

Сумський державний педагогічний університет  
імені А. С. Макаренка  
Природничо-географічний факультет  
Кафедра біології та методики навчання біології

### **Методичні рекомендації**

**Структурно-логічні схеми до лабораторних занять з фізіології рослин та виконання самостійної роботи здобувачами першого (бакалаврського) рівня вищої освіти. Частина 1**

**Суми - 2026**

Друкується згідно з рішенням вченої ради Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка

(протокол №8 від 30.03.2026.)

### **Рецензенти:**

**Торяник Валентина Миколаївна**, кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та методики навчання біології Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка

**Луценко Сергій Вікторович**, доктор філософії, ст. викладач кафедри загальної та регіональної географії Сумського державного педагогічного університету імені А.С. Макаренка

Методичні рекомендації. Структурно-логічні схеми до лабораторних занять з фізіології рослин та виконання самостійної роботи здобувачами першого (бакалаврського) рівня вищої освіти. Частина 1. / укладач **Москаленко М.П.** – Суми : ФОП Цьома С.П., 2026. 30 с.

Структурно-логічні схеми до лабораторних занять з фізіології рослин та виконання самостійної роботи розраховані на бакалаврів наступних спеціальностей: А4 Середня освіта (Біологія та здоров'я людини) та Е1 Біологія та біохімія.

До змісту даного видання входять структурно-логічні схеми за програмними темами «Фізіологія рослинної клітини», «Фотосинтез», «Клітинне дихання» курсу «Фізіологія рослин» (для аудиторної роботи, самостійної позааудиторної роботи), список літературних джерел та інформаційних ресурсів.

УДК: 373.3/.5016:57.081.1]:37.091.313(477)(072+076].057.875

©Москаленко М.П., 2026

© ФОП Цьома С.П., 2026

© СумДПУ імені А. С. Макаренка, 2026

## ПЕРЕДМОВА

Сучасна система вищої освіти орієнтована на формування у здобувачів освіти цілісної системи знань, умінь і компетентностей, необхідних для професійної діяльності, наукового пошуку та самостійного навчання. Важливе місце у підготовці фахівців біологічного профілю посідає курс «Фізіологія рослин», який забезпечує фундаментальне розуміння закономірностей функціонування рослинного організму на клітинному, тканинному та організменому рівнях.

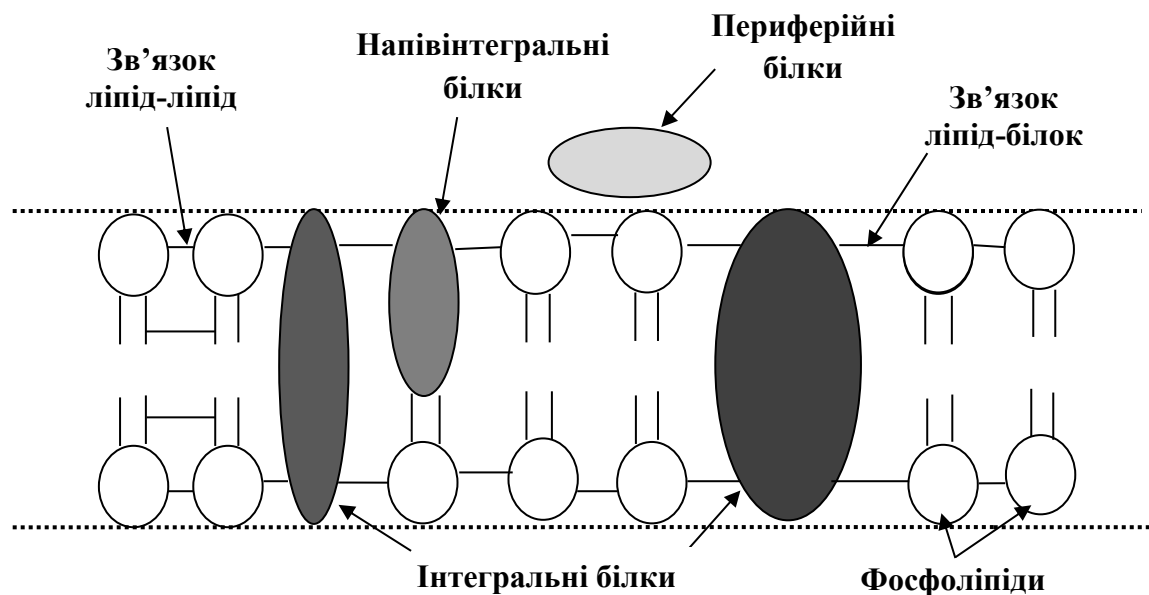
Методичні рекомендації «Структурно-логічні схеми до лабораторних занять з фізіології рослин та виконання самостійної роботи здобувачами першого (бакалаврського) рівня вищої освіти» розроблено з метою підвищення ефективності навчального процесу, систематизації навчального матеріалу та розвитку аналітичного мислення студентів. Видання адресоване здобувачам першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальностей А4 «Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)» та Е1 «Біологія та біохімія».

Структурно-логічні схеми, подані у виданні, сприяють глибшому засвоєнню теоретичного матеріалу, формуванню системного бачення фізіологічних процесів у рослин, а також розвитку навичок узагальнення, порівняння та моделювання біологічних явищ. Використання схем у навчальному процесі дозволяє оптимізувати підготовку до лабораторних занять, підвищити рівень самостійної роботи студентів і забезпечити інтеграцію теоретичних знань із практичними вміннями.

До змісту методичних рекомендацій включено структурно-логічні схеми з програмних тем «Фізіологія рослинної клітини», «Фотосинтез», «Клітинне дихання» курсу «Фізіологія рослин», які можуть бути використані як під час аудиторної роботи, так і для організації самостійної позааудиторної діяльності здобувачів освіти. Окрім цього, видання містить список літературних джерел та інформаційних ресурсів, що сприяють поглибленому вивченню дисципліни.

Запропоновані методичні матеріали можуть бути використані викладачами закладів вищої освіти під час організації лабораторних занять, а також здобувачами освіти - для підготовки до занять, виконання самостійних завдань і формування професійних компетентностей. Видання спрямоване на удосконалення навчального процесу та підвищення якості підготовки майбутніх фахівців у галузі біології та природничої освіти.

## Розділ I. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

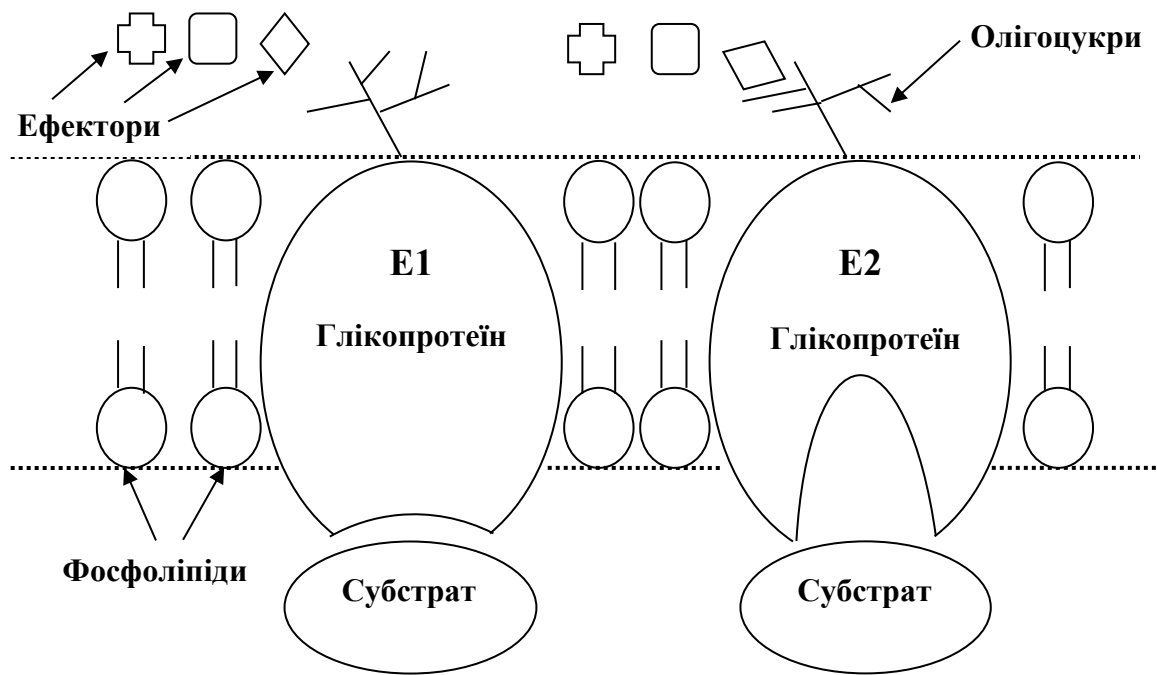


### Рідинно-мозаїчна модель мембрани

Клітинна 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. Хімічний склад мембрани повністю відповідає цим вимогам. Основою клітинної мембрани є молекули фосфоліпідів. Вони утворюються внаслідок реакції естерифікації між трьохатомним спиртом гліцеролом та 2-ма молекулами органічних карбонових кислот (стеаринова, олеїнова, пальмітинова тощо). Молекула фосфоліпиду складається із полярної гідрофільної «голови», до якої входить гліцерил і залишок фосфорної кислоти, та двох неполярних гідрофобних «хвостів» із карбонових кислот. В клітинній мембрані молекули ліпідів розташовані у вигляді подвійного ліпідного бішару. Гідрофобні «хвости» обернені всередину шару, а гідрофільні «голови» - назовні, в середовище клітини.

Було встановлено наявність у мембрані білків, у більшості своїй глікопротеїнів. Вони проходять через всю товщину ліпідного бішару (інтегральні), напівзанурені в нього (напівінтегральні) або знаходяться на поверхні мембрани (периферійні).

Білки утримуються в мембрані завдяки гідрофобним та гідрофільним зв'язкам з відповідними ділянками ліпідів і розташовані мозаїчно в ліпідному бішарі. 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 Сінгер та Ніколсон у 1972 році запропонували рідинно-мозаїчну модель мембрани. Завдяки своїй будові, клітинна мембрана має вибірккову проникність. Різні класи речовин транспортуються через мембрану з різною швидкістю, для деяких вона взагалі непроникна.



### Рецепторно - регуляторні субодиниці (глікопротеїни) в клітинній мембрані

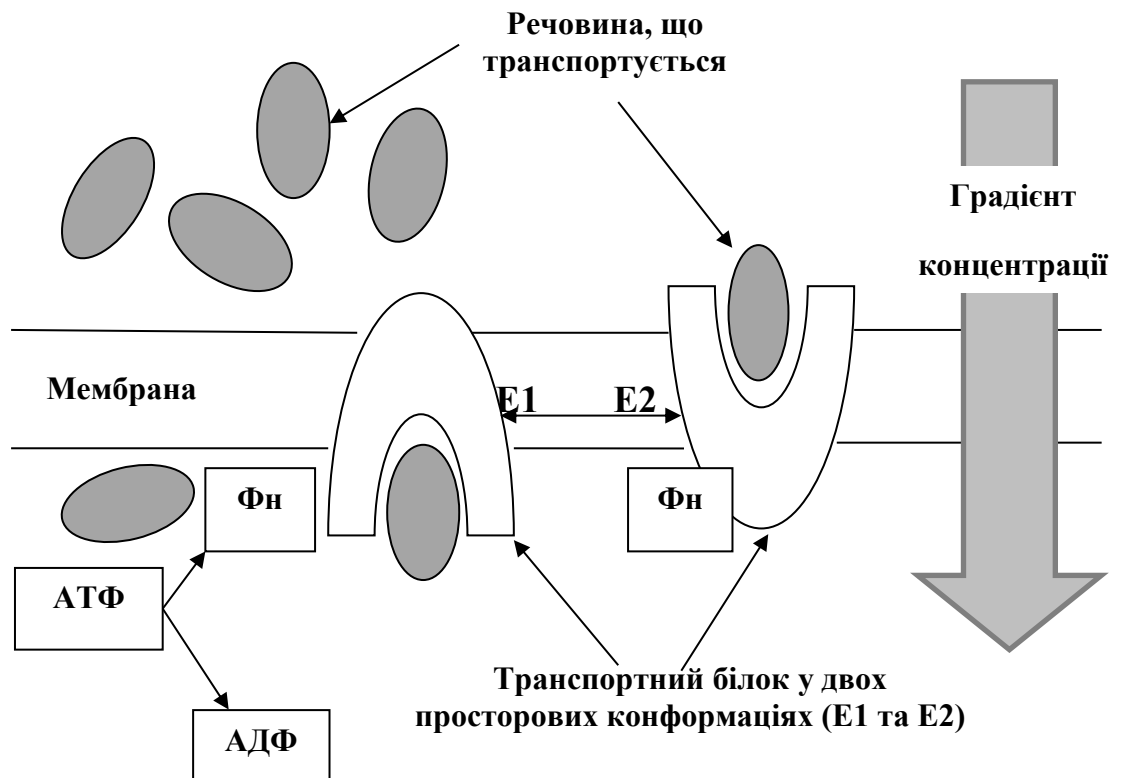
Більшість рецепторних білків клітини - глікопротеїни, до їх складу входять олігоцукри. Це хемо-, фото- або механорецептори, здатні змінювати свою просторову конформацію (Е) при взаємодії вуглеводних "антен" зі специфічними хімічними та фізичними факторами зовнішнього та внутрішнього середовища. Цукри у цьому випадку функціонують як інформаційні молекули. Рецептори, які 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.

Декілька механізмів дії білків-рецепторів:

- білок-рецептор цитоплазматичної мембрани може бути рецептором різних речовин - ефекторів, які надходять із зовнішнього середовища та регулюють активність ферменту через зміну просторової конфігурації (Е) його активного центру, оберненого в цитоплазму;

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

- сприйняття певного сигналу приводить до хімічної модифікації рецептора; це тягне за собою активацію "вторинного посередника" – білка, з'єданого з рецептором і здатного до руху в напрямку геному, де він регулює процес транскрипції.



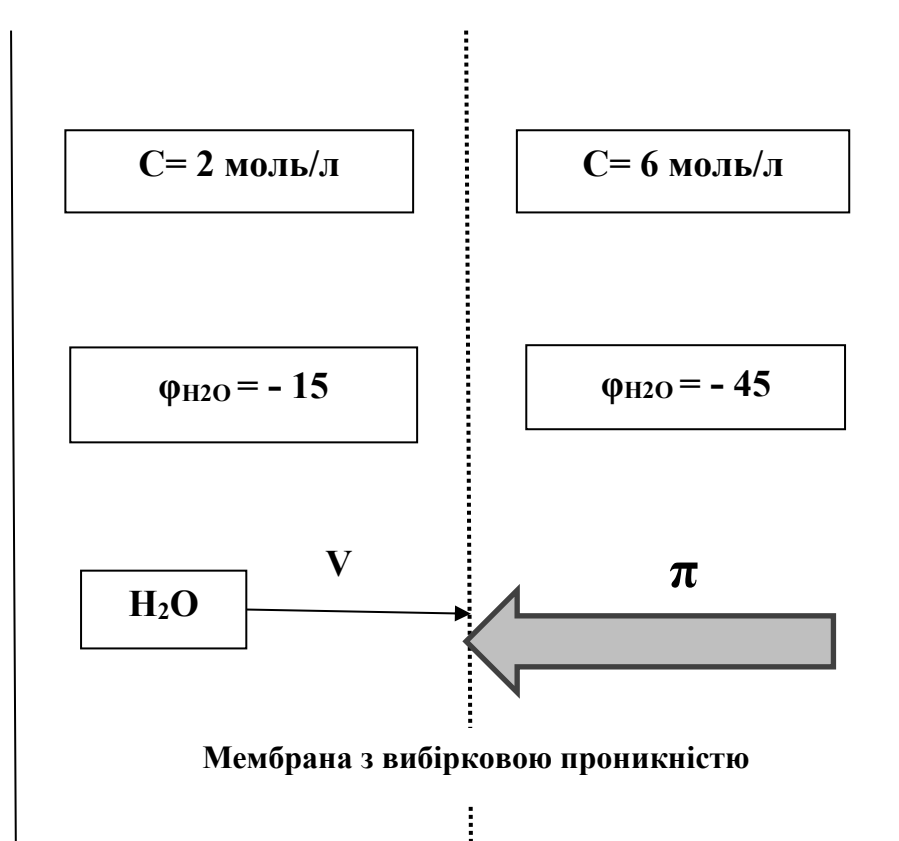
### Активний транспорт речовин через мембрану проти градієнту концентрації

Транспорт речовин із середовища з низькою концентрацією в середовище з більш високою концентрацією певної хімічної сполуки не можна пояснити дифузією, так як відбувається проти градієнту концентрації. Такий транспорт здійснюється за рахунок енергії гідролізу АТФ і називається активним.

Транспортні інтегральні білки, що здійснюють АТФ-залежний активний транспорт називають АТФ-азами. Вони здатні фосфорилуватися і знаходитися у двох просторових конформаціях – E1 (до фосфорилування) та E2 (після фосфорилування). Механізм активного транспорту полягає в наступному. Розглянемо як приклад транспортний білок плазмалеми.

При конформації білку E1 його ділянка зв'язування з субстратом обернена всередину клітини або органоїду і має високу спорідненість до субстрату, який потрібно перенести, на інший бік мембрани проти градієнту концентрації, а при конформації E2 - обернена назовні.

Зв'язування субстрату та наступне фосфорилування білку з боку цитоплазми призводить до зміни конформації білка з E1 на E2 та наступного перенесення субстрату через мембрану та вивільнення 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 подібно до представленого.



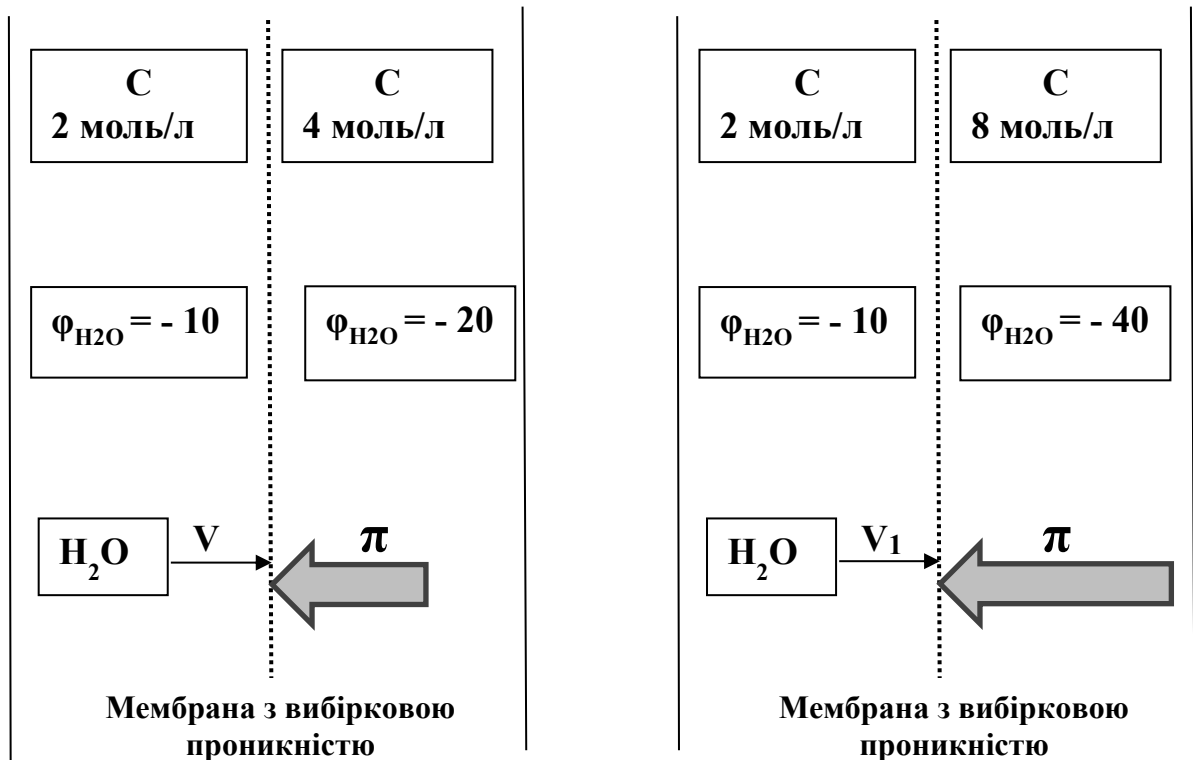
### Осмоз, рух розчинника через мембрану, осмотичний тиск (P)

Осмоз – це рух молекул води (розчинника) через мембрану із ділянки меншої в ділянку більшої концентрації розчиненої речовини. Рослинну 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 чистої води (дистиляту). Вона умовно прийнята за нуль.

На схемі мембрана розділяє дві частини системи, в яких різна концентрація розчину, різна кількість молекул води, та, отже, 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 в даному випадку повинне дорівнювати абсолютним значенням тиску води. Такий тиск називають осмотичним ( $\pi$ ).

C (молярна концентрація) - це кількість речовини (у молях), що міститься в одиниці об’єму розчину. Вона характеризує вміст розчиненої речовини та вимірюється в моль на літр (моль/л або моль/дм<sup>-3</sup>).



### Залежність між концентрацією розчину (С) та абсолютним значенням осмотичного тиску ( $\pi$ )

Осмотичний тиск ( $\pi$ ) є одним із ключових фізико-хімічних параметрів клітини та розчину, що визначає напрям і інтенсивність руху води через напівпроникні мембрани. Його величина безпосередньо залежить від концентрації розчинених речовин і відображає сумарний ефект усіх осмотично активних компонентів розчину. Кількісну залежність між концентрацією розчину та осмотичним тиском описує закон Ван'т-Гоффа, згідно з яким осмотичний тиск розбавлених розчинів пропорційний молярній концентрації розчиненої речовини:

$$\pi = iCRT$$

де:

$\pi$  - осмотичний тиск;

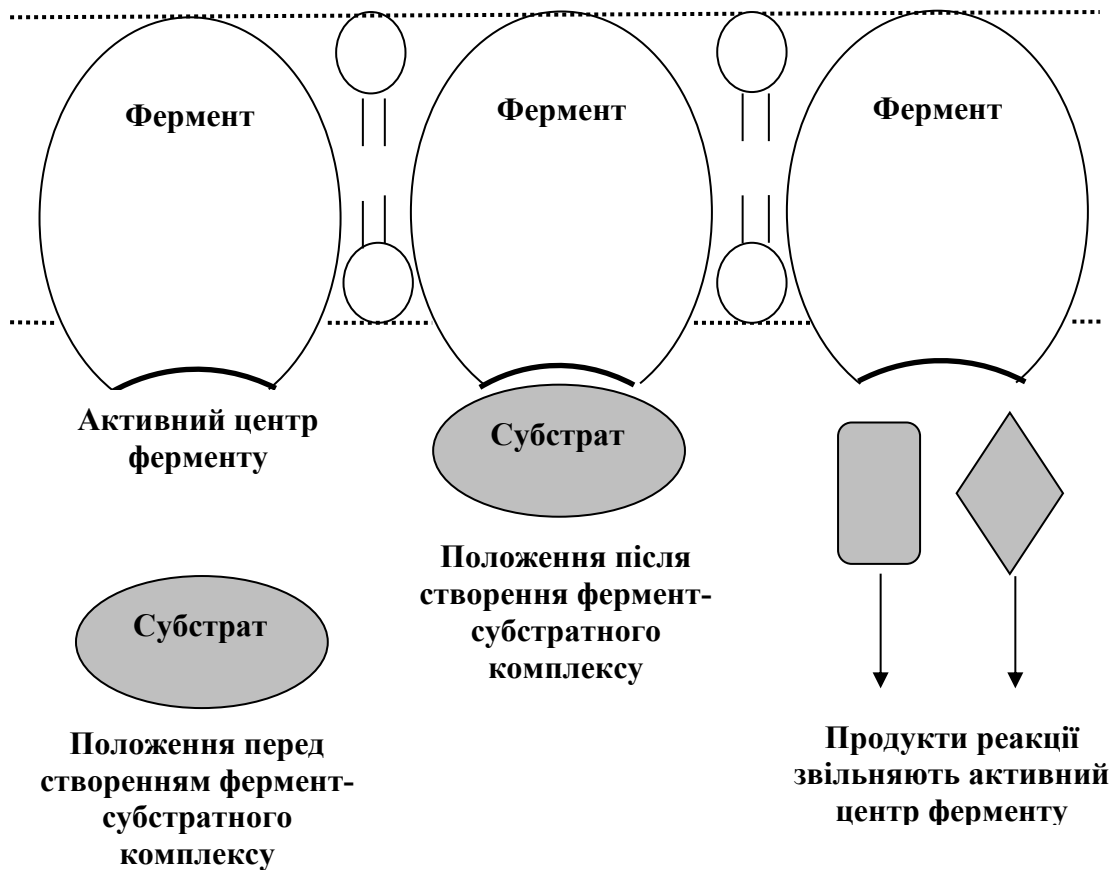
$i$  - ізотонічний (Ван'т-Гоффа) коефіцієнт, що враховує ступінь дисоціації речовини;

$C$  - молярна концентрація розчину;

$R$  - універсальна газова стала;

$T$  - абсолютна температура.

За сталої температури осмотичний тиск прямо пропорційний концентрації розчину: зі збільшенням концентрації осмотично активних речовин осмотичний тиск зростає, а зі зменшенням - відповідно знижується.



### Механізм взаємодії ферменту та субстрату за Фішером

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. 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"). Відповідно до цієї концепції, активний центр ферменту має стабільну, жорстко фіксовану просторову структуру, яка комплементарна до структури молекули субстрату. Це означає, що субстрат може зв'язуватися лише з тим ферментом, активний центр якого точно відповідає його формі та хімічним властивостям.

Модель Фішера підкреслює високу специфічність ферментів і пояснює принцип вибірковості ферментативних реакцій. Водночас вона не враховує можливих змін конфігурації активного центру ферменту під час взаємодії із субстратом.



### Механізм взаємодії ферменту та субстрату за Кошландом

Концепцію взаємодії ферменту та субстрату, відому як модель «індукованої відповідності» або «рукавички та руки» запропонував американський біохімік Деніел Кошланд у середині ХХ століття як альтернативу класичній моделі «ключ - замок» Фішера. На відміну від моделі Фішера, яка передбачає жорстку і незмінну структуру активного центру ферменту, модель індукованої відповідності Кошланда представляє, що активний центр ферменту не є абсолютно комплементарним субстрату до моменту їх взаємодії. Під час наближення субстрату до активного центру відбуваються конформаційні зміни ферменту, які спричинені взаємодією між молекулами. У результаті активний центр ферменту «пристосовується» до форми субстрату, забезпечуючи оптимальні умови для їх зв'язування.

