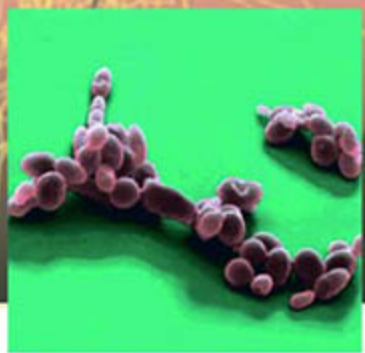


І. В. ФЕДУРУК. С. Д. ПЕТРЕНКО

ФІЗИОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ МІКРОБІОЛОГІЇ



**І.В. ФЕДОРУК
С.Д. ПЕТРЕНКО**

**ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН
З ОСНОВАМИ МІКРОБІОЛОГІЇ**

Науково-методичний центр ВФПО
2021

УДК 581.1

Рецензенти:

Косянчук С.М., викладач ВСП «Ногайський фаховий коледж Таврійського ДАТУ ім. Дмитра Моторного»
Даценко О.В., викладач Каховського агротехнологічного фахового коледжу

Фізіологія рослин з основами мікробіології : навчальний посібник / І.В. Федорук, С.Д. Петренко. – Київ : Науково-методичний центр ВФПО, 2021. – 230 с.

ISBN 978-617-7283-12-5

Запропонований навчальний посібник нового покоління «Фізіологія рослин з основами мікробіології» максимально наближений до сучасних європейських стандартів навчальної літератури. Він інноваційний за своїм змістом, максимально ілюстрований та містить необхідну інформацію у стислому викладенні.

У цьому посібнику розкрито такі питання: структура рослинної клітини та закономірності водообміну, енергетичні процеси рослинного організму, адаптація рослин до умов довкілля, систематика і фізіологія мікроорганізмів, а також роль мікроорганізмів у перетворенні речовин і енергії.

Цей посібник рекомендований як для студентів, так і викладачів закладів вищої, фахової передвищої та професійно-технічної освіти.

ISBN 978-617-7283-12-5

ВСТУП

Що досконалішою стає технологія вирощування нових культур, то більшого значення набуває знання їх фенології та морфології. За умов сучасного господарювання, коли на полях домінує вирощування сортів і гібридів інтенсивного типу, використання традиційних підходів у системі удобрення та захисту є малоефективним, оскільки вони були сформовані для рослин із толерантним (стійким до стресових умов) генотипом, які характеризувалися невисоким рівнем продуктивності. Саме через це під час вирощування сучасних сортів і гібридів необхідно чітко розуміти, на якому етапі органогенезу, в якій фазі рослина є найбільш чутливою до браку поживних речовин, вологи, затінення, конкуренції з боку бур'янів, шкідників та хвороб. Розуміння цього допоможе сформуванню інтенсивну технологію вирощування сільськогосподарських культур, яка забезпечить повнішу реалізацію потенційної продуктивності генотипу, а виробництво зробить максимально ефективним. Таким чином, терміни вжиття заходів щодо догляду за посівами мають бути тісно пов'язані з процесом формування врожаю.

Вирішення цих глобальних у рослинництві проблем потребує глибоких знань метаболічних функцій організмів та найважли-

віших процесів синтезу й утилізації органічних речовин. Такі знання дає фізіологія рослин.

На сучасному етапі розвитку науки, техніки і сільського господарства неможливо уявити собі галузь, де мікробіологічні процеси не мали б значення. Без розуміння суті мікробіологічних процесів ґрунту, вміння аналізувати роль мікроорганізмів, які відповідають за їх проходження, неможлива успішна діяльність майбутніх агрономів, а також удосконалення сучасних технологій вирощування сільськогосподарських культур.

Фізіологія рослин з основи мікробіології – це міждисциплінарна інтегративна наука про функціональну активність рослинних організмів і механізми процесів рослинних систем різних рівнів їх організації – від цілісного рослинного організму до його окремих частин. Мікробіологія, яка вивчає мікроорганізми, розробляє способи використання корисних мікроорганізмів у сільському господарстві та промисловості, засоби і методи боротьби з хвороботворними мікроорганізмами, які викликають хвороби у рослин, тварин і людини. У подальшому це дозволить успішно керувати процесами підвищення родючості ґрунту і врожайності сільськогосподарських культур.

Предмет і завдання фізіології рослин

Фізіологія рослин – це наука, що вивчає життєдіяльність і функції рослинного організму у взаємодії з умовами довкілля.

Предметом фізіології рослин є дослідження загальних закономірностей життєдіяльності рослини як відкритої енергетичної системи, яка, у свою чергу, складається з підсистем, або структурних одиниць, пов'язаних між собою. Основною структурною одиницею рослинного організму є клітина.

Об'єктом досліджень фізіології є клітини, тканини, органи та цілі рослини, які вирощують у лабораторних або польових умовах чи в закритому ґрунті.

Методами фізіології рослин є лабораторні та польові дослідження, а також культура тканин і клітин. Вони включають і вивчення фізіолого-біохімічних процесів клітини, водообміну, дихання, вуглецевого та мінерального живлення рослин, процесів синтезу, транспортування, перетворення та нагромадження органічних сполук, фізіологічних особливостей онтогенезу та стійкості рослин до несприятливих факторів довкілля, а також взаємодії з іншими організмами.

Дослідження на клітинному, субклітинному і молекулярному рівнях проводять за допомогою методів мікроскопії, електронної мікроскопії, паперової та газової хроматографії, радіоактивних і стабільних ізотопів, спектрометрії, ЯМР- та позитрон-емісійної томографії люмінесцентної й ультрафіолетової мікроскопії та інших методів аналізу.

Завдання фізіології рослин – це пізнання закономірностей життєвих функцій, розкриття їхніх механізмів, формування уявлення про структурно-функціональну організацію рослинних систем різних рівнів; одержання й узагальнення нових знань про фізіологічні функції рос-

линного організму та можливості керування продукційним процесом фітоценозів задля створення теоретичної бази раціонального використання й захисту рослинного світу.

Сучасні напрями досліджень у фізіології рослин:

- функції рослинної клітини й біогенез її органел;
- системи регуляції та інтеграції процесів у рослинному організмі;
- фотосинтез, його організація й продуктивність;
- дихання і його зв'язок з фізіологічними процесами рослинного організму;
- транспортування речовин у рослинах;
- водний обмін рослин;
- мінеральне живлення рослин, роль макро- і мікроелементів;
- фізіологія симбіотичної азотфіксації;
- ріст і розвиток рослин, фізіологія розмноження, механізми старіння;
- фітогормони, гальмувачі росту та їх синтетичні аналоги;
- фізіологія стійкості рослин, фізіологічна адаптація, стресові стани рослин;
- патофізіологія рослин, алелопатичні явища;
- фізіологічні основи продукційного процесу;
- еволюційна фізіологія рослин;
- основні етапи розвитку фізіології рослин.

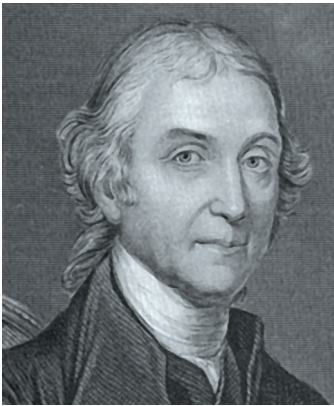
Як самостійна наука фізіологія рослин сформувалася наприкінці XVII століття. Її становленню сприяли відкриття основних законів фізики і хімії. Перший підручник з фізіології рослин написав Ж. Сенеб'є у 1800 році.

Вивчення процесу живлення займає значний період в історії фізіології рослин. У 1629 р. голландський вчений Я.Б. Ван-Гельмонт завдяки своїм дослідом сформулював водну теорію живлення рослин, і, хоча вона була помилковою, все ж вперше дала ма-

теріалістичне уявлення про життєдіяльність рослин. На її зміну наприкінці XVII ст. прийшла гумусова теорія живлення рослин, пропагандистом якої був німецький вчений-агроном А. Теер. Згідно з теорією вважалося, що живлення рослин відбувається завдяки поглинанню органічних речовин з ґрунту.

Остаточно сутність кореневого живлення розкрив видатний німецький вчений Ю. Лібіх у 1840 р., який довів незначне засвоєння рослинами органічних речовин з ґрунту і сформулював теорію мінерального живлення рослин. Подальшому розвитку теорії живлення сприяв француз Ж. Буссенго, який встановив основні джерела азоту для рослин.

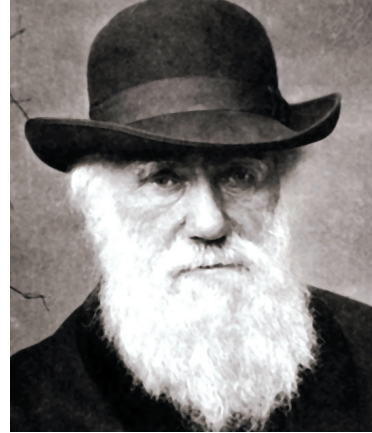
Д.М. Прянишников у 1900–1925 роках доповнив своїми працями цю теорію, висвітливши питання азотного і фосфорного живлення рослин.



Дж. Пристлі



М.В. Ломоносов



Чарльз Дарвін



Ян ван Гельмонт

Водночас, починаючи з XVIII ст., розкривається роль вуглекислого газу, сонячного світла і листків у формуванні органічних речовин у рослинному організмі. Англійський вчений Д. Прістлі у 1771 р. довів виділення рослиною кисню, а що це відбувається лише на світлі, встановив у 1779 р. голландець Я. Унгенхауз. Завдяки роботам Ж. Сенеб'є, К.А. Тімірязєва і А.С. Фамінцина сформовано остаточне уявлення про роль фотосинтезу у повітряному живленні рослин. Серед досліджень фотосинтезу особливе місце належить К.А. Тімірязєву. Він розробив концепцію фотосинтезу як біологічного процесу перетворення енергії сонця в хімічну енергію органічних сполук, водночас створив оригінальну наукову школу фізіології рослин, учнями якої були Ф.М. Крашенінников, В.І. Палладій, Є.Ф. Вотчал, Д.М. Прянишников, П.С. Косович.

Бурхливе зростання науки наприкінці XVIII століття дозволило розкрити сутність іншого важливого процесу у життєдіяльності рослинного організму – дихання. Швейцарський вчений Н. Сосюр у 1797 році довів принципову аналогічність цього процесу у тварин і рослин. Зміст окисно-відновних процесів під час дихання і роль води при цьому розкрив А.М. Бах. Остаточного хімізму дихання встановлено за участю В.І. Палладіна, Г. Кребса, С.П. Костичева, а фотосинтезу – Р. Хіллом, М. Кальвінім.



Ю. Лібіх



В.І. Палладін



К.А. Тімірязєв

На середину і другу половину XX ст. припадають подальші дослідження з фізіології рослин. Д.А. Сабінін встановив закономірності росту і розвитку рослин, розробив адсорбційну теорію засвоєння кореневою системою мінеральних речовин. М.О. Максимов, І.І. Туманов розробили теорію стійкості рослин.

Нині настав новий етап розвитку фізіології рослин, який характеризується процесом асиміляції та інтеграції цією наукою досягнень інших експериментальних наук.

Вклад українських вчених у розвиток фізіології рослин

В Україні фізіологічні дослідження розпочав наприкінці XIX ст. професор Київського національного університету У.В. Баранецький. Українську школу фізіології рослин заснував Є.П. Вотчал, якому належать класичні дослідження продуктивності та цукристості цукрового буряку. Розвитку української школи фізіології рослин сприяли своїми працями В.Р. Заленський, А.С. Оканенко та ін. Першим організував наукові лабораторії з фізіології рослин В.М. Любименко у Харкові та Києві, він дослідив утворення хлорофілу та фотоперіодизму рослин. В історії фізіології рослин одним з найяскравіших є ім'я

академіка М.Г. Холодного, який створив гормональну теорію тропізмів. У становленні фітофізіології велика заслуга належить В.І. Палладіну, наукові праці якого присвячені вивченню процесів дихання рослин, його підручник з фізіології перевидавався 9 разів. Систему органо-мінерального живлення рослин, фізіологічної дії різних мікроелементів досліджували П. Власюк, О. Душечкін, Т. Демиденко, Ф. Мацков; обмін речовин, дихання рослин – С. Гребінський; фотосинтез – Б.І. Гуляев, С.І. Лебедев; питання зимостійкості і солестійкості рослин – Д. Проценко, Л. Поліщук, І. Білокінь, О. Білецька та ін. Досить значні дослідження з фізіології онтогенезу рослин провели П.І. Гупало, С.О. Гребінський, М.М. Макрушин, позакореневого живлення – Ф.П. Мацаков. Загальне визнання в світовій науці мають праці А.М. Гродзінського – основоположника сучасної алелопатії, а його брат Д.М. Гродзінський є фундатором відомої в світі наукової школи в галузі радіобіології рослин. На середину ХХ ст. припадає створення лабораторії штучного культивування тканин рослин. У Києві Ю.Ю. Глеба та К.М. Ситник розпочали перші дослідження з генної інженерії рослин.

На сучасному етапі в розробці проблем фізіології рослин бере участь понад 50 науково-дослідних закладів і вишів України.

Проблеми і завдання мікробіології та коротка історія її розвитку

Мікробіологія (грец. *micros* – малий, *bios* – життя, *logos* – вчення) – наука про дивовижний світ найдрібніших, невидимих неозброєним оком живих істот – мікроорганізмів, або мікробів.

Мікробіологія вивчає морфологію, систематику, фізіологію, біохімію, генетику, екологію мікробів, їх роль у кругообігу речовин в природі, підви-

щенні родючості ґрунту, забезпеченні високої якості кормів та продуктів харчування.

Об'єктом вивчення мікробіології є в основному бактерії. В зв'язку з тим, що чисельність бактерій та істотне їх значення в природі і житті людини значні, то виникла наука бактеріологія, яка вивчає ці мікроорганізми і є складовою частиною мікробіології. Особливу групу ультрамікроскопічних структур, які не мають клітинної будови і відрізняються за хімічним складом від всіх мікроорганізмів, представляють віруси. Особливість будови вірусів та їх важливе значення зумовили виникнення спеціальної науки вірусології, яка теж є галуззю мікробіології.

Основні завдання мікробіології – це вивчення процесів, що відбуваються в живій клітині, дослідження генетики і селекції мікроорганізмів, розкриття механізму біосинтезу фізіологічно активних речовин, необхідних для проблем промисловості, медицини, ветеринарії та інших галузей народного господарства. Проблеми і завдання мікробіології впливають з основних напрямків її розвитку.

У розвитку мікробіології умовно виділяють 4 періоди:

I – морфологічний (А. Левенгук);

II – фізіологічний (Луї Пастер, Роберт Кох та ін.);

III – імунологічний (І.І. Мечников, П. Ерліх та ін.);

IV – молекулярно-генетичний (сучасний).



Антоній Левенгук



Ладзаро Спалланцані

Основоположником сучасної мікробіології вважають голландського вченого А. Левенгука.

Особливо велика заслуга перед людством належить знаменитому французькому вченому Луї Пастеру, який є засновником технічної, медичної, ветеринарної мікробіології. Він запропонував метод термічної обробки продуктів – пастеризацію і вперше зробив щеплення проти сказу.

Саме з його іменем пов'язане створення мікробіології як науки. Науковий пошук Пастера розпочався з хімічних досліджень. Він досліджував причину бродіння, яке вважалося хімічною реакцією. За допомогою мікроскопа Пастер встановив, що спиртове бродіння спричинюється певними видами мікроорганізмів, а скисання вина пов'язане з потраплянням у виноградний сік інших мікроорганізмів, що спричинюють оцтовокисле бродіння. Для боротьби зі скисанням вина Пастер запропонував термічну обробку виноградного соку (нині такий метод зберігання харчових продуктів від скисання називають пастеризацією). Дослідження бродіння також дозволили Пастеру припустити, що інфекційні хвороби людини є результатом «бродіння соків організму», спричинене мікроорганізмами, наприклад, мікроорганізми є винуватцями післяопераційних і післяпологових гнійних ускладнень. Ідеї Пастера дозволили

Джозефу Лістеру (1867) запропонувати антисептичний метод у хірургії.

Вивчаючи етіологію сибірської виразки, Пастер експериментальним шляхом, заражаючи тварин виведеною культурою мікроорганізмів, довів, що саме цей мікроорганізм є збудником захворювання. Вчений випадково виявив, що введення збудника курячої холери, ослабленого внаслідок довгого зберігання, призводить до розвитку несприйнятливості до цього захворювання. Пастер зумів геніально запропонувати принцип профілактики інфекційних захворювань шляхом введення атенуйованого (ослабленого) збудника. Пастер розробив принцип атенуації – культивування мікроорганізму в несприятливих умовах, одержав першу науково розроблену вакцину – сибіркову. Вивчав захворювання сказ і вніс свою лепту у запобігання хворобі. У віці 66 років був основоположником та очолив перший інститут мікробіології.



Луї Пастер



Роберт Кох

В ці роки сформувалась ще одна видатна наукова школа мікробіологів – німецька, на чолі з **Робертом Кохом** (1843–1910), який є одним із засновників медичної мікробіології.

Німецький вчений вперше ввів у практику мікробіологічних досліджень методи, якими користуються до цього часу: забарвлення бактерій, мікрофотографію, прийоми дезінфекції, виділення чистих культур та штучні поживні середовища. Кох вивчив і встановив збудників холери, туберкульозу, сибірки.

І.І. Мечников користується великою шаною за розробку теорії імунітету – несприятливості організму до інфекційних хвороб. Він є основоположником розвитку наукової мікробіології в Україні. Його учнями та помічниками були європейські вчені (Ру, Йерсен, Борде, Жангу, Бюрне, Рамон) та наші співвітчизники (О.М. Безредка, Д.К. Заболотний, Л.А.Тарасевич, І.Г. Савченко, В.А. Хавкін), які стали всевітньо відомими вченими. П. Ерліх є засновником гуморального імунітету і по-справжньому творцем наукового хімотерапевтичного напрямку в мікробіології.

Видатним досягненням стало відкриття антибіотиків. Англійський вчений А. Флемінг у 1928–1929 рр. відкрив пеніцилін, а у 1940 р. американці А. Шац та З. Ваксман відкрили стрептоміцин. У цьому ж році розроблено теорію очищення пеніциліну і введено його промислове виробництво.



Зельман Ваксман



Олександр Флемінг



Альберт Шац

Важливу роль у розвитку мікробіології відіграли вчені: Л. С. Ценковський першим приготував і застосував вакцину проти сибірки овець, М. Ф. Гамалія вивчив багато питань медичної мікробіології, організував в Одесі першу лікарню зі щеплення проти сказу. Д. І. Івановський першим відкрив віруси, що викликають хвороби рослин. Важливий внесок у технічну мікробіологію зробив В. М. Шапошніков і його учні. Завдяки його дослідженням розроблено технологію промислового отримання молочної кислоти, ацетону й бутанолу за допомогою мікробів. С. М. Виноградський довів важливу роль мікробів у кругообігу речовин, він є основоположником мікробіології ґрунту. Його учень В. Л. Омелянський вивчив питання нітрифікації і фіксації атмосферного азоту.

Винятковий героїзм проявили І. О. Демінський, А. А. Смородин-

цев, М.О. Лебедева, А.І. Турчинович-Вижникевич, І.В. Мамонтов, Ріккетс і Провачек, які своє життя принесли в жертву науці.

Багато вчених стали лауреатами Нобелівської премії з мікробіології. Серед них І.І. Мечников, П. Ерліх, Р. Кох, А. Флемінг, Чейн та ін.

Завдяки дослідженням багатьох учених розроблено технологічні процеси для використання біохімічної діяльності мікробів у пивоварінні, виноробстві, сироварінні, хлібопекарській промисловості, виробництві дріжджів, органічних кислот, розчинників тощо. В останні роки освоєно виробництво багатьох нових цінних продуктів мікробного походження – спирту й білка з нехарчової сировини, антибіотиків, вітамінів, ферментів, амінокислот. Виникла й швидко розвивається мікробіологічна промисловість.

Отже, фізіологія рослин з основами мікробіології, безсумнівно, посідає чільне місце в системі біологічних знань. За останні десятиріччя фізіологи та мікробіологи успішно асимілювали методи біофізики, цитології, молекулярної біології, біохімії, генетики. Одночасно ці дисципліни зберегли й свій інтегральний підхід до вивчення складних фізіологічних явищ, які відбуваються на клітинному, органному, фітоценотичному рівнях у загальній біології та глобальній екології. Як багатогалузева наука фізіологія рослин з основами мікробіології, у свою чергу, дає теоретичне обґрунтування найважливішим технологічним заходам рослинництва, селекції, насіннезнавства, землеробства, агрохімії, меліорації, ґрунтознавства, зберігання та переробки сільськогосподарської продукції, а також біотехнології.

1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

- 1.1. Клітина як структурно-функціональна одиниця рослинного організму
- 1.2. Загальна морфологія рослинної клітини
- 1.3. Будова і фізіологічні функції компонентів клітини
- 1.4. Клітинні мембрани, їх будова, хімічний склад і функції
- 1.5. Амінокислоти, пептиди, білки, ферменти, нуклеїнові кислоти
- 1.6. Вітаміни, ліпіди, вуглеводи

1.1. Клітина як структурно-функціональна одиниця рослинного організму

Структурною та функціональною одиницею рослинного організму, як інших живих істот, є клітина. Вперше цей термін запропонував у 1665 р. англійський вчений Роберт Гук, який вивчав під мікроскопом структуру корка. Пізніше, вже в ХІХ ст. німецькі вчені, зоолог Т. Шван і ботанік М. Шлейден, запропонували загальнобіологічну концепцію клітинної теорії, в основу якої були покладені два положення: клітина є основною одиницею всіх організмів; ріст, розвиток і диференціація тканин живих організмів зумовлені процесом утворення клітин.

Клітина – це елементарна біологічна відкрита система, яка здатна до самовідтворення, саморегуляції та саморозвитку. Для проходження цих процесів у клітині повинен постійно відбуватися обмін речовин і вироблятися енергія (рис. 1).

У клітині здійснюються всі життєві процеси: живлення, генерація енергії, виділення, новоутворення її елементів, розподіл, реакція на подразнення і т.д. Під обміном речовин, що має назву метаболізм, розуміють обмін між організмом і середовищем (зовнішній обмін), а також транспортування речовин в організмі (внутрішній обмін). Метаболізм характеризується двома про-

цесами життєдіяльності – анаболізм і катаболізм.

Анаболізм – це сукупність біохімічних процесів, які сприяють засвоєнню поживних речовин і енергії, утворенню тіла клітини (наприклад, фотосинтез).

Катаболізм – це розпад органічних сполук, синтезованих під час анаболізму, на більш прості, необхідні для побудови нових органічних сполук і вивільнення певної кількості енергії. До катаболізму належить дихання. Єдність цих двох типів обміну і складає основу життя.

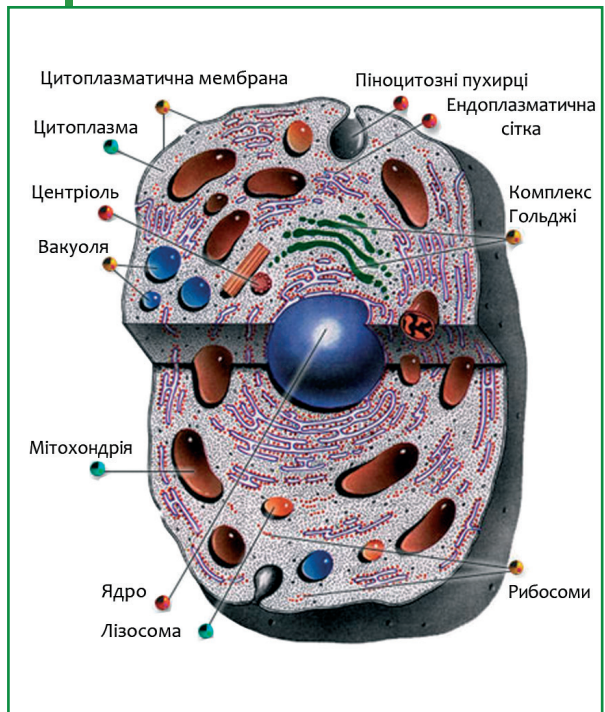



Рис. 1. Рослинна клітина

1.2. Загальна морфологія рослинної клітини

Рослинна клітина складається з оболонки, протопласту (вміст клітини) і вакуолі (порожнини заповненої клітинним соком) (рис. 2).

Протопласт складається із цитоплазми і включених у неї великих органел: ядра, пластид і мітохондрій.

Цитоплазма є складною системою, яка включає численні субмікроскопічні структури (апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, рибосоми, мікротрубочки та мікрофіламенти), структурні компоненти знаходяться в матриці цитоплазми – гіалоплазмі. Крім того, клітина містить



Отже, обмін речовин слід розглядати як найголовнішу функцію живої матерії, яка є джерелом усіх необхідних для життєдіяльності речовин і енергії

включення: кристали, крохмальні зерна, жири, олії, воски, білкові тільця, таніни та ін.

Загалом рослинна клітина характеризується такими особливостями: наявністю полісахаридної (целюлозної) оболонки, пластид у зв'язку з фототрофним способом живлення рослин, вакуолі, яка відіграє роль у підтриманні тургору, та відсутністю центріолей під час поділу клітини.

1.3. Будова і фізіологічні функції компонентів клітини

Клітинна оболонка та її функції

Оболонка клітини утворюється з продуктів секреторної діяльності протопласта, які послідовно нашаровуються у процесі розвитку клітини. До складу клітинної оболонки входять целюлоза, геміцелюлоза і пектинові речовини. У вищих рослин клітинна оболонка має три шари: серединна пластинка, первинна та вторинна оболонки.

Серединна пластинка утворюється на кінцевій стадії поділу клітини. Вона скріплює оболонки сусідніх дочірніх клітин і складається з пектинових речовин, солей кальцію та магнію.

Первинна оболонка формується в новоутворених клітинах. Вона характерна для меристематичних клітин, здатна до росту і потовщення. Складається із целюлозних мікро- та макрофібрил, занурених у матрикс, основним компонентом якого є пектин. Завдяки проміжкам між фібрилами клітинна стінка має достатню гнучкість (рис. 3).

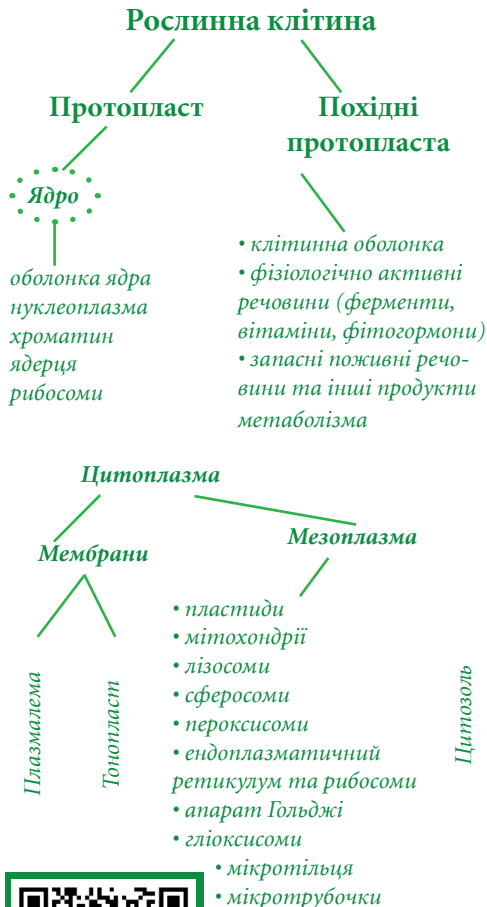


Рис. 2. Структура і компоненти рослинної клітини

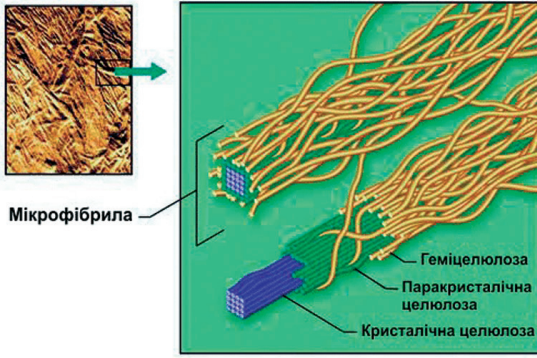


Рис. 3. Структура мікрофібрили

Вторинна оболонка – це додаткові шари, що відкладаються на первинну оболонку з боку цитоплазми. Як правило, у вторинній оболонці виділяється три шари – зовнішній, середній і внутрішній. У цих шарах кут розташування целюлозних мікрофібрил різний, що забезпечує твердість, незначну розтяжність оболонки і високу міцність усїєї структури (рис. 4, 5).

У процесі спеціалізації клітин (дуб'яні та деревні волокна, склеріди) оболонки просочуються різними речовинами, внаслідок чого відбуваються їх видозміни: кутинізація (кутин, віск), здерев'яніння (лінгін), скорковіння (суберин), мінералізація (мінеральні солі). Клітина втрачає здатність до подальшого росту. Оболонки, просочені кутином, можуть пропускати воду, під час здерев'яніння оболонка стає малопроникною для



Рис. 4. Целюлозні волокна в окремих шарах клітинної стінки

води, а коли окорковується, то повністю втрачає цю здатність і таким чином фізіологічну активність. Окорковані клітини швидко відмирають і перетворюються у захисний шар. Особливою формою видозмін є ослизнення клітинної оболонки (насіння льону, гарбуза, клітинах кореневого чохлака). Зовнішні оболонки клітин епідермісу просочуються, або покриваються кутином і воском, а це захищає клітину від надмірного випаровування, перегріву і проникнення інфекції.

У клітинній оболонці є пори, плазмодесми і перфорації. Пори – це непотовщені ділянки первинної оболонки (порові поля), на які не відкладається вторинна оболонка. Через них здійснюється зв'язок між сусідніми клітинами. Крізь пори проходять плазмодесми – тонкі тяжі, що зв'язують протопласти сусідніх клітин. Перфора-

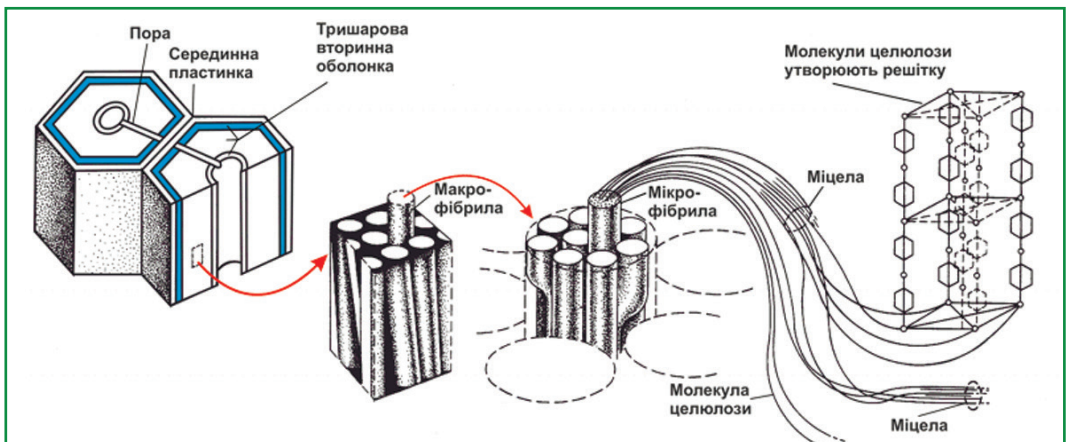


Рис. 5. Структура клітинної оболонки

ції – суцільні отвори, що сполучають протопласти сусідніх клітин.

Отже, клітинна оболонка забезпечує клітині та рослині загалом механічну міцність і опору. Вона визначає розмір, форму та стабільність рослинної клітини, захищає клітину від пошкоджень і потрапляння інфекції, бере участь у поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин.

Зовнішні клітинні стінки епідермальних тканин деяких видів рослин можуть бути покриті **кутикулою** – тонкою плівкою, що складається з **кутину** (суміш високомолекулярних жирних кислот і їх ефірів). Часто кутикула покривається шаром воску, товщина якого у деяких рослин досягає 5 мм. Епідермальні тканини можуть піддаватися також ослизненню, тобто покриваються сумішшю високомолекулярних вуглеводів, білків, ферментів і органічних кислот. Кутинізація й ослизнення захищають рослини від перегрівання і надмірної втрати води.

Протопласт

Протопласт – це метаболічно активний компонент живої рослинної клітини без клітинної оболонки, який складається з цитоплазми та її органодів.

Цитоплазма – внутрішній вміст клітини, за винятком ядра, є високорганізованою системою субмікроскопічних структур, які перебувають у стані постійної взаємодії. Вона володіє властивостями колоїдної системи, і легко змінює свій фізико-хімічний стан: від рідкого (стан золя) до студнеподібного (стан геля).

Для цитоплазми характерний рух і обмін речовин, вибіркова пропускна здатність, подразливість, ріст і розвиток. Вона складається з основної речовини, більш рідкої, – гіалоплазми (цитозолю), в якій містяться органіди й включення. Гіалоплазма пронизана мікротрубочками та мікро-

філаментами, які утворюють цитоскелет клітини і забезпечують в'язкість, еластичність та рух цитоплазми.

Ядро

Центральною і найважливішою органелою клітини є **ядро**. Форма його здебільшого кулеподібна або овальна. Розмір коливається в межах 2–8 мкм. Ядро оточене подвійною мембраною і має в своєму складі хроматин, ядерця та нуклеоплазму (ядерний сік). У ядерній оболонці є пори, які забезпечують перенос речовин між гіалоплазмою і нуклеоплазмою. Ядерна мембрана з'єднана з мембранами ЕПР й утворює з ним безперервну структуру (рис. 6).

Генетичний матеріал присутній в ядрі у вигляді хроматину, є комплексом ДНК, РНК і білків гістонів. Під час поділу клітини хроматин піддається конденсації з утворенням туго скручених, спіралізованих ниток – хромосом. Сукупність хромосом у клітині називають **хромосомним набором**. Для кожного виду характерна стала кількість і структура хромосом – каріотип.

Ядерце – це округле утворення високої щільності, яке не має мембран. Воно складається з більш компактного, ніж ядро, матеріалу, містить РНК і білки, і є місцем утворення рибосомних субчастинок.

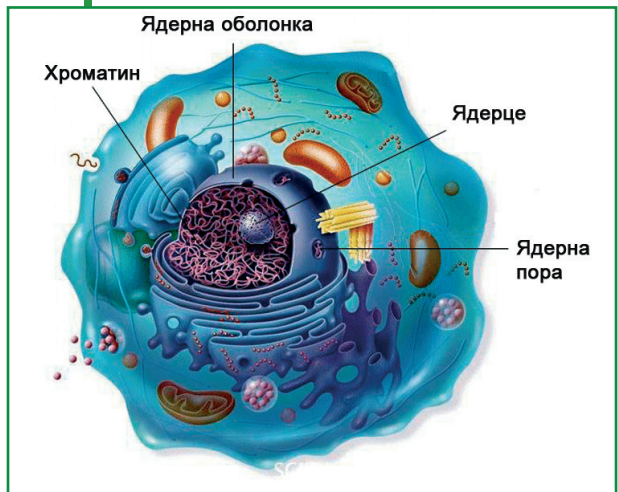


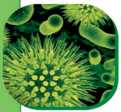
Рис. 6. Будова типового клітинного ядра

Основна функція ядра – контроль за синтезом білків і життєдіяльністю клітини, збереження та передача генетичної інформації дочірнім клітинам у процесі поділу клітин.

Хромосоми, або хроматин, в еукаріотів складаються з чотирьох видів молекул:



- ДНК
- РНК
- лужного низькомолекулярного білка – гістону
- кислого негістонового білка, зокрема ферментів і незначної кількості ліпідів, полісахаридів та іонів металів



Пластиди

Система органоїдів, названих пластидами, типова для клітин рослин. Це обмежені подвійною мембраною округлі чи овальні органоїди, що містять внутрішню систему мембран. Вони утворюються з пропластид, які беруть початок від ініціальних часток, що відокремлюються від ядра і містять нуклеоплазму. Пластиди можуть бути безбарвними чи забарвленими. Серед безбарвних розрізняють пропластиди, лейкопласти і етіопласти. Забарвлені пластиди – це хлоропласти (рис. 8) і хромопласти (рис. 9). У вищих рослин усі типи пластид утворюються з пропластид, що є присутніми у клітинах меристематичних тканин. Їхня внутрішня мембрана має лише невеликі інвагінації (утягування). Якщо такі структури зберігаються в зрілих клітинах,

їх називають лейкопластами (рис. 7). Оскільки в лейкопластах відкладаються запасні речовини, то назву вони одержують залежно від типу запасної сполуки: якщо запасається крохмаль – **амілопласти**, жири – **олеопласти**, білки – **протеїнопласти**. Етіопласти утворюються під час вирощування рослин у темряві. За освітлення вони перетворюються в **хлоропласти**.

Хлоропласти – зелені пластиди рослин. У вищих рослин мають форму двоопуклої лінзи розміром 3–10 мкм. У них здійснюються найважливіші для всього живого процеси перетворення енергії поглиненого світла в хімічну енергію органічних речовин – **фотосинтез**.

Сукупність пластид прийнято позначати поняттям «пластидом».

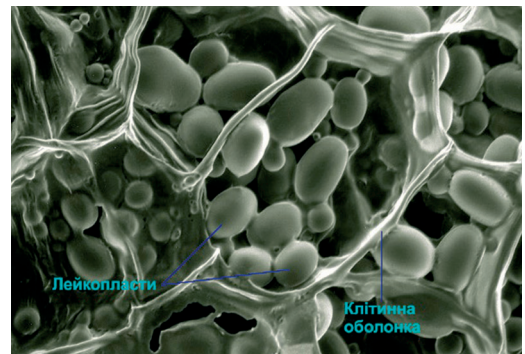


Рис. 7. Лейкопласти в клітинах бульби картоплі



Рис. 8. Хлоропласти рослинної клітини



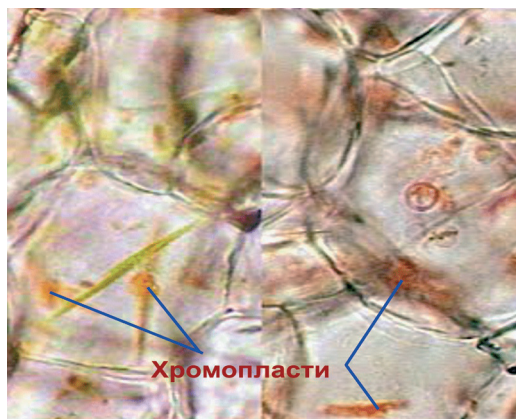


Рис. 9. Хромопласти рослинної клітини

Внутрішня мембрана утворює безліч плоских, заповнених рідиною мішків, так званих тилакоїдів. Декілька таких тилакоїдів формують купку – грану. Окремі грани з'єднані довгими поодинокими тилакоїдами – ламелами (тилакоїди строми). На мембранах тилакоїдів локалізовані зелені пігменти – хлорофіли, а також жовті й червоні – каротиноїди.

Присутність каротиноїдів пояснюється забарвленням плодів томата, горобини, осіннього листя, коли хлорофіл у них руйнується і виявляється колір інших пігментів.

Мітохондрії

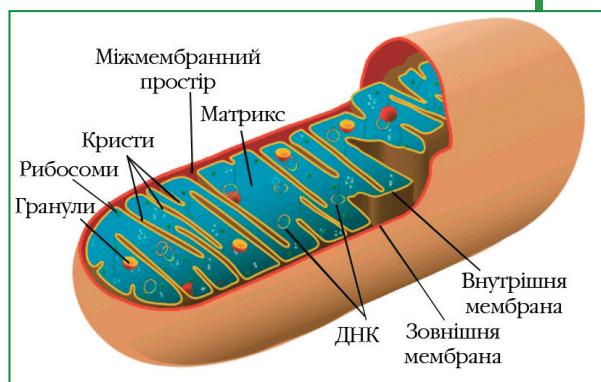


Рис. 10. Будова мітохондрії

Мітохондрії – «силові станції» клітини, відмежовані від цитоплазми двома мембранами (рис. 10). Властиві тільки еукаріотичним клітинам. Це ор-

ганоїди еліптичної чи округлої форми не більше 1 мкм. Зовнішня мембрана гладенька. Внутрішня мембрана утворює численні складки (кристи), спрямовані в порожнину мітохондрії, що тим самим збільшують її поверхню. Ферменти на кристах прискорюють реакції окислення органічних речовин і синтезу молекул АТФ, багатих енергією. Проміжки між кристами заповнені прозорою речовиною – матриксом мітохондрії. У матриксі – рибосоми і мітохондріальні ДНК у вигляді ниток. Основна функція – забезпечення енергетичних потреб клітини через окислення переважно вуглеводів. Тут синтезуються багаті енергією АТФ та АДФ. Мітохондрії можуть незалежно від ядра синтезувати власні білки.

Рибосоми

Рибосоми – це немембранні органіли, що складаються з рРНК та рибосомних білків (протеїнів).

Кожна рибосома складається з двох нуклеопротеїнових субодиниць – великої та малої. РНК, що входить до їх складу, називається рибосомною РНК і синтезується у ядерці. Розмір рибонуклеїнових частинок клітини коливається в межах 15–20 нм. Вони можуть бути поодинокими або зібраними в полісоми. Частина рибосом прикріплена до зовнішньої поверхні мембран ендоплазматичної сітки чи ядра, частина знаходиться у вільному стані в гіалоплазмі, у мітохондріях і пластидах.

У різних рослинних клітинах число рибосом коливається від декількох тисяч до декількох десятків тисяч одиниць. Їх концентрація у клітинах і тканинах може змінюватися в процесі онтогенезу і залежить від живлення, водного режиму, температури й інших умов, а також функціональної активності клітин. Установлено, що на рибосомах відбувається біосинтез білка (рис.11).

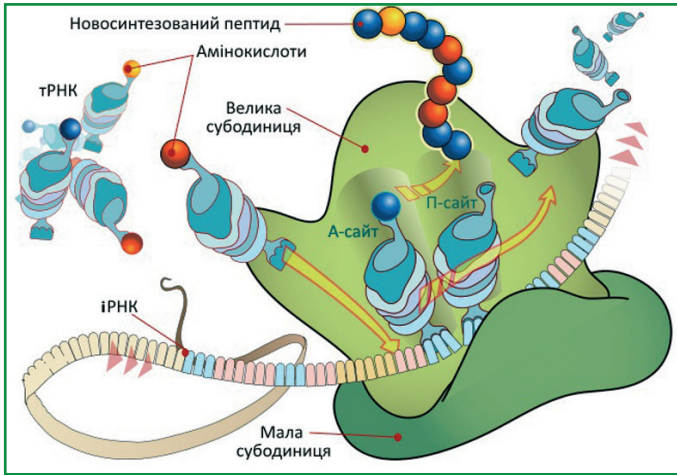


Рис. 11. Рибосома (синтез білка)

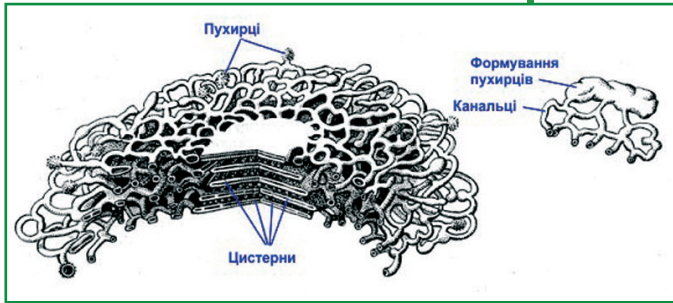


Рис. 12. Схематичне зображення частини апарату Гольджі (фрагменту) рослинної клітини

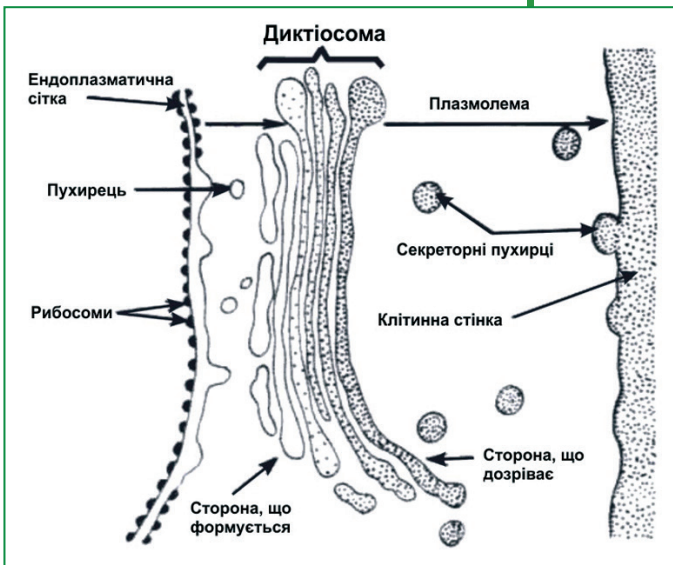


Рис. 13. Схема роботи апарату Гольджі

Апарат Гольджі

Апарат Гольджі складається з диктіосом. Це купка сплюснених мембранних мішечків, так званих цистерн, і зв'язану з ними систему пухирців, які називають везикулами (рис. 12). Від країв цистерн відшнуровуються пухирці та зливаються з плазматичними мембранами, а синтезовані сполуки відкладаються поза протопластом (рис. 13). Таким чином, апарат Гольджі бере участь в обміні речовин, у формуванні цитоплазматичних мембран та оболонки клітини.

Ендоплазматичний ретикул

Ендоплазматичний ретикулум (від лат. reticulum – сітка) – це система субмікроскопічних канальців, трубочок, округлих пухирців і плоских мішечків, обмежених одинарною мембраною.

Ендоплазматичний ретикулум не є стабільною структурою і схильний до частих змін. Виділяють два типи ЕПР:

- шорсткий (гранулярний) ендоплазматичний ретикулум;
- гладкий (агранулярний) ендоплазматичний ретикулум.

На поверхні шорсткого ендоплазматичного ретикулума знаходиться велика кількість рибосом, які відсутні на поверхні гладкого ЕПР.

Шорсткий та гладкий ендоплазматичний ретикулум виконують деякі різні функції в клітині.

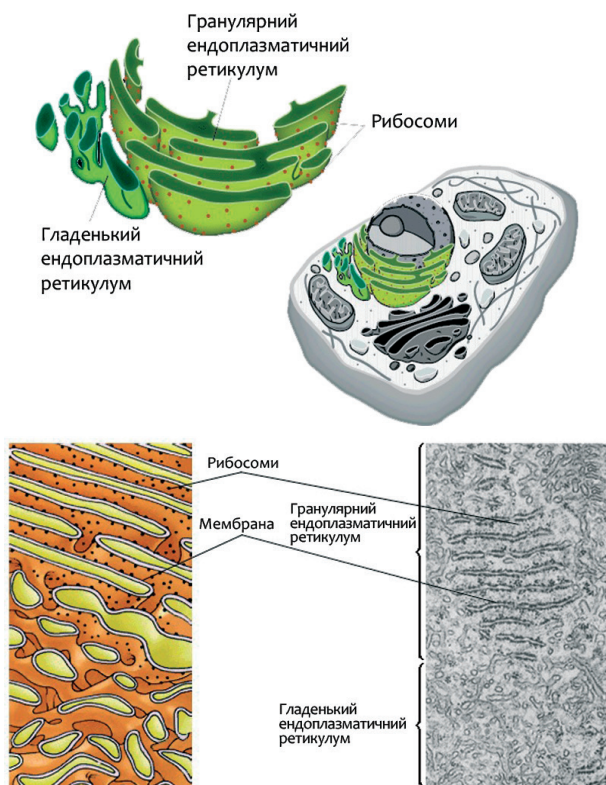


Рис. 14. Ендоплазматичний ретикулум

За участю ендоплазматичного ретикулума відбувається трансляція та транспортування мембранних білків, що секретуються, синтез і транспортування ліпідів і стероїдів. Для ЕПС характерне також накопичення продуктів синтезу.

Вакуоля

Вакуоля – типове утворення для рослинної клітини, оточене біологічною мембраною – тонопластом. Вакуолю утворюють цистерни ендоплазматичної сітки, які зливаються. Вміст вакуолі називається **клітинним соком**. Він заповнений водним розчином солей, органічних речовин, а також продуктами метаболізму клітини (рис. 15). У молодій клітині багато дрібних вакуолей, які одночасно з її ростом збільшуються в об'ємі і з часом зливаються в одну центральну вакуолю, що займає інколи майже 90 % загального об'єму клітини.

Вакуолі служать для транспортування і нагромадження поживних речовин, метаболітів і непотрібних продуктів обміну. Так, у вакуолях можуть відкладатися запасні білки (алеїронові зерна), цукри (коренеплоди цукрового буряку, моркви й ін.), накопичуватися речовини з неприємним смаком або отруйні (відлякують тварин і захищають рослини від поїдання). Іноді у вакуолях присутні пігменти, так звані **антоціани**. Вони мають червоне, синє чи пурпурне забарвлення, а деякі близькі до них сполуки – також з групи флаваноїдів, що мають жовтий чи кремовий колір. Ці пігменти визначають забарвлення пелюсток у квітів. Вакуолярний сік може містити також гідролітичні ферменти, і тоді при житті клітини вакуолі діють як лізосоми – розщеплюють полімери і складні речовини до їх складових.

Одна з головних функцій вакуолі – це участь в осмотичних явищах. Вода звичайно надходить у концентрований клітинний сік шляхом осмосу через вибірково проникний тонопласт. У результаті в клітині розвивається тургорний тиск і цитоплазма притискається до клітинної стінки. Утримуючи клітину в стані тургору, вакуолі разом з клітинною оболонкою виконують опорну функцію.



Рис. 15. Вакуоля рослинної клітини

Лізосоми

Лізосоми – це малі сферичні, оточені мембраною тілця, в яких розміщені окремі гідролітичні ферменти або їх групи (рис. 16, 17). Просторово вони займають центральне місце у структурній організації клітини. Число цих тілець визначається станом клітини, їх біологічна функція – перетравлення речовин, що надійшли до клітин.



Рис. 16. Структура лізосоми

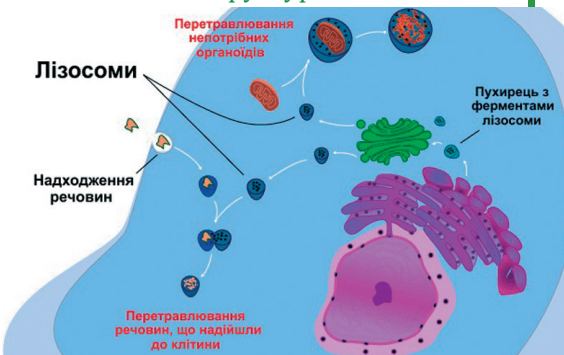


Рис. 17. Біологічна функція лізосом

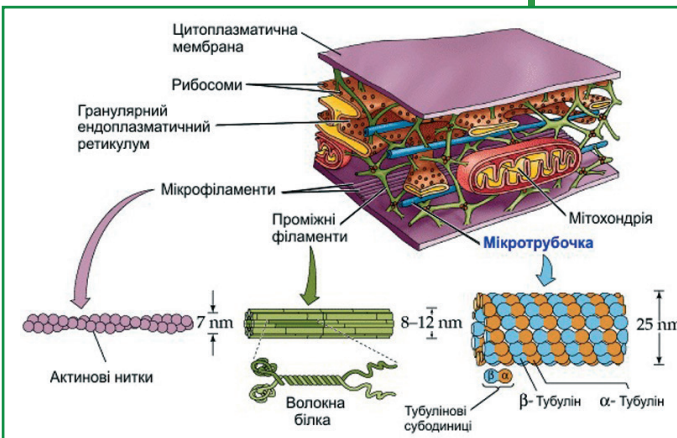


Рис. 18. Розміщення і структура мікротрубочки

Мікротрубочки

Мікротрубочки – це тонкі органіли діаметром 24 нм, побудовані з білка тубуліну, сягають у довжину кількох мікрометрів (рис. 18). Вони складають основу веретена поділу і також беруть участь у внутрішньоклітинному транспортуванні.

Мікрофіламенти – це теж тонкі білкові нитки (діаметром 5–7 нм), що складаються з актино- і міозиноподібних білків. Вони утворюють рухову систему клітини при рухах цитоплазми чи деяких структур всередині неї.

Мікротрубочки та мікрофіламенти – специфічні ультраструктури, які формують цитоскелет цитоплазми. З цитоскелетом пов'язані зміни форми клітини, переміщення внутрішньоклітинних структур, їхнє орієнтування, певна локалізація органел, ферментів тощо.

1.4. Клітинні мембрани, їх будова, хімічний склад і функції

Клітинна мембрана – основний будівельний матеріал клітини, вона вкриває її поверхню, тобто формує межу між клітиною і зовнішнім середовищем, поділяє клітину на функціональні відсіки, утворює ядерну оболонку і переважну частину органел клітини.

До мембран відносяться ультратонкі структури, що оточують протопласт (плазматична мембрана, плазмалема), вакуолі (тонопласт), ядро, пластиди, мітохондрії, апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум, мікросоми й інші компоненти цитоплазми.

Найважливішими функціями мембран є розмежування і зв'язки клітинних компонентів; підтримка гомеостазу (сталості внутрішнього складу); здійснення обміну речовин, енергії й інформації між клітиною і довкіллям;

проходження найважливіших біохімічних та біоенергетичних процесів; рецепторно-регуляторна функція. Основні компоненти мембран – ліпіди і білки. Їх співвідношення залежить від функціональної активності мембран.

Особливе місце серед мембран займає цитоплазматична мембрана (плазмалема). Ця периферична структура відмежовує клітину від зовнішнього середовища і в той же час забезпечує зв'язок з ним. Вона є ультратонкою структурою товщиною 5–10 нм, утворена з білків (60 %), фосфоліпідів (40 %) і невеликої кількості вуглеводів (рис. 19).

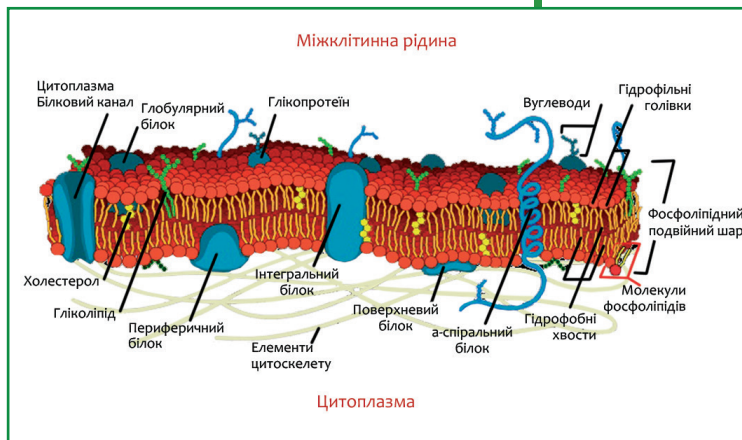


Рис. 19. Рідинно-мозаїчна модель мембрани

Транспортування речовин через мембрани. Життєдіяльність організму, функціонування всіх його органів і систем можливе лише за постійного обміну речовин. Клітина поглинає речовини із сусідніх клітин чи з навколишнього середовища й одночасно передає метаболіти, що утворюються в ній, сусіднім клітинам чи виділяє їх у зовнішнє середовище. Транспортування речовин має забезпечувати підтримку в клітині відповідного рівня рН і певної концентрації іонів, що сприяють ефективній роботі ферментів.

Як результат транспортування всі тканини організму забезпечуються поживними речовинами, що служать джерелом енергії, а також будівель-

ним матеріалом для утворення клітинних компонентів. Від характеру транспортування залежить виведення з клітини токсичних відходів, секреція різних речовин і створення протонних градієнтів, необхідних для протікання низки найважливіших хімічних реакцій фотосинтезу і дихання.

Відомі механізми пересування речовин через мембрани поділяються на дві категорії – пасивне і активне транспортування. Пасивне – це рух речовин за законами дифузії й осмосу, який не вимагає витрат енергії. Дифузія – це переміщення молекула чи іонів за градієнтом концентрації: відбувається в напрямку зменшення концентрації речовин.

Осмос – це дифузія води через напівпроникну мембрану з області з низькою концентрацією розчиненої речовини в область із високою.

Здатність клітин протистояти змінам середовища і зберігати динамічну відносну сталість складу називають **гомеостазом**. У

рослин основну роль у підтримці гомеостазу відіграє транспортування речовин через плазмалеми і тонопласти. Перша регулює приплив у клітину іонів і води з зовнішнього середовища і виділення баластових і надлишкових іонів H^+ , Na^+ , Ca^{2+} , другий – надходження в протоплазму запасних субстратів із вакуолю за їх нестачі і видалення у вакуолю – за надлишку. Робота цих двох мембран також забезпечує стабілізацію осмотичного потенціалу клітини.

1.5. Амінокислоти, пептиди, білки, ферменти, нуклеїнові кислоти

Амінокислоти

Амінокислоти – основні структурні одиниці білків, важливі субстрати метаболізму азоту в організмі. Це органічні кислоти, у вуглеводневому

радикалі яких атом водню заміщений аміногрупою. Вони мають амфотерні властивості, тому що аміногрупа виявляє лужні властивості, а карбоксильна – кислотні. Відомо понад 200 амінокислот, але до складу рослинних білків входять лише 20 (рис. 20, 21).

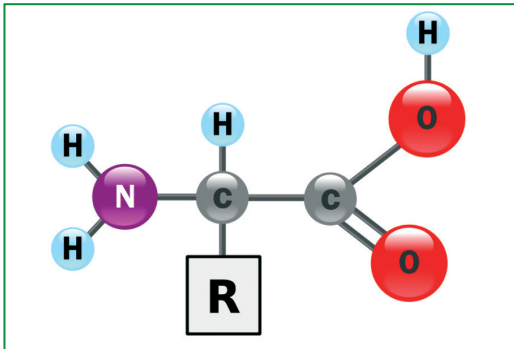


Рис. 20. Загальна схема α -амінокислоти в неіонізованій формі

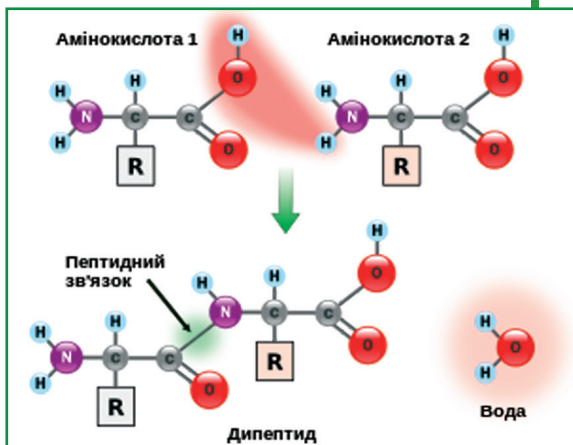


Рис. 21. Утворення пептидного зв'язку

Вищі рослини синтезують всі білкові амінокислоти. Тварини частину амінокислот синтезують самі, а частину одержують з їжею. Такі кислоти називають незамінними, їх 10, а білки, до складу яких вони входять у певних співвідношеннях, називають повноцінними. Рослинні білки переважно неповноцінні та гірше засвоюються.

Білки

Білки посідають особливе місце серед органічних сполук живих організмів. Структурні білки утворюють основу

цитоплазми й органел живих кліток. Білки-ферменти каталізують усі біохімічні реакції. Запасні білки рослин – важливий компонент їжі людей і кормів тварин.



За медичними нормами, потреба людей у білках складає 120 г на добу, і ніякими іншими речовинами замінити білки неможливо. Інша назва білків – протеїни, відображає уявлення про білок як основну речовину живої матерії. **Білки – високомолекулярні гетерополімери, побудовані з амінокислот.** Їх специфічність у тому, що кожний конкретний білок має постійний амінокислотний склад і послідовність розташування амінокислотних залишків у білковій молекулі. Загалом молекули білків включають від 100 амінокислотних залишків до кількох мільйонів.

Прості білки розділяють на групи за розчинністю, **складні** – за складом небілкової частини молекули та **прості білки** – це, головним чином, запасні білки насіння, під час їх проростання після ферментативного розкладу амінокислоти використовуються для росту проростка. Запасні білки мають важливе господарське значення як їжа людей і корми для худоби.

До простих білків відносяться:

- альбуміни
- глобуліни
- проламіни
- глютеліни

До складних білків відносяться:

- глікопротеїни
- ліпопротеїни
- фосфопроїтеїни
- нуклеопротеїни
- металопротеїни



Функціональні властивості білків закріплені генетично, визначаються складом і розміщенням амінокислот, а також просторовою будовою молекули в цілому (рис. 22). **Первинна будова білкової молекули** – це лінійна послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюгу, характерна для кожного типу білка; утворюються за допомогою міцного ковалентного пептидного зв'язку. Тут можуть бути присутні також поперечні дисульфідні зв'язки. **Вторинна структура білка** – це упорядковане самовільне просторове розташування поліпептидного ланцюга, яке підтримують слабкі водневі зв'язки. **Третинна будова білка** характеризується компактним розташуванням у просторі поліпептидного ланцюга і виникає унаслідок взаємодії бокових радикалів амінокислот, підтримується слабкими іонними, водневими чи гідрофобними взаємодіями неполярних бічних груп. Третинна будова впливає на форму молекули

білка, що може бути різною – від ниткоподібної (фібрилярної) до кулястої (глобулярної). Три рівні структури мають усі білки. Під час утворення **четвертинної структури** об'єднується кілька однакових чи різних поліпептидних ланцюгів для виконання специфічних біологічних функцій.

Ферменти

Ферменти (ензими) – це спеціалізовані білки, що специфічно і винятково ефективно каталізують біологічні реакції (рис. 23). Уперше їх знайшли під час вивчення процесів бродіння. Партнер у реакції, на який впливає фермент, називається субстратом, а метаболіт, що утворюється, називається продуктом реакції. Ферменти функціонують у всіх живих організмах. Одна клітина містить до сотень тисяч молекул ферментів, що каталізують 1000–2000 хімічних реакцій, тобто на кожен процес припадає 50–100 молекул ферментів. Усі ферменти розділені на 6 класів відповідно до реакцій, які вони каталізують: оксидоредуктази, трансферази, гідролази, ліази, ізомерази, лігази.

Більшість ферментів, крім білкової групи – апоферменту, містять і небілковий компонент – кофермент або простетичну групу, що безпосередньо реагує із субстратом. В акті каталізу з молекулою субстрату взаємодіє невелика ділянка – активний центр. Ферменти мають строгу специфічність, тобто каталізують лише певну реакцію чи групу реакцій одного типу (рис. 24).

Нуклеїнові кислоти зберігають і передають генетичну інформацію та беруть безпосередню участь у біосинтезі білка. **Нуклеїнові кислоти** – це полімери нуклеотидів (рис. 25). Кожен нуклеотид складається з трьох компонентів: фосфорної кислоти,

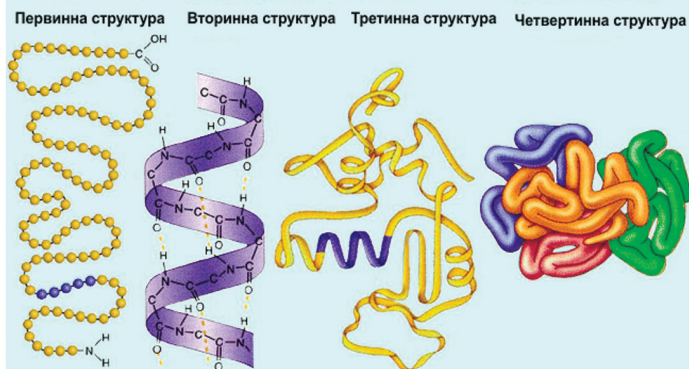


Рис. 22. Структура білка

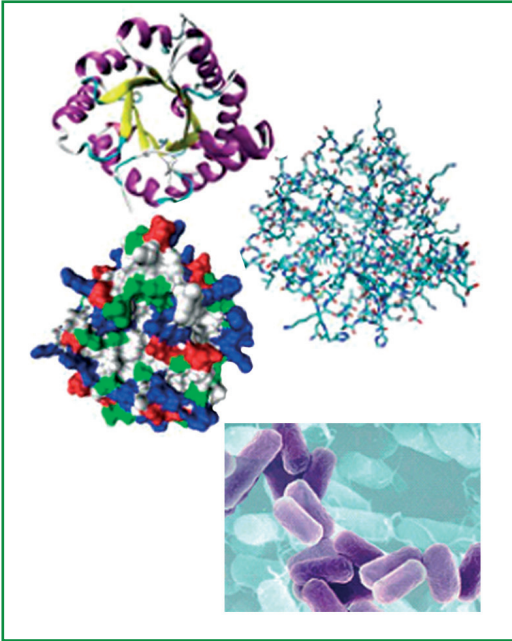


Рис.23. Ферменти

п'ятиуглецевого цукру (рибози чи дезоксирибози) і похідних ароматичних сполук двох типів – піримідину і пурину.

У клітині існують два типи функціонально різних нуклеїнових кислот: дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК), що міститься у хромосомах, хлоропластах і мітохондріях, і рибонуклеїнові кислоти (РНК), які зустрічаються майже в усіх структурних компонентах живої клітини. ДНК і РНК належать до макромолекулярних сполук (рис. 25).

Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) клітини служить первинним носієм і нагромаджувачем генетичної (структурної) інформації, необхідної для синтезу всіх біологічних макромолекул. ДНК також містить регуляторну інформацію, яка визначає час, місце і об'єм біохімічного синтезу.

Молекули ДНК мають унікальну здатність до самоподвоєння, реплікації, механізм якої був уперше запропонований Дж. Уотсоном і Ф. Криком. Завдяки реплікації з одної молекули ДНК утворюється дві, такі самі, як і материнська. За рахунок цього генетична інформація передається при поділі клітин.

Рибонуклеїнова кислота (РНК) – це полінуклеотид, до складу мононуклеотидів якого входять: цукор D-рибоза, залишок фосфорної кислоти й органічні основи – аденін, гуанін, цитозин, а замість тиміну – урацил. Принцип з'єднання мононуклеотидів у ланцюг аналогічний такому у ДНК. Деякі форми РНК набувають вторинної будови. РНК в клітині представлена формами, назви яких відображають виконувані ними функції: транспортна (тРНК), рибосомна (рРНК), інформаційна (іРНК) або матрична (мРНК), а також маловивчені – гетерогенна ядерна РНК та мала ядерна РНК. Перелічені форми РНК беруть участь у складному процесі синтезу білка.

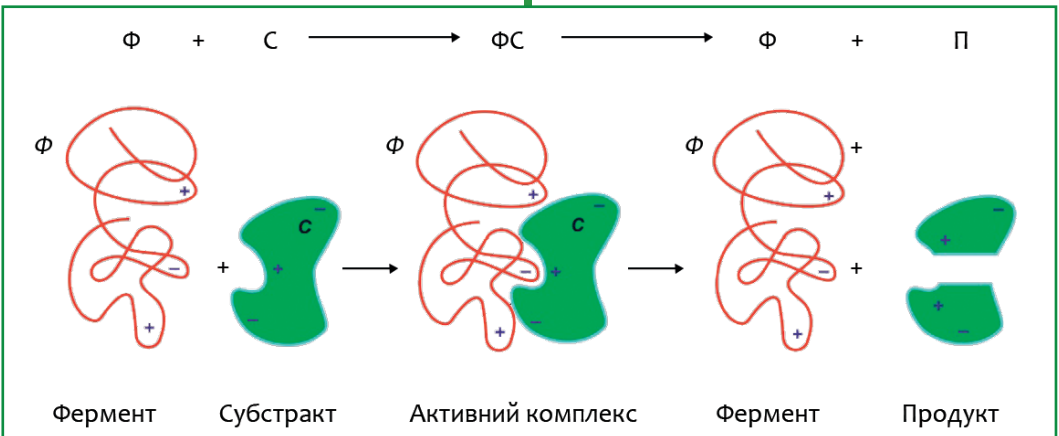


Рис. 24. Активування молекули субстрату ферментом

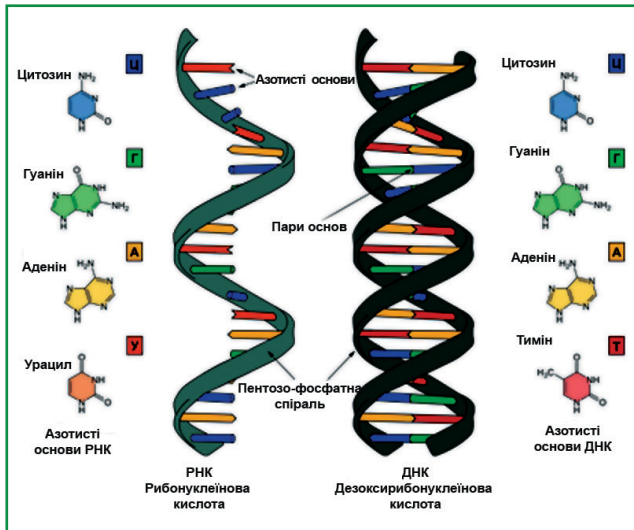


Рис. 25. Нуклеїнові кислоти

1.6. Вітаміни, ліпіди, вуглеводи

Серед інших органічних речовин, які містяться у рослинах, вітаміни займають особливе місце. **Вітаміни** (від лат. *vita* – життя) – група органічних речовин, різного хімічного складу, що необхідні для нормальної життєдіяльності будь-якого організму і виконують у ньому безпосередньо чи в складі інших сполук каталітичні функції. Більшість вітамінів – вихідний матеріал для утворення коферментів. Деякі з них мають специфічні функції, не зв'язані з каталітичною активністю. В організмі людини і тварин деякі вітаміни не синтезуються зовсім, інші синтезуються кишковою мікрофлорою в недостатній кількості, тому вони повинні надходити разом з їжею. Наприклад, людині на добу необхідно 600 г їжі (у перерахуванні на суху масу) і 0,1–0,2 г вітамінів. Відсутність чи нестача останніх у їжі є причиною багатьох хвороб. Розрізняють такі форми забезпечення організму вітамінами: відсутність вітамінів

(чи одного з них) – **авітамініоз**, недостатнє забезпечення – **гіповітамініоз**. Надлишкове введення в організм одного з вітамінів призводить до комплексу порушень, який називають **гіпервітамініозом**.

Їх позначають літерами латинського алфавіту або використовують раціональні хімічні назви (рис. 26). Відповідно до прийнятої номенклатури вітаміни поділяють на:

- 1) розчинні у воді;
- 2) розчинні в жирах;
- 3) вітаміноподібні сполуки.

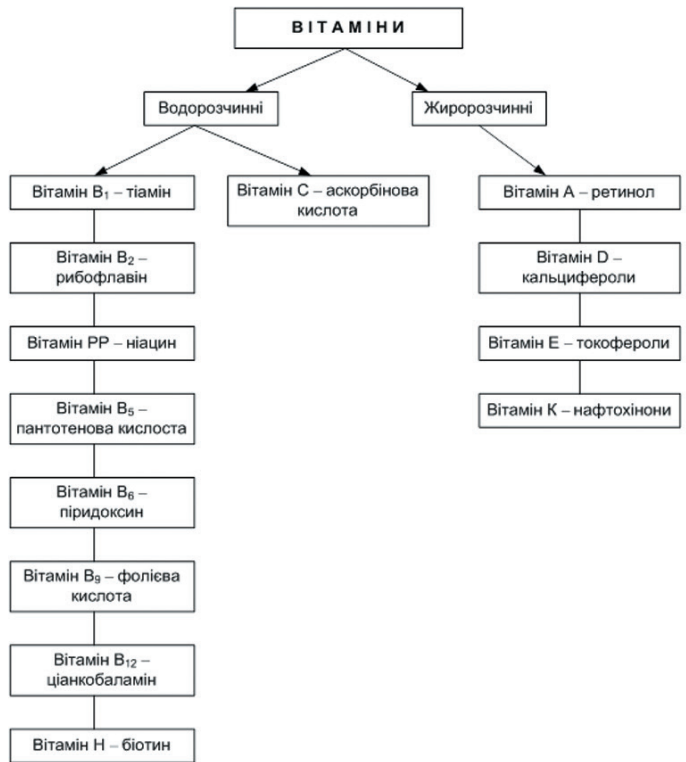


Рис. 26. Класифікація вітамінів

Водорозчинні вітаміни

До водорозчинних відносяться вітамін С і вітаміни групи В.

Вітамін С (аскорбінова кислота), хімічна формула – $C_6H_8O_6$ (рис. 27). Він не синтезується організмом людини і надходить до нього разом з рослинною та

тваринною їжею. Нестача цього вітаміну спричинює захворювання на цингу, а також знижує стійкість організму до зовнішніх негативних впливів та інфекційних захворювань. Багаті на вітамін С плоди шипшини, недозрілі волоські горіхи, капуста, стручковий перець, чорна смородина, молода картопля, лимони, мандарини, журавлина, актинідія тощо.

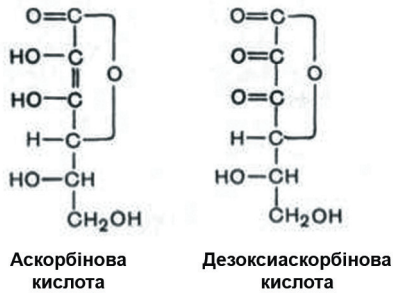


Рис. 27. Вітамін С

Вітамін Р (поліфеноли, біофлавоноїди) відноситься до фенольних сполук.

Відомо, що цитрусові плоди мають сильну антицинготну дію, хоча аскорбінової кислоти в них не так багато. Причина в тім, що вони багаті вітаміном Р, що підсилює дію вітаміну С.

Вітамін В₁ (тіамін). У формі тіамінпірофосфату як кофермент входить до складу альдегідтрансфераз і ліаз. Тіамін бере участь у процесі окислення вуглеводів. Відсутність вітаміну В₁ у їжі призводить до захворювання бері-бері, що зв'язане зі змінами в центральній і периферичній нервовій системі. Тільки рослинні клітини синтезують тіамін, особливо багаті на нього насіння злаків та бобових рослин. Свою назву цей вітамін отримав завдяки наявності в ньому атома сірки (рис. 28).

Вітамін В₂ (рибофлавін, вітамін росту) за хімічною природою є азотистою основою (рис. 29). Так як і його похідні, вітамін В₂ – флавінмононуклеотид (ФМН) і флавінаденіндинуклеотид (ФАД), служать простетичними групами флавінових ферментів, що перено-

Вітаміни групи В

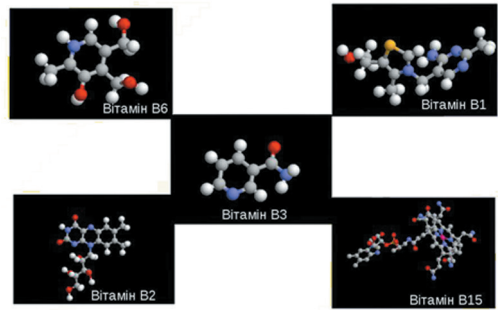


Рис. 28. Вітамін В₁

сять електрони в дихальному ланцюзі і при окисному розпаді різних метаболітів (амінокислот, жирних кислот, пірватату). При В₂ авітамінізмі знижуються процеси тканинного дихання, що призводить до затримки росту та інших порушень. Рибофлавін міститься в овочах, плодах, молочних і м'ясних продуктах.

ВІТАМІН

В₂

Регулює обмін речовин, бере участь у кровотворенні, знижує втому очей, полегшує поглинання кисню клітинами, за нестачі – слабкість, зниження апетиту, запалення слизових оболонок, порушення функцій зору

РИБОФЛАВІН

Міститься: в м'ясі, молочних продуктах, зелених овочах, зернових і бобових культурах

Рис. 29. Вітамін В₂

Вітамін В₃ (пантотенова кислота) в організмі знаходиться у зв'язаній формі у складі коферменту А(КоА) і ацетилпереносного білка. Кофермент А бере участь у численних реакціях, зв'язаних з перетворенням вуглеводів і жирів. Нестача пантотенової кислоти є причиною затримки росту, ураження шкіри, випадіння волосся, порушення діяльності нервової системи. Особливо багаті пантотеновою кислотою картопля, цвітна капуста, помідори, пивні дріжджі. Синтезує її і кишкова мікрофлора.

Вітамін В₅ (нікотинова кислота, вітамін РР) у природі зустрічається у вигляді нікотинової кислоти і нікотинаміду. Вітамін В₅ як складова частина входить у піридиннуклеотиди НАД і НАДФ, що функціонують як коферменти у більш ніж 200 оксидоредуктаз, які беруть участь в окислювально-відновних реакціях фотосинтезу, дихання, тканинного обміну. Нестача цього вітаміну у їжі викликає у людей хворобу пелагру. Усі рослини містять нікотинову кислоту, багато її в зернових продуктах, найбагатіше багаті сучі дріжджі.

Жиророзчинні вітаміни

До жиророзчинних відносяться вітаміни А, D, К, Е. Усі вони утворюються з залишків ізопрену. Жиророзчинні вітаміни здатні накопичуватися в організмі у значних кількостях, тому їх відсутність у їжі може не виявлятися кілька місяців.

Вітамін А (каротиноїди, ретинол, антиксерофтальмічний). За назвою вітамін А поєднують групу похідних рослинних пігментів каротиноїдів. Вищі рослини не містять вітаміну А, але багаті його попередником каротином, який в організмі людини і тварин перетворюється у вітамін А. За відсутності вітаміну А послаблюється імунітет, уражуються епітеліальні тканини, втрачається зір у сутінках (куряча сліпота). Послаблюється ріст молодняка. Джерело вітаміну А – молочні продукти, печінка, джерело каротиноїдів – морква, помідори, зелень.

Вітамін D (кальциферол, антирахітичний). Під назвою вітамін D поєднують групу похідних стеролів рослинного і тваринного походження, які мають протизахворювальну активність. При захворюванні рахітом порушується фосфорно-кальцієвий обмін. У зелених рослинах вітамін D не синтезується, але утворюється 7-дигідрохолестерин, необхідний для утворення вітаміну D.

Вітамін К (філохінони, антигеморагічний). Основою молекули вітаміну К є 1,4-нафтохінон. У рослинах широко представлений вітамін К₁ – нафтохінон, мікроорганізми синтезують вітамін К₂,

що відрізняється будовою бічного ланцюга. Біологічно активніший вітамін К₁, він необхідний для збільшення швидкості згортання крові. У рослин філохінони знаходяться в хлоропластах і зв'язані з процесом фотосинтезу.

Вітамін Е (токоферол, антистерильний вітамін). Під терміном вітамін Е поєднують групу похідних токолу і токотрієнолу, що відрізняються кількістю і положенням замісників в ароматичному кільці чи структурою бічного ланцюга. Найпоширеніші α , β , γ -токофероли. При нестачі вітаміну Е у тварин втрачається здатність до розмноження, у вагітних самок гине плід, у самців перероджуються статеві залози, спостерігається дистрофія м'язів. У рослинах вітамін Е синтезується протягом усього періоду росту. Особливо багатим рослинним олії: кукурудзяна, бавовняна, соняшникова (рис. 30).



Рис. 30. Вітамін Е

Вищі рослини є головним джерелом вітамінів для людини. Зерно, овочі, плоди постачають водорозчинні вітаміни, жиророзчинні Е та К, а також каротин – попередник вітаміну А і 7-дигідрохолестерин, необхідний для утворення вітаміну D. Вітаміни синтезуються головним чином у листках, а при старінні пересуваються у зерно. Плоди і ягоди містять багато вітаміну Р (чорна смородина, цитрусові), каротину (горобина, абрикоси, сливи). Каротин добре зберігається під час висушування та переробки плодів і ягід. Фолієва кислота, що охороняє від недокрив'я, у великій

кількості міститься в суницях, малині, шипшині, вишнях. Важливим джерелом вітамінів служить картопля, особливо вітаміну С. Кормові трави багаті каротиноїдами, вітаміном С, особливо бобові. Більше всього аскорбінової кислоти містить молода зелена трава. У зеленій масі трав багато інших вітамінів, але до кінця вегетації їхній вміст падає і тому це потрібно враховувати під час заготівлі кормів. У висушеній траві зберігаються вітаміни В₁, В₂, В₆, ніотинова, пантотенова кислоти. Листя бобових трав, обліпиха і зелені овочі є цінним джерелом вітаміну Е.

Вуглеводи

Вуглеводи – це група органічних речовин, яких у біосфері більше, ніж всіх інших разом узятих. Вони важлива складова частина клітин рослин, тварин, мікроорганізмів. У рослин вуглеводи складають 80–90 % сухої речовини, у тварин тільки 2 %, але їх значення для тварин також дуже важливе. Всі органічні речовини біосфери беруть свій початок від вуглеводів, синтезованих зеленими рослинами в процесі фотосинтезу. Вуглеводи в організмах виконують різноманітні функції. При їх розпаді в процесі дихання звільняється основна кількість енергії, необхідна для підтримки життя організмів. Вуглеводи входять до складу нуклеїнових кислот, комплексних білків, ліпідів. З вуглеводів утворюються органічні кислоти, що потім використовуються для синтезу амінокислот, білків, ліпідів та ін. У рослин зовнішній кістяк клітини – їх клітинні стінки – побудовані з вуглеводів, що виконують механічну, опорну, а також захисну функції. Вуглеводи входять також до складу клітинних мембран. Вони відкладаються в запас, а за нестачі знову використовуються.

Залежно від складу, структури, властивостей вуглеводи поділяють на моно-, оліго- і полісахариди.

Моносахариди – це продукти окислення багатоатомних спиртів: при дегідруванні первинної спиртової групи

утворюється альдегід, вторинної спиртової групи – кетон. Відповідні цукри позначаються як альдози чи кетози.

Моносахариди – це безбарвні кристалічні речовини, солодкі, оптично активні.

Окремі групи моносахаридів (простих цукрів). **Тріози** – найпростіші форми моносахаридів (C₃H₆O₃). Основні представники – гліцеринальдегід, дигідроксиацетон – у вільному стані в живих організмах не зустрічаються. Утворюються у вигляді фосфорних ефірів, як продукти проміжного обміну при гліколізі, спиртовому бродінні, а також у процесі фотосинтезу.

Пентози (C₅H₁₀O₅) у вільному стані в клітині зустрічаються рідко. Звичайно вони входять до складу інших речовин. У рослинах найпоширеніші арабіноза, ксилоза, рибоза і дезоксирибоза. **Арабіноза** входить до складу пектинових речовин, геміцелюлоз, слизів, гумі. **Ксилоза** – деревний цукор, дуже солодкий, міститься у вигляді ксиланів у деревині, соломі, качанах кукурудзи. З останніх її одержують для використання в кондитерській промисловості. **Пентози** – рибоза і дезоксирибоза – входять до складу нуклеїнових кислот і вільних нуклеотидів.

Гексози (C₆H₁₂O₆) – найрозповсюдженіші в природі вуглеводи. Вони зустрічаються у вільному стані, а також як мономери входять в оліго- і полісахариди.

Глюкоза – виноградний цукор, альдогексоза. Це один з найрозповсюдженіших цукрів. Багато вільної глюкози в плодах, насінні, листях, квітах рослин. Глюкоза – основний субстрат процесу дихання. Вона входить до складу дисахаридів (мальтоза, сахароза, целобіоза), полісахаридів (крохмаль, клітковина, глікоген).

Фруктоза – плодовий цукор – відноситься до кетогексоз. Вільна фруктоза знаходиться в плодах, зелених частинах рослин, у нектарі квітів. У бджолиному меді міститься до 45 % фруктози. Вона входить до складу дисахариду сахаро-

зи, полісахариду інуліну, що міститься в бульбах жоржин, топінамбуру. Фруктоза – найсолодша із цукрів.

Олігосахариди містять від 2 до 10 залишків моносахаридів. Більшість олігосахаридів має солодкий смак, добре розчиняється у воді. Вони можуть бути побудовані з однакових (гомоолігосахариди) і різних (гетероолігосахариди) мономерів. Олігосахариди можуть бути лінійними чи розгалуженими. Найбільш розповсюджені олігосахариди – дисахариди ($C_{12}H_{22}O_{11}$).



Сахароза – буряковий чи тростинний цукор, побудована з фруктози і глюкози, зустрічається у всіх органах рослин, особливо багато її в ягодах і фруктах. Сахароза відіграє важливу роль у харчуванні людей. Одержують її з коренеплодів цукрового буряку, де її вміст може доходити до 24 %, чи із стебел цукрової тростини, де її до 20 %. Сахароза – це головна сполука, у вигляді якої вуглець і енергія транспортуються по рослині.

Мальтоза – солодовий цукор, утворюється як проміжний продукт при гідролізі крохмалю і глікогену під дією ферментів амілаз. Зустрічається в багатьох рослинах, але в малій кількості.

Целобіоза – основна будівельна одиниця целюлози. У вільному вигляді зустрічається в пасоці деяких дерев. Целобіоза утворюється при ферментативному гідролізі целюлози за участі ферменту целобіози.

Полісахариди – високомолекулярні сполуки, побудовані з великої кількості залишків моносахаридів (до

декількох десятків тисяч). Представники: крохмаль, глікоген, клітковина (целюлоза), інулін, геміцелюлоза, агар-агар, гіалуронова кислота, що міститься в капсулах грамдодатних бактерій. За функцією полісахариди поділяють на структурні (целюлоза, пектинові речовини) і запасні (крохмаль, інулін).

Целюлоза (клітковина) – найпоширеніший структурний полісахарид рослинного царства, на неї припадає третина всіх органічних речовин Землі. У листках її міститься до 30 %, у деревині хвойних дерев – 54, листяних дерев – до 45 %. Найбільшу кількість клітковини містять волоски насіння бавовнику (понад 90 %). Корм сільськогосподарських тварин на 25 % складається з клітковини. Чиста целюлоза – біла волокниста речовина без смаку і запаху, нерозчинна у воді, спирті, ефірі, але розчиняється в аміачному розчині гідроксиду міді. Від целюлози залежить механічна міцність і еластичність клітинних стінок рослин.

Пектинові речовини – група полісахаридів і близьких до них за структурою речовин, у яких основним компонентом служить α -D-галактуронова (пектинова) кислота, похідна глюкози. Ці речовини входять до складу первинної клітинної стінки.

Крохмаль – основний запасний полісахарид рослин і одна з найважливіших поживних речовин для людей і тварин. Він відкладається у вигляді крохмальних зерен різної форми і розмірів. Крохмаль – білий хрусткий гігроскопічний порошок без смаку і запаху, у холодній воді не розчинний, у гарячій воді утворює крохмальний клейстер.

Вуглеводи – це найважливіші та найпоширеніші органічні сполуки, які утворюються у процесі фотосинтезу (рис. 31–34).

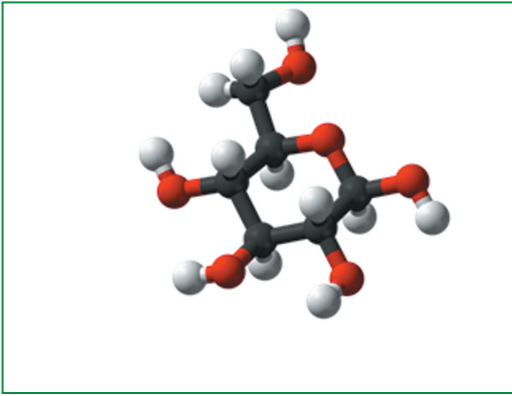


Рис. 31. Глюкоза

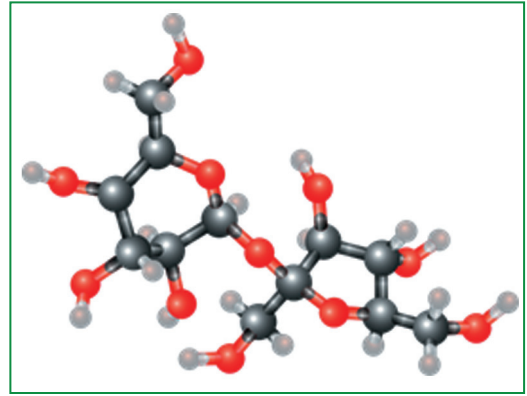


Рис. 32. Сахароза

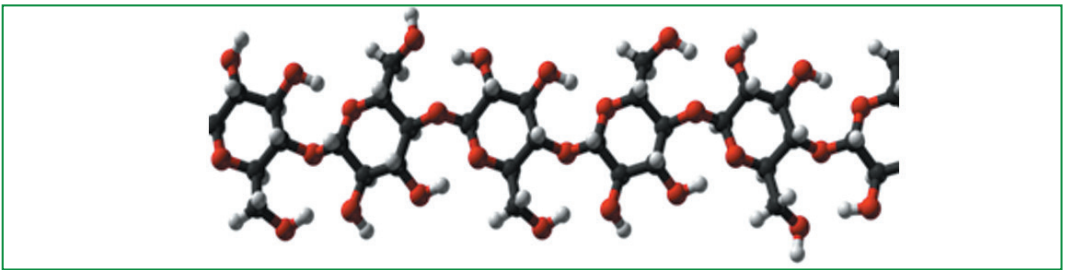
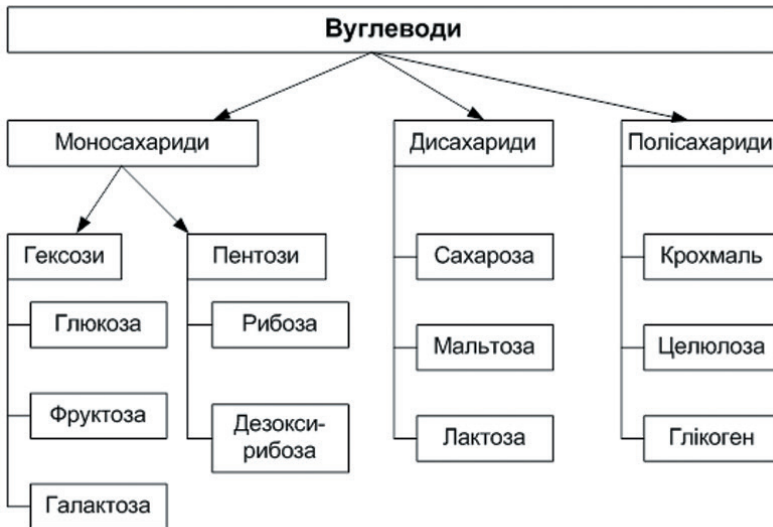


Рис. 33. Целюлоза



Ліпіди

Ліпідами прийнято називати жири та жироподібні речовини – ліпоїди. Термін “ліпіди” охоплює широкий спектр малополярних природних речовин різної хімічної природи.

Ліпіди нерозчинні у воді (гідрофобні), але розчинні в органічних розчинниках (етанол, ацетон, бензол, ефір та ін.).

Функції сполук, що відносяться до ліпідів, дуже різноманітні:

- жири й олії – резерв метаболічного палива, джерело енергії і важливих проміжних метаболітів;
- гліцерофосфатиди, сфінго- і гліколіпіди – структурні компоненти мембран;
- воски, кутин, суберин – захисні

бар'єри на поверхні клітин, зменшують втрати води;

- каротиноїди (що відносяться до терпеноїдів) беруть участь у процесі фотосинтезу;

- вітаміни і гормони – сполуки з найважливішими біохімічними функціями.

Ліпідами прийнято називати жири і жироподібні речовини – ліпоїди (рис. 35, 36).

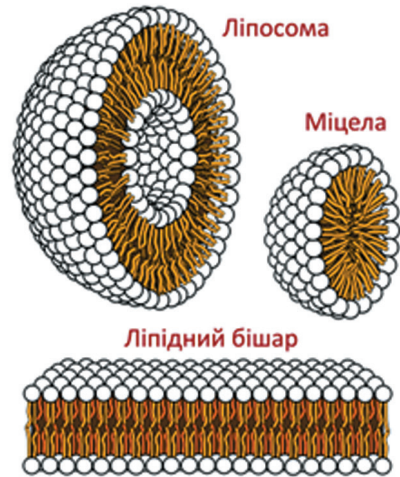


Рис. 35. Приклади структур, які утворюють фосфоліпіди у водних розчинах

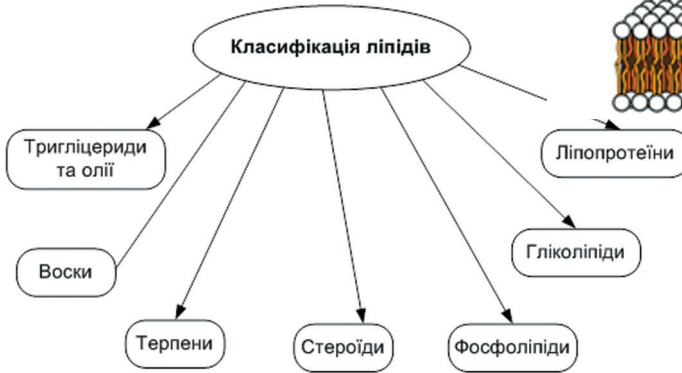


Рис. 36. Класифікація ліпідів

Питання для самоконтролю

1. Будова рослинної клітини. Основні органоїди клітини та їх функції.
2. Хімічний склад і структура цитоплазми.
3. Що необхідно розуміти під проникністю цитоплазми?
4. Будова біологічної мембрани, хімічний склад, функції.
5. Білки, їх будова і функції.
6. Ферменти, їх хімічна природа, властивості та локалізація.
7. Вітаміни, їх фізіологічна роль.
8. Макроергічні сполуки.
9. Значення і класифікація вуглеводів.
10. Які показники характеризують якість жирів?
11. Які незамінні амінокислоти входять до складу білків?

2. ФОТОСИНТЕЗ

2.1. Фізико-хімічна суть фотосинтезу

2.2. Листок як орган фотосинтезу

2.3. Первинні процеси фотосинтезу. Світлова стадія

2.4. Темнова стадія. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі

2.5. Залежність інтенсивності фотосинтезу від зовнішніх умов

2.6. Шляхи підвищення інтенсивності й продуктивності фотосинтезу в посівах

2.1. Фізико-хімічна суть фотосинтезу

Процес фотосинтезу – основний шлях надходження енергії Сонця в біосферу. Завдяки фотосинтезу сонячна енергія стає доступною всім живим організмам. К. А. Тімірязев писав, що зелений листок, або вірніше – мікрокопічне зелене зерно хлорофілу, є тим фокусом, точкою у світовому просторі, в яку з одного кінця притікає енергія Сонця, а з іншого – беруть початок усі прояви життя на Землі.

Акумулюючи сонячну енергію, рослини в процесі фотосинтезу поглинають і відновлюють діоксид вуглецю, стабілізуючи його вміст в атмосфері. Весь кисень нашої планети має фотосинтетичне походження. Щорічна глобальна продукція кисню складає приблизно 10^{11} т.

Відкриття фотосинтезу пов'язують з роботами англійського вченого Дж. Пристлі (1771 р). Видатний учений К. А. Тімірязев у 1875 р. остаточно сформулював вчення про космічну роль зеленої рослини. Він експериментально довів, що процес фотосинтезу підпорядковується закону збереження і перетворення енергії. Термін «фотосинтез» запропонував у 1897 р. німецький учений В. Пфеффер.

Процес утворення органічної речовини з неорганічних елементів і сполук зовнішнього середовища за участю світла і хлорофілу називається фотосинтезом.

Загальну формулу фотосинтезу прийнято зображати рівнянням:

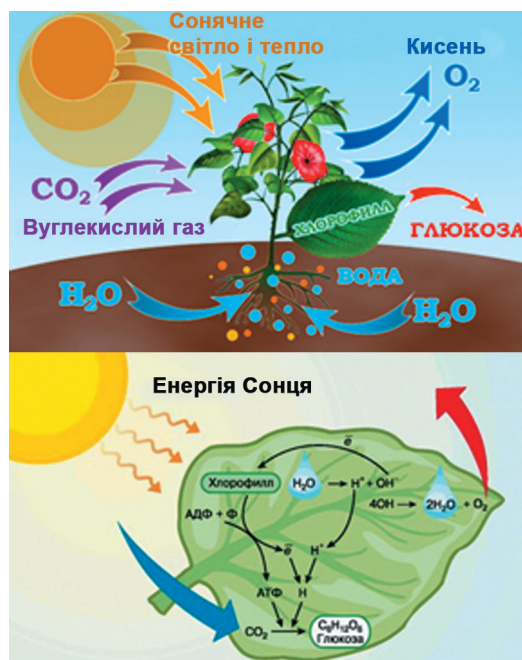
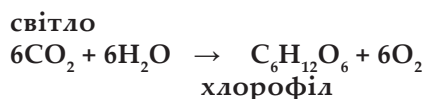


Рис. 37. Процес фотосинтезу у вищих рослин

Розуміння основних реакцій фотосинтезу має важливе значення не тільки для пізнання суті цього процесу, але й для з'ясування його залежності від зовнішніх і внутрішніх факторів, визначення шляхів управління ним, а отже і продуктивністю рослин.

Процеси фотосинтезу підпорядковані трьом основним принципам фотохімії:

- 1) хімічна зміна може викликатися тільки поглинутим світлом;
- 2) кожний поглинутий фотон активує тільки одну молекулу;
- 3) вся енергія поглинутого кванта передається тільки одному електрону, який внаслідок цього переходить на вищий енергетичний рівень



Для відновлення однієї молекули CO_2 у процесі фотосинтезу необхідні 4 кванти червоного світла. Виходячи з цього, квантовий вихід фотосинтезу (φ), тобто кількість молекул вуглекислого газу, що реагує на один квант світла, поглинутого під час фотосинтезу, дорівнює 0,25.

$$\varphi = \frac{\text{кількість молекул } \text{CO}_2}{\text{кількість поглинутих квантів}} = \frac{1}{4} = 0,25$$

Під час вивчення динаміки фотосинтезу у дослідах з перериванням світла встановлено, що одні ланки реакцій фотосинтезу відбуваються за прямої участі світла, іншим безпосередня участь світла не потрібна. Цим було доведено існування двох фаз фотосинтезу – світлової і темної.

2.2. Листок як орган фотосинтезу

Фотосинтез відбувається в зелених органах рослин, і насамперед у листі. Листок має плоску форму, що сприяє кращому поглинанню сонячної енергії. Також при плоскій формі на одиницю об'єму припадає найбільша поверхня, що сприяє кращому контакту з повітря-

ним середовищем. Зверху і знизу листок покритий епідермісом, що захищає тканини листка, регулює газообмін і транспірацію.

Листок є найважливішим фотосинтетичним органом вищих зелених рослин. Саме цій функції, а також газообміну і транспірації підпорядкована його морфологічна й анатомічна будова.

Через продихи, розташовані в більшості рослин на нижньому боці листка, потрапляє вуглекислий газ, який засвоюється у процесі фотосинтезу.

Мезофія листка нерідко складається з двох типів основної тканини (рис. 38).

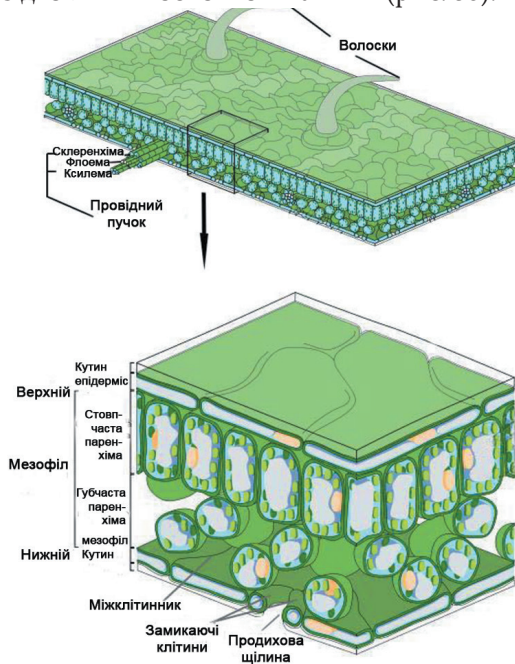


Рис. 38. Схема будови листка дводольної рослини

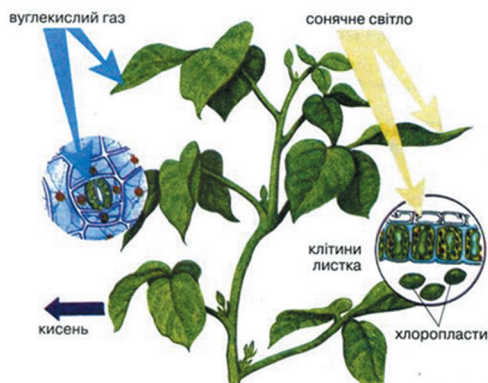


Рис. 39. Листок як орган фотосинтезу

Листок має розгалужену мережу судинно-волокнистих пучків. Ксилемою в листок надходять вода і мінеральні солі, флоемою відтікають продукти фотосинтезу (головним чином сахароза). Під час перепоповнення клітин листка асимілятами інтенсивність фотосинтезу падає. Листки розташовуються на рослині так, щоб мінімально перекривати один одного, тобто утворювати листову мозаїку.

2.3. Первинні процеси фотосинтезу. Світлова стадія

Світло, промениста енергія – найважливіший з факторів, що визначає інтенсивність фотосинтезу. У процесі фотосинтезу використовується частина сонячного випромінювання – промені з довжиною хвилі від 380 до 750 нм, так звана фотосинтетично активна радіація (ФАР). Умови освітлення рослин включають як інтенсивність, так і спектральний склад сонячного світла. К. А. Тімірязев провів більше 200 дослідів з вивчення світлової залежності швидкості фотосинтезу. Він установив, що з наростанням інтенсивності освітлення швидкість фотосинтезу спочатку стрімко зростає, потім усе повільніше і повільніше досягає максимуму і стає стабільною.

Відповідно до загального рівняння фотосинтезу. Від світла залежить як утворення органічних речовин під час фотосинтезу, так і виділення кисню. Послідовність і суть фотосинтетичних реакцій були розкриті багаторічними дослідженнями вчених низки країн.

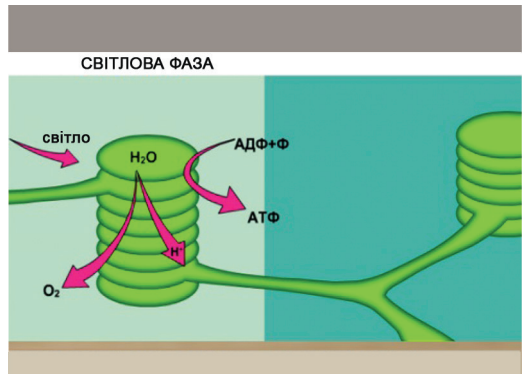
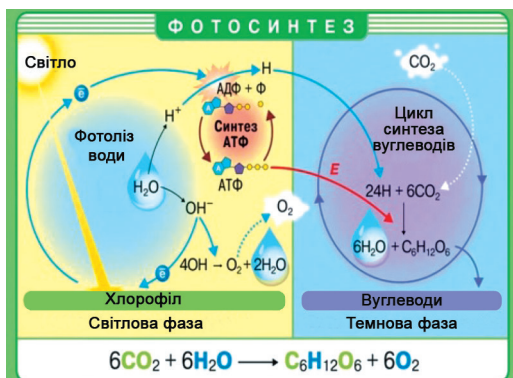


Рис. 40. Світлова фаза фотосинтезу

Джерелом енергії у фотосинтезі служить випромінювання видимої частини спектру (380–750 нм) з енергією 1–3 еВ; це так звана фотосинтетично-активна радіація (ФАР).



Фотосинтетичні пігменти

Усі пігменти рослин поділяють на чотири групи: хлорофіли, каротиноїди, фікобіліни і флавоноїдні пігменти, які функціонують у вигляді хромопротеїнів, тобто пігмент-білкових комплексів.

Основна роль у фотосинтезі належить хлорофілам. Як речовина хлорофіл (від грецьких «*chloros*» – зелений і «*phyllon*» – лист) був відкритий ще в 1817 році (Ф. Пелетьє і І. В. Каванту). У процесі фотосинтезу хлорофіли виконують складні функції: поглинання світла, передачу енергії, електронів. Група хлорофілів включає понад 10 пігментів, що відрізняються деякими структурними особливостями. Найпоширеніші чотири форми хлорофілів: **a**, **b**, **c**, **d**. **Хлорофіл a** ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$) – синьо-зелений – знаходиться у всіх фотосинтезуючих

організмах, за винятком фотосинтезуючих бактерій. Зелено-жовтий **хлорофіл b** ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$) складає приблизно третю частину загального вмісту хлорофілу у вищих рослин і зелених водоростей, однак відсутній у всіх інших водоростей і бактерій. Бурі та діатомові водорості містять **хлорофіл c**, а деякі червоні – **хлорофіл d**, фотосинтезуючі бактерії – бактеріохлорофіл ($C_{35}H_{74}O_6N_4Mg$). Загальний вміст хлорофілу в рослинах складає 0,6–1,2 % сухої речовини.

Наявність атома Mg^{2+} у ядрі хлорофілу обумовлює зелений колір пігменту. Кількість хлорофілу в рослині змінюється в процесі вегетації, поступово зростаючи до фази цвітіння і зменшуючись від цвітіння до кінця вегетації. Рослини, вирощені в темряві (**етіоляти**), завжди блідо-жовті через відсутність хлорофілу. У проростків, що знаходяться в ґрунті і виносять листки на поверхню до світла, **етіоляція** – звичайне явище. На наступних фазах росту рослин етіоляція викликає морфологічні зміни в будові стебла,

листок і є однією з причин вилягання рослин у загущених посівах. У зелених рослин як результат захворювань чи недостатнього мінерального живлення відбувається руйнування хлорофілу – **хлороз**. Він може викликатися відсутністю в поживному середовищі азоту, калію, сірки, марганцю, міді. Особливо важливе забезпечення рослин залізом, оскільки воно бере участь в окислювально-відновних процесах при синтезі хлорофілу і його попередників. Фотосинтетичні пігменти вибірково поглинають промені видимої частини сонячного спектру. Максимуми поглинання хлорофілів лежать у синій і червоній областях видимої частини спектру (що відповідає довжинам хвиль близько 450 і 650–700 нм). Каротиноїди і фікобіліни поглинають у межах 400–500 і 500–650 нм відповідно.

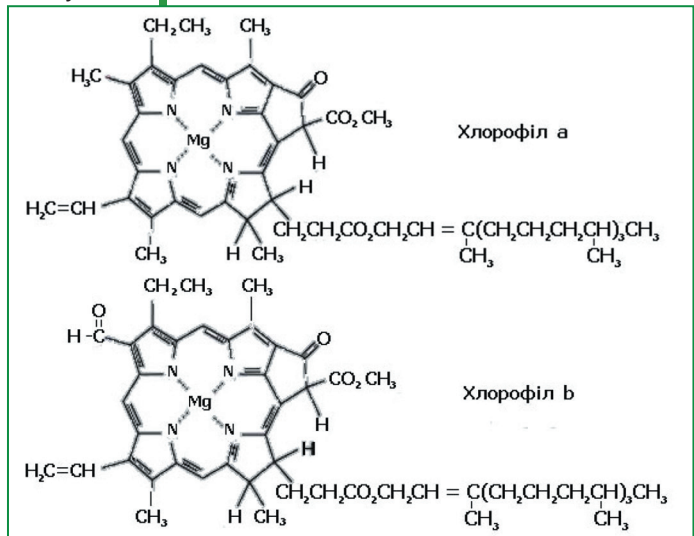


Рис. 41. Структура молекул хлорофілу

Збуджені під впливом світла молекули хлорофілів після припинення його дії повертаються до початкового стану.

Цей перехід супроводжується втраченою енергією у вигляді випромінювання світла – **флуоресценції**.

Каротиноїди – найрозповсюдженіші природні пігменти: жовті, оранжеві, червоні. Їх знаходять у всіх представників світу рослин – як у фотосинтезуючих, так і в нефотосинтезуючих. У ви-

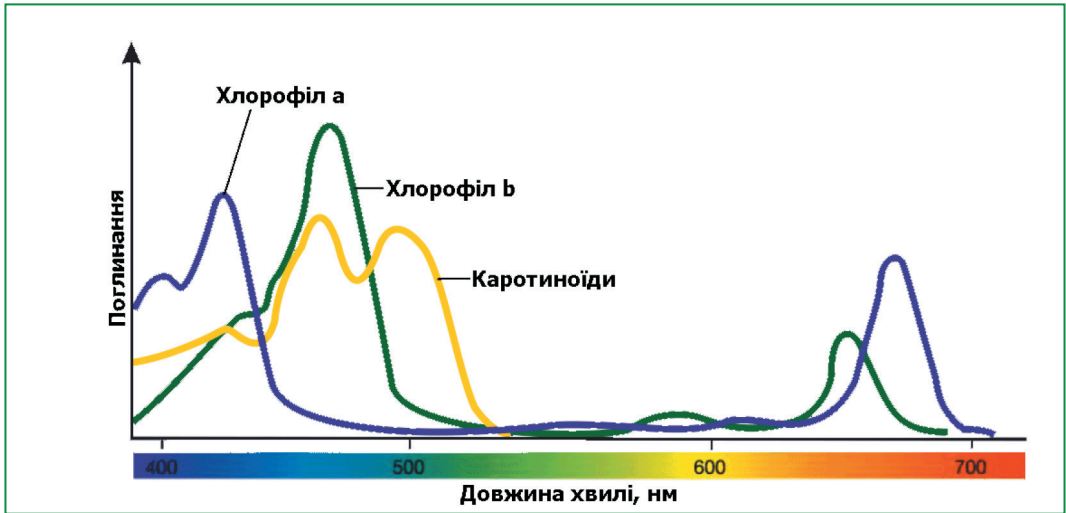


Рис. 42. Спектри поглинання пігментів пластид

цих рослин вони містяться в зелених листках, пелюстках квітів, плодах, а також у нефотосинтезуючих органах. У листі на фоні хлорофілу каротиноїди непомітні, але восени після його руйнування надають листкам жовтого і оранжевого забарвлення.

Каротини – ненасичені вуглеводні, їх хімічна формула $C_{40}H_{56}$. Каротин завжди міститься в хлоропластах зелених листків, у багатьох квітках, плодах. Культурна морква – класичне джерело каротину. У плодах шипшини, у томаті знаходиться пігмент цієї групи під назвою лікопін.

Ксантофіли – окислені вуглеводні. Найпоширеніші: лютеїн ($C_{40}H_{56}O_2$) – постійний супутник і похідне α -каротину, зеаксантин ($C_{40}H_{56}O_2$) – пігмент жовтих зерен кукурудзи; криптоксантин ($C_{40}H_{56}O$) – також міститься в жовтих зернах кукурудзи, у шкірці мандарина, зародках пшениці; фукоксантин ($C_{40}H_{56}O_6$) – пігмент бурих водоростей та ін. У пластидах вищих рослин розповсюджений також віолоксантин, який містить на два атоми кисню більше, ніж зеаксантин.

Фікобіліни характерні для червоних і синьо-зелених водоростей. Фікобіліни – це тетрапіроли з відкритим ланцюгом, що не містять металів і фітолу. Вони поглинають енергію в зеленій

і жовтій частинах спектра (500–650 нм) і передають її хлорофілу, тобто вони є додатковими пігментами, що виконують роль світлозбираючого комплексу.

Флавоноїди – це широко розповсюджені водорозчинні рослинні пігменти. Зазвичай вони знаходяться у вакуолях, але деякі виявлені в хромопластах і хлоропластах. За ступенем окисленості їх поділяють на антоціани, флаволи і флавоноли. Головна функція флавоноїдів – пігментація тканин, в яких вони синтезуються і накопичуються.

Антоціани – пігменти вакуоль, вони обумовлюють жовтогаряче, червоне, синє забарвлення майже всіх червоно-синіх квітів. Є вони й у клітинній стінці.

Антоціани поглинають промені, що мало адсорбуються хлорофілом. Наплив антоціанів у листках спостерігають навесні і восени, тобто в холодні періоди вегетації.

Флаволи і флавоноли (від лат. flavus – жовтий) поширені в пелюстках квітів, зосереджуються переважно у вакуолях епідермальних клітин. Флаволи самі безпосередньо не забарвлюють квітки, а підсилюють забарвлення жовтих флавонолів. Флаволами багаті тропічні й альпійські рослини, в яких вони захищають хлорофіл і цитоплазму від руйнівного впливу ультрафіолетових

променів. Разом з іншими рослинними фенолами флавоноїди, можливо, беруть участь у формуванні стійкості рослин до хвороб. Більшість пігментів цієї групи токсичні для паразитичних організмів.

Фотосинтетичні одиниці та системи

У вищих рослин усі фотосинтетичні пігменти містяться у хлоропластах – складних пігментбілково-ліпоїдних внутрішньоклітинних утвореннях, де безпосередньо відбувається поглинання сонячного світла і його трансформація в органічні сполуки.

У вищих рослин хлоропласти мають еліпсоподібну форму з діаметром 46 нм і товщиною 25 нм. Розмір цей не постійний і значно змінюється в одній і тій ж рослині.

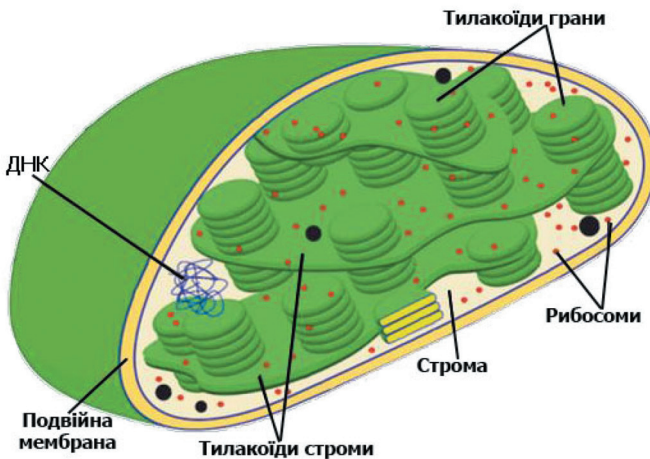


Рис. 43. Будова хлоропласта

У нижчих рослин хлоропласти різноманітніші за величиною і формою. Кількість їх варіює залежно від виду рослин і тканин (від кількох десятків до сотень хлоропластів на одну клітину). Вони мають мембранну будову: зверху покриті подвійною мембраною, з'єднані з внутрішніми мембранами двох типів: тилакоїдами гран і стромати.

Провідну роль у поглинанні та перетворенні сонячної енергії відіграє хло-

рофіл, але безпосередню участь у перетворенні енергії світла здійснює лише невелика частина молекул хлорофілу – реакційний центр.

Реакційний центр – це група молекул хлорофілу, що перетворює енергію світла в АТФ і НАДФ•Н₂. Решта молекул хлорофілу і каратиноїдів відіграють роль світлозбирального центру (антени). Поглинуту енергію світлозбиральні антени передають до реакційного центру.

Для ефективного фотосинтезу необхідно, щоб рослини одночасно поглинали промені з різною довжиною хвиль, які б збуджували обидві пігментні системи, що беруть участь у світловій фазі фотосинтезу. Хоча всі пігменти поглинають фотони, однак лише головна молекула хлорофілу та що знаходиться в серцевині реакційного

центру «пастка енергії», здатна використовувати енергію світла у фотохімічних реакціях. Інші пігменти фотосистеми називають світлозбирними антенами, чи допоміжними. Як і антени, вони ловлять світло і передають його енергію в пастку – молекулі головного пігменту в РЦ.

Світлова стадія фотосинтезу

Фотофізичний етап – це етап, на якому енергія світлового випромінювання перетворюється в енергію збудженого електрона молекули хлорофілу реакційного центру.

Світлозалежні реакції фотосинтезу завершуються утворенням НАДФ•Н₂ і АТФ, необхідних для процесу асиміляції вуглецю. В освітленому хлоропласті електрони рухаються від води до НАДФ+, відновлюючи його. Транспортування електронів призводить до утворення протонного градієнта і поділу електричних зарядів, що стимулює утворення АТФ. Розрізняють неци-

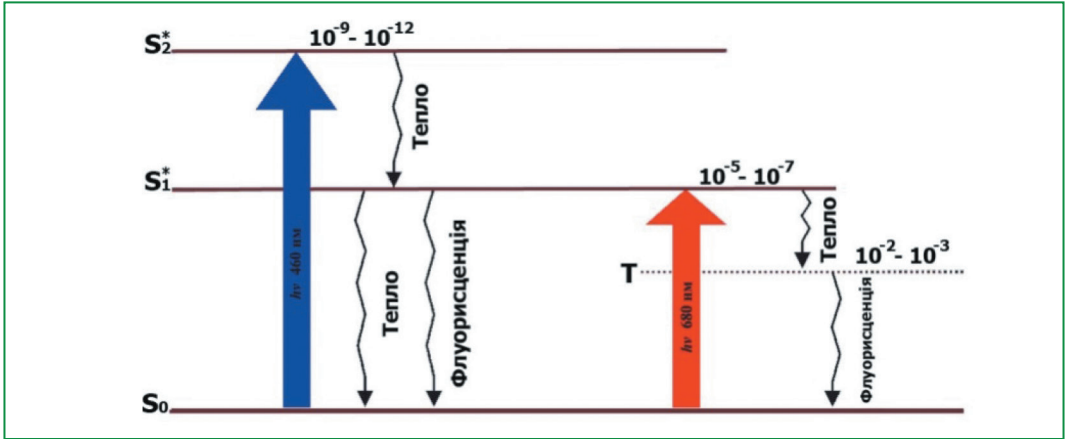


Рис. 44. Рівні збудження хлорофілу під впливом світла різної довжини хвилі

клічний шлях транспортування електронів і циклічний, або **нециклічне і циклічне фотофосфорилування**. Шлях електронів від води до НАДФ+ у мембранах хлоропластів називають нециклічним потоком електронів, він сполучений з нециклічним фотофосфорилуванням. Назва «нециклічний» указує на те, що шлях електронів не замкнутий, нециклічний. Назва «фото» указує на те, що рух електронів відбувається за рахунок енергії світла, а «фосфорилування» пов'язане з тим, що перенос електронів поєднаний із синтезом АТФ з АДФ і ортофосфату.

Щоб підняти енергію електронів від рівня води до рівня, необхідного для відновлення НАДФ+, необхідна спільна участь ФСII і ФСI, зв'язаних одна з одною послідовністю переносників. Відомо, що фотозалежне окислювання (фотоліз) води зв'язане з ФСII, а відновлення НАДФ+ – із ФСI.

2.4. Темнова стадія. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі

Третій етап фотосинтезу – **темнова стадія фотосинтезу**, біохімічні реакції якої протікають у стромі хлоропласту.

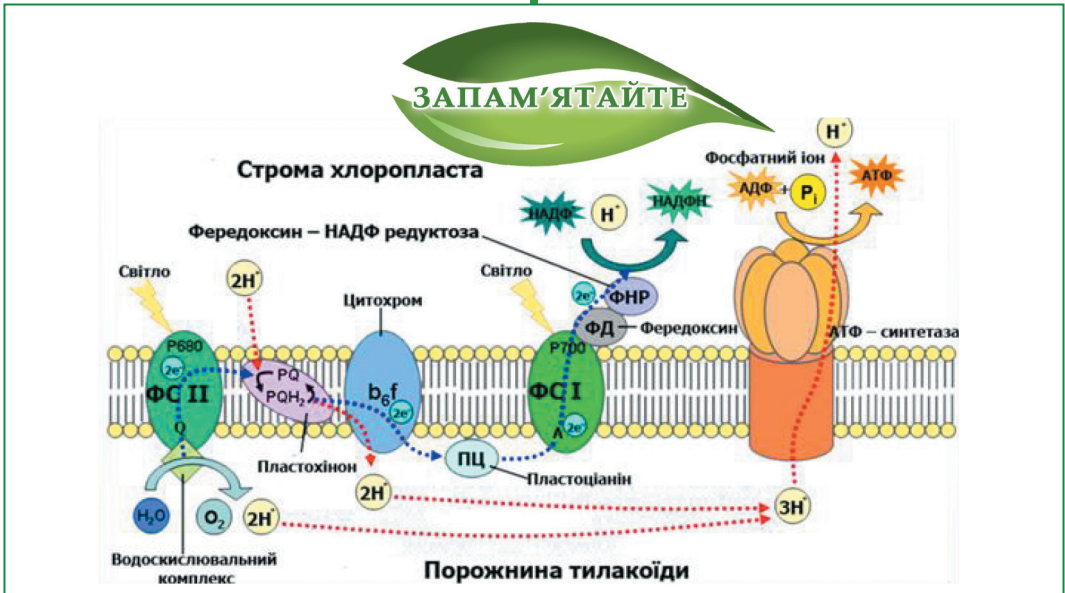


Рис. 45. Схема нециклічного фотосинтетичного фосфорилування

Відновлення вуглецю до вуглеводів відбувається за допомогою продуктів

світлової фази АТФ і НАДФ·Н₂, без прямої участі сонячного світла (рис.46).

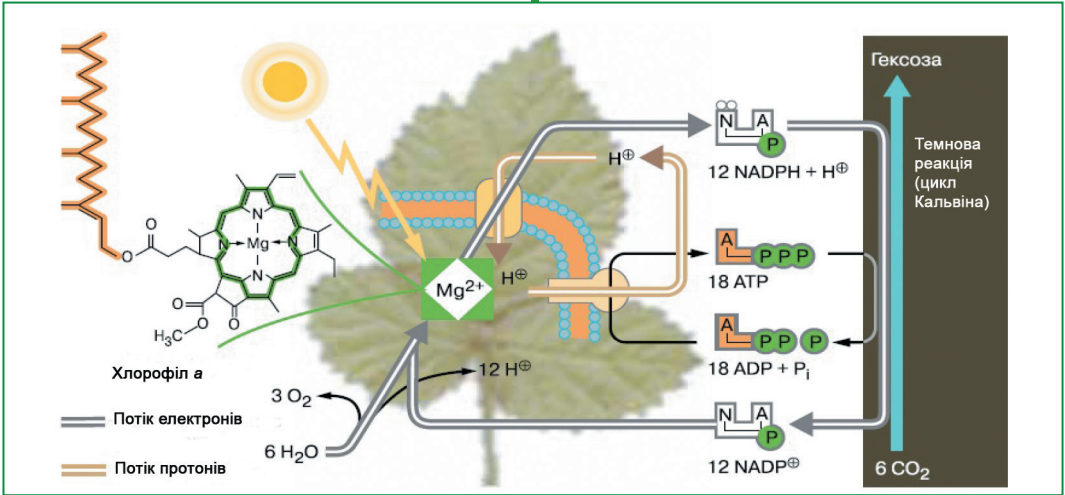


Рис. 46. Темнова реакція фотосинтезу

Однак назва «темнова фаза» має більше історичний характер, оскільки, як тепер встановлено, світло й у цій фазі використовується для активації низки ферментів. Цю фазу називають також біохімічною, чи ферментативною, тому що темнові реакції контролюються ферментами. У вищих рослин відомо три різних механізми темнових реакцій, або вірніше вважати, що є один основний процес і два його варіанти. Рослини, в яких відбуваються тільки реакції цього циклу, називають С₃ – рослинами. Вони здебільшого поширені в помірних широтах. Основний процес – це фіксація CO₂ у циклі Кальвіна, названого так на честь ученого М. Кальвіна (США), який дослідив це явище.

**Цикл Кальвіна.
С₃ – шлях фотосинтезу**



Карбоксилювання полягає у приєднанні CO₂ до рибулозобіфосфату (РудФ), який є первинним акцептором CO₂. Реакція каталізується рибулозобіфосфаткарбоксилазою (Рубіско). Цей найважливіший фермент знаходиться в стромі хлоропластів у великій кількості: його вміст складає 50 % усіх розчинних білків листка. Вважають, що це найпоширеніший у природі білок. Для прояву каталітичної активності Рубіско має потребу в присутності іонів Mg²⁺.

Продуктом реакції є нестійка шести-вуглецева сполука, яка швидко розпадається на дві молекули фосфогліцеринової кислоти (ФГК). ФГК є первинним продуктом асиміляції вуглецю.

Відновлення здійснюється за участі енергії АТФ і НАДФ·Н₂, утворених в світлозалежній стадії. Це єдина реакція відновлення в усьому циклі – утворюється цукор. До кожної з двох молекул ФГК за допомогою ферменту фосфогліцеринкінази приєднується по одному залишку ортофосфорної кислоти, внаслідок чого утворюється дифосфогліцеринова кислота, яка під впливом ферменту дегідрогенази і НАДФН₂ відновлюється до фосфогліцеринового альдегіду (ФГА). Одна з

молекул цієї сполуки за участі тріозофосфатізомерази ізомеризується до дигідроацетонфосфату (ДГАФ). Із двох тріоз – ФГА і ДГАФ – за допомогою альдолази здійснюється синтез однієї молекули шестивуглецевої сполуки – фруктозо-1,6-біфосфат, яка є вихідною сполукою для утворення інших вуглеводнів (сахарози, крохмалу).

Третій етап циклу Кальвіна полягає у **регенерації** рибулозобіфосфату. Він включає декілька реакцій, в яких з 3, 4 і 7-вуглецевих сполук утворюються пентози. Завершальним процесом етапу є перетворення пентоз на рибулозобіфосфат, тобто регенерується вихідна сполука циклу. Для цих реакцій також потрібна АТФ, що надходить від світлової фази фотосинтезу. Регенований рибулозобіфосфат приєднує молекулу CO₂ і знову підключається до циклу.

Рибулозобіфосфат і ФГА – це кінцеві продукти циклу. Всі інші речовини, що беруть участь, називають **проміжними**. Схематично цикл Кальвіна, який називають також відновним пентозофосфатним шляхом, можна зобразити так (рис.47):

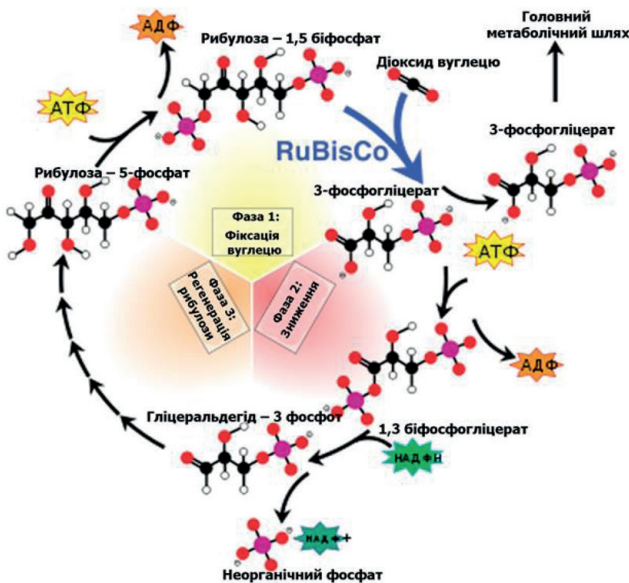
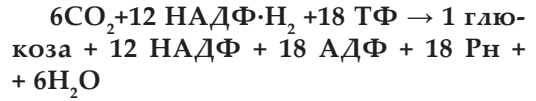


Рис. 47. Схема циклу Кальвіна

У кожному обороті циклу одна молекула CO₂ відновлюється, а молекула рибулозобіфосфату регенерується. Для утворення глюкози необхідні 6 обертів циклу. Сумарне рівняння синтезу глюкози в циклі Кальвіна:



У циклі Кальвіна відбувається перетворення тріоз, тому рослини з таким циклом фотосинтезу називаються C₃-рослинами, а шлях фотосинтезу – C₃-шляхом. Переважна більшість рослин (близько 80 %) мають такий шлях фотосинтезу. На сьогодні відомі C₃- і C₄-шляхи фіксації CO₂, фотосинтез за типом товстянкових (САМ-метаболізм) і фотодихання. У C₄-рослин і САМ-рослин також відбувається цикл Кальвіна, але процес перетворення CO₂ у вуглеводи також включає й інші реакції, специфічні для кожної групи рослин.

Цикл Хетча-Слека. C₄ – шлях фотосинтезу

Існує велика група рослин, що включає більше 500 видів покритонасінних, у яких первинними продуктами фіксації CO₂ і відновлення є чотиривуглецеві з'єднання. Їх називають C₄-рослинами, що здійснюють C₄-фотосинтез, поширені в зоні посушливого тропічного клімату, але можуть рости й у зонах з помірним кліматом. 1966 р. М. Хетч і Т.Слек запропонували закінчену схему циклу темнових реакцій у C₄-рослин, що одержала назву циклу Хетча й Слека (рис.48).

Специфічність механізму фотосинтезу обумовлена особливостями фізіології й анатомічної будови листків C₄-рослин. Для листя цих рослин характерні численні повітряні порожнини, якими CO₂ з ат-

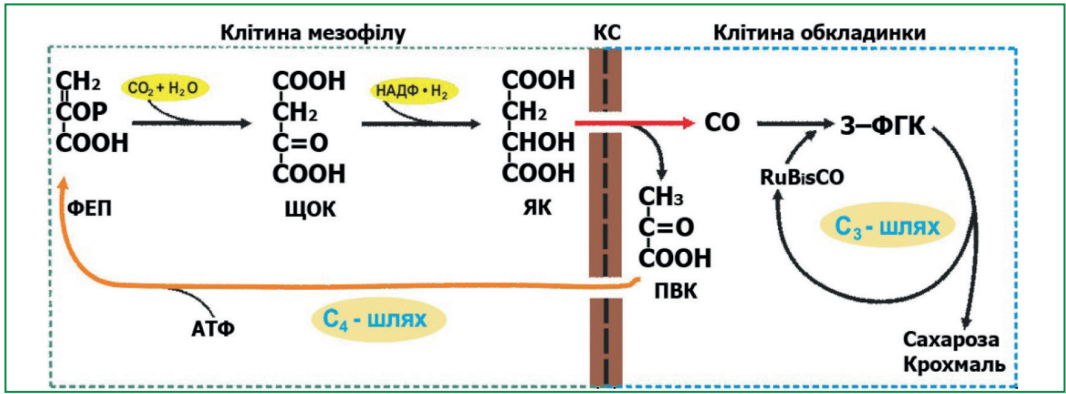


Рис. 48. C_4 - шлях фотосинтезу у листках кукурудзи. КС – клітинна стінка

мосфери безпосередньо проникає до дуже великої кількості фотосинтезуючих клітин. У C_4 -рослин навколо провідного пучка лежать щільно упаковані великі паренхімні клітини обкладки, утворюючи ніби корону. Навколо них менш щільними шарами розміщуються невеликі клітини мезофілу, що мають хлоропласти звичайного типу. У хлоропластах клітин обкладочної тканини функціонує цикл Кальвіна, а у хлоропластах мезофілу – цикл Хетча-Слека. Шлях C_4 -циклу можна розділити на дві стадії: дві реакції карбоксилювання, які розділені в просторі, тобто починається і закінчується в основних клітинах мезофілу, і декарбоксилювання та синтез вуглеводів, що відбуваються у клітинах обкладки провідних пучків. Встановлено, що цей цикл включає такі послідовні процеси:

- 1) Карбоксилювання акцептора – фосфоенолпірвіноградної кислоти (ФЕП) з утворенням щавлевооцтової кислоти (ЩОК);
- 2) відновлення ЩОК до яблучної кислоти (малат);
- 3) декарбоксилювання малату до пірвіноградної кислоти (ПВК);
- 4) новоутворення ФЕП з ПВК за допомогою енергії АТФ (рис. 47).

Загальним для всіх C_4 -рослин є те, що карбоксилюванню піддається фосфоенолпірвіноградна кислота (ФЕП) за участі ФЕП-карбоксилази і перший продукт асиміляції – чотириуглецева сполука щавлевооцтової кислоти

(ЩОК, оксалоацетат). Цикл Хетча й Слека не замінює цикл Кальвіна, а лише доповнює його. C_4 -рослини, в яких злагоджено працюють обидва цикли, як правило, мають вищу продуктивність, ніж C_3 -рослини. Вважають, що у цих рослин відсутнє фотодихання.

До C_4 -рослин відноситься низка культурних рослин переважно тропічного й субтропічного походження – кукурудза, просо, сорго, цукрова тростина і багато злакових бур'янів – свинорий, щиріця, смикавець, плоскуха звичайна, гумай, щетинник та ін. Як правило, це високопродуктивні рослини, що стійко здійснюють фотосинтез за значних підвищень температури й у посушливих умовах.

Кислотний метаболізм товстянкових (САМ-фотосинтез)

Процес, який називають метаболізмом органічних кислот за типом товстянкових характерний для багатьох сукулентів, що живуть у зонах з різко посушливим кліматом. Цей тип фотосинтезу вперше був виявлений М. Хетчем у рослин з родини товстянкових (Crassulaceae), тому інакше цей процес називають САМ-метаболізм (від англ. Crassulacean acid metabolism).

Для цього типу фотосинтезу характерні такі особливості:

- темнова фаза фотосинтезу розділена у часі: CO_2 поглинається вночі, а відновлюється вдень. Для сукулентів це дозволяє вдень закривати продихи для

зменшення транспірації;

- з оксалоацетату – первинного продукту, як і в C_4 -рослин, утворюється малат;

- карбоксилювання в тканинах відбувається двічі: вночі карбоксилюється ФЕП, а вдень – РуБФ.

Як і C_4 -цикл, САМ-тип фотосинтезу є додатковим, він постачає CO_2 в C_3 -цикл у рослин, що ростуть в умовах високих температур або нестачі вологи. Вдень (у спеку) САМ-рослини запасують CO_2 , який утворився в результаті дихання, а вночі, коли продири відкриті, вони поглинають CO_2 з повітря.

Фотодихання

Значну частину поглинутої листком енергії C_3 -рослини витрачають на фотодихання, яке виникає внаслідок активованого світлом окислення киснем рибулозобіфосфату до фосфогліцеринової та гліколевої кислот. Фотодихання супроводжується виділенням CO_2 . Гліколева кислота є первинним продуктом цього циклу, тому процес фотодихання називають також **гліколатним**.

Особливості процесу фотодихання: реакції цього циклу відбуваються в хлоропластах, пероксисомах і мітохондріях за рахунок НАДФ- H_2 , утвореної у світловій стадії. Так, гліколева кислота в пероксисомах окислюється киснем з утворенням перекису водню і гліоксидевої кислоти. Перекис водню під впливом каталази розкладається, а гліоксидева кислота амінується з утворенням амінокислоти – гліцину. Частина молекул гліоксидевої кислоти може мігрувати до хлоропластів і відновлюватися знову до гліколевої кислоти. Гліцин з пероксидом транспортується до мітохондрій, де перетворюється у серин з виділенням CO_2 . Фотодихання знижує чисту продуктивність фотосинтезу.

Роль фотодихання полягає в тому, що при гліколатному шляху відбувається синтез амінокислот гліцину і серину.

2.5. Залежність інтенсивності фотосинтезу від зовнішніх умов

У природних умовах процес фотосинтезу залежить від безлічі мінливих факторів зовнішнього середовища. Сонячна радіація (інтенсивність і якісний склад), концентрація CO_2 , O_2 у повітрі та листі, температура, водний режим тканин листка, забезпеченість елементами мінерального живлення та інші фактори визначають швидкість фотосинтезу, ріст і розвиток рослини, а також кінцевий результат – формування урожаю.

Світло, промениста енергія – найважливіший з факторів, що визначає інтенсивність фотосинтезу. Умови освітлення рослин включають як інтенсивність, так і спектральний склад сонячного світла. К. А. Тімірязев установив, що з наростанням інтенсивності освітлення швидкість фотосинтезу спочатку стрімко зростає, потім усе повільніше і повільніше, досягає максимуму і стає стабільною. Іншими словами, світлова крива має вигляд логарифмічної кривої (рис. 49).

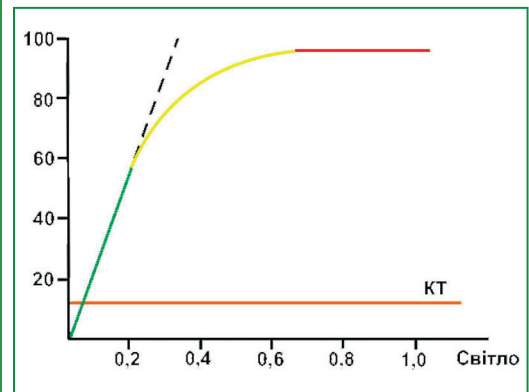


Рис. 49. Залежність фотосинтезу від світла (за Тімірязевим К.А.)

За оптимальних умов освітлення органічної речовини під час фотосинтезу утворюється більше, ніж витрачається на дихання. За недостатнього освітлення може наступити момент, коли інтенсивність синтезу органічної речовини врівноважується з інтенсивністю розпаду на дихання. Тоді спостерігається компенсаційна точка (КТ),

під якою розуміють інтенсивність світла, при якій інтенсивність відновлення CO_2 під час фотосинтезу зрівноважується з інтенсивністю виділення цього газу внаслідок дихання одними і тими ж рослинами за однакових умов. Графічно зв'язок інтенсивності фотосинтезу з інтенсивністю світла можна виразити такими кривими.

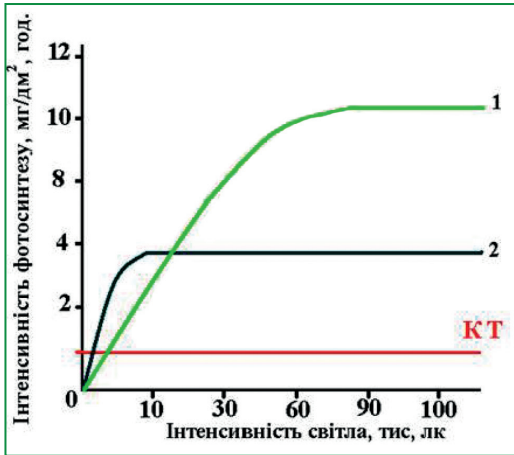


Рис. 50. Залежність фотосинтезу від інтенсивності світла у світлолюбних (1) і тіньовитривалих (2) рослин (КТ – компенсаційна точка)

Занадто висока інтенсивність світла гнітить біосинтез пігментів, ростові процеси. У C_3 -рослин насичення світлом відбувається за нижчої інтенсивності, ніж у C_4 -рослин. У C_4 -рослин висока швидкість фотосинтезу спостерігається в основному за високого рівня освітленості. Стосовно оптимального освітлення рослини поділяють на світлолюбні і тіньовитривалі. Якщо у світлолюбних світлове насичення настає за освітленості $100\text{--}300 \cdot 10^3$ ерт/см²/с, то в тіньовитривалих – набагато нижчій. Екологічні групи рослин добре адаптовані до світлового режиму місць проживання. Адаптація досягається шляхом значної зміни структури і функції листя, кількості та співвідношення пігментів, кількості карбоксилюючих ферментів і компонентів електротранспортного ланцюга, розмірів антенного комплексу.

Листки рослин можуть розміщуватися у просторі так, що використовують як пряме, так і розсіяне світло.

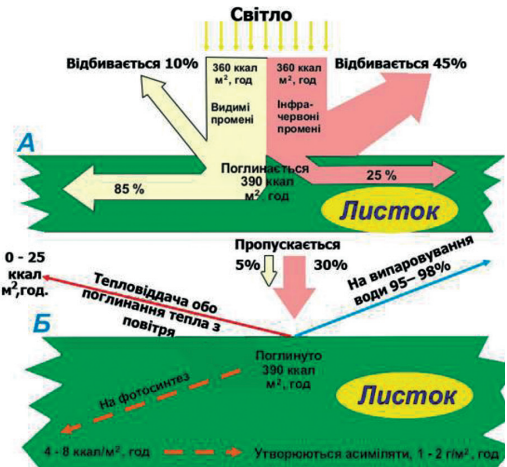


Рис. 51. Енергетичний баланс листка під час попадання на нього сонячної енергії: А – загальний розподіл енергії; Б – розподіл поглинутої енергії (за Ничипоровичем О.А.)

Світлолюбні і тіньовитривалі рослини розрізняються за своїм відношенням до точки світлової компенсації. Точка світлової компенсації – це рівень освітлення, при якому поглинання CO_2 у процесі фотосинтезу врівноважується виділенням O_2 у процесі дихання в тих же самих листках (за температури 20°C і $0,03\%$ CO_2). Світлолюбні рослини мають досить високу інтенсивність дихання, їх компенсаційна точка складає 3–5 % повного сонячного освітлення, а у тіньовитривалих – приблизно 1 % від повного освітлення. Точка світлової компенсації залежить також від концентрації CO_2 у повітрі: за підвищення вона зрушується у бік вищих значень освітленості. Подібне спостерігається і за підвищення температури. Розташування точки світлової компенсації має важливе значення для продуктивності фотосинтезу.

Фотосинтез і концентрація вуглекислоти. Щорічно рослинність нашої планети фіксує $2 \cdot 10^{11}$ т С у вигляді вуглекислоти. Концентрація вуглекислоти в атмосфері порівняно невелика – $0,03\text{--}$

0,04 % і підтримується майже незмінною за рахунок буферних властивостей океанів і постійного руху повітряних мас.

Тривале вирощування рослин в атмосфері, збагаченій вуглекислотою, показало, що в цих умовах вона виступає і як субстрат фотосинтезу, і як регулятор ростових процесів. На початку вуглекислота інтенсифікує процес фотосинтезу, однак переповнення листка надлишковими асимілятами, переважно крохмалем, викликає гальмування фотосинтезу й одночасно служить сигналом до зміни гормонального статусу. Як результат активуються гормони синтезу (ІОК, гіберелова кислота) чи репресуються інгібітори росту й інших процесів (феноли, абсцизова кислота), і спостерігається збільшення площі листків, нагромадження біомаси і підвищення урожаю рослин, тобто активізується продукційний процес.

Підвищення вмісту CO_2 у повітрі збільшує також стійкість рослин до стресів, ефективніше використовується вода. У бобових під час збільшення концентрації CO_2 у повітрі в три рази азотфіксація збільшується в 6 разів. Вуглекислотне підживлення овочевих і зелених рослин у теплицях і оранжереях як ефективний спосіб підвищення їх продуктивності знайшло широке практичне застосування. Для овочевих рослин найбільш ефективна концентрація CO_2 у повітрі 0,2–0,3 %. Методи підживлення можна розділити на технічні та біологічні. З перших частіше використовується спалювання природного газу чи пропану спеціальними пальниками-генераторами CO_2 .

У полі підвищити вміст CO_2 в атмосфері можна, активізуючи життєдіяльність ґрунтових мікроорганізмів шляхом внесення органічних, мінеральних добрив (карбонат амонію, карбонат калію), використовуючи для поливу воду, насичену вуглекислотою.

Фотосинтез і концентрація кисню в атмосфері. Фотосинтез вищих рослин відбувається в аеробних умовах,

під час концентрації кисню в атмосфері близько 21 %. Така концентрація кисню вища оптимальної, і зниження концентрації до 3 % не відбивається на інтенсивності фотосинтезу, а в низці випадків у рослин з активним фотодиханням (боби та ін.) виявляється сприятливим. Дуже низька концентрація кисню в середовищі пригнічує фотосинтез, тому що його присутність необхідна для регулювання роботи електронно-транспортного ланцюга. Високі концентрації O_2 (25–30 %) помітно знижують фотосинтез.

Фотосинтез і температура повітря. Залежність фотосинтезу від температури виявляється, перш за все, у темнових ферментативних реакціях, зв'язаних з відновленням CO_2 , та в процесах фотосинтетичного фосфорилування.

Мінімум характеризується тією температурою, за якої фотосинтез починається. У більшості рослин помірної зони фотосинтез припиняється приблизно за температури 0°C . Однак у деяких хвойних (ялина, сосна звичайна) він спостерігається і за температури $-5, -3^\circ\text{C}$. В озимих, альпійських і рослин, що квітнуть навесні, поглинання CO_2 спостерігається за -7°C , а в мохів, лишайників холодних областей – за -15°C . У такий спосіб озимі зелені рослини й узимку ведуть фотосинтез. За підвищення температури швидкість фотосинтезу збільшується у 2–3 рази.

Оптимум – це та температура, за якої фотосинтез найстійкіший і має найвищу швидкість. Оптимальні температури лежать у широкому інтервалі: у C_4 -рослин жарких областей – за $35\text{--}45^\circ\text{C}$, у сільськогосподарських C_3 -рослин – за $20\text{--}30^\circ\text{C}$. Температурний оптимум фотосинтезу строго не фіксований, залежить від стадії розвитку рослин і від цього комплексу зовнішніх факторів.

Максимум – це та температура, після досягнення якої фотосинтез припиняється. Максимуми знаходяться в широкому діапазоні температур між 35°

і 50°C. У більшості C_3 -рослин за 35°C відзначається гальмування фотосинтезу. У C_4 -рослин жарких областей верхня межа температури для поглинання CO_2 – 50– 60°C. Підвищення температури робить негативним вплив на фотосинтез C_3 -рослин, тому що при цих умовах зменшується розчинність CO_2 , збільшується відношення O_2/CO_2 .

Температура повітря і асимілюючих органів неоднакові. Температура листка, в першу чергу, залежить від кута падіння на нього променів сонця. Листки уникають перегрівання, розташовуючи паралельно лінії падіння сонячних променів. Рухаються не тільки листки, але й хлоропласти. За помірною освітлення вони збираються на освітлених передніх стінках клітини, а за інтенсивного – відходять на бічні стінки. Уночі хлоропласти збираються біля ядра чи розподіляються по всій протоплазмі. У помірному кліматі в теплі місяці температура як фактор фотосинтезу особливої ролі не відіграє. У польових умовах продуктивність фотосинтезу у межах температури від 16 до 29 °C майже не змінюється. За високих температур загальна інтенсивність фотосинтезу C_4 -рослин вища, ніж у C_3 -рослин.

Фотосинтез і водний режим. Кількість води – матеріального субстрату фотосинтезу – складає незначну частку від загальної її витрати рослинним організмом. Вплив водного режиму на фотосинтез обумовлений його впливом на весь комплекс життєдіяльності рослини. Поки продихи залишаються оптимально відкритими, коливання водного балансу не впливають на дифузю CO_2 у листку. Дослідним шляхом встановлено, що стадія максимальної продуктивності асиміляції припадає на період, коли спостерігається невеликий водний дефіцит (5–20 % від повного насичення). Це явище має пристосувальне значення й обумовлене тим, що стан недонасичення листка водою звичайний для наземних рослин.

В умовах тривалого водного дефіциту при закритих продихах гальмують-

ся реакції вуглецевих циклів, циклічне і нециклічне транспортування електронів, фотосинтетичне фосфорилювання, пригнічується ближнє і далеке транспортування асимілятів, падає загальний рівень продуктивності рослин. Інтенсивність фотосинтезу знижується обернено пропорційно посухостійкості рослин. Рослини C_3 - і C_4 -груп розрізняються за ефективністю використання транспірованої води на утворення сухої речовини. C_4 -рослини економніше витрачають воду: на утворення 1 кг сухої речовини вони витрачають 250–350 л води, а C_3 -рослини – 600–800 л. Якщо нестача води призводить до в'янення листя, а потім рослина знову одержує воду, то нормальний фотосинтез відновлюється не раніше, ніж через 2–7 днів. Щоб цього уникнути, у місцевостях, що піддаються посухам, застосовують зрошення, дощування рослин.

Фотосинтез і мінеральне живлення рослин. Вплив мінерального живлення рослин на процес фотосинтезу різноманітний.

Елементи мінерального живлення можуть впливати прямо чи опосередковано через конструктивний обмін і ріст. Пряма дія на фотосинтез пов'язана з тим, що мінеральні речовини входять до складу пігментів, ферментів і безпосередньо беруть участь у фотосинтезі як активатори. Наприклад, N і Mg входять до складу хлорофілу, Fe, Co, Cu містяться в різних ферментах, P – у нуклеотидах, Mn активує фотоліз води, K має відношення до переносу енергії через мембрани тилакоїдів. Нестача мінеральних речовин чи порушення співвідношення між елементами, що поглинаються, може вплинути на вміст хлорофілу, на ультраструктуру хлоропласта. За нестачі заліза й азоту виникають хлорози, які призводять до того, що поглинання CO_2 знижується більш ніж втричі. Через низький вміст хлорофілу рослини вже не можуть використовувати сильне світло, а поведуться як тіньові. Крім того, мінеральне живлення впливає на

анатомічну будову, розміри і тривалість життя листків, на реакцію продуктів. За нестачі азоту розвивається дрібне листя з менш рухливими продихами. За нестачі N і P порушується ультраструктура хлоропластів, біосинтез пігментів і нормальна функція хлоропластів, що веде до зниження продуктивності рослин. Нормальне функціонування листка як фотосинтетичного органу зв'язано з забезпеченням рослин усім комплексом макро- і мікроелементів у необхідній кількості і співвідношенні.

Фотосинтез і чинники довкілля

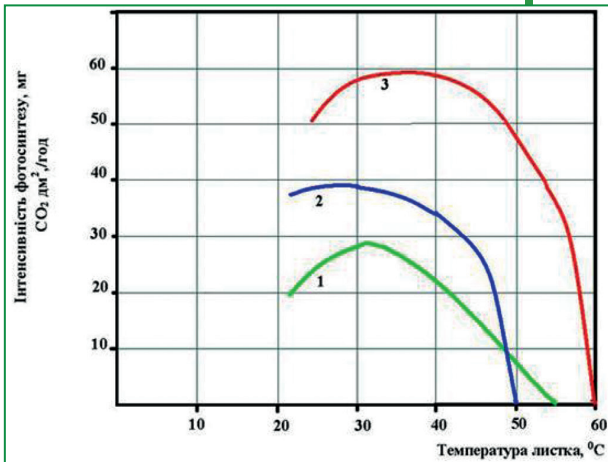


Рис. 52. Залежність фотосинтезу від температури листка (за Гейте, Джонсон та ін.):
1 – бавовник; 2 – соняшник; 3 – сорго

Добовий і сезонний хід фотосинтезу

Серед факторів зовнішнього середовища вирішальна роль за впливом на фотосинтез належить спільній дії освітлення, температури і водного режиму. Ці фактори, особливо освітлення і температура, значно змінюють свої параметри упродовж доби і викликають відповідні зміни в інтенсивності фотосинтезу (рис. 53).

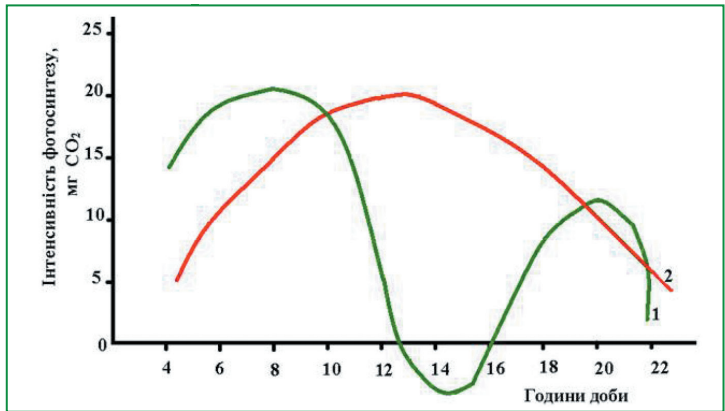


Рис. 53. Добовий хід фотосинтезу:
1 – у південних і середніх широтах;
2 – у північних широтах

Нерівномірний хід фотосинтезу і в онтогенезі рослин має відмінності, пов'язані з особливостями рослин, умовами кліматичної зони. За нормальних умов росту і розвитку максимум його припадає на період бутонізації рослин.

2.6. Шляхи підвищення інтенсивності й продуктивності фотосинтезу в посівах

Основні заходи щодо забезпечення підвищення інтенсивності та продуктивності фотосинтезу в посівах:

- селекція сортів з обмеженими ростовими процесами, сприятливою морфологічною структурою;
- підвищення родючості ґрунтів, створення умов для активної поглинальної діяльності кореневої системи (зменшення кислотності ґрунтів, їх щільності, оптимізація вологозабезпеченості та ін.);
- регулярне застосування органічних і сидеральних добрив з метою збільшення запасів органічної речовини у ґрунті та постійного надходження до приземного шару атмосфери CO₂;
- своєчасне і достатнє забезпечення рослин необхідними елементами мінерального живлення, регуляторами росту;
- створення оптимальних умов освітлення посівів шляхом регулювання норм посіву, розміщенням у фіто-

ценозах рослин різної морфологічної структури, оптимізації строків посіву та ін.;

- підтримання в активному стані асиміляційного апарату за допомогою агротехнічних і хімічних заходів боротьби із хворобами, шкідниками, бур'янами.

Продуктивність фотосинтезу.

Під час вивчення процесів фотосинтетичної продуктивності рослин використовують кількісні характеристики.

Інтенсивність фотосинтезу, чи його швидкість – це кількість поглиненої вуглекислоти (mgCO_2) листком на світлі в розрахунку на одиницю поверхні (dm^2) в одиницю часу (година).

Середнє значення ІФ, визначене в стандартних умовах, складає для C_3 -рослин 10 – 20, для C_4 -рослин 15 – 25 $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^2/\text{год}$.

Чиста продуктивність фотосинтезу (ЧПФ), швидкість неттоасиміляції, інтенсивність приросту маси рослин (ІПР) – це приріст сухої маси рослини за визначений час (добу), віднесений до одиниці листової поверхні ($\text{г/м}^2/\text{доба}$). У злаків цей показник коливається від 10 до 35 $\text{г/м}^2/\text{доба}$.

Урожай біологічний ($Y_{\text{біол.}}$) – це загальна маса рослин з надземною і підземною їх частинами. Урожай біологічний одержують як суму приросту сухої маси кожного дня за формулою:

$$Y_{\text{біол.}} = C_1 + C_2 + \dots + C_n,$$

де C – приріст сухої маси, кг/га ;
 n – число діб.

Для розрахунку приросту сухої маси за добу (г/м^2) запропоновано таку формулу:

$$C = (\Phi \cdot K_{\text{еф.}} \cdot L) \div 100,$$

де Φ – інтенсивність фотосинтезу, г/м^2 , листової поверхні на добу;

L – площа листової поверхні, м^2 ;

$K_{\text{еф.}}$ – коефіцієнт ефективності фотосинтезу, що враховує витрати речовин на дихання і притік речовин з коренів (складає 0,5).

Біологічний урожай посівів різних рослин різний: у C_3 -рослин він складає близько 25 т/га сухої речовини за рік, у C_4 -рослин – 55 т/га , а в середньому по планеті – 4 т/га .

Господарський урожай ($Y_{\text{зосп.}}$) корисного продукту розраховують за формулою:

$$Y_{\text{зосп.}} = Y_{\text{біол.}} \cdot K_{\text{зосп.}}$$

де $K_{\text{зосп.}}$ – коефіцієнт господарської ефективності рослини, чи співвідношення $Y_{\text{зосп.}} \div Y_{\text{біол.}}$.

Залежно від виду рослин, сорту, умов вирощування та інших факторів $K_{\text{зосп.}}$ коливається від 50 до 1%. Вважають, що в майбутньому врожаї будуть зростати в основному за рахунок збільшення $K_{\text{зосп.}}$, тобто за рахунок раціональнішого використання вегетативної маси на утворення зерна чи інших господарсько-цінних органів.

Листковий індекс.

Коефіцієнт корисної дії фотосинтетично активної радіації

Найважливішою інтенсивною характеристикою фотосинтетичного апарату є **листова поверхня рослин (ЛПР)**. Вона складається як сума площ усіх функціонуючих зелених листків рослини (звичайно враховується площа одного боку листка) чи як добуток середньої площі листка на число листків рослини. Характерні величини (dm^2): пшениця – 0,5–0,7; рис – 3,5–4,0; кукурудза – 50–60, соняшник – 40–50.

Асимілююча поверхня рослин (АПР) включає як площу листків, так інших зелених фотосинтезуючих органів – стебел, черешків, листових піхв, генеративних органів.

Листовий індекс

(L), польова листо-забезпеченість ценозу (ПЛЦ), м^2 листа/ м^2 поля – це відношення сумарної листової поверхні групи рослин до розміру площі



поля, на якій виростає агрофітоценоз. Лі характеризує здатність ценозу поглинати світлову енергію.

Потужність листового апарату ценозу виражають також **фотосинтетичним потенціалом ценозу (ФПЦ)**, що є сумою щоденних показників площі листя посіву за весь вегетаційний період чи за його частину. ФПЦ характеризує потенційні можливості фотосинтетичного апарату ценозу. Середні значення ФПЦ для скоростиглих рослин – 1,5–2,0 млн м² /доб./га, для пізньостиглих – 3–5 млн м² /доб./га.

Деякі учені вважають доцільнішим розрахунки продукційних процесів вести не на площу листка, а на хлорофіловий індекс – грам хлорофілу на м² чи в кілограмах хлорофілу на гектар посіву, а фотосинтетичний потенціал визначати як суму щоденних показників хлорофілового індексу за вегетаційний період чи його частину. Аналогічно чисту продуктивність фотосинтезу (наприклад, пшениці чи інших злаків) варто враховувати на усереднену кількість хлорофілу в цілій рослині (чи її частині) за час дослідів, а інтенсивність фотосинтезу виражати в молях СО₂/мг хлорофілу за годину.

Питання для самоконтролю

1. Яке значення фотосинтезу для життя на Землі?
2. Які пігменти беруть участь у процесі фотосинтезу?
3. Від чого залежить зелений колір хлорофілу?
4. Які промені поглинаються хлорофілами, каротиноїдами?
5. Охарактеризувати структурну формулу і хімічну природу хлорофілу.
6. Яка роль хлорофілу та каротиноїдів у фотосинтезі?
7. Суть світлової фази фотосинтезу. Що таке фотоліз води, фотосинтетичне фосфорилування?
8. Суть темної фази фотосинтезу.
9. Шляхи вуглецю під час фотосинтезу (С₃-шлях, С₄-шлях).
10. Умови фотодихання.
11. Вплив інтенсивності світла на фотосинтез.
12. Особливості світлолюбних і тіньовитривалих рослин.
13. Як змінюється спектральний склад сонячного світла протягом доби?
14. Добовий хід фотосинтезу.
15. Залежність інтенсивності фотосинтезу від температури.
16. Шляхи підвищення фотосинтезу в посівах.

3. ДИХАННЯ РОСЛИН

3.1. Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення в житті рослин

3.2. Анаеробна фаза дихання (гліколіз)

3.3. Аеробна фаза дихання

3.4. Інші шляхи дихання

3.5. Біологія бродіння

3.6. Коефіцієнт дихання за різних субстратів дихання та різного ступеня забезпечення тканин киснем

3.7. Залежність дихання від зовнішніх і внутрішніх факторів

3.8. Способи керування диханням рослин

3.1. Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення в житті рослин

Дихання – універсальний процес, невід’ємна властивість усіх живих організмів, що населяють нашу планету. Дихання – це система окислювально-відновних реакцій, при яких редуковані органічні молекули (в основному вуглеводи, жири) розпадаються на простіші із вивільненням значної кількості вільної енергії. Утворена вільна енергія зберігається у формі хімічних сполук АТФ і використовується для підтримання життєвих функцій і розвитку рослин (рис. 54, 55). Енергія, що надходить у клітини, може перетворюватися з однієї форми в іншу і використовуватися для здійснення різних життєвих процесів. Це можуть бути біосинтези, осмос, транспорт, рухи і т. д.



Рис. 54. Процеси дихання

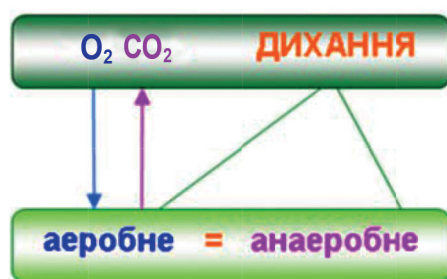


Рис. 55. Види дихання

Крім енергетичної (біофізичної), дихання виконує і біохімічну функцію – перетворення запасних речовин у конституційні. У рослин першоджерелом органічних речовин є процес фотосинтезу. Утворені при цьому органічні сполуки – це енергія у вигляді хімічно інертних речовин (сахароза, крохмаль). У процесі дихання ці речовини розпадаються, а проміжні продукти цього розпаду є активними метаболітами і мають виняткове значення як вихідні будівельні матеріали в синтезі нових компонентів клітини або для заміни використаних. Завдяки диханню неспецифічні продукти фотосинтезу переробляються у специфічні сполуки клітини.

За сучасними уявленнями, процес дихання у всіх аеробних організмів – рослин, тварин, грибів – це однаковий ланцюг окислювально-відновних реакцій, що завершуються використанням кисню як кінцевого акцептора електронів.

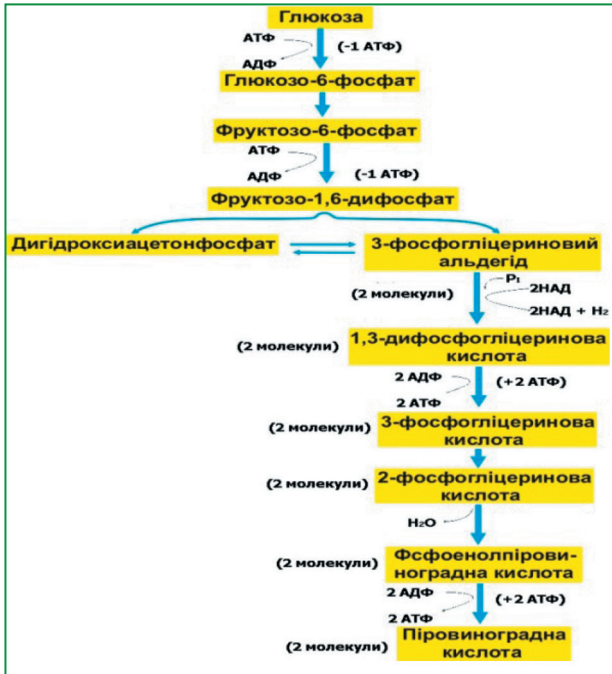


Рис. 57. Етапи гліколізу

3.3. Аеробна фаза дихання

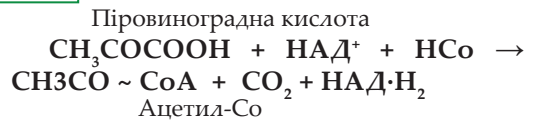
У природних для рослинних тканин аеробних умовах пірвіноградна кислота, що утворилася в процесі гліколізу, дифундує в мітохондрії, де окисляється до CO_2 з утворенням великої кількості молекул АТФ. Аеробна фаза дихання відбувається в мітохондріях. Вони менші хлоропластів, дуже різноманітні за формою і розміром, оточені двома мембранами. Внутрішня мембрана утворює складки, так звані кристи. Простір між кристами заповнений рідким матриксом, у якому знаходяться ферменти, вода, фосфати й інші молекули, що беруть участь у диханні. Зовнішня мембрана мітохондрій проникна для більшості молекул, внутрішня – тільки для деяких, таких як пірвіноградна кислота й АТФ. Ферменти циклу Кребса присутні в матриці мітохондрій, ферменти та інші компоненти електронно-транспортного ланцюга вбудовані у мембрани крист.

Окислення пірвату включає дві стадій: окисне декарбоксілювання пірвіноградної кислоти до ацетил-КоА та

окислення залишку ацетил-КоА в циклі Кребса. Суть цих перетворень полягає в послідовному ступінчастому декарбоксілюванні та дегідруванні пірвіноградної кислоти за рахунок відщеплення водню.

Схему процесу окислення диі трикарбонових кислот до CO_2 і води через «цикл лимонної кислоти» у 1937 р. запропонував англійський біохімік Г. Кребс.

Окисне декарбоксілювання пірвіноградної кислоти – це послідовність п'яти окремих ферментативних реакцій, що здійснюються пірватдегідрогеназним комплексом. Безпосереднього окислення зазнає не сама пірвіноградна кислота (ПВК), а її похідна – ацетил-коензим А:

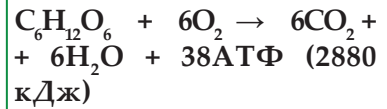


Подальше окислення ацетил-Со до кінцевих продуктів відбувається у другій стадії аеробного дихання у циклічному процесі – циклі Кребса (рис.58). Ацетил-СоА конденсується з щавлевооцтовою кислотою і водою. При цьому утворюється лимонна кислота і два електрони, які починають свій шлях до кисню, регенерується молекула СоА. Лимонна кислота через послідовні перетворення (цисаконітова, ізолимонна, щавлевобурштинова, ψ -кетоглутарова, сукциніл-СоА, бурштинова, фумарова і яблучна кислоти) дає щавлевооцтову кислоту (регенерація) і завершується цикл. Цей цикл вміщує 13 основних реакцій, у п'яти з яких вивільняється енергія і фіксується у вигляді макроенергетичних зв'язків АТФ.

Єдина умова безперервності циклу Кребса – надходження нових порцій ацетил-КоА. Реакції циклу йдуть у матриці мітохондрій і здійснюються однаково у тварин і рослин, що служить ще одним підтвердженням єдності походження всього живого.

Ацетил-КоА є важливою проміжною сполукою в обміні речовин багатьох біохімічних перетворень і може утворюватися при катаболізмі жирів, деяких амінокислот.

Під час окислення глюкози в процесі дихання при функціонуванні гліколізу й циклу Кребса утворюється 38 молекул АТФ, що складає 380 ккал/моль. Сумарне рівняння дихання:



Шлях утворення ацетил-КоА з пірвіноградної кислоти – основний, але не єдиний. Дихальним субстратом у рослин можуть бути всі основні запасні речовини: вуглеводи, жири, білки.

3.4. Інші шляхи дихання

Гліоксилатний цикл – це видозмінений цикл трикарбоних кислот, у якому відбувається послідовне перетворення активної форми оцтової кислоти (ацетил-КоА) через стадію утворення гліоксилевої кислоти (гліоксилату).

Цей цикл відбувається в спеціалізованих мікротільцях – гліоксисомах. На відміну від циклу Кребса, у гліоксилатному циклі бере участь не одна, а дві молекули ацетил-КоА і відсутні також два етапи карбоксилування (рис. 59).

У пусковій реакції циклу ацетил-КоА конденсується з щавлевооцтовою кислотою, утворюючи лимонну кислоту. Далі лимонна кислота перетворюється в цисаконітову, а потім у ізолимонну. Наступна реакція специфічна для гліоксилатного циклу: фермент ізоцитратліаза розщеплює ізолимонну кислоту на янтарну і гліоксилеву. На наступному етапі специфічний для гліоксилатного циклу фермент – малатсинтаза каталізує реакцію конденсації гліоксилевої кислоти з другою молекулою ацетил-КоА з утворенням яблучної кислоти.

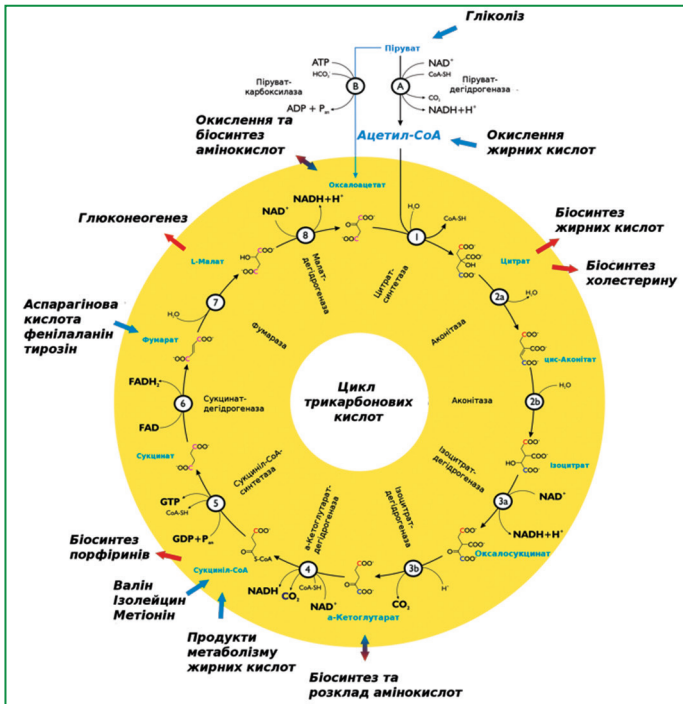


Рис. 58. Схема циклу трикарбоних кислот

Цикл Кребса відіграє дуже важливу роль в обміні речовин рослинного організму. Він служить кінцевим етапом окислення не лише вуглеводів, але й білків, жирів та ін. сполук. Усього ж при окисленні двох молекул пірувату утворюється 30 молекул АТФ.

Функція дихальних шляхів полягає в утворенні високоенергетичних відновлювальних сполук за рахунок субстратів, що окислюються. Ці ж сполуки – НАД·Н₂, НАДФ·Н₂, ФАД·Н₂, у свою чергу, окислюються на завершальній стадії дихання, віддаючи електрони кисню за допомогою окисно-відновлювальних систем, що функціонують як електротранспортний (дихальний) ланцюг (ЕТЛ). Процес утворення АТФ, сполучений з переносом електронів до дихального ЕТЛ, називають окислювальним фосфорилуванням.

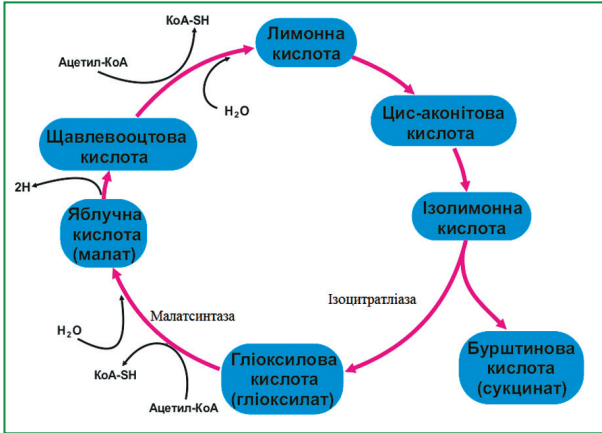


Рис. 59. Гліюксилатний цикл

Яблучна кислота окислюється малатдегідрогеназою, для діяльності якої необхідний НАД⁺. Як результат цієї реакції регенерує щавлевооцтова кислота, і цикл замикається. Пара атомів водню, що відокремилися від яблучної кислоти і відновила НАД•Н₂, передається далі в ЕТЛ, у результаті чого синтезуються три молекули АТФ.

Цей цикл активно функціонує у проростаючому насінні олійних рослин та інших органах, де запасні жири перетворюються у цукри. Гліюксисоми, в яких відбувається гліюксилатний цикл, присутні також у багатому на жир алейроновому шарі зерна деяких злаків (ячмінь, пшениці).



Рис. 60. Пророщені зерна пшениці

Пентозофосфатний цикл

У 30-ті роки ХХ ст. було встановлено, що в рослинній і тваринній клітинах, крім гліюлізу, присутній інший, прями́й і більш короткий шлях окислювання гліюкози, названий пентозофосфатним шляхом (далі – ПФШ). ПФШ – це шлях східчастого окисного розпаду гліюкози з утворенням п'ятивуглецевих цукрів (пентоз), а також цукрів із коротшим чи довшим ланцюгом. Основну роль на окисному пентозофосфатному шляху відіграють пентози. ПФШ – це всього 12 реакцій, у той час як гліюліз і далі цикл Кребса включають більше 30 реакцій.

Окислювання гліюкози на цьому шляху пов'язано з відщепленням першого (альдегідного) атома гліюкози у вигляді СО₂. ПФШ-дихання відбувається в розчинній частині цитоплазми і має дві фази. Перша фаза окисна: гліюкозо-6-фосфат окислюється до рибулозо-5-фосфату, у фізіологічних умовах вона незворотна. Друга фаза неокисна, це взаємоперетворення три-, чотири-, п'яти-, шести-, семивуглецевих цукрів, що призводять до регенерації гліюкозо-6-фосфату. Таким чином, пентозофосфатний шлях, як і ЦТК, циклічний, тому що наприкінці регенерує вихідний субстрат гліюкозо-6-фосфат.

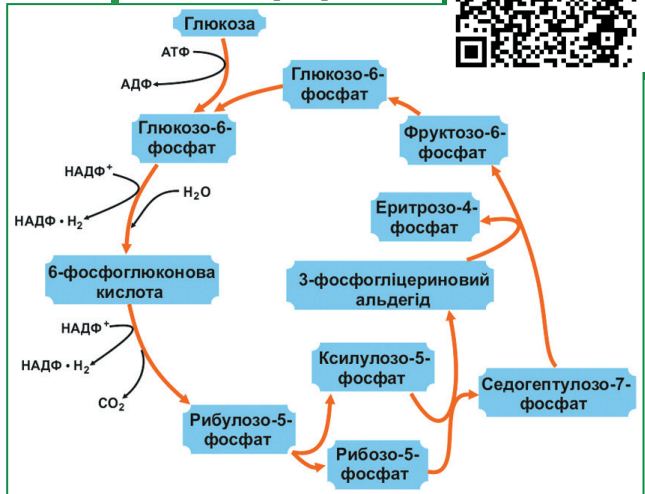
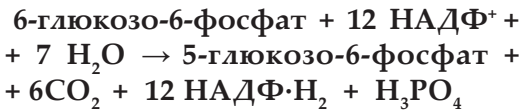


Рис. 61. Пентозофосфатний цикл

В узагальненому вигляді ПФШ можна записати у вигляді рівняння:



Енергетичний вихід міг би скласти 36 молекул АТФ. Однак головне значення ПФШ не в енергетичному, а в пластичному обміні. Як установлено, ПФШ особливо активний у тих клітинах, де активно йдуть процеси біосинтезу, і має важливе значення у темний період доби в нефотосинтезуючих клітинах. Крім того, під час пентозофосфатного шляху утворюються пентози, необхідні для синтезу нуклеїнових кислот.

3.5. Біологія бродіння

Бродіння відбувається в анаеробних умовах, це біологічне окислення складних органічних сполук з виділенням енергії, при якому кінцевим акцептором електронів і водню є не кисень, а органічні речовини, що утворюються у цьому процесі. Багато видів мікроорганізмів, що живуть без доступу кисню (облігатні анаероби), чи такі, що можуть існувати як без кисню, так і в його присутності (факультативні анаероби), одержують енергію за рахунок різних процесів бродіння. Видатний французький учений Л. Пастер визначив бродіння як "життя без кисню". Він показав, що і вищі рослини в анаеробному середовищі без кисню, крім CO_2 , утворюють спирт, тобто й у їхніх тканинах можливе спиртове бродіння. У багатьох рослинних клітинах в анаеробних умовах, наприклад під час вимокання, також накопичується спирт, що є однією з причин загибелі рослин. Спирт можна знайти навіть у воді біля рослин. Виявляють спирт також у пло-

дах яблук, мандаринів та ін. Як результат анаеробного процесу в клітинах багатьох бактерій, грибів і у тканинах тварин утворюється молочна кислота, тобто відбувається молочнокисле бродіння (рис. 62).

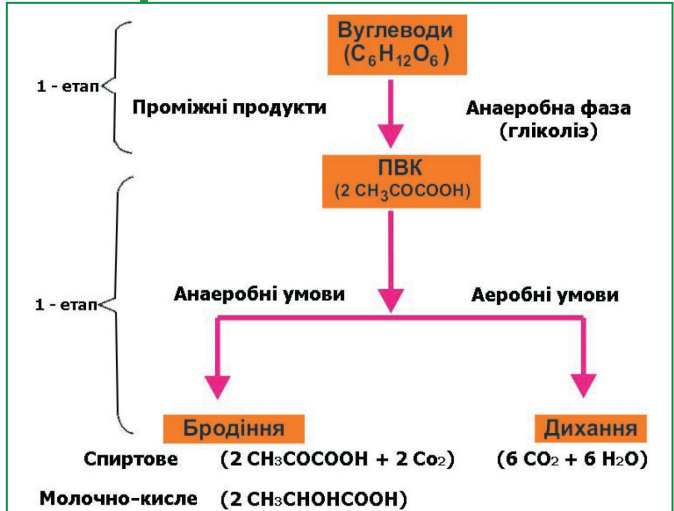


Рис. 62. Загальна схема процесів дихання і бродіння

Перший етап бродіння і дихання – це гліколітичне розщеплення глюкози до піровиноградної кислоти (ПВК).

Наступний етап – аеробний. Піровиноградна кислота розщеплюється з утворенням кінцевих продуктів CO_2 і H_2O під час дихання.

В анаеробних умовах вона зазнає неповного окислення – бродіння.

Перший етап бродіння і дихання – це гліколітичне розщеплення глюкози до піровиноградної кислоти (ПВК). Наступний етап – аеробний. Піровиноградна кислота розщеплюється з утворенням кінцевих продуктів CO_2 і H_2O під час дихання.

В анаеробних умовах вона зазнає неповного окислення – бродіння (рис. 63).

Силосування – це біологічний спосіб консервування кормів. Суть його полягає у зброджуванні бактеріями цукрів корму до органічних кислот (переважно молочної), завдяки чому утворюється кисле середовище (рН 4,0–4,2), за якого засилосована маса без доступу

повітря добре зберігається.

Розвиток процесів бродіння й отримання доброякісного силосу залежать від наявності молочнокислих бактерій і достатньої кількості легкорозчинних цукрів у рослинах, що силосуються, вологості сировини та її ізоляції від доступу повітря.



Рис. 63. Процес отримання сула, на основі якого виготовляють спирт



Рис. 64. Закладання силосу

Молочна кислота утворюється в м'язах тварин і людини за їх інтенсивної роботи (і викликає почуття стомлення), а також у бульбах картоплі під

час її зберігання в анаеробних умовах. Субстратом як дихання, так і бродіння є глюкоза.

Бродіння – це дисиміляційний процес з утворенням продуктів неповного окислення. Залежно від кінцевого продукту, розрізняють бродіння спиртове, молочнокисле, оцтовокисле, маслянокисле та ін. Процеси бродіння характерні нижчим гетеротрофним організмам (дріжджі, бактерії, гриби). Продукти бродіння містять значну кількість енергії. Енергетичний вихід під час бродіння набагато нижчий, ніж за аеробного дихання:



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

3.6. Коефіцієнт дихання за різних субстратів дихання та різного ступеня забезпечення тканин киснем

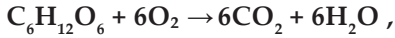
Дихання можна характеризувати за кількістю виділеного CO_2 чи поглиненого O_2 . Якщо вимірити кількість CO_2 , виділеного 1 г рослинної маси за 1 годину, то одержимо величину, що характеризує інтенсивність дихання, яку вимірюють також за кількістю O_2 , поглиненого за 1 годину 1 г рослинної маси. Інтенсивність дихання у різних об'єктів коливається в дуже широкому інтервалі – від 0,02–0,1 до 1750 мг CO_2 на 1 г сухої рослинної маси за 1 годину.

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

$$DK = \frac{VCO_2}{VO_2}$$

Згідно із **законом Авогадро**, одна грам-молекула будь-якого газу займає

однаковий об'єм. Тому під час окислення глюкози дихальний коефіцієнт дорівнює:



$$\text{ДК} = \frac{6\text{CO}_2}{6\text{O}_2} = 1$$

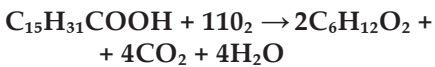
тобто, кількість молекул виділеного вуглекислого газу відповідає кількості атомів вуглецю у молекулі субстрату, а число поглинутих молекул кисню зростає зі збільшенням кількості атомів водню і зменшується зі збільшенням числа атомів кисню у молекулі, що окислюється.

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



$$\text{ДК} = \frac{\text{VCO}_2}{\text{VO}_2} = \frac{4}{3} = 1,33$$

На величину ДК можуть впливати і процеси обміну речовин, які не стосуються дихання. Так, під час проростання олійного насіння жирні кислоти перетворюються у вуглеводи, тому дихальний коефіцієнт знижується:



$$\text{ДК} = \frac{4\text{CO}_2}{11\text{O}_2} = \frac{16}{23} \approx 0,36$$

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

Кількість енергії, що вивільняється під час дихання, обернено пропорційна ДК: найбільше енергії дають ліпіди, найменше – органічні кислоти.

3.7. Залежність дихання від зовнішніх і внутрішніх факторів

Вивчення температурної залежності дихання має дуже важливе значення, тому що температура сильно впливає на інтенсивність дихального метаболізму. Дихання рослин відбувається в широкому інтервалі температур від мінус 25 до плюс 50–60°C. Реакцію дихання на певну температуру можна характеризувати за допомогою трьох кардинальних точок на кривій (мінімум, оптимум, максимум). За температури нижче мінімальної дихання не відбувається. Оптимум – це температура, за якої дихання найбільше. За максимальної температури дихання ще спостерігається. Положення кардинальних точок у різних видів рослин, а також в окремих органах, тканинах тієї ж самої рослини неоднакове. Воно не фіксоване, змінюється протягом вегетаційного сезону, що вказує на адаптацію дихання рослин до закономірних змін температурних умов середовища. Відомо також, що всі рослини мають однакову інтенсивність дихання за середньої температури їхнього місцеперебування, тобто за тієї температури, до якої певний вид адаптований. У більшості рослин мінімальною температурою є 0°C. Але ще М.О. Максимов установив, що в бруньках плодкових дерев дихання спостерігається за температури -14°C, а у хвої сосни – навіть за -25°C. У певних межах залежність дихання від температури підкоряється правилу Вант-Гоффа: швидкість хімічної реакції за підвищення температури на 10°C приблизно подвоюється. Це збільшення швидкості реакції називають температурним коефіцієнтом і позначають Q_{10} ($Q_{10} = 2-4$). Величина Q_{10} коливається від 2 до 4. Однак у рослин це правило не завжди дотримується: в інтервалі температур від 0 до 20°C Q_{10} дихання дорівнює 2-3, а за вищої температури найчастіше може знижуватися. Оптимальна температура для дихання рослин дорівнює 35-40°C, що на 5-10° вище оптимуму для фото-

синтезу. Тому за високих температур рослина інтенсивно витрачає органічні речовини, у той же час синтез їх майже припиняється, що призводить до зниження врожаю багатьох видів рослин. За температури вище оптимуму інтенсивність дихання зменшується, що зв'язано з порушенням ферментативних процесів, нагромадженням шкідливих метаболітів, що ушкоджують мембрани. Максимальна температура для процесу дихання 50–60 °С. Вплив температури на інтенсивність дихання зв'язаний із вмістом води в клітинах. За низької вологості рослинних клітин вплив високих температур на інтенсивність дихання мінімальний. Практичним висновком з цього спостереження є необхідність зберігати насіння за мінімальної вологості, у цьому випадку вплив зростання температури на інтенсивність дихання і втрату органічних речовин буде невеликим. Установлено також, що коливання температури викликає зростання інтенсивності дихання, тому насіння, бульби, коренеплоди необхідно зберігати за постійної температури. Для кожного виду сільськогосподарської продукції температура збереження специфічна, зазвичай вона знаходиться у межах від 2 до 8 °С.

ЗАПАМ'ЯТАЙТЕ

Процес дихання має кардинальні температурні точки – мінімум, оптимум, максимум.

Мінімальні значення температури – це такі, за яких ще можливе дихання (можуть бути нижчими від 0 °С).

Як ферментативний процес дихання залежить від зовнішніх факторів, серед яких виділяється температура, залежність інтенсивності дихання від температури зображується кривою (рис. 65).

У певному інтервалі температур, який може дещо відрізнятись для

різних культур, інтенсивність дихання рослинних тканин підпорядковується **правилу Вант-Гоффа**.

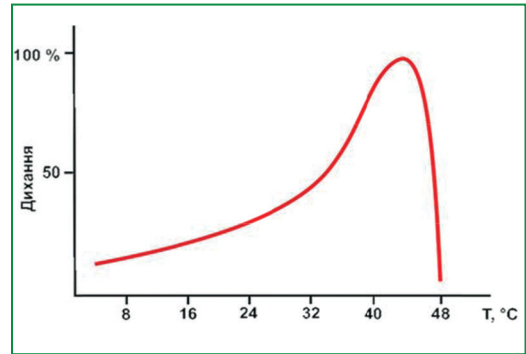


Рис. 65. Залежність інтенсивності дихання від температури

Дихання рослинних об'єктів, наприклад, пророслого насіння, супроводжується виділенням тепла, що може бути причиною його небезпечного самозігрівання. Однак за проростання насіння у холодному ґрунті виділення тепла під час дихання – корисний фактор.

Відомо, що насіння ранніх сортів створюють навколо себе в ґрунті вищу температуру. Збереженню тепла навколо насіння, що проростає, сприяє низька теплопровідність ґрунту. Під час розпускання квіток також підвищується температура. Ще Ж. Б. Ламарк спостерігав, що у деяких рослин температура квіток на 10–30 °С вища, ніж у довкілля. Підвищення температури квіток важливе для їх запилення. У квітку, що під час розкривання розігрівається, особливо вночі, залітають погрітіся комахи-запильники. В деяких суцвіттях тепло використовується для випаровування ароматизованих сподук. Утворення тепла (термогенез) у квітках і суцвіттях зв'язують з особливим маловивченим диханням, яке називають **ціанідрезистентним** (стійким до ціаніду). Це – дихання відбувається в термогенних тканинах суцвіть, які вимагають АТФ для здійснення метаболічних процесів. У цих тканинах кількість втраченого тепла (тобто енергії), що не запасається у формі АТФ у

4,5 раза більша, ніж за звичайного дихання. Саме це надлишкове тепло і лежить в основі термогенезу.

Вологість

Вміст вологи в тканинах рослин має дуже сильний вплив на дихання. Від вмісту води залежить колоїдний стан цитоплазми, активність ферментів, відкривання продохів, через які проходить газообмін.

За нестачі води в листі, у першу чергу, падає інтенсивність фотосинтезу, а невеликий водний дефіцит може навіть збільшувати інтенсивність дихання. Установлено, що в умовах водного стресу, як і за інших несприятливих умов, зазвичай пригнічується дихання росту, як і сам процес росту, у той же час зростає дихання підтримки, що підсилює постачання клітин метаболітами й енергетичними сполуками, необхідними для репараційних процесів, осмотичної адаптації, перерозподілу асимілянтів і т. д. Посилення дихання підтримки «вигідне» рослині, тому що дозволяє їй існувати в несприятливих умовах. Однак додаткова витрата вуглецю на дихання підтримки конкурує з використанням асимілянтів на ріст, а в умовах нестачі асимілянтів може загрожувати життєздатності рослин. Збільшення вмісту води по-різному впливає на інтенсивність дихання окремих органів рослин, загального правила не існує. Багато досліджень виконано з вивчення впливу вологості на сільськогосподарську продукцію в зв'язку з проблемою її збереження. Водний режим тканин зерна, плодів, овочів дуже різний, однак для всіх них відомий вміст води, при якому інтенсивність дихання найнижча. Зерно в повітряно-сухому стані (10–12 % вологості) має мізерну інтенсивність дихання – приблизно 1,5 мг CO₂ /кг/рік. Уже за збільшення вмісту води в зерні на 1–2 % інтенсивність дихання зростає в 4–5 разів, а за збільшення вологості до 20–30 % інтенсивність дихання зростає в сотні і тисячі разів. Вологість насіння, за якої спостерігається

різке зростання інтенсивності дихання, називається **критичною**. У крохмалистого насіння вона дорівнює 14–15 %, а в олійного – 8–9 %. Збільшення вологості в зерні, під час зберігання, вище критичної веде до вивільнення тепла в процесі дихання, а якщо зерно зберігається високим шаром, то відбувається його псування в результаті самозигрівання. При цьому зерно втрачає частину своїх запасних речовин, схожість і стає непридатним для використання як посівний матеріал та для їжі (рис. 66).



Рис. 66. Портативні вологоміри для експрес-аналізу вологості різних видів зерна

Протилежний процес поступового згасання дихальної активності спостерігається під час дозрівання зерна, що зв'язано з його висиханням. У листках рослин під час збільшення оводненості тканин знижується швидкість дихання. Причиною служить заповнення міжклітинних просторів водою, що перешкоджає надходженню кисню в клітини. Під час зрошення інтенсивність дихання в більшості рослин знижується, за посухи зростає за рахунок дихання підтримки. За тривалої посухи це може призвести до значних втрат сухої речовини.

Дихання значною мірою залежить від вмісту води у цитоплазмі, гідратації білків, адже більшість біохімічних реакцій відбувається у водному середови-

щі. Наочним прикладом може бути залежність газообміну від вологості зерна пшениці.

Дихальний газообмін зерна пшениці різної вологості (за О. І. Смирновим)			
Вологість зерна, %	За 1 годину за температури 25 °С, мм ³		СО ₂ : О ₂
	поглинуто О ₂	виділено СО ₂	
18	2,92	5,75	1,97
25	53,21	57,98	1,09
30	92,55	90,59	0,98

При збільшенні газообміну змінюється і дихальний коефіцієнт, що свідчить про вплив вологості на специфіку дихання.

Світло. Вплив світла на дихання складний і неоднозначний. Короткохвильова ділянка спектра стимулює дихання. На світлі у листках утворюються активні відновлювачі (**аскорбінова кислота та ін.**), які беруть участь у диханні.

Дія світла на дихання в зелених рослин вивчена ще недостатньо, через те що одночасно з диханням відбувається фотосинтез. Однак відомо, що серед ферментів дихання є такі, що активуються світлом. У дослідях з незеленими рослинами було встановлено, що флавінові ферменти, цитохроми, що працюють у складі дихального ланцюга, активуються синім світлом. Ультрафіолетові промені поглинаються амінокислотою тирозином – складовою частиною ферментних білків. Імовірно, що світло може виступати як регулятор активності ферментів дихання у рослин. В останні роки виявлено специфічне світлове дихання рослин (фотодихання). **Фотодихання** – індуковане світлом поглинання О₂ і виділення СО₂, що спостерігається тільки в зелених клітинах. Інтенсивність фотодихання зростає за підвищення освітлення.

Газовий склад середовища

Високі концентрації кисню стимулюють дихання у певних межах. Збільшення концентрації СО₂ в атмосфері викликає зниження активності процесів окислення у тканинах, накопичення в них органічних кислот, що може призводити до шкідливих наслідків.

Для нормального проходження процесу дихання рослинам необхідний кисень. У великій концентрації кисень на дихання не впливає. Ще Д.А. Сабінін показав, що при зниженні вмісту кисню в повітрі з 21 до 9 % проростки пшениці продовжували виділяти СО₂ і поглинати О₂ майже з такою ж швидкістю, як і в повітрі звичайного складу. Лише зниження вмісту кисню до 3 % призвело до сильного гальмування поглинання кисню. Пояснити це можна тим, що в диханні є як анаеробні, так і аеробні процеси. Крім того, термінальна оксидаза аеробного дихання – цитохромоксидаза – має високу спорідненість до кисню і може функціонувати при його низькому парціальному тиску. У процесі вегетації рослини іноді опиняються в умовах дефіциту кисню, наприклад, під час затоплення. Б.Б. Вартапетян запропонував класифікацію рослин за їх стійкістю до анаеробних умов середовища з поділом їх на три категорії. До першої відносяться рослини здатні існувати при повному дефіциті кисню в середовищі. Це проростає насіння рису, кореневищні

пагони гідрофітів. До другої категорії відносяться рослини, корені яких живуть в анаеробних умовах, а кисень до них надходить із листків. Це водяні та болотні рослини, що живуть в умовах повного або часткового затоплення, наприклад, дорослі рослини рису. Листки у них відіграють роль своєрідних легень: кисень по міжклітинниках надходить до коренів, забезпечуючи нормальні умови для аеробного дихання. До третьої категорії відноситься переважна більшість культурних рослин, що не мають стійкості до аноксії (дефіциту кисню) і гинуть за його відсутності. Перед працівниками сільського господарства, меліораторами, селекціонерами виникають великі проблеми. Причини загибелі рослин за відсутності чи малому вмістові кисню в повітрі досить різноманітні, змінюється сам шлях розпаду глюкози, підвищується частка гліколізу в загальному диханні. При гліколізі утворюється мало АТФ, накопичуються спирти, що ушкоджують клітинні мембрани і збільшують їх проникність. Гальмування циклу Кребса через відсутність кисню викликає нестачу його проміжних продуктів, необхідних для клітинних біосинтезів. Короткочасний вплив кореневої аноксії багато рослин витримують без серйозних наслідків, тривалий призводить до відмирання коренів і загибелі рослини. Під час нагромадження в середовищі високого вмісту CO_2 знижуються і майже зупиняються процеси дихання і росту. Таке нагромадження вуглекислоти спостерігається в насінні з дуже щільною шкіркою. Воно не проростає, якщо механічно не пошкодити шкірку. Насіння бур'янів не проростає багато років і не втрачає схожості саме через нагромадження вуглекислоти під шкіркою. Вуглекислий газ у підвищеній концентрації має певну наркотичну дію і служить одним з факторів стану спокою насіння. В останні роки CO_2 як наркотичний засіб стали використовувати під час зберігання плодів і насіння. У замкнутому просторі CO_2

зупиняє розмноження фітопатогенних грибів, бактерій, сповільнює процеси старіння і розпаду плодів.

Мінеральне живлення. Вплив мінерального живлення на хід окислювально-відновних процесів зумовлений тим, що більшість мінеральних елементів безпосередньо входять до складу молекул окислювальних ферментів або можуть бути кофакторами ферментативних реакцій.

Умови мінерального живлення виявляють помітну дію на інтенсивність дихання. Відомо, що нестача мінеральних елементів призводить до руйнування мітохондрій, ушкодження окислювального фосфорилування і гальмування дихання. Однак дефіцит калію підсилює інтенсивність дихання, що зв'язують з порушенням азотного обміну й утворенням токсину путресцину, що активує дихання при інтоксикації тканин. Мінеральні елементи (Fe, Zn, Si, Mn, Mg) необхідні для біосинтезу і функціонування дихальних ферментів. Зв'язок між мінеральним живленням і диханням полягає ще й у тім, що рослина одержує від процесу дихання іони H^+ і HCO_3^- , необхідні для процесу поглинання мінеральних елементів.

3.8. Способи керування диханням рослин

Інтенсивність дихання в різних органах рослин, сортах, видах рослин різна, тому що обумовлена спадково. Вона залежить від особливостей рослинного організму, його віку, походження, фізіологічного стану. Найбільшу швидкість дихання має проростаюче насіння. Інтенсивність дихання в коренях нижча, ніж у листках. Квіти дихають у 3–4 рази інтенсивніше, ніж листки. Пелюстки квітів – це видозмінені листки, але дихають у 18–20 разів інтенсивніше листків.

Загальна закономірність дихання в онтогенезі клітин, тканин, органів рослин полягає в тому, що на початку інтенсивність дихання зростає, досягає максимуму, що майже відповідає пе-

ріоду максимальної швидкості росту, а потім знижується. Частина рослин, що закінчили ріст, наприклад, старі листки, стебла, деревина мають невисоку інтенсивність дихання, але ніколи вона не доходить до нуля. В онтогенезі більшості рослин бувають періоди значного зростання інтенсивності дихання. У соковитих плодів перед повним дозріванням спостерігається тимчасова (на 2–3 дні) активація дихання, що називають **клімактеричним підйомом дихання**. У цей період у плодах накопичується етилен, що, імовірно, активує синтез дихальних ферментів і впливає на проникність мембран для дихальних субстратів. Вивчення цього явища сприяло його практичному застосуванню: соковиті плоди багатьох рослин (банани, томати й ін.) поміщують в атмосферу з етиленом для прискорення дозрівання. Сповільнити дозрівання плодів можна, витримуючи їх при зниженому парціальному тиску кисню, в атмосфері з високим вмістом N_2 чи CO_2 , за низької температури. Підйом дихання спостерігається і при пожовтінні листя.

Фактично всі способи, якими людина намагається подіяти на рослину з метою одержання потрібного ефекту, діють опосередковано через дихання. Особливе значення має регулювання дихання під час зберігання сільськогосподарської продукції. Однак потрібно вважати, що оптимальні умови збереження для кожного виду плодів і овочів специфічні та їх визначають експериментально. Майже у всіх випадках необхідно зберігати зерно і плодоовочеву продукцію за вологості нижче критичної. Для зерна злакових і бобових рослин це 12 %, для насіння олійних рослин – 8–9 %. Підвищення вологості на 3–4 % активує дихання насіння у 4–5 разів, при цьому виділяється вода і тепло, що ще більше стимулює дихальні процеси.

У зерні, що лежить товстим шаром, починається процес самозгрівання. Зерно повністю втрачає посівні та харчові властивості і лишається при-

датним, у кращому випадку, для використання в спиртовій промисловості. Однак вологе зерно (з вологістю не вище 18 %) можна зберігати за низької температури. За зниження температури на кожні 10 °C інтенсивність дихання знижується не в 2 рази, а в 5–10 разів. Перед посівом для активування дихання і метаболічних процесів таке зерно має потребу в повітряному обігріві (витримці за температури 40–50 °C певний час). Спеціальних умов вимагає зберігання плодоовочевої продукції, що має високу природну вологість. Гальмування дихання – один з вирішальних факторів її успішного зберігання. Відомо багато способів впливу на дихальну активність плодів і овочів, але не всі вони гарантують збереження якості продукції. Так, дихальну активність тканин знижує мала концентрація кисню і підвищена – вуглекислоти. Однак за нестачі кисню підсилюються анаеробні процеси розкладання глюкози і накопичуються продукти, характерні для бродіння. Це особливо небезпечно для недоспілих плодів.

Овочі досить стійкі до низьких концентрацій кисню, зниження її до 4–5 % для багатьох їхніх тканин ще не означає переходу до анаеробіозу. Найбільш стійкі до нестачі кисню бульби картоплі, що мають і в аеробних умовах низьку інтенсивність дихання. Найменш стійкий до анаеробіозу артишок, а морква займає проміжне положення. Її доцільно зберігати за підвищеної концентрації CO_2 , що сприяє зберіганню і не погіршує якості продукції. Яблука і груші в атмосфері, збагаченій CO_2 , не перестигають, що подовжує термін їх зберігання. Однак у багатьох об'єктів надмірне накопичення CO_2 викликає серйозні порушення в обміні речовин, підсилюючи нагромадження органічних кислот, руйнуючи аскорбінову кислоту і т. п. У таких умовах швидко псуються апельсини, білоголова капуста, цибуля, тому що вони потребують під час зберігання активної аерації. Зберігання плодоовочевої продукції в тех-

нічному азоті вільне від недоліків, властивих зберіганню в атмосфері, бідній киснем і багатій вуглекислим газом. Так, молода цибуля може зберігатися в такій атмосфері (азот +0,5 % O₂) протягом 6–7 місяців, не втрачаючи при цьому здатності до росту. Азот придатний для найбільш повноцінного зберігання багатьох видів плодів і овочів, але концентрація кисню при цьому встановлюється для кожного конкретного об'єкта окремо, інтенсивність дихання повинна бути хоч і невисокою, але достатньою для нормального протікання метаболічних процесів. Одним з найбільш ефективних способів зберігання продукції, що запобігає втраті поживних речовин, пригнічує гнильну мікрофлору, зменшує транспірацію, є зберігання за знижених температур. Що нижча температура зберігання, то повільніше протікають окисні процеси. Однак у холодильнику не можуть зберігатися на одній полиці різні плоди й овочі. Якщо для зберігання капусти оптимальна температура збереження – мінус 1 °С, то зберігання картоплі за температури нижче 4 °С підсилює гідроліз крохмалю і бульби набувають солодкого смаку. Під час зберігання плодів цитрусових температура не повинна знижуватися нижче 6 °С, інакше органічні кислоти використовуються як субстрат дихання, і смакові якості плодів погіршуються. Усе більшого розповсюдження набуває зберігання плодів, овочів і ягід у замороженому стані. Це, імовірно, майже єдиний спосіб тривалий час користуватися продуктами з тими ж поживними властивостями, які вони мали відразу ж після збирання, оскільки дихання і метаболічні процеси

в них цілком зупинені. Ще ефективніше висушування (сублімація) заморожених продуктів. Як відомо, активування і гальмування росту вегетативних органів рослин відбуваються за допомогою фітогормонів та інгібіторів росту. В основі впливу цих сполук лежить регуляція окисних процесів. Так, гетероауксин у низьких концентраціях (10⁻⁵-10⁻⁶ М) стимулює ріст й інтенсивність дихання листків і стебел, збільшує частку пентозофосфатного шляху перетворення глюкози, що поставляє різноманітні напівфабрикати для клітинних біосинтезів. Високі концентрації фітогормонів знижують окисну активність тканин, тому стимулювання росту не відбувається. Інгібітори й отрути (2, 4-динітрофенол, іодацетат, фенілмеркурхлорид, трийодбензойна кислота й ін.) пригнічують дихання, гальмують транспортування і активність ауксинів. У низці випадків це використовують на практиці. Так, обробка посівів цукрового буряку і картоплі гідразидом малеїнової кислоти (9 кг/га за 15–20 днів до збирання) знижує інтенсивність дихання, що у 2–3 рази зменшує втрати цукру чи крохмалю під час зберігання врожаю. Гідразид малеїнової кислоти за хімічною природою близький піримідиновій основі – урацилу, однак не замінює його під час синтезу РНК. Гальмування синтезу РНК пригнічує ріст, але не заважає відкладенню речовин у запас, тому обробка рослин гідразидом малеїнової кислоти перед збиранням сприяє збільшенню продуктивності. Таким чином, дихання піддається регулюванню зовнішніми природними і штучними факторами.

Питання для самоконтролю

1. Основні етапи перетворення органічних речовин у процесі дихання.
2. Де в клітині відбувається дихання?
3. До яких кінцевих сполук перетворюються органічні речовини під час дихання?
4. Які шляхи окислення органічних речовин?
5. Сучасне уявлення про хімізм анаеробної фази дихання.
6. Сучасне уявлення про хімізм аеробної фази дихання. Цикл ди- і трикарбонових кислот.
7. Роль циклу Кребса в обміні речовин і енергії в рослинах.

4. ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН

4.1. Значення води у житті рослин

4.2. Клітина як осмотична система

4.3. Залежність між осмотичним і тургорним тиском та водним потенціалом

4.4. Форми ґрунтової води. Коренева система як орган поглинання води, кореневий тиск

4.5. Транспірація та її біологічне значення

4.6. Шляхи висхідної і низхідної течії води. Водний баланс рослин

4.7. Фізіологічні основи зрошення

4.1. Значення води у житті рослин

Вода складає 70–95 % сирової маси рослини. Вона є не тільки одним із найважливіших компонентів матриксу цитоплазми і органел, де відбувається перетворення речовин, але й безпосереднім учасником усіх процесів життєдіяльності організму.

Той факт, що підвищена концентрація CO_2 стимулює ріст рослин відкрив ще в 1804 році де Зазюрі, а близько 1891 р довів Юстус фон Лібих. Збільшення концентрації CO_2 призводить до більших витрат води у рослин. CO_2 до теперішнього часу був обмежуючим фактором і лімітував у природі процес фотосинтезу, а тим самим, і ріст рослин. Згідно з цим принципом, мінімізація забезпечення рослин CO_2 і стала ключем до успіху в сільському господарстві



доходить до 70–99 % від сирової маси. Володіючи унікальними властивостями, вода відіграє першорядну роль у всіх процесах життєдіяльності. В.В. Полевий (1989) виділяє такі її функції на рівні цілісного рослинного організму:

1. Водне середовище поєднує всі частини організму, починаючи від молекул у клітинах і завершуючи тканинами й органами, у єдине ціле. В тілі рослини водна фаза є безперервним середовищем, починаючи від вологи, що витягають корені з ґрунту, до поверхні поділу «рідина – газ» у листку, де вона випаровується.

2. Вода – універсальний розчинник для всіх полярних речовин. Такі речовини називають **гідрофільними**. Сполуки, що погано чи зовсім не розчиняються у воді, називають **гідрофобними**. Однак у водному середовищі їх молекули зливаються, набуваючи упорядкованої структури і певної форми.

3. Вода бере участь в упорядкуванні структур у клітині. Саме вона визначає конформацію білків, укладання фосфоліпідів у біологічних мембранах і т. д.

4. Вода – метаболіт і безпосередній компонент біохімічних процесів. Так, при фотосинтезі вода є донором електронів. Під час дихання, наприклад, у циклі Кребса, вода бере участь в окислювально-відновних процесах. Вона необхідна для гідролізу і багатьох реакцій біосинтезу.

5. Вода – головний компонент у транспортній системі вищих рослин:

Серед хімічних сполук, що входять до складу живих організмів, у кількісному співвідношенні вода займає домінуюче положення. Її вміст у тканинах рослин

у судинах ксилеми й у ситоподібних трубках флоєми, під час переміщення речовин симпластом й апопластом.

6. Вода – терморегулятор рослинного організму. Маючи високу теплоємність і низьку теплопровідність, вона захищає клітини від різких температурних коливань зовнішнього середовища, що сприяє протіканню біохімічних процесів і знижує небезпеку їх порушення.

7. Вода – надійний амортизатор під час механічних впливів на організм.

8. Завдяки явищам осмосу і тургору вода забезпечує пружний стан клітин, певну форму не тільки їм, але й органам усєї рослини.

9. Вода є середовищем для життя багатьох, зокрема і рослинних, організмів. Для спорових рослин вона є необхідним середовищем при статевому розмноженні.

10. Нестача води є чинником природного добору. Так, зміни морфології

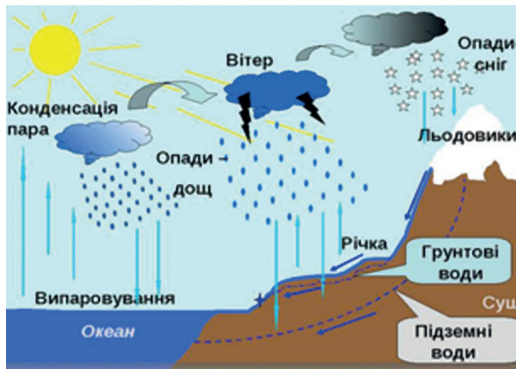


Рис. 67. Кругообіг води в природі

ксерофітів, спрямовані на ощадливу витрату води, часто здаються «чудом винахідливості» природи (рис. 67).

У молекулі води, що складається усього з трьох атомів – H_2O – ядра водню і кисню так розташовані відносно один одного, що утворюють немов би рівнобедрений трикутник – з порівняно великим ядром кисню біля вершини та двома дрібними ядрами водню в основі (рис. 68).

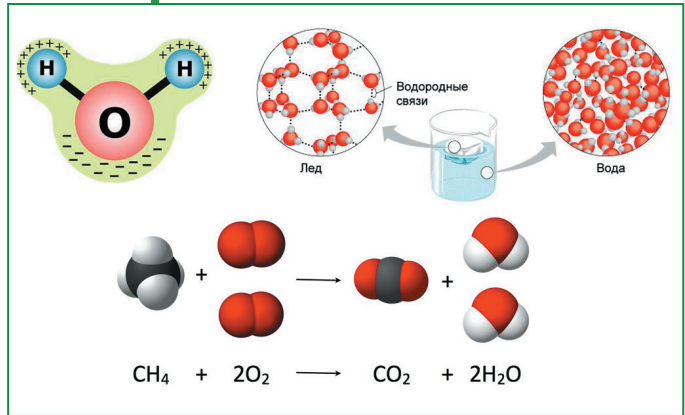


Рис. 68. Будова та схема взаємодії молекул води

Електронна хмара молекули, утворена п'ятьма парами електронів, розподілена так, що внутрішня пара оточує ядро кисню, дві зовнішні пари нерівномірно поділені між атомами кисню і водню, прагнучи більше до кисню, а інші дві пари не ділять кисень з воднем, і їх заряди залишаються частково некомпенсованими. Таким чином, у молекулі води виявляється чотири полюси зарядів: два негативних – за рахунок надлишку і два позитивних – унаслідок нестачі електронної щільності з частково оголених ядер водню – протонів. Ці заряди можна умовно уявити розташованими біля вершин частково перевернутого тетраедра. Унаслідок такої асиметричності розподілу зарядів молекула води має чітко виражені полярні властивості – вона є диполем. Під впливом диполів води на поверхні занурених у неї речовин між-атомна чи міжмолекулярна сила послаблюється у 80 разів. Така властивість із усіх відомих нам речовин притаманна тільки воді. Цим і пояснюється її здат-

ність бути універсальним розчинником. Оскільки в молекулі води електрони міцніше зв'язані з атомом кисню відбувається процес іонізації, внаслідок якого відщеплюються протони. При цьому спостерігається дисоціація молекул води на іони водню (H^+) і гідроксиду (OH^-). Однак вільний іон H^+ не може самостійно існувати, а тому швидко гідратується молекулою води з утворенням іону гідроксонію.



Усі ці особливості молекулярної структури води є причиною того, що вона не підпорядковується багатьом фізико-хімічним законам іррегулярностям.

4.2. Клітина як осмотична система

Стан води у рослинній клітині характеризується рухомістю її молекул (трансляційною, обертово-коливальною), числом та енергією водневих зв'язків. Вода у клітині існує за таких умов, які поки що неможливо вірно й повністю відтворити поза клітиною.

У рослинних клітинах і тканинах існує дві форми води – зв'язана та вільна. Перша поділяється на три види: зв'язану осмотично, зв'язану колоїдно та зв'язану капілярно. Перша з них гідратує розчинені речовини – іони, молекули, а друга включає інтерміцелярну, що перебуває на поверхні колоїдів та між ними. Капілярно зв'язана вода міститься у клітинних стінках та судинах провідної системи. Вільна вода характеризується достатньою рухомістю, проникність плазмалеми клітин для цієї води досить висока. Вода у клітинах утримується за рахунок осмосу та набухання біоколоїдів. Навіть за наявності води нижче критичного рівня значна її кількість утримується частками гідратованих колоїдів, а також зв'язується гідратованими іонами та молекулами. Питома вага внутрішньоклітинної води, що перебуває у зв'язаному стані, дуже мінлива й залежить від виду, місцеположення та органу рослин, загального

вмісту води у рослинних тканинах. У зрілій рослинній клітині можна виділити три основних компоненти, що різняться за станом води: клітинні стінки, протопласт, вакуоля. Об'єм води у клітинних стінках становить до 10 % об'єму листка, обводненість органел цитоплазми – 65 %, а гіалоплазми – 95–98 %. У ядрі міститься 20–30 %, в хлоропластах – 14–20, у мітохондріях – 5–7 % води протопласта. Вакуолі молодих коренів пшениці містять 75 % усієї клітинної води, оболонки – 20 % та цитоплазма – близько 5 %.

Водообмін органел клітин має автономний характер. Так, набухання мітохондрій під час порушення окислювального фосфорилування відбувається за зниженої обводненості клітин вузла кущення озимих під час другої фази загартування; хлоропласти також мають здатність набухати під час зневоднення клітин листка. Відомо, що мембрани у живих і мертвих клітинах суттєво різняться за проникністю для води. Мембрани живих клітин контролюють її потік, під час їх пошкодження ця функція порушується й проникність підвищується. Існує тісний зв'язок між інтенсивністю і направленістю фізіологічних процесів та обводненістю рослинних тканин. Встановлено залежність активності дихальних ферментів, фотосинтезу, азотного та фосфорного обміну від вмісту та стану води. З обводненістю тканин пов'язана також стійкість рослин до несприятливих факторів навколишнього середовища: морозу, спеки, посухи, засоленості тощо. Існує поняття про протоплазму як цілісну систему, структура якої визначається взаємодією води та білків, що в ній містяться. Ці протоплазматичні компоненти взаємопов'язані й взаємозумовлені. Отже, порушення одного з них викликає порушення усієї системи. Гідратна вода впливає на активність ферментів, стан мембран, а також їх структуру та функціональну стабільність. Але, незважаючи на важливу роль гідратної води для організму, кількість її невелика – 10–15 % водного запасу листка.

Рівень цілісної рослини. Вода в рослині існує у трьох формах: конституційна, тобто хімічно зв'язана; гідратаційна, або резервна, яка виповнює порожнини у вакуолях та інших клітинних компартментах; інтерстиціальна, що виконує транспортні функції в апопласті та прорідних шляхах.

Поглинання води з зовнішнього середовища – обов'язкова умова існування рослинного організму. Щоб зрозуміти, як підтримується водний режим рослини, потрібно насамперед розібратися в таких фізичних процесах, як осмос і дифузія. Остання зв'язана з безладним і спонтанним тепловим рухом окремих молекул чи іонів і може йти одночасно в різних напрямках. Наявність у клітинах мембран з вибіркою проникністю, а саме: плазмалемі і тонопласту, є перешкодою для деяких речовин, ускладнює процеси дифузії. Стосовно води, у цьому випадку, говорять про особливий вид дифузії – осмос. Він обумовлений прагненням системи до термодинамічної рівноваги і вирівнювання концентрацій розчину з обох сторін мембрани. Таким чином, будь-яка осмотична система припускає наявність мембрани, проникної, у першу чергу, для молекул води (розчинника і двох розчинів різної концентрації, розділених цією мембраною). Розчин з більшою концентрацією стосовно розчину з меншою концентрацією є **гіпертонічним**, а розчин з меншою концентрацією стосовно розчину з більшою концентрацією розчиненої речовини – **гіпотонічним**. У цих умовах буде спостерігатися реальне переміщення молекул води через мембрану з гіпотонічного розчину в гіпертонічний шляхом осмосу. Це відбувається доти, доки не наступить рівновага, і розчини стануть **ізотонічними** (рівними за концентрацією).

Осмос характеризується **осмотичним тиском** (P) – це такий гідростатич-

ний тиск, який потрібно прикласти до розчину з більшою концентрацією, щоб запобігти осмотичному надходженню в нього води. Виміряти його як реальний тиск можна тільки у приладі, який називають **осмометром**. У звичайних умовах осмотичний тиск розчину – це потенційний тиск, тому замість терміну «осмотичний тиск» часто вживають термін осмотичний потенціал. Що вища концентрація розчину, то вищий його осмотичний тиск і нижчий осмотичний потенціал, тому останній умовно вважають величиною негативною (рис. 69).

У наш час фізіологи рослин для опису тенденцій молекул води до переміщення з однієї ділянки в іншу часто користуються поняттям водяний потенціал (ψ). Він виражає здатність води в цій системі виконати роботу, у порівнянні з тією ж роботою, яку за тих самих умов виконала б чиста вода. Здатність виконувати роботу у воді знижується за збільшення концентрації розчину, тому що при гідратації іонів чи молекул ступінь свободи молекул води та їх активність зменшуються. Умовно прийнято вважати, що за звичайного атмосферного тиску водяний потенціал хімічно чистої води дорівнює нулю. Отже, усі розчини будуть мати нижчий водяний потенціал, і величина ψ буде негативною. Тепер поняття «**осмос**» можна визначити по-іншому: це переміщення молекул води через напівпроникну мембрану, спрямоване з ділянки з вищим водяним потенціалом у ділянку з нижчим водяним потенціалом.

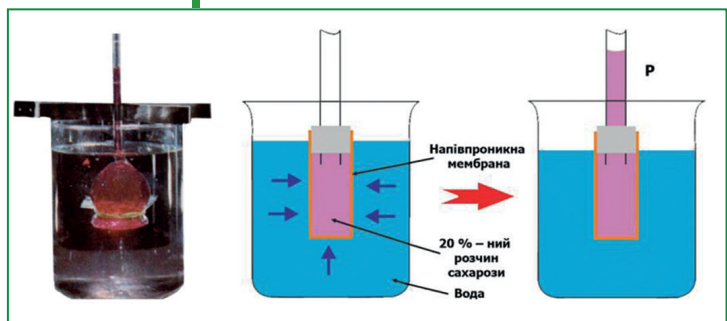


Рис. 69. Демонстрування осмотичного тиску в осмометрі

4.3. Залежність між осмотичним і тургорним тиском та водним потенціалом

Завдяки наявності в клітинному соку осмотично активних речовин (солі, цукри, органічні кислоти й ін.) вода за законом осмосу прагне потрапити в клітину. Силу, з якою вода входить у неї, називають **всмоктувальною** (S). Величина ця визначається осмотичним потенціалом клітинного соку і тотожна водяному потенціалу клітини. Поглинання клітиною води призводить до збільшення об'єму клітинного вмісту, що спричиняє гідростатичний тиск на клітинну стінку. Такий тиск називається **тургорним** (T), а напружений стан клітинної стінки – **тургором**.

Полісахаридна клітинна стінка має певну еластичність і може розтягува-

тися обмежено, тому згодом вона починає чинити опір поглинанню води (рис. 70). Отже, клітини поглинають воду із силою, рівною різниці між осмотичним потенціалом клітинного соку і протитиском клітинної стінки (тобто різниці між здатністю і можливістю). Оскільки протитиск клітинної стінки чисельно дорівнює тургорному тиску, то рівняння сисної сили набуває такого вигляду: $S = \pi - T$. При повному насиченні клітини водою осмотичний тиск буде дорівнювати тургорному, а всмоктувальна сила наближається до нуля. З випаровуванням води з клітини обсяг її зменшується, тургорний тиск знижується, а осмотичний потенціал зростає, отже, збільшується і всмоктувальна сила. Клітина в такому стані здатна інтенсивніше поглинати воду.

За великої втрати води протопласт клітин продовжує зменшуватися в об'ємі і тягне клітинну стінку за собою. Зовні це проявляється в утворенні на поверхні клітин хвилеподібних вигинів.

Таке явище називається **циторизом**. У цьому випадку пружність клітинної стінки прагне розтягти протопласт і тургорний тиск стає величиною негативною. Тому всмоктувальна сила таких клітин дорівнює сумі осмотичного потенціалу і тургорного тиску, тобто:

$$S = \pi - (-T) \text{ чи } S = \pi + T.$$

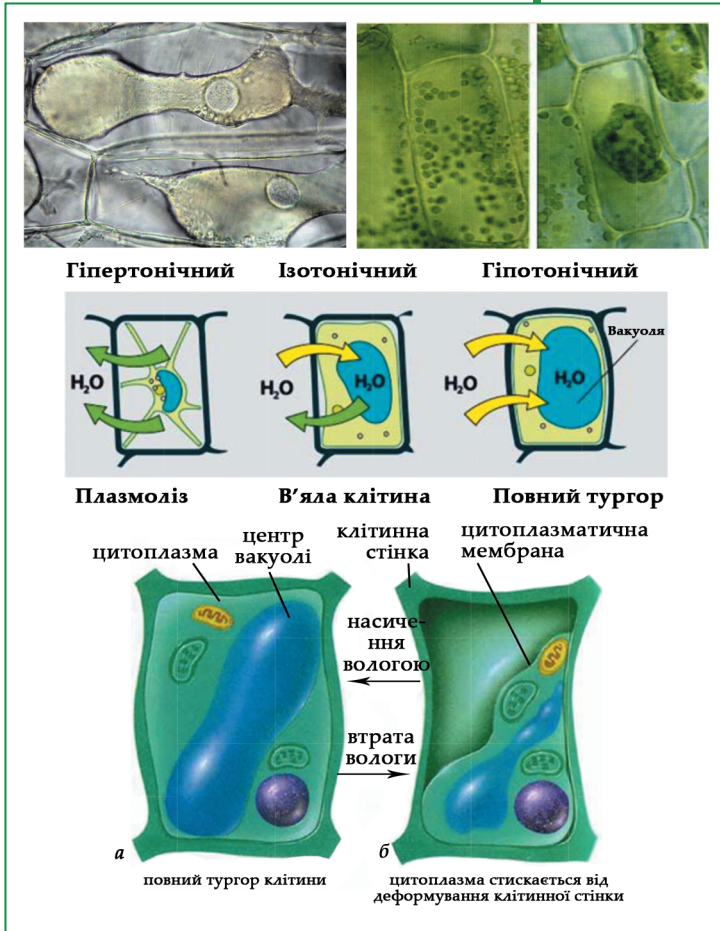


Рис. 70. Осмотичні процеси в рослинній клітині



Явище втрати тургору клітинами можна спостерігати експериментально, поміщаючи рослинні клітини в гіпертонічний розчин будь-якої солі. За законами осмосу вода починає виходити з клітин через плазмалему. Спочатку втрачається вода цитоплазми, а потім через тонопласт виходить вода з вакуолі. Об'єм протопласта зменшується, і він поступово відокремлюється від клітинних стінок. Простір між стінкою і протопластом, що скоротився, заповнює зовнішній розчин. Такий процес називають **плазмолізмом**, а клітини – **плазмолізованими**.

Вода виходить із клітини доти, поки її вміст не набуває такого ж водяного потенціалу, що і навколишній розчин. Швидкість плазмолізу залежить від концентрації розчину, його якісного складу (наприклад, у присутності солей двовалентних іонів латексів плазмоліз відбувається повільніше), в'язкості цитоплазми, стану мембран та ін. Процес плазмолізу може бути оборотний, якщо клітина не одержала ніяких ушкоджень. Для цього плазмолізовані клітини поміщають у чисту воду чи гіпотонічний розчин, тобто в розчин із вищим, ніж у вмісті клітин, водяним потенціалом. Вода за законами осмосу надходить у клітину. Процес, зворотний плазмолізу, називають **деплазмолізом** (рис. 71).

Процес поглинання води клітиною триває до повного насичення клітини, доки не буде досягнуто найбільше розтягування клітинної оболонки. Клітина при цьому матиме максимально можливий об'єм, концентрація клітинного соку стане мінімальною, а тургорний тиск – максимальним. Якщо таку клітину помістити в концентрований розчин, вона втрачатиме воду.

Таким чином, осмотичний тиск усередині клітини – це надзвичайно складні процеси, обумовлені роботою клітинних мембран і найтіснішим чином зв'язані з їх складною структурою.

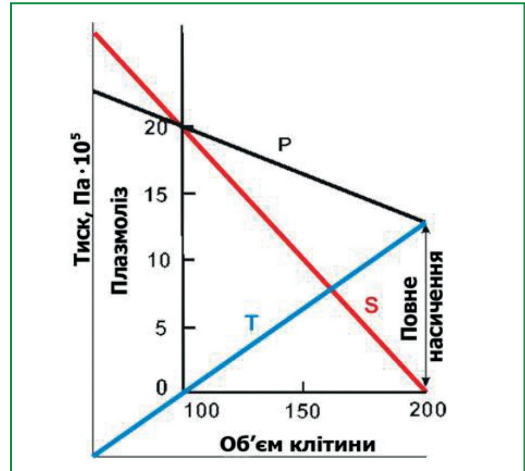


Рис. 71. Залежність між всисною силою (S), тургорним (T) і осмотичним (P) тиском

4.4. Форми ґрунтової води. Коренева система як орган поглинання води, кореневий тиск

Ґрунт – це багатофазне середовище, головними компонентами якого є тверді мінеральні частки, органічні речовини (гумус), ґрунтовий розчин та ґрунтове повітря. Мінеральні частки та гумус утворюють ґрунтову структуру, а вода й повітря заповнюють порожнини цієї структури. Вода, що міститься у ґрунті, не вся може використовуватись рослинами. Частина її, що засвоюється рослинами, – вільна, або доступна. Вода ж, яка міцно утримується твердою фазою ґрунту й важко або зовсім не використовується рослинами – зв'язана, або недоступна. Під час надходження води у ґрунт вона спочатку поглинається дуже швидко, потім цей процес відбувається повільніше і навіть різко знижується. У цей момент вологість ґрунту досягає рівня, який називають **повною вологоємністю**, що становить максимальний об'єм запасів води у ґрунті. Мінімальний запас вологи у ґрунті, при якому рослини залишаються зів'язаними до тих пір, поки у ґрунт не надійде вода, називається **вологістю стійкого в'янення**, або **коефіцієнтом в'янення**. Така волога недоступна рос-

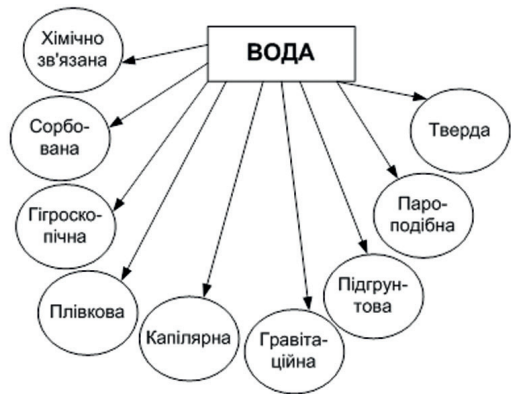
динам і вважається мертвим запасом. Вологість стійкого в'янення – це нижня межа того інтервалу вологості ґрунту, в якому ще можливий ріст рослин. **Коефіцієнт в'янення** – це не особливості рослин, а характеристика ґрунту. Що легший ґрунт, то повніше використовується рослинами наявна в ньому вода, то менша його вологоємність. Доступна для рослин ґрунтова волога – це кількість води, яка накопичується у ґрунті від рівня вологості стійкого в'янення до повної вологоємності. У середньому легкодоступна для рослин волога утримується у ґрунті з силою до 5 атм, середньодоступна – до 10–12, а важкодоступна – до 25–30 атм. Визначення доступної вологи має важливе практичне значення для сільськогосподарського оцінювання ґрунтів. Відомо, що у зонах з помірним кліматом за вегетаційний період рослини випаровують більше води, ніж її випадає за цей час у вигляді атмосферних опадів.

Отже, потрібно враховувати ту частину вологи, яка була у ґрунті до початку вегетації рослин (рис. 72).



Рис. 72. Схема транспортування речовин рослиною

Вода у ґрунті пересувається завдяки різниці водних потенціалів між різними його елементами – від вищого до нижчого. За висихання ґрунту швидкість руху води значно загальмовується. Вода, що міститься у порах ґрунту, має велику поверхневу взаємодію з твердою фазою. Волога в ґрунті перебуває під дією кількох сил різної природи: гравітація, притягіння молекул як самої води, так і між молекулами води та твердої фази ґрунту. Усі ці сили діють одночасно, але залежно від властивостей ґрунту та вмісту в ньому вологи.



Хімічно зв'язана вода. Вона входить до складу хімічних сполук ґрунту (мінералів) у вигляді гідроксильної групи або ж цілими молекулами. Перша видаляється під час прожарювання ґрунту за температури 400–800 °С, друга – під час його нагрівання до 100–200 °С. Хімічно зв'язана вода – важливий параметр складу ґрунту, але для рослин вона недоступна.

Сорбована вода. Ця волога утримується на поверхні ґрунтових часток силами сорбції, тобто безпосередньою взаємодією між молекулами води з твердою фазою ґрунту. Розрізняють дві форми сорбованої води: гігроскопічну та плівкову.

Гігроскопічна вода адсорбується поверхнею ґрунтових часток. Здатність ґрунту поглинати пароподібну вологу, що перебуває в повітрі, називається

гігроскопічністю, а поглинена таким чином вода – гігроскопічною. Гігроскопічна волога вкриває поверхню ґрунтових часток у вигляді плівки завтовшки 2–3 молекули. Сила притягування, з якою утримується гігроскопічна волога, дуже велика – до 10 000 атм. на поверхні ґрунтових часток і 50 атм. на периферії плівки максимальної гігроскопічності. Отже, вона у багато разів перевищує всмоктувальну силу коріння, а тому для рослин недоступна. Видаляється з ґрунту під час нагрівання до 100–105 °С.

Плівкова вода покриває частки ґрунту у вигляді плівки, що знаходиться на шарі максимальної гігроскопічної води. Товщина цієї плівки досягає кількох десятків молекул води. Плівкова волога утримується ґрунтовими частками силою до 50 атм. на межі з максимальною гігроскопічною вологою й до 3–4 атм. на периферії плівки. Для рослин вона доступна лише частково.

Капілярна вода знаходиться у тонких порах ґрунту й пересувається у них під впливом капілярних (меніскових) сил, що виникають на поверхні поділу твердої, рідкої та газоподібної фаз. Капілярні сили найповніше діють у порах 0,1–0,001 мм. Сила, з якою ця вода утримується у ґрунті, незначна. Завдяки їй вода не може пересуватися в нижні шари ґрунту під дією своєї маси, але легко всмоктується кореневою системою рослин. Капілярна вода – основне джерело вологи для рослин.

Гравітаційна вода виповнює простори між великими ґрунтовими частками та великі капіляри, підкоряється дії своєї маси й пересувається у нижні шари ґрунту після опадів чи зрошення. Вона легкодоступна для рослин, але не є основним джерелом вологи для них, оскільки дуже рухома й поповнюється у ґрунті лише новими опадами чи поливом, або ж підґрунтовими водами.

Підґрунтова вода. Гравітаційна волога, що просочується униз до водонепроникного шару, заповнює усі

пори шару, що знаходяться над ним, у зв'язку з чим цей шар стає водоносним. Вода, що міститься у ньому, називається підґрунтовою. Рівень підґрунтових вод непостійний, він змінюється як за роками, так і щосезонно. Глибина підґрунтових вод та їх хімічний склад значно впливають на властивості ґрунту та живлення рослин. За високого їх рівня капілярне підняття води досягає шару поширення основної маси коренів, що забезпечує додаткове постачання рослин водою. Але одночасно це явище є основним фактором розвитку процесів заболочування та засолення ґрунтів.

Пароподібна вода міститься у ґрунті в усіх порах, вільних від рідкої та твердої води або ж не повністю ними заповнених. Вона утворюється під час випаровування усіх інших форм ґрунтової вологи і може пересуватися у ґрунті дифузно, з місць, де більша пружність водяної пари, в місця з меншою пружністю або разом з течією ґрунтового повітря. Загальна кількість пароподібної води не перевищує 0,001 % маси ґрунту, але вона відіграє важливу роль у перерозподілі води у ґрунті та запобігає пересиханню корневих волосків рослин.

Тверда вода. Перехід вологи з рідкого у твердий стан (лід) починається за температури близько 0 °С. Причому у великих порах вода замерзає швидше, ніж у дрібних капілярах.

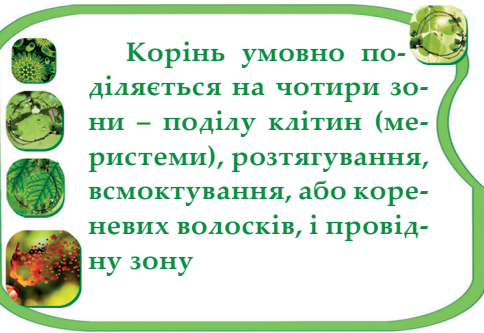
Різні типи ґрунтів значно різняться між собою за характеристиками водообміну рослин.

Щодо різних видів рослин, то виявилось, що під час повільного в'янення всі вони залишають у ґрунті однакову кількість води, незважаючи на те, що їх кореневі системи можуть мати різну осмотичну сисну силу. Причина полягає у тому, що після вичерпання капілярної води водоутримуючі сили ґрунту зростають до кількох десятків атмосфер, в той час як за сисною силою рослини різняться усього лише на кілька атмосфер.

Морфологія кореня

Морфологічні та анатомічні особливості будови кореня пов'язані з найважливішою його функцією – вбирати з ґрунту воду та мінеральні речовини.

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



Найінтенсивніше вода всмоктується коренем у зоні кореневих волосків. Як було вже зазначено, сумарна всмоктувальна поверхня їх величезна. Але слід відзначити, що й епідермальні клітини, що не утворюють волосків, вбирають

воду з такою ж швидкістю на одиницю поверхні, як і клітини, що утворюють волоски. Зрозуміло, що останні дуже динамічні, вони щільно прилягають до часток ґрунту, а тому й всмоктують основну масу води, що надходить у рослину. У ділянці кореня вище зони кореневих волосків, де клітини вже опробковуються, інтенсивність усмоктування води знижується. З початком вторинного росту кореня вбирання вологи ще більш уповільнюється (рис. 73).

Кореневий тиск. Від поверхні кореня через клітини кори і перициклу вода надходить до судин ксилеми. Цей процес може відбуватися двома шляхами: **симпластним** – через цитоплазму клітин і **апопластним** – через міжклітинний простір і оболонки клітин (рис. 74).

Значну роль у вбиранні води відіграє мікориза у рослин, що її утворюють, – вона створює додаткову поглинаючу поверхню, особливо на старих ділянках кореня. Від поверхні кореня через клітини кори, ендодерму та перицикл вода надходить до судин ксилеми. Через клітини кори є два можливих шляхи транспортування води: симпластний через цитоплазму по плазмодесмах і апопластний через клітинні стінки згідно з законами осмосу. Більш активне

радіальне транспортування води у корені відбувається по апопласту, оскільки опір клітинних стінок для неї значно нижчий, ніж опір цитоплазми. На рівні ж ендодерми апопластне транспортування неможливе через непроникність поясків Каспарі. Отже, вода може потрапити в ендодерму лише через оболонку та цитоплазму проникних клітин.

Регулювання току води на рівні ендодерми відбувається внаслідок зміни швидкого апопластного транспортування на повільний симпластний, а також тому, що діаметр центрального цилін-

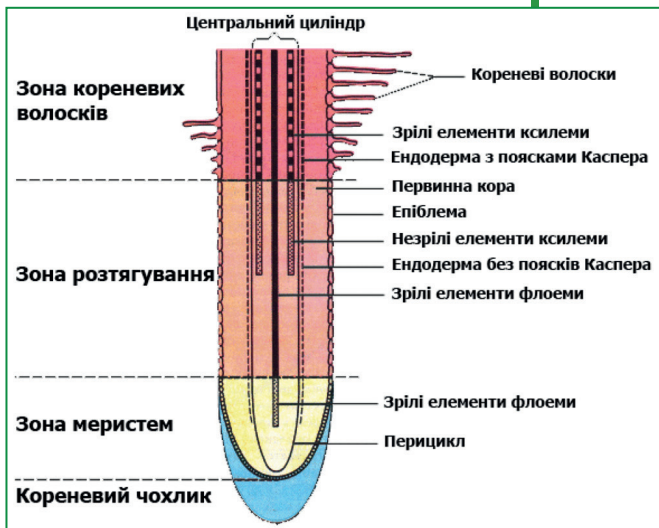


Рис. 73. Схема зон та диференціювання тканин кінчика кореня

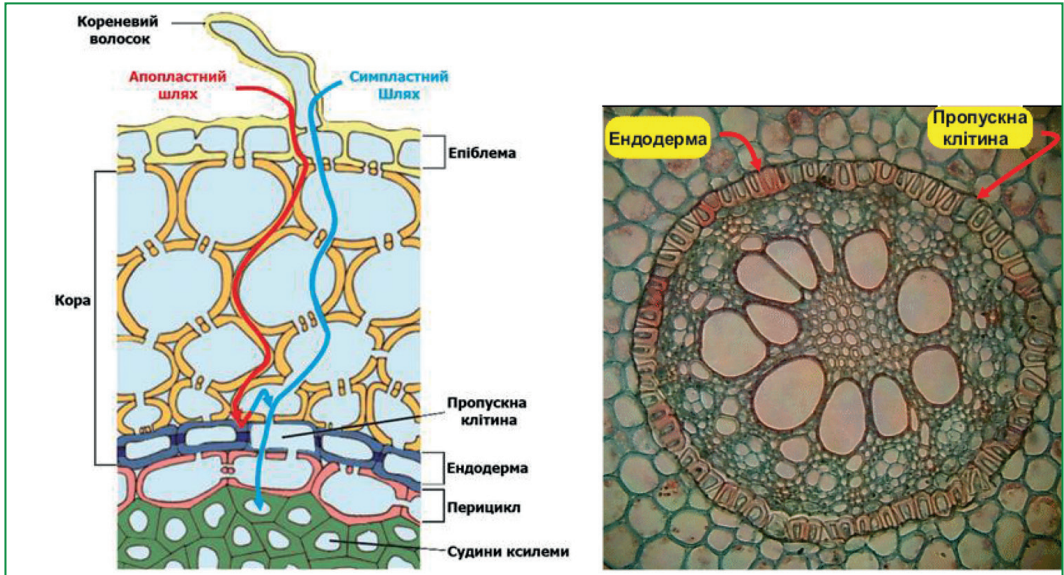


Рис. 74. Схема шляхів радіального транспортування води в корені

дра, куди вона надходить через ендодерму, в 5–6 разів менший діаметра поверхні кори й сисної поверхні кореня. Якщо пояски Каспарі в ростучих зонах кореня не повністю формуються, непроникність клітинних стінок для води не є абсолютною. Крім того, в ділянках центрального кореня, де закладаються бокові корінці, ендодерма переривається, що полегшує проникнення води.

Явище плачу. Кореневий тиск, пасока

Вода з ґрунту надходить у судини ксилеми. Цей процес відбувається за рахунок кореневого тиску, який є силою, що зумовлює направлений рух водного розчину в живих клітинах і виділення його у судини (рис. 75). Механізм підняття води по рослині внаслідок дії кореневого тиску називається нижнім кінцевим рушієм. Дослідженнями встановлено, що кореневий тиск складається з двох компонентів: осмотичного (пасивного) та неосмотичного (активного). Перший діє за рахунок різниці концентрації клітинного соку та розчину, що оточує клітину. Другий – енергозалежне явище. Активний тиск підвищується під впливом речовин, що стимулюють утворення АТФ (напри-

клад, аденіну), й знижується під дією динітрофенолу (ДНФ) – роз’єднувача окислення та фосфорилування. Одним з неосмотичних компонентів кореневого тиску вважаються актоміозиноподібні білки – актин, актоміозин, міозин тощо. Вони беруть участь у мембранному перенесенні речовин у клітині при конформаційних перебудовах структурних компонентів мембран. Такі білки виявлено в коренях соняшнику, гарбуза, квасолі та інших рослин.

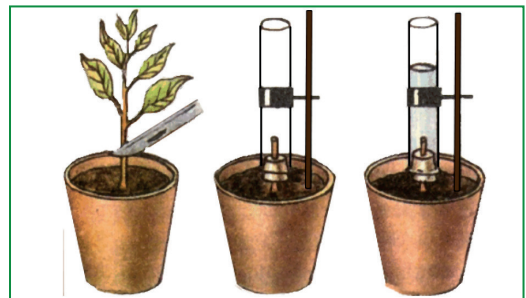


Рис. 75. Демонстрування кореневого тиску

Наявність у рослин кореневого тиску, який зумовлює активне поглинання води коренями, добре ілюструється явищами плачу рослин та гутації. **Плач рослин** – виділення рідини із зрізаної поверхні стебла. Ця рідина називається **пасокою** (рис. 76).



Рис. 76. Виділення пасоки

Спочатку виділення її вважали процесом, пов'язаним з пораненням рослин, і що спостерігається він лише у деяких рослин у певні пори року. Згодом встановили, що це явище спостерігається у всіх рослин й відбувається у будь-якій фазі вегетації, послаблюючись і навіть зникаючи у кінці вегетаційного періоду. Це положення доведено дослідями, у результаті яких встановлено, що об'єм виділеної пасоки значно перевищує об'єм кореневої системи. Отже, пасока не може бути рідиною, що витікає внаслідок поранення тканин, це результат вбирання кореневою системою навколишнього розчину. У різні фази вегетації і у різних видів рослин інтенсивність плачу неоднакова. Найактивніше у дерев цей процес відбувається навесні. Спостерігається й добова періодичність плачу. Мінімум виділень пасоки припадає на день, максимум – на ніч. У деяких рослин (соняшник, льон) у нічні години спостерігається навіть від'ємний плач, тобто зворотне всисання виділеної раніше пасоки (рис. 77, 78).

Плач спостерігається протягом усього періоду активної вегетації рослин. Але у різні фази вегетації цей процес відбувається з неоднаковою інтенсивністю, а пасока має різний хімічний склад. Плач рослин поділяють на **весняний та літній**. Перший відбувається до розпускання листя, другий – після.

Весняний плач відрізняється від літнього більшою кількістю соку, що виділяється. Улітку за сильного випаровування пасока взагалі не виділяється, а, навпаки, спостерігається від'ємний плач: коли на зрізане стебло налити води, то вона всмоктується пеньком. Пасока як розчин має певний хімічний склад. Весняний сік містить більше цукрів, головним чином глюкозу, фруктозу, деякі органічні кислоти, у більшості яблучну, а також невелику частину амінокислот, амідів тощо. Крім того, у весняній пасоці є низка ферментів – амілаза, каталаза, пероксидаза. Загальна кількість цукрів може бути досить високою: в пасоці берези – до 2 %, клена – 3, 5, агави – до 9 %. Березовий сік беруть за весняного сокоруху – з квітня до середини травня. Одне дерево за цей період може виділити до 60 л пасоки. У літній пасоці органічних речовин значно менше, цукрів може зовсім не бути, але вона містить велику кількість органічних кислот, амінокислот, мінеральних речовин. Збільшення концентрації речовин у ґрунті не призводить до помітної зміни хімічного складу пасоки. Активна діяльність кореня проявляється у вигляді так зва-



Рис. 77. Гутація

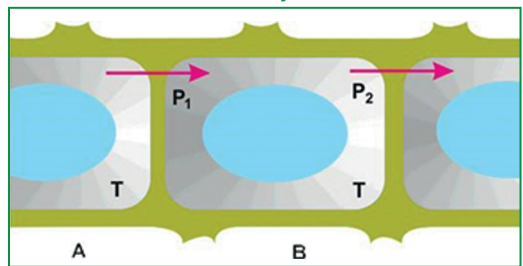


Рис. 78. Схема активного надходження води у клітини кореневої системи

ної гутації. Це явище можна спостерігати як у природних, так і в штучних умовах. У похмурий день восени або навесні, коли випаровування незначне, а надходження води достатнє, на проростках злаків і листках дорослих рослин картоплі, гречки, гарбуза, настури, фуксії утворюються краплинки води з розчиненими у ній солями. Це виділення здійснюється через кінчики листків у злаків або через особливі утворення – гідатоди, дно порожнини яких вистелене дрібноклітинною паренхімою – епитемою.

Установлено, що плач у рослин припиняється внаслідок висушування ґрунту, коли його водоутримуюча сила стане рівною силі кореневого тиску. За поливу в нормі $2700 \text{ м}^3 / \text{га}$ рослини дині виділяли 199 см^3 пасоки за день, а за $8000 \text{ м}^3 / \text{га}$ – 259 см^3 . Але дуже висока вологість ґрунту може виявляти від’ємний вплив на плач внаслідок погіршення аерації коренів. Отже, аерація сприяє підвищенню кореневого тиску.

Підвищення температури сприяє збільшенню вбирання води коренем, але лише до певної межі (до $20\text{--}25 \text{ }^\circ\text{C}$), після чого відбувається негативний вплив. Така закономірність пояснюється зменшенням всмоктуючої поверхні внаслідок пошкодження однієї частини коренів та швидкого старіння іншої.

4.5. Транспірація та її біологічне значення

Транспірація – важливий компонент верхнього кінцевого рушія, є фізіологічним процесом випаровування води рослиною. За рахунок високої сисної сили клітин листової паренхіми забезпечується пересування води уверх по рослині. Таким чином, сила верхнього кінцевого рушія буде то більша, що активніша транспірація. Він може працювати при повному відключенні нижнього рушія, причому для його роботи використовується не енергія, що вивільняється у процесі метаболізму, а енергія, що надходить із навколишнього середовища – температура та рухи повітря.

Механізми транспірації. Органом, що випаровує основну кількість води, яка надходить до рослини через кореневу систему, є лист. Вода із стебла проникає у листок через черешок чи листову піхву, а потім жилками листка. Кількість провідних елементів у кожній жилці в міру їх галузження поступово зменшується. Найдрібніші жилки складаються з поодиноких трахеїд. Система їх розподілу настільки ефективна, що рідко трапляється таке, щоб клітини листка були відокремлені від судин більш ніж двома іншими клітинами. Зовні листок має одношаровий епідерміс, зовнішні стінки якого вкриті кутикулою. Епідерміс разом з кутикулою утворює ефективну перешкоду на шляху руху води. Крім того, поверхня епідермісу часто вкрита волосинками чи лусочками, що є адаптивними до посухи елементами, оскільки вони розсіюють світло й тим самим знижують втрати води рослиною за рахунок транспірації. Цей процес має три фази: 1 – пересування води із листових жилок у верхні шари стінок клітин мезофілу; 2 – випаровування води з клітинних стінок у міжклітинні простори та порожнини навколо продихів; 3 – наступна дифузія в навколишнє середовище, через продихи (продихова транспірація) або випаровування з клітинних стінок епідермісу в атмосферу (кутикулярна транспірація) (рис. 79).

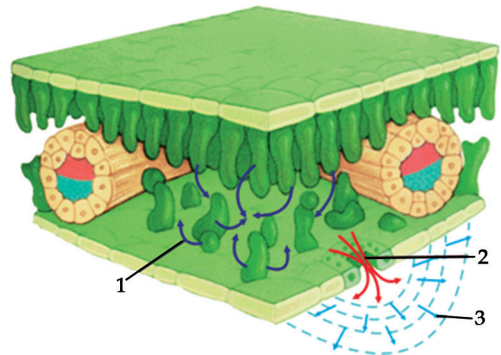


Рис. 79. Етапи випаровування і дифузії водяної пари у листка:
1 – випаровування води у міжклітинники;
2 – дифузія води крізь продихову щілину;
3 – дифузія водяної пари в атмосферу

Продихова транспірація.

Продиховий апарат рослин можна розглянути на прикладі кукурудзи. Кількість продихів на 1 см^2 епідермісу нижньої частини листка цієї культури становить 7 684, а верхньої – 9 300. Загальна листкова поверхня однієї рослини дорівнює у середньому близько $6 000 \text{ см}^2$.

Отже, загальна кількість продихів на одну рослину досягає приблизно 100 000 000. Середня площа однієї продихової щілини до 90 мк^2 , а площа, яку вони займають, становить 76 % усієї площі листкової поверхні. У більшості рослин щілина продиху утворюється двома замикаючими клітинами бобоподібної форми, в яких внутрішні стінки значно потовщені, а зовнішні тонші.

Отже, крім продихової, існує ще позапродихова транспірація, прикладом якої є кутикулярна.

Кутикула – шар жирової речовини, що утворюється кутином, який виділяється клітинами епідермісу. Товщину кутикули пронизує мережа гідрофільних пектинових капілярів, через які відбувається дифузія водяних парів. Інтенсивність кутикулярної транспірації у різних видів рослин дуже коливається – від незначних величин до 50 % загальної транспірації. У молодих листків, що мають тонку кутикулу, кутикулярна транспірація становить близько половини усього випаровування води; у старого листя, яке має міцну кутикулу, така транспірація становить лише 1/10 загального випаровування. Під час старіння листків кутикула руйнується, що призводить до підвищення інтенсивності кутикулярної транспірації. Вона регулюється в основному товщиною кутикули, але вона залежить також і від роботи продихового апарату (рис. 80, 81).

Деяка кількість води випаровується також як результат транспірації бруньок, гілок, стовбурів, а також ре-

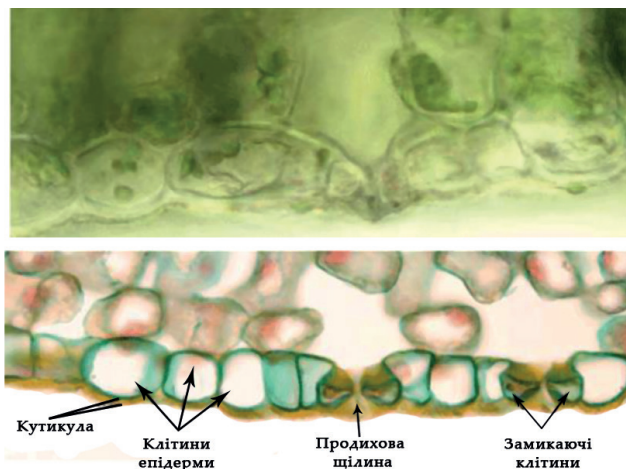


Рис. 80. Поперечний зріз продиху листка

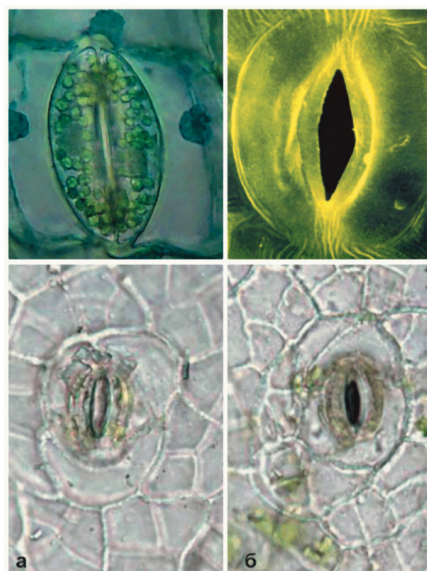


Рис. 81. Продих у закритому (а) та відкритому (б) стані

продуктивних органів. Транспірація відбувається не лише під час активної вегетації рослин, а й узимку. Внаслідок випаровування води з гілок дерев узимку часто виникає її дефіцит й рослини гинуть від зневоднення.

Продихи можуть відкриватися й закриватися, що регулюється кількома взаємодіючими механізмами. Перший механізм регулювання роботи продихів – зміна тургору замикаючих клітин – гідроактивне відкривання

продихів. У міру того, як ці клітини осмотично вбирають воду, більш тонка й еластична зовнішня частина їх клітинної стінки сильно розтягується, а товстіша внутрішня частина, що утворює щілину, розтягується слабкіше, як результат замикаючі клітини набирають напівкруглої форми й продих відкривається. Під час втрати води щілина продиху закривається. Відомо, що на відміну від інших клітин епідермісу, замикаючі клітини продихів містять хлорофіл. На світлі за доброго водопостачання діє механізм фотоактивного відкривання продихів. Підсилення синтезу цукру на світлі замикаючими клітинами збільшує їх тисну силу й викликає вбирання води, що зумовлює відкриття продихів. У темноті цукор перетворюється у крохмаль, який осмотично малоактивний, отже, вбирання води не відбувається й продихи закриваються.

Добова періодичність продихової транспірації. Протягом доби транспірація у рослин відбувається з різною інтенсивністю. В ясну, але не дуже суху погоду в більшості рослин продихи відкриваються на світанку й продихові щілини досягають максимуму в ранковій годині. Відкривання продихів у цей період регулюється фотоактивним механізмом. Опівдні вони поступово звужуються й закриваються під час заходу сонця. У полуденні години закривання продихів відбувається як результат дії гідроактивного механізму регулювання. У хмарну погоду продихи звичайно відкриті, але не так широко, як в ясну. В суху ж вони відкриваються удосвіта і вже о 10–11-й годині закриваються.

Продиховий апарат у різних рослин працює неоднаково. У злаків продихи закриваються увечері й протягом ночі не відкриваються. У таких рослин, як капуста, картопля, кормовий буряк, за достатньої водозабезпеченості вони не закриваються ні вдень, ні вночі. У рослин, що мають продихи з обох боків листка, на верхньому вони закриваються пізніше й на коротший строк, ніж на

нижньому. Біля верхівки листка продихи відкриваються раніше й закриваються пізніше, ніж біля його основи.

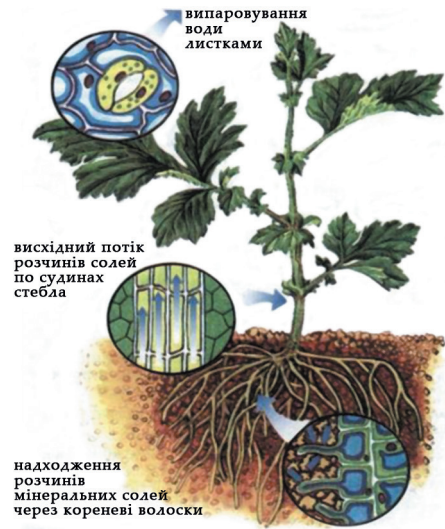


Рис. 82. Процес випаровування

Параметри, що характеризують транспірацію. Однією з важливих характеристик випаровування є інтенсивність транспірації (ІТ), що показує кількість води, яка випаровується рослинами з одиниці листової поверхні в одиницю часу. Звичайно для більшості рослин вона в середньому за 1 годину складає 15–250 м³ на 1 м² вдень і 1–20 м³ на 1 м² уночі. Кількість синтезованої сухої речовини на 1 кг транспірованої води є параметром продуктивності транспірації (ПТ). Вона характеризується утворенням у середньому 3 м³ сухої речовини під час проходження 1 кг води. Величиною, зворотною продуктивності транспірації, є транспіраційний коефіцієнт, що показує кількість води, витраченої на нагромадження одиниці сухої речовини в грамах, кілограмах чи тоннах. Транспіраційний коефіцієнт коливається від 125 до 1000, а в середньому 300, тобто для нагромадження 1 тонни сухої речовини рослини повинні транспірувати 300 т води.



Умови вирощування рослин дуже впливають на величину транспіраційного коефіцієнта. Так, на ґрунтах, бідних мінеральними речовинами, рослини витрачають воду менш продуктивно. При цьому кількість води, необхідна для створення одиниці сухої речовини, може зростати в 2–3 рази. Отже, під час забезпечення рослин поживними речовинами вони продуктивніше витрачають воду. Світло також може впливати на величину транспіраційного коефіцієнта. За прямого сонячного світла на створення одиниці сухої маси рослиною витрачається менша кількість води, а за затінення – набагато більше, що пояснюється слабкою інтенсивністю фотосинтезу.

4.6. Шляхи висхідної і низхідної течій води. Водний баланс рослин

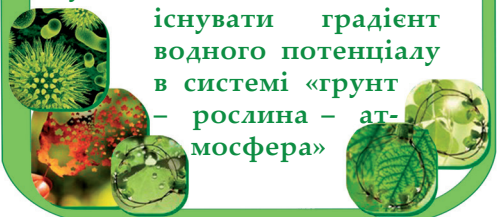
Водообмін рослин – це складний фізіологічний процес, який включає надходження води до рослини, рух її анатомічними елементами і випаровування.

Для поглинання води клітинам потрібна наявність всисної сили, яка перевищувала б всисну силу ґрунтового розчину. Поглинута вода переміщується до судин провідної системи двома способами – апопластним (вільним простором) і симпластним (цитоплазмою клітин).

Після проходження через тканини кори кореня вода надходить у провідні елементи ксилеми. Разом з флоемою вона утворює провідну систему, яка з'єднує всі органи рослини. Ксилемою вода з розчиненими у ній мінеральними солями піднімається від кореня до листка – висхідна течія. Флоемою від листка до коренів транспортуються органічні речовини – низхідна течія. Але органічні сполуки з листків надходять не лише у кореневу систему, вони рухаються також до морфологічної верхівки, квіток та плодів. Отже, низхідну течію ще називають потоком пластичних речовин. За часом та місцем утворення ксилема поділяється

на первинну (похідну прокамбію) та вторинну (похідну камбію). Остання включає два типи водопровідних структур – трахеальні та паренхімні. Перші (судини та трахеїди) – це мертві порожнисті клітини й здійснюють дальнє, або осьове, транспортування розчинів. Паренхімні елементи (навколишні живі клітини, клітини променевої паренхіми) здійснюють близьке, або радіальне транспортування розчинів та пластичних речовин. Крім провідних елементів, до складу ксилеми входять волокнисті трахеїди та волокна лібриформу, які виконують арматурну та частково запасуючу функції. У тому, що вода пересувається саме ксилемою, можна упевнитися з такого досліду: в одному з варіантів на стеблі вирізають кільця з флоемою. Якщо дослід не дуже тривалий, таке кільцювання не впливає на підняття води стеблом. Коли ж відшарувати шматок кори й вирізати ксилему, рослина швидко зів'яне. Відомо, що судини ксилеми – вузькі мертві трубки діаметром від 0,01 мм у літній деревині й до 0,2 мм у весняній. Швидкість руху води ксилемою досить велика – у більшості рослин вона становить близько 1 м/год., а у високих дерев – до 8 м/год. Щоб підняти воду такими трубками

Будь-яке зменшення вологості ґрунту знижує надходження води. Що менше води в ґрунті, то з більшою силою вона утримується і менше її водний потенціал. Для того щоб в рослину надійшла вода, повинен існувати градієнт водного потенціалу в системі «ґрунт – рослина – атмосфера»



до верхівки високого дерева, необхідний тиск до 40 атм. Деякі дерева (секвоя, евкаліпти) ростуть у висоту понад 100 м.

Існує три механізми, що забезпечують ксилемний рух води. Перший: вода піднімається тонкими капілярними трубками завдяки високому поверхневому натягненню під дією капілярних сил. Але за рахунок цих сил судинами діаметром 0,1 мм вода може піднятися не вище 30 см. Отже, це не єдина рушійна сила водяного потоку ксилемою, оскільки висота рослин значно більша. Другий механізм підкоряється теорії зчеплення, або когезії. Згідно з цією теорією, підняття води від коренів зумовлене її випаровуванням з клітин листка. Воно призводить до зниження водного потенціалу клітин, що примикають до ксилеми. Тому вода у ці клітини надходить із ксилемного соку, в якого вищий водний потенціал; при цьому вона проникає через вологі клітинні стінки судин ксилеми на кінцях жилок листка.

Коріння рослин і грибниця, влаштовані так, щоб рослина могла жити та отримувати вологу з ґрунту

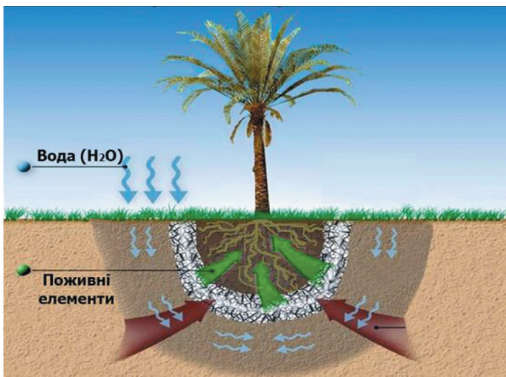


Рис. 83. Отримання вологи з ґрунту

Судини ксилеми заповнені водою, і в той час, коли вона виходить із судин, у водяному стовпчику створюється натяг. Він передається вниз стеблом на всьому шляху від листка до кореня завдяки когезії молекул. Ці молекули намагаються за рахунок

полярності притягуватися одна до одної електричними силами, а потім утримуються разом за допомогою водневих зв'язків. Третім механізмом, що зумовлює висхідну течію, є явище адгезії, тобто прилипання молекул води до стінок судин ксилеми. Отже, внаслідок дії вказаних механізмів натягнення у судинах ксилеми досягає такої сили, що може тягнути увесь стовпчик води доверху, створюючи масовий потік; при цьому вода надходить до основи такого стовпця з сусідніх клітин кореня. Мається на увазі, що стінки судин ксилеми також мають високу міцність і не вдавляються усередину. Таку міцність судин забезпечують лігнін та целюлоза. Інколи, особливо у судинах з великим діаметром, не виключена можливість розриву стовпця води. Але такі розриви не дуже позначаються на швидкості її руху. Це пояснюється тим, що вода перетікає з однієї судини в іншу, або ж обтікає повітряну пробку, рухаючись сусідніми клітинами паренхіми. Таким чином, у водообмінній системі рослин існує низка механізмів, що забезпечує рух води на клітинному, тканинному та організмовому рівнях. Вода з ґрунту всмоктується кореневими волосками й подається у судини ксилеми за рахунок роботи нижнього кінцевого рушія – кореневого тиску. Внаслідок дії верхнього кінцевого рушія вода пересувається судинами та трахеїдами ксилеми до продихів й випаровується в атмосферу.

Водний баланс рослин. Один з найдинамічніших процесів у життєдіяльності рослин – водний обмін, який є основою усього метаболізму організму. В основі водообміну лежать три процеси: вбирання, пересування та випаровування води рослинами. Співвідношення між надходженням та витратою води складає водний баланс рослин.

Основні джерела надходження води. Вода, яку використовують рослини, надходить у формі опадів (сніг,

град, дощ, туман, роса), поверхневого стоку, підгрунтової води або ж штучного зрошення. Кількість, форма та інтенсивність опадів залежно від географічного положення і пори року бувають різними. У вологих тропічних лісах їх сума може досягати до 25 м за рік, а в жарких сухих пустелях в окремих областях взагалі опадів протягом року не буває. Інтенсивність їх може коливатися від 75 см/год до близько нульового значення.

Роса має низку джерел утворення: справжнє утворення роси через конденсацію водяної пари, що надходить із атмосфери; конденсація водяної пари, що надходить з ґрунту, а також з поверхні нижніх частин рослин; гутація. Важливу роль у водному балансі відіграє перехоплення опадів рослинністю. Оподи спочатку перехоплюються рослинним покривом, а після випадання до 2,5 мм вода починає стікати у ґрунт. Нагромадження її у ґрунті зумовлюється не лише кількістю опадів, а й поверхневим стоком, який спостерігається за умови переважання інтенсивності опадів над інтенсивністю вбирання ґрунтом. Завдяки стоку запас води у ґрунті у верхній частині схилу зменшується, а в нижній – збільшується. Важливий елемент водного балансу рослин – водообмін між зоною поширення коренів та шарами ґрунту, що знаходяться нижче. Це положення має значення особливо тоді, коли підгрунтові води залягають близько до поверхні. Інтенсивність такого водообміну визначається вмістом вологи у верхньому метровому шарі ґрунту, глибиною залягання підгрунтових вод, здатністю ґрунту до набухання та іншими факторами.

Сумарне випаровування води. Витрачання води у біосфері відбувається шляхом споживання її рослинами для забезпечення біохімічних процесів і транспірації, випаровування ґрунтом і відкритою водною поверхнею. Випаровування з поверхні

рослинних угруповань називається **сумарним випаровуванням**. До його складу входять транспірація рослин та випаровування поверхнею ґрунту, де вони ростуть. Під час випаровування води ґрунтом і транспірації рослин відбуваються принципово подібні процеси. Ґрунт і рослини можна розглядати як різні шляхи, якими вода рухається до поверхні для того, щоб потім дифундувати в атмосферу. В рослинах неоднорідність випаровуючої поверхні й варіабельність опору руху води, що контролюється біологічно, – лише модифікація цієї загальної схеми, хоча вони істотні й дуже складні.

Випаровування води зумовлюється трьома взаємозв'язаними факторами. Перший з них – приплив енергії до випаровуючої поверхні, необхідної для перетворення рідкої чи твердої води у пару. Джерелами такої енергії є випромінювання сонця, неба, хмар, а також припливу тепла з оточуючого повітря та ґрунту. Другий фактор визначає градієнт або різницю тиску пари між значеннями у випаровуючої поверхні та в атмосфері, а третій фактор стосується явищ, що визначають опір руху води. У природних умовах усі три групи факторів взаємодіють таким чином, що інтенсивність випаровування підтримується на якомусь певному рівні. При цьому зміна одного з факторів не обов'язково призводить до адекватної зміни випаровування; вона може також призвести до зміни інших факторів, як результат встановиться новий стан рівноваги.

Водний баланс та в'янення рослин. За помірно вологої і не дуже жаркої погоди транспірація добре узгоджується з надходженням води, обводненість тканин зберігається досить стабільно, отже, складається сприятливий водний баланс рослин. Ясної сонячної днини ця рівновага порушується й у рослин настає водний дефіцит, який звичайно ста-

новить 5–10 %. Такий дефіцит вважається нормальним і не завдає особливої шкоди рослинам. При цьому спостерігається тимчасове в'янення рослин, листя частково втрачає тургесцентний стан, фотосинтез та ріст гальмуються. Але таке в'янення вважається нормальним явищем, воно не завдає великої шкоди рослинам, тому що протягом ночі вони відновлюють нормальний стан за рахунок активної діяльності кореневої системи й зниження інтенсивності транспірації. Тимчасове в'янення часто спостерігається у цукрового буряку, огірка, гарбуза та інших сільськогосподарських рослин. Коли ж у ґрунті дуже мало доступної вологи, водний дефіцит становить до 25 % і більше. У таких умовах водний баланс рослин за ніч не відновлюється, як результат утворюється залишковий водний дефіцит, який зумовлює тривале в'янення. При цьому кореневі волоски відмирають, внаслідок чого навіть після поливу вбирання води рослинами відбувається дуже повільно, і лише з появою нових корневих волосків водопостачання нормалізується. Під час тривалого в'янення обезводнюються ембріональні тканини, що призводить до глибоких порушень властивостей та функцій протопласта й здатності клітин до поділу і росту. Ферменти, що регулюють перетворення крохмалю у цукор, піддаються змінам незворотного характеру. Тривале в'янення призводить до змін властивостей колоїдів протопласта. Як результат підвищується його проникність. Під час занурення рослин у воду спостерігається значний екзоосмос електrolітів та органічних сполук. У таких клітинах дуже швидко відбувається плазмоліз, зменшується дисперсність біоколоїдів. Крім того, пошкоджуються хлоропласти, знижується їх сенсibiliзаційна та синтезуюча здатність, гальмується фотосинтетична активність рослин, підсилюється дихання

тканин, що зумовлює погіршення розвитку генеративних органів та формування зерна. Вода з ростучих частин рослини відтягується клітинами до органів, що мають вищу концентрацію осмотично активних речовин. Цим саме пояснюється так званий “захват” зерна, при якому вода з колосу переміщується у тканини листків і стебел.

Визначення рівня водного дефіциту культурних рослин має важливе значення за зрошувального землеробства. Цей важливий фізіологічний параметр дає змогу судити про стан води у рослинах, рівень стресу під час посухи та дає орієнтацію про строки і норми поливу посівів. Вивчення водообміну рослин у цілому, найважливішими елементами якого є осмотичні явища, стан води у ґрунті та її доступність рослинам, вбирання вологи кореневою системою, її транспортування рослиною, транспірація, водний баланс та інше складають фізіологічні основи зрошення сільськогосподарських рослин.

4.7. Фізіологічні основи зрошення

Для підтримання сприятливого водного режиму застосовується зрошення. Суть раціонального зрошення полягає у створенні оптимального рівня водозабезпечення рослин, який відповідає системі мінерального живлення.

У вирішенні проблеми поливного режиму сільськогосподарських культур найважливішим є питання про допустиму верхню і нижню межу вологості ґрунту в зоні найщільнішого розміщення кореневої системи рослин (рис. 84).

Верхньою межею доступної для рослин вологи ґрунту є польова вологості. Більш високий вміст води порушує повітряний режим ґрунту і стає не тільки неефективним, але навіть шкідливим для рослини. За зменшення вмісту вологи до рівня, що призводить до стійкого в'янення, рослина

відчуває тривалий водний дефіцит, який не забезпечує високого врожаю сільськогосподарських культур. Тому вологість стійкого в'янення не може бути вихідним показником для визначення строків і норм поливу. Необхідне визначення такої нижньої межі вмісту води у ґрунті на глибині розміщення основної маси кореневої системи, нижче якої порушуються нормальні фізіологічні процеси.

Види зрошення



Рис. 84. Системи крапельного поливу та види зрошень

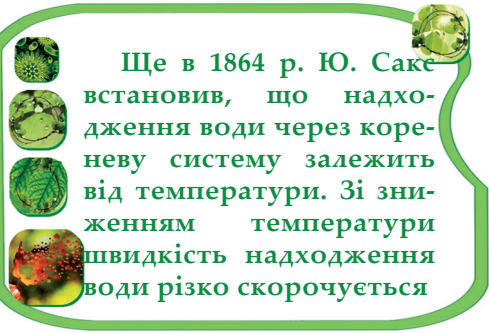
Суть **раціонального зрошення** полягає у створенні оптимального рівня водозабезпечення рослин, який відповідає системі мінерального живлення.

В умовах надлишку вологи необхідно вживати системи меліоративних заходів щодо зниження рівня ґрунтових вод.

Антитранспіранти. Для зменшення інтенсивності транспірації і витрати води посівами використовують анти-транспіранти, дія яких полягає в регулюванні стану продихів або у створенні поверхневої плівки, що затримує випаровування з поверхні листка.

До речовин, що регулюють ширину отвору продихів, належать фенілмеркурацетат, абсцизова кислота та інші. Механізм їх дії полягає у зменшенні тургору замикаючих клітин, що призводить до закривання продихів.

До другої групи речовин, анти-транспірантів плівкового типу, належать полімерні матеріали – поліетилен, по-



Ще в 1864 р. Ю. Сакс встановив, що надходження води через кореневу систему залежить від температури. Зі зниженням температури швидкість надходження води різко скорочується

ліпропілен, полістирод, латекс. Під час обробки рослин розчином таких речовин на поверхні листків утворюється різної товщини плівка, яка сприяє зменшенню транспірації більш ніж на 50% і не впливає на радіаційний баланс листків.

Застосування анти-транспірантів ефективно лише на добре зволожених ґрунтах. За нестачі вологи у ґрунті вони неефективні.

Питання для самоконтролю

1. Значення води в житті рослинного організму.
2. Що називається осмосом?
3. Чому рослинну клітину можна розглядати як осмотичну систему?
4. Що називається осмотичним тиском?
5. Від чого залежить величина осмотичного тиску?
6. Що називається всисною силою клітини?
7. Від чого залежить величина всисної сили?
8. Що таке плазмоліз, циториз? Коли виникає такий стан клітини?
9. Від чого залежить величина водного потенціалу?
10. Виявлення кореневого тиску. Явища плачу і гутації.

5. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ

5.1. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин

5.2. Ґрунт як природне поживне середовище для рослин

5.3. Необхідні рослині макро- і мікроелементи, їх фізіологічна роль і порушення за нестачі

5.4. Надходження речовин у рослину. Іонофори

5.5. Синтезуюча діяльність кореня

5.6. Ризосфера, мікориза, алелопатія

5.7. Фізіологічні основи застосування добрив

5.1. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин

Багатовікова практика землеробства засвідчує, що рослина живиться з ґрунту (рис. 85). Рослина утворює в ґрунті потужну кореневу систему, але якщо її витягти з коренем із землі, дуже швидко гине. Хлібороби дуже давно виявили, що є добрі родючі ґрунти, з яких збирають великі врожаї, і є ґрунти неродючі, вкриті миршавою рослинністю. Не відразу зрозуміли люди, що родючість ґрунтів є не дією якихось надприродних сил, а проблемою забезпечення рослин поживою. В середині XIX ст. Ю. Сакс та В. Кноп у водних поживних сумішах, Сальм-Гарстмар на прожареному піску з додаванням мінеральних елементів вирощували рослини від насіння до насіння, встановлювали необхідність окремих елементів для росту і метаболізму рослин, їх оптимальні концентрації та співвідношення.



Рис. 85. Живлення рослин

До початку XX ст. було доведено необхідність для рослин С, Н, О, N, P, S, K, Ca, Mg, Fe, які містяться в рослинах у кількості, вищій від 0,01 %. Ці елементи одержали назву макроелементи. В ті ж роки вивчали вплив на рослини Mn, Cu, Zn, але в досліджах їх використовували в тих же концентраціях, що і макроелементи, тому виявили лише їх токсичну дію. У 20–30 роках XX ст. у зв'язку з інтенсивним вивченням металоферментів було доведено необхідність для рослин Si, Zn, Mn, Mo, але в дуже малій концентрації (0,001–0,00001 %), за що їм дали назву мікроелементи. До 50-х років XX ст. було виявлено, що до складу рослин входить до 40 мікро- і ультрамікроелементів (10^{-6} – 10^{-12} %). До мікроелементів віднесли також В, Cl, а до ультрамікроелементів – Ag, Au, Hg, Li, Pb та інші. Варто зауважити, що використовувати лише концентрацію як доказ необхідності елементів недоцільно, бо рослини можуть нагромаджувати елементи, які не тільки непотрібні, але й можуть бути токсичними (Al, Ni, Se, F). Поділ хімічних елементів на макро- і мікроелементи досить умовний, бо хоча потреба вищих рослин у калії в тисячу разів більша, ніж в борі, потреба в залізі та марганці досить часто однакова. Тому багато дослідників відносять залізо до мікроелементів. Елементи вуглець, кисень, водень, азот називають органічними, бо з них



будуються органічні речовини. На них припадає 95 %, а на зольні елементи – 5 % сухої маси рослин. Назва “зольні елементи” пов’язана з тим, що їх визначають у золі, яка лишається після спалювання рослин. Деякі, але не всі рослини потребують натрію Na, або кремнію Si, або кобальту Co, або нікелю Ni. Цілком імовірно, що список елементів, необхідних рослинам у дуже малій кількості, зростатиме.

Будова кореня. Дводольні рослини мають стрижневу кореневу систему, одnodольні та деякі дводольні – мичкувату. У деталях будова кореня у різних видів рослин варіює, однак переважають загальні риси. **Кореневий чохлак** – багатоклітинне утворення, яке прикриває кінчик кореня, захищає апікальну меристему і полегшує просування кореня в ґрунті. Під час росту і руху кореня клітини по периферії кореневого чохлака ослизнюються і відокремлюються, а з апікальної меристеми утворюються нові клітини кореневого чохлака. Слиз, який оточує кореневий чохлак кореня (муцигель), виконує роль змащування під час тертя, захищає від висихання, полегшує просування поживних речовин до кореня і взаємодію з ґрунтовими мікроорганізмами (рис. 86).

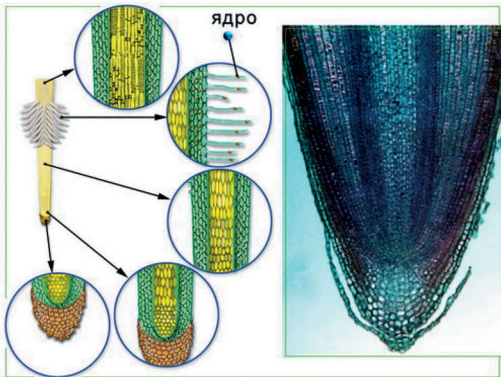


Рис. 86. Мікроскопічна будова кореня

В зоні апікальної меристеми відбувається активний поділ клітин. За нею розташована зона розтягнення клітин, за рахунок росту якої відбувається подовження кореня. За зоною розтягнен-

ня знаходиться зона диференціації, де клітини набувають властивостей, характерних для певних тканин – епідермісу, первинної кори, первинних провідних тканин. У зоні диференціації певні клітини епідермісу (ризодермісу) утворюють трубкоподібні бічні вирости – **кореневі волоски**, які виконують основну роботу з поглинання води і мінеральних речовин. У двосім’ядольних рослин всі клітини ризодермісу здатні утворювати кореневі волоски, у односім’ядольних – лише частина клітин. Довжина корневих волосків – 100–1000 мкм, діаметр – 5–17 мкм, на 1 мм² поверхні кореня залежно від виду рослин їх може бути від 2 до 100 штук. Кореневий волосок росте верхівкою, і саме там утворюється вакуоля. Лише в стані росту кореневий волосок виконує роботу з поглинання води і мінеральних іонів. Тривалість життя корневих волосків може бути різною: у багатьох рослин вони швидко зношуються і відмирають через кілька днів, а у пшениці можуть зберігатись до 10 тижнів. Однак на нижній ростучій частині кінчика кореня постійно утворюються нові кореневі волоски.

Поперечний рух іонів у корені (рис. 87) відбувається крізь однорядну епіблему (епідерміс з корневими волосками), далі крізь клітини паренхіми кори, багатої міжклітинниками. Кліти-

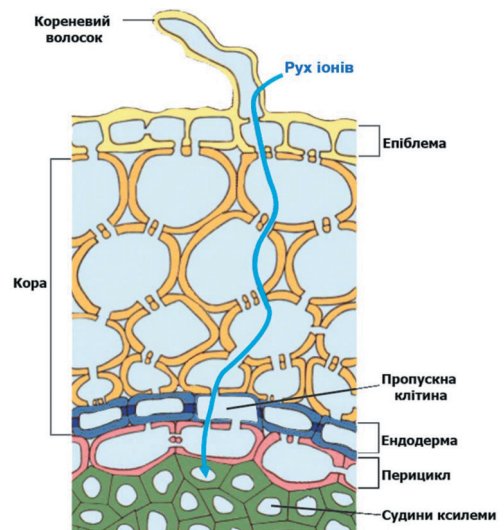


Рис. 87. Поперечний рух іонів

ни кори мають тонкий шар цитоплазми, а на центральну вакуолю припадає 90 % об'єму протопласта.

Протопласти клітин епіблеми і кори зв'язані між собою великою кількістю плазмодесм.

Функції кореня. Роль коренів у життєдіяльності рослин важлива і різноманітна. Перш за все, корінь закріплює рослину в ґрунті. Розміри кореневої системи залежать від виду рослини, складу ґрунту, його вологості, температури та ін. У коренях багатьох рослин відкладаються в запас органічні речовини, синтезовані в процесі фотосинтезу. За необхідності вони повертаються в надземні органи і використовуються там для росту і розвитку. Так, у коренях дворічних моркви, петрушки, буряку в перший рік вегетації нагромаджуються запасні речовини, які витрачаються на другий рік для формування квітів, плодів, насіння.

Для коренів характерна видільвальна функція, при цьому виділення речовин часто здійснюють клітини, які морфологічно нічим не відрізняються від сусідніх несекреторних клітин. Із коренів виділяються як мінеральні, так і органічні речовини. Мінеральні речовини виділяються у формі іонів, можливо, в ґрунт можуть виділятися всі іони, не зв'язані органічними речовинами. Важливе значення для ґрунтового живлення рослин має винос із цитоплазми іонів H^+ , як результат діяльності H^+ -АТФази на цитоплазматичній мембрані. Переважання виходу H^+ над входом і підкислення ґрунтового середовища спостерігають у зоні кореневих волосків, де здійснюється активне поглинання мінеральних речовин. Це один із способів активного впливу коренів на ґрунт, бо під час підкислення розчинюються ґрунтові мінерали, і корені одержують додаткову кількість поживних речовин. Корені виділяють велику різноманітність органічних речовин: органічні кислоти, амінокислоти, вітаміни, ферменти, полісахаридні слизи, монотерпенові вуглеводи – осо-

бливо у шпилькових рослин, а також фізіологічно активні речовини стимулювальної і пригнічувальної дії. За рахунок виділення полісахаридного слизу створюються слизові чохла на ростучих верхівках корневих волосків і на зовнішніх клітинах кореневого чохла. Слиз кореневого чохла захищає кінчик кореня від пошкодження часточками ґрунту і як мастильний матеріал полегшує рух кореня в ґрунті. Слиз може містити специфічні речовини типу лектинів, які захищають корінь від інфекції і принадають сприятливі для певної рослини мікроорганізми. У перерахунку на продукти фотосинтезу корені в середньому виділяють 2–17 % органічних речовин, які до них надходять згори. Кількість і якість виділень відрізняється як у рослин різних видів, так і у рослин одного виду на різних фазах онтогенезу, а також залежно від впливу екологічних факторів. Наприклад, корені гороху виділяють 20 різних видів амінокислот, корені томатів – 6–9, шпинату – 4. Показано, що нестача фосфору підвищує виділення ферменту фосфатази коренями пшениці. Під час покращення живлення азотом і фосфором у багатьох рослин у корневих виділеннях було більше амінокислот, а під час зменшення дози азоту – більше цукрів.

Кореневі виділення є важливим фактором біології ґрунтів, бо зумовлюють розвиток специфічних типів ризосферних мікроорганізмів. Нагромадження в ґрунті специфічних корневих виділень може бути однією з причин втомлення ґрунту. Відомо, що під соняшником-бур'яном і деякими видами молочаїв нагромаджується хлорогенова кислота, під багаторічною люцерною – сапонін, а втомлення від конюшини також пов'язують з наявністю під нею токсичних речовин. Кореневі виділення істотні як фактор взаємовпливу рослин різних видів (явище алелопатії); вплив може бути як позитивним, так і негативним. Ще Пліній Старший писав, що виноград не переносить капусти, в її

присутності хворіє і миршавіє. Відомо, що після цукрового буряку погано росте кукурудза, після вівса різко зменшується схожість насіння пшениці. В той же час взаємно стимулюють одне одного кукурудза, картопля, квасоля.

Аделопатичний взаємовплив рослин слід враховувати під час вибору культур для сівозміни. В біогеоценозах рослини взаємодіють через кореневі виділення, фітонциди і продукти трансформації рослинних решток. Деякі продукти біосинтезу сприяють адаптації рослин до навколишнього середовища, успішній конкуренції з іншими видами і стійкості до фітопатогенів. Кореням властива також розподільна функція: за надлишку іонів вони затримуються у вакуолях клітин кореня, за нестачі – скеровуються вакуолею в надземні органи. Коли рослина старіє, то поглинальна здатність коренів зменшується, але із своїх запасів корінь постачає надземні органи. Важливішою функцією коренів рослини є поглинання і пересування води, а також поглинання неорганічних іонів і транспортування їх ксилемою у надземні органи. Шляхи надходження води і неорганічних іонів однакові, але механізми цих процесів різні. Корені рослин здатні рости цілий рік, їх ріст залежить від наявності в ризосфері води і мінеральних речовин.

5.2. Ґрунт як природне поживне середовище для рослин

Ґрунт – це багатофазне гетерогенне природне тіло, утворене з твердої, рідкої і газової фаз та живої речовини організмів, які його населяють. Для наземних рослин ґрунт є фізичною опорою, забезпечує їх водою і мінеральними поживними речовинами, створює кореням певний газовий режим. У природних ґрунтах всі фази існують і функціонують як єдине ціле. Тверда фаза ґрунту, її каркас утворюється внаслідок фізичного руйнування і хімічного розпаду гірських порід, мінералів і містить суміш часточок різного розмі-

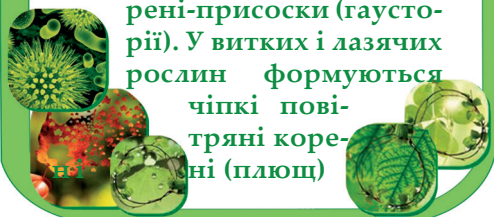
ру від крупнозернистого піску (діаметр 200–2000 мкм) до тонких глин (діаметр менше 2 мкм). У тверду фазу входять неорганічні та органічні компоненти, з органічних на гумус припадає до 90 %. Мінеральні часточки твердої фази ґрунту – це первинне джерело поживних рослин. У процесі вивітрювання з мінеральних ґрунтових колоїдів звільнюються переважно K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} і важкі метали, а під час розкладання органічних речовин – азот, сірка, фосфор. З часом всі ці елементи переходять у ґрунтовий розчин, а безпосередньо з нього поглинаються рослинами. Рідка фаза – це вода і ґрунтовий розчин. Вода ґрунту – це його могутня транспортна система і провідний терморегулювальний фактор. Досяжність ґрунтової води для рослин значною мірою визначає родючість ґрунту. Ґрунтова вода, яка містить розчинні солі, органічні та органо-мінеральні сполуки, гази, найтонші колоїдні золі, називається **ґрунтовым розчином**. У ньому відбувається більшість фізико-хімічних і біологічних процесів. Ґрунтовий розчин є безпосереднім джерелом мінерального живлення рослин, і оптимізація його складу – важливе завдання агрономії.

Неорганічні поживні речовини, які поглинають корені рослин, знаходяться в ґрунтовому розчині у вигляді катіонів і аніонів. Важливі катіони ґрунтового розчину – Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , NH_4^+ , H^+ , Al^{3+} , Fe^{2+} , Fe^{3+} . Залізо, алюміній і багато інших мікроелементів містяться в ґрунтових розчинах у вигляді комплексних органо-мінеральних сполук.



Рис. 88. Коренева система у структурі ґрунту

Ходульні корені утворюються на надземних пагонах, закріплюються в ґрунті і міцно утримують рослину (фікус-баньян, кукурудза). Деякі рослини-паразити (повитиця) або напівпаразити (омела) утворюють корені-присоски (гаусторії). У витких і лазячих рослин формуються чіпкі повітряні корені (плющ)



Аніони ґрунтового розчину – це HCO_3^- , CO_3^{2-} , NO_3^- , NO_2^- , Cl^- , SO_4^{2-} , H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} . Склад ґрунтового розчину залежить від багатьох факторів: твердої фази ґрунту, кількості та якості атмосферних опадів, температури, життєдіяльності ґрунтових мікроорганізмів та ін. Концентрація ґрунтових розчинів досить динамічна, вона збільшується від весни до літа, що пов'язано з випаровуванням вологи. Доступність мінеральних поживних речовин для рослин залежить від кислотності або лужності ґрунтів. Реакція ґрунтового розчину залежить від наявності та співвідношення в ґрунтовому розчині водневих (H^+) і гідроксильних (OH^-) іонів і характеризується показником рН. Діапазон рН різних ґрунтів широкий: від 2,5 (кислі сульфатні ґрунти) до 10–11 (лужні солонці та содові солончаки). Для більшості сільськогосподарських рослин найбільш сприятливі ґрунти з реакцією близькою до нейтральної, багато рослин витримують лише невеликі зміни рН ґрунту. Кисла реакція ґрунту несприятлива для більшості рослин і мікроорганізмів. Кислі ґрунти збіднені кальцієм, магнієм і можуть містити обмінний алюміній у токсичній кількості. В лужних ґрунтах Fe, Mg, Cu, Zn утворюють нерозчинні сполуки та стають недоступними для рослин. Внаслідок життєдіяльності рослин і мікроорганізмів можуть відбуватися зсуви реакції ґрунтового розчину. Діяльність людини – вапнування кислих ґрунтів, гіпсування лужних – призводить до зміни реакції ґрунтів і покращує умови мінерального живлення рослин.

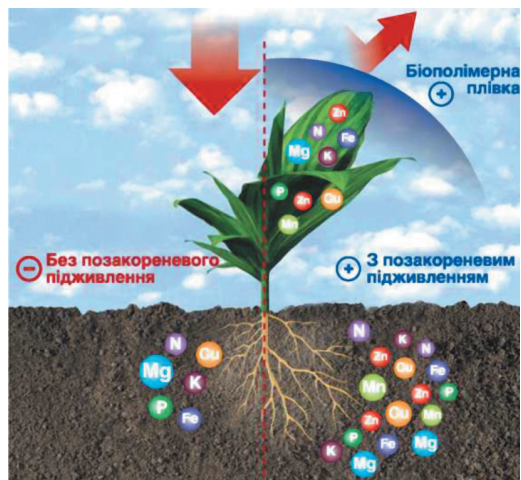


Рис. 89. Біотичний і абіотичний стрес рослини

Для живлення рослин важливе значення має осмотична концентрація ґрунтового розчину. У більшості рослин осмотична концентрація у вакуолях клітин кореня складає 0,3–1,2 МПа, а легкодоступна для рослин волога утримується в ґрунті з силою 0,5 МПа, середньодоступна – 1,0–1,2 МПа. Внесення великих доз мінеральних добрив або зменшення вологості ґрунту можуть підвищити осмотичну концентрацію ґрунтового розчину в 2–5 разів і припинити надходження води в рослину, що порушить нормальний розвиток сільськогосподарських рослин. Ґрунтове повітря заповнює вільний від води поровий простір ґрунту. Від кількості та складу ґрунтового повітря залежить розвиток і функціонування рослин та мікроорганізмів. Із ґрунтовым повітрям у ґрунт надходить кисень і молекулярний азот і виноситься з ґрунту вуглекислий газ. **Жива фаза ґрунту** – це організми, що її населяють: бактерії, гриби, водорості, найпростіші, хробаки та ін., а також кореневі системи

рослин. Ґрунти мають поглинальну здатність, тобто обмінно або необмінно поглинати тверді, рідкі та газоподібні речовини або збільшувати їх концентрацію на поверхні своїх колоїдних часточок. Значний вклад у дослідження поглинальної здатності ґрунтів, особливо у вивчення поглинання катіонів у ґрунтах, вніс К. Гедройц. Він розрізняв 5 видів поглинальної здатності ґрунтів:

1) механічну (часточки, які надходять, у ґрунті поглинаються, якщо перевищують розміри ґрунтових пор);

2) хімічну (аніони і катіони, які надходять, випадають у осад внаслідок хімічних реакцій у ґрунті);

3) біологічну (поглинання поживних елементів кореннями рослин, мікроорганізмами та іншими живими організмами ґрунту);

4) фізичну (адсорбція на поверхні ґрунтових часточок деяких речовин);

5) фізико-хімічну, або обмінну, обумовлену наявністю в ґрунті **ґрунтового поглинального комплексу** (далі – ГПК). ГПК – це сукупність мінеральних, органічних і органо-мінеральних колоїдів, здатних поглинати іони на своїй поверхні і обмінювати їх на еквівалентну кількість іонів ґрунтового розчину. До мінеральних колоїдів відносяться тонкодисперсні глини, кремнекислота, гідроксиди заліза, алюмінію. З органічних речовин колоїдного характеру в ґрунті переважають гумусові кислоти та їх солі. Глинисті часточки і гумусові кислоти мають велику сумарну і питому поверхню (поверхня ґрунтових часточок в одиниці маси або об'єму ґрунту) і несуть на поверхні від'ємний заряд. Колоїди гідроксидів заліза, алюмінію, білки при $\text{pH} > 7$ поведуться як кислоти, а при pH як луги. Завдяки надлишковому негативному заряду глинисті мінерали, гумусові кислоти утримують, у першу чергу, катіони і є їх головним резервуаром.

Адсорбція катіонів оборотна, тому іони з більшою спорідненістю (наприклад, H^+) здатні заміщувати іони з мен-



Дошкоподібні корені характерні для великих дерев тропічних дощових лісів.

У запасальних коренях (коренеплоди та бульбокорені) відкладаються поживні речовини



шою спорідненістю (наприклад, Ca^{2+}), але іони з меншою спорідненістю можуть виштовхувати іони з більшою спорідненістю, якщо їх достатня кількість. Цей процес називають **обмінною адсорбцією**. Найлегше обмінюються одновалентні катіони (Na^+), найважче – тривалентні (Fe^{3+} , Al^{3+}). В ґрунтових колоїдах переважає сумарний від'ємний заряд, тому аніони відштовхуються від поверхні твердої фази – від'ємна адсорбція. Аніони Cl^- і NO_3^- практично не поглинаються і легко вимиваються з ґрунту. Вимивання нітратів призводить до їх накопичення в ґрунтових водах, разом з якими вони потрапляють у річки і озера, що викликає появу багатьох екологічних проблем.

Фосфатні іони (PO_4^{3-}) можуть зв'язуватись ґрунтовими часточками, які містять залізо (Fe^{2+} , Fe^{3+}) і алюміній (Al^{3+}), утворюючи слабозрозчинні солі, що обмежує рухливість і доступність фосфатів. Сульфат (SO_4^{2-}) утворює в присутності Ca^{2+} слабозрозчинний гіпс (CaSO_4), але звичайно він постачає рослинам необхідний їм сульфат у достатній кількості. У більшості ґрунтів ґрунтовий розчин дуже розведений (загальний вміст мінеральних речовин 10^{-3}M), і корені рослин швидко б вичерпали весь запас мінеральних елементів, якби елементи не надходили постійно з твердої фази. Шар іонів, який нагромадився на поверхні сильно набухлих глинистих і гумінових часточок, служить посередником між твердою ґрунтовою фазою і ґрунтовим розчином.

5.3. Необхідні рослині макро- і мікроелементи, їх фізіологічна роль та порушення за нестачі

Мінеральні речовини розподілені в рослинах нерівномірно. Найбільший вміст мінеральних речовин у тканинах і органах, побудованих переважно з живих клітин: у листі – 10–15 %, в коренях, стеблах – 4–5 %, в насінні – 3 % на суху масу, а в деревині, де рівень життєдіяльності досить низький, – всього близько 1 %. Для рослинних тканин характерний високий вміст калію (25–35 % K_2O від загальної маси золи), багато фосфору (7–10 % P_2O_5) кальцію (3–30 % CaO). Солома злаків збагачена калієм (більше 40 % маси всієї золи), зерно злаків – фосфором (до 50 %), головним чином, у вигляді фітину.

Значення мінеральних речовин у житті рослин важливе і всебічне. Функції, які виконують мінеральні речовини, поділяють на структурну, каталітичну, електрохімічну. Структурну функцію виконують ті елементи, які вбудовуються в хімічні структури біологічних молекул або використовуються для побудови полімерів. Взаємодіючи з молекулами найважливіших біополімерів – білків, нуклеїнових кислот, – мінеральні речовини впливають на формування їх просторової будови. До елементів, у яких переважає структурна функція, відносяться вуглець, кисень, водень, азот; саме з них будуються різноманітні органічні молекули. Структурну роль виконують також сірка, фосфор, кальцій та інші макроелементи. Так, фосфор є компонентом ДНК, РНК, фосfolіпідів мембран та ін. Кальцій, з'єднуючись з пектиновою кислотою, зміцнює стінки клітин.

Каталітичну роль відіграють неорганічні іони, включені в активні центри ферментів, та іони, які активують або регулюють роботу ферментів. Так, залізо входить в активні центри ферментів, які беруть безпосередню участь в окисно-відновних реакціях фотосинтезу і дихання. Калій впливає на активність більш ніж 60 ферментів, регулює просторову будову

деяких з них. До елементів, які активують багато ферментативних реакцій, відносяться Fe, Cu, Mo, Zn, Mn, Ca, K та інші.

Електрохімічна роль елементів включає зрівноваження концентрацій іонів, стабілізацію макромолекул, колоїдів, нейтралізацію зарядів, участь у процесах проникності мембран, створенні осмотичного потенціалу клітин та інші. В електрохімічних процесах беруть участь K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , H^+ , OH^- , Cl^- та інші. Більшість елементів виконують у живому організмі декілька функцій. Наприклад, магній є необхідним структурним компонентом молекули хлорофілу, а також він є кофактором багатьох ферментів, Mg^{2+} також впливає на функціонування клітинних органелів рибосом.

Більшість елементів мають у клітині строгу локалізацію, певну концентрацію. Елементи взаємодіють між собою в біохімічних процесах, забезпечуючи нормальне функціонування рослинного організму. Мінеральні речовини неметали надходять в рослини у вигляді аніонів (фосфор, сірка, хлор, силіцій, бор) метали – у вигляді катіонів (калій, натрій, кальцій, магній) або металохелатів (залізо, мідь та інші). Винятком є молібден, який поглинається у вигляді MoO_4^{2-} Азот рослини поглинають як у вигляді катіона NH_4^{2+} , так і у вигляді аніона NO_3^- .

Усі хімічні елементи за кількісним вмістом поділено на три групи.

Як хімічний елемент азот було відкрито у 1772 р. Його назва «зот» (від грец. а – частка заперечення, зоон – життя, тобто непридатний для життя) вказувала на те, що ні зелені рослини, ні представники тваринного світу не пристосовані до споживання чи дихання газоподібним азотом. Однак пройшло трохи більше ста років після відкриття азоту, і були відкриті деякі прокаріоти – бактерії і ціанобактерії, які асимілювали газоподібний азот. У XIX ст. було встановлено, що азот – найважливіший елемент-органоген, без якого життя неможливе (рис. 90).

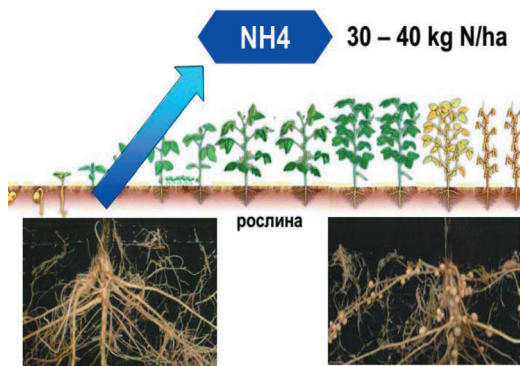


Рис. 90. Азотне живлення

У ґрунті середній вміст азоту всього 0,10 %. У верхніх горизонтах ґрунту азот майже повністю (93–99 %) поєднаний з органічними сполуками, він входить до складу гумусу, знаходиться у рослинних та тваринних рештках, їх виділеннях, а також у ґрунтових мікроорганізмах. У верхньому горизонті чорноземів вміст азоту досягає 0,25–0,5 %. У мінеральних сполуках, доступних рослинам, звичайно знаходиться всього 1–3 % загальної кількості азоту ґрунту. Білки, нуклеїнові кислоти, сечовина, сечова кислота, хітин, гумусові кислоти, інші азотовмісні органічні сполуки ґрунту мінералізуються різними гнильними бактеріями, грибами, актиноміцетами.

Азот в доступній формі у всіх ґрунтах є лімітуючим елементом живлення для рослин. У зв'язку з кругообігом азоту необхідно вирішувати також питання охорони довкілля, оптимізації поживних режимів рослин, збереження і підвищення потенційної родючос-



Рис. 91. Азотне голодування

ті ґрунтів, створення нових способів підвищення ефективності біологічної фіксації азоту та ін. (рис. 92).

Фосфор (грец. – той, хто несе світло) у живих організмах нероздільно пов'язаний з енергетичним обміном, спадковою інформацією, ферментативним каталізом, проникністю клітинних мембран та іншими важливими функціями. Фосфор – основа життя на полях. У більшості ґрунтів, особливо піщаних, фосфор присутній у незначній кількості: загальний його вміст коливається в межах 500–800 мг/кг сухого ґрунту.

На органічні сполуки фосфору в мінеральних ґрунтах припадає до 70–80% всіх його запасів, однак для рослин він стає доступним тільки після мінералізації ґрунтовими мікроорганізмами, які відщеплюють неорганічний фосфат за допомогою ферменту фосфатази, яку продукують також корені вищих рослин.

При дефіциті фосфору мікроорганізми, які живуть біля коренів, підкислюють ґрунт, виділяючи органічні кислоти, що сприяє переведенню сполук фосфору в рухомий стан. Кореневі волоски багатьох рослин також здатні виділяти органічні кислоти, наприклад, лимонну, яка хелатує Ca, Fe і Al, що призводить до розчинення неорганічних фосфатів.

За рахунок азотофіксації можна отримати:

170 – 220 кг N/га



Рис. 92. Резерви отримання азоту

Особлива функція фосфатів в енергетичному обміні всіх живих організмів – утворення багатих енергією зв'язків у нуклеозидтрифосфатах. Ці зв'язки дозволяють перенос енергії. Нуклеозидтрифосфат є універсальною енергетичною «розмінною монетою» живих організмів. У центрі енергетичного обміну всіх живих організмів стоїть аденозинтрифосфат (АТФ) і продукти його гідролізу – аденозиндифосфат (АДФ) і аденозинмонофосфат (АМФ).

Унікальною функцією фосфору є участь у фосфорилуванні клітинних білків за допомогою ферментів протейнінази. Фосфорилування білків регулює такі процеси, як синтез білка, поділ, диференціювання клітин. Основна резервна форма фосфору в рослинах – фітин (Са-Mg сіль інозитолгексафосфату). Його концентрація в насінні залежить від забезпечення рослини фосфором і коливається від 20 до 73 % від загального вмісту Р в насінні. Під час проростання насіння фермент фосфатази відщеплює від фітину неорганічний фосфат, який використовується для синтезу необхідних проросткам фосфорорганічних сполук. Нестача фосфору викликає порушення найрізноманітніших процесів метаболізму, веде до затримки росту, порушення репродуктивних процесів. Листки рослин, яким бракує фосфору, стають темно-зеленими з фіолетово-пурпуровим або бронзовим відтінком, пізніше такого забарвлення набувають і стебла.

Сірка необхідна рослинам майже в такій кількості, як і фосфор. Загальний вміст сірки у верхніх горизонтах незасолених ґрунтів коливається від 0,01–0,02 до 0,2–0,4 %. Сірка присутня в ґрунтах у вигляді органічних і мінеральних сполук. У верхніх гумусових горизонтах ґрунту на органічні сполуки сірки припадає 70–80 %, а в торф'яних ґрунтах – майже 100 % всіх запасів сірки. Найпоширеніша мінеральна форма сполук сірки в ґрунтах – це сульфати, найчастіше кальцію, натрію, магнію (CaSO_4 , Na_2SO_4 , MgSO_4). У перезволожених

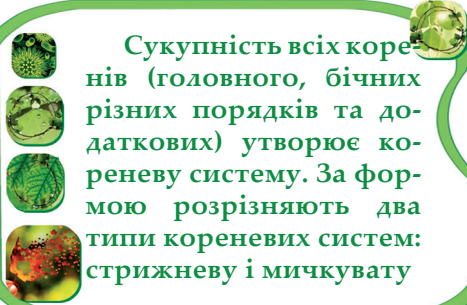
умовах сірка з'являється в ґрунтах у відновлених нерозчинних сполуках, недоступних для рослин, таких як FeS , FeS_2 (пірит). Головним кінцевим продуктом анаеробних перетворень сірки є сірководень (H_2S), який надає ґрунті неприємного запаху, а за відсутності умов для його подальшого перетворення може нагромаджуватись у кількостях, отруйних для рослин. У ґрунті відбувається кругообіг сірки за участю різноманітних груп мікроорганізмів, аеробів, анаеробів, хемо- і фототрофів, справжніх бактерій і археобактерій. Цей кругообіг включає окислювальні та відновні реакції, а також перетворення без зміни валентності сірки (рис. 93).



Рис. 93. Дефіцит сірки

Органічні сполуки сірки мінералізуються мікроорганізмами з утворенням H_2S . В анаеробних умовах сірководень є головним кінцевим продуктом перетворень сірки. Якщо анаеробні умови змінюються на аеробні, то H_2S окислюється і в ґрунтах може з'явитись елементарна сірка, яка в присутності кисню далі окислюється мікроорганізмами до SO_4^{2-} – головного джерела сірки для рослин. З атмосферними опадами в ґрунт надходять сульфати і сірчана кислота техногенного походження, що призводить до небажаного зростання ґрунтової кислотності. Рослини засвоюють сірку у вигляді окисленої форми – аніона сірчаної кислоти. Можливим джерелом сірки може бути

SO₂, який надходить з атмосфери в листя через продиhi. Звичайно вміст SO₂ в атмосфері 0,3 мг/м³, однак збільшення його концентрації до 0,5–1 мг/м³ вже отруйне для рослин і при подальшому зростанні концентрації може стати причиною некрозу листків і зупинки росту.



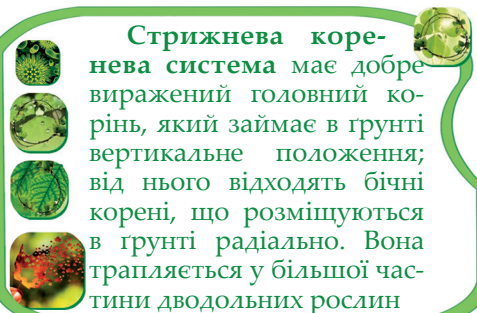
Сукупність всіх коренів (головного, бічних різних порядків та додаткових) утворює кореневу систему. За формою розрізняють два типи кореневих систем: стрижневу і мичкувату

Загальна концентрація сірки в рослинних тканинах коливається **в межах 2–5 мг S на 1 г сухої речовини**. Під час кращого забезпечення сіркою вміст аніона SO₄²⁻ в рослині збільшується, а вміст органічних сполук сірки не змінюється, тобто надлишок сірки зберігається в рослині у вигляді SO₄²⁻. Недостатнє забезпечення рослин сіркою пригнічує багато метаболічних процесів, у першу чергу, синтез сірковмісних амінокислот (цистеїну, метіоніну) та білків, порушується формування хлоропластів. Спостерігають загальний хлороз, ріст стебла пригнічений значно більше, ніж ріст коренів. Рослини нагромаджують антоціани, листя набуває червоного кольору, потім весь листок відмирає. Ознаки дефіциту сірки подібні до ознак дефіциту азоту, і це зрозуміло, бо обидва елементи використовуються для побудови білків. Але відмінність полягає у тому, що при дефіциті азоту першими страждають старі листки, а при S-дефіциті – молоді листки, бо сірка зі старих листків практично не реутилізується. Особливо чітко S-дефіцит виявляється у родини капустяних.

Хлор дуже поширений в природі та легкодоступний для рослин. Необхідність хлору для рослин було доведено

не так давно, лише після того як під час вирощування рослин у водних культурах всі реактиви і повітря очистили від залишок хлору. Зазвичай мізерної кількості хлору, яка як домішка була присутня в реактивах і повітрі, вистачало для доброякісного росту рослин. Особливо велику кількість хлоридів нагромаджують рослини-галофіти, які ростуть на засоленних ґрунтах.

Функції хлору в рослинах потребують ще вивчення і уточнення. Хлорид – дуже рухливий іон. Відомо, що він – одна з головних «дійових осіб» в осмотичних процесах у вакуолях. Хлор бере участь у реакції виділення кисню при фотосинтезі, а також у нейтралізації зарядів на мембранах. У цибулі хлоридіон бере участь у регуляції відкриття і закриття продихових щілин листя. У цих реакціях хлорид виступає як противага калію. Іон хлору необхідний для поділу клітин листя і стебел. Дефіцит хлору в природі практично не зустрічається, бо Cl⁻ присутній в атмосфері, дощях, зрошувальній воді у більш ніж достатній кількості. Рослини легко поглинають хлориди і можуть нагромаджувати їх надлишок. Із культурних рослин за достатнього вмісту хлориду краще, ніж без нього, ростуть шпинат, цукровий буряк, гречка, кокосова пальма. Надлишок хлоридів швидко пригнічує картоплю, томати, огірки, квасолю, виноград, деякі бобові, тютюн, плодові дерева. За надлишку хлоридів у рослин уповільнюється ріст, спостерігається загальний хлороз, верхівки листя бронзовіють і згинаються.



Стрижнева коренева система має добре виражений головний корінь, який займає в ґрунті вертикальне положення; від нього відходять бічні корені, що розміщуються в ґрунті радіально. Вона трапляється у більшій частині дводольних рослин

У мичкуватій системі немає добре вираженого головного кореня, всі корені майже однакові за розмірами, за походженням це додаткові корені, які пучком ростуть від основи стебла. Мичкувата коренева система формується під час кущіння. При цьому на підземній частині стебла утворюється вузол кущіння, з якого розвиваються додаткові корені, що й веде до утворення мичкуватої кореневої системи. Така система характерна для більшості однодольних рослин



Кремній. У більшості ґрунтів і ґрунтових горизонтів елемент кремній – другий після кисню за масою і за кількістю. Мінеральні сполуки кремнію представлені в ґрунтах діоксидом кремнію SiO_2 і солями кремнієвих кислот – силікатами і алюмосилікатами.

Встановлено, що рослини можуть рости і проходити повний життєвий цикл без Si, хоча ріст у такому випадку буде слабким. Si в рослині відіграє роль мікроелемента, але він присутній всюди, тому в рослинах його кількість така, як і інших макроелементів.

За відношенням до силіцію рослини поділяються на такі, які його накопичують, і такі, що не накопичують. До накопичувачів силіцію належать рис, хвощ, а також усі шпилькові дерева. Вміст силіцію у них коливається в межах 50–75 мг/г сухої маси. До рослин, які не нагромаджують силіцій, відноситься більшість дводольних і бобових зі вмістом силіцію менше 3 мг/г сухої маси. У рослин, бідних на силіцій, він міститься у коренях, у багатих (злаки) – в надземних

органах. Доведено, що кремній необхідний кукурудзі, вівсу, ячменю, рису, цукровому буряку, цукровій тростині, деревам.

Макроелементи метали

Калій. Середній вміст лужного металу калію в ґрунті досягає 1,36 %. Запаси калію в ґрунті у 5–50 разів перевищують запаси азоту та у 8–40 разів – фосфору. В ґрунті калій знаходиться у трьох фракціях:

1) він є структурним елементом ґрунтових мінералів (польові шпати, алюмосилікати з групи слюд та інші);

2) знаходиться в ґрунтовому поглинаючому комплексі в обмінній і необмінній формах;

3) присутній у ґрунтовому розчині. В мінеральних ґрунтах більша частина калію (90–95 %) знаходиться в складі ґрунтових мінералів. На калій в необмінній формі припадає до 5 % від його валового вмісту, в обмінній формі лише – 0,5–3 %. Під час вичерпання запасів обмінного калію в процес живлення може залучатись калій в необмінній формі. Найменша кількість калію міститься в ґрунтовому розчині (декілька процентів від запасів обмінного калію). Органічні ґрунти часто бідні на калій, його вміст коливається залежно від класу органічного ґрунту, але приблизно дорівнює 0,3 г/кг. Для живлення рослин безпосереднє значення мають калій, який входить до ґрунтового поглинаючого комплексу, і розчинні солі калію. Калій – ведучий катіон у рослинах і потрібен їм у великій кількості; його вміст у тканинах складає 1–5 % сухої маси. Рослини швидко та ефективно поглинають калій і здатні накопичувати його в кількості, яка в 100 і більше разів перевищує його вміст у зовнішньому середовищі.

Оптимальне забезпечення рослин K^+ покращує фотосинтез: не тільки асиміляцію CO_2 , але й рух електронів електротранспортним ланцюгом й фотосинтетичне продукування O_2 . Калій займає ключову позицію у водному

обміні рослин. Він легко і швидко надходить у клітини кореня і впливає на створення градієнта водного потенціалу між ґрунтовим розчином і коренем. Надходження води в клітини і тканини часто пов'язане з надходженням K^+ , бо висока концентрація калію в цитозолі є важливим **осмотиком**.

Рослини, багаті на калій, краще утримують воду та її використовують, що є наслідком поліпшеного контролю за відкриттям-закриттям продихів. Рух калію (надходження – вихід з клітини) є також головним фактором таких рухів, як «сон» рослин і добові зміни орієнтації листків.

Калій тісно пов'язаний з амінокислотним і білковим обміном. Дефіцит калію уповільнює синтез білка; аміак, який надійшов у рослину, не включається в обмін, що може бути причиною амонійного отруєння рослин. При дефіциті калію в рослинах синтезуються токсичні аміни, такі як путресцин, агмантин (рис. 94).



Рис. 94. Дефіцит калію

Найбільша потреба рослин в калії припадає на період інтенсивного росту, коли він потрібен для побудови нових клітин, фотосинтезу і транспортування органічних сполук. Його дія на ріст пов'язана також із тим, що калій є синергістом фітогормонів (індолілоцтової кислоти, гіберелової кислоти, цитокініну), які впливають на ріст меристематичних тканин.

Потреба в калії то вища, що краще рослина забезпечена водою і азотом.

Наявність калію – необхідна умова підвищення стійкості рослин до різних несприятливих факторів – низької температури, посухи, різних грибкових захворювань і пошкодження комахами. Дефіцит калію порушує водний режим, ріст. Потім на старих листках, які передають калій ростучим молодим органам, з'являються хлороз, некроз. Вони починаються з верхівки і країв листків, які мають вигляд обпалених. Рослини втрачають тургор і в'януть.

Натрій присутній у всіх ґрунтах у достатній кількості, його середній вміст досягає 0,63 %. Він входить до складу ґрунтових мінералів, є в ґрунтовому поглинаючому комплексі та розчині. Розчинні солі натрію можуть домінувати в солонцях і в засолених ґрунтах аридної зони.

Na^+ поступає в рослини шляхом полегшеної дифузії через канали з малою специфічністю, тобто ці канали пропускають також катіони інших видів. Корені деяких рослин здатні виділяти Na^+ у зовнішнє середовище, що може відігравати істотну роль у стійкості рослин до засоленних ґрунтів.

Натрію потребують рослини з C_4 та САМ-типом фотосинтезу. Припускають, що натрій бере участь у регенерації фосфоенолпірувату – першого субстрату карбоксилювання у цих рослин. Кількість Na^+ , яку потребують ці рослини, дуже мала, тому Na^+ імовірно відіграє роль мікроелемента у цих рослин.

Є рослини, які беруть з ґрунту багато Na^+ – натрієфіли. Це різні види Beta, капуста, бавовник, сорго, томати та інші. У них натрій бере участь у створенні водного потенціалу клітин і тим позитивно впливає на водний режим рослин. Вони краще ростуть у присутності Na^+ , бо він стимулює розтягнення клітин, а через них – ріст. Натрієфоби – кукурудза, рис, соя, бруква, гречка – поглинають дуже мало Na^+ , а той натрій, який надійшов у корінь, слабо транспортується у надземні органи. Позитивний ефект від внесення Na^+ на ріст рослин спостерігається лише тоді,

коли забезпечення K^+ недостатнє, а на фоні високих доз K^+ внесення натрію діє на рослини токсично. У польових умовах не спостерігали хворобливих змін рослин внаслідок дефіциту натрію в ґрунті.

Магній, як і калій, присутній у ґрунті в необмінній, обмінній і водорозчинних фракціях. Головна кількість магнію в необмінній формі входить до складу силікатних мінералів. Обмінна фракція складає 5 % від загального магнію, але саме обмінний і водорозчинний магній є джерелом магнію для рослин. На магній, асоційований з органічними речовинами, припадає лише 1 % загального Mg ґрунту. Вміст магнію в ґрунтах коливається від 0,5 г/кг (піщаний ґрунт) до 5,0 г/кг (глинисті ґрунти).

У рослинних тканинах зустрічається вільний магній, частина магнію зв'язана органічними аніонами (малат, цитрат), магній нейтралізує фосфорильні групи, у зерні він відкладається у вигляді Mg-фітату (сіль інозитолгексафосфорної кислоти). Особливе значення належить магнію в складі хлорофілу, на нього припадає 15–20 % загального магнію. В рослині магній виконує багато важливих функцій і необхідний у відносно великій кількості. Залежно від виду рослин, умов живлення, фізіологічного стану, віку вміст магнію в рослинах коливається від 0,7–1,8 (солома злаків) до 5,0 (шпинат) мг/г сухої речовини (рис. 95).

Під час магнієвого голодування пригнічується утворення пластид, різко зменшується вміст хлорофілу, значно пригнічується фотохімічна активність пластид, спадає вміст білка і нуклеїнових кислот, блокується перетворення вуглеводів, уповільнюється утворення клітковини. Магній в рослині дуже мобільний, тому ознаки дефіциту магнію спочатку виявляються на старому листі як міжжилковий хлороз, а потім спостерігаються у молодих листків. Як і при дефіциті калію, рослини мають зів'язаний вигляд, листя передчасно опадає.

Кальцій. У більшості ґрунтів по-



Рис. 95. Дефіцит магнію

мірної зони кальцію більше, ніж інших катіонів-макроелементів, його середній вміст досягає 36,4 г/кг. Кальцій представлений різними мінералами: силікатами, алюмосилікатами, карбонатами, сульфатами, фосфатами та ін., багато з яких малорозчинні. Істотна кількість Ca^{2+} адсорбована органічними і неорганічними колоїдами, що особливо важливо для структури ґрунтів. У рослини кальцій надходить лише крізь верхівки молодих коренів, у яких клітинні стінки ще не суберинізовані; фактори, які заважають росту нових коренів (погана аерація ґрунту, низька температура) можуть викликати дефіцит кальцію Ca^{2+} . Догори ксилемою кальцій транспортується майже виключно з транспіраційною течією. До верхівки пагона його скеровує ауксин, який там синтезується. Флоемою донизу рухається дуже мало Ca^+ , бо зі старих листків він не мобілізується.

У рослинних тканинах зустрічається вільний Ca^{2+} і зв'язаний кальцій. У вакуолях кальцій випадає в осад як оксалат, карбонат, фосфат, зустрічається кальцій і у мембранах. Функції кальцію в рослинах дуже різноманітні. Кальцій необхідний меристематичним клітинам із двох причин: він регулює збірку веретена і утворює пектат кальцію в новій клітинній стінці між двома клітинами, що діляться. При дефіциті кальцію внаслідок неповного поділу виникають багатоядерні клітини.

Вплив кальцію на ріст легше всього спостерігати на коренях: якщо кальцію

немає, корені перестають рости і за кілька днів відмирають. Кальцій легко утворює комплекси з мембранними білками, стабілізує їх і контролює пасивне транспортування крізь канали мембран. Якщо Ca^{2+} багато – канали закриті, за нестачі – відкриті. Кальцій регулює водний баланс клітин, збільшує в'язкість цитоплазми, а також захищає її від кислот, утворюючи з ними нерозчинні солі. Кальцій відіграє дуже важливу роль як один з регуляторних елементів, як вторинний посланець (secondary messenger) під час передачі сигналів всередині клітини.

Він необхідний для регуляції дозрівання плодів, від нього залежить активність ферментів, які беруть участь у цьому процесі: α -амілази, дегідрогеназ, пектинестераз та ін. Як посередник, кальцій втручається в дію гормонів, він необхідний для підвищення стійкості рослин до різних стресів: високої і низької температури, анаеробіозу, низького рН та ін.

Дефіцит кальцію веде до пригнічення росту меристематичних тканин. У зв'язку з малою рухливістю кальцію симптоми його дефіциту першими з'являються на молодих ростучих органах і тканинах. Абсолютний дефіцит Ca^{2+} зустрічається рідко. У водних культурах при дефіциті кальцію пошкоджуються меристеми: кінчики коренів і молодих листків, корені погано ростуть, ослизнюються, стають коричневими. При нестачі Ca у плодів і овочів з'являються невеличкі некротичні плями.

Мікроелементи. В організмі рослин виявлено понад 60 мікроелементів, але життєва необхідність доведена лише для заліза, міді, марганцю, молібдену, бору, цинку, нікелю і хлору. Необхідність для рослин решти мікроелементів поки вивчається. Поглинання мікроелементів суворо регулюється, оскільки необхідні вони лише в дуже мізерній кількості (менше 0,001 %), а в більшій кількості токсичні (рис. 96).



Рис. 96. Функції основних мікроелементів

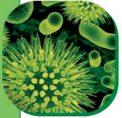
Мікроелементи входять в активні центри ферментів, де беруть участь в акті каталізу, здатні зв'язувати як місток субстрат з ферментом, фермент із коферментом, іони металу здатні підтримувати третинну і четвертинну будову білків ферментів. Багато мікроелементів – це метали зі змінною валентністю, схильні до участі в окисно-відновних реакціях.

Мікроелементи впливають на найважливіші фізіологічні процеси рослин: ріст, розвиток, розмноження, стійкість до несприятливих умов та ін. Використовуючи мікроелементи як добрива, треба дотримуватись певного співвідношення між ними, а також враховувати, що вплив мікроелементів на рослини виявляється лише за умови повного забезпечення рослин макроелементами.

Залізо. За поширенням у земній корі залізо займає четверте місце після кисню, кремнію, алюмінію. В ґрунті валовий вміст заліза коливається від 1 до 10 %, однак поширені переважно його важкорозчинні сполуки. Залізо може надходити в рослину у формі Fe^{3+} або Fe^{2+} , частіше останнє, як більш розчинне. Оскільки розчинність заліза невелика, його мобілізації допомагають корені рослин.

Залізо в рослині виконує дуже важливі функції. Оскільки воно у водному розчині існує у двох формах – Fe^{2+} , Fe^{3+} , то його головна функція – переносити

Вважається, що найбільш розвинутою кореневою системою володіє знайоме кожному з нас озиме жито. Якщо скласти довшину всіх його численних корінців, ви отримаєте відстань у кілька сотень кілометрів. Так, найбільша сумарна тривалість кореневої системи однієї рослини озимого жита, яку вдалося вирахувати вченим, дорівнює шестистам двадцяти трьом кілометрам



електрони в процесах дихання, фотосинтезу, відновлення азоту, сірки. Залізо є важливою складовою частиною порфіринових ферментів (каталази, пероксидази, цитохромних систем), необхідних усім живим організмам. Воно знаходиться в складі ферментів універсального значення – рибонуклеотидредуктази, яка бере участь у встановленні рибонуклеотидфосфатів до дезоксирибонуклеотидів – вихідних продуктів для синтезу ДНК. Таким чином, без заліза неможливе утворення генів, ріст ядер.

Дуже важливою функцією заліза в рослинах є його участь у синтезі хлорофілу. Залізо необхідне для утворення попередника порфіринів β -амінолевуленової кислоти, а також для синтезу хлорофіловмісних білків у хлоропластах. Дефіцит заліза в рослині викликає хлороз – швидко втрату хлорофілу і дегенерацію структур хлоропластів. Хлороз проявляється як посвітління між жилками на молодих листках, потім світлішають жилки, і весь листок біліє. Токсичність заліза

спостерігають на рисових полях через кілька тижнів після затоплення, яке викликає збільшення вмісту розчинного заліза в ґрунті у 50–100 разів. На листі рису з'являються коричневі плями, а потім весь листок бронзовіє. Вважають, що надмір Fe^{2+} часто асоційований з дефіцитом K^+ .

Мідь зустрічається в ґрунті тільки у двовалентній формі у складі мінералів, а також в органічних речовинах. У корені рослин надходить катіон Cu^{2+} , який потім зосереджується в них, хлоропластах і мало рухається. Концентрація міді в рослинах мала і коливається в межах 5–20 мкг/г сухої маси. Мідь малорухома, і ознаки її дефіциту видно на молодому листі. Відсутність доступного Cu^{2+} у хлібних злаків викликає побіління і висихання кінчиків листя, у вівса, ячменю спостерігають пустоколосицю. У плодкових дерев по краях листків виникає хлороз, потім некроз, пошкоджуються генеративні органи.

Марганець. Більшість ґрунтів містить достатню кількість марганцю, переважно оксидів, гідроксидів, солей, і не потребує його регулярного внесення. Залежно від окисно-відновного потенціалу і рН ґрунту марганець може бути присутній у дво-, три-, чотиривалентній формі. В ґрунтах карбонатних органічних з високим рН може спостерігатись дефіцит Mn, а в перезвожених ґрунтах в анаеробних умовах високий рівень розчинного Mn^{2+} може призвести до Mn-токсикозу. В ґрунтовому розчині і в ґрунтовому поглинаючому комплексі наявний катіон Mn^{2+} , доступний для живлення рослин. Згідно з дослідженнями останніх років, у клітини кореня Mn^{2+} надходить за допомогою полегшеної дифузії без участі сидерофорів і рухається ксилемою переважно до меристематичних тканин. У рослині Mn малорухомай.

Цинк (у формі Zn^{2+} , ZnOH^+ , ZnCl^+) міцно адсорбований ґрунтовими колоїдами. В звичайних ґрунтах його концентрація 17,0–160 мг/г. У ґрунто-

вому розчині цинк більшою частиною зв'язаний в органічних комплексах з амінокислотами, органічними кислотами і фульвокислотами.

Цинку належить важлива роль у метаболізмі рослин, бо він є компонентом більш ніж 300 ферментів. Без цинку не відбувається синтез нуклеїнових кислот, оскільки він активує РНК-та ДНК-полімерази, порушується також загальний синтез білків. Цинк, як і магній, необхідний для стабільності рибосом. Цинк є у складі ферментів протеаз, які каталізують розклад білків (амінопептидаз і карбоксипептидаз).

Молібден. Більшість ґрунтів містить достатню для рослин кількість молібдену, за винятком кислих з високим вмістом заліза, які міцно адсорбують молібден. Нормальна концентрація молібдену в сільськогосподарських ґрунтах – 0,8–3,3 мг/кг. Потреба в молібдені у рослин найменша в порівнянні з іншими мікроелементами. На відміну від інших важких металів, молібден у розчині є в аніонній формі. Рослини беруть молібден з ґрунтового розчину у формі MoO_4^{2-} і HMoO_4^- . Концентрація молібдену в рослині мала і не досягає 1 мкг/кг сухої маси.

Двосім'ядольні, особливо представники родини Fabaceae, вимагають більше молібдену, ніж однодольні. Відносно багато молібдену необхідно рослинам з родини капустяних – наприклад, різним видам капусти. Недостатнє забезпечення молібденом бобових рослин, які залежать від фіксації атмосферного азоту, має такі ж ознаки, як і дефіцит азоту: затримка росту, світле листя, затримка розвитку квітів. У рослин, забезпечених азотом, дефіцит молібдену проявляється як хлороз і некроз між жилками старого листя.

Бор. Загальна концентрація бору в ґрунті – 20–200 мкг/кг сухої ваги, але мінерали, які містять бор, важкорозчинні.

Бор – один з незамінних мікроелементів, за його відсутності швидко порушується метаболізм рослин. Але прокаріоти, тварини і багато водоростей

не потребують бору. Серед рослин потребують бору всі двосім'ядольні і деякі однодольні рослини. Відомо багато фактів порушення функцій у рослин за відсутності бору, але первинна роль бору в житті рослин ще не з'ясована (рис. 97). Не доведено, що В входить до складу ферментів чи активує їх. Імовірно, що бор входить у корені в формі H_3BO_3 , але пасивно чи активно – ще не з'ясовано. Згідно з сучасними даними, переважна кількість бору знаходиться в клітинній стінці, в утворенні структури якої він відіграє суттєву роль.



Рис. 97. Дефіцит бору

Бор необхідний для поділу і розтягнення клітин меристем, тому його відсутність або нестача призводять до раннього відмирання точок росту кореня і стебла. Пригнічення поділу і розтягнення клітин супроводжується блокуванням фермента ауксиноксидази, в клітинах збільшується вміст ауксину. Бор тісно пов'язаний з обміном фенолів у рослинному організмі. За нестачі бору в рослинах нагромаджується надлишок окислених фенольних сполук, що призводить до загального порушення метаболізму і відмирання точок росту. Від наявності бору залежить утворення і функціонування бульбочок на коренях бобових рослин, бо бор бере участь у розвитку і функціонуванні судинної системи рослин. Він впливає на формування репродуктивних органів, підсилює проростання пилку, збільшує кількість квітів і плодів (рис. 98).

Без таких мікроелементів, як бор,

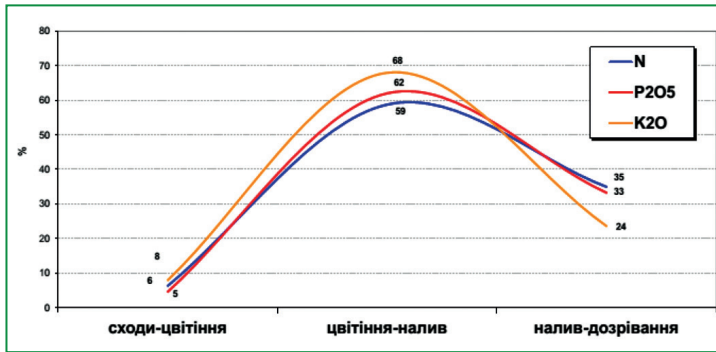


Рис. 98. Середнє відносне споживання соєю елементів живлення

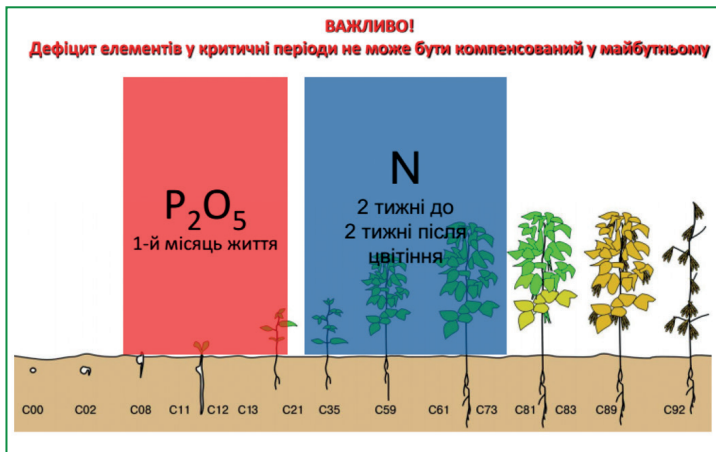


Рис. 99. Внесення елементів живлення сої під час вегетаційного періоду

молібден, мідь, цинк, залізо, марганець, кобальт, магній не може нормально розвиватися жодна рослина, оскільки вони входять до складу найважливіших ферментів, вітамінів, гормонів та інших фізіологічно активних речовин. Мікроелементи беруть участь у процесах синтезу білків, вуглеводів, жирів, вітамінів. Під їхнім впливом збільшується вміст хлорофілу в листках, посилюється асиміляційна діяльність рослини, зростає ефективність процесу фотосинтезу (рис. 99, 100).

ЕЛЕМЕНТ	ЗОВНІШНІ ОЗНАКИ НЕСТАЧІ
1	2
АЗОТ	Уповільнення росту органів, блідо-зелене забарвлення листків (у капусти і брукви спостерігаються оранжеві та червоні відтінки); бруньки можуть відмирати, цвітіння і плодоношення послаблюються; у злаків зменшується площа листків, спостерігається їх раннє відмирання. Стебла короткі й тонкі.
ФОСФОР	Листки набувають темно-зеленого забарвлення з блакитно-фіолетовим (наприклад, у кукурудзи, томатів) відтінком. У капусти і турнепсу відтінок пурпуровий. Листки набувають темного, інколи чорного кольору, закручуються і передчасно засихають. За нестачі фосфору, як і у випадку нестачі азоту, уповільнюється ріст рослин, цвітіння слабе, листки передчасно опадають.

1	2
КАЛІЙ	Забарвлення листків змінюється на темно-зелене із блакитнуватою і бронзовим відтінками (у картоплі, томатів). Краї листків зморшкуваті, закручуються донизу. Міжвузля вкорочені, дольки у складних листків тісно розміщені, стебла вилягають і поникають суцвіття. У злаків при гострому голодуванні інколи спостерігаються посилене куціння і відсутність квітконосного стебла, зменшення довжини міжвузля, слабкий розвиток кореневої системи.
КАЛЬЦІЙ	Молоді листки часто деформовані, кучеряві, з плямами; краї листкової пластинки хлоротичні. Нерідко припиняється розвиток тканин мезофілу листка, стебла, квітконосів. Відбувається набрякання пектинових речовин, що входять до складу середньої пластинки клітинних оболонок, а це призводить до руйнування клітин. Корені розвиваються повільно, набувають драглистої консистенції, ослизнюються і відмирають. Відмирають часто верхівкові бруньки рослин.
МАГНІЙ	Краї листків і тканини між жилками жовті, червоні, фіолетові внаслідок руйнування хлорофілу; жилки зелені. Фази розвитку рослин запізнюються. Симптоми голодування дуже варіюють, що ускладнює діагностику голодування, яке пов'язане з прогресуючим хлорозом, що розповсюджується від нижніх листків до верхніх
СІРКА	Виникнення хлорозу, насамперед, у жилках листка; тканина між жилками ще тривалий час залишається зеленою. Потім близько основи листкової пластинки виникають червоненькі плями; з часом тканини з цими плямами відмирають. У томатів можуть формуватися тверді та дерев'яністі видовжені стебла, добре розвинена та розгалужена коренева система, але діаметр коренів, як і стебел, малий.
БОР	Відмирання твірної меристеми кореня і стебла; відмирання верхівкових бруньок і листків; відсутнє цвітіння. Стебла і листки іноді потовщуються та деформуються. Типові симптоми – спонтанні розриви тканини, особливо запасуючих органів, наприклад, коренеплодів турнепсу; гниль сердечка у цукрових буряків.
МІДЬ	Хлороз молодих листків, втрата тургору. У злакових – крайовий і верхівковий некроз листків, поступове їх засихання, зменшення стеблостою і слабе формування насіння (пустозерність).
ЦИНК	Пожовтіння листків, поява некротичних плям, які набувають пурпурового забарвлення; асиметричність листків; вкороченість пагонів, дрібнолистість.
МОЛІБДЕН	Поява хлорозу у вигляді крапчастості, плямистості або загального пожовтіння листків з наступним їх в'яненням і "опіком". У бобових гальмується утворення корневих бульбочок.



N - дефіцит на вівсі, праворуч:
рослини удобрені N



N - дефіцит у ранній фазі росту
кукурудзи, праворуч:
рослини удобрені N



N - дефіцит у озимого ячменю в полі,
праворуч: ділянка, удобрена N



Листок кукурудзи з типовими
ознаками N - дефіциту;
можна спостерігати V - подібне
забарвлення листка



Сильний N - дефіцит на картоплі в
ранній фазі;
праворуч: рослина, удобрена N



Сильний N - дефіцит на цукрових
буряках у ранній фазі;
праворуч: рослина, удобрена N



Р - дефіцит на пшениці в полі перед виходом у трубку



Листки кукурудзи; ліворуч: без Р - дефіциту; праворуч: Р - дефіцити



Сильний Р - дефіцит у вівса; ліворуч: рослина, удобрена Р



Листки люцерни; зверху: при Мо - дефіциті; знизу: здорові листки



Листки цвітної капусти при Мо - дефіциті; ліворуч: здоровий листок



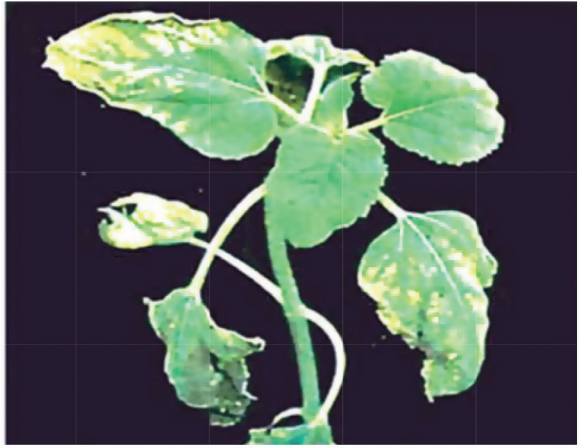
Різні етапи захворювання картоплі при Zn - дефіциті з утворенням папоротеподібного листя; праворуч: листок здорової рослини



Рослина томатів при Zn - дефіциті



Сильна затримка в рості кукурудзи при Zn - дефіциті



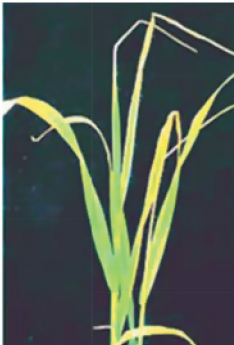
Соняшник при Cu - дефіциті: слабкий ріст, хлороз і некроз дорослих листків



Соняшник; ліворуч: слабкий Cu - дефіцит; праворуч: здорова рослина



Жито з безплідними суцвіттями і гвинтоподібно-скрученими білими листками при Cu - дефіциті



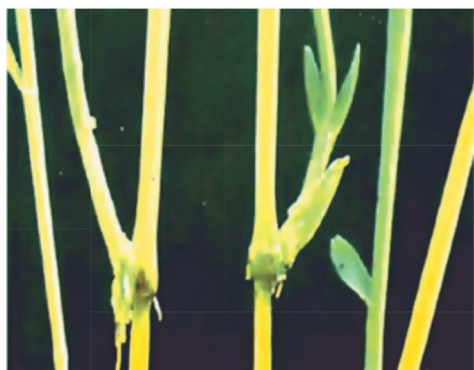
Яра пшениця (початок виходу в трубку при, Cu дефіциті



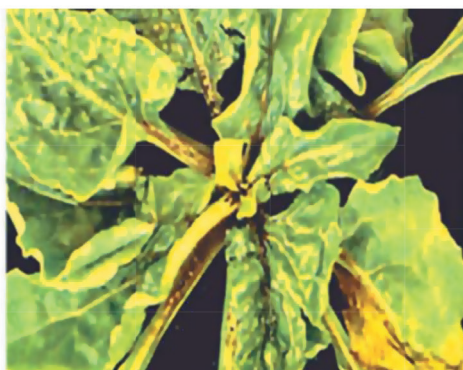
Повна відсутність розвитку волоті у вівса і білі гвинтоподібно-скручені листки при Cu - дефіциті



Ярий ячмінь при Cu - дефіциті



Утворення вторинних стебел із нижніх вузлів пшениці при В - дефіциті



В - дефіцит на цукрових буряках



Картопля з першими незначними ознаками В - дефіцита



В - дефіцит на кукурудзі



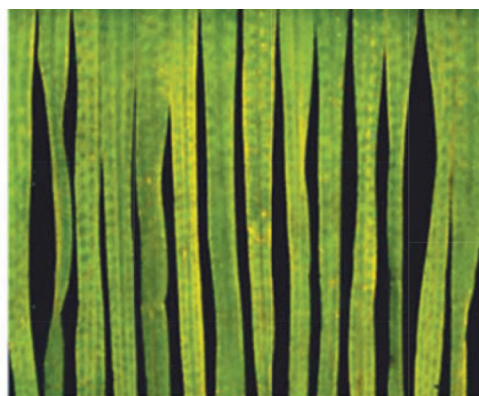
Листки кукурудзи з різними за розвитком ознаками Mg - дефіцита



Картопля з ознаками гострого Mg - дефіцита (міжжилковий хлороз і некроз)



Листки жита з характерними ознаками Mg - дефіцита



Листки вівса з характерними ознаками Mg - дефіцита



Вигини стебел соняшнику при Ca - дефіциті



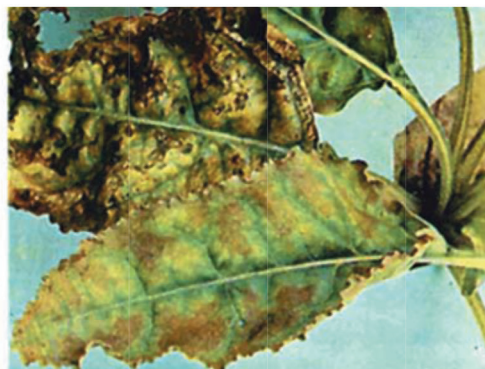
Рослини томатів з відмираючою точкою росту при Ca - дефіциті



Вигини стебела конюшини червоної під суцвіттям Ca - дефіциті



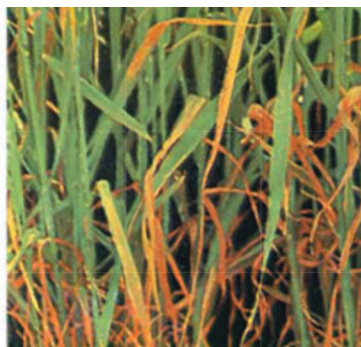
K - дефіцит на листках картоплі



K - дефіцит на листках цукрових буряків



К - дефіцит на молодій озимій пшениці



К - дефіцит у вівса



К - дефіцит на листка кукурудзи



Чашеподібні листки брюсельської капусти при Mg - дефіциті: в центрі: здоровий листок



Листки кольрабі зі зменшеними листовими пластинками при Мо - дефіциті

Рис. 100. Порушення живлення культурних рослин

5.4. Надходження речовин у рослину. Іонофори

Велика ступінь адсорбції іонів верхівкою кореня пов'язана з необхідністю поживних речовин для її росту. Верхівка кореня завдяки поділу і розтягненню пересувається до нової частини ґрунту, де поживні речовини ще не використані. Адсорбовані іони пересуваються неспеціалізованими тканинами кореня до судин ксилеми: рух відбувається як вільним простором (апопластом), так і симпластом.

Радіальне транспортування іонів апопластом і симпластом не виключає, а мабуть, доповнює один одного. Шлях іонів симпластом переважає в оптимальному стані рослин. Транспортування апопластом залежить від руху води і особливого значення набуває у крайніх випадках: підвищена транспірація під час посухи, висока концентрація зо-

внішнього розчину внаслідок місцевого внесення добрив, насиченість тканин рослини солями. Провідними елементами ксилеми – судинами і трахеїдами – здійснюється дальнє транспортування мінеральних речовин і орґано-мінеральних продуктів їх первинної асиміляції в надземні орґани. Висхідна течія води ксилемою підтримується транспірацією і кореневим тиском живих клітин кореня. Іони рухаються головним чином до активно ростучих орґанів. На напрямок руху ксилемного соку впливають фітогормони ауксини, транспортування скеровується туди, де більше ауксинів, наприклад, у бруньки, плоди. Швидкість руху ксилемного соку досить велика, у дерев вона може досягати десятків метрів за годину



Транспортування ксилемою залежить від загальної життєдіяльності рослин, існує добова ритмічність руху; навіть якщо немає листків, удень швидкість руху ксилемного соку вища.

Існує три способи, якими забезпечується контакт поживних речовин з кореневою системою.

Перший – має назву кореневого перехоплення.

Другий – масового потоку поживних речовин.

Третій – надходження поживних речовин до коренів за градієнтом концентрації.

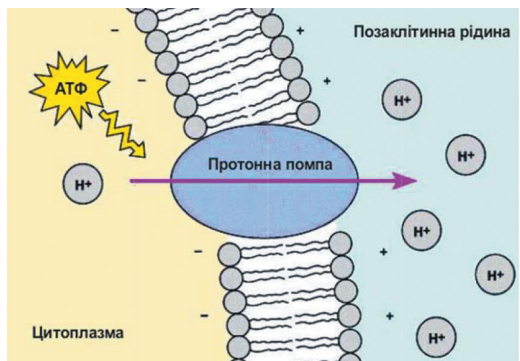


Рис. 101. Протонна помпа

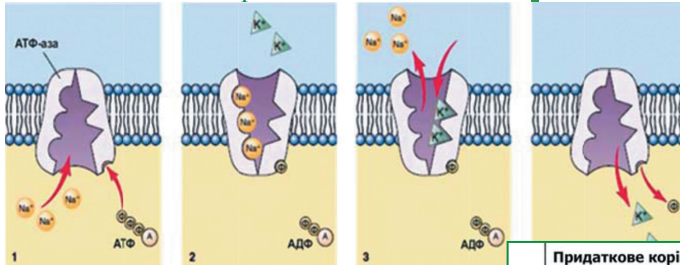


Рис. 102. Схема калій-натрієвого насоса

Іонне транспортування по рослині. Іонофори

Термін «іонофор» об'єднує мембранно активні речовини гідрофільної природи, що сприяють перенесенню іонів крізь ліпідні перепони. До них належать різні природні та штучні макроциклічні сполуки небілкової природи, що містять велику кількість атомів кисню і розчиняються у ліпідній фазі мембрани. Усім їм властива здатність зв'язувати іони металів,

утворюючи ліпідорозчинні комплекси. Зв'язуючи іон на поверхні мембрани, іонофори дифундують крізь ліпідну фазу значно швидше, ніж вільний іон. Перенесений іонофорами іон вивільнюється на внутрішній поверхні мембрани.

Найбільш вивченими іонофорами є валіноміцетин, монактин, ністатин.

5.5. Синтезуюча діяльність кореня

Особливо визначною є роль **коренів у синтезі та перетворенні азотовмісних органічних сполук**. Синтезуюча діяльність кореня зумовлена використанням асимілянтів, які транспортуються із фотосинтезуючих органів.

У цитоплазмі клітин кореня активно йдуть синтетичні процеси: відбувається первинний синтез амінокислот і амідів. У цьому синтезі бере участь іон NH_4^+ , який надійшов з ґрунту або утворився під час відновлення іона NO_3^- , а також органічні кислоти – продукти дихального розпаду сахарози, які надходять у корінь флоемою. Під час живлення коренів амонійними джерелами азоту в їх клітинах нагромаджуються переважно амід

(глутамін, аспаратин), а під час використання коренями нітратів – дикарбонові амінокислоти (рис. 103).

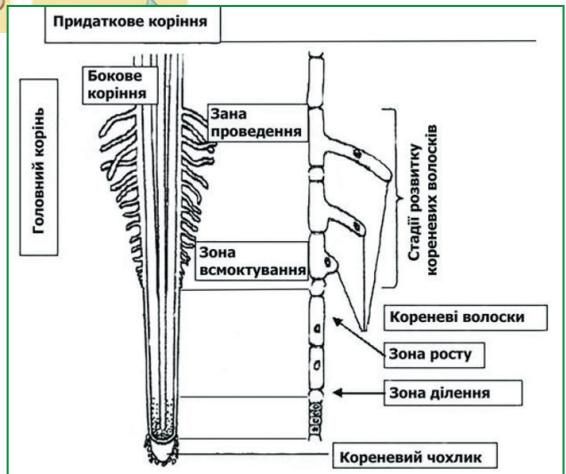


Рис. 103. Механізми транспортування води в рослині

Корінь бере участь у синтезі порфіринів, каротиноїдів. Важливе практичне значення має здатність коренів багатьох рослин синтезувати алкалоїди: в коренях тютюну синтезуються нікотин, анабазин, в коренях беладони – атропін, раувольфії – резерпін, люпину – люпинін та люпанін, рицини – рицинін. Синтез фітогормонів – цитокинінів, гіберелінів – також здійснюється в коренях. Синтетична функція властива не тільки підземним, але й повітряним кореням.

Цукри, що надходять до кореня із фотосинтезуючих органів, використовуються у метаболізмі майже повністю.

5.6. Ризосфера, мікориза, азелопатія

Кореневі системи рослин у звичайних умовах постійно виділяють у довкілля речовини різноманітної хімічної природи. З екологічних позицій виділення в ґрунт великої кількості створеної рослинами продукції пояснюється тим, що всі живі організми живуть не відокремлено, а взаємодіють між собою.

У безпосередній близькості до коренів на віддалі 1–2 мм в ґрунті знаходиться зона, яку називають **ризосферою**. В цій зоні особливо істотно відчувається вплив корневих виділень на мікроорганізми ґрунту і мікроорганізмів ґрунту на кругообіг поживних речовин в ґрунті і тим самим – на кореневе живлення рослин. Ґрунт містить величезну кількість мікроорганізмів – невидимих рільників, які безперервно впливають на родючість ґрунту. На розподіл мікроорганізмів у ґрунті впливає запас поживних речовин, тому вони зосереджуються у верхньому органогенному шарі ґрунту, а по профілю з глибиною їх кількість спадає. У ризосфері, багатій на органічні виділення коренів, чисельність мікроорганізмів у 10 і більше разів вища, ніж в оточуючому ґрунті, активність їх у ризосфері також висока.

Рослини не тільки принадають мікроорганізми в ризосферу, але й се-

лекціонують окремі групи, тому мікрофлора ризосфери відрізняється від решти ґрунту складом мікроорганізмів. У ризосфері переважають неспорівні форми, в меншій кількості зустрічаються гриби, актиноміцети і спорові форми, переважають денітрифікатори і амоніфікатори. Згідно з сучасними даними, денітрифікатори здатні переключатись на азотфіксацію при певних умовах зовнішнього середовища: якщо є органічна речовина, надлишок азоту, нестача кисню – відбувається денітрифікація, а якщо є органічна речовина, але немає зв'язаного азоту, ті ж самі мікроорганізми здатні переключатись на азотфіксацію. Таким чином, у ризосфері найбільш активно відбувається процес трансформації азоту. У ній також активно йде процес відщеплення неорганічного фосфату від фосфоровмісних органічних сполук. Багато бактерій ризосфери синтезують вітаміни, ауксини і фітогормони, які стимулюють ріст коренів.

Під час вегетації рослин склад мікроорганізмів у ризосфері змінюється. Існують різноманітні відносини між коренями рослин і ґрунтовими мікроорганізмами: деякі з них сприятливі для рослин, інші погіршують ріст і можуть знизити врожай. Гетеротрофні мікроорганізми, розкладаючи органічні рештки, забезпечують рослини діоксидом вуглецю, необхідним для фотосинтезу. Розвиток великої кількості мікроорганізмів у ризосфері призводить до поглинання багатьох поживних елементів і тимчасово позбавляє рослини деяких елементів живлення, але після відмирання клітин мікроорганізмів ці елементи знову повертаються в ґрунт.

За допомогою агротехнічних і меліоративних заходів можна змінювати склад мікроорганізмів у ризосфері і активувати ті мікробіологічні процеси, які позитивно впливають на умови ґрунтового живлення рослин.

Мікориза. У 1881 р. професор Одеського університету Ф.Т. Каменський, вивчаючи анатомічну будову коренів

безхлорофільної рослини *Nuroripis monotropa*, виявив, що її корені вкриті товстим шаром грибного міцелію і з землею безпосередньо не контактують. Каменський зробив висновок про можливість симбіотичних відносин між грибом і коренем рослини.

У симбіозі з грибами живуть корені 80 % всіх голонасінних і покритонасінних рослин. Мікориза рідко зустрічається у рослин, які ростуть на дуже сухих, засолених і перезволожених ґрунтах. Розрізняють

два види мікоризи – ектотрофна і ендотрофна. При ектотрофній мікоризі гриб обплітає весь корінь і корінці, утворюючи чохол із гіфів. Гіфи проникають в апопласт кори кореня і, розгалужуючись по міжклітинниках, утворюють так звану «сітку Гартига» (рис. 105). У рослин з ектотрофною мікоризою кореневі волоски не утворюються, їх замінюють тонкі гіфи гриба, які проникають у найдрібніші пори ґрунту, куди не можуть проникнути корені. Завдяки тісному контакту з ґрунтом полегшується надходження в корінь води і мінеральних речовин, особливо фосфатів. Є дані,

що корені, інфіковані мікоризою, більше галузяться, живуть довше. Рослини від себе постачають гриб органічними речовинами – вуглеводами, амінокислотами. Ектотрофна мікориза зустрічається, головним чином, у деревних порід, чагарників, а у трав'янистих рослин зустрічається рідко. Рослини, які одержують поживні речовини за допомогою гриба, що оселяється на їх корінні, називають **мікотрофними**. Облігатними мікотрофами, які не можуть розвиватись нормально без гриба, є дуб, граб, шпилькові. Факультативними мікотрофами, тобто такими, які можуть існувати і без мікоризи, але краще розвиваються з нею, є липа, бе-

реза, більшість кущів. Ектотрофну мікоризу утворюють шляпні гриби з класу *Basidiomycetes*, які мають відносну специфічність: білі гриби, підберезники, мухомори, сиріожки та ін.

Мікориза – це симбіоз міцелію гриба та коренів вищих рослин. У 1885 р. цей симбіоз німецький ботанік А. Франк назвав мікоризою (грибокорінь). У симбіозі з грибами живуть корені 80 % всіх голонасінних і покритонасінних рослин (рис. 104).

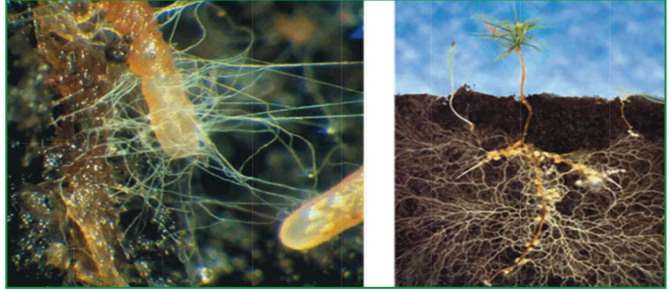


Рис. 104. Мікориза дерев'янистої рослини

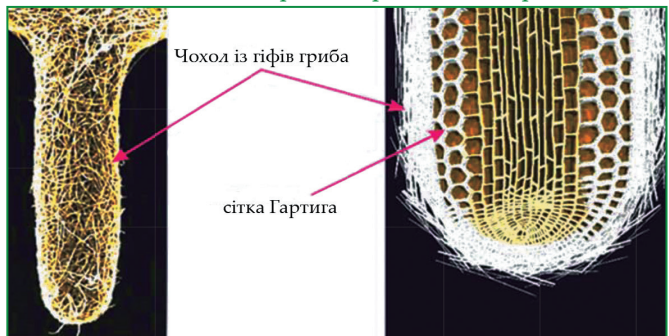


Рис. 105. Ектотрофна мікориза

Ендотрофна мікориза не утворює суцільного чохла навколо кореня і сітки Гартига.

При ендотрофній мікоризі кореневі волоски зберігаються, а навколо кореня утворюється рідка сітка з товстих гіфів, які заглиблюються у ґрунт на багато сантиметрів. На кінцях зовнішнього міцелію утворюються структури зі спорами. Товсті несептовані гіфи міжклітинниками кори кореня заходять у клітини, де утворюють колбоподібні вирости – **везикули** або кущоподібні розгалуження – **арбускули**, які збільшують поверхню обміну поживними речовинами між рослиною і грибом.

Кожне розгалуження арбускул оточене плазмалемою клітини рослини, тобто, хоч гіфи проходять крізь клітинну стінку, але вони не заходять у протопласт (рис. 106).

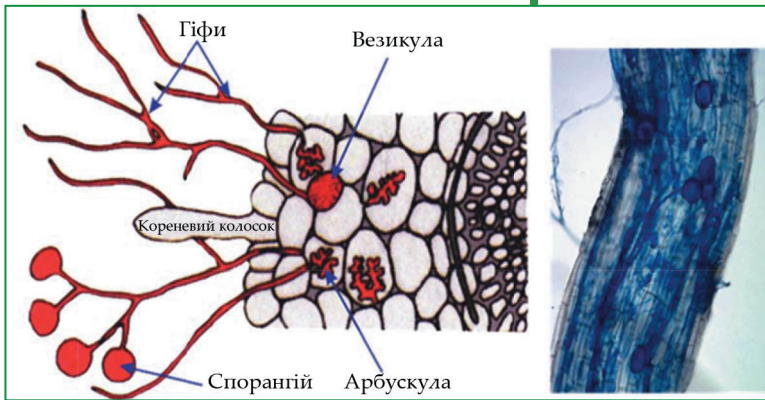


Рис. 106. Ендотрофна мікориза

Ендотрофна мікориза поширена у сільськогосподарських рослин. Відомі своєю мікоризою кукурудза, пшениця, жито, овес, цукрова тростина, цибуля, яблуні, рослини кави, какао, чаю, гевея. Ендотрофна мікориза знайдена у клена, вільхи, вереску та виявлена у бобових рослин.

Алелопатія, як кругообіг фізіологічно активних речовин у агрофітоценозі, має безпосереднє значення для системи землеробства. Установлено, що кореневі системи рослин виділяють не лише органічні кислоти, а й мінеральні речовини.

За здатністю утворювати і виділяти фізіологічно активні речовини рослини поділяють на дві групи.

До першої групи належать рослини, корені яких за нормальних умов росту не виділяють фосфорну кислоту й інші мінеральні речовини – злаки, коренебурбоплоди, овочеві рослини тощо.

Друга група – це рослини, корені яких виділяють фосфорну кислоту та інші мінеральні речовини. До них належать бобові, більшість олійних рослин та ін.

Поряд з мінеральними речовинами коріння багатьох рослин виділяє у

грунт різноманітні органічні сполуки. Наприклад, корені кукурудзи виділяють цукри, органічні кислоти, амінокислоти, ферменти; льону – вітаміни. Отже, як мінеральні, так і органічні

сполуки, що виділяються кореневими системами, можуть бути корисними або шкідливими для інших рослин, що ростуть поряд. Це явище має неабияке значення під час визначення компонентів для кормових рослинних сумішок та під час установа ч

гування культур у сівозмінах. Є також можливість у системах землеробства регулювати кількість рослинних виділень шляхом певного обробітку ґрунту, внесенням гною, торфу, сидерацією, спаленням поживних решток тощо.

5.7. Фізіологічні основи застосування добрив

Мінеральне живлення відноситься до процесів, за допомогою яких можливо цілеспрямовано впливати на розвиток і врожайність рослин. **Мінеральні елементи** – це будівельний матеріал для створення біомаси рослин; що вищий врожай, то більша потреба в мінеральних елементах. Більшість сільськогосподарських рослин, які культивує людина, – це однорічні рослини: за короткий вегетаційний період вони використовують багато води і мінеральних елементів. З урожаєм культурних рослин, у свою чергу, виноситься багато елементів живлення, і що вищий врожай, то більший винос. Ю. Лібих, який обґрунтував теорію мінерального живлення рослин, перший сформулював «закон мінімуму» і «закон повернення», які заклали фундамент у практику використання мінеральних добрив у сільському господарстві. Згідно з «законом мінімуму», ріст врожаю в найбільшій мірі залежить від внесення

в ґрунт елемента, який є в мінімумі, бо дефіцит одного з елементів живлення пригнічує процес засвоєння інших. Згідно з «законом повернення», щоб зберегти і підвищити родючість ґрунту, необхідно повертати в ґрунт всі поживні елементи, поглинуті рослинами і винесені разом з врожаєм.

В отриманні високого врожаю сільськогосподарських культур з належною якістю одне з центральних місць належить раціональному живленню рослин. Для створення такого живлення необхідно знати потребу рослин в окремих елементах та способи найкращого забезпечення цих потреб. Ефективним є поєднання **основного та припосівного удобрення**.

Ефективним за відповідних умов є **підживлення рослин**. Розрізняють **коренеve підживлення** – внесення добрив у ґрунт під час вегетації рослин, **некоренеve** – внесення водних розчинів добрив на поверхню листків рослин. Некоренеve підживлення базується на здатності надземних органів рослин засвоювати низку мінеральних елементів (рис. 107).

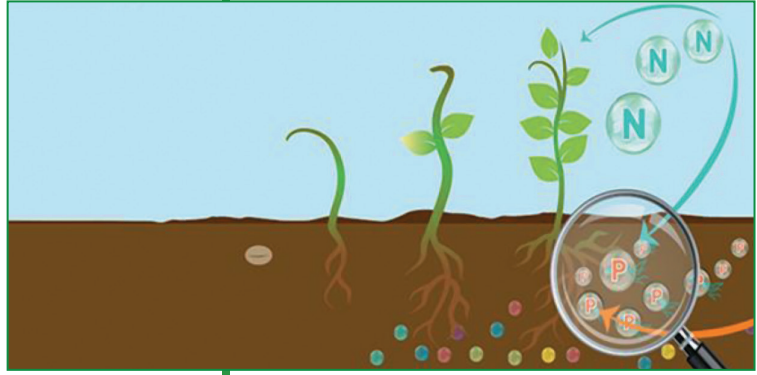


Рис. 107. Засвоєння рослиною удобрення

Для раціонального і економічно обґрунтованого застосування добрив, повної реалізації потенційних можливостей сільськогосподарських рослин дослідники розробляють методи оптимізації мінерального живлення. Завданням оптимізації мінерального живлення є встановлення оптимальних рівнів, співвідношення і форм поживних елементів, способів внесення добрив у конкретних ґрунтово-кліматичних умовах середовища з урахуванням сортових особливостей рослин, прийомів агротехнології, а також цілої низки інших факторів. Всі перераховані фактори, взаємодіючи між собою, визначають величину врожаю, а кожний окремий фактор при різкому відхиленні від норми може обмежувати кількість можливого для даних умов врожаю.

Питання для самоконтролю

1. Яку роль відіграє корінь у мінеральному живленні рослин?
2. Чи існує різниця у фізіологічній цінності між макро- і мікроелементами?
3. Фізіологічна роль макроелементів (калію, натрію, кальцію, магнію, фосфору, сірки, заліза).
4. Фізіологічна роль окремих мікроелементів.
5. Поглинання мінеральних елементів рослинами.
6. Назвіть основні критерії, що відрізняють активне поглинання від пасивного.
7. Транспортування мінеральних елементів по рослині.
8. Яка органічна речовина ґрунту сприяє підвищенню продуктивності рослин?

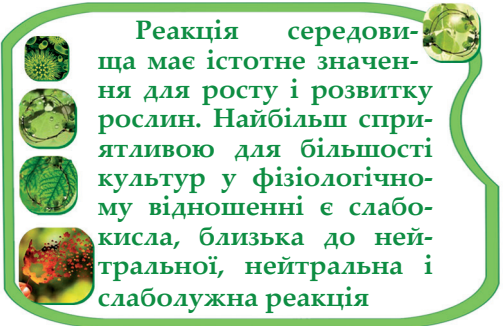
6. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН

- 6.1. Поняття про онтогенез рослин
- 6.2. Поняття про ріст і розвиток рослин
- 6.3. Фітогормони як фактори, що регулюють ріст і розвиток цілісної рослини
- 6.4. Вплив фітогормонів на ріст і морфогенез рослин
- 6.5. Використання фітогормонів та інших фізіологічно активних речовин
- 6.6. Фактори регулювання росту і розвитку
- 6.7. Зворотні порушення росту. Карликовість і гігантизм
- 6.8. Ритміка фізіологічних процесів
- 6.9. Рух рослин
- 6.10. Розвиток рослин
- 6.11. Фізіологія старіння рослин
- 6.12. Фізіологія формування насіння, плодів та інших продуктивних частин рослин. Типи розмноження рослин
- 6.13. Фізіологія спокою і проростання насіння

6.1. Поняття про онтогенез рослин

Як результат власних досліджень та узагальнення літературних даних М.М. Макрушин розробив систему періодизації онтогенезу та вегетаційного періоду рослин. Згідно з цією схемою, онтогенез починається з утворення зиготи й завершується природною смертю рослини. Його тривалість у озимої пшениці 400 днів (рис. 109). Ембріональний період онтогенезу починається від моменту запліднення яйцеклітини, тобто утворення зиготи, і завершується фізіологічним дозріванням насіння, включаючи період спокою. Ювенільний період онтогенезу М. М. Макрушин розділяє на гетеротрофну й автотрофну фази. Гетеротрофна, у свою чергу, має дві стадії: **гетеротрофну ембріональну** – це початковий етап проростання насіння, коли перші поділи клітин проростаючого зародка здійснюються за рахунок утилізації власних запасних речовин, і **гетеротрофну ендоспермальну** – коли подальший розвиток проростка йде за рахунок запасних речовин ендосперму. З утворення перших продуктів фотосинтезу починається автотрофна фаза. Потім настає генеративний період онтогенезу, що складається з двох фаз: статевої зрілості та розмноження. Завершується онтогенез сенільним пе-

ріодом. Вегетаційний період триває від початку проростання насіння (кільчення) до дозрівання насіння нового покоління (315 днів). У вегетаційному періоді виділяються фенологічні фази – це окремі етапи онтогенезу, що характеризуються певним станом метаболічних систем, які обумовлюють розвиток специфічних анатомо-морфологічних ознак рослини.



Реакція середовища має істотне значення для росту і розвитку рослин. Найбільш сприятливою для більшості культур у фізіологічному відношенні є слабкисла, близька до нейтральної, нейтральна і слаболужна реакція

Стосовно до конкретних видів рослин фенологічні фази докладно описані в рослинництві, овочівництві, плодівництві. Так, у рослин пшениці, ячменю, жита розрізняють такі фенологічні фази: проростання насіння, сход, кущення, вихід у трубку, колосіння, цвітіння, молочний стан, тістоподібний стан, воскова і повна стиглість (рис. 109).

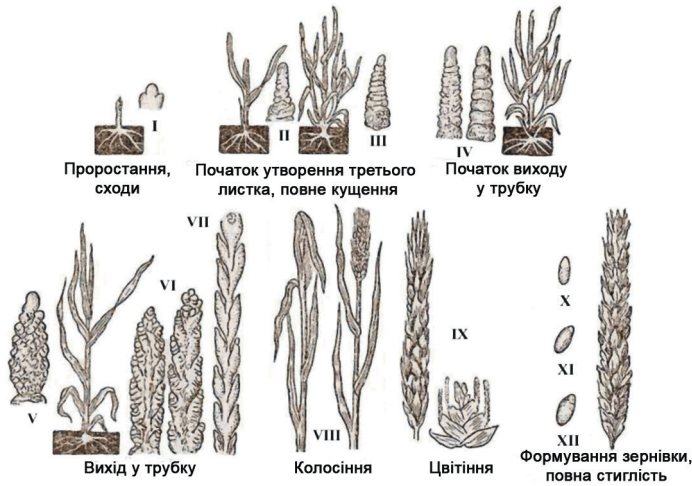


Рис. 108. Відповідність етапів органогенезу фазам росту пшениці

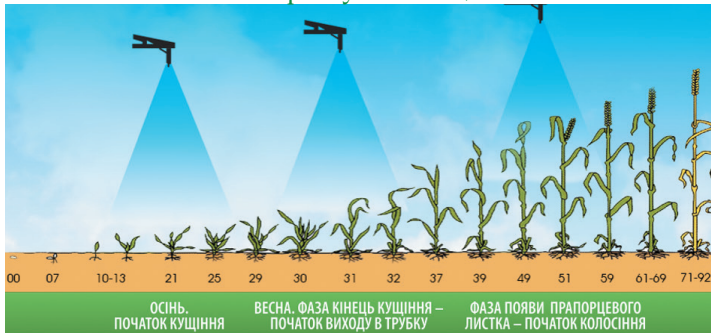


Рис. 109. Ріст і розвиток пшеничного колоса

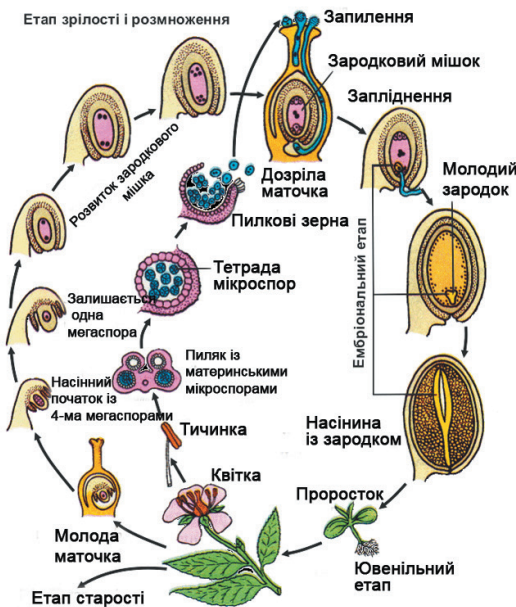


Рис. 110. Етапи онтогенезу покритонасінних рослин (за М. Х. Чайлахяном)

Онтогенез і життєвий цикл у рослин починаються зі спори, або з зиготи й аж до стану зрілого організму співпадають у напрямку розвитку. Онтогенез не циклічний, його кінець ніколи не стикується з початком, а завершується смертю організму чи переходом у дочірні рослини в одноклітинних організмів. Життєвий цикл включає самовідтворення, генетичний зв'язок батьківської форми з потомством, він є продовженням життя не тільки індивідуума, але і виду в цілому. Якщо межі онтогенезу – від зачатка рослини до смерті, то тривалість життєвого циклу – від зачатка до такого ж зачатка потомства, тобто від зиготи до зиготи (рис. 110).

Що досконалішою стає технологія вирощування нових культур, то більшого значення набуває знання їх фенології та морфології. За умов сучасного господарювання, коли на полях домінує вирощування сортів і гібридів інтенсивного типу, використання традиційних підходів у системі удобрення та захисту є малоефективним, оскільки вони були сформовані для рослин із толерантним (стійким до стресових умов) генотипом, які характеризувалися невисоким рівнем продуктивності. Саме через це під час вирощування сучасних сортів і гібридів необхідно чітко розуміти, на якому етапі органогенезу, в якій фазі рослина є найбільш чутливою до нестачі поживних речовин, вологи, затінення, конкуренції з боку бур'янів, шкідників та хвороб. Розуміння цьо-

го допоможе сформувати інтенсивну технологію вирощування сільськогосподарських культур, яка забезпечить повнішу реалізацію потенційної продуктивності генотипу, а виробництво зробить максимально ефективним.

Таким чином, терміни вжиття заходів щодо догляду за посівами мають бути тісно пов'язані з процесом формування врожаю. Для визначення оптимального часу їх проведення важливо спиратися на єдину, універсальну та загальновизнану шкалу фаз росту і розвитку зернових колосових культур. В усьому світі такою вважається шкала Задокса (ВВСН).

Можливість здійснювати якісний моніторинг посівів для отримання інформації та прийняття подальших рішень щодо здійснення агротехнічних заходів у сучасному аграрному виробництві: планування проведення позакорневих підживлень культури, обробок гербіцидами, фунгіцидами, інсектицидами та вчасного якісного збирання урожаю насіння.

Фази розвитку за ВВСН 00-09



ВВСН 00 Сухе насіння **ВВСН 05**

ВВСН 01 Початок набухання насінини

ВВСН 03 Повне набухання

ВВСН 05 Відростання корінчика від насінини

ВВСН 06 видовження корінчика; формування корневих волосків

ВВСН 07 Відростання гіпокотилю з сім'ядолями, прорив насінневої оболонки



ВВСН 09

ВВСН 08 Гіпокотиль досягає поверхні ґрунту; гіпокотиль видно

ВВСН 09 Поява: гіпокотиль з сім'ядолями з'являється над поверхнею ґрунту

Фази розвитку ВВСН 10-19

ВВСН 10-19-10 Сім'ядолі повністю розвернуті

ВВСН 11 Перша пара примордіальних листків, розвертається перший трійчастий

ВВСН 12 Розвертання другого трійчастого листка

ВВСН 13 Розвертання третього трійчастого листка

ВВСН 14 Фази розвертання листків продовжуються

ВВСН19 Розвертання дев'ятого трійчастого листка; немає видимих бічних пагонів



ВВСН 10

ВВСН 11



ВВСН 12

Фази розвитку ВВСН 21-29

ВВСН 21 Видно відростання бічного пагона першого порядку з одного боку

ВВСН 22 Видно відростання бічного пагона першого порядку з другого боку

ВВСН 23 Видно відростання бічного пагона першого порядку з третього боку

ВВСН 24 Видно етапи відростання бічних пагонів безперервно до наступної фази

ВВСН 29 Розвиток та відростання 9 або більше бічних пагонів першого порядку, видно стовбурові подовження

ВВСН 49 Плодоносні вегетативні частини рослин досягли остаточного розмі-

ру (збирання сої для кормових цілей)



ВВСН 21-22

Фази розвитку ВВСН 51-59

ВВСН 51 Видно перші бутони

ВВСН 55 Перші бутони збільшуються

ВВСН 59 Видно пелюстки першої квітки; квіти, як і раніше, закриті

Фази розвитку ВВСН 60-69

ВВСН 60 Перші квітки відкриваються (хаотично по рослині)

ВВСН 61 Початок цвітіння: близько 10% квіток відкрито

Перша половина початку цвітіння

ВВСН 62 Приблизно 20% квіток відкрито

ВВСН 63 Приблизно 30% квіток відкрито

ВВСН 64 Близько 40% квіток відкрито

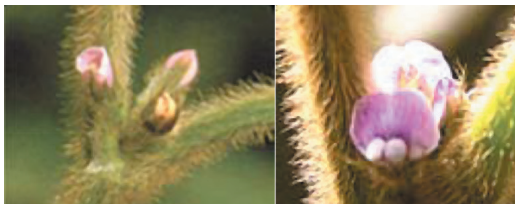
ВВСН 65 Повне цвітіння: близько 50% квіток відкрито

Основний період цвітіння

ВВСН 66 Близько 60% квіток відкрито

ВВСН 67 Початок закінчення цвітіння

ВВСН 69 Кінець цвітіння: стручки стають видимими (приблизна довжина 5 мм)



ВВСН 59

ВВСН 61



ВВСН 65

Фази розвитку ВВСН 70-79

ВВСН 70 Перші стручки досягли кінцевої довжини (15–20 мм)

ВВСН 71 Близько 10% стручків досягли кінцевої довжини (15–20 мм)

Початок утворення зерна

ВВСН 72 Близько 20% стручків досягли кінцевої довжини (15–20 мм)

ВВСН 73 Близько 30% стручків досягли кінцевої довжини (15–20 мм)

Початок наповнення зерна

ВВСН 74 Близько 40% стручків досягли кінцевої довжини (15–20 мм)

ВВСН 75 Близько 50% стручків досягли кінцевої довжини (15–20 мм)



ВВСН 71

ВВСН 79



ВВСН 81

Продовження наповнення зерна

Основний період фази розвитку наповнення зерна

ВВСН 77 Близько 70% стручків досягли кінцевої довжини (15–20 мм)

Закінчення наповнення зерна

ВВСН 79 Майже всі стручки досягли кінцевої довжини. Насіння заповнило порожнини більшості стручків

Фази розвитку ВВСН 80-90

ВВСН 80 Дозрівання першого стручка, стручок набув остаточного кольору, сухий і твердий

ВВСН 81 Початок дозрівання: приблизно 10% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді. Початок дозрівання плодів та насіння **ВВСН 82** Понад 20% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 83 Понад 30% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 84 Понад 40% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 85 Середина дозрівання: 50% стиглих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

Основна фаза дозрівання стручків та насіння

ВВСН 86 Понад 60% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 87 Понад 70% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 88 Понад 80% дозрілих стручків, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 89 Початок повної стиглості: майже всі стручки дозрілі, мають остаточний колір, сухі і тверді

ВВСН 90 Більшість стручків дозріла, мають остаточне забарвлення, сухі і тверді

Фази розвитку ВВСН 91-99

ВВСН 91 понад 20% листя пожовкло або опало

ВВСН 93 Близько 30% листя пожовкло або опало

ВВСН 94 Близько 40% листя пожовкло або опало

ВВСН 95 Близько 50% листя пожовкло або опало



ВВСН 85

ВВСН 96



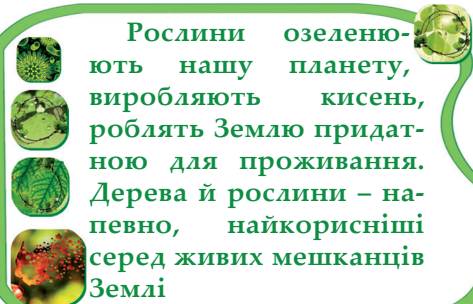
ВВСН 99

ВВСН96 Близько 60% листя пожовкло або опало

ВВСН 97 Відмирання кореневої системи та стебла

ВВСН 99 Збирання урожаю насіння

6.2. Поняття про ріст і розвиток рослин



Онтогенез рослин супроводжується біологічними явищами – так званими ростом і розвитком. Уявлення про ці процеси пов'язані з роботами Д.О. Сабініна. **Ріст** – це збільшення маси і лінійних розмірів індивідуума і його окремих органів, що відбувається за рахунок збільшення кількості і маси клітин. **Розвиток організмів** – це сукупність послідовних морфологічних і фізіологічних змін в організмі від моменту його зародження до кінця життя. Ріст і розвиток не можна розглядати як окремі біологічні явища. Виходячи із сучасних уявлень, розвиток організмів розглядається як комплекс тісно взаємозалежних кількісних і якісних перетворень. **Якісні зміни** – це диференціація, перетворення структури і функцій організму, його окремих частин і органів. Крім індивідуального розвитку (онтогенезу), існує поняття філогенез – історичний (еволюційний) розвиток органічного світу. У процесі філогенезу виникають нові генетичні форми організмів (Ч.Р. Дарвін).

Клітинні основи росту і розвитку. Основою росту тканин, органів і всієї рослини є утворення і ріст клітин меристематичної тканини. Розрізняють апікальну, латеральну та інтеркалярну (вставну) меристеми. **Апікальна меристема** – верхівкова утворювальна

тканина стебел і коренів. **Латеральна меристема** (камбій, фелоген) розташована паралельно бічній поверхні органа. **Інтеркалярна меристема** розташована у міжвузлях стебла й основі листків рослин злаків. Клітина проходить низку послідовних етапів (фаз) свого росту і розвитку: поділ (ембріональна фаза), ріст розтяганням (фаза розтягання), диференціація (фаза диференціації), старіння і смерті.

6.3. Фітогормони як фактори, що регулюють ріст і розвиток цілісної рослини

Фітогормони – сполуки, за допомогою яких здійснюється взаємодія клітин, тканин і органів, і які в малих кількостях необхідні для запуску і регулювання фізіологічних і морфогенетичних програм рослин. Виділяють п'ять груп фітогормонів: ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизини, етилен (рис. 111, 112).

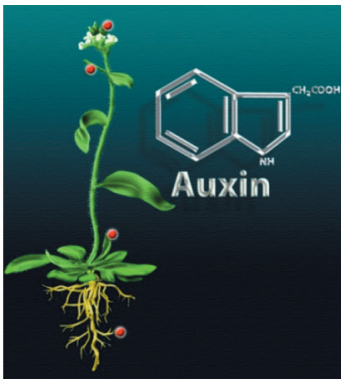


Рис. 111. Ауксин

Кожна клітина здатна синтезувати всі групи гормонів. Однак у системі цілої рослини на біосинтетичні функції клітин накладається низка перешкод. Тому ауксини утворюються переважно у верхівкових меристемах стебла, найбільш інтенсивно у верхівці головного пагона і кореня, а також у молодих листках.

У ґрунтових умовах деякі мікоризні гриби виділяють ауксин, що гальмує ріст коренів рослин. Утворення бульбочок на коренях бобових стимулює ауксин, синтезований бульбочковими бактеріями.

Гібереліни синтезуються особливо інтенсивно в ростучих апікальних стеблових бруньках рослин, у хлоропластах листя, у насінні, що формується, у зародку насіння, що проростає. Вміст гіберелінів коливається від 0,01 до 1,4 мг/кг сирої маси (рис. 113).

Основне місце синтезу цитокінінів – в апікальній меристемі коренів. Утворюються вони також у молодих листках і бруньках, у плодах, що розвиваються, і насінні. Цитокініни виявлені в галових пухлинах на листках рослин, що виникли під дією паразитичних грибів і комах. Продукування цитокінінів бульбочковими бактеріями, очевидно, сприяє формуванню бульбочок на коренях бобових рослин. Абсцизова кислота може синтезуватися у всіх органах рослин і особливо у старих. Вміст АБК 10–9–10–6 мг/г сирої маси. На АБК багаті старе листя, зрілі плоди, спочиваючі бруньки і насіння. Етилен

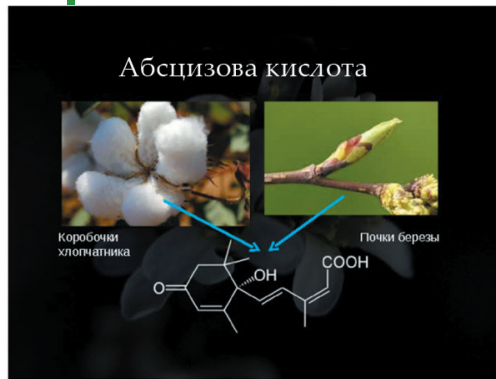


Рис.112. Абсцизини

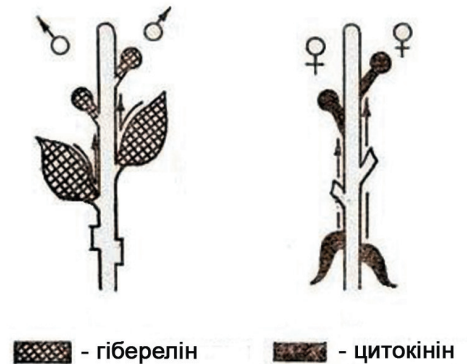


Рис. 113. Роль факторів довкілля на вміст і активність фітогормонів

утворюється в будь-якому органі рослини. Найбільша швидкість біосинтезу етилену – в старіючих листках і плодах, що дозрівають. Вміст етилену 0,01–25 мкг/кг сирової маси. Фенольні сполуки присутні у всіх тканинах рослин. Їхня фізіологічна дія виявляється у концентраціях, що на 2–3 порядки перевищують концентрацію фітогормонів. Фітогормони мають такі загальні риси: це порівняно низькомолекулярні органічні сполуки; виробляються рослиною; дію виявляють у дуже низьких концентраціях (10–13–10–5 моль/л); як правило, утворюються в одній частині рослини, а діють в іншій, куди транспортуються; утворюються в окремих частинах рослини, але поширюються по всьому організму, складаючи своєрідне гормональне поле; регулюють великі морфогенетичні та фізіологічні програми і підпрограми; ріст рослин регулюють і ендogenous речовини негормональної природи: фузикоциїни, поліаміни, бататастини, феноли і терпеноїди, похідні сечовини, вітаміни тощо. Пересування ауксинів рослиною йде в основному базипетально, цитокінінів – акропетально, інші гормони пересуваються в обох напрямках.

6.4. Вплив фітогормонів на ріст і морфогенез рослин

Завдяки роботам вітчизняних (М. Г. Холодний, М. О. Максимов, Ю. В. Ракітін, М. Х. Чайлахян, Г. С. Муромцев, В. В. Полевий, В. І. Кефелі, О. М. Кулаєва) і закордонних дослідників сформувався уявлення про фізіологічну роль фітогормонів в онтогенезі рослини, їхню взаємодію в реалізації загальної генетичної програми росту та розвитку рослин і складових її підпрограм.

Проростання насіння. У насіння, що набухає, центром утворення чи вивільнення гіберелінів, цитокінінів і ауксинів зі зв'язаного (кон'югованого) стану

є зародок, а точніше – його сім'ядоля (щиток) (рис. 114).

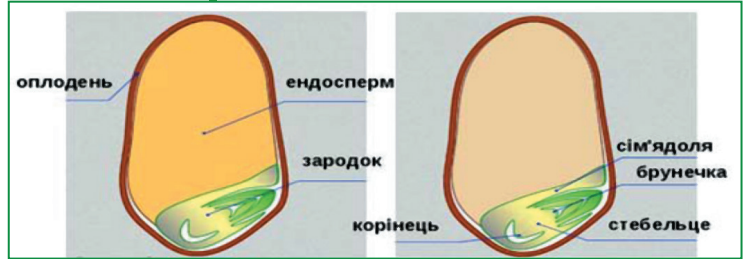


Рис.114. Набухання насіння

Перші порції цих гормонів, що виділяються із зародка, забезпечують мобілізацію запасних білків, вуглеводів тощо, сприяючи живленню зародка, а також стимулюють початок процесів поділу і розтягання клітин в осевих органах зародка, запуск усього ростового процесу молоді рослини. Провідна роль на цьому етапі належить гібереліну. Останній викликає в ендоспермі синтез нових порцій гідролітичних ферментів, що розщеплюють зв'язані гормонально-білкові комплекси ауксинів і цитокінінів. Наслідком цього є запуск нових фізіологічних процесів, підвищення ферментативної активності ендосперму насіння (амілази, протеази, фосфатази, естерази, пероксидази). Апікальна меристема зародкового кореня, що почав ріст, синтезує цитокініни, які стимулюють ріст колеоптиля і гальмують розвиток бічних коренів. Синтезований у верхівці колеоптиля ауксин активує розтягання клітин у колеоптилі та мезокотилі, а також закладання бічних і придаткових коренів. Апікальні меристеми коренів, що утворюються, інтенсивно синтезують цитокініни і гібереліни, стимулюючи ріст пагона.

Розвиток проростка. У процесі подальшого проростання насіння листок, що з'явився на світло, прориває колеоптиль, і проросток перетворюється в ювенільну рослину, здатну до автотрофного живлення (рис. 115).

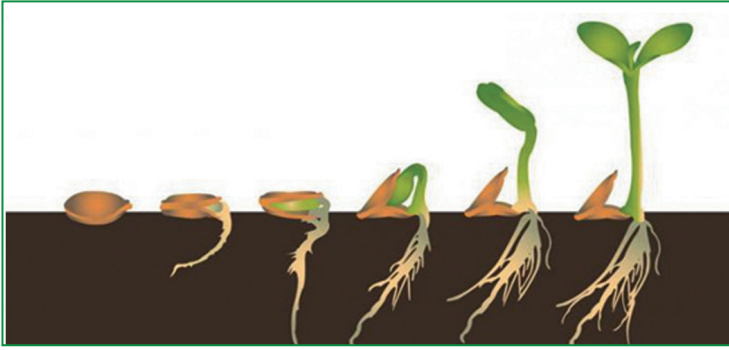


Рис. 115. Проростання насіння

Регуляція росту окремих органів рослини (стебло, корінь, лист) здійснюється насамперед за рахунок зміни співвідношення ендогенних гормонів і визначається розходженнями в реакції кожного органа на подібні зміни балансу фітогормонів. Так, для зон проростка з інтенсивним ростом клітин розтягуванням характерний високий вміст ІОК і відносно низький АБК і цитокінінів. Навпаки, клітини, що діляться, відрізняються порівняно низьким рівнем ауксину і високим – цитокінінів. Далі гравітація орієнтує

ріст кореня проростка вниз, а стебла – догори.

У процесі орієнтації росту основну роль відіграє ауксин, що утворюється в апексі пагона, і абсцизова кислота, синтезована у верхівці кореня. Проникнувши на поверхню ґрунту, пагін орієнтується у бік світла, що є результатом підвищення вмісту ауксину на

тіньовому боці проростка (позитивний фототропізм) і посиленого розтягання клітин цієї зони. На світлі проросток розвертає листки, лінійний ріст стебла трохи загальмовується, він товщає, починається фотосинтез. У хлоропластах накопичуються гібереліни, АБК, низка поліфенолів. У листя з коренів надходять цитокініни. Активно ростучі листки за допомогою руху черешків (філотаксис) розташовуються на стеблі так, щоб фотосинтез був максимальним. Філотаксис визначається ауксинами. Ростучий листок, крім власних продуктів фотосинтезу, використовує асиміляти інших листків за рахунок синтезу чи нагромадження в молодому листі фітогормонів, що сприяють припливу поживних речовин. У цілком розвиненому листі знижується вміст цих гормонів (цитокінінів) і підвищується концентрація інгібіторів росту.

Розмноження. Перед цвітінням зменшується активність ауксинів, а низка рослин синтезує велику кількість інгібіторів. Рівень гіберелінів у дозоденних рослин різко зростає. Для ростучої пилкової трубки характерний підвищений вміст ауксинів; після запліднення в насіннебруньці зростає рівень цитокінінів, а потім ауксинів. Насіння стає активним центром притягання поживних речовин з інших органів рослини. У ньому накопичуються також фітогормони у зв'язаній формі. У період активного росту насіння зазвичай сильно обводнене, тому що ауксини інтенсивно притягують воду (рис. 116).

Кілька цікавих фактів про рослини:

▪ як і люди, рослини розпізнають інші рослини свого виду;

▪ всього на Землі є більше 80 000 істівних рослин. З них ми вживаємо в їжу близько 30;



▪ картоплю розводили раніше в якості квітки і обробляли її на клумбах перед палацями;



▪ морква відома в якості істівного коренеплоду протягом чотирьох тисяч років;



▪ молоді суцвіття соняшника колись їли в Англії з рослинним маслом і оцтом









						
	ВВСН 13-25	ВВСН 25-30	ВВСН 31-37	ВВСН 39-49	ВВСН 51-69	ВВСН 71-99
гібереліни	✓	✓	✓	✓	X	X
ауксин	X	✓	✓	✓	X	X
цитокинін	X	✓	✓	✓	X	X
етилен	X	X	✓	✓	✓	X
абсцизова кислота	X	X	X	X	✓	✓

Рис. 116. Вплив стадії розвитку рослини на вміст фітогормонів у рослині

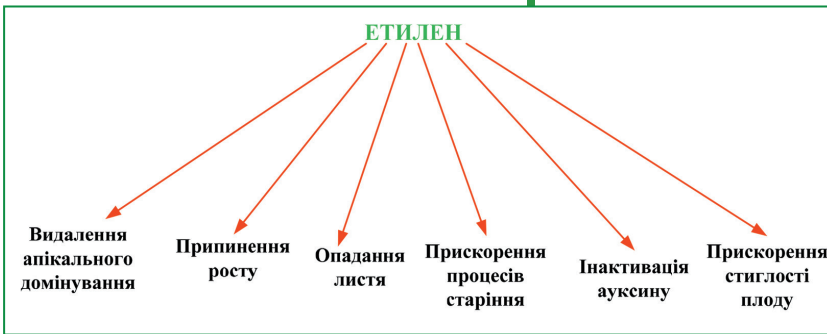
У подальшому вміст ауксинів і гіберелінів у насінні знижується за одночасного зростання АБК. Інгібітори росту, що накопичуються, сприяють експорту поживних речовин у насіння і плоди. У соковитих плодах під час дозрівання насіння кількість стимуляторів у м'якоті знижується за одночасного збільшення вмісту етилену й АБК.

У зимуючих органах рослин формуються зародкові структури: бруньки з зародковим стеблом, бульби з вічками,

збільшується навесні під час поновлення росту. У стані спокою інгібітори, що його супроводжують, захищають багаторічні та зимуючі рослини і їх органи розмноження від несприятливих умов зимівлі, перешкоджають несподіваному розвитку процесів.

6.5. Використання фітогормонів та інших фізіологічно активних речовин

Регулювати ріст і розвиток рослин – значить добре збалансувати дії речовин, що прискорюють і затримують ці процеси. Фітогормони і синтетичні регулятори росту широко використовують у сільському господарстві. Деякі з речовин, що застосовують, служать синтетичними аналогами природних регуляторів. Аналогами ауксинів є індолілмасляна кислота (ІМК), нафтилоцтова кислота (НОК), 2,4-Д (2,4-дихлорфеноксіцтова кислота) та ін.; аналогами абсцизової кислоти і етилену – етрел, етерон та ін. Створено багато інших синтетичних регуляторів росту, що не мають природних аналогів, змінюють



цибулини й ін., що переходять у стан спокою. У рослин знижується вміст гормонів-стимуляторів, накопичуються інгібітори і підсилюється їх активність. Спочатку накопичуються у листках, інгібітори потім переміщуються в бруньки, забезпечуючи перехід рослин у спокій. У період глибокого спокою в рослинах збільшується кількість інгібіторів, а вміст стимуляторів інтенсивно

збільшується навесні під час поновлення росту. У стані спокою інгібітори, що його супроводжують, захищають багаторічні та зимуючі рослини і їх органи розмноження від несприятливих умов зимівлі, перешкоджають несподіваному розвитку процесів.

гормональний статус рослин і, як результат, хід фізіологічних процесів у бажаному для хлібороба напрямку.

Гербіциди – це синтетичні препарати, що викликають гальмування росту і загибель рослин у зв'язку з відмиранням точок росту. Основою застосування гербіцидів є їх вибіркова дія на різні рослини. Неоднакова чутливість рослин до гербіцидів зв'язана з особливостями їхньої морфології й обміну речовин, ферментативної системи (рис. 117, 118).



Рис. 117. Порушення технології використання гербіцидів у бакових сумішах (гербіцид + фосфоорганічний інсектецид)



Рис.118. Дія гербіциду на бур'яни

У чутливих рослин гербіцид порушує полярність, викликає потовщення пагонів, епінастію, опадання листя, морфози, як результат життєдіяльність рослин дезорганізується і настає їх загибель. У посівах злаків базагран пригнічує дводольні бур'яни. Навпаки, дуалгодд, екстремта та інші, на посівах дводольних знищують злаки. У посівах кукурудзи

тайфун пригнічує більшість бур'янів.

Ретарданти – це синтетичні регулятори, які гальмують біосинтез гіберелінів, пригнічують ріст стебла і вегетативних пагонів, надають рослинам стійкості до вилягання.

У той же час вони сприяють росту коренів, листя, підвищують вміст хлорофілу, стійкість рослин до несприятливих впливів. До ретардантів злакових зернових культур відносяться хлормекват хлорид, мепікватхлорид, етефон, прогексадіон кальцію, трінексипак, прогексадіон кальцію, що стримують вегетативний ріст неплодоносних пагонів плодкових дерев (яблуня, груша) і стимулюють закладання плодкових бруньок.

Застосування прогексадіону кальцію послаблює періодичність плодоносіння, прискорює закладання плодкових бруньок і викликає плодоносіння молодих дерев, попереджає передчасне опадання плодів яблуні, груші, робить захист рослин більш ефективним.

Регулятори дозрівання – це речовини, що прискорюють досягнення рослиною, її органами зрілого стану. Стимуляція партенокарпічного утворення плодів винограду, томата досягається обробкою плодоеlementів гібереліном, ауксином і його аналогами (НОК, 2,4-Д, 2-хлорфеноксіоцтова кислота). Затримка опадання зав'язей у томата досягається застосуванням ауксину (рис. 119).

Обробка ауксином плантацій ананасу дозволяє викликати цвітіння й утворення плодів у будь-яку пору року.



а



Рис. 119. Квітка і зав'язь:
а) помідора, б) огірка

Застосування фізіологічних аналогів ауксину може призводити до інтенсифікації біосинтезу етилену, що відповідає за прискорення дозрівання плодів, індукцію цвітіння деяких рослин. Обробка гібереліном забезпечує стимуляцію росту листків чайного куща, вигонку рослин у декоративному квітництві, одержання довговолоконистих стебел і підвищення урожайності коноплі, вихід волокна і поліпшення його якості, підвищення врожаю суниць, чорної смородини, огірків, скорочення до 5–7 діб часу виробництва солоду (проростки ячменю), значне підвищення його якості. Обприскування рослин соняшнику препаратом Архітект (д.р. прогексадіон кальцію і мепікватхлорид) на тлі високої норми азотного живлення призводить до регуляції росту рослин, прискорює їх цвітіння і збільшує масу кошиків (рис. 120, 121).

Етрел, алсоп та інші донори етилену (етиленпродуценти) вивільнюють етилен при метаболізмі в рослинних



Рис. 121. Звичайні рослини без обприскування

тканинах. Етрел підвищує врожайність огірка й інших рослин родини гарбузових, тому що під час обприскування ним молодих рослин збільшується кількість жіночих квіток. Обприскування етрелом зменшує зусилля, необхідне для струшування плодів і ягід, полегшує механізоване збирання. Зібрані зелені томати добре дозрівають потім в етиленових камерах. Цей же метод застосовують до плодів, що у зрілому стані непридатні до транспортування (банани, томати й ін.). Занурення на 2–3 хв у розчин етрелу прискорює післязбиральне дозрівання зелених плодів томата, бананів і динь.

Регулятори спокою. Продовжити спокій, поліпшити лежкість бульб, коренеплодів і цибулин можна обробкою посівів за 12 днів до збирання гідразидом maleinovoї кислоти (ГМК) – препарат Фазор. Для переривання спокою свіжо-зібраних бульб ранньої картоплі (для літнього висаджування) їх обробляють розчином гібереліну і тіосечовини, що стимулює пробудження вічок. Для пере-



Рис. 120. Обприскування рослин соняшнику розчином препарату Архітект

ривання глибокого спокою при зимовій вигонці конвалій, нарцисів, тюльпанів застосовують етиленхлоргідрин (рис. 122).

Регулятори вегетативного розмноження рослин. Для поліпшення коренеутворення в черешках, сянцях,



Рис. 122. Застосування етиленхлоргідрину для переривання глибокого спокою при зимовій вигонці конвалій, тюльпанів, нарцисів

саджанцях, дорослих деревах і чагарниках застосовують аналог ауксину (ІОК) – НОК та ІМК. ІОК, потрапляючи в тканини рослини, швидко руйнується і тому малоприматна для практичних цілей.

Дефоліанти і десиканти застосовують для прискорення дозрівання урожаю, підготовки рослин до зимівлі (передзбиральна підготовка) і саме збирання урожаю, опадання і засихання листя, що необхідно під час механізованого збирання бавовнику й інших рослин.

Дефоліанти – речовини, що викликають опадання листя, **десиканти** – речовини, що сприяють зневодненню рослинних тканин.

Активатори (регулятори) транспортування речовин у рослині. Набирають усе більшого значення синтетичні регулятори, що прискорюють транспортування поживних речовин, активують їх нагромадження в господарсько корисних органах (плодах, насінні), підвищують їх атрагуючу здатність. До таких препаратів відносяться речовини, що інтенсифікують відтік вуглеводів з листя цукрової тростини чи цукрового буряку у стебла чи корені (ортоніл та ін.)

6.6. Фактори регулювання росту і розвитку

Процеси росту і розвитку окремих клітин, тканин, органів і усєї рослини контролюються численними внутрішніми і зовнішніми факторами. Усі природні та синтетичні сполуки, які беруть участь у регуляції процесів росту і розвитку, об'єднуються загальним терміном – «**регулятори росту і розвитку**». Вони мають органічну природу.

Вплив світла. Світло діє на ріст через фотосинтез, для якого вимагаються високі рівні енергії. За слабкої освітленості рослини погано ростуть. Однак короткочасний ріст відбувається навіть у темряві, наприклад, під час проростання, що має пристосувальне значення. Подовження щоденного освітлення в теплицях підсилює ріст багатьох рослин. Стосовно інтенсивності освітлення рослини поділяються на світлолюбні і тіньовитривалі. Світло обумовлює багато фотобіологічних явищ: фотоперіодизм, фотоморфогенез, фототаксиси, фототропізми, фотонастії тощо. Найбільш активно регулюють ріст червоні та синьо-фіолетові промені.

Фотоморфогенез – це залежні від світла процеси росту і диференціювання рослин, що визначають його форму і структуру. У ході фотоморфогенезу рослина здобуває оптимальну форму для поглинання світла в конкретних умовах росту. Так, на інтенсивному світлі ріст стебла зменшується. Певний час рослина може рости без світла і набувати низки специфічних морфологічних ознак: недорозвинені механічні тканини, витягнуті стебла, маленькі листочки блідо-жовтого кольору. Такі рослини називаються **етіольованими** (рис. 123). У тіні листки виростають більші, ніж на світлі, що доводить гальмуючий вплив світла на ріст. У рослинах виявлено дві пігментні системи фоторецепторів – фітохром, що поглинає червоне світло, і криптохром, що поглинає синє світло, за участю яких індукуються реакції фотоморфогенезу. Ці пігменти поглинають незначну час-



Рис. 123. Рослини, вирощені в темряві

тину падаючого сонячного випромінювання, що використовується для переключення метаболічних шляхів.

Вплив температури на ріст рослин. Ріст рослин можливий у порівняно широкому діапазоні температур і визначається географічним походженням певного виду. Вимоги рослини до температури змінюються з віком і різні в окремих органах рослини (листя, корені, плодеlementи й ін.). Для росту більшості сільськогосподарських рослин нижня температурна межа відповідає температурі замерзання клітинного соку (близько $-1... -3^{\circ}\text{C}$), а верхня – коагуляції білків протоплазми (близько 60°C). Згадаємо, що температура впливає на біохімічні процеси дихання, фотосинтезу й інших метаболічних систем рослин, а графіки залежності росту рослин і активності ферментів від температури близькі за формою (дзвоноподібна крива).

Під час аналізу росту рослин виділяють три кардинальні температурні точки: мінімальну (ріст тільки починається), оптимальну (найбільш сприятлива для росту) і максимальну температуру (ріст припиняється). Розрізняють рослини теплолюбні – з мінімальними температурами для росту більше 10°C і оптимальними $30-35^{\circ}\text{C}$ (кукурудза, огірок, диня, гарбуз), холодостійкі – з мінімальними температурами для росту в межах $0-5^{\circ}\text{C}$ і оптимальними $25-31^{\circ}\text{C}$. Максимальні температури для більшості рослин $37-44^{\circ}\text{C}$, для південних – $44-50^{\circ}\text{C}$. За збільшення температури на

10°C в зоні оптимальних значень швидкість росту збільшується у 2–3 рази. Підвищення температури вище оптимальної сповільнює ріст і скорочує його період. Оптимальна температура для росту корневих систем нижча, ніж для надземних органів. Оптимум для росту вищий, ніж для фотосинтезу.

Термоперіодизм. Росту багатьох рослин сприяє зміна температури протягом доби: удень підвищена, а вночі знижена. Так, для рослин томата оптимальна температура вдень 26°C , а вночі $17-19^{\circ}\text{C}$. Це явище Ф. Вент назвав **термоперіодизмом**. Це – реакція рослин на періодичну зміну підвищених і знижених температур, що виражається в зміні процесів росту і розвитку. Розрізняють добовий і сезонний термоперіодизм. Для тропічних рослин різниця між денними і нічними температурами складає $3-6^{\circ}\text{C}$, для рослин помірною поясу – $5-7^{\circ}\text{C}$. Це важливо враховувати під час вирощування рослин у полі, теплицях і фітотронах, районування видів і сортів сільськогосподарських рослин.

Вплив на ріст рослин вологості ґрунту. За нестачі води гальмування росту настає раніше всіх інших фізіологічних процесів і функцій. Тому добре водопостачання є обов'язковою умовою інтенсивного росту і продуктивності сільськогосподарських рослин (рис. 124). За тривалої нестачі води розтягання клітин у рослин закінчується занадто рано, формується ксероморфна структура (рис. 125).



Рис. 124. Достатня кількість води під час вирощування



Рис. 125. Недостатня кількість води під час вирощування

Сприятливі для росту умови складаються за вологості ґрунту 60–80 % НВ. За більшої вологості порушується аерація ґрунту, ріст рослин пригнічується. Вологе повітря стимулює ріст стебла, а сухе обмежує, навіть за гарного водопостачання через корені. До насиченості водою дуже чутливі клітини апексів пагонів і коренів. Якщо апекси пагонів захищені стуленими листочками з розвинутою кутикулою, то точки росту кореня не мають такого захисту. Тому корені можуть рости тільки в досить вологому ґрунті, з осмотичним тиском ґрунтового розчину, що не перевищує 1,0–1,5 МПа.

Газовий склад атмосфери (вплив аерації). Вміст кисню. Ріст рослин різко гальмується за зниження в повітрі вмісту кисню до 5 % (об'ємних), а в безкисневому середовищі припиняється. Причини цього – в порушенні енергетичного балансу і збільшенні в тканинах рослини вмісту продуктів анаеробного дихання (спирт, молочна кислота та ін.). Надлишкова концентрація кисню також гнітить ріст. Так, при вмісті кисню вище 30 % (об'ємних) проростання бульб картоплі припиняється, а при 80 % паростки гинуть через кілька днів. Росту коренів сприяє вміст кисню в ґрунтовому повітрі 10–12 %, а мінімальний вміст кисню для життєдіяльності коренів – 3–5 %. За підвищення температури ґрунту потреба коренів у кисні зростає. Під час затоплення ґрунту якийсь час ріст коренів продовжується завдяки використанню кисню

нітратів, утворенню повітроносних тканин та ін. Насіння деяких рослин проростає під шаром води.

Вміст CO_2 у повітрі (0,03%) недостатній для оптимального фотосинтезу, а отже, й росту. Однак надлишок CO_2 у повітрі, знижуючи рН клітинних стінок, індукує короточасний ріст тканин, що поряд із затіненням може бути причиною витягування нижніх міжвузлів хлібних злаків у загущених посівах та їхнього полягання. Під час зберігання плодів і овочів висока концентрація CO_2 у газовому середовищі поліпшує їх лежкість, тому що інгібує ріст й інші фізіологічні процеси рослин. Корені рослин у добре аерованому ґрунті довгі, світлозбарвлені, з численними кореневими волосками. За нестачі кисню корені коротшають, товщають, темніють, кореневих волосків утворюється мало.

Мінеральне живлення. Нормальний ріст можливий лише за достатнього збалансованого постачання рослини необхідними елементами мінерального живлення. Однак високий рівень мінерального (особливо азотного) живлення призводить до росту вегетативних органів на шкоду генеративним, що корисно під час вирощування багаторічних трав на корм і зелених овочевих рослин, однак знижує врожай насіння та його якість.

6.7. Зворотні порушення росту. Карликовість і гігантизм

Існують рослини одного і того ж самого виду низькорослі (карликовість), нормальні та високорослі (гігантизм). Карликовість рослини може бути обумовлена генетичними і фізіологічними причинами (рис. 126).

Генетичні карлики. У природі карликові рослини зустрічаються у великій кількості в тундрі, високо в горах. Відомі генетичні карлики пшениці, кукурудзи, рису, гороху, квасолі, бобів, конюшини лучної й інших рослин з різним вмістом генів карликовості. Генетичну карликовість одних рос-

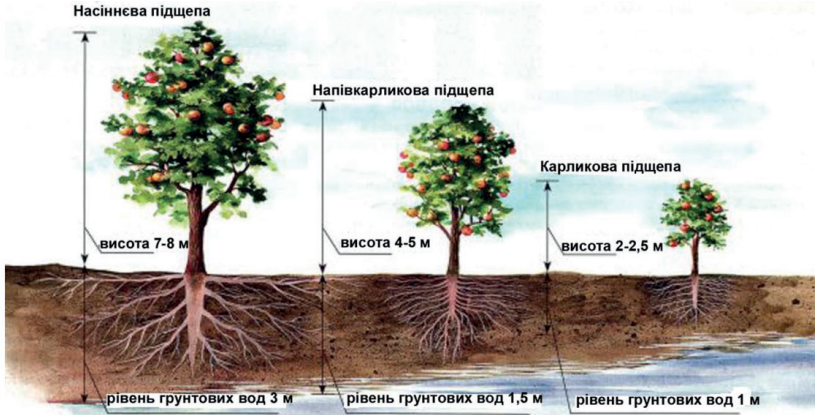


Рис. 126. Карликовість рослини

лин, наприклад моногенних мутантів кукурудзи і гороху, можна подолати обробкою гібереліном. Інші генетичні карлики, наприклад, карликові форми пшениці, слабочутливі чи зовсім нечутливі до дії гібереліну. Відомо, що мутації, що викликають карликовість рослин, призводять до зміни вмісту гіберелінів, збільшення вмісту АБК, змінюють співвідношення кон'югованих і вільних форм фітогормонів. Карликовість може бути зв'язана з порушенням гормонально-інгібіторного балансу рослин. На основі генетичних карликів створено високоврожайні короткостеблові та середньостеблові сорти багатьох сільськогосподарських рослин (пшениці, рису, кукурудзи й ін.), у яких значна частина продуктів фотосинтезу накопичується в суцвітті. У промисловому садівництві (рис. 127) набуло поширення використання карликових яблунь при густих посадках (10 тис. де-

рев на 1 га) – «дугові сади».

Фізіологічні карлики. Карликові рослини з'являються в умовах інтенсивного освітлення, надлишку ультрафіолетового опромінення. У рослинах накопичуються фенольні інгібітори, що знижують синтез гіберелінів. З насіння персика, витриманого за високих температур у перший тиждень проростання, розвиваються карликові дерева, що залишаються такими більше 10 років. Примітно, що розвитку карликовості запобігали наступною дією низьких температур чи обробкою проростаючого насіння гібереліном. Сіяння деяких рослин, вирощені з зародків недосплого чи нестратифікованого насіння, також формують карликові рослини. Причиною карликовості можуть бути вірусні захворювання (патологічна карликовість). Обробка гібереліном часто допомагає ліквідувати карликовість.



Рис. 127. Карликовість рослини у промисловому садівництві



Гігантизм. Підвищення вмісту гіберелінів у нормальній рослині призводить до гігантизму. Так, за тривалої обробки верхівок стебел капусти, тютюну і конопель краплями слабого розчину гібереліну можна одержати гігантські рослини (висотою до 6 м і більше).

Гігантизм не успадковується й обумовлений дією специфічних регіональних факторів. Припускають, що гігантизм зв'язаний з особливостями мікроклімату, режиму ґрунтових вод, умов освітлення, комплексів мікроелементів (насамперед торію і бору) (рис. 128).




Рис. 128. Гігантизм

6.8. Ритміка фізіологічних процесів

Ритми фізіологічних процесів. У природі всі процеси ритмічні: зміна дня і ночі, морські припливи і відпливи, зміна пори року, скорочення серцевого м'яза, ритм дихання і т. д. Дослідженнями ботаніків і фізіологів рослин були виявлені такі ритми й у рослин. У процесі еволюційного пристосування до закономірних змін зовнішнього середовища в часі у

рослин розвилася здатність дуже точно вимірювати час і погоджувати з його ходом, швидкість і напрямок найважливіших фізіологічних процесів. Величезний експериментальний матеріал учених-біологів показує, що всі організми, зокрема і рослини, живуть за «сонячним годинником». Біологами і фізіологами рослин виявлено, що рослини мають тимчасову «пам'ять» на зміну дня і ночі. Процес виділення нектару, утворення пилку характеризуються добовою періодичністю. Розкриття квітки часто регулюється зміною світла і темряви. Багаторазово відзначалося, що квітки починають розкриватися незадовго до світанку, а закриватися перед заходом сонця. Листя багатьох рослин удень звичай розташовані горизонтально, а вночі – вертикально. Особливо чітко це видно на квасолі. Вона стала класичним об'єктом під час вивчення ритмічності фізіологічних процесів. Листки квасолі, як і пелюстки квіток, починають підніматися до настання світлого періоду, а складатися – до настання темряви. Хронометричну систему, що контролює хід циркадних ритмів, називають **фізіологічними чи біологічними годинниками**.

Незалежність ритмів від факторів зовнішнього середовища дала можливість припустити, що вони обумовлені внутрішніми причинами і тому названі **ендогенними**. Специфічна для кожного живого організму тривалість періоду передається спадково і зберігається протягом багатьох поколінь. Один світловий період дає початок ритмам, зміна дня і ночі під час вирощування рослин



Одне дерево виробляє приблизно 120 кілограм кисню на рік, що вистачає на сім'ю з трьох осіб протягом того ж року.

Одне дерево поглинає в рік стільки вуглецю, скільки виділяє один автомобіль, проїхавши декілька тисяч кілометрів

підтримує циркадні ритми, отже, вони здійснюють підзарядку «годинників механізму» у рослин.

6.9. Рух рослин

Рослини, на відміну від тварин, прикріплені до місця свого життя і не можуть переміщатися. Однак і для них характерний рух. **Рух рослин** – це зміна положення органів рослин у просторі, обумовлена різними факторами зовнішнього середовища: світлом, температурою, вологою, силою ваги, хімічними елементами й ін. Рухи рослин відносяться до скороминучих процесів. В основі рухів лежить подразливість рослин. Рухи можуть мати й ендогенний характер. Для квіткових рослин властивий, головним чином, рух органів шляхом вигину, скручування, відкидання і т. д., тобто рух органів, нерухомо прикріплених до субстрату. Серед них є рухи, зв'язані зі зміною тургору в окремих клітинах і тканинах, а також зі зміною швидкості росту різних сторін, частин і органів рослин. До першого відносяться «сон» рослин, обумовлений рухом листків чи пелюстків, сейсмонастія й інші явища. До другого – тропізми і настії.

Тропізми – це ростові рухи, викликані одностороннім діючим подразником (світло, сила ваги, хімічні елементи й ін.). Згинання рослин у бік діючого фактора (подразника) називають позитивним тропізмом, а в протилежний від діючого фактора – негативним. Залежно від природи подразника, що викликає вигин, кожен конкретний тропізм одержав відповідну назву. Якщо вигин викликаний дією світла – фототропізм, силою ваги – геотропізм, нерівномірним поділом води в ґрунті – гідротропізм, хімічних сполук (добрив) – хемотропізм, кисню – аеротропізм і т. д. Найбільш детально досліджений механізм фото- і геотропізму.

Фототропізм. Серед факторів, що викликають прояв тропізмів, світло було першим, на дію якого людина звернула увагу. Багаторічними дослідженнями з'ясовано, що до органів

рослин, які відхиляються у бік джерела світла (позитивний фототропізм), відносяться молоді пагони і листки. Світло не виявляє впливу на напрямок росту коренів. Негативно фототропні зародкові корінці рослин, вусики, гіпокотиль та інші частини рослин. Під час розвитку рослини фототропізм її органів може змінюватися. Наприклад, до запліднення квітконіжки деяких рослин виявляють позитивний фототропізм, а після запліднення – негативний. Зміна позитивного фототропізму на негативний у тих самих органів може бути викликана й інтенсивністю освітлення. За відносно слабкого освітлення відзначається позитивний, а за сильного – негативний фототропізм. Завдяки згинанням, обумовленим фототропізмом, органи рослин займають найбільш вигідне положення. У результаті згинання стебел виникає листова мозаїка, що сприяє оптимальному використанню світла під час фотосинтезу. Здатність рослин розташовувати пластинки листків перпендикулярно падаючим променям називають **діафототропізмом**, а розташування листків під гострим чи тупим кутом – **плагіотропізмом**. Листова мозаїка особливо чітко видно у тіньюлюбних рослин.

Геотропізм. Властива усім рослинам здатність сприймати земне тяжіння і реагування на нього називають **геотропізмом**. Позитивним геотропізмом володіють корені чи їхні частини, при цьому відзначається ріст до центра Землі. Негативним геотропізмом володіють надземні органи, їхній ріст спрямований від центра Землі. Уже під час проростання насіння, що відбувається в темряві, тобто поза впливом світла, і незалежно від положення самого насіння спостерігається вигин зародкового корінця вниз, а проростків – нагору. Прибиті до землі дощем рослини чи полегли хліби можуть знову піднятися за рахунок геотропічної реакції рослин (рис. 129).

У деяких рослин, що здатні утворювати повітряні корені, можна спосте-



Квіти після дощу



Квіти у сонячну погоду, які відновили зовнішній вигляд за рахунок геотропічної реакції рослин

Рис. 129. Геотропізм

рігати і негативний геотропізм, якщо вони знаходяться в сильнозволоженому середовищі. Геотропічна реакція так само, як і фототропічна, змінюється в процесі онтогенезу. Квітки деяких рос-

лин до розпускання мають негативний геотропізм, а після розпускання він змінюється на позитивний. Геотропізм у бічних стебел і коренів виражений менше, ніж у головних. Як результат головний пагін росте строго вертикально догори, головний корінь – вертикально донизу, а бічні пагони і корені розташовуються під деяким кутом до них. Це допомагає рослині поглинати воду і мінеральні речовини з ґрунту, а надземним частинам рослин – поглинати CO_2 з повітря й уникати затінення один одного.

Інші види тропізмів. Хемотропізм – це вигини коренів при нерівномірному розподілі в ґрунті будь-якої хімічної речовини. Хемотропізм, крім коренів, властивий пилковим трубкам, проросткам рослин-паразитів. І тут спостерігається позитивний і негативний хемотропізм, що може змінюватися залежно від концентрації і характеру речовин. У кореня хемотропний лише його кінчик, а вигин знаходиться в зоні розтягання. Механізм хемотропізму невідомий. Завдяки хемотропізму рослина здатна засвоювати добрива, уникати їх надлишкового нагромадження. Це зв'язано з рухом кореня (ростом) у напрямку наявних добрив чи за надлишку їх – від добрив.

Гідротропізм – різновид хемотропізму. При такому тропізмі спостерігається згинання ростучих частин рослин під впливом води. Гідрочутливість проявляється також на самому кінчику кореня. Крім перерахованих тропізмів, існує ще кілька видів: аеротропізми, тигмотропізми (відповідь на дотик), термотропізми, електротропізми, травмотропізми (рис. 130–134).

Настії, як і тропізми – це зміни положення органів прикріплених рослин, викликані зовнішніми подразниками. Але на відміну від тропізмів, за їх прояву немає ніякої залежності напрямку руху від дії подразника. Це рухи, що виникають у відповідь на дії дифузійних факторів, а можуть бути зміна температури, інтенсивності світ-

Рухи рослин

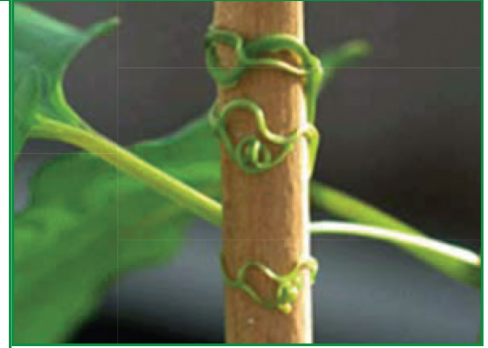
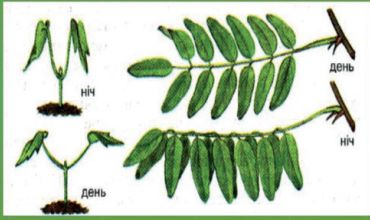


Рис. 132. Тигмотропізм

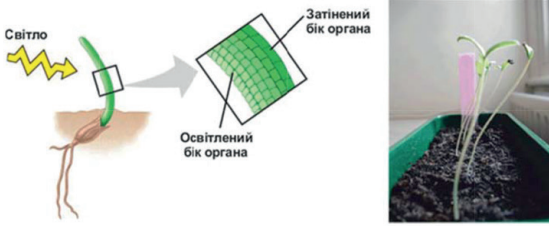


Рис. 133. Сейсмонастичні зміни положення листків мімізи



Рис. 130. Фототропізм

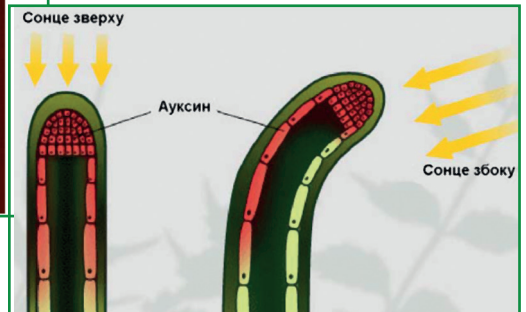


Рис. 134. Геліотропізм



Рис. 131. Геотропізм



ла, вологості повітря і т.д., що діють на рослину з усіх боків. Органи, здатні до здійснення настичних відповідних реакцій, завжди виявляють фізіологічну, а в більшості випадків і морфологічну двобічну симетрію. Настичні зміни положення органів відносяться до певних їхніх ділянок, що мають відповідну анатомічну будову. Назви настій, як і тропізмів, залежать від тих подразників, що їх викликають. Так, розрізняють фото-, термо-, хемо-, гідро-, тигмо-, сейсмо-, електро- і травмонастії. Якщо тропізми здійснюються переважно як

ростові рухи, то настії виявляються, в першу чергу, завдяки змінам тургорного тиску. Найпоширеніші ніктинастичні рухи, тобто ті, що викликаються зміною дня і ночі. Дуже багато квіток відкриваються ранком, а закриваються на ніч. Подразником у цьому випадку є зміна тільки температури або інтенсивності світла. Механізм настій до кінця не вивчений. Припускають, що вони обумовлені в деяких випадках (відкриття квіток) нерівномірним ростом різних сторін органа. Якщо при цьому швидший ріст спостерігається на морфологічно верхній частині органу, то говорять про епінастії, якщо на нижній – про гіпонастії. Нерівномірний ріст, імовірно, обумовлений гормонами.

6.10. Розвиток рослин

Яровизація. У регулюванні розвитку рослин важливу роль відіграють температури нижче оптимальних для процесів росту. З дією таких температур зв'язане проростання насіння, переривання спокою бруньок і підготовка до закладання квіткових горбків у конусі наростання. Стимулювання цвітіння за дії низьких температур називають **яровизацією**. Яровизація наклюнутого насіння озимих рослин дозволяє і під час весняного (ярового) посіву одержати урожай зерна. За допомогою яровизації і фотоперіодизму рослина координує свій життєвий цикл із сезонними змінами погоди. Стосовно яровизації можна виділити три групи рослин: озимі, дворучки, ярі. Озимі рослини переходять до репродукції тільки під час впливу на них протягом певного часу (не менше 40 днів) зниженими температурами. До цієї групи відносяться багато однорічних, дворічних і багаторічних рослин (жито, пшениця, ячмінь, конюшина, вівсяниця лучна, грястиця збірна, стоколос безостий, райграс пасовищний та ін.). У полі озимі зернові, які було висіяно наприкінці літа – початку осені, зимують у фазі кушення, підпадають під тривалий вплив знижених темпе-

ратур, навесні продовжують кушення, колосяться і дають урожай зерна. Під час весняного ж посіву ці рослини інтенсивно кушаться, але не переходять до колосіння. У озимих яровизація забезпечує успішну перезимівлю рослин і завершення онтогенезу в регіонах, де рік різко поділяється на стійкі зиму і літо. Більшість рослин, що вимагають яровизації, є довгоденними. У сортів озимої пшениці переважає розпластаний кущ, що легко покривається снігом (рис. 135).

У дворічних рослин, які висівають під зиму (буряк, морква, капуста, се-



Рис. 135. Розпластаний кущ озимої пшениці, що легко покривається снігом

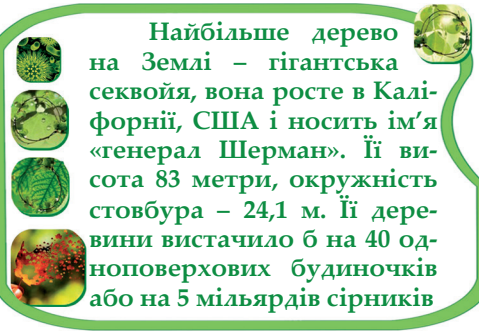
лера), під час посіву навесні в перший рік життя формуються тільки вегетативні органи. Яровизаційні зміни за тривалого впливу низьких температур в осінньо-зимовий період можливі при досягненні цими рослинами достатніх розмірів. У багаторічних злаків озимого типу для проходження яровизації необхідно, щоб пагін, що яровизується, сформував досить розвинуту листову поверхню: у вівсяниці лучної не менше 5–6 листків, у грястиці збірної – 6–7, у стоколоса безостого – 7–9 листків. Осіння індукція цвітіння пагонів здійснюється як результат впливу зниженої температури і короткого дня.

Дворучки прискорюють розвиток за впливу низьких температур, однак для них яровизація не обов'язкова. Рослини-дворучки дають урожай зерна як за осіннього, так і весняного посіву. На

підставі вивчення багатьох зернових рослин (пшениці, ячменю, вівса, жита, тритикале, гороху й ін.) показано, що дворучки – це самостійна за типом розвитку група рослин, що відрізняється від озимих і ярих реакцією на світло і яровизацію. **Дворучки** – це зимуючі рослини, здатні давати високі врожаї зерна. Ярі рослини не вимагають для переходу до цвітіння стадії яровизації (більшість зернових, зернобобових, круп'яних, кормових, олійних, прядильних та ін.). У північних широтах ярі дають урожай тільки за весняного посіву і гинуть під час осіннього, не витримуючи умов зимівлі. Температури, що необхідні різним рослинам для яровизації, неоднакові, генетично обумовлені та зв'язані з адаптацією цього виду до життя у певному кліматичному районі. Для більшості видів рослин оптимальна температура яровизації від 0 до 5–10°C. Однак для деяких злаків сприятлива температура нижче 0 °C (до –6 °C). Для яровизації озимої пшениці найефективніші температури від 0 до 5°C. Яровизація маслини проходить за температури 10–13 °C, а бавовнику – 20–25 °C.

Рівень оптимальних для проростання і яровизації температур – важливий фактор, що визначає географічне поширення конкретних видів і сортів рослин, що регулює час їхнього цвітіння і плодоутворення. Для більшості сортів озимої пшениці тривалість безперервного впливу зниженими температурами (яровизація) складає 35–60 діб.

Фотоперіодизм. Він був відкритий В. Гарнером і Г. Алардом. Величезний внесок у вивчення цього явища зробили вітчизняні вчені М.Х. Чайлахян, В.Н. Любименко, В.І. Разумов, Б.С. Мошков та ін. **Фотоперіодизм** – це здатність рослин переходити до цвітіння тільки за певного співвідношення довжини темного і світлого періоду доби. Він виражається у зміні процесів росту і розвитку, що забезпечують адаптацію онтогенезу конкретного виду рослин до сезонних особливостей кліматичних умов у певному місці його життя.



Найбільше дерево на Землі – гігантська секвойя, вона росте в Каліфорнії, США і носить ім'я «генерал Шерман». Її висота 83 метри, окружність стовбура – 24,1 м. Її деревини вистачило б на 40 однопверхових будиночків або на 5 мільярдів сірників

Довжина дня і ночі використовується рослиною як астрономічний годинник, що показує кращий час переходу до активного цвітіння, розвитку бульб і цибулин чи підготовки до сезонних несприятливих умов. У процесі еволюції сформувалися три основні групи рослин з різною фотоперіодичною реакцією: довгоденні, короткоденні, нейтральні.

Довгоденні рослини (ДДР) – жито, ячмінь, пшениця й ін. – вимагають для свого розвитку довгого дня і короткої ночі, зацвітають за довжини дня більше певної (критичної) тривалості.

Короткоденні рослини (КДР) – просо, соя, рис та ін. – вимагають для свого розвитку довгої ночі і короткого дня, зацвітають за довжини дня менше певної (критичної) тривалості.

Нейтральні рослини – томат, деякі сорти бавовнику та ін. – зацвітають за будь-якої довжини дня. Більшість рослин довгого дня вирощують у районах помірнього клімату. Рослини короткого дня, південного, тропічного походження не переходять до цвітіння в умовах довгого дня цих зон. Це важливо за видового і сортового районування сільськогосподарських рослин. У різних видів і сортів рослин мінімальний фотоперіодичний індуктивний період складає від 1 до 25 діб (циклів) і призводить до наступного цвітіння рослин незалежно від довжини дня. Для короткоденних рослин необхідний безперервний темновий період певної довжини. Якщо його перервати коротким (10 хв) світлом, то індукції цвітіння не буде. Для довгоденних рослин по-

трібний довгий світловий період, що прискорює їхній розвиток. Індукція викликається світлом дуже малої інтенсивності (3–5 лк).

6.11. Фізіологія старіння рослин

Етап старіння (старості та відмирання) – це період від повного припинення плодоносіння до природної смерті рослини. Старіння – це період закономірного ослаблення процесів життєдіяльності, зношування, підвищення чутливості рослинного організму до несприятливих умов середовища. Воно містить у собі зміни на молекулярному, клітинному, органічному й організмівому рівнях рослини. Відмирання – кінцевий результат негативних змін, що накопичилися в рослині під час старіння. Тривалість життя, а отже, і відмирання кожної рослини генетично детерміновані: яра пшениця – 1 рік, конюшина лучна – 2–5 років, тимофіївка лучна – 5–12 років, капуста – 2 роки, виноград – до 100 років, яблуня – до 200 років. Процес старіння розвивається поступово (рис. 136).

У дорослій рослині завдяки діяльності меристем одночасно функціонують зовсім молоді та відмираючі клітини і органи. На рівні цілої рослини ріст (корені, пагони й ін.) продовжується до глибокої старості, але швидкість його поступово сповільнюється.

Типи старіння. У багаторічних трав щорічно відмирають генеративні пагони, що дали плоди, а вузол кущіння, коренева система й інші підземні частини залишаються життєздатними. У яблуні, груші й інших рослин щорічно після плодоносіння відмирають плодові гілочки. Восени одночасно старіють і обпадають усі листки, але велика частина пагонів і коренева система зберігають життєздатність. Старіння окремих органів може бути корисним для всього рослинного організму: старіюче і відмираюче листя постачає поживні речовини молодшим органам, сприяє підготовці рослин до зимових умов.

Причини і механізми старіння. Старіння зв'язують з генетично обумовленою програмою, а також розглядають як результат нагромадження ушкоджень в онтогенезі клітини, органу і рослини.

Зміна співвідношення фітогормонів. Старіння викликається пору-



Повне досягання пшениці



Старий яблуневий сад

Рис. 136. Фізіологія старіння рослин

шенням співвідношення фітогормонів, що виникають під дією внутрішніх і зовнішніх факторів. У старіючих органах кількість стимуляторів росту різко зменшується, а інгібіторів – збільшується. Початок і розвиток процесу старіння листя супроводжуються збільшенням АБК і етилену в листках і плодах. Процес старіння закінчується їх обпаданням у результаті формування клітин відокремлюючого шару. Основну роль у цьому процесі відіграють зменшення вмісту ауксину в черешку чи плодоніжці і збільшення етилену. Він індукуює синтез целюлази і полігалактуранази,

що розщеплюють основні компоненти клітинних стінок і серединних пластинок у відокремлюючому шарі. Як результат лист чи плід опадають.

Старіння листя. Процес старіння листя починається з зупинки його росту, що корелює зі зниженням фотосинтетичної активності, інтенсивності й ефективності дихання. У листках зменшується вміст хлорофілу, нуклеїнових кислот, деградують клітинні органіди. У жовтіючому листі фотосинтез не забезпечує сталості сухої маси. Лист замість продуктів фотосинтезу постачає в рослину продукти гідролізу полімерів клітини (низькомолекулярні сполуки, що містять азот, фосфор, сірку) (рис. 137).

У процесах старіння листків беруть участь фітохром і природні інгібітори



Рис. 137. Старіння листків

росту. Підвищена температура, нестача води і світла прискорюють старіння листя на рослинах.

Старіння цілої рослини. Воно відображає процеси старіння всіх органів рослини. Старіння рослини тісно зв'язане з уповільненням чи припиненням ростових процесів її тканин і органів. У період старіння різко знижуються інтенсивність фотосинтезу, дихання й інших фізіологічних процесів, обводненість тканин, вміст білків, РНК, калію і магнію, зменшуються дисперсність і гідрофільність білків, змінюються електричні властивості мембран (падає МП), знижується активний компонент транспортування іонів.

Старіння та фактори зовнішньо-

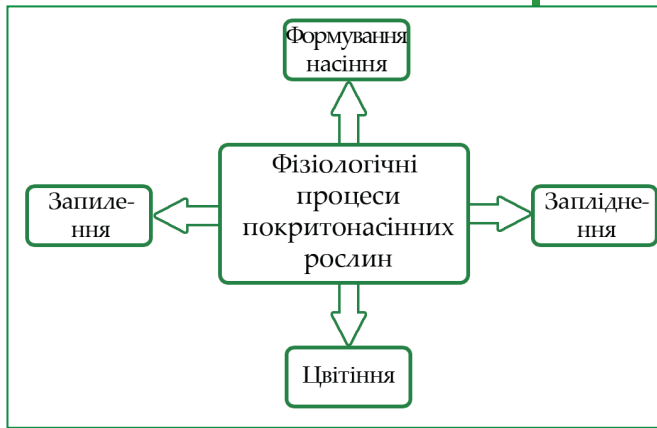
го середовища. У старіючої рослини різко знижується стійкість щодо несприятливих факторів середовища, які легко переносяться молодим організмом і викликають загибель старого. Вікові зміни запрограмовані у спадковій основі, але їх темпи залежать від зовнішнього середовища. Прискорюють старіння нестача поживних речовин і води, занадто низька чи висока температура, іонізуюче випромінювання й ін. У деяких рослин старіння індукується певним фотоперіодом.

6.12. Фізіологія формування насіння, плодів та інших продуктивних частин рослин. Типи розмноження рослин

Типи розмноження. Найважливішою функцією живих організмів є їх здатність розмножуватися. **Розмноження рослин** – це фізіологічний процес відтворення собі подібних організмів, що забезпечує безперервність існування виду і розселення його представників у довкіллі. Для рослин характерні два типи розмноження: безстатеве і статеве. **Безстатеве** – це розмноження міто- та мейоспорами. Простий поділ спостерігається в одноклітинних організмів, при цьому йому передують реплікація ДНК. До безстатевого відноситься також і вегетативне розмноження, що полягає у відтворенні потомства з вегетативних частин багатоклітинних рослин: окремих клітин, частин тканин і органів (листка, стебла, кореня та їх видозмін – вусів, бульб, цибулин та ін.). Розмноження клітинами і ділянками тканини успішно застосовують у біотехнології. Статеве розмноження здійснюється шляхом злиття гаплоїдних клітин, результат – утворюється зигота. Статеве розмноження має місце у нижчих і вищих рослин. Якщо при статевому розмноженні зливаються гамети протилежних статей однієї чи різних особин, то таке запліднення називається **сингамією**. При цьому зигота має диплоїдний стан і несе в собі спадкову основу чоловічого і жіночого

організмів. Іноді зародок розвивається з різних клітин гаметофіту – таке розмноження називається **апоміксисом**, при цьому утворюються або гаплоїдні зародки (з редукованих ядер), або диплоїдні (з нередукованих). Прикладом апоміксису може служити партеногенез (утворення зародка з незаплідненої яйцеклітини). Система статевого розмноження в покритонасінних рослин включає чотири фізіологічних процеси: цвітіння, запилення, запліднення і формування насіння.

Фізіологія цвітіння. Квітка – це репродуктивний орган покритонасінних



рослин, що складається з укороченого стебла, на якому розташовані чашечка, віночок, андроцей і гинецей. Квітка виконує функції спорогенезу, гаметогенезу, запилення і запліднення. Вона є органом як безстатевого (утворення спор), так і статевого (утворення гамет) розмноження (рис. 138).

Цвітіння в ботанічному розумінні – це період у житті рослин від мо-

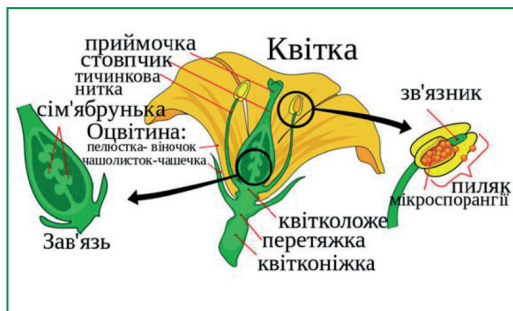


Рис. 138. Будова квітки

менту розкриття бутона до засихання віночка і тичинок окремої квітки. Цвітіння окремої особини триває від розкриття перших квіток до відцвітання останніх. У фізіологічному плані цвітіння розглядається як комплекс процесів, що протікають у період від початку закладання квіткових зачатків до запліднення й утворення зиготи. Перехід покритонасінних рослин до цвітіння включає компетенцію, ініціацію і евокацію.

Компетенція (здатність зацвітати) виникає у різних рослин тільки у певному віці. Так, яблуня зацвітає у віці 5–6 років, а дуб – понад 40 років. Для цвітіння необхідно також, щоб рослина цілком завершила ювенільний етап онтогенезу. Важливе значення має нагромадження достатньої кількості поживних речовин, необхідних для утворення репродуктивних органів і насіння. Існує принцип мінімальної кількості листків, необхідних для закладення перших квіток. Час цвітіння (перехід до репродуктивної

фази) у значній мірі зв'язаний з найважливішими факторами зовнішнього середовища. Відомо, що підвищене азотне живлення, яке підсилює вегетативний ріст рослин, гальмує цвітіння. Нестача вологи в ґрунті, як і багатьох інших життєво важливих чинників, як правило, прискорює репродуктивний розвиток рослин. У цьому виражається прагнення кожного виду створити своє потомство навіть у несприятливих зовнішніх умовах. Істотну роль у цвітінні відіграють деякі мікроелементи, у першу чергу, залізо і мідь. Найтриваліше цвітіння спостерігається в сприятливі роки, коли температура, вологість і інші фактори знаходяться на рівні середніх багаторічних. Ініціація цвітіння зв'язана зі сприйняттям рослиною специфічних зовнішніх і внутрішніх факторів, що створюють умови для закладання квіткових зачатків. До

найважливіших екзогенних факторів відносяться чергування дня і ночі (фотоперіодизм) та температурні умови, необхідні для яровизації.

Ендогенні фактори зв'язані з віковими змінами рослини.

Евокація цвітіння є завершальною фазою ініціації, під час якої в апексі відбуваються процеси, необхідні для закладання квіткових зачатків. Процеси ці відбуваються на різних рівнях. На субклітинному збільшується вміст субстратів дихання і його інтенсивність, підсилюється синтез РНК і білків, змінюється склад останніх, підвищується активність деяких ферментів. На клітинному рівні відбувається синхронізація біохімічних процесів у клітинах, як результат настає їх одночасний і прискорений поділ. На гістологічному рівні йде реорганізація меристеми: зникають зони, вакуолізується стрижнева серцевинна меристема. На макроморфологічному рівні відбуваються рання ініціація бічних меристем, збільшення швидкості формування горбків, змінюється порядок розташування листя на стеблі. Таким чином, в апікальній меристемі відбуваються зміни, що забезпечують розвиток квітки і виконання нею генеративних функцій. Як результат диференціації тканин утворюються структурні елементи квітки: чашечка, віночок, андроцей і гінецей.

Фізіологія запилення і запліднення. Процеси, зв'язані з заплідненням, розділяють на чотири фази: запилення, проростання пилку на приймочці, ріст пилкових трубок у тканинах стовпчика і власне запліднення.

Запилення. У зрілому стані чоловічий і жіночий гаметофіти мають мінімальну фізіологічну активність. Під час попадання пилку на приймочку маточки внаслідок їхнього злипання (адгезії) у зоні зіткнення з поверхнею відбуваються активні метаболічні процеси. Пилок по-

чинає поглинати воду з приймочки і набухати. При цьому він виділяє на поверхню приймочки білки, амінокислоти, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, ліпіди, пігменти, гідролітичні ферменти й інші фізіологічно активні речовини.

Запліднення. Пилкова трубка прориває через мікропіле в зародковий мішок, де вона входить у контакт з однією із синергід. Вміст трубки, її цитоплазма, вегетативне ядро і спермії зливаються з цитоплазмою синергиди. Один із сперміїв запліднює яйцеклітину, як результат утворюється диплоїдна зигота, що дає початок зародку. Інший спермій зливається з диплоїдним вторинним ядром зародкового мішка, що призводить до виникнення триплоїдної первинної клітини ендосперму. У цьому полягає властиве покритонасінним рослинам подвійне запліднення, відкрите С.Г. Навашиним у 1898 р. Під час виливу вмісту пилкової трубки в зародковий мішок у ньому створюється певне фізіологічне середовище, що у випадку сумісності жіночих і чоловічих статевих елементів буде сприяти процесу запліднення, а за несумісності – перешкоджати йому (рис. 139).

Як результат запилення і запліднення утворюються диплоїдна зигота і триплоїдна первинна клітина ендосперму.

Після цього настає процес формування насіння, під яким необхідно розуміти набуття властивих цій рослині форм, розмірів, біохімічного складу, здатності проростати і давати потомство. Цей

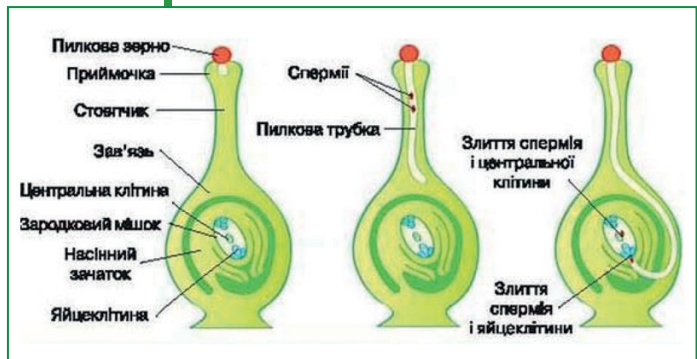


Рис. 139. Ріст пилкової трубки і подвійне запліднення

Кілька цікавих фактів про рослини:

▪ роздвоєні вусики на гілках винограду роблять обертальні рухи, здійснюючи повний оборот за дві години.

А сама верхівка молодої гілки винограду, за спостереженнями Чарльза Дарвіна, робить оборот за чотири години;

▪ найживильніший у світі плід – авокадо. Він містить на фунт їстівної маси 741 калорію. А найменш поживний овоч – огірок, містить на фунт їстівної маси всього 73 калорії



процес супроводжується виