, групи ферментів, що беруть участь в спільних метаболічних шляхах, можуть об'єднуватися всередині клітини (мембрана органел, пухирці АГ).

Каталіз і енергія активації. Для того, щоб хімічна реакція відбулася, до речовин, які вступають в реакцію, необхідно прикласти певну кількість енергії. Ця енергія називається енергією активації. Фермент, з'єднуючись з субстратом, утворює короткоживучий фермент-субстратний комплекс і значно знижує енергію активації. Після завершення реакції фермент-субстратний комплекс розпадається на продукт (продукти) реакції і фермент. Фермент у ході реакції не змінюється.

Механізм дії ферментів. Результати досліджень показали, що в контакт з субстратом вступає лише невелика ділянка молекули ферменту - 3-12 амінокислотних залишків. Цю ділянку ферменту називають активним центром. Фішер у 1890 р. висловив думку про те, що специфічність дії ферментів, обумовлена особливою просторовою формою активного центру ферменту, яка повинна точно відповідати формі молекули субстрату (модель "ключа та замка").

Утворені продукти реакції за своєю просторовою конфігурацією не відповідають активному центру і тому відділяються від нього, звільняючи фермент для нових молекул субстрату (рис. 1.6.1).

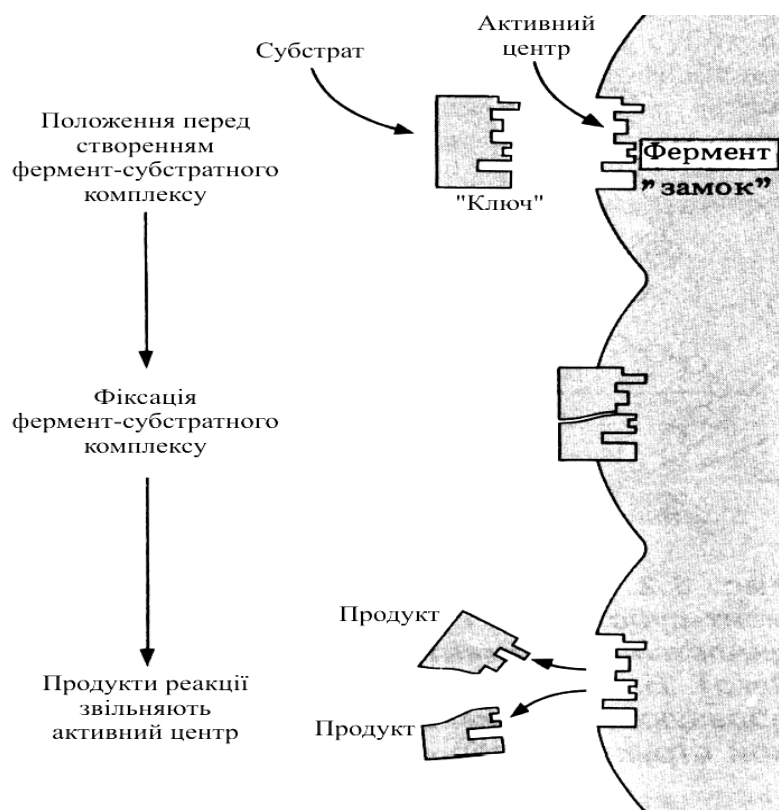


Рис. 1.6.1 Механізм взаємодії фермента та субстрата (за Фішером)

Кошланд у 1959 р. на основі нових даних запропонував нову інтерпретацію гіпотези "ключа та замка". За Кошландом, активні центри є більш гнучкими і пластичними, ніж це вважалось раніше. З'єднуючись із субстратом, активний центр змінює свою форму "під субстрат", що дає можливість ефективно прискорювати протікання даної хімічної реакції (гіпотеза індукованої відповідності). Доброю аналогією в цьому випадку може служити рукавичка (активний центр), яка при одяганні на руку (субстрат) відповідним чином змінює свою форму – "під руку" (рис. 1.6.2)

Кофактори ферментів. Багатьом ферментам для ефективної роботи потрібні ті чи інші небілкові компоненти або так звані кофактори. Роль кофакторів можуть відігравати різні речовини, від простих неорганічних іонів до складних органічних молекул.

Кофактори ділять на три групи:

- неорганічні іони, які входять до складу ферменту;

- простетичні групи - малі органічні молекули, щільно зв'язані з ферментом;

- коферменти - молекули інших речовин, слабо зв'язаних з ферментом, що переносять групи атомів, окремі атоми або електрони із однієї реакції в іншу.

Багато коферментів хімічно близькі до вітамінів, або утворюються при їх модифікації.



Рис. 1.6.2. Механізм взаємодії фермента та субстрата (за Кошландом)

Реакції, що прискорюються ферментами, відбуваються з різними швидкостями. Це залежить від групи факторів:

а) Концентрації ферменту. При високій концентрації субстрату і при постійних інших факторах (температура, рН та ін.) швидкість ферментативної реакції пропорційна концентрації ферменту. Каталіз практично завжди здійснюється в умовах, коли концентрація ферменту набагато нижче концентрації субстрату. Тому із збільшенням концентрації ферменту збільшується і швидкість реакції.

б) Концентрації субстрату. При значній концентрації ферменту швидкість ферментативної реакції збільшується із збільшенням концентрації субстрату. Але настає момент, коли подальше збільшення концентрації субстрату вже не викликає помітного збільшення швидкості реакції. Це пояснюється тим, що при високих концентраціях субстрату активні центри молекул ферменту стають насиченими, тому скільки б не було надлишкового субстрату, він не може

об'єднатися з ферментом до тих пір, поки фермент-субстратний комплекс не дисоціює на продукт і фермент.

в) Температури. В межах 0-40°C при кожному підвищенні температури на 10°C швидкість ферментативної реакції подвоюється. З підвищенням температури швидкість руху молекул стає більшою і у молекул реагуючих речовин стає більше шансів на взаємодію.

Температура, що забезпечує найбільшу активність молекул, називається оптимальною. За межами цієї температури швидкість ферментативної реакції знижується, хоча частота взаємодій може збільшуватися. Це відбувається внаслідок денатурації - часткового руйнування вторинної і третинної структури ферменту при підвищенні температури вище оптимальної. При зниженні температури до точки замерзання або нижче, ферменти інактивуються, але денатурація при цьому не відбувається. Ця їх властивість використовується при заморожуванні продуктів.

г) рН. При постійній температурі фермент працює найбільш ефективно у вузьких межах рН. Зрушення рН змінює заряд іонізованих кислотних та основних груп, від якого залежить специфічна форма молекули ферменту, а значить, його активного центру. При різких коливаннях рН фермент денатурує. Властивий кожному ферменту оптимум рН не завжди співпадає з рН його безпосереднього клітинного оточення. Це дозволяє припустити, що середовище клітини таким чином регулює активність ферменту.

Відомі різні речовини низькомолекулярної природи, котрі можуть гальмувати ферментативні реакції. Ці сполуки називають інгібіторами ферментів.

### **Питання до семінарських занять**

#### **Заняття 1. Тема: Хімічний склад і властивості цитоплазми клітини.**

1. Чому клітина, як жива система, не може бути повністю відкритою або повністю закритою по відношенню до зовнішнього середовища?

2. Чому клітину називають першим і елементарним рівнем організації живого?
3. Поясніть, чому виділення молекулярного рівня організації живих систем є дискусійним?
4. У зв'язку з чим виникла необхідність використання в біологічних дослідженнях електронних мікроскопів?
5. Навіщо в корпусі електронного мікроскопу створюється глибокий вакуум?
6. Як забезпечити мінімум відмінностей фіксованого рослинного зразка від живого матеріалу?
7. Чому існуючі типи електронних мікроскопів називаються трансмісійний і скануючий?
8. Які особливості підготовки рослинного зразка для роботи зі скануючим електронним мікроскопом?
9. Що могло бути причиною виникнення первинних мембран?
10. Чи можна передбачити хімічний склад клітинних мембран, виходячи з їх функцій у клітині?
11. Яким чином гідрофобним ліпідам можна частково надати гідрофільних властивостей?
12. Як ліпіди розташовані в елементарній клітинній мембрані і чому саме так?
13. Чим можна пояснити появу в клітинній мембрані білкових молекул?
14. Чому в назві моделі клітинної мембрани присутні терміни «рідина» і «мозаїка»?

## **Заняття 2. Тема: Основні структурні компоненти рослинної клітини.**

1. Без чого неможливе виконання мембраною структурної функції?
2. Доберіть синонім до слова «рецепція».
3. Доберіть синонім до слова «регуляція».
4. Закінчіть речення: рецепторну функцію у мембрані виконують . . .

5. До чого може привести зміна просторової конформації рецепторно-регуляторного білку?
6. Що саме в клітині регулюють рецепторно-регуляторні білки?
7. Доберіть синонім до слова «градієнт».
8. Чим полегшена дифузія відрізняється від звичайної?
9. Де і для чого використовується АТФ в активному транспорті речовин через мембрану?
10. Чому в рослинній клітині є вакуоль і клітинна стінка, а в тваринній клітині ці структури відсутні?
11. Чому клітинний сік вакуолі називають «дешевим», а вміст цитоплазми «дорогим»?
12. Як пов'язані між собою поняття «мінеральне живлення» та «вакуоль»?
13. Чи сприяє наявність пігментів у вакуолі біологічному прогресу даної групи рослин?
14. Які речовини, на Вашу думку, можна віднести до запасних?
15. Чому рослинна клітина не розривається при надходженні до неї великої кількості води?
16. Як зміняться властивості клітинної стінки при зменшенні кількості іонів  $Ca^{+2}$ ?
17. Обґрунтуйте доцільність існування в рослині двох транспортних шляхів – апопластного і симпластного?

### **Заняття 3. Тема: Клітина як осмотична система.**

1. Дайте визначення поняття «потенціал». Наведіть приклади.
2. Від чого залежать абсолютні значення потенціалу будь-якої системи?
3. Чому хімічний потенціал речовини в розчині пов'язують зі швидкістю дифузії її молекул?
4. Чим відрізняються поняття «хімічний потенціал» та «водний потенціал»?

5. В якому розчині абсолютне значення водного потенціалу буде найбільшим і чому?
6. Чим відрізняється рух будь-якої речовини по градієнту концентрації від руху води із однієї частини системи в іншу?
7. Чому в старих будинках між рамами вікон ставили склянки з сіллю?
8. Замалюйте графічну модель системи для ілюстрації осмотичних явищ.
9. В якому напрямку діє осмотичний тиск?
10. Чому зі збільшенням концентрації розчину збільшується його осмотичний тиск?
11. Якщо розчин не контактує з водою, чи можна сказати, що даний розчин має осмотичний тиск?
12. Прокоментуйте, як будуть змінюватися осмотичний тиск, тургорний тиск і сисна сила клітини, при поступовому наповненні вакуолі водою і, навпаки, втраті води?
13. Чи можуть рослини в'янути в умовах достатньої вологості ґрунту?
14. Чому у рослин пустель осмотичний тиск вищий, ніж у рослин луків?

## РОЗДІЛ 2. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

Автотрофне живлення - це не тільки синтез вуглеводів із  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ , а й створення інших органічних речовин (білків, нуклеїнових кислот) з використанням простих неорганічних сполук (нітратів, сульфатів, фосфатів тощо). Ці мінеральні речовини рослини отримують із ґрунту під час так званого мінерального або ґрунтового живлення. Неорганічні елементи здійснюють свою фізіологічну дію не лише як складова органічних сполук, а й самостійно, у вільному, незв'язаному стані.

Значення мінерального живлення визначається функціями неорганічних речовин у рослині:

1. Осмотична (підтримка водного балансу в рослині за рахунок створення концентраційних градієнтів, які обумовлюють напрямки та об'єми потоків води в клітині).

2. Біокаталітична (активація та інгибування діяльності ферментів неорганічними елементами, що входять до складу їх простетичних груп).

3. Функція окиснення органічних сполук (здійснюється через включення неорганічних компонентів до складу носіїв електронів в електрон-транспортному ланцюгу).

4. Структурна (участь у побудові головних структурних компонентів рослинної клітини - мембрани, клітинної стінки та ін.).

5. Транспортна (наявність у клітинних мембранах певних неорганічних елементів визначає таку їх властивість як вибіркова проникність).

Якщо рослину спалити, неорганічний компонент залишається у вигляді попелу. Хімічні елементи знаходяться в ньому у різних кількостях. Тому їх ділять на макро- та мікроелементи.

Макроелементи (C, O<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>, K, Ca, P, Mg, S) необхідні рослинам у великих кількостях. Мікроелементи (Fe, Cl<sub>2</sub>, Cu, Mn, Zn, Mo, B) необхідні в незначних, залишкових кількостях. Доведено, що ці 16 елементів є вкрай необхідними для нормального розвитку більшості рослин.

Крім цього, є елементи, які надзвичайно важливі тільки для деяких груп рослин: Na - для маревих, Co - для бобових, Al - для папоротей, Si - для діатомових водоростей.

## **2.1 Джерела надходження мінеральних речовин в екосистему**

Першим джерелом надходження мінеральних речовин у наземні екосистеми є рослинний опад. Органічні речовини опаду мінералізуються сапрофітними організмами і перетворюються в низькомолекулярні водорозчинні сполуки, доступні для поглинання коренями рослин. Важливо те, що органічний опад залишається в екосистемі і складає резерв поживних речовин. При високій швидкості мінералізації елементи, що знаходяться в органічній речовині, швидко і в великій кількості вивільнюються та знову вступають в обіг. Тому існує пряма залежність між інтенсивністю процесів мінералізації та приростом сухої маси рослин. Ідеальні умови для життєдіяльності сапрофітних мікроорганізмів – 25-40°C та висока відносна вологість повітря і ґрунту.

У суворих кліматичних умовах (низька температура та вологість) розклад підстилки і гумусу йде занадто повільно і тому швидкість приросту рослин залишається на низькому рівні. Якщо мінералізація навпаки, відбувається занадто швидко, рослина не в змозі повністю поглинути вивільнені неорганічні сполуки. Мінералізовані речовини доступні для рослин, але більш рухливі і тому швидко вимиваються з ґрунту.

Другим джерелом надходження мінеральних речовин в екосистему є підстилаюча порода, вода і повітря. Деяка незначна кількість мінеральних сполук надходить у ґрунт внаслідок процесу вивітрювання. В нерозвинених ґрунтах вивітрювання є практично єдиним джерелом мінеральних елементів.

Вода атмосферних опадів приносить на поверхню рослин і землі неорганічні речовини, які містяться в атмосфері у вигляді газів (SO<sub>2</sub>, NO – N<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, NH<sub>2</sub>), пилу, туману або аерозолі. Також рослини вловлюють ці гази

безпосередньо з повітря. Геохімічні процеси обміну в екосистемі загалом незначні, але і їх потрібно враховувати.

## 2.2 Закони Лібіха

Проблема мінерального, кореневого або ґрунтового живлення рослин почала цікавити людей з розвитком рослинництва. Німецький хімік Лібіх, засновник агрохімії, в минулому сторіччі висунув теорію мінерального живлення, за якою головним фактором родючості ґрунтів вважаються неорганічні речовини. Він вперше запропонував використовувати в якості добрив чисті мінеральні сполуки. Лібіх сформулював так званий “закон мінімуму”, згідно якого, внесення мінеральних речовин не дає приросту врожаю, поки не буде ліквідовано нестачу того елемента, який міститься в ґрунті в мінімальній кількості (рис. 2.2.1).

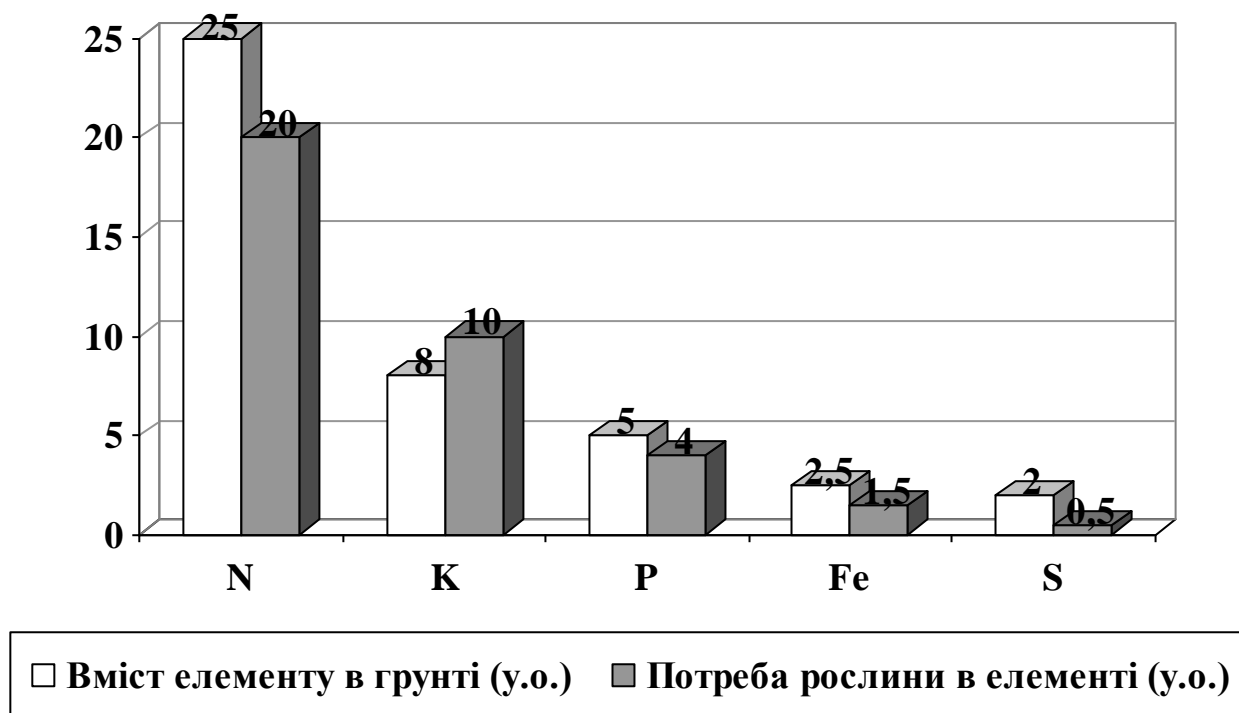


Рис. 2.2.1 Графічна ілюстрація «закону мінімуму» Лібіха

При цьому звісно необхідно враховувати потребу рослин в даному хімічному елементі. Йому належить також "закон повернення", який вказує на

необхідність повернення в ґрунт рівно тієї ж кількості поживних речовин; яка була поглинута рослинами.

### **2.3 Ґрунт як джерело мінеральних речовин**

Ґрунт складається із твердої фази (фрагментів порід і мінералів), рідкої фази (ґрунтового розчину) і газів ґрунту. Ґрунтові тверді частки називають також фракціями, які класифікують у відповідності з їх розмірами.

Крупнозернистий пісок – діаметр 200 - 2000 мкм.

Дрібнозернистий пісок – 20 - 200 мкм.

Мул – 2 - 20 мкм.

Глина – менше 2 мкм.

Тверда фаза складається із неорганічних та органічних компонентів. Органічна складова містить залишки організмів на різних стадіях мінералізації (гумінові речовини) та чисельні живі рослини та тварини (переважно гриби, бактерії та інші мікроорганізми). Елементи мінерального живлення знаходяться в ґрунті у розчиненому та зв'язаному вигляді. В ґрунтовій воді розчинено лише 0,2% всього запасу мінеральних речовин. Майже 98% мінеральних елементів у ґрунті знаходиться в органічних залишках, гумусі та важкорозчинних неорганічних сполуках, або входить до складу мінералів. Це резерв мінеральних речовин, який повільно мобілізується внаслідок мінералізації гумусу і процесів вивітрювання. Решта (2%) - адсорбовані на поверхні ґрунтових глинистих часток.

Неорганічні елементи, що поглинаються коренями рослин, існують у ґрунтовому розчині у вигляді іонів. Більшість із них утворює позитивно заряджені іони - катіони  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$  та ін. Глинисті частки в різних точках своєї кристалічної решітки мають надлишковий від'ємний заряд, який зв'язує катіони і утримує їх від вимивання. Під час катіонного обміну вони можуть заміщатися іншими катіонами та переходити в ґрунтовий розчин і ставати доступними для рослин (рис. 2.3.1).

Як правило, активніше адсорбуються іони з більшою валентністю, при однаковій валентності іони з тонкою водною оболонкою адсорбуються краще, ніж сильно гідратовані іони. Поверхневий іонний шар служить посередником між твердою фазою ґрунту і ґрунтовим розчином.

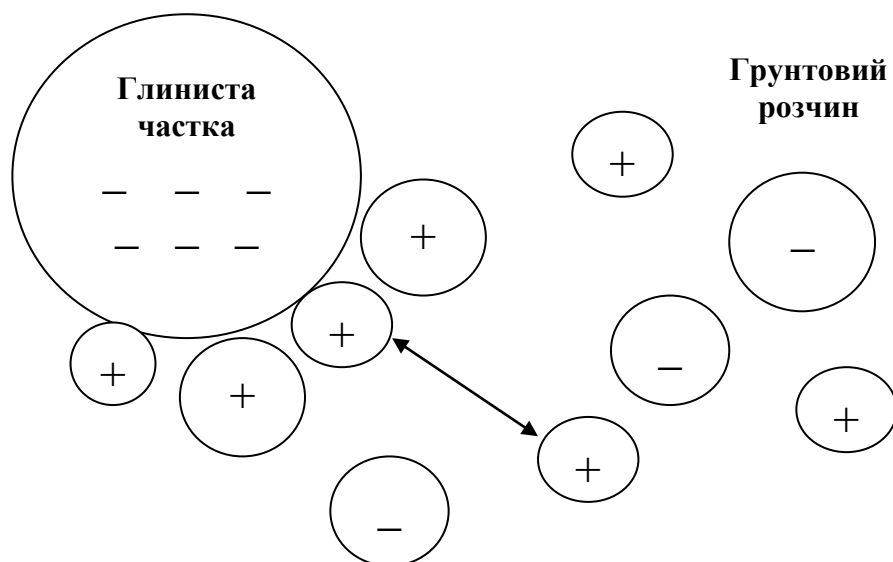


Рис. 2.3.1 Модель взаємодії глинистої частки та іонів у ґрунті

При надходженні іонів до ґрунтового розчину, або видаленні з нього, починаються процеси катіонного обміну. При цьому іони з більшою здатністю до сорбції сильніше притягуються глинистою часткою і витісняють з її поверхні інші іони з меншою сорбованістю. Тому сила сорбційного зв'язування зменшується в ряду катіонів  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ . Здатність твердої фази до обміну катіонами з ґрунтовим розчином називається катіонообмінною ємністю ґрунту. Кількість іонів, необхідна для заняття всіх здатних до адсорбції позицій на поверхні одиниці маси ґрунту називається адсорбційною ємністю. Вона, в першу чергу, залежить від поверхневих властивостей ґрунтових часток.

Негативно заряджені іони – аніони  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{OH}^-$  та ін. вимиваються з ґрунту швидше, ніж катіони, оскільки вони відштовхуються від однойменно заряджених глинистих часток. Виключенням є фосфат, котрий утворює нерозчинні осадки та вибірково зв'язується сполуками, що містять залізо, алюміній і кальцій. Сила сорбційного зв'язування зменшується в ряду

аніонів  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ . Сорбційне зв'язування іонів забезпечує їх фіксацію у ґрунті та захищає від вимивання, при цьому концентрація ґрунтового розчину залишається низькою та вирівняною і корені не відчувають осмотичного перевантаження, але в разі необхідності сорбовані іони стають доступними для рослин.

## **2.4 Поглинання мінеральних речовин та їх транспорт в рослині**

Поглинання мінеральних солей коренем відбувається, за рахунок так званого масового потоку та, в меншій мірі, шляхом дифузії (пасивний транспорт).

Масовий потік – це перенесення речовин із одного місця в інше, за рахунок значної різниці гідростатичного тиску. Транспірація вдень та кореневий тиск вночі створюють низький гідростатичний тиск у рослині, особливо в її наземній частині, порівняно з ґрунтом. Тому вода надходить в корінь зі значною швидкістю, несучи з собою розчинені мінеральні сполуки. Це переміщення води відбувається по апопласту і складає частину загального транспіраційного току.

Поряд з пасивним відбувається і активний транспорт речовин через клітинні мембрани. У більшості випадків концентрація ґрунтового розчину дуже низька, тому надходження речовин до кореня можливе лише за рахунок діяльності білків – переносників, які використовують енергію АТФ.

Активне поглинання неорганічних елементів залежить від факторів, що впливають на інтенсивність дихання. Великі розміри гідратних оболонок заважають надходженню іонів до клітин. Місця зв'язування транспортних білків з іонами на мембрані специфічні, вони різні для аніонів і катіонів. Активний транспорт призведе до накопичення іонів проти концентраційного градієнту.

Існують наступні механізми підвищення концентрації необхідних рослинні іонів в ґрунтовому розчині:

1. Обмінне поглинання сорбованих іонів. Корінь виділяє у ґрунт іони  $H^+$  та  $HCO_3^-$  (продукти дисоціації вугільної кислоти, що утворилася при диханні), сприяє іонному обміну на поверхні твердої фази (глинистих і гумінових часток) і отримує в обмін іони мінеральних солей.

2. Розчинення зв'язаних запасів мінеральних речовин за допомогою виділення в ґрунт іонів  $H^+$  та органічних кислот. Внаслідок цього хімічно зв'язані елементи мінерального живлення, перш за все метали, вивільнюються і переводяться до складу хелатних сполук, які не перетворюються знову у вихідні речовини, але легко поглинаються коренями рослин. Хелат — комплексна сіль, що складається із іону металу та залишку органічної кислоти. Метал, закріплений за всіма валентностями, просторово знаходиться в центрі молекули, так що його реакційна здатність знижується. Виділення  $H^+$  та органічних кислот коренем залежить від інтенсивності дихання, а значить, постачання до коренів кисню та вуглеводів.

Сучасні дані показують, що рух іонів у корені від кореневих волосків до елементів ксилеми відбувається симпластним та апопластним шляхом. Транспорт іонів по симпластному шляху починається із проходження через плазмалемі епідермальних клітин. Радіальне переміщення іонів продовжується із протопласта в протопласт через плазмодесми, клітинами ендодерми в клітини провідної системи шляхом дифузії. Цьому руху сприяють клітинні токи цитоплазми (рис. 2.4.1).

Іони, що рухаються по апопласту, доходять тільки до ендодерми, де пояски Каспарі заважають їх подальшому рухові. Щоб подолати ендодерму, іони повинні пройти шляхом дифузії або активного транспорту через плазматичні мембрани ендодермальних клітин і потрапити до їх цитоплазми.

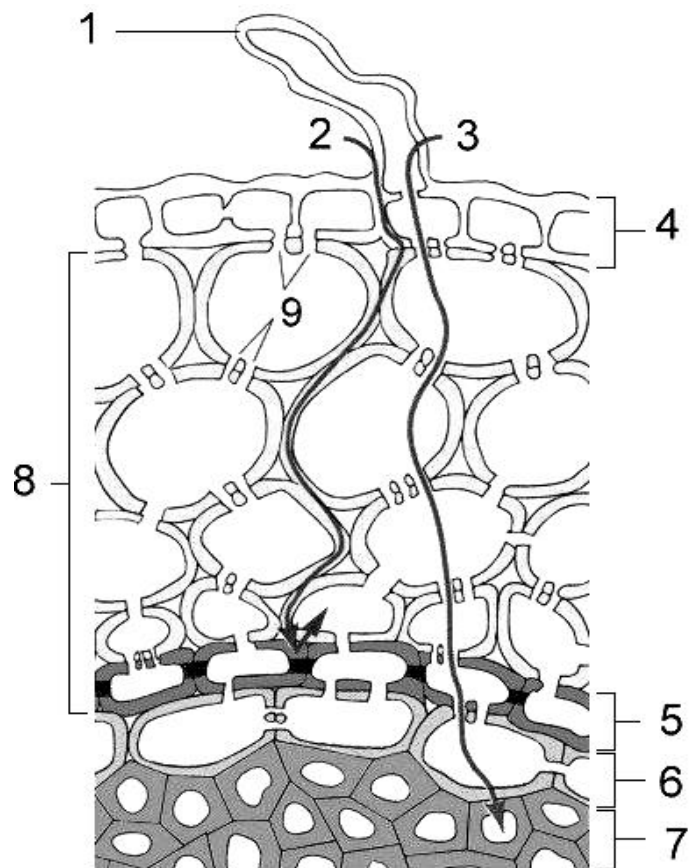


Рис. 2.4.1 Шляхи поглинання мінеральних речовин рослиною: 1 – кореневий волосок, 2 – шлях по апопласту, 3 – шлях по симпласту, 4 – епідерміс, 5 – ендодерма з поясками Каспарі, 6 – перицикл, 7 – судини ксилеми, 8 – кора, 9 – плазмодесми

Зважаючи на здатність мембран до вибіркової провідності, таким чином здійснюється контроль за складом іонів, які потрапляють у рослину.

Кінцевим етапом руху мінеральних солей по кореню є вивільнення іонів у ксилему. Щоб потрапити туди, іони повинні знову перетнути плазматичну мембрану. Це відбувається або шляхом дифузії, або за рахунок активного транспорту. За рахунок цих же механізмів відбувається "вигрузка" розчинених речовин із ксилеми в тканини аттрагуючих органів - головних споживачів мінеральних речовин. Це верхівкові та пазушні меристеми, органи, які активно ростуть - молоді листки, плоди, квіти та запасуючі органи.

Більшість іонів в кінці кінців потрапляє в протопласт клітин листка і там виконує свої функції. Деякі іони можуть надходити в інші тканини листка, в

тому числі у флоему, яка розносить їх далі вгору або вниз по рослині. Це явище отримало назву рециркуляції. Часто елемент після виконання необхідної функції в органі виходить з нього і спрямовується в іншу частину рослини. Так буває, наприклад, при неодноразовому старінні листків, під час листопаду, розвитку квітів, плодів, насіння, запасуючих органів тощо.

Під час рециркуляції неорганічні елементи у висхідному потоці асимілятів сягають коренів і знову потрапляють у висхідний транспіраційний тік у ксилемі. Іони, котрі рухаються по флоемі, вважаються флоемно-рухливими і виводяться із листка в помітних кількостях ( $K^+$ ;  $Cl^-$ ;  $H_2PO_4^-$ ). Тому, хоча традиційно ксилему та флоему розглядають як дві тканини, що проводять відповідно мінеральні та органічні речовини, ці відмінності не зовсім чіткі.

## 2.5 Антагонізм іонів

Прості білки (протеїни), та складні (протеїди) складають основу протопласту живої клітини, тому їх взаємодія з неорганічним компонентом цитоплазми є завжди актуальною. Більшість білкових молекул цитоплазми належить до гідрофільних колоїдів. Власне, функціональні групи амінокислот мають і гідрофобні властивості, але під час формування третинної структури білка в середовищі цитоплазми ці групи опиняються всередині колоїду, а гідрофільні - назовні. Останнє, а також те, що білки протоплазми не є ізоелектричними, а переважно заряджені негативно, обумовлює їх здатність приєднувати значну кількість молекул води. Гідратація протоплазматичних білків необхідна для підтримки ультраструктури та функціональної активності органоїдів. Вода вкриває міцели гідрофільного колоїду, як футляр, обумовлюючи його стійкість та функціональну активність. Протилежно заряджені катіони адсорбуються колоїдною часткою, розряджають її. Білкова молекула втрачає гідратаційну оболонку. Таким чином, катіони мають дегідратуючу дію. Внаслідок цього, ступінь гідратації протоплазми завжди

знаходиться під впливом катіонів  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{+}$ ,  $Ca^{+}$ , які практично завжди знаходяться в клітині в надлишку (рис. 2.5.1).

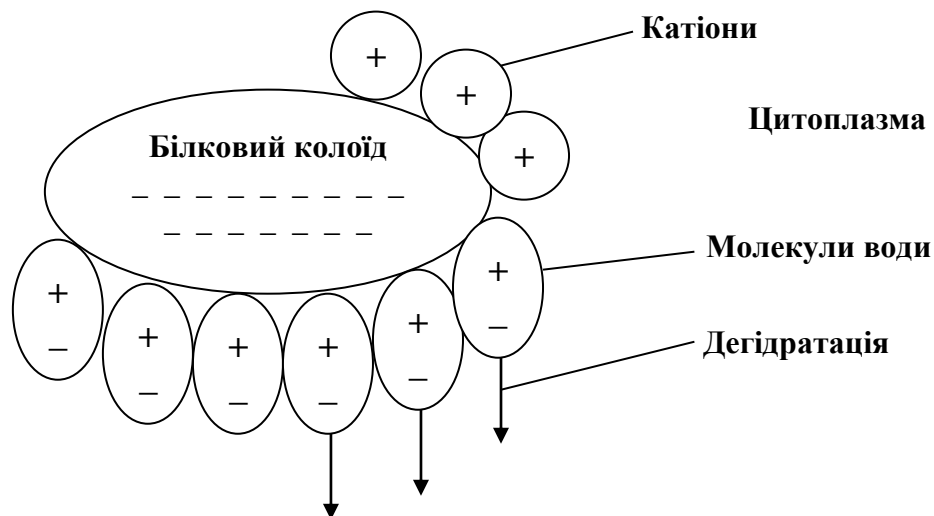


Рис. 2.5.1 Механізм дегідратації білкової молекули

Ступінь дегідратації колоїду звичайно обернено пропорційна гідратації самих катіонів. Остання ж залежить від діаметру іона. Чим менший діаметр іона, тим більша щільність заряду на його поверхні, а значить, більша товщина гідратної оболонки. Гідратні оболонки заважають зближенню колоїдних часток з катіонами і розряджають ефекту. Так  $K^+$  розряджає сильніше, ніж  $Na^+$ , а  $Ca^{2+}$ , сильніше ніж  $Mg^{2+}$ . Незважаючи на те, що двовалентні іони адсорбуються міцніше, ніж одновалентні, вони можуть витіснятися окремими одновалентними іонами; інтенсивність такого обміну залежить від ефективності зіткнення часток, а значить, від кінетичної енергії окремих іонів. Обмін адсорбованого  $Ca$ - іона на  $K$ - іон призведе до зниження дегідратації. Тому додавання іонів калію, що викликають дегідратацію вільних від іонів білкових колоїдів, може підсилювати гідратацію білків, зв'язаних з іонами. Ступінь дегідратації в меншій мірі залежить від загальної кількості катіонів, які містяться завжди в надлишку, а в більшій - від співвідношення різних іонів.

Дією іонів на гідратацію протоплазми частково можна пояснити явище антагонізму іонів: зниження одними катіонами токсичного ефекту інших. Так, розчини однієї окремо взятої солі (наприклад  $KCl$  або  $CaCl_2$ ) у великих

концентраціях ушкоджують протоплазму, але ця дія зменшується або повністю нейтралізується додаванням іншої солі із збереженням попередньої концентрації. Антагонізм іонів має, напевно, і інші причини, наприклад, витіснення одного іона з місця його дії іншим іоном, що міститься в надлишку і обернене заміщення шляхом надходження витісненого іону. Такий “фізіологічний” антагонізм іонів спостерігається між Al та P, Ca та Fe, K та Mg і т.д. Суть його така: перші осаджують другі в тканинах, тим самим виводячи їх зі сфери реакцій обміну речовин; крім цього, відбувається конкуренція за молекули-носії при надходженні та транспорті речовин. Можливе також зниження проникності плазмалеми під впливом двовалентних іонів (особливо Ca<sup>2+</sup>). Це перешкоджає проникненню, а значить і дії інших іонів.

## **2.6 Вплив зовнішніх і внутрішніх факторів на мінеральне живлення рослин**

Мінеральне живлення рослин значно залежить від:

- 1) доступності і концентрації мінеральних речовин у середовищі (грунт, поживні розчини);
- 2) рівня кислотності середовища;
- 3) умов вологості, температури, аерації в зоні коренів;
- 4) віку рослин та органів.

1. Залежність вмісту того чи іншого елемента в рослині від його доступності в поживному середовищі має форму кривої насичення. При цьому в зоні низької доступності елементів живлення, коли ріст рослин пригнічений, збільшення концентрації елементів у середовищі не приводе до збільшення їх відносного вмісту в рослині, тому що поглинання елементів стимулює ріст. Концентрація елементів у рослині зберігається на мінімальному критичному рівні, необхідному для підтримки метаболізму. Цей критичний рівень різний для кожного елемента, і якщо він не досягається, рослина гине.

2. За допомогою кореневих виділень рослини можуть змінювати іонний склад і кислотність ґрунту:

а) через різні відносні швидкості поглинання аніонів і катіонів коренем;

б) через виділення в середовищі аніонів  $\text{HCO}_3^-$ , котрі необхідні для врівноваження поглинутих аніонів, наприклад  $\text{NO}_3^-$ ;

в) за допомогою активного транспорту назовні протонів цитоплазматичними мембранами клітин поверхні кореню; ці протони - активні учасники обмінних процесів в ґрунті;

г) виділенням неорганічних сполук калію, фосфорної кислоти та ін.;

д) виділенням органічних речовин, котрі мають різну власну кислотність (органічні кислоти).

Реакція ґрунту впливає на ріст як безпосередньо, так і через постачання мінеральних речовин. При рН менше 3 і більше 9 протоплазма клітин у коренях більшості листостеблових видів сильно ушкоджується. Більшість таких видів мають широкий оптимум значень рН - від слабокислих до слаболужних при вирощуванні в одновидових посівах (фізіологічний оптимуми рН). Але в природній екосистемі деякі з них обмежені вузькими рамками рН (екологічний оптимум рН). У цьому випадку їх екологічний оптимум розповсюдження не співпадає з фізіологічним оптимумом.

Деякі види, що не можуть витримувати конкуренцію в межах всього фізіологічного оптимуму, витісняються в місця з меншою інтенсивністю конкуренції.

Корені рослин виділяють значну кількість органічних сполук (цукри, органічні і амінокислоти, вітаміни та інше). Ці сполуки, окрім участі в обмінних процесах у ґрунті, формують специфічну для даної рослини мікрофлору в зоні коренів. Мікроорганізми, беручи участь у перетворенні мінеральних елементів в ґрунті, активно впливають на його мінеральний склад і кислотність.

3. При дефіциті води корені в її пошуках проникають глибоко в ґрунт, до зони достатнього зволоження або навіть до ґрунтових вод.

Дефіцит мінеральних речовин у ґрунті також викликає сильний розвиток кореневої системи, і навпаки, повноцінне ґрунтове живлення або гідропонні умови затримують її розвиток і більша частина пластичних речовин, які синтезуються рослиною, витрачається на утворення асиміляційної поверхні та плодових елементів.

4. Поглинання мінеральних речовин протягом онтогенезу визначається біологічними особливостями рослин.

Елементи, що беруть участь у синтезі рухливих органічних сполук, добре поглинаються рослинами на ранніх етапах онтогенезу, зі швидкістю, яка випереджає накопичення сухої речовини.

У перші тижні вегетації відносний вміст азоту, фосфору та калію в рослині збільшується, завдяки відносно високій швидкості поглинання в порівнянні зі швидкістю росту. Надалі, швидке збільшення маси рослини призведе до різкого зниження відносного вмісту цих елементів в сухій речовині внаслідок ефекту "розбавлення".

У багатьох рослин засвоєння мінеральних речовин підсилюється в період цвітіння та утворення насіння. Надалі, в період розвитку і дозрівання насіння вміст N, P, K у розрахунку на цілу рослину майже не змінюється, але в органах відбувається значний перерозподіл елементів на користь генеративних органів.

У зрілих рослинах та органах високий відносний вміст Ca, Mn, Fe, B, тому що їх сполуки міцніше зв'язані з цитоплазмою і мало використовуються повторно. При нестачі цих елементів живлення в середовищі, в першу чергу, потерпають молоді листки і апікальні меристеми.

## **2.7 Ступені забезпеченості рослин мінеральними речовинами**

Розрізняють три ступені забезпеченості рослин мінеральними речовинами:

1. Недостатнє забезпечення.

2. Достатнє забезпечення.

3. Шкідливий надлишок.

1. При недостатньому забезпеченні мінеральними речовинами рослини стають низькорослими, в деяких випадках передчасно розквітають, плодоносять і старіють.

Якщо не вистачає лише деяких елементів, або якщо даному виду рослин окремі елементи потрібні в дуже великій кількості, з'являються специфічні симптоми нестачі певних елементів.

2. При достатньому мінеральному живленні навіть дуже велика різниця в кількості поживних речовин не позначається на рості та розвитку рослин (згідно "закону мінімуму" Лібіха). Як тільки необхідна мінімальна кількість мінеральних речовин надійшла, подальше підвищення рівня живлення вже не дає ефекту у відношенні росту рослини. Але не виключено, що незначний надлишок вмісту мінеральних речовин поліпшує інші важливі характеристики рослин. Це, наприклад, стійкість до патогенів, паразитів або до екстремальних кліматичних умов.

3. При надлишку мінеральні речовини можуть викликати токсичну дію, особливо при надлишку однобічному. В природі це має місце на засолених ґрунтах, в гіпсових западинах, на ґрунтах з високим вмістом важких металів (Zn, Pb, Cr, Ni, Co, Cu).

Тільки незначна кількість видів може існувати в умовах підвищеної концентрації ґрунтового розчину. Рослин цих видів здатні ізолювати надлишок іонів в компартментах цитоплазми або в клітинній стінці. У таких рослин плазмалема має більшу вибірку здатність, значно обмежує поглинання елементів ґрунтового живлення.

## **2.8 Секрети, екскрети, рекрети**

Елементи мінерального живлення більшою мірою залишаються в тій тканині, в яку вони надійшли. Для "розвантаження" протоплазми вони виділяються у вакуолі і там накопичуються в розчині або випадають в осад

(кристали оксалату Са). Аналогічні процеси можливі і в клітинній стінці при випаровуванні води. Ці речовини елімінуються тільки з відмиранням частин рослин (листопад). Протягом онтогенезу мінеральні речовини виділяються в складі секретів, екскретів та рекретів. Згідно класифікації Фрей-Вісслінга:

- секретри - продукти асиміляції, що виділяються; це розчинені вуглеводи (нектар), карбонові кислоти і амінокислоти (кореневі виділення);

- екскретри - продукти вторинного обміну або кінцеві продукти дисиміляції;

- рекретри - солі, котрі не були задіяні в обміні речовин і виділяються в тій формі, в якій були поглинуті.

З прямих продуктів виділення у зв'язку з мінеральним живленням мають значення лише рекретри. Рекреція відбувається по всій поверхні рослин. Спеціальні солевидільні залози мають рослини місць багатих на солі. Секретри й екскретри мають значення у зв'язку з біотичною інтерференцією – різноманітними зв'язками між рослинами, рослинами і тваринами в природній екосистемі.

## **2.9 Фоліарне поглинання неорганічних сполук**

Фоліарне (листкове) поглинання неорганічних речовин незрівнянне за об'ємом з кореневим. Складається з неметаболічного (пасивного) проникнення неорганічних сполук через кутикулу та метаболічного, пов'язаного з використанням енергії АТФ. Частина мінеральних речовин, захоплена листками, вимивається дощовою водою. Ефективність змивання різних елементів може бути показником їх метаболічних зв'язків. Так, РЬ присутній у змивах у значних кількостях. Це вказує на те, що даний елемент присутній на поверхні листка як пасивний осад. Навпаки, мала частка в змивах Cu, Zn, Та, Сd вказує на значне проникнення цих металів в листки. Явище фоліарного поглинання лежить в основі некореневої підкормки культурних рослин розчинами, що містять Fe, Mn, Zn, Cu та інші елементи.

## 2.10 Кругообіг нітрогену

Органічна речовина ґрунту утворюється, головним чином, із опалого листя та решток тварин. Органічні залишки разом з неорганічними сполуками створюють середовище для існування мікроорганізмів ґрунту. Ці мікроорганізми розкладають органічні сполуки, вивільняють неорганічні компоненти, котрі знов поглинаються рослинами. Таким чином, хімічні елементи здійснюють постійний кругообіг через рослинні та тваринні організми, повертаються в ґрунт і знову поглинаються рослинами. Кожний елемент має свій особливий цикл, який включає різноманітні організми та ферментативні системи.

Кругообіг нітрогену - сукупність процесів, завдяки яким азот циркулює в атмосфері через рослини і ґрунт за участі живих організмів. Хоча атмосфера на 78% складається із азоту, більшість організмів не може використати його для побудови білків та інших органічних сполук, так як атоми нітрогену в молекулі  $N_2$  зв'язані надзвичайно міцним потрійним ковалентним неполярним зв'язком. Тому нітроген в доступній формі є основним елементом мінерального живлення, що лімітує ріст сільськогосподарських культур (рис. 2.10.1).

Етапи кругообігу нітрогену.

Амоніфікація. Більша частина нітрогену надходить в ґрунт із мертвого органічного матеріалу, який містить цей елемент: білки, амінокислоти, нуклеїнові кислоти і нуклеотиди. Ці сполуки легко мінералізуються сапрофітними бактеріями та грибами, які включають нітроген у власні амінокислоти та білки, а його надлишок виділяють у вигляді іона амонію ( $NH_4^+$ ). Взагалі нітроген виділяється у вигляді аміаку ( $NH_3$ ), але аміак розчиняється у ґрунтовій воді, де з'єднується з протонами гідрогену і утворює іон амонію.

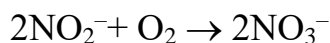
Нітрифікація. Подальше окиснення аміаку або іону амонію (нітрифікація) - процес, що йде з виділенням енергії. Таке окиснення здатні здійснювати деякі ґрунтові бактерії. Енергія, що вивільняється, використовується цими

бактеріями для відновлення карбону вуглекислоти приблизно так, як фотосинтезуючі автотрофи використовують для цього енергію світла. Такі організми називають хемосинтезуючими автотрофами. Наприклад, хемосинтезуюча нітрифікуюча бактерія *Nitrosomonas*, окислює аміак до нітритів ( $\text{NO}_2^-$ ):



Нітрити токсичні для вищих рослин, але вони рідко накопичуються в ґрунті.

Інший рід бактерій, *Nitrobacter*, окиснює нітрити до нітратів ( $\text{NO}_3^-$ ) знову з вивільненням енергії:



Більшу частину нітрогену рослини поглинають у вигляді нітратів, тому що аніон  $\text{NO}_3^-$  знаходиться в ґрунтовому розчині, на відміну від катіону  $\text{NH}_4^+$ , який адсорбується на поверхні твердої фази.

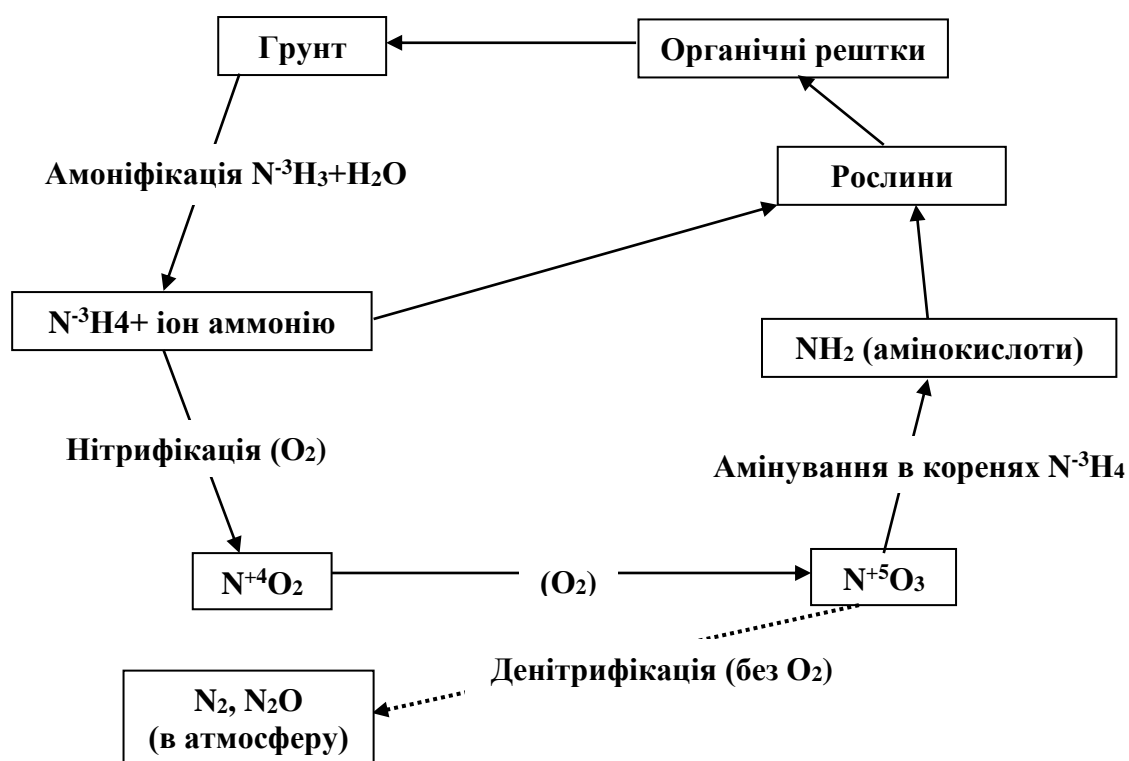


Рис. 2.10.1 Кругообіг нітрогену

Амінування. Включення поглинутого рослиною ґрунтового азоту в органічні сполуки відбувається переважно в молодих клітинах кореню. Майже весь нітроген, що піднімається по ксилемі, вже знаходиться в складі органічних речовин.

Коли нітрати потрапляють в рослинну клітину, вони знов відновлюються до іонів амонію (з витратами енергії). Отримані іони амонію переносяться на сполуки, які містять карбон, з утворенням амінокислот та інших органічних сполук, що містять нітроген (процес амінування).

В рослинах відбувається також синтез інших важливих органічних сполук, що містять азот, - це нуклеотиди, АТФ, АДФ, НАД, НАДФ, хлорофіл та інші органічні молекули з порфіриновими кільцями, а також нуклеїнові кислоти (ДНК, РНК), вітаміни.

Денітрифікація. Процес зворотний нітрифікації. В анаеробних умовах нітрати часто відновлюються чисельними денітрифікуючими бактеріями до газоподібних форм: молекулярного азоту ( $N_2$ ), та оксиду нітрогену (I) ( $N_2O$ ), які повертаються в атмосферу. Необхідна умова денітрифікації - низький вміст кисню в ґрунті.

Азотфіксація. Процес, в якому молекулярний, інертний у хімічному відношенні азот ( $N_2$ ), відновлюється до  $NH_4^+$  і стає доступним для реакції амінування, називається азотофіксацією. Для того, щоб розщепити молекулу азоту, а потім атоми нітрогену зв'язати з іншими елементами треба витратити значну кількість енергії.

В природі можливе неферментативне або ферментативне розщеплення молекули  $N_2$ . Перше відбувається під дією космічного випромінювання та під час грози. Так на Землю потрапляє близько 7 кг нітрогену на га за рік. До неферментативного також відноситься і промисловий спосіб фіксації атмосферного азоту, пов'язаний зі значними енергетичними витратами.

Перший етап азотфіксації - ферментативне розщеплення атмосферного  $N_2$  - здійснюють азотфіксуючі мікроорганізми, серед яких особливе місце займають симбіотичні бактерії. Найбільш поширеною азотфіксуючою

бактерією є *Rhizobium*, котра поселяється на коренях родини бобових - люцерни, конюшини, гороху, сої і т.д. В симбіотичній асоціації рослини надають бактеріям сполуки карбону (в основному цукри), які служать джерелом енергії для розщеплення азоту, що здійснюється ферментом нітрогеназою. В свою чергу рослини отримують від бактерій нітроген у складі сполук, придатних для синтезу білка.

Симбіоз між видами роду *Rhizobium* і рослинами родини бобових видоспецифічний: бактерії, які викликають утворення бульбочок на коренях конюшини, не утворюють їх на коренях квасолі або гороху. Бактерії і рослини впізнають один одного за допомогою рослинного білку лектину, що знаходиться на поверхні коренів. Лектин зв'язується з поліцукрами на поверхні клітин "свого" виду бактерій і не взаємодіє з поліцукрами "чужого" виду.

Окрім бобових існують інші рослини, здатні взаємодіяти з азотфіксуючими бактеріями - вільха, мирт болотяний, гриби актиноміцети та ін.

Механізм утворення симбіозу. Симбіотичні стосунки між азотфіксуючими бактеріями та бобовою рослиною починаються з прикріплення бактерій до корневих волосків, які ростуть. За допомогою ферментів бактерії руйнують клітинну оболонку кореневого волоска. Останній припиняє ріст і починає відкладати додаткову кількість матеріалу клітинної стінки в середину кореневого волоска. Внаслідок такого спрямованого вростання цього матеріалу утворюється трубчаста структура, котра називається інфекційною ниткою. Потрапивши до інфекційної нитки, бактерія рухається нею до клітин кори кореню. Бактеріальний симбіонт викликає поділ клітин в сусідніх ділянках кори.

Вихід ризобій із інфекційної нитки до вмістилищ, утворених плазматичною мембраною кореневого волоска господаря, постійний поділ бактероїдів (збільшених в розмірі бактерій), та корових клітин кореня, приводять до утворення пухлиноподібних бульбочок на корені.

Бобові ділять на декілька груп, в залежності від природи речовин, у складі яких вони отримують нітроген від бактерій. Так у віки, люпину, гороху -

це амінокислота аспарагін; у квасолі, сої, бобів - похідні сечовини, уреїди. Синтез цих сполук починається в інфікованих клітинах і закінчується в незаражених.

Молекулярний механізм азотфіксації. Біологічна фіксація нітрогену мікроорганізмами здійснюється за нормальної температури та тиску, що свідчить про високу ефективність ферменту нітрогенази. Процес відбувається в бактероїді, оточеному мембраною і локалізованому в кортикальних клітинах кореню рослини.

Нітрогеназа складається з двох білкових компонентів високомолекулярного білку, що містить молібден та залізо, і низькомолекулярного білку, який містить лише залізо. Азотофіксуючу активність має тільки комплекс обох компонентів нітрогенази.

Нітрогеназа каталізує відновлення субстрату –  $N_2$ , гідроліз АТФ і АТФ-залежне виділення  $H_2$ . Цей фермент руйнується в присутності  $O_2$ . Захисну функцію виконує білок, що містить гем – леоглобін з високою спорідненістю до кисню. Знаходиться він в мембрані бактероїду.

Фіксувати нітроген можуть також несимбіотичні бактерії родів *Azotobacter* (аероб) і *Clostridium* (анаероб), а також фотосинтезуючі ціанобактерії. Вільноживучі азотофіксатори концентруються навколо коренів деяких злаків, які виділяють органічні речовини, котрі сполучаються з джерелом енергії для "вільноживучих" бактерій. Така асоціація частково відповідає симбіотичній.

Основне джерело втрат нітрогену в агрофітоценозах - видалення рослин або їх частин у вигляді врожаю. нітроген втрачається також з результаті ерозії та легко вимивається із зони коренів водою, що рухається крізь ґрунт.

## **2.11 Кругообіг фосфору**

Фосфор - необхідний компонент нуклеїнових кислот, білків, АТФ і ряду інших життєво важливих органічних сполук. Подібно до нітрогену, він часто буває фактором, що лімітує продуктивність екосистем. Кругообіг фосфору

загалом простіший, ніж кругообіг нітрогену, оскільки включає менше проміжних стадій через відсутність газоподібних сполук цього елемента. Значна частина фосфору рано чи пізно потрапляє в океан і відкладається в осадових породах.

Первинний накопичувач фосфору - земна кора, а не атмосфера. Основна маса фосфору потрапляє в ґрунтовий розчин внаслідок довгого процесу вивітрювання порід та мінералів. Значно менше цього елемента надходить за рахунок органічних залишків рослин та тварин.

Зі всієї кількості фосфору, що знаходиться в орному шарі ґрунту, 2/3 припадає на солі ортофосфатна кислоти ( $\text{H}_3\text{PO}_4$ ), а 1/3 на органічні сполуки, що містять фосфор (гумус, фітат та інші).

Більша частина сполук фосфору слабо розчиняється в ґрунтовому розчині. Це, з одного боку, зменшує витрати фосфору за рахунок вимивання, а з іншого - обмежує можливості використання його рослинами.

У ґрунтоутворюючій породі фосфор міститься переважно у вигляді апатитів (Ca, P - сполуки). Трьохзаміщені фосфатні солі кальцію та магнію, заліза та алюмінію –  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{Mg}_3(\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{AlPO}_4$ , слаборозчинні й малодоступні для рослин. Двозаміщені і особливо однозаміщені солі Ca та Mg –  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{Mg}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ , солі одновалентних металів та вільна фосфатна кислота розчинні у воді і використовуються як основне джерело фосфору в ґрунтовому розчині. Рослини здатні засвоювати і деякі органічні форми фосфору (фосфати цукрів). Після процесу мінералізації органічних залишків і гумусу ґрунтовими мікроорганізмами фосфор зі складу цих сполук переходить до малорозчинних неорганічних солей.

Рослини впливають на ці солі і роблять фосфор більш рухливим. Це досягається, завдяки виділенням коренями в ґрунт органічних кислот, котрі хелатують двохвалентні катіони і підкислюють ризосферу, через що відбувається перехід нерозчинних сполук фосфору у розчинну рухливу форму:  
 $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \rightarrow \text{Ca}_2\text{HPO}_4 \rightarrow \text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ .

## 2.12 Коротка характеристика деяких елементів мінерального живлення

Елемент	Форма поглинання рослинами	Значення елементу (процеси, в яких бере участь)	Симптоми нестачі
<b>Макроелементи</b>			
N	Нітрат– $\text{NO}_3^-$ амоній– $\text{NH}_4^+$	Синтез білків, нуклеїнових кислот, коферментів, хлорофілу та ін. органічних речовин.	Загальне пригнічення росту. Співвідношення пагін/корінь зміщене на користь кореня. Сильний хлороз старіючих листків навіть до їхнього опадання
P	Фосфат– $\text{PO}_4^{3-}$ Ортофосфат – $\text{H}_2\text{PO}_4^-$	Синтез нуклеїнових кислот, АТФ, деяких білків, фосфоліпідів мембран	Пригнічення росту, особливо коренів. Порушення репродуктивних процесів. Бронзово-фіолетове забарвлення листків та стебел. При їх засиханні майже чорний колір.
K	$\text{K}^+$	Колоїдно-хімічна дія (сприяє набуханню колоїдів). Кофактор при фотосинтезі та гліколізі. Звичайний компонент клітинного соку	Порушення водного балансу (засихання верхівок), пожовтіння і засихання країв листя, передчасна їх загибель. Затримка розвитку бутонів та квітів
S	Сульфат $\text{SO}_4^{2-}$	Залишається у вигляді вільного іону. У формі SH– та SS–груп входить до складу білків та ін. органічних сполук, наприклад, коферменту А	Подібні до симптомів нестачі азоту. Листки дрібні, жовті пагони витягнуті. Гальмування росту стебла в товщину.
Ca	$\text{Ca}^{2+}$	Формування середньої пластинки, матриксу клітинної стінки (пектат кальцію). Регуляція набухання колоїдів (антагоністи: $\text{K}^+$ , $\text{Mg}^{2+}$ )	Порушення росту, пов'язаного з діленням клітини. Молоді листки скривлені. Ушкодження та відмирання верхівок бруньок. Корені не ростуть і гниють.

Mg	Mg <sup>2+</sup>	Регуляція набування (антагоніст – Ca <sup>2+</sup> ). Входить до складу хлорофілу. Кофактор ферментів фотосинтезу, АТФ-аза та ін.	Міжжилковий хлороз листків, вони вигинаються куполом. Ранній листопад та осипання плодів.
<b>Мікроелементи</b>			
Mn	Mn <sup>2+</sup> , Mn-хелат	Енергетичний обмін. Входить до складу декарбоксилаз, дегідрогеназ (окиснення жирних кислот, дихання, фотосинтез). Азотний обмін.	Плямистість листків, пригнічення росту. Некрози листків у їх основі, а не на кінчиках.
Cl <sub>2</sub>	Cl <sup>-</sup>	Колоїдно-хімічна дія (сильно сприяє набуванню). Активація ферментів фотосинтезу. Підтримка катіонного і осмотичного балансів	—
Fe	Fe <sup>2+</sup> , Fe(III)- хелат	Енергетичний обмін (окисно-відновні процеси) входить до складу металорганічних сполук: цитохроми (перенесення електронів при диханні і фотосинтезі), каталаза та пероксидаза (розщеплення H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> ), порфірини (синтез хлорофілу), нітрогеназа (азотфіксація) та ін.	Міжжилковий хлороз до знебарвлення молодих листків. Порушення утворення хлорофілу.
Cu	Cu <sup>2+</sup> , Cu-хелат	Енергетичний обмін. Входить до складу цитохром-оксидази (термінальне перенесення електронів в електротранспортному ланцюгу), пластоціану (перенесення електронів при фотосинтезі). Азотний обмін.	Відмирання пагонів, засихання верхівок, хлороз молодих листків, втрата ними тургору і зав'ядання. Затримка росту та цвітіння.

## Питання до семінарських занять

**Заняття 1. Тема: Характеристика ґрунту як джерела мінеральних речовин.**

1. Визначить необхідність мінерального живлення для рослин.
2. Основою родючості ґрунтів, за Лібіхом, є неорганічні речовини.

Чому тоді на поля разом з мінеральними вносять органічні добрива?

3. Чому формулювання закону «мінімуму» за Лібіхом потребує уточнення? Проілюструйте графічно.

4. Змалюйте модель розподілу ґрунту на дві фази.

5. Неорганічні речовини існують у ґрунті у вигляді іонів. Які з них більш доступні для рослин і чому?

6. Від яких чинників залежить утримання катіонів на поверхні твердої фази ґрунту, а значить, і об'єм його катіоннообмінної ємкості?

7. В чому переваги і недоліки знаходження іонів у ґрунтовому розчині або на поверхні твердої фази?

**Заняття 2. Тема: Коротка характеристика макро- та мікроелементів.**

1. Поясніть, як пов'язані між собою поглинання мінеральних речовин і переміщення води в рослині?

2. За яких умов можливе швидке надходження розчинених мінеральних речовин в корінь?

3. Чому неможливе поглинання мінеральних елементів рослиною без використання активного транспорту? З'ясуйте значення дихання у цьому процесі.

4. Поясніть, за рахунок чого рослина може зменшити частку активного транспорту мінеральних речовин до кореню?

5. Чому в корені для транспорту неорганічних сполук використовується як симпластний, так і апопластний шлях?

6. Поясніть, як ви розумієте поняття «аттрагуючий орган».

7. Чому розглядати ксилему і флоему виключно як висхідну і низхідну провідні системи відповідно, не зовсім правильно?
8. За рахунок чого, білкові молекули здатні утримувати навколо себе значну кількість молекул води?
9. Яким чином, білок може втратити гідратаційну оболонку? Назвіть наслідки цієї дегідратації?
10. В цитоплазмі практично завжди існує надлишок катіонів  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Ca^{2+}$ . Поясніть, як в таких умовах можливо збереження гідратаційної оболонки білкових міцел?
11. Поясніть, чому  $K^+$  дегідратує білки сильніше, ніж  $Na^+$ , а  $Ca^{2+}$  сильніше, ніж  $Mg^{2+}$ .
12. Чому додавання в розчин іону  $K^+$  збільшує дегідратацію одних іонів і зменшує інших?
13. Поясніть, що для клітини більш шкідливо: висока концентрація розчину однієї солі, чи така ж концентрація розчину кількох солей?

### **Задачі**

1. У вегетаційному досліді вирощували рослини в посудинах з ґрунтом. В першу ніяких добрив не вносили (контроль), в другу додали азотне добриво, в третю - фосфорне; в четверту - калійне. Інші умови були однакові і близькі до оптимальних (освітлення, водний режим). Ріст рослин в четвертій посудині не відрізнявся від контролю, в третій був трохи кращий, а у другій набагато кращим, ніж в контролі. Зробіть висновки і поясніть отримані результати.
2. В досліді встановлено, що врожай сої підвищувався приблизно однаково, як при внесенні фосфориту  $Ca_3(PO_4)_2$ , так і при внесенні фосфату  $Ca(H_2PO_4)_2$ , тоді як ячмінь підсилював свій ріст, лише при вдобренні фосфатом, а при внесенні фосфориту ріс майже так само погано, як і без фосфорних добрив. Поясніть результати дослідів.
3. Скільки суперфосфату з вмістом 8% фосфору потрібно внести на ділянку 0,06 га, щоб кількість фосфору в розрахунку на 1 га склала 14 кг?

### РОЗДІЛ 3. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН.

Ріст - це незворотне збільшення сухої ваги протоплазми клітини. Таке визначення відображає збільшення кількості синтезованого білку і той факт, що процес білкового синтезу складає основу росту.

Позитивний ріст буває тоді, коли анаболічні процеси переважають над катаболізмом, а негативний - коли катаболізм переважає над анаболізмом. До негативного росту відноситься процес проростання насіння і утворення проростка, коли кількість клітин, їх розміри, сира вага, довжина, об'єм збільшуються, а суха вага зменшується.

Часто ріст уявляють як просте збільшення розмірів. Але розміри рослинної клітини можуть збільшуватися за рахунок осмотичного поглинання води і цей процес буває оберненим а отже, не є справжнім ростом. Або наприклад, під час дроблення зиготи відбувається збільшення кількості клітин без збільшення загальних розмірів (об'єму чи ваги). Це морфогенетична подія і можливо, її потрібно вважати ростом, хоча збільшення розмірів при цьому не відбувається.

Розвиток – це якісні зміни в структурі і функціях рослинного організму при проходженні ним життєвого циклу – онтогенезу. Виникнення якісних відмінностей між клітинами, тканинами і органами отримало назву диференціації. В поняття розвиток входять також і вікові зміни. Критерієм темпів розвитку є перехід рослин до репродукції. Темпи росту і розвитку можуть бути різними, швидкий ріст може супроводжуватись повільним розвитком і навпаки, повільний ріст приводить до цвітіння - хризантеми, озимі злаки.

В рослинному організмі ріст і розвиток виступають як дві сторони одного процесу - онтогенезу і тісно пов'язані. Ріст багатоклітинного організму, що починається з однієї клітини, можна розділити на три стадії:

I. Поділ клітин, гіперплазія – це збільшення числа клітин, внаслідок мітозів.

2. Ріст клітин, гіпертрофія – це незворотне збільшення розмірів клітин в результаті поглинання води або синтезу протоплазми.

3. Диференціація клітин - їх спеціалізація по виконанню певних функцій.

Перша стадія складається з періоду між поділами клітини - інтерфази та власне поділу - мітозу. Голові риси структури клітини в інтерфазі: густа цитоплазма з добре розвинутою ЕПС, велика кількість вільних рибосом, дрібні вакуолі і мітохондрії з погано розвиненими кристами, невелике ядро, чисельні плазмодесми. В цей період інтенсивні обмінні процеси - біосинтез білків, утворення АТФ, реплікація ДНК.

Початок поділу визначається певним ядерно-цитоплазматичним співвідношенням. Коли воно менше критичного рівня, ядро вже не може керувати великою масою цитоплазми і клітина переходить до поділу. Кожне ядро дочірньої клітини отримує ту кількість хромосом, яка є в ядрі материнської клітини. Мітохондрії і пластиди розподіляються між дочірніми клітинами приблизно порівну. Між знов створеними клітинами відновлюється клітинна стінка, яка в цей період сильно гідратована і досить еластична. Після 3-5 поділів починається стадія росту клітини. Виняток - ініціальні клітини меристеми.

Стадія гіпертрофії характеризується значним збільшенням об'єму клітини - у 20-50 разів. Це збільшення незворотне, відбувається в основному за рахунок надходження води. Сисна сила клітин ( $S$ ) значно збільшується, що пояснюється зменшенням опору клітинної стінки під час росту. Еластичність клітинної оболонки підвищується під дією гормону ауксину. Швидке поглинання води викликає зменшення концентрації клітинного соку і, як наслідок, падіння осмотичного тиску. Подальше збільшення сисної сили може відбуватися лише за рахунок неосмотичного активного надходження води, що є маловірогідним.

Процеси фізіологічної диференціації з'являються вже у фазу гіпертрофії. На останній стадії відмінності між клітинами набувають зовнішніх проявів, змінюються форма і зовнішня структура клітини. Протоплазма майже вся використовується на потовщення клітинної стінки. При цьому орієнтація

фібрил целюлози в кожному новому шарі інша. Утворюється вторинна клітинна оболонка, ріст припиняється.

Системи регуляції та інтеграції у рослин. Процеси росту та розвитку призводять до ускладнення будови рослинного організму, його диференціації на велику кількість спеціалізованих клітин, тканин і органів. Така складна будова потребує досконалих систем регуляції, які б забезпечували цілісність рослинного організму.

Регуляція підтримує гомеостаз організму, тобто зберігає сталість параметрів внутрішнього середовища, а також створює умови для змін цих параметрів під час його розвитку - епігенезу. Гомеостаз забезпечується негативними зворотними зв'язками, які дозволяють при надлишковій інтенсивності процесу повернути систему до вихідного рівня. Епігенез забезпечується позитивними зворотними зв'язками, які слугують, навпаки, для самопідсилення процесу. Регуляція процесу має місце там і тоді, де і коли змінюється його швидкість і напрямок.

Очевидно в ході еволюції спочатку виникли внутрішньоклітинні системи регуляції. До них відносяться ферментативна, генна та мембранна. В основі всіх форм внутрішньоклітинної регуляції лежить рецепторно-конформаційний принцип. Білкова молекула пізнає специфічний для неї фактор, взаємодіє з ним і змінює свою просторову конфігурацію. Це впливає на функціональну активність білка, незалежно від того, які завдання він виконує у клітині.

З появою багатоклітинних організмів з'являються міжклітинні системи регуляції: трофічна, гормональна та електрофізіологічна. На рівні організму діють організменні системи регуляції: осциляції, полярності та каналізовані зв'язки.

### **3.1 Внутрішньоклітинні системи регуляції**

Ферментативна регуляція. Існують ферменти лише з одним ізотеричним, каталітичним центром, їх активність та напрямок роботи визначається:

- 1) кількістю субстрату;

2) наявністю коферментів, кофакторів та активаторів чи інгібіторів, що діють на рівні каталітичного центру;

3) конкуренцією з іншими ферментами за субстрати та коферменти.

Також деякі ферменти, окрім каталітичних центрів, мають також регуляторні, алостеричні центри, в яких здійснюється алостерична регуляція.

Відбувається це наступним чином. В результаті приєднання позитивно діючого ефектора-активатора або негативно діючого ефектора-інгібітора до алостеричного центру, відбувається зміна конформації ферменту. Це в свою чергу приводить до зміни конфігурації активного центру а отже, до зміни його функціональної активності. В якості ефекторів можуть виступати деякі метаболіти, гормони або навіть сам субстрат, продукти прямої реакції тощо (рис. 3.1.1).

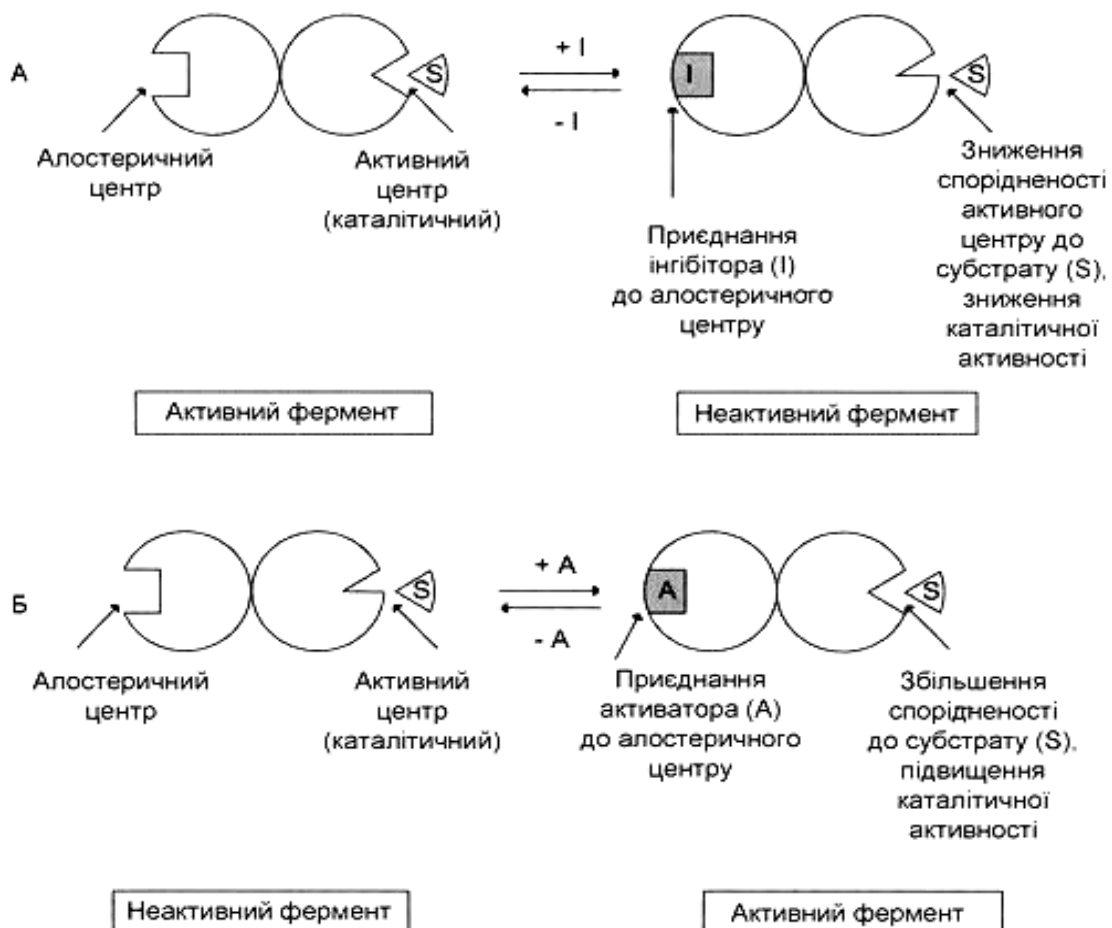


Рис. 3.1.1 Механізм ферментативної регуляції за участі алостеричних ферментів

Активність і властивості ферменту також можуть бути змінені при зв'язуванні з мембранами або вивільнені з мембран. Інактивація ферментів може бути викликана також їх компартименталізацією або приєднанням специфічних інгібіторів білкової природи.

Активувати фермент можна розривом деяких ковалентних зв'язків, відновленням дисульфідних груп, фосфорилуванням або асоціацією неактивних субодиниць.

Генна регуляція. Генетикою встановлено, що всі клітини організму мають один і той же набір генів. Але клітини багатоклітинного організму дуже різноманітні за структурою і функціями. Таке різноманіття визначається діяльністю різних білків в різних клітинах. Отже, повинен бути механізм, що регулює транскрипцію різних генів і, значить, різних білків в залежності від обставин та конкретних потреб клітини.

Дані про механізми, що регулюють активність генів у клітині, були вперше отримані при вивченні регуляції синтезу ферментів у бактерії *Escherichia coli*. В нормі ця бактерія з дисахаридом лактозою не контактує і тому не синтезує ферментів, необхідних для метаболізму цукру. Якщо додавати лактозу в середовище, в бактерії у великій кількості синтезуються необхідні ферменти. Таким чином, можна зробити висновок про те, що лактоза індукуює синтез певних білків.

У 1961 р. Франсуа Жакоб і Жак Моно розробили модель, що пояснює регуляцію біосинтезу ферментів в бактеріальній клітині (рис. 3.1.2).

На їх думку, в ДНК прокариот існує оперон - група структурних генів, розташованих вздовж одного фрагменту ДНК. Він є одиницею транскрипції і трансляції.

У випадку з *Escherichia coli* оперон складається з трьох генів, на основі інформації в яких, синтезуються три ферменти, що беруть участь у метаболізмі лактози. Наслідком їх діяльності є зменшення кількості лактози в середовищі. Лактоза, в свою чергу, здатна зв'язуватись з білком-репресором, що має високий рівень просторової спорідненості до ДНК, змінюючи при цьому його

конформацію. За нестачі лактози білок-репресор має таку просторову конфігурацію, яка дозволяє йому контактувати з ДНК перед опероном, на шляху РНК-полімерази. В цьому випадку транскрипція оперона не відбувається, м-РНК не створюється і відповідні білки-ферменти не синтезуються, вони не впливають негативно на метаболізм лактози і концентрація цього цукру в середовищі збільшується. Лактоза зв'язується з білком-репресором, змінюючи його конформацію. Білок-репресор втрачає спорідненість до ДНК, відкриває дорогу РНК-полімеразі, яка транскрибує оперон. Створюється відповідна м-РНК, на її основі транлюються ферменти, необхідні для метаболізму лактози, її кількість в середовищі знову падає і все починається спочатку.

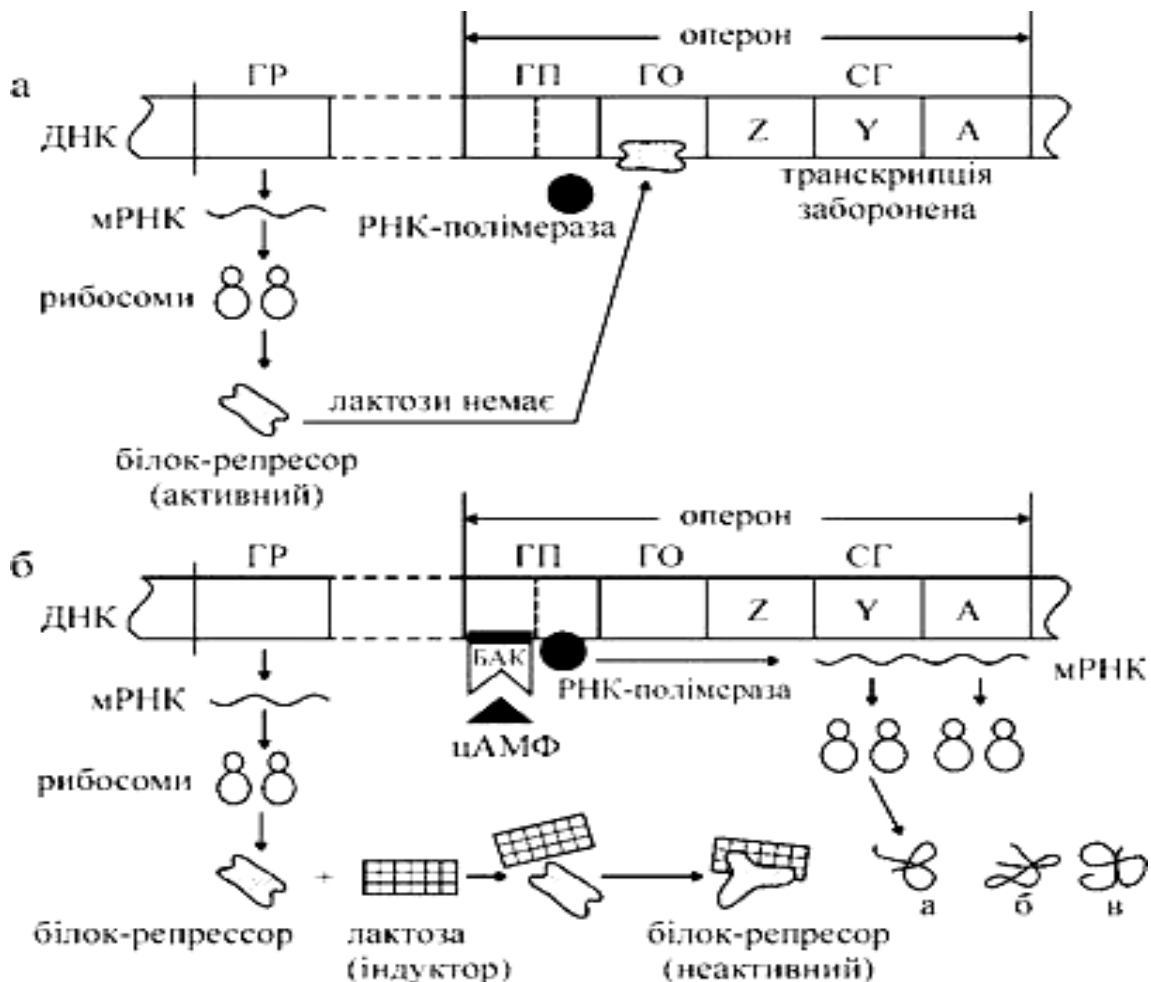


Рис. 3.1.2 Механізм генної регуляції біосинтезу ферментів в бактеріальній клітині (модель Жакобо-Моно): а) без індуктора (лактози); б) з індуктором (лактозой)

У еукаріот не виявлено оперонів, що кодують синтез функціонально зв'язаних білків. Такі структурні гени знаходяться в різних ділянках ДНК або навіть в різних хромосомах. Тандемна організація структурних генів у еукаріот характерна лише для ділянок ДНК, що кодують р-РНК, т-РНК та гістони.

Мембранна регуляція процесів росту і розвитку в клітині здійснюється завдяки:

- зрушенням в мембранному транспорті;
- зв'язуванню або вивільненню ферментів і регуляторних білків;
- зміні активності мембранних білків.

Всі розглянуті раніше функції мембран одночасно є і різними сторонами механізму регуляції внутрішньоклітинного обміну речовин.

Найбільш тонка і швидка регуляція функціональної активності мембран забезпечується чутливими хемо-, фото-, механорецепторами білкової природи, які змінюють свою конформацію при взаємодії із специфічними факторами зовнішнього і внутрішнього середовища.

Конформаційні переходи в рецепторних субодиницях викликають зміни стану зв'язаних з ними ферментів, насосів, каналів пасивного транспорту та інших структурних компонентів мембран. Ці зміни, в свою чергу, мають значний вплив на напрямок та інтенсивність внутрішньоклітинного обміну речовин. Такий вплив середовища реалізується контактним і дистанційним способом.

Контактна регуляція активності ферментів здійснюється через їх зв'язування та вивільнення мембранами, наприклад в мембранах АГ та ЕПР, де іде добудова і модифікація синтезованих молекул білків.

Дистанційна мембранна регуляція активності ферментів здійснюється, за рахунок доставки субстратів і коферментів, видалення продуктів реакції шляхом іонних та кислотно-лужних зрушень в компартментах, фосфорилування ферментів та іншими способами.

### 3.2 Міжклітинні системи регуляції

Дані регуляторні механізми з'являються вже у вільноживучих одноклітинних організмів (статевий процес, взаємодія при злипанні). Поява і ускладнення багатоклітинних організмів, пов'язані із вдосконаленням міжклітинних та міжтканинних систем регуляції. Ці системи є основою єдності багатоклітинного, великого за розміром організму.

Трофічна регуляція. Найдавніший засіб зв'язку між клітинами - це взаємодія за допомогою елементів живлення. Гетеротрофні органи отримують ассимиляти, що утворюються в листках під час фотосинтезу. В свою чергу, наземні органи потребують мінеральні речовини і воду, що поглинають корені із ґрунту. Частина органічних сполук, не використаних коренем, рухається у зворотному напрямку, вгору. Виходячи з вищесказаного, зрушення вмісту різних елементів живлення мають певний вплив на обмін речовин, фізіологічні та морфологічні процеси в рослині. При загальному голодуванні підсилюється конкуренція різних органів за продукти живлення і це приводить до морфогенетичних змін.

Трофічна регуляція має більше кількісний, ніж якісний характер. При обмеженому живленні рослини розвиток все одно продовжується, але формуються органи меншого розміру і скорочується кількість листків, плодів та насіння. При цьому розміри, хімічний склад та інші характеристики насіння мало відрізняються від норми, що вказує на існування не тільки трофічних, а й інших регуляторних систем.

Електрофізіологічна регуляція. Рослинні організми, на відміну від тварин, не мають диференційованої нервової системи. Але електрофізіологічні взаємодії клітин відіграють значну роль в координації активності цілої рослини і в процесах морфогенезу.

Вважається, що під дією зовнішніх або власних електротонічних полів рослини в мембранах відбувається латеральний або навколосмембранний електрофорез заряджених ліпопротеїнових комплексів. Таким чином, наслідком

будь-яких змін мікроструктури електричних полів в тканинах буде перерозподіл заряджених білкових комплексів в мембранах, в результаті чого, фіксується новий фізіологічний стан клітин.

Встановлено, що клітинна стінка має потенціал від -20 до -60 мВ, плазмолема - від 90 до -180 мВ і тонопласт - від +10 до +30 мВ. Через відносно невеликі значення та протилежні заряди потенціалів клітинної стінки і тонопласту, сумарний мембранний потенціал (МП) визначається плазмолемою.

Абсолютні значення МП пов'язують з калієвим потенціалом: різниця між концентрацією  $K^+$  в клітині та за її межами приблизно відповідає значенням МП. Але дуже часто МП буває більше калієвого потенціалу, що говорить про існування в біологічних мембранах активних іонних насосів (натрій-калієвого та ін.). Зміни МП в кожний момент часу залежать від співвідношення активності роботи іонних насосів і пасивного транспорту іонів через іонні канали за концентраційним та електричним градієнтами. В свою чергу, як іонні насоси, основу котрих складають транспортні АТФ-ази, так і пасивний транспорт іонів через іонні канали, залежать від значень МП, рН і специфічних активаторів та інгібіторів, в тому числі, гормонів. Зміни МП взаємозв'язаних груп клітин є основою для інших електрофізіологічних явищ в рослині.

Зрушення в іонних потоках груп клітин, викликані зовнішніми і внутрішніми факторами, приводять до виникнення або зміни різниці потенціалів між тканинами та іншими частинами рослинного організму – тканевого потенціалу (ТП). Значення цього потенціалу між різними тканинами і органами рослин дорівнюють близько 100-150 мВ. Наземна частина рослини електропозитивна по відношенню до кореня, такі ж електричні відношення між центром стебла та зовнішньою його поверхнею, між цими ділянками виникає струм порядку 0,1-0,4 мкА.

Прояв життєдіяльності клітин і тканин, як правило супроводжується змінами електропотенціалів. Електропозитивними ділянками є меристеми, місця синтезу ауксину, яскраво освітлені ділянки і т.і. Локальні різниці потенціалів, котрі виникають між клітинами, створюють мікрополя і кругові

токи, що розповсюджуються по плазмодесмам. Таким чином, зміни МП в одному тканинному локусі створюють міжклітинні різниці потенціалів, які впливають на внутрішньоклітинні процеси. Це стосується і змін МП, накладених ззовні.

У збуджених клітин місцеве зниження МП до критичного рівня приводить до подальшого швидкого падіння МП (деполяризація), після чого МП повертається до вихідного значення (реполяризація). Так виникає потенціал дії (ПД), який розповсюджується по збудженим клітинам. ПД у рослин і тварин має багато спільного, але у рослин він розповсюджується значно повільніше. Його швидкість у венериної мухоловки 20 см/с, у більшості рослин 0,08-0,5 см/с.

Гормональна регуляція. Трофічні фактори потрібні рослині у великій кількості, тому що слугують для живлення і побудови клітинних структур. Існує інша велика група сполук, концентрація яких у рослині низька, але які мають велике значення для росту і розвитку. Це фітогормони - сполуки, за допомогою яких здійснюється взаємодія клітин, тканин і органів, котрі необхідні для пуску і регуляції фізіологічних програм в малих кількостях.

Основні загальні характеристики фітогормонів:

1. Фітогормони – речовини небілкової природи. Це пов'язано з необхідністю переміщення через товсту поліцукрову клітинну оболонку та з відсутністю рухливого внутрішнього гуморального середовища, яке є у тварин.

2. Фітогормони проявляють свою дію у дуже низьких концентраціях.

3. Фітогормони синтезуються в одних клітинах і тканинах, а діють в інших. Це дозволяє використовувати їх для організації взаємодії різних частин рослинного організму.

4. Механізм дії фітогормонів полягає в тому, що вони в якості ефекторів, взаємодіють з регуляторними субодиницями в мембранах та з регуляторними білками генного апарату.

5. Дія фітогормонів полівалентна, всі вони мають вплив на ріст і ділення клітин, на процеси старіння та адаптації, на транспорт речовин, синтез

нуклеїнових кислот і білків, дихання і інші процеси, але кожна група гормонів має також і свою специфічну дію.

6. Для регуляції різних фізіологічних та морфогенетичних процесів використовуються одні і ті ж фітогормони, але в різних комбінаціях та співвідношеннях.

### 3.3 Фітогормони

Ауксини. Ще у 19 сторіччі Дарвін висловив думку про наявність у верхівці проростків речовини, котра сприймає дію світла і передає дещо нижче, в зону, яка вигинається у бік джерела світла. У 1935 р. ця речовина була ідентифікована з використанням сечі людей, які жили вегетаріанською їжею. Було передбачено, що ця речовина не утилізується людським організмом. Це був ауксин - індоліл-3-оцтова кислота (ІОК) (рис. 3.3.1).

ІОК та її похідні знайдені в усіх органах рослин. Найбільше її у бруньках та листках, в активному камбії, пилку, насінні, що формується. Синтез ауксину найбільш активний у верхівці головного пагону. Кількість ауксину сягає інгібуючих концентрацій у насінні в стані глибокого спокою. Попередники ІОК – амінокислота триптофан або триптамін.

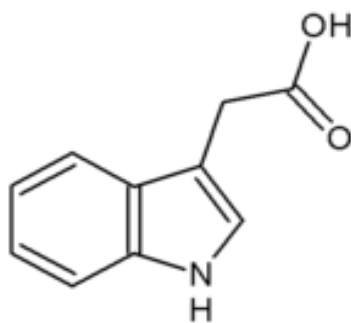


Рис. 3.3.1 Структурна формула ауксину

Окрім вільної ІОК, існують її зв'язані форми: глікозиди, комплекси з амінокислотами та білками. Ці сполуки неактивні. Вони слугують для:

- детоксикації надлишку ауксину;
- його запасання;
- захисту при транспортуванні.

Транспорт ІОК в рослині полярний – від верхівки до кореню. В апікальну частину клітини ІОК надходить пасивно разом з іонами  $H^+$ , а на базальному кінці відбувається активна секреція через клітинну мембрану. Серед другорядних шляхів транспорту – рух по флоемі разом з асимілятами та по ксилемі з транспіраційним током.

#### Біологічна дія ауксину:

1. Ауксин обумовлює явище апікального домінування в цілому організмі - гальмуючу дію апікальної бруньки на ріст пазушних бруньок та стимулюючу дію на розвиток бічних коренів.

2. Індукує поділ клітин шляхом ініціації реплікації ДНК у присутності іншого фітогормону - цитокініну, приклад - діяльність камбію, розростання тканин зав'язі при утворенні плода і т. і.

3. Викликає формування бічних коренів через активацію ділення клітин перициклу.

4. Індукує диференціацію ксилемних клітин і утворення провідних пучків.

5. Тканини, збагачені ауксином, мають атрагуючу дію - здатні притягувати поживні речовини.

6. ІОК також забезпечує ростові рухи - тропізми і настії.

Механізм дії ауксину. Згідно існуючих уявлень, ауксин взаємодіє з рецептором в плазмалемі, активізується діяльність  $H^+$ -помпи, внаслідок чого, матрикс клітинної стінки закиснюється (рис. 3.3.2).

Це приводить до підсилення активності гідролаз, які руйнують зв'язки між мікрофібрилами целюлози. Клітинна стінка стає більш еластичною. Кальцій клітинних стінок, витіснений іонами  $H^+$ , надходить в цитоплазму за електрохімічним градієнтом і сприяє там секреції через плазмалему пухирців АГ, які містять поліцукри, необхідні для подальшого росту клітинних стінок. Одночасно ІОК реагує з іншим білком-рецептором, здатним рухатися до ядра. Там активізується синтез всіх форм РНК, що в свою чергу приводить до формування нових полірибосом та синтезу білків в цитоплазмі.

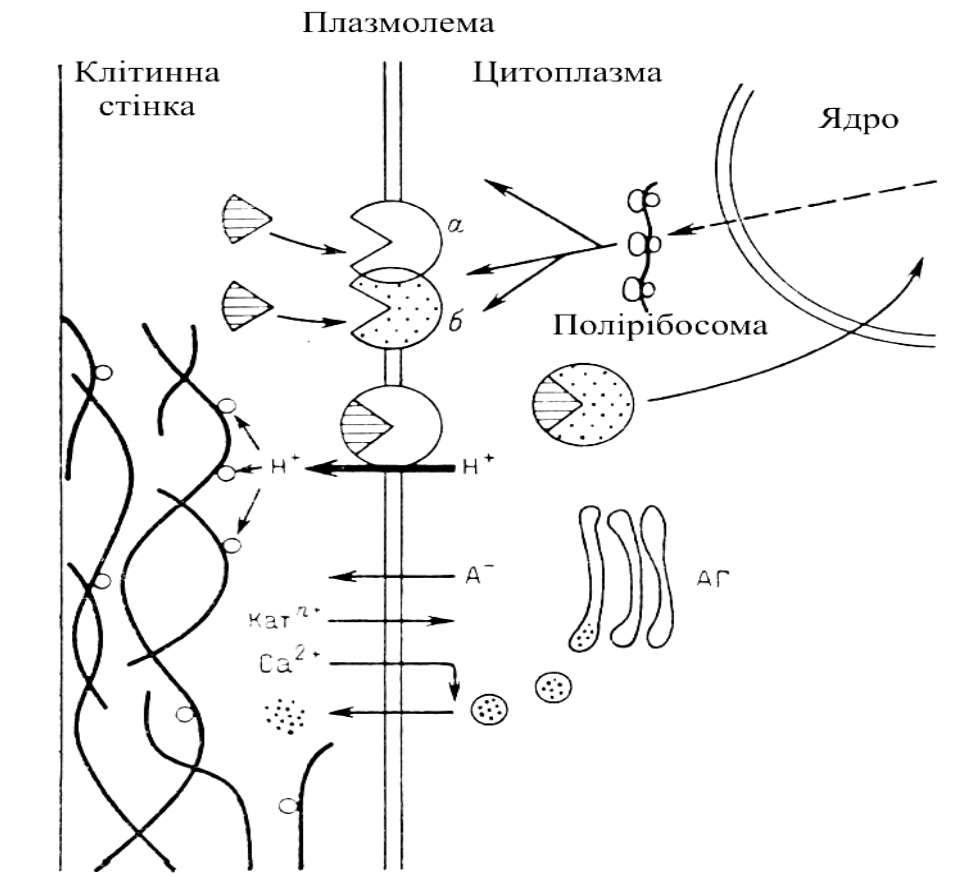


Рис. 3.3.2 Механізм дії ауксину

Цитокініни. Таку назву отримала група речовин, необхідних для індукції поділу рослинних клітин. Перший природний цитокінін - зеатин був отриманий із незрілих зернівок кукурудзи (3.3.3).

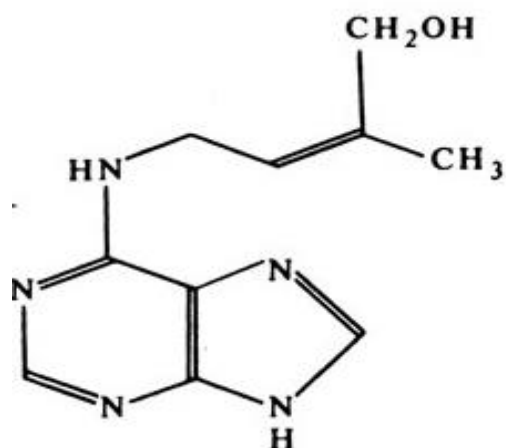


Рис. 3.3.3 Структурна формула зеатину – природного цитокініну

Головне місце синтезу цитокінінів - апікальні меристеми коренів. Основою зеатину є аденін та ізопентен, що приєднується до азоту аденіну.

Зв'язані форми: зеатин-рибозид, зеатин-риботид і зеатин-глюкозид, мають набагато нижчу біологічну активність і виступають як запасні, транспортні та регулюючі цитокінетичну активність форми.

Цитокініни переміщуються акропетально по судинах ксилеми разом з іншими сполуками. Основні "кінцеві зупинки" цитокінінів - це ділянки пагону, здатні до росту, бруньки, що розвиваються, насіння, плоди, молоді листки і міжвузля.

Типовий ефект дії цитокінінів - індукція поділу клітин. Він залежить від концентрації фітогормонів і тривалості дії. Індукція поділу можлива лише у присутності ауксину.

У дводольних рослин цитокініни стимулюють ріст розтягом, не впливаючи на поділ. Зрушення співвідношення концентрацій ауксин/цитокінін у бік останнього, сприяє утворенню стеблевих бруньок, а в бік ауксину - утворенню коренів.

Цитокініни необхідні для утворення органів не лише багато-, а й одноклітинних рослинних організмів (диференціація шляпки та ніжки у одноклітинної зеленої водорості – ацетобулярії).

Дана група фітогормонів у присутності гіберелінів впливає на закладку і розвиток генеративних органів. Цитокініни відіграють важливу роль у формуванні жіночої статі квітки (конопля, шпінат, огірки, кукурудза).

Ще одна властивість цих фітогормонів - здатність переривати спокій сплячих бруньок дерев'янистих рослин, бульб, насіння. Антогоністом цитокінінів в цьому процесі виступає абсцизинова кислота.

Механізм дії цитокінінів до кінця не з'ясовано. Є дані, що в нуклеоплазмі ядер знайдені білки-рецептори, в комплексі з якими цитокініни підвищують РНК-синтезуючу активність хромосом з утворенням всіх видів РНК (рис. 3.3.4).

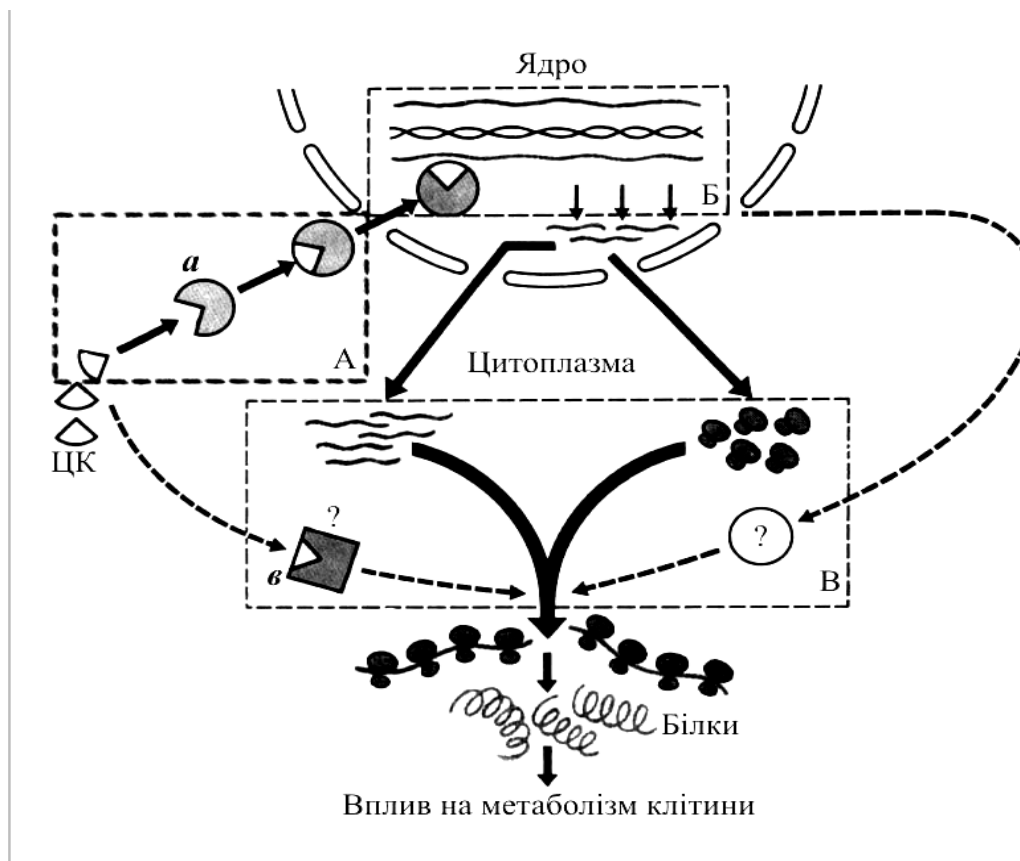


Рис. 3.3.4 Гіпотетична схема дії цитокініну

Під впливом цитокінінів підвищується функціональна активність самих рибосом. Цей вплив зберігається і після видалення рибосом із тканини. Було зроблено висновок, що рибосоми активуються шляхом зміни їх структури. Цитокініни здатні також специфічно зв'язуватися з рибосомами, що має значення для регуляції білкового синтезу.

Гібереліни. В 1955 р. було розшифровано структуру речовини, що викликала сильне подовження стебел рису. Нею виявився дитерпеноїд - гіберелова кислота (ГА) (рис. 3.3.5). Надалі було відкрито більш 60 різних гіберелінів.

Вільні ГА представлені 19 або 20-вуглецевими моно-, ди- або трикарбоновими кислотами. Зв'язані форми - глюкозиди, глюкозилефіри та інші сполуки. Ці форми розглядаються як запасні або транспортні.

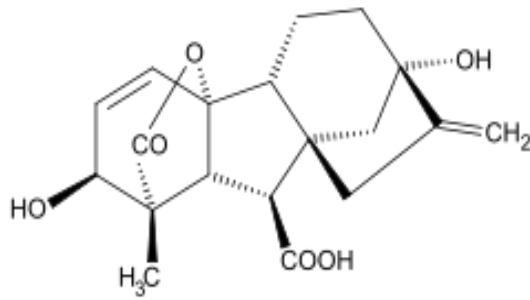


Рис. 3.3.5 Структурна формула гібереліну

Місце синтезу ГА - молоді листки, кінчик кореню, насіння, що формується. Попередник - мевалонова кислота. Гібереліни дуже стійкі, засоби їх руйнування в клітині невідомі. Транспорт відбувається пасивно, з током асимілятів або води і солі. Протягом доби вміст ГА сягає максимуму вдень та мінімуму вночі. Біологічна дія ГА проявляється в подовженні стебла. Вона стимулює як поділ клітин, так і їх розтяг. Цей фітогормон активує як верхівкові меристеми, так і камбій.

ГА індукують ріст квітконоса довгоденних рослин розеткових форм, але при цьому закладання квітів не відбувається. Рослини короткого дня та довгоденні з листяним стеблом не реагують на екзогенний ГА.

У деяких видів рослин гібереліни сприяють закладанню чоловічих квітів. Сплячі бруньки і насіння багатьох видів прокидаються лише після дії низьких температур. Цей фактор може бути замінений обробкою гібереліном.

Тканини та органи, що містять ГА, мають атрагуючі властивості, і тому обробка ГА гальмує старіння.

В рослині існує позитивна кореляція між вмістом гіберелінів та інтенсивністю росту. Це стосується також росту плодів. При місцевому нанесенні ГА на поверхню соковитих плодів, спостерігається нерівномірне розростання тканин в цьому місці. Гібереліни активують проростання насіння багатьох видів.

Механізм дії гіберелінів. Існує точка зору, що ГА не має власної дії на метаболізм клітин, а лише специфічно активує ауксиновий обмін. Вона

базується на дослідах, де гіберелін стимулював ріст розтягом осьового органу (міжвузля) лише у випадку, якщо цей орган знаходився у складі цілої рослини. На відрізки органу ГА діяв дуже слабо, але ріст відрізків різко збільшувався у присутності ауксину. Обробка рослин ГА сприяє збільшенню в тканинах вмісту ауксину.

Для пояснення результатів дослідів було висунуто наступні тези:

1. Можливо ГА підсилює синтез ІОК.
2. ГА має ауксинзберігаючу дію за рахунок підвищення вмісту фенольних інгібіторів оксидази ІОК.
3. Встановлено, що гіберелін сприяє транспорту ІОК, яка швидше рухається в містя, оброблені гібереліном.
4. Вміст ауксину може збільшитися через вивільнення ІОК із зв'язаних форм шляхом гідролізу. ГА специфічно підвищує в тканинах активність гідролаз.

В той же час в багатьох дослідах показана незалежна дія ГА та ауксину на ріст відрізків. Складається враження, що ГА впливає на ранні етапи онтогенезу клітини, під час яких активізується і синтез ауксину.

На клітинному рівні ГА, скоріш за все, як і у випадку з ауксином, діє на ядерний апарат у складі комплексу ГА-рецептор, внаслідок чого, зростає матрична активність хроматину та РНК-полімерази.

Абсцизини. У перекладі з англійської абсцизини - відокремлення, відпадання. Абсцизинова кислота(АБК) – похідна від терпенів (рис. 3.3.6).

Найбільше її міститься у старих листках зрілих плодах, бруньках та насінні, що знаходиться у стані спокою. АБК синтезується в листках та кореневому чохлаку із мевалонової кислоти або каротиноїдів. Зв'язана форма - ефір АБК та глюкози.

Переміщується в рослині базипетально та акропетально у складі флоемного або ксилемного соку. У більшості випадків АБК гальмує ріст рослин. Може виступати антагоністом ІОК, цитокініну і гібберелінів. АБК -

сильний інгібітор проростання насіння та росту бруньок. Вона накопичується в цих органах під час їх переходу в стан спокою.

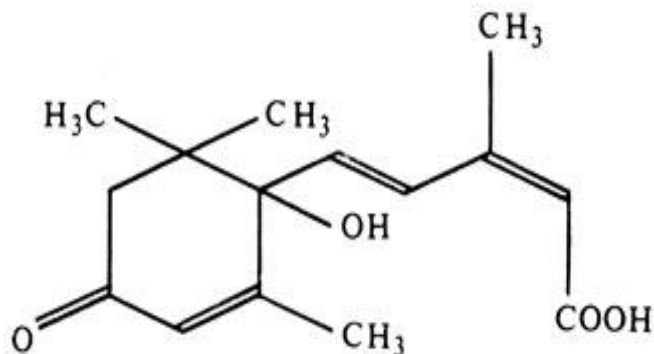


Рис. 3.3.6 Структурна формула абсцизину

Збільшення вмісту АБК в тканинах приводить до формування відокремлюючого шару у черешках і плодоніжках та опаданню листків і плодів. Цей процес тісно пов'язаний зі старінням листків та дозріванням плодів.

Ще одна важлива фізіологічна дія АБК - її участь у механізмах стресу. Абсцизинова кислота швидко накопичується в тканинах при дії несприятливих факторів середовища, особливо водного дефіциту, викликаючи швидке закриття продохів, що знижує транспірацію.

Механізм дії абсцизину. Встановлено, що абсцизинова кислота може інгибувати синтез ДНК, РНК та білків, а також прискорювати розпад нуклеїнових кислот, білків, хлорофілу.

Етилен. Має сильну морфогенетичну дію в низьких концентраціях. Ця дія полягає у інгибуванні подовження паростків, гальмуванні росту листків у дводольних та затримці мітозу. Подовження стебла гальмується зміною напрямку росту клітин з повздовжнього на поперечний, що сприяє потовщенню стебла.

Гормон етилен гальмує полярний транспорт ауксину і сприяє утворенню його кон'югатів. Скоріш за все, з цим пов'язана здатність етилену підсилювати процеси старіння, опадання листків і плодів, інгибувати апікальне домінування. Етилен прискорює дозрівання плодів. Синтез етилену різко збільшується при стресі і ушкодженні тканин.

Механізм дії етилену маловивчений. Можливо етилен впливає на стан цитоскелета, взаємозв'язок мембран, мікротрубочок і мікрофіламентів.

Найбільша швидкість синтезу етилену спостерігається в старіючих листах і в дозріваючих плодах. Виділення етилену рослинами гальмується нестачею кисню і може регулюватися світлом. Попередник гормону – 1-аміноциклопропан-1-карбонова к-та (АЦК), яка також є його транспортною формою, що рухається рослиною з транспіраційним током.

Концентрація етилену в тканинах контролюється швидкістю його синтезу. Газ вільно дифундує по міжклітинному простору в оточуюче середовище.

### **3.4 Організменні системи регуляції**

Взаємозв'язок фізіологічних процесів передбачає існування механізмів, що забезпечують єдність рослинного організму. Кожна клітина, тканина чи орган мають деяку частку самостійності, але у складі організму всі його частини підпорядковані цілому. Отже, повинен існувати організменний рівень регуляції. Центрами управління в даному випадку виступають так звані домінуючі центри.

Домінуючі центри. До проблеми централізації управління має відношення явище апікального домінування. Воно полягає в тому, що верхівка пагону гальмує ріст пазушних бруньок, домінує над ними. Накопичуються дані про те, що під контролем верхівки пагону знаходяться й інші процеси: швидкість росту розтягом, величина кута між головною і бічними вісями пагону, утворення провідних пучків і коренів, транспорт речовин і т.і. Кінчик кореню також регулює ріст і тропізми, гальмує утворення бічних коренів, активує розвиток пагону і виконує інші координуючі функції.

Верхівки пагону і кореню здійснюють в рослині функцію центрального управління за допомогою гормональних, трофічних та електрофізіологічних регуляторних механізмів (рис. 3.4.1).

В ході розвитку рослини центри управління можуть змінюватися. На початку вегетації це верхівки пагонів і коренів, потім це можуть бути квіти і плоди або підземні запасуючі органи. Всі вони стають так званими аттрагуючими центрами – ділянками рослин, здатними переважно притягувати до себе поживні речовини. Необхідні сполуки спрямовуються до цих ділянок настільки інтенсивно, що відбувається часткове спустошення інших органів.



Рис. 3.4.1 Основні функції домінуючих центрів (верхівки пагона і кінчика кореня) у рослин

Виходячи з вищесказаного, верхівки пагону і кореню можна назвати домінуючими центрами – ділянками, які визначають морфогенез і координують функціональну активність цілої рослини.

Домінуючим центрам характерні наступні риси:

- Висока меристематична, ткане- та органоутворююча активність;
- Синтез і виділення певних фітогормонів;
- Здатність сприймати сигнали із зовнішнього та внутрішнього середовища і, у відповідності з ними, змінювати інтенсивність та напрямок своєї формотворної та гормональної активності;
- Виконання функції управління, індукції та координації впливу на процеси морфогенезу і функціональну активність в інших тканинах і органах. Цей вплив вони здійснюють за допомогою фізіологічних градієнтів – полярностей, каналізованих зв'язків і осциляцій.

Полярність. В рослині завжди можна виділити головну вісь від кореню до стебла, а також вісі другого, третього і т.д. порядку, представлені листками, бічними гілками і коренями. Площина, проведена через кореневу шийку перпендикулярно головній вісі, ділить рослину на пагін і корінь, інша площина відділяє листову пластинку від черешка. В обох випадках спостерігається чітко виражена асиметричність тіла рослини. І таких площин існує багато. Асиметрія вказує на наявність якісно різних полюсів у частин рослини, тобто на їх полярність. Таких полярностей існує кілька: повздовжня, поперечна, спіральна, дорзовентральна, радіальна і деякі інші.

Суть полярності полягає у існуванні вздовж вісі рослини фізіолого-біохімічних градієнтів, які організують обмін речовин. Полярність виражається в градуальному збільшенні або зменшенні вздовж певної вісі осмотичного тиску, величини рН, концентрації різних речовин, активності ферментів, інтенсивності дихання, концентрації фітогормонів та інших показників. В рослинному організмі в процесі його розвитку відбувається постійна зміна градієнтів. Так, наприклад, електричні полюси і поля, що виникають в різних

ділянках, індукують появу хімічних градієнтів, котрі трансформуються у фізіологічні і, нарешті, в анатоμο-морфологічні поля і градієнти.

Каналізовані зв'язки. Принцип полярності придатний лише для невеликих об'єктів. Для великих відстаней необхідно було б створювати велике напруження на полюсах для реалізації принципу полярності. Це невигідно з енергетичної точки зору, а в ряді випадків просто неможливо або навіть шкідливо для рослини. Окрім цього, створені повздовжні осьові градієнти гормонів доставляють цей гормон в усі точки поля, в тому числі і в ті ділянки, де він зовсім непотрібний. Тому при збільшенні розмірів і ускладненні тіла рослини в процесі онтогенезу все більшого значення набувають спеціалізовані канали зв'язку, якими транспорт трофічних факторів та фітогормонів відбувається набагато швидше без створення значних градієнтів на полюсах. Цими каналами зв'язку у судинних рослин є провідні пучки.

Це ж стосується і електричної сигналізації у рослин. У них відсутня диференційована нервова система. У рослин для проведення потенціалу дії (ПД) у складі провідних пучків спеціалізуються паренхимні клітини флоєми та ксилеми. Ці клітини утворюють чисельні ряди вздовж повздовжньої вісі провідного пучка.

Осциляції. Особливістю рослинного організму є його метамерність, тобто послідовне повторення подібних ділянок, наприклад, міжвузль з вузлами, листками і пазушними бруньками. Очевидно закладка нових вузлів та міжвузлів пов'язана з певним ритмом фізіологічного стану клітин верхівкової меристеми, з якої вони утворюються. Таким чином, в апексі пагону часовий фізіологічний ритм перетворюється в просторовий. Тому наявність ритмічних хвильоподібних процесів у рослин можна спостерігати в будові самого його тіла. На існування ритмів вказує пошарова структура крохмальних зерен, клітинних стінок і річних кілець, складна конфігурація листків, плодів і т.і.

Отже, в рослинному організмі існують ритмічні коливання або осциляції - процеси, що повторюються. Осциляції (біоритми) - розділяють за ступенем їх залежності від зовнішніх умов, а також за тривалістю. Екзогенні ритми прямо

залежать від зміни умов середовища, наприклад, зниження температури або вологості. Ендогенні ритми відбуваються при постійних зовнішніх умовах і зміни факторів середовища вносять лише корективи в характер коливань.

Тривалість періодів коливань може бути різною. Періоди в 1-5 хвилин характерні для багатьох процесів: ритмічні коливання гліколізу, окисної активності пероксидази, об'єму мітохондрій, рухів замикаючих продихових клітин, коливань біопотенціалів і т.і. Ці коливання можна віднести до категорії метаболічних і фізіологічних осциляцій. Більш тривалими - 1-12 годин - є так звані епігінічні осциляції, пов'язані з роботою генетичного апарату. Нарешті виділяють групу "екологічних" або адаптивних ритмів, які співпадають по тривалості з відповідними геофізичними циклами: добовими, приливно-відливними, місячними, сезонними, річними і т.і.

Встановлено, що значна кількість процесів, наприклад фотосинтез, утворення ауксину, швидкість клітинного поділу і багато інших, мають добові ритми, що зберігаються навіть при постійних умовах середовища. Ці регулярні, приблизно добові цикли називають циркадіанними. Вони вважаються ендогенними, тобто такими, що регулюються внутрішніми факторами і мало залежать від зовнішніх умов. Цей ритм виникає в самих рослинах і не встановлюється заново для кожного циклу. Його тривалість звичайно коливається від 21 до 27 годин, тому зовнішнє середовище діє як синхронізуючий агент, відповідає за те, щоб добовий (циркадіанний) внутрішній ритм організмів встигав за добовим 24-годинним циклом світла і темноти.

Якщо період циркадіанного ритму буде більше або менше доби, ритм життя рослини швидко перестане співпадати з циклом зміни дня і ночі. Наприклад, якби у відповідності з таким ритмом відбувалося б цвітіння, воно відбувалося б кожен день в різний час, включаючи і темний період. Це не сприяло б ефективному запиленню та заплідненню. Тому рослина синхронізується з ритмом 24-годинної доби.

Таким чином, циркадіанні ритми організмів виникають і існують незалежно від факторів зовнішнього середовища і лише враховують їх, щоб адаптуватися до їх добових змін.

Циркадіанні ритми також не прискорюються із підвищенням температури. Таким чином, вони повинні мати компенсаторний механізм-систему зворотного зв'язку, яка дозволяє їм пристосовуватись до температурних змін. Фізіологічні ритми також дають можливість рослинам реагувати на зміну сезонів, внаслідок точного виміру тривалості світлового дня, що змінюється.

Отже, зміна умов середовища викликає відповідну реакцію, котра проявляється в регуляції росту, репродукції та інших процесів.

### **3.5 Фотоперіодизм**

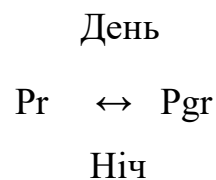
Фотоперіодизм - це біологічна реакція на зміну тривалості освітлення, яка відбувається у 24-годинному добовому циклі. За цією реакцією всі рослини можна розділити на три основні групи: короткоденні, довгоденні та нейтральні до тривалості дня. Перші розквітають рано навесні або восени і потребують для цього довжину дня меншу, ніж якась критична для них (хризантеми, первоцвіти, суниці).

Довгоденні рослини квітнуть влітку і потребують для цього більшу, ніж якась критична, довжину дня (картопля, жито, латук, блекота). Для названих груп рослин важлива не абсолютна тривалість фотоперіоду, а лише те, буде він довшим або коротшим, ніж якийсь критичний для даних видів період. Нейтральні до довжини дня рослини цвітуть незалежно від тривалості дня (огірок, соняшник, тютюн, рис, кукурудза, горох).

Фотоперіодична реакція може бути надзвичайно точною. Так, блекота зацвітає, якщо фотоперіод складає 10 годин 8 хвилин, а при 10-годинному фотоперіоді вже не цвіте.

Хімічна основа фотоперіодизму. Американські вчені Хамнер і Боннер, довели наявність в рослині фітохрому – специфічного пігменту рослин, який існує у двох різних формах, що взаємно перетворюються:

Pr – біологічно неактивна форма, яка здатна перетворюватися в активну форму Pgr за кілька мілісекунд. Так само швидко відбувається і зворотне перетворення. Такі реакції називають фотоконверсіями:



Біологічна активність Pgr форми фітохрому полягає у тому, що ця форма пігменту затримує цвітіння у короткоденних рослин, але прискорює цвітіння у довгоденних видів.

Отже, в рослинах активна Pgr буде накопичуватись на світлі і видалятися у наступний темновий період шляхом руйнування або темної реверсії. Якщо дні будуть короткими, а ночі достатньо довгими, критична кількість Pgr буде видалена протягом ночі - цвітіння далі гальмуватися не буде і рослина зацвіте (короткоденні види). З іншого боку, довгоденним рослинам необхідні довгі дні і короткі ночі, протягом яких не відбувається повного руйнування Pgr. Якщо ніч буде короткою, під ранок залишиться достатньо Pgr, щоб стимулювати цвітіння у довгоденних видів. В порівнянні з хлорофілом, фітохром присутній в рослинах в малих кількостях. Молекула фітохрому складається з двох різних частин: хроматофора (поглинає світло) і великої білкової ділянки. Хроматофор дуже нагадує фікобілін – допоміжний пігмент ціанобактерій і червоних водоростей.

### **3.6 Гормональний контроль цвітіння**

Відкриття фотоперіодизму, з'ясування ролі фітохрому і фітогормонів в процесах розвитку показали, що регуляція переходу рослин до цвітіння також обумовлена діяльністю гормонів.

Було встановлено, що фотоперіодична дія світла сприймається листками, а потім так званий флоральний стимул (невідомо речовина) передається із листків в апекс пагону. Ці факти дозволили М. Х. Чайлахяну (1937) створити гормональну теорію розвитку рослин. Згідно цієї теорії, при сприятливому фотоперіоді в листках утворюється гормон цвітіння флориген, який індукує перехід рослини до цвітіння. Цю точку зору підтвердили досліди зі щепленнями: вегетуючі рослини, прищеплені на квітнучі, зацвітали при несприятливому фотоперіоді, за рахунок речовин, які переміщувались із листків підщепи. Хімічно флориген не є видоспецифічним, так як рослини, що квітнуть, одного виду здатні індукувати цвітіння у прищеплених вегетуючих рослин іншого виду.

Пізніше, базуючись на нових експериментальних фактах, Чайлахян висловив думку про бікомпонентну природу флоригену. Згідно неї, гормон цвітіння складається з гібберелінів і антезинів, причому гіббереліни обумовлюють утворення й ріст квітконосних пагонів, а антезини індукують власне закладання квітів. Згідно цієї гіпотези, довгоденні рослини, особливо розеткові форми, містять антезини, але вони бідні на гіббереліни. В умовах сприятливого довготривалого фотоперіоду в листках довгоденних рослин синтезується значна кількість гібберелінів, котрі надходять в апекс пагону. Присутність обох компонентів флоригену: гіббереліну і антезину забезпечують зацвітання рослин.

У короткоденних рослин, котрі, як правило, мають високе стебло, навпаки, гібберелінів достатньо при будь-якому фотоперіоді, а антезин синтезується тільки в умовах короткого дня. Цим пояснюється сприятлива дія короткоденного фотоперіоду на зацвітання короткоденних видів.

Теорія флоригену у сучасному її вигляді достатньо переконливо пояснює механізм регуляції переходу рослини в генеративний стан, але хімічна природа флоригену залишається невідомою.

### 3.7 Криві росту

Практично на всіх рівнях організації живих систем (від популяції до молекули) графік залежності ростових параметрів від часу виглядає як S-подібна крива (рис. 3.7.1). Саму криву можна розділити на чотири ділянки. Початкова фаза, або лаг-фаза характеризується незначним ростом. Вона переходить у другу, логарифмічну фазу інтенсивного росту, в якій ріст відбувається по експоненті. В цей час швидкість росту максимальна і в кожен момент часу пропорційна кількості клітин або особин.

Експотенціальний ріст припиняється і швидкість росту починає уповільнюватися, починається фаза сповільненого росту. Точку, в котрій це відбувається, називають точкою перегину. З неї починається третя фаза – фаза уповільнення, під час якої ріст обмежується впливом якогось внутрішнього або зовнішнього фактора або ж взаємодією одного і другого.

Заключна фаза – фаза плато або стаціонарна фаза. В цей період загальний ріст вже припинився. Характер кривої в цей період може вар'ювати в залежності від виду рослини. В деяких випадках може продовжуватися незначне підняття кривої до тих пір, поки рослина не загине (позитивний ріст), або крива відхилюється вниз, що вказує на негативний ріст.

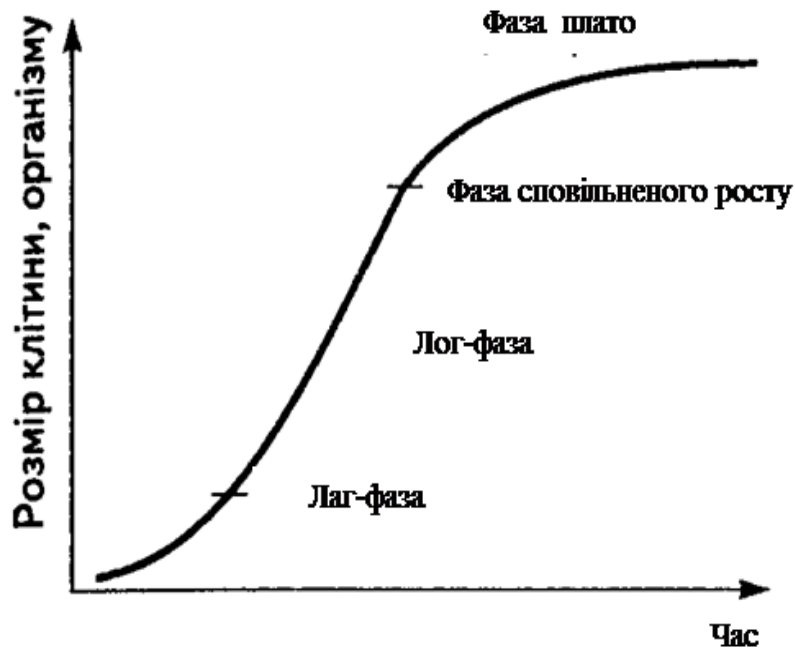


Рис. 3.7.1 Крива росту рослин

У однорічних рослин ріст обмежений: за періодом максимальної інтенсивності росту настає період негативного росту або старіння, після чого рослина гине. Деяким органам рослин властивий обмежений ріст, але періоду негативного росту у них немає (плоди, органи вегетативного розмноження, листки і міжвузля у дводольних).

У багаторічних рослин має місце необмежений ріст і для них характерна крива росту, яка складається з ряду S-подібних ділянок, кожна з яких відображує ріст за один рік.

### **3.8 Етапи онтогенезу рослин**

Розвиток вищих рослин ділять на наступні етапи:

1 – ембріональний; 2 – ювенільний (молодість); 3 – репродуктивний (зрілість); 4 – старість.

Переважне надходження поживних речовин в насінневі зачатки, а потім і в насіння та плоди, визначається тим, що ці ділянки стають домінуючими центрами: в їх тканинах виробляється велика кількість фітогормонів, перш за все, ауксину, внаслідок чого, аттрагуюча здатність цих тканин різко збільшується.

Ембріональний етап онтогенезу покритонасінних рослин триває від запліднення до визрівання насіння включно. Зигота утворюється, внаслідок злиття спермія пилкової трубки (чоловічий гаметофіт) з яйцеклітиною зародкового мішка (жіночий гаметофіт) (рис. 3.8.1).

Зародковий мішок знаходиться в нуцелюсі, який використовується для живлення зародка. Нуцелюс оточений інтегументом (покривна тканина). Після запліднення зигота деякий час знаходиться в латентному стані (не ділиться). В цей час в ній відбувається синтез РНК, вона збільшується в об'ємі. Дроблення зиготи і утворення зародка починається після поділу триплоїдного ядра центральної клітини, з якого утворюється ендосперм. Таким чином, утворення ендосперму випереджає утворення зародка. ІОК і цитокініни, необхідні для дроблення зиготи і ділення ендосперму, надходять із нуцелюсу.

Після того як зародок складатиметься вже з восьми клітин, цитокініни і ІОК будуть надходити до нього із власного ендосперму, що розвивається і відіграє важливу роль у формуванні зародка.

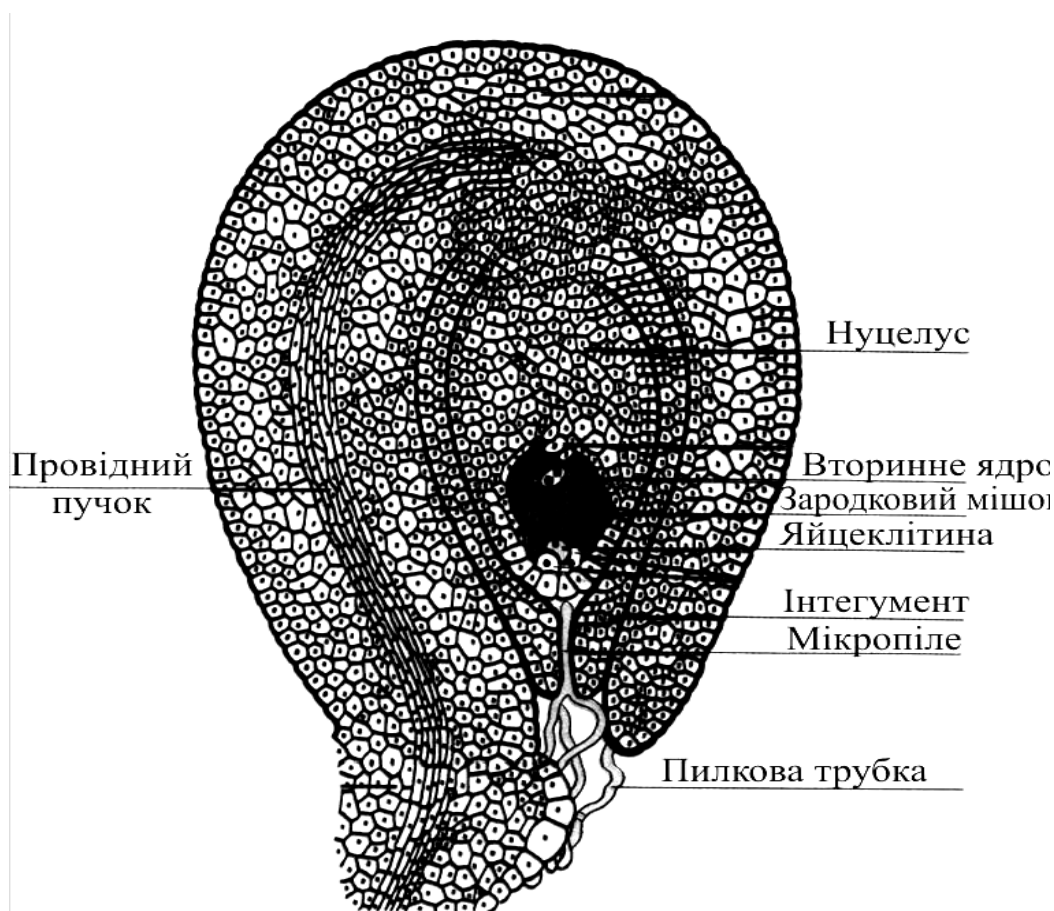


Рис. 3.8.1 Будова насінневого зачатку

З формуванням зачатків сім'ядолей, окрім ІОК і цитокінінів, синтезуються гіббереліни (для росту гіпокотіля). Між сім'ядолями закладається апекс пагону, а на останніх етапах в сім'ядолях нагромаджуються запасні білки (алейронові зерна), крохмаль (амілопласти), жири (сферосоми). Аналогічні події відбуваються в ендоспермі однодольних.

На останньому етапі формування насіння втрачає значну кількість вологи і у більшості видів переходять в стан спокою. Цей стан визначається зменшенням в тканинах вільних форм ауксинів, цитокінінів і гібберелінів і збільшенням вмісту АБК.

Таким чином, на самому початку розвитку зародок отримує гормони із нуцелюсу, а потім із ендосперму. Далі він сам починає синтезувати гормональні

сполуки, а при формуванні насіння ауксин виділяється з нього в оточуючі тканини, активуючи ріст плодової оболонки.

Ювенільний етап. До ювенільних ознак рослини відносяться: швидкий ріст, специфічна форма листків, нездатність до цвітіння і, навпаки, здатність до вкорінення.

Ювенільна стадія розвитку починається з проростання насіння або органів вегетативного розмноження, наприклад, бульб. На першому етапі проростання сухе насіння швидко поглинає воду, завдяки підвищенню проникності насінневих покривів. Біополімери (білки, вуглеводи) насінини містять велику кількість гідрофільних груп (ОН, СООН, Н<sup>+</sup>), які притягують до себе молекули води. Внаслідок цього розвивається онкотичний тиск (тиск набухання) і насінневі покриви розриваються. Набухання мало залежить від t<sup>o</sup>, освітлення, вмісту O<sub>2</sub>. Уже в процесі набухання насіння починається мобілізація запасних речовин – жирів, білків і поліцукрів. Всі вони – важкорозчинні речовини.

При проростанні відбувається переведення їх в розчинні сполуки, які можна використати для живлення зародку, а для цього необхідні відповідні ферменти.

Найкраще цей процес вивчено у однодольних рослин. В них ендосперм відділений від зародка видозміненою сім'ядолею – щитком. В клітинах щитка функціонує Н<sup>+</sup>-помпа і щиток виділяє в ендосперм органічні кислоти - лимонну та інші (рис. 3.8.2).

Внаслідок цього, в клітинах ендосперму активуються кислі гідролази, перш за все α-амілази, крохмаль розкладається до мальтози і глюкози. За секрецією кислот щиток виділяє власні кислі гідролази: целюлазу, протеазу, нуклеазу.

За щитком – алейроновий периферійний шар ендосперму. Із нього в ендосперм виділяються органічні кислоти і кислі гідролази. Синтез гідролаз активується гіббереліном, якій вивільняється в зародковій вісі і щитку із зв'язаного стану і надходить в ендосперм. Перенесення невеликих органічних

речовин - цукрів, амінокислот, нуклеотидів, вивільнених ферментами, до зародку відбувається в симпорті з іонами  $H^+$ .

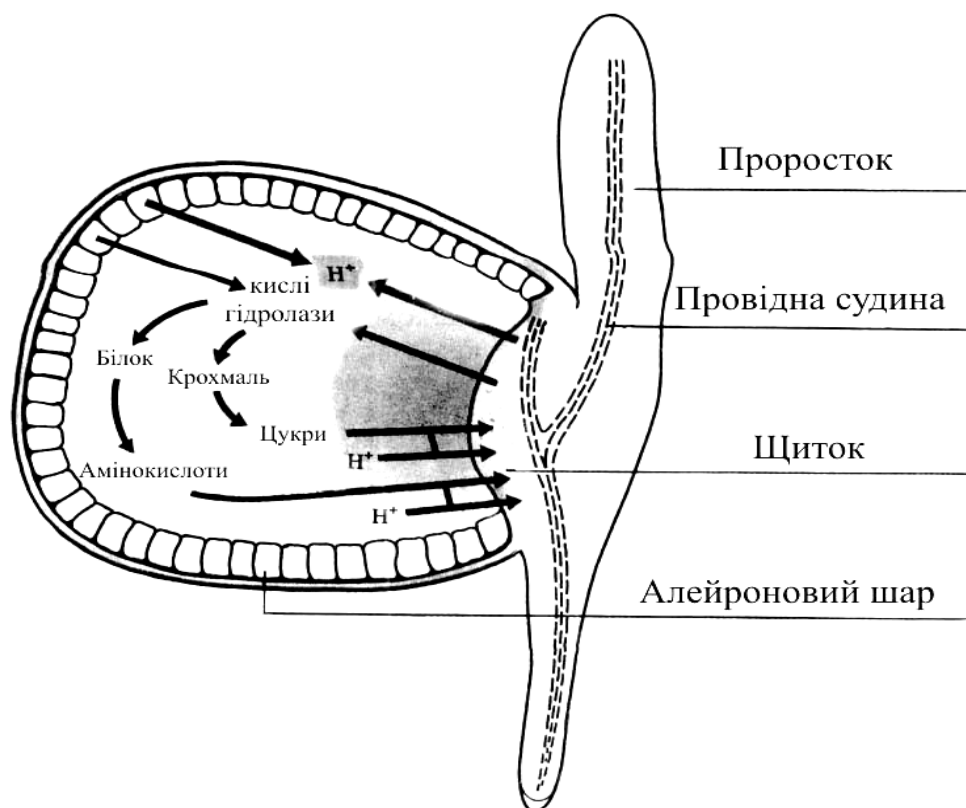


Рис. 3.8.2 Схема мобілізації запасних органічних сполук під час проростання насінини

Із вільних нуклеотидів утворюються цитокиніни, а з амінокислот (триптофан) утворюється ауксин. Під їх впливом починається поділ і розтяг клітин зародку. Зародок розриває насінневу оболонку. Звичайно, перш за все починається швидкий ріст зародкового корінця, що забезпечує прикріплення рослин до субстрату та надходження води.

Після росту кореня починає рости колеоптіль - перший згорнутий листок у однодольних, або гіпокотіль - підсім'ядольне коліно у дводольних, які виносяться на поверхню ґрунту. При цьому виникає фотоморфогенетична реакція – інтенсивний ріст верхівкової бруньки і початок розвитку головного стебла. Фаза проростка закінчується з появою першого справжнього листка і початком фотосинтезу.

Етап зрілих рослин. Зрілі рослини здатні до генеративного розмноження. Ювенільні рослини створюють достатню вегетативну масу для того, щоб мати можливість формувати органи розмноження, які живляться гетеротрофно.

Перехід до цвітіння складається з двох фаз: індукції та евокації.

Індукція. Ця фаза здійснюється під дією екологічних факторів – температури (яровизація) та чергування дня і ночі (фотоперіодизм) або ендогенних факторів, обумовлених віком рослин.

Евокація – заключна стадія ініціації цвітіння, під час якої в апексі відбуваються процеси, необхідні для закладання квіткових зачатків. Було встановлено, що фотоперіодична дія сприймається листками, а потім флоральний стимул (гормон цвітіння) передається в апекс пагону. При надходженні флорального стимулу в апікальних меристемах послідовно:

- збільшується вміст розчинних цукрів, кількість мітохондрій, підвищується інтенсивність дихання;
- підсилюється синтез РНК і білків, змінюється їх якісний склад.

Сутність евокації полягає у переключенні генетичної програми з розвитку вегетативних бруньок на іншу, яка забезпечує закладання і формування квіток.

Яровизація – процес, що відбувається в озимих формах однорічних і дворічних рослин під дією низьких позитивних температур певної тривалості, які сприяють прискоренню розвитку цих рослин. Яровизація відбувається в зародку насінини або в апікальних меристемах стебла і молодих листках. Необхідна умова яровизації – наявність клітин, що діляться. Зміни, які відбуваються в рослині в цей період, передаються лише шляхом поділу клітин.

Рослини, що потребують яровизації, називають озимими, а ті, що розвиваються без неї – яровими. Одні види без яровизації не зацвітають взагалі (якісна реакція), інші при дії низьких температур зацвітають швидше (кількісна реакція). У рослин з кількісною реакцією яровизація може відбуватися в насінні, що набрякло. Рослини з кількісною реакцією (дворічники і багаторічники) повинні досягти певних розмірів. Як вже було сказано раніше – фотоперіодизм - це реакція рослин на добовий ритм освітлення, тобто на

співвідношення довжини дня і ночі (фотоперіоди). Вона виражається у зміні процесів росту і розвитку. Один з головних проявів цієї реакції – фотоперіодична індукція цвітіння.

Температурна і фотоперіодична регуляція є адаптацією рослин до умов існування, бо саме вони забезпечують перехід рослин до цвітіння у найсприятливіші строки.

Етап старіння і відмирання. Цей етап включає в себе період від повного припинення плодоношення до природної загибелі організму. Кожен вид має генетичне детерміновану тривалість життя. Для рослин характерні різні типи старіння. Однорічники гинуть повністю, у інших відмирає лише надземна частина. У листопадних одночасно старіє і відмирає все листя.

На клітинному рівні старіння супроводжується:

- зниженням вмісту хлорофілу, білків, нуклеїнових кислот;
- падінням інтенсивності фотосинтезу;
- руйнуванням органоїдів.

Одночасно активуються гідролітичні ферменти. Це сприяє автолізу наприкінці старіння.

Процеси старіння окремих органів вивчені добре, а механізм старіння цілої рослини досліджений недостатньо. Старіння листка або плода закінчується їх опаданням. В основі плодоніжки або черешка утворюється відокремлюючий шар клітин, в яких частково розчиняються клітинні стінки або серединні пластинки. Цей процес індукується етиленом, який синтезується старіючими клітинами.

На думку Моліша, старіння викликається відтоком значної частини поживних речовин до репродуктивних органів. І відмирання відбувається від виснаження. Так, зрізання квітів затримує старіння цілої рослини. В той же час видалення чоловічих квітів у дводомних рослин також затримує старіння рослини, хоча значного відтоку асимілятів до квітів у даному випадку не відбувається.

Казарян причиною старіння вважав відставання розвитку кореневої системи під час формування плодів. Зменшення активності коренів приводить до порушення водного режиму, фотосинтезу, синтезу білків, що знижує рівень обміну речовин в рослині в цілому. Окрім цього, пригнічення росту коренів приводить до зменшення надходження цитокініну в надземну частину рослини і зниження мітотичної активності апікальних меріستم, що і є причиною старіння рослини.

Явище старіння з одного боку є адаптаційним механізмом до несприятливих умов середовища (багаторічники), а з іншого - допомагає швидкій еволюції, так як прискорює зміну поколінь, а значить генетичного матеріалу.

### **3.9 Фізіологічні основи стану спокою рослин**

У більшості рослин час від часу настають періоди різкого гальмування або повної зупинки ростових процесів – періоди спокою. Перехід рослин в стан спокою, перш за все, є адаптацією до несприятливих умов середовища. У більшості регіонів Землі періодично настають пори року з низькими температурами або зниженою вологістю. В таких умовах рослина зберігає свою життєздатність лише за умови переходу у стан спокою.

Але стан спокою – це не лише захист від несприятливих умов середовища. Рослини переходять у стан спокою і при наявності всіх умов, необхідних для росту. Тимчасова зупинка ростових процесів характерна і для тропічних рослин, незважаючи на цілорічні сприятливі умови. Після періоду спокою ріст рослин підсилюється. Це говорить про те, що в період спокою відбуваються певні процеси, які готують наступний ріст. Тобто період спокою – це не лише пристосування до несприятливих умов, а й необхідна ланка онтогенезу рослин.

Розрізняють спокій вимушений і глибокий. Вимушений спокій, існує при несприятливих умовах, відсутності якогось фактора, необхідного для ростових процесів.

Рослини або органи, що знаходяться у глибокому спокої, не переходять до росту навіть при наявності всіх сприятливих умов. Із глибокого спокою рослинні організми виходять лише після закінчення певних фізіолого-біохімічних змін, які готують умови наступного росту. Вимушений і глибокий спокій можуть співпадати (дерева у зимовий період). Якщо гілку дерева зимою перенести у сприятливі умови, вона не розпуститься, отже спокій гілки не тільки вимушений, а й глибокий.

Глибокий спокій насіння визначається переважно властивостями зародка, його морфологічною нерозвинутістю, особливим фізіологічним станом або співвідношенням обох цих причин. Стан спокою регулюється балансом фітогормонів, які стимулюють та інгібують ріст ІОК, цитокінінів, гібберелінів і АБК. У ряді випадків гальмування росту зародків пов'язане з надоптимальним вмістом АБК і ІОК, а вихід із стану спокою – зі зниженням концентрації цих гормонів і одночасним збільшенням вмісту гібберелінів і цитокінінів.

Спокій бруньок і пагонів в більшій мірі обумовлюється кліматичними чинниками. Взимку апекси пагону припиняють активний ріст і покриваються бруньковою лускою, перетворюючись у зимові сплячі бруньки. В такому стані спокою рослини стають морозостійкими.

Речовиною, яка індукує спокій, може бути АБК. Але незважаючи на чисельні експериментальні дані, механізм дії фітогормонів в явищах спокою бруньок і насіння до кінця не з'ясований.

### **3.10 Рухи рослин**

Рослинний організм для успішного існування повинен певним чином орієнтувати свої органи у просторі. При зміні умов середовища рослина реагує на них. Так як рослини у більшості ведуть прикріплений спосіб життя, то середовище навколо них змінюється досить повільно (світло, вологість повітря, його газовий склад і т.і.). Тому і відповідь на такі поступові зміни також повільна. У рослин відсутня нервова система, вони використовують лише

хімічні координуючі фактори. Адаптивна відповідь на зміну умов існування існує часто лише у вигляді зміни напрямку росту.

Тропізми – це ростові рухи рослин, викликані однобічною дією якогось фактора зовнішнього середовища. Тропізми, як правило, є наслідками більш швидкого росту клітин розтягом на одному боці пагона, кореня або листка. Згідно гормональної теорії тропізмів Холодного–Вента, під впливом однобічно діючого фактора в органах індукується поперечна електрополяризація тканин, внаслідок чого, транспорт ІОК, а значить і ріст, стають асиметричними. Так, у випадку однобічного освітлення стебла, ауксин концентрується на затіненому боці, завдяки чому він росте швидше і стебло вигинається у бік світла. Тропізми бувають позитивними і негативними, в залежності від того, куди спрямовано ростовий рух рослини: до фактору, що стимулює ріст, чи від нього. Ріст під прямим кутом до фактора - діатропізм, а під будь-яким іншим кутом - плагіотропізм.

Теотропізм - рух, викликаний однобічним впливом сили тяжіння. Позитивний у кореня, негативний у стебла. У кореневищ, горизонтальних пагонів (вусів) – діатропізм, галуджень кореня і стебла - плагіотропізм.

Хемотропізм – рух, викликаний однобічною дією хімічних речовин. Позитивний у пилкових трубок, коренів. Як різновид – аеротропізм, (дія кисню), гідротропізм (дія води).

Гаптотропізм – рух, викликаний торканням твердої поверхні. Позитивний у ліан, чутливих волосків комахоїдних тварин.

Настії – це неспрямовані рухи, викликані зміною дифузодіючого фактора. Напрямок настичних рухів залежить від структури відповідного органу. У більшості рослин настичні рухи відбуваються в результаті нерівномірного росту клітин розтягом. Настичні рухи забезпечують захист верхнього боку орган (листок, пелюстка) вигинається донизу (епінастія), при протилежному співвідношенні швидкостей росту - вгору (гіпонастія).

По відношенню до тих чи інших подразників, настії діляться на: орто-, термо-, гідро-, нікті-, хемо-, сейсмо-, травмо-, електронастії.

Наприклад, ніктінастії (сонні рухи) деяких квітів і листків відбуваються вранці і ввечері при зміні освітлення (тюльпан, крокус). Ввечері їх квіти закриваються тому, що клітини знизу пелюстки ростуть швидше, а відкриваються вранці, бо, навпаки, верхні клітини у місці прикріплення пелюстки в цей час ростуть швидше.

Таксиси – рух всього організму у просторі під впливом однобічно діючих факторів. Цей тип рухів характерний для одноклітинних, джгутикових водоростей, гамет і зооспор водоростей, сперматозоїдів мохів, плаунів, хвощів і папоротей. Фототаксиси служать пристосуванням для кращого використання світла фототрофними клітинами. При недостатній освітленості клітина рухається до джерела світла - позитивний фототаксис, при надлишковій – від нього - негативний фототаксис.

### **Питання до семінарських занять**

#### **Заняття 1. Тема: Системи регуляції та інтеграції в рослині.**

1. Запропонуйте уточнення відомих вам визначень поняття «ріст». Чому у цих визначеннях, як головний показник, використовується поняття «суха вага»?
2. У визначенні поняття «розвиток» ключовим є словосполучення «якісні зміни». Що ви розумієте під цим терміном?
3. Чи можливі ріст без розвитку або розвиток без росту? Наведіть приклади.
4. Як ви розумієте терміни «регуляція», «інтеграція»? Чому в рослинному організмі обов'язково повинні діяти системи регуляції та інтеграції?
5. Як, на Вашу думку, співвідносяться поняття «епігенез» та «гомеостаз» в житті рослинного організму?
6. Назвіть відомі вам внутрішньоклітинні системи регуляції. Обґрунтуйте існування саме таких регуляторних механізмів у рослинній клітині.

7. В основі всіх форм внутрішньоклітинної регуляції лежить рецепторно-конформаційний принцип. Чим забезпечується можливість використання цього принципу?

8. Проілюструйте виконання рецепторно-конформаційного принципу під час ферментативної регуляції.

9. Чим обумовлена поява в деяких ферментах, окрім каталітичного, ще й алостеричного центру?

10. Всі клітини організму мають однаковий набір генів. В той же час всі клітини і тканини організму дуже різні за будовою і функціями. Поясніть, чому.

11. Проілюструйте здійснення рецепторно-конформаційного принципу під час генної регуляції обміну речовин

12. Через які структури здійснюється мембранна регуляція, до чого це призведе в кожному конкретному випадку?

## **Заняття 2. Тема: Біологічне значення явища фотоперіодизму.**

1. Як рослина може реагувати на зміну фотоперіоду? Наведіть конкретні приклади. Чому ці реакції можна назвати адаптаційними?

2. Яка з двох можливих форм фітохромів є активною і в чому ця активність проявляється?

3. Яке значення у фотоперіодичній реакції має, так звана, темнова реверсія?

4. Чому присутністю фітохрому не можна повністю пояснити явище фотоперіодизму у рослин?

5. Поясніть, чому вегетуючі рослини, прищеплені на квітнучі, зацвітають навіть у несприятливий для них фотоперіод.

6. Чи відповідає термін «флоральний стимул» його фізіологічному змісту?

7. Наскільки, на вашу думку, бікомпонентна природа гіпотетичного флори гену відповідає фізіології цвітіння?

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Албертс Б. Молекулярная биология клетки / Б. Албертс, Д. Брей, Дж. Льюис и др. – М.: Мир, 1994. – 517с.
2. Власенко М. Ю. Фізіологія рослин з основами біотехнології / М. Ю. Власенко, Л. Д. Вельямінова-Зернова, В. В. Мацкевич – Біла Церква, 2006. – 504с.
3. Грин Н. Биология. В 3-х томах / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор – М.: Мир, 1990. – 1341с.
4. Злобін Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин / Ю. А. Злобін - Суми. «Університетська книга» 2004. – 336с.
5. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях / А. Кабата-Пендиас, Х Пендиас. – М.: Мир, 1989.
6. Мусієнко М. М. Фізіологія рослин: підручник / М. М. Мусієнко. - К.:Вища школа. 2001.- 391 с.
7. Мусієнко М. М. Екологія рослин / М. М. Мусієнко. – К. Либідь. 2006. – 440 с.
8. Полевой В. В. Физиология растений / В. В. Полевой. – М.: Высшая школа. 1989.
9. Рейв П. Современная ботаника. В 2-х томах / П. Рейв, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М.: Мир, 1990. -692с.
10. Терек О. І. Ріст рослин: навчальний посібник / О. І. Терек. – Львів, Видавничий центр ЛНУ імені Івана Франка. 2007. – 248с.
11. Якушкина Н. И. Физиология растений / Н. И. Якушкина. – М.: Просвещение. 1993. – 351с.

Фізіологія рослин. Частина 1  
Навчальний посібник

Автор  
**Москаленко Микола Павлович**

Комп'ютерна верстка **Москаленко М.П.**

Здано в набір . .18. Підписано . .18. Формат 60x84/16.  
Гарнітура Times. Друк ризограф. Папір офсет. Умови друк. арк. 1,0  
Обл. – вид. арк. 1,0. Тираж 100.

**Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка**  
40007, Суми, вул. Роменська, 87  
Виготовлено на обладнанні ФОП Цьома С.П.