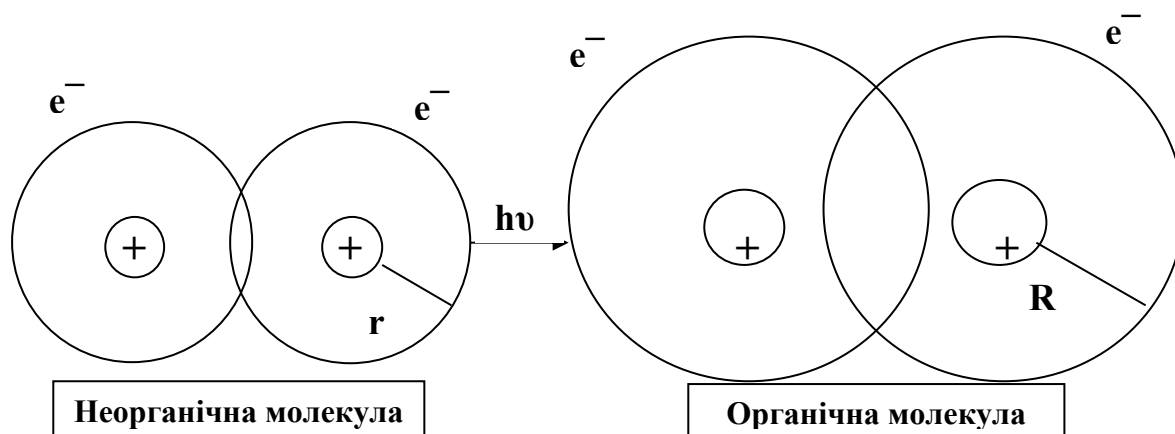
Таким чином, структура ферменту змінюється в процесі взаємодії із субстратом, що підвищує ефективність каталізу. У процесі взаємодії ферменту та субстрату формується фермент-субстратний комплекс, у межах якого відбувається перебудова активного центру та стабілізація перехідного стану реакції. Саме стабілізація перехідного стану є ключовим фактором зниження енергії активації біохімічної реакції. Завдяки цьому ферменти значно прискорюють перебіг метаболічних процесів у клітині.

Модель Кошланда пояснює високу специфічність ферментів, але розглядає її не як абсолютну жорсткість, а як результат взаємного пристосування ферменту і субстрату. Це дозволяє зрозуміти, чому деякі ферменти можуть взаємодіяти з кількома подібними субстратами або каталізувати реакції з різною швидкістю залежно від умов середовища. Крім того, модель індукованої відповідності пояснює механізми регуляції ферментативної активності, зокрема роль алостеричних ефектів, коли зв'язування регуляторних молекул змінює конформацію ферменту і його каталізуючі властивості.

Механізм взаємодії ферменту та субстрату за Кошландом розкриває динамічну природу ферментативного каталізу, демонструє роль конформаційних змін ферменту в процесі каталізу та поглиблює уявлення про молекулярні основи функціонування живих систем.

## Розділ II. ФОТОСИНТЕЗ

### Світлова фаза фотосинтезу

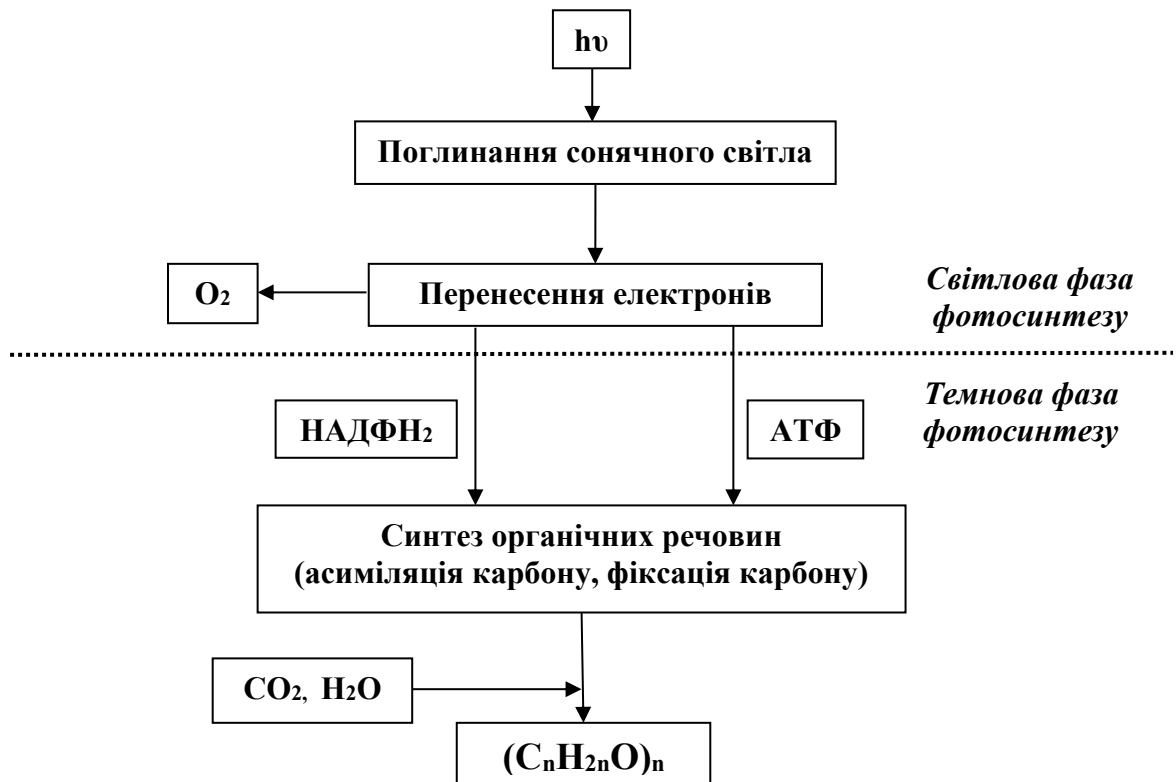


#### Відмінність хімічного зв'язку в органічних та неорганічних речовинах

Процес синтезу органічних сполук відбувається з поглинанням сонячної енергії –  $h\nu$ . Органічні молекули в світі живої природи масово послугують як джерела енергії, в той час як неорганічні речовини майже не використовуються з цією метою. В молекулах будь-яких речовин енергія виділяється при руйнуванні хімічних зв'язків. Отже, відмінність між органічними і неорганічними молекулами з точки зору їх енергетичної насиченості визначаються відмінностями у будові хімічних зв'язків у цих молекулах, хоча принцип створення хімічного зв'язку є однаковим.

Перекриття електронних хмарин сусідніх атомів приведе до утворення між ними зони надлишкового від'ємного заряду, яка утримує позитивно заряджені ядра сусідніх атомів за рахунок сил електростатичної взаємодії. Головна відмінність полягає у тому, що при створенні хімічного зв'язку в органічних молекулах електрони розташовуються на вищих орбітах. Це забезпечує можливість створити більшу спільну зону від'ємного заряду при перекритті електронних хмарин, яка утримує позитивно заряджені ядра з більшою силою і, відповідно, при руйнуванні даного хімічного зв'язку енергії виділяється набагато більше, ніж при руйнуванні такого ж зв'язку в неорганічних молекулах. Таким чином в основі більш енергетично насиченого хімічного зв'язку лежить розміщення електронів на відносно вищих орбітах. Із переміщенням електронів на ці орбіти їх потенціальна енергія збільшується. Різниця у виділеній енергії при розщепленні хімічного зв'язку у органічних і неорганічних речовинах прямо пропорційна різниці радіусів руху електронів в атомах цих речовин ( $R - r$ ).

Енергія, що використовується для підняття електронів з низьких орбіт в неорганічних речовинах на високі в органічних – це енергія сонячного світла. Отже, реакції фотосинтезу відбуваються з поглинанням енергії сонячного світла, тобто є ендотермічними (реакції відновлення).



### Загальна схема фотосинтезу

Перший етап перетворення світлової енергії в енергію хімічних зв'язків знов створених органічних сполук - це поглинання сонячного світла. Процеси, що відбуваються до пунктирної лінії умовно називають світловою фазою фотосинтезу, а після неї – темною фазою фотосинтезу.

Світлова фаза здійснюється в порожнині тилакоїду, темнова – в матриксі хлоропласту. Під час світлової фази фотосинтезу синтезуються два головних проміжних продукти – АТФ та НАДФН<sub>2</sub>. Необхідність створення цих речовин обумовлена їх використанням в наступній темновій фазі.

АТФ. Під час реакцій темної фази синтезуються численні проміжні речовини, які за своєю хімічною активністю будуть різними, в тому числі і хімічно інертними. Дані сполуки необхідно перевести в хімічно активний стан. Вони стають хімічно активними після фосфорилування – приєднання фосфатної групи від АТФ, створеної під час попередньої світлової фази фотосинтезу. Це дозволяє завершити багатостадійний процес синтезу органічних речовин.

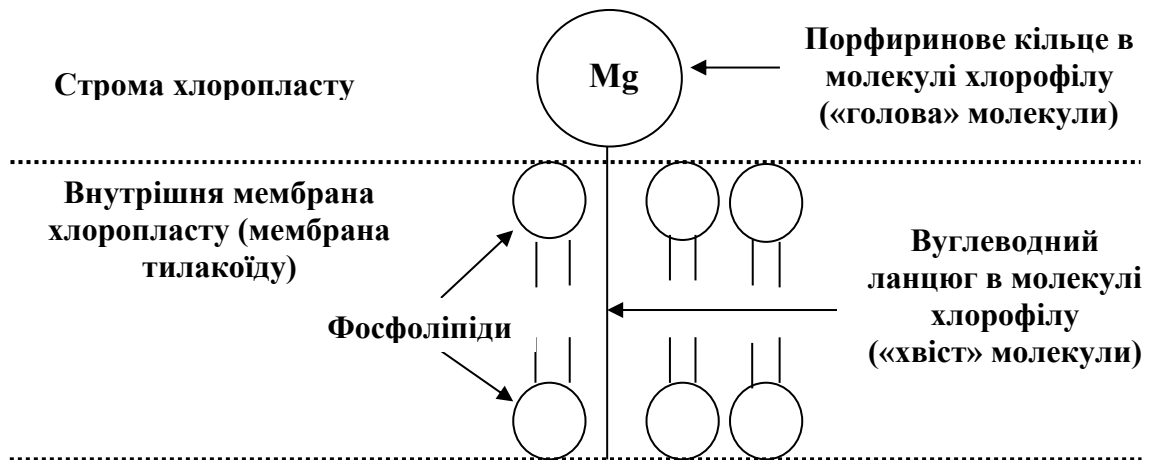
2. НАДФН<sub>2</sub> є коферментом, який переносить два атоми гідрогену із однієї реакції в іншу. В темновій фазі фотосинтезу атоми гідрогену із НАДФН<sub>2</sub> використовуються на відновлення карбону CO<sub>2</sub> із ступенем окислення +4 до карбону із ступенем окиснення 0 у складі органічної речовини (її можна вважати формально кінцевим продуктом фотосинтезу). НАДФН<sub>2</sub> легко віддає атоми гідрогену на відновлення карбону, при цьому сам окислюється до НАД<sup>+</sup>. Останній легко приєднує атоми гідрогену у світловій фазі фотосинтезу, переходячи у свою відновлену форму НАДФН<sub>2</sub>.

Цитоплазма

---

Зовнішня мембрана хлоропласту

---



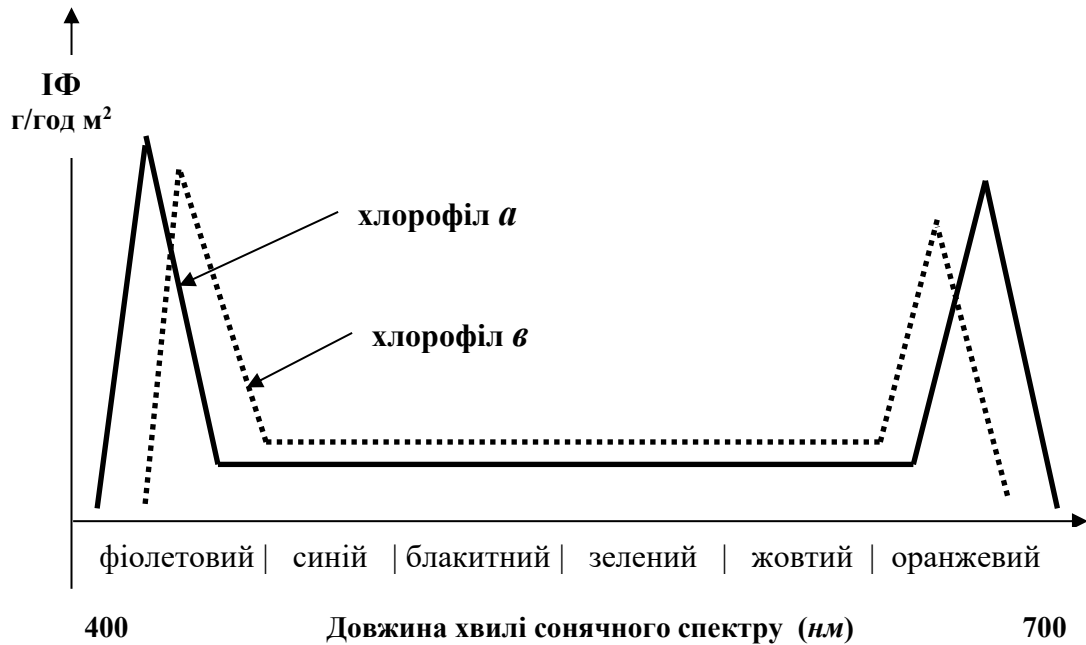
Порожнина тилакоїду

### Розташування молекули хлорофілу у мембрані тилакоїду

Функцію первинного сприйняття сонячного світла виконує пігмент хлорофіл. Хлорофіл є основним фотосинтетичним пігментом рослин, водоростей і ціанобактерій, який забезпечує поглинання світлової енергії та її перетворення на хімічну енергію в процесі фотосинтезу. Молекула хлорофілу є металорганічною сполукою, що складається з порфіринового кільця («голови»). Порфіринове кільце складається з чотирьох пірольних кілець, з'єднаних метиновими містками, що формують плоску кон'юговану систему подвійних зв'язків. У центрі порфіринового кільця розташований йон магнію ( $Mg^{2+}$ ). Саме ця система забезпечує здатність хлорофілу поглинати світло у видимій частині спектра. До складу кільця входять атоми нітрогену, здатні взаємодіяти з атомом магнію, розташованим у центрі «голови» хлорофілу. Порфіринове кільце гідрофільне, вона виступає над поверхнею мембрани тилакоїду і обернена в строму хлоропласту.

До порфіринового кільця приєднаний довгий вуглеводневий гідрофобний та ліпофільний ланцюг - „хвіст” хлорофілу, що забезпечує закріплення молекули хлорофілу в ліпідному шарі мембран тилакоїдів. Молекула хлорофілу є фотохімічно активною: після поглинання кванта світла вона переходить у збуджений стан і може передавати енергію збуджених світлом електронів іншим молекулам. Це лежить в основі первинних фотохімічних реакцій фотосинтезу. Хлорофіл також здатний до окисно-відновних реакцій і взаємодії з білками фотосистем.

Порфіринове кільце молекули хлорофілу дуже подібне за структурою до гему молекули гемоглобіну, що вказує на єдність органічного світу та його спільного походження.



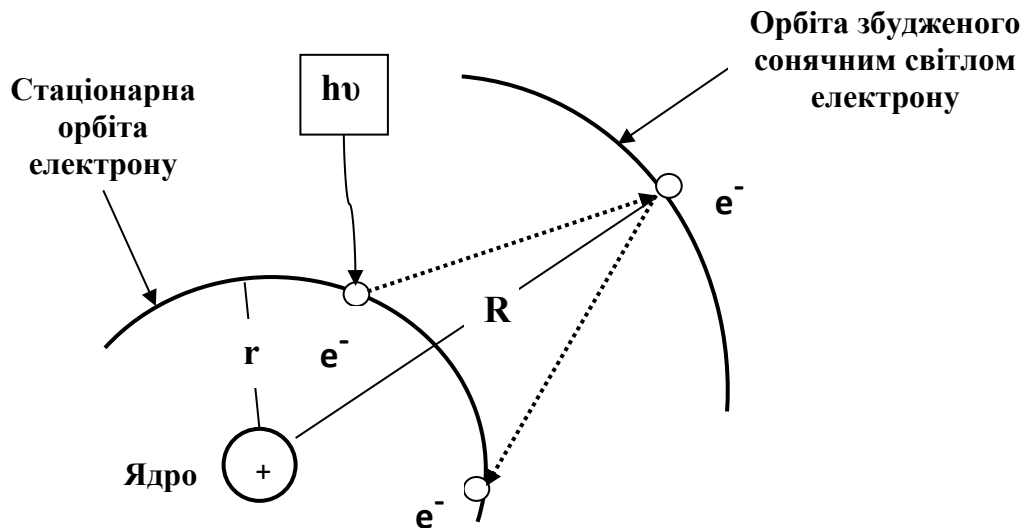
### Спектри поглинання хлорофілів *a* та *b*

Рослини здатні використовувати сукупність хвиль від 400 до 700 нм. Найкоротші хвилі відповідають фіолетовій частині спектру, найдовші – червоній.

Представлене на схемі графічне вираження ефективності поглинання хлорофілом різних довжин хвиль сонячного світла називається спектром поглинання хлорофілу. Спектр поглинання характеризує долю енергії поглинутого хлорофілом світла залежно від довжини хвилі.

Існує кілька форм хлорофілу: хлорофіл *a*, *b*, *c*, *d*, бактеріохлорофіли. Кожен із цих хлорофілів має власний спектр поглинання, який не співпадає із спектрами поглинання інших форм хлорофілів. Існування кількох різновидів хлорофілів в одній рослині дозволяє ефективніше використовувати сонячне світло, бо в цьому випадку зона довжин сонячних хвиль, які максимально ефективно поглинаються, стає більшою. Особливо це важливо для рослин, що ростуть у нижньому ярусі лісу, де кількість сонячної енергії мінімальна. Зазвичай рослини цього ярусу містять хлорофіл *a* і *b* (темно-зелений колір), а рослини відкритих місцевостей – лише хлорофіл *a* (світло-зелений колір). За хімічним складом і будовою різні форми хлорофілів відрізняються мінімально. Так, у хлорофілу *b* біля порфіринового кільця знаходиться група СНО а в молекулі хлорофілу *a* - група СН<sub>3</sub>.

Хлорофіл характеризується високою здатністю до поглинання світла, особливо в червоній і синьо-фіолетовій ділянках спектра. Максимуми поглинання хлорофілу *a* припадають приблизно на довжини хвиль 430–450 нм і 660–680 нм, а хлорофілу *b* - на 450–470 нм і 640–650 нм. Зелені промені хлорофіл поглинає слабо, що зумовлює зелений колір рослин. На представленій схемі подано спектри поглинання хлорофілу *a* та хлорофілу *b*.



### Перші наслідки поглинання хлорофілом сонячного світла

Поглинання сонячного світла молекулою хлорофілу є початковою ланкою фотосинтетичного процесу і лежить в основі перетворення світлової енергії на хімічну. Молекула хлорофілу, що входить до складу фотосистем у мембранах тилакоїдів хлоропластів, здатна поглинати кванти світла певної довжини хвиль, переважно в червоній і синьо-фіолетовій ділянках спектра. Унаслідок поглинання фотона один із електронів порфіринового кільця хлорофілу переходить зі стаціонарної орбіти на орбіту з вищим енергетичним рівнем. Такий перехід означає переведення електрона у збуджений стан.

Збуджений стан молекули хлорофілу є нестійким і триває надзвичайно короткий час. У цей момент електрон має підвищену енергію і здатність до участі в подальших фотохімічних реакціях. Якщо енергія збудження не буде використана, електрон повертається у вихідний стан, а надлишкова енергія розсіюється у вигляді тепла або флуоресценції. Проте в умовах фотосинтезу збуджений електрон передається на первинний акцептор електронів, що започатковує ланцюг фотохімічних реакцій.

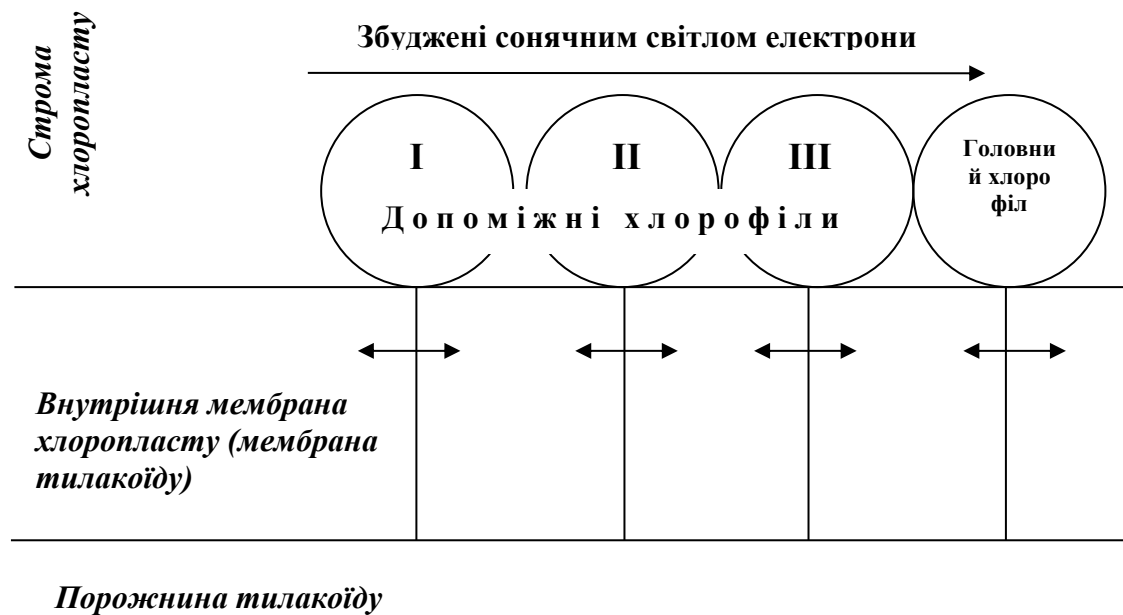
Передача електрона від збудженого хлорофілу до акцепторів електронів є ключовою подією світлової фази фотосинтезу. У результаті цього процесу відбувається фотохімічне розділення зарядів і формування електронтранспортного ланцюга. Рух електронів через систему переносників супроводжується синтезом молекул АТФ і відновленням НАДФ<sup>+</sup> до НАДФН<sub>2</sub>. Саме ці високоенергетичні сполуки акумулюють світлову енергію у формі хімічних зв'язків.

У подальшому енергія, накопичена в молекулах АТФ і НАДФ·Н, використовується в темній фазі фотосинтезу (циклі Кальвіна) для синтезу органічних речовин із вуглекислого газу. Таким чином, енергія сонячного світла, спочатку поглинута молекулою хлорофілу і передана збудженому електрону, трансформується у хімічну енергію нових ковалентних зв'язків у молекулах вуглеводів та інших органічних сполук.

---

## Зовнішня мембрана хлоропласту

---



### Напрямок передачі сонячної енергії у фотосистемі

Молекули хлорофілів функціонально об'єднані в мембрані тилакоїду у так звані фотосистеми - сукупності молекул хлорофілу, в яких відбувається сприйняття та передача сонячної енергії (допоміжні хлорофіли). Головний хлорофіл (реакційний центр), отримує енергію від допоміжних та спрямовує її в ланцюг окисно-відновних реакцій. Існує дві фотосистеми:

- ФС I - 200 молекул хлорофілу *a*, каротиноїди і головний хлорофіл  $P_{700}$ ;
- ФС II - 200 молекул хлорофілу *a*, 200 молекул хлорофілу *b* і головний хлорофіл  $P_{690}$ .

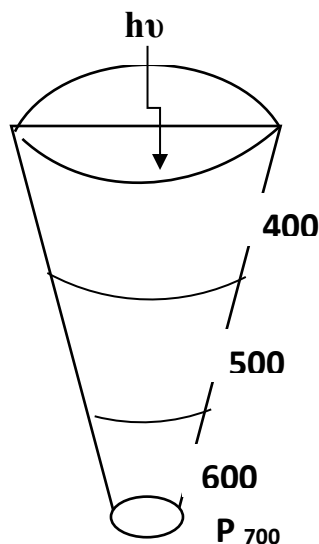
Здійснення процесу фотосинтезу потребує участі обох фотосистем.

Передача отриманої сонячної енергії від одного допоміжного хлорофілу до іншого у фотосистемі здійснюється шляхом так званого індукційного резонансу. Після сприйняття кванту сонячного світла один із електронів порфіринового кільця першої молекули хлорофілу переходить на більш високий енергетичний рівень. Таке його положення нестабільне, через короткий проміжок часу він повертається на свою стаціонарну орбіту. Згідно законів електрофізики, якщо заряджена частинка переміщується в просторі, навколо неї виникає електромагнітне поле, яке поширюється у просторі у вигляді електромагнітних коливань. Під дією цього поля починає коливатися перша молекула хлорофілу. Так як всі молекули хлорофілу розміщені у мембрані хлоропласту досить щільно, перша молекула під час свого коливання штовхає сусідню. Тепер вони коливаються одночасно, лише у першої молекули коливання будуть згасаючими, а у другої такими, що заростатимуть. У певний момент часу амплітуди їхніх коливань співпадають і виникне явище резонансу – різке збільшення внутрішньої енергії системи

внаслідок співпадіння амплітуди власних коливань та коливань, накладених ззовні. В результаті явища резонансу різко підвищується рівень внутрішньої енергії другої молекули хлорофілу. Цього стрибка енергії буде достатньо для підняття електрону другої молекули хлорофілу на вищу орбіту, аналогічно до підняття електрону першої молекули хлорофілу після сприйняття кванту сонячної енергії. Таким чином, електрон другої молекули хлорофілу піднімається на вищу орбіту, не отримуючи безпосередньо енергію сонячного променя. Потім він повертається на стаціонарну орбіту і ситуація повторюється.

Збуджені електрони не залишають свою молекулу хлорофілу. Відбувається лише послідовне збудження електронів сусідніх молекул хлорофілу, що можна вважати передачею сонячної енергії від першого, збудженого безпосередньо сонячним світлом, допоміжного хлорофілу, до наступних у фотосистемі (індукційний резонанс). Цей процес триває до тих пір, поки енергія сонячного світла не досягне головного пігменту (реакційного центру). Зазначимо, що висота підняття електрону над ядром буде весь час зменшуватись у кожній наступній збудженій молекулі хлорофілу, що вказує на часткову втрату енергії під час кожного наступного моменту її передачі у фотосистемі.

У позначенні головних хлорофілів (реакційних центрів) присутні цифри 700 і 690, які відповідають максимальній довжині хвилі спектра поглинання цих хлорофілів. Між довжиною хвилі та кількістю енергії, яку вона містить, існує обернено пропорційна залежність. Під час передачі енергії по ланцюгу допоміжних хлорофілів у фотосистемі частина цієї енергії втрачається, і до реакційних центрів вже надходить менша кількість енергії, яка відповідає найдовшій хвилі в спектрі поглинання – біля 690 -700 нм.



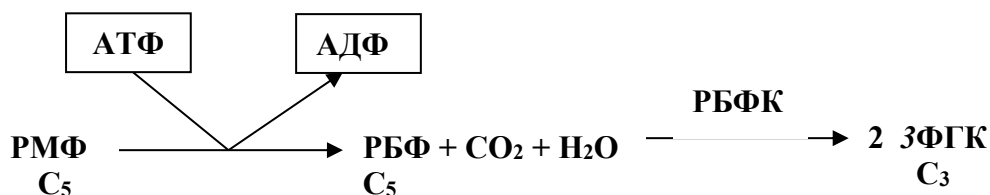
### Модель функціонування фотосистеми

400, 500, 600 – довжини хвиль, що відповідають спектру поглинання допоміжних хлорофілів у фотосистемі



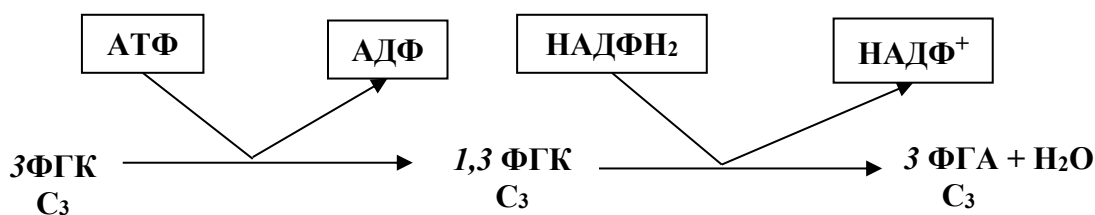
## Темнова фаза фотосинтезу. Етапи циклу Кальвіна

### 1. Карбоксилювання (фіксація діоксиду карбону)



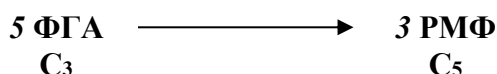
Акцептором  $\text{CO}_2$  є п'ятивуглецевий цукор рибулоза 1,5 бифосфат ( $\text{C}_5$ ). Під час реакції карбоксилювання рибулоза приєднує  $\text{CO}_2$ . Цю реакцію каталізує фермент рибулозабифосфаткарбоксілаза (РБФК). Особливістю цього етапу є те, що перед карбоксилюванням рибулозамонофосфат активізується за рахунок приєднання ще однієї фосфатної групи з утворенням уже дифосфату. Джерелом фосфору для цього є АТФ, створена на попередньому етапі у світловій фазі під час нециклічного фотофосфорилування. Це перше місце використання АТФ, синтезованої системою, АТФ-синтетазою ( $\text{GF}_1\text{-F}_0$ ) у світловій фазі фотосинтезу

### 2. Відновлення вуглецю



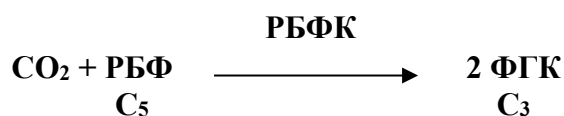
Фосфогліцерінова кислота (ФГК) є хімічно неактивною, тому спочатку відбувається переведення її в хімічно активний стан шляхом фосфорилування за рахунок АТФ, створеної під час світлової фази фотосинтезу (друге місце використання АТФ). При цьому монофосфорна кислота перетворюється у 1,3 дифосфогліцерінову кислоту. І лише після цього відбувається її відновлення до альдегіду ФГА. Карбон у складі ФГА має ступінь окислення – 0, через це його можна вважати остаточним продуктом фотосинтезу.

### 3. Регенерація акцептора

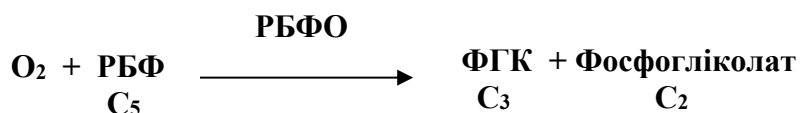


Процес фотосинтезу на світлі повинен відбуватися постійно, тобто має носити циклічний характер. Остаточні продукти фотосинтезу, або їх частина, повинні модифікуватися у речовини, з яких процес починався, повинна відбутися регенерація рибулози РМФ яка є акцептором  $\text{CO}_2$ . Відбувається перетворення п'яти молекул, що мають карбоновий ланцюг із трьох атомів карбону (ФГА) у три молекули по п'ять карбонів у кожній молекулі (РМФ).

## Фотодихання. Подвійна природа активного центру ферменту РБФК



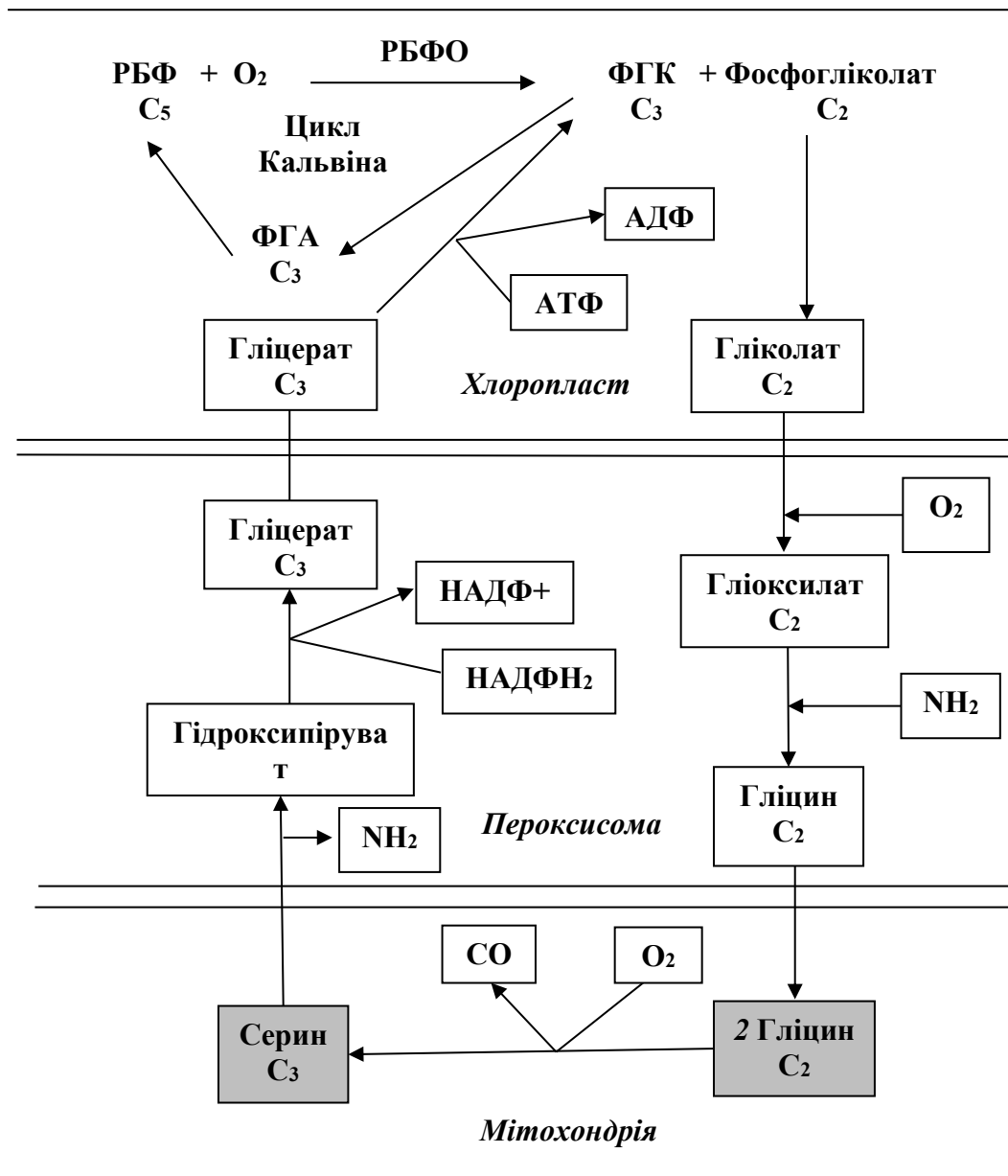
Карбоксилазна активність каталітичного центру ферменту РБФК за умови низької відносної концентрації кисню та високої відносної концентрації вуглекислого газу в атмосфері



Оксигеназна активність каталітичного центру ферменту РБФК за умови низької відносної концентрації вуглекислого газу та високої відносної концентрації кисню в атмосфері

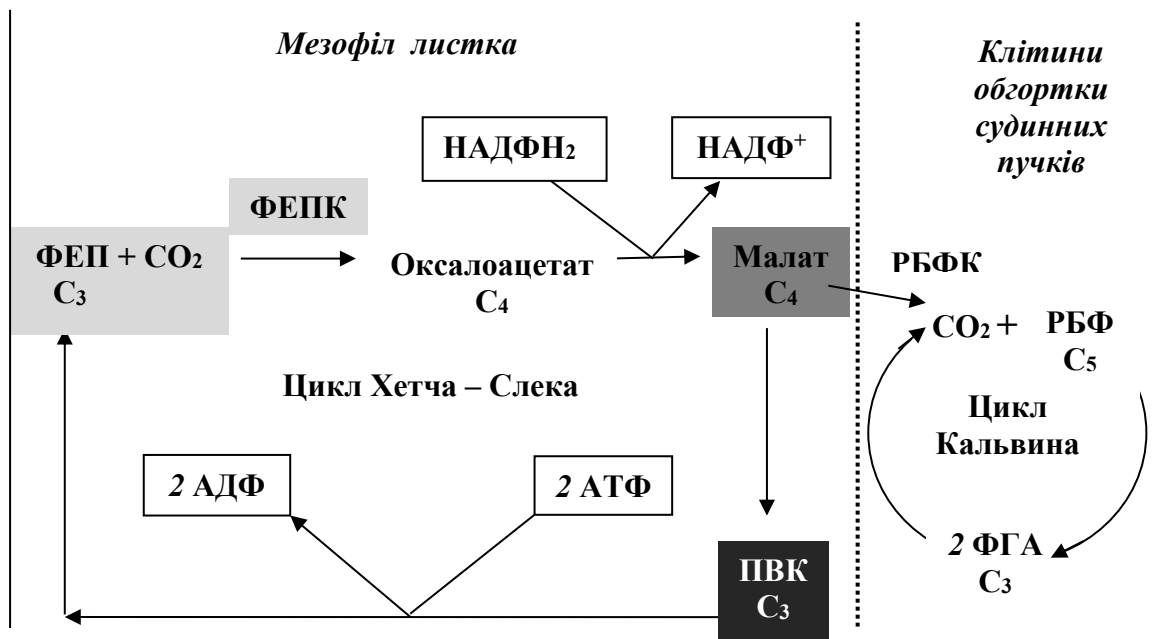
Фотосинтез є джерелом кисню в атмосфері. Коли виникав процес фотосинтезу (виникнення рослин), кисню в атмосфера було дуже мало: близько 0,002% (зараз – 21%), але вона була набагато багатшою на вуглекислий газ, ніж тепер. Фактично співвідношення  $\text{CO}_2$  та  $\text{O}_2$  в атмосфері було протилежним до сучасного. Ключовий фермент циклу Кальвіна – РБФК, формувався в умовах надлишку  $\text{CO}_2$ . Пізніше з'ясувалося, що активний центр ферменту РБФК, що каталізує ключову реакцію темної фази фотосинтезу - реакцію карбоксилювання, має подвійну природу: він може утворювати фермент – субстратний комплекс як із вуглекислим газом, так і з киснем, залежно від зміни концентрації того чи іншого газу в атмосфері (листя). Така просторова спорідненість активного центру ферменту РБФК до цих двох субстратів пояснюється газовим складом атмосфери під час формування ферменту (переважання  $\text{CO}_2$  над  $\text{O}_2$ ). Адже не абсолютна просторова відповідність активного центра ферменту до субстрату ( $\text{CO}_2$ ) компенсувалась високою концентрацією останнього для здійснення реакції карбоксилювання. Підвищені концентрації кисню гальмують процес фотосинтезу (ефект Варбурга). Необхідно підкреслити, що просторова відповідність конфігурації активного центру ферменту РБФК до конфігурації молекули  $\text{CO}_2$ , як первинного субстрату, є на декілька порядків більшою, ніж до молекули  $\text{O}_2$ .

Якщо в атмосфері достатня кількість вуглекислого газу, то РБФК каталізує реакцію карбоксилювання. Утворена фосфогліцерінова кислота спрямовується в цикл Кальвіна. Якщо в атмосфері звичайне співвідношення концентрацій  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  (0,003%/21%) порушено на користь кисню, то фермент каталізує оксигеназну реакцію (приєднання кисню) і в цьому випадку називається РБФО (рибулозабіфосфат оксигеназа).



### Гліколатний шлях

Біологічний зміст цього шляху – максимально можливе повернення двох карбонів гліколату у цикл Кальвіна для зменшення втрат карбону, на асиміляцію яких раніше було витрачено значну кількість енергії. Втрати все одно будуть, але не такі суттєві, якщо б не було процесу фотодихання. Фотодихання здійснюється в результаті взаємодії трьох органел: хлоропластів, пероксисом та мітохондрій. У деяких рослин із низькою інтенсивністю фотосинтезу, фотодихання може складати до 50% від інтенсивності фотосинтезу. Ключова реакція гліколатного шляху – синтез з двох молекул гліцину ( $\text{C}_2$ ) однієї молекули амінокислоти серину ( $\text{C}_3$ ) з одночасним декарбоксилюванням. Три з чотирьох атомів карбону, що могли бути втрачені для фотосинтезу, повертаються у цикл Кальвіна у складі серину ( $\text{C}_3$ ) а після модифікації – ФГК ( $\text{C}_3$ ). Ферменти темної фази фотосинтезу розраховані на взаємодію саме з трьохкарбовонними сполуками.

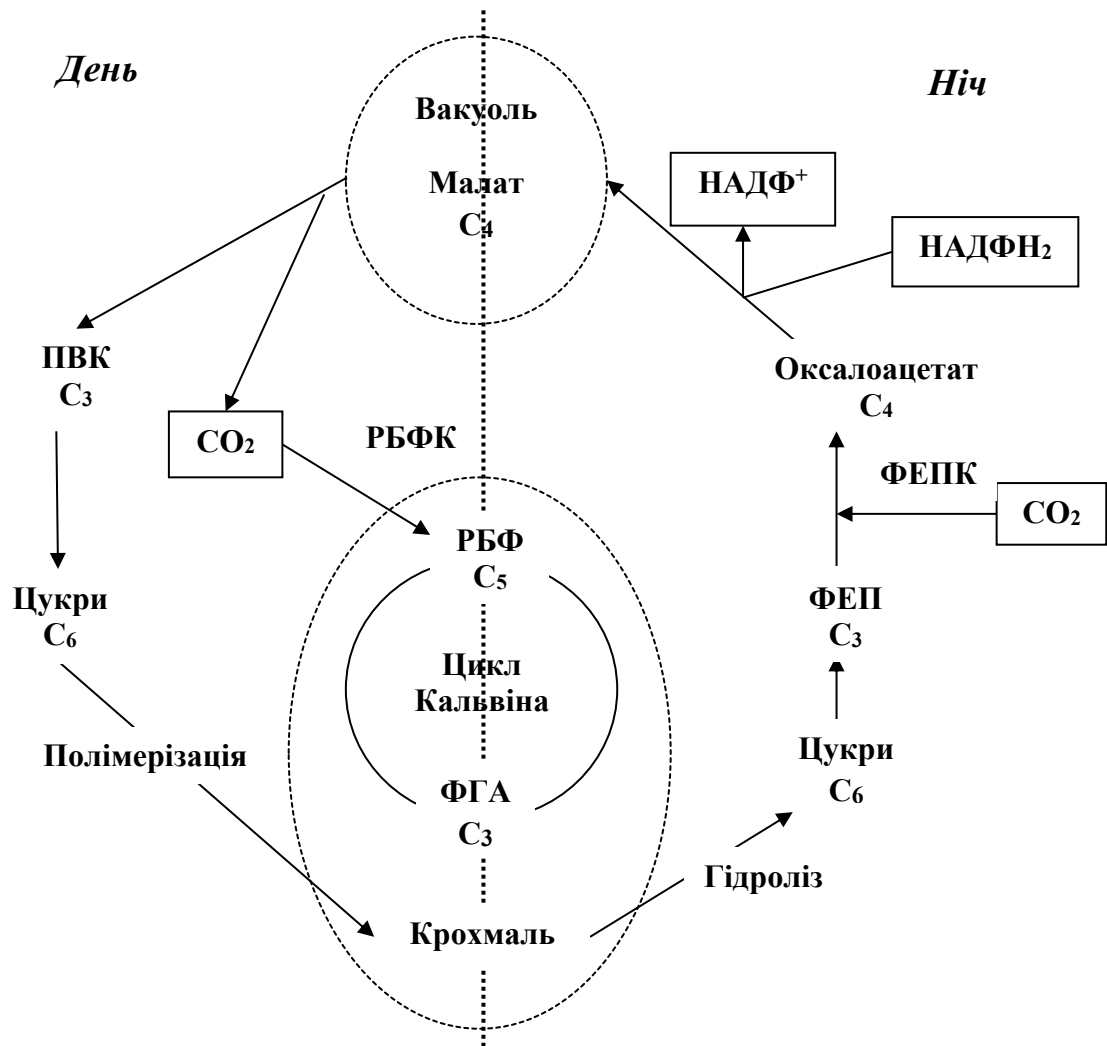


### Етапи С<sub>4</sub> фотосинтезу (цикл Хетча-Слека)

■ - **Фіксація CO<sub>2</sub> в клітинах мезофілу.** У С<sub>4</sub> рослин, на відміну від С<sub>3</sub>-рослин, цикл Кальвіна здійснюється не в листку, а в клітинах обгортки судинних пучків (всі провідні судини у них оточені подвійним шаром клітин - „кранц – анатомія”). Саме там розташований фермент РБФК. У С<sub>4</sub> рослин первинним акцептором CO<sub>2</sub> є ФЕП – фосфоенолпірвіноградна кислота (С<sub>3</sub>), а не РБФ (С<sub>5</sub>) і первинне карбоксилювання каталізує інший фермент - ФЕП-карбоксилаза (ФЕПК), який знаходиться у цитоплазмі клітин стовпчастого мезофілу. ФЕПК має велику перевагу перед ферментом РБФК: його активний центр має надзвичайно високу просторову відповідність спорідненість до CO<sub>2</sub>, тому ФЕПК взаємодіє з будь-якою мінімальною кількістю CO<sub>2</sub> та ніколи не взаємодіє з киснем (фотодихання відсутнє).

■ - **Малатний шунт.** Оксалоацетат відновлюється до малату (С<sub>4</sub>) з використанням НАДФН<sub>2</sub>. Малат рухається із клітин мезофілу в клітини обгортки судинних пучків листка і транспортує карбон CO<sub>2</sub> до циклу Кальвіна, а конкретно – ферменту РБФК. Там малат декарбоксилюється з виділенням CO<sub>2</sub> і пірвіноградної кислоти (ПВК) (С<sub>3</sub>). Таким чином в клітинах обгортки штучно підтримується висока концентрація CO<sub>2</sub>. Це забезпечує постійну карбоксилазну, а не оксигеназну активність РБФК у циклі Кальвіна і, як наслідок, відсутність фотодихання.

■ - **Регенерація первинного акцептора.** Так як темнова фаза С<sub>3</sub> фотосинтезу має циклічний характер, то і шлях, що забезпечує надходження CO<sub>2</sub> також повинен бути циклічним. Тому відбувається регенерація первинного акцептора ФЕП в циклі Хетча-Слека. Для цього ПВК повертається в клітини мезофілу і одночасно фосфорилується до ФЕП з використанням однієї молекули АТФ – первинного акцептора CO<sub>2</sub>. Друга молекула АТФ використовується на активний транспорт CO<sub>2</sub> і гідрогену із клітин мезофілу в клітини обгортки судинних пучків.

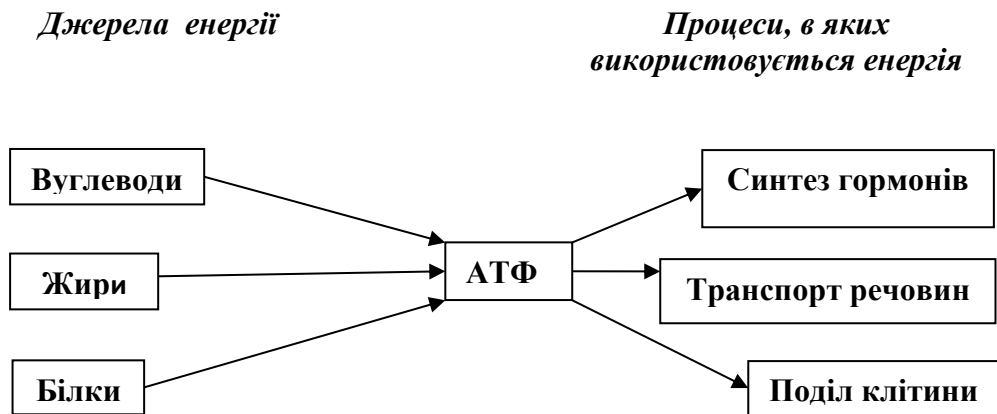


### САМ-фотосинтез (Crassulaceae acid metabolism)

В пустелях та напівпустелях, температура протягом дня сягає +55<sup>0</sup>С. Рослини продихи не відкривають через загрозу миттєвої втрати вологи. Єдиною можливістю для випаровування є відкриття продихів вночі, коли температура знижується до +20<sup>0</sup>С. Надходження CO<sub>2</sub> до рослини тільки вночі привело до появи ще одного типу фотосинтезу - САМ-фотосинтезу, коли фіксація карбону (цикл Хетча-Слека) здійснюється вночі, а збудження електронів хлорофілу світлом та синтез органічної речовини (цикл Кальвіна) – вдень. Даний тип фотосинтезу більш поширений, ніж С-<sub>4</sub> фотосинтез.

У рослин із САМ-метаболізмом цикли Кальвіна і Хетча - Слека розділені не лише просторово, а й у часі. Вночі відбувається первинне карбоксилювання CO<sub>2</sub> повітря за участю фермента ФЕПК (цикл Хетча-Слека). Вдень – вторинне карбоксилювання CO<sub>2</sub>, вивільненого з малату, за участю фермента РБФК (цикл Кальвіна). Перехід ніч-день здійснюється через малат, який накопичується у вакуолі. Перехід день-ніч – через крохмаль, який зберігається у хлоропласті і є одним із продуктів фотосинтезу.

## Розділ III. КЛІТИННЕ ДИХАННЯ

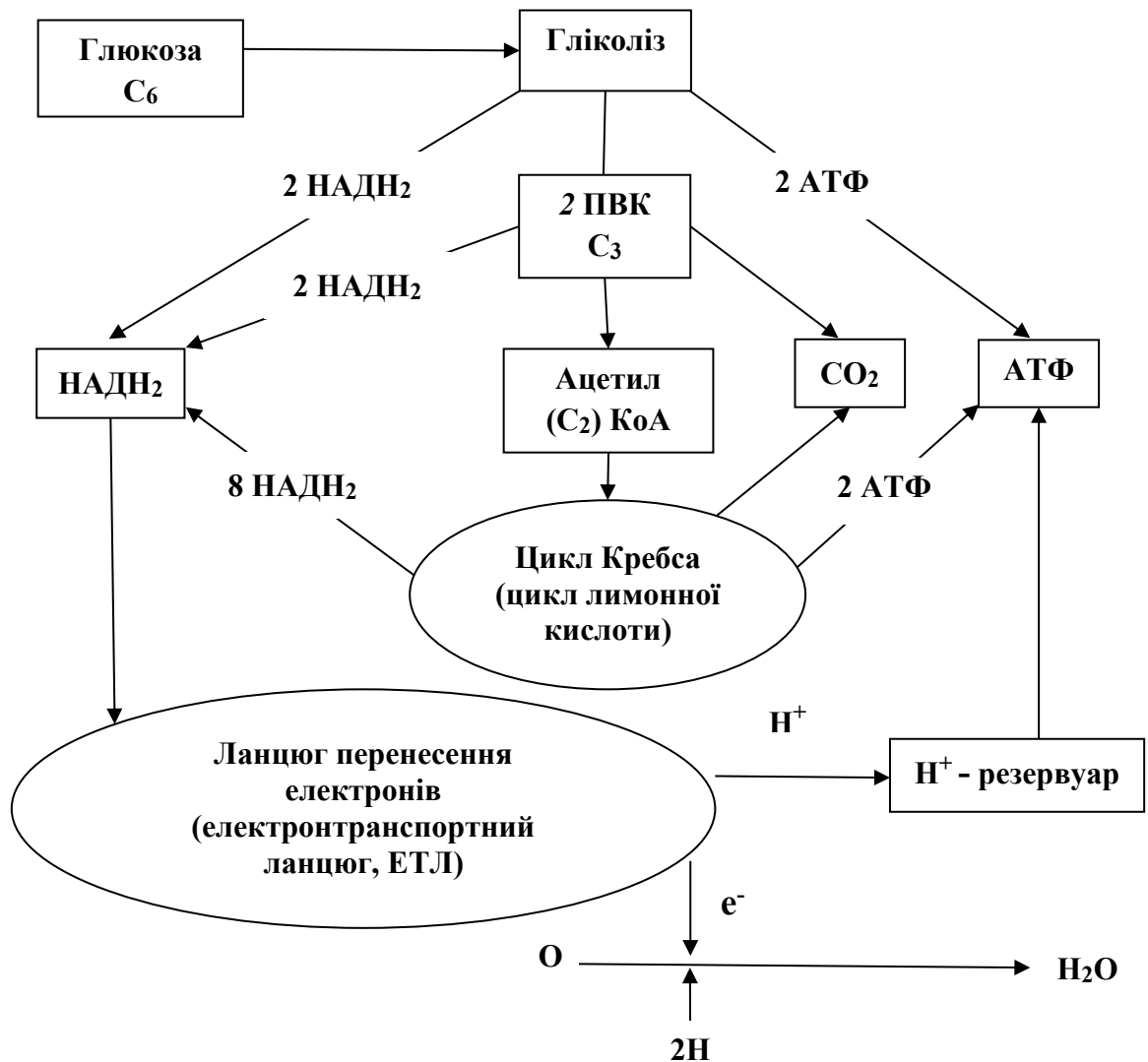


### Коротка характеристика АТФ та напрямків її використання в клітині

Клітинам постійно потрібна енергія для найрізноманітніших процесів – синтезу білків, активного транспорту речовин, клітинного поділу тощо. Найчастіше джерелом такої енергії є багаті на енергію органічні сполуки. Усі організми, як автотрофні, так і гетеротрофні для утворення АТФ розщеплюють хімічні зв'язки в органічних сполуках. Для такого розщеплення використовується кисень, відбувається окиснення органічних речовин, під час якого карбон зі ступенем окислення 0 у цих сполуках окиснюється до карбону зі ступенем окислення +4 у  $\text{CO}_2$ . Під час окиснення руйнуються хімічні зв'язки в органічних молекулах і вивільняється енергія, частина якої використовується для приєднання неорганічного фосфату до АДФ - синтезу АТФ. Таким чином, енергія хімічних зв'язків органічних речовин переходить до АТФ у вигляді так званого макроергічного зв'язку. За відсутності кисню (анаеробне дихання - бродіння) повне окиснення всіх хімічних зв'язків неможливе.

При гідролізі АТФ до АДФ і неорганічного фосфату:  $\text{АТФ} \rightarrow \text{АДФ} + \text{P}_n + \text{Q}$  (АТФ) вивільняється приблизно 30,6 кДж/моль, тому АТФ може утворитися лише під час тих реакцій, при яких вихід енергії становить більше 30,6 кДж/моль. Увесь надлишок енергії (понад 30,6 кДж/моль) не може бути зафіксована у макроергічному зв'язку в АТФ, так як і вся енергія реакцій, що дають менше 30,6 кДж/моль.

Оскільки вся хімічна енергія всіх різноманітних хімічних зв'язків, що є в клітині, переведена в одну форму – форму хімічного зв'язку між залишками фосфорної кислоти у АТФ, то всі енергозалежні процеси потребують здійснення лише однієї реакції, здатної вивільнити енергію із АТФ – реакції гідролізу цих зв'язків. Завдяки цьому досягається значна економія щодо діючих у клітині механізмів енергетичного обміну. Молекула АТФ відносно невелика і тому легко переходить через будь-яку мембрану клітини. АТФ діє як сполука, що пов'язує між собою дихання і всі процеси, які потребують енергії.

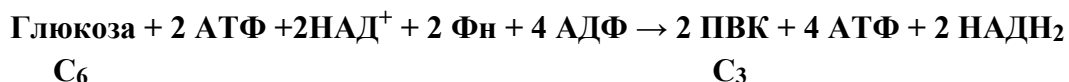


### Загальна схема дихання

Під час клітинного дихання глюкоза, або інший субстрат, розщеплюється в ході ряду послідовних ферментативних реакцій. Під час деяких з них енергія хімічних зв'язків використовується для синтезу АТФ. У результаті частина енергії, яка раніше містилася в глюкозі, переходить у високоенергетичні фосфатні зв'язки АТФ (реакція фосфорилування). Ця реакція потребує для свого здійснення певної кількості енергії. Встановлено послідовність основних етапів синтезу АТФ: окиснення хімічних зв'язків у глюкозі із відщепленням від неї атомів гідрогену → включення атомів гідрогену до складу коферменту НАДН<sub>2</sub> → вивільнення протонів Н<sup>+</sup> із НАДН<sub>2</sub> та їх накопичення в міжмембранному просторі мітохондрій → виникнення електрохімічного градієнту концентрації між Н<sup>+</sup>- резервуаром і матриксом мітохондрій → рух протонів Н<sup>+</sup> за цим градієнтом до матриксу через внутрішню мембрану мітохондрій → використання енергії руху Н<sup>+</sup> для здійснення реакції фосфорилування (синтез АТФ) в системі GF<sub>1</sub>- F<sub>0</sub>. Під час вивчення процесу дихання особлива увага приділяється руху Н<sup>+</sup>, який забезпечує створення електрохімічного градієнту, необхідного для синтезу АТФ.

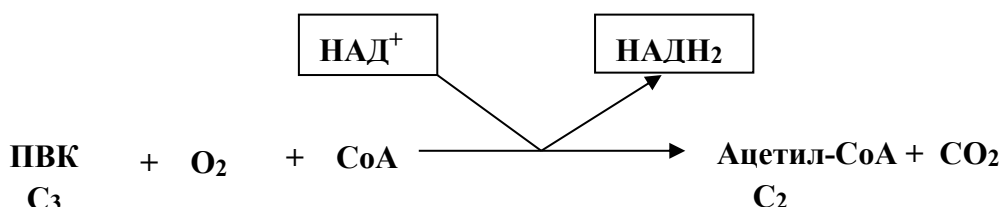
## Етапи аеробного дихання

### 1. Гліколіз



Ферменти гліколізу локалізовані в цитоплазмі. Під час гліколізу молекула глюкози ( $\text{C}_6$ ) розщеплюється на дві молекули пірвіноградної кислоти - ПВК ( $\text{C}_3$ ). В ході цього розщеплення утворюються ще дві важливі речовини: 4 молекули АТФ (2 з яких залишаються для потреб гліколізу) та атоми гідрогену. Останні приєднуються до коферменту НАД<sup>+</sup>, який при цьому відновлюється до НАДН<sub>2</sub> і надалі здійснює функцію перенесення отриманих атомів гідрогену в електронтранспортному ланцюгу для забезпечення «накачки» Н<sup>+</sup> - резервуару, необхідним для наступного синтезу АТФ.

### 2. Окисне декарбоксилювання пірвіноградної кислоти (ПВК)



У результаті цього процесу пірвіноградна кислота окиснюється до ацетилу ( $\text{C}_2$ ), відповідно одночасно відновлюється молекула НАД<sup>+</sup> до НАДН<sub>2</sub> і виділяється перша молекула  $\text{CO}_2$ . Ацетил поєднується з коферментом СоА у сполуку ацетил-СоА, в складі якої ацетил стає здатним до руху із цитоплазми, де відбувався гліколіз, до мітохондрій. Відновлений НАДН<sub>2</sub> надходить в ланцюг перенесення електронів (ЕТЛ) – послідовність високомолекулярних сполук-переносників, розташованих на внутрішній мембрані мітохондрій, що забезпечують розділення атомарного Н на електрони і Н<sup>+</sup> та накопичення останніх у міжмембранному просторі мітохондрій – Н<sup>+</sup> - резервуарі, необхідного для наступного синтезу АТФ.

### 3. Цикл Кребса (цикл лимонної кислоти)

Ферменти циклу Кребса локалізовані в матриксі мітохондрій. Ацетил кофермент А (СоА) спрямовується у цикл Кребса і віддає свою ацетильну групу ( $\text{C}_2$ ) до оксалоацетату ( $\text{C}_4$ ), в результаті чого утворюється цитрат ( $\text{C}_6$ ). Звільнений кофермент СоА повертається за наступною ацетильною групою, щоб принести її в цикл Кребса. Під дією ряду ферментів у циклі Кребса два з шести атомів карбону окиснюється до  $\text{CO}_2$  і регенерується оксалоацетат. Таким чином, процес стає циклічним. При послідовному декарбоксилюванні субстрату в циклі Кребса два атоми карбону із ацетилу окиснюються до  $\text{CO}_2$ . При цьому декарбоксилюванні використовується кисень, що відщеплюється від двох молекул води. Тому таке декарбоксилювання називають окисним. У результаті окиснення в циклі Кребса атомів карбону молекули ацетилу ( $\text{C}_2$ ),

виділяється енергія, якої достатньо для перетворення 1 молекули АДФ у АТФ (субстратне фосфорилування) та відновлення 3 молекул коферменту НАДН<sub>2</sub> із НАД<sup>+</sup>, а також однієї молекули іще одного переносника водню – коферменту ФАДН<sub>2</sub> із ФАД<sup>+</sup>.

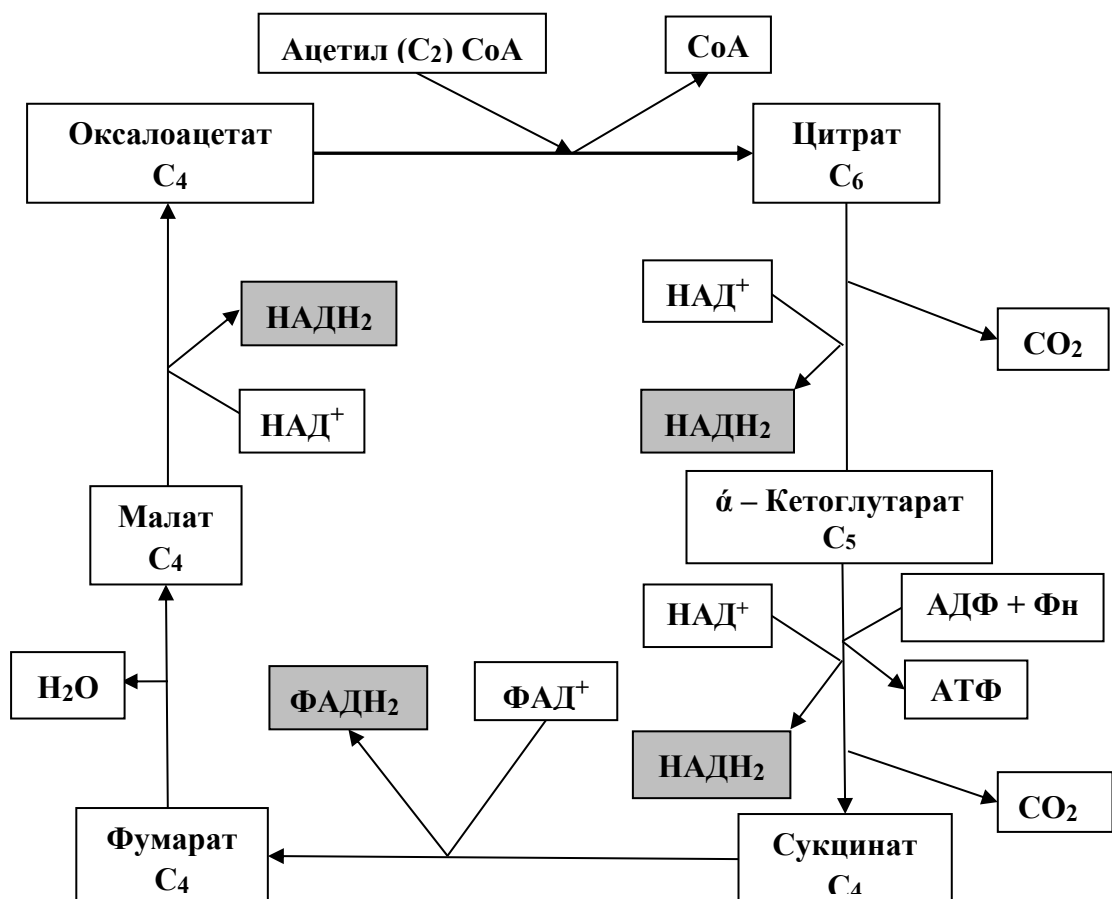
Загальне рівняння циклу Кребса:



Оскільки при окисненні молекули глюкози утворюється 2 молекули АцетилСоА, то для повного окиснення молекули глюкози повинно пройти два обороти циклу.

Підсумки функціонування циклу Кребса:

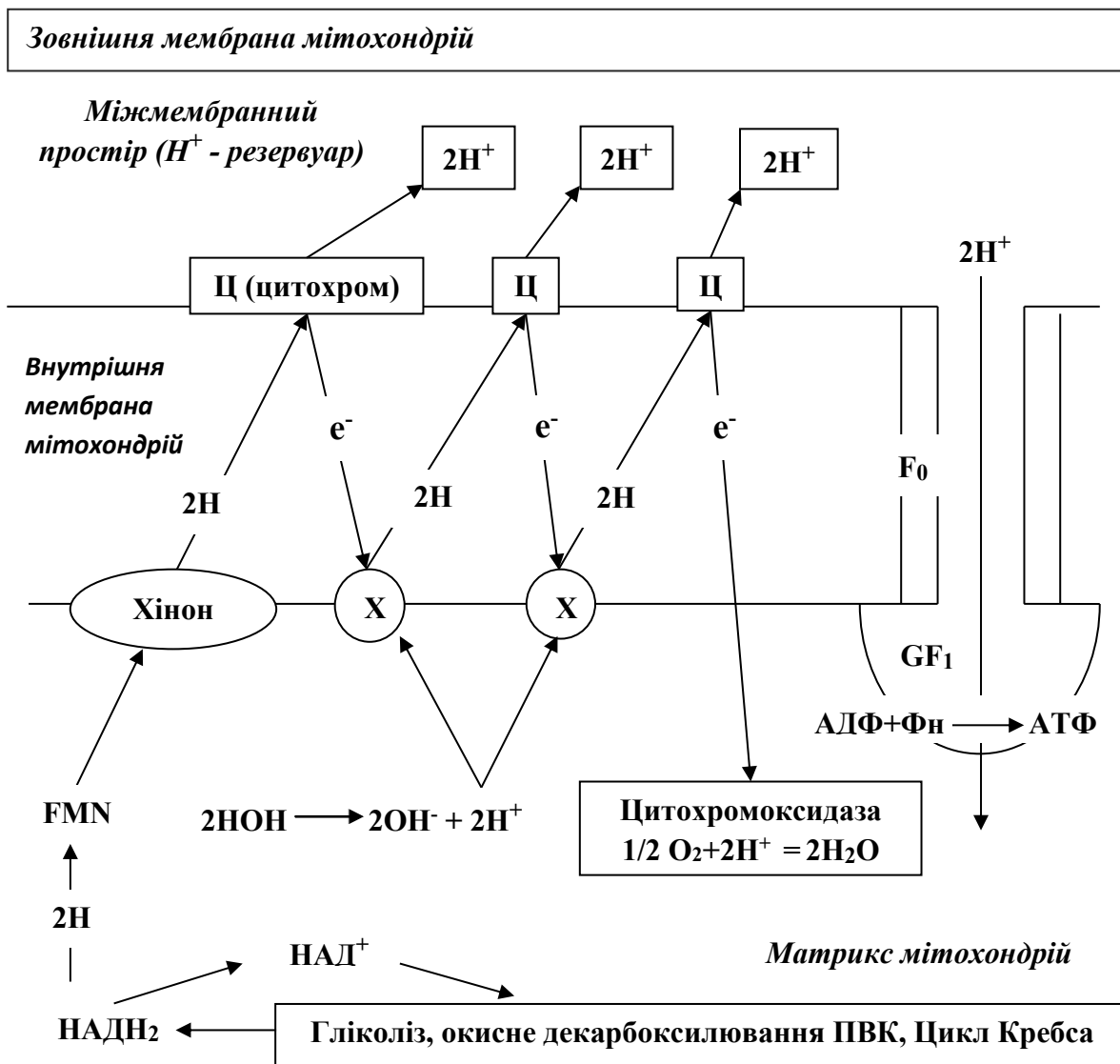
1. Кожна молекула ацетилю окиснюється до двох молекул СО<sub>2</sub>.
2. На різних етапах циклу Кребса атоми гідрогену відщеплюються від субстрату і відновлюють коферменти НАД<sup>+</sup> і ФАД<sup>+</sup> до НАДН<sub>2</sub> і ФАДН<sub>2</sub>.
3. Одна молекула АТФ утворюється при кожному обороті циклу Кребса в ході субстратного фосфорилування.
4. 3 молекули НАДН<sub>2</sub> і 1 молекула ФАДН<sub>2</sub> спрямовуються у електронтранспортний ланцюг.



■ - Продукти циклу Кребса, що спрямовуються в ЕТЛ для синтезу АТФ системою GF<sub>1</sub>- F<sub>0</sub> (АТФ - синтетаза)

## 4. Електронтранспортний ланцюг (ЕТЛ)

Цитоплазма

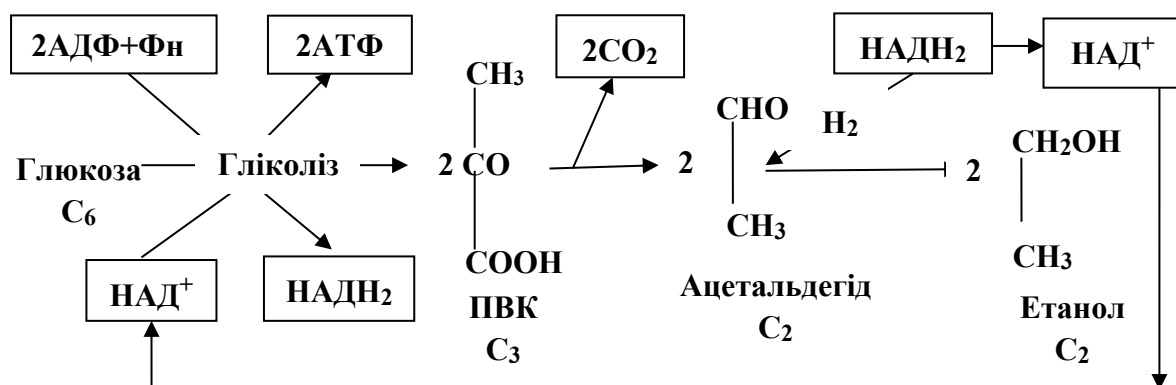


В ЕТЛ кожний наступний переносник є більш сильним окисником, ніж попередній. Це рухає електрони. Так відбувається до  $O_2$  в кінці ЕТЛ.  $O_2$ , як остаточний найсильніший акцептор електронів та  $H$ , з'єднує електрони з протонами  $H^+$  з утворенням молекули води. Першим отримувачем атомів гідрогену в дихальному ланцюгу є FMN (флавомононуклеотид). НАДН<sub>2</sub> віддає йому гідроген, як сильнішому окиснику. Сам НАДН<sub>2</sub> при цьому переходить в окиснену форму НАД<sup>+</sup> і повертається в Цикл Кребса. Від FMN атоми  $H$  рухаються по ланцюгу переносників до  $O_2$  від хінону до цитохрому. Такі переходи здійснюються три рази. Завдяки присутності  $O_2$  відбувається рух електронів та  $H^+$  через внутрішню мембрану мітохондрій, і, як наслідок, створюється електрохімічний градієнт між матриксом мітохондрій та міжмембранним простором на користь останнього.  $H^+$  рухається за цим градієнтом до матриксу мітохондрій і забезпечує синтез АТФ у системі  $F_1F_0$  (АТФ-синтетаза).

## Анаеробне дихання (бродиння)

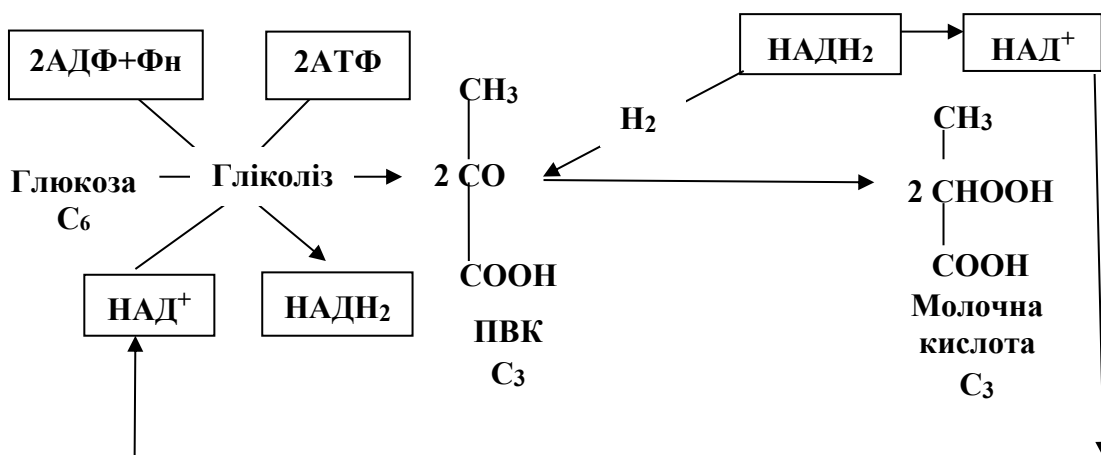
За нестачі кисню, який відіграє роль кінцевого акцептора електронів і гідрогену, ЕТЛ не функціонує, а значить, не створюється електрохімічний градієнт, здатний забезпечити синтез АТФ. А оскільки НАДН<sub>2</sub> не може при цьому знову перетворитися в НАД<sup>+</sup>, то, відповідно, перестають функціонувати ті шляхи, для яких НАД<sup>+</sup> необхідний - це гліколіз і цикл Кребса. У таких умовах використовуються інші акцептори для зв'язку атомів гідрогену із НАДН<sub>2</sub>. Усі біохімічні шляхи, де НАДН<sub>2</sub> звільняється від атомів гідрогену без участі кисню, називають анаеробним диханням, або бродинням.

### Спиртове бродиння



Під час спиртового бродиння в якості акцептора гідрогену виступає ацетальдегід.

### Молочнокисле бродиння



Під час молочнокислого бродиння в якості акцептора гідрогену виступає пірвіноградна кислота (ПВК)

У кінцевих продуктах бродиння – етиловому спирті і молочній кислоті - залишається значна кількість енергії невикористаних хімічних зв'язків. Вихід енергії у анаеробному диханні в порівнянні з аеробним є незначним:

1. Під час аеробного дихання  $\Delta Q = 2880$  кДж/моль (субстрату).
2. Під час спиртового бродиння  $\Delta Q = 210$  кДж/моль.
3. Під час молочнокислого бродиння  $\Delta Q = 150$  кДж/моль.

## Рекомендована література

1. Альбом для лабораторних занять з дисципліни «Фізіологія рослин» / О. В. Твердохліб, Г. С. Потапенко, Р. Є. Волкова. Харків : ХНПУ ім. Г. С. Сковороди, 2022. 55 с. URL: <http://dspace.hnpu.edu.ua>.
2. Бобошко О. П., Антоненко С. В. Методичні рекомендації та лабораторний практикум «Фізіологія рослин». Київ, 2019. 72 с.
3. Бойко М. Ф., Гродзинський Д. М., Рубан Л. І. Фізіологія рослин: підручник. Київ: Видавничий дім «Слово», 2019. 456 с.
4. Гродзинський Д. М., Дубровна О. В. Фізіологія рослин з основами біохімії: навчальний посібник. Київ: Либідь, 2018. 312 с.
5. Дикань Л. В., Григорюк І. П. Фізіологія та біохімія рослин: навчальний посібник. Харків: ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2020. 280 с.
6. Жукова Л. О., Кучеренко О. В. Фізіологія рослин: практикум. – Дніпро: Ліра, 2021. – 145 с.
7. Клименко М. О., Борщевська І. М. Екологія рослин : лабораторний практикум : навч. посіб. Рівне, 2017. 84 с. URL: <http://ep3.nuwm.edu.ua/8001/1/екологія%20рослин.pdf>.
8. Кондратюк Є. О., Поліщук О. В. Фізіологія рослин. Частина 1: Фізіологія рослинної клітини, фотосинтез, дихання, мінеральне живлення: навчальний посібник. Київ: НУБіП України, 2022. 268 с.
9. Лихочвор В. В., Петрицький В. Ф. Фізіологічна роль елементів живлення та системи удобрення польових культур : підручник. Львів : Українські технології, 2021. 312 с.
10. Матеріали конференцій і журнальні статті з тематики стійкості рослин до водного дефіциту, низьких температур та оксидативного стресу (2019–2023). URL: <https://eprints.zu.edu.ua>
11. Мельничук О. М., Литвиненко А. М. Фізіологія стійкості рослин: навчальний посібник. Чернігів: ЧНПУ імені Т. Г. Шевченка, 2021. 192 с.
12. Москаленко М.П. Фізіологія рослин. Частина II. Навчальний посібник. Суми : 2020. 93 с.
13. Мостіпан М. І., Корнічева Г. І. Фізіологія рослин з основами біохімії. Ч. 1. Кіровоград : КНТУ, 2014. 42 с.
14. Мостіпан М. І., Корнічева Г. І. Методичні рекомендації з фізіології рослин : для виконання лабораторних робіт. Кропивницький : ЦНТУ, 2022. 54 с. URL: <http://dspace.kntu.kr.ua>.
15. Панькевич С. Г. Методичні вказівки до лабораторних занять з фізіології рослин. Луцьк : Луцький НТУ, 2019. 60 с.
16. Прилуцька С. В., Бобицький А. І., Нестерова Н. Г. та ін. Фізіологія рослин. Ч. II : навчальний посібник. Київ : Видавничий центр НУБіП України, 2024.
17. Прилуцька С. В., Бобицький А. І., Нестерова Н. Г. та ін. Фізіологія рослин : навчальний посібник. Київ : НУБіП України, 2024. 215 с.
18. Прокопенко О. В. Сучасні аспекти фізіології росту і розвитку рослин. Суми: Сумський державний університет, 2023. 164 с.

19. Рубан Л. І., Гродзинський Д. М. Фізіологія фотосинтезу і дихання рослин: навчальний посібник. Київ: Либідь, 2017. 238 с.

20. Ситник К. М., Остапченко Л. І. Фізіологія рослин: навчальний посібник для студентів біологічних спеціальностей. Київ: ВПЦ «Київський університет», 2019. 284 с.

21. Фізіологія та біохімія рослин : підручник : у 2 т. / М. С. Кобилецька, О. І. Пацула, Н. Д. Романюк, О. І. Терек, В. І. Баранов, О. В. Мамчур ; за ред. О. І. Терек. Львів : ЛНУ ім. І. Франка, 2023. Т. 1. 378 с.

22. Федорук І. В., Петренко С. Д. Фізіологія рослин з основами мікробіології : навч. посіб. Київ : НМЦ «Агроосвіта», 2019 (оновл. вид. 2021). 220 с.

### Інформаційні ресурси

1. Бібліотечна класифікація URL: [https://uk.wikipedia.org/wiki/Бібліотечна\\_класифікація](https://uk.wikipedia.org/wiki/Бібліотечна_класифікація)

2. Офіційний сайт Національної бібліотеки України імені В. І. Вернадського. URL: <http://nbuv.gov.ua>

3. Офіційний сайт студентської електронної бібліотеки «ЧИТАЛКА». URL: <http://chitalka.info>

4. Офіційний сайт онлайн-бібліотеки освітньої та наукової літератури. URL: <https://eduknigi.com>

5. Сайт електронної бібліотеки підручників. URL: <http://studentam.kiev.ua>

6. Сайт безкоштовних електронних підручників онлайн. URL: <https://pidru4niki.com>

7. Сайт наукової бібліотеки СумДПУ імені А. С. Макаренка. URL: <https://library.sspu.edu.ua/>

8. Сайт Харківської державної наукової бібліотеки ім. Короленка. URL: <http://korolenko.kharkov.com>

**Методичне видання**

**МОСКАЛЕНКО Микола Павлович**

**Структурно-логічні схеми до лабораторних занять з фізіології рослин та виконання самостійної роботи здобувачами першого (бакалаврського) рівня вищої освіти. Частина 1**

Підп. до друку ....2026.

Формат 60x84/16 Гарнітура Times New Roman.

Папір офсетний. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 1,7.

Ум. фарб.-відб. 1,7. Обл.-вид. арк. 0,9.

Тираж .. пр. Вид. № ..

Видавець і виготовлювач:

ФОП Цьома С.П. 40002, м. Суми, вул. Роменська, 100.

Тел.: 066-293-34-29.

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:

Серія ДК, № 5050 від 23.02.2016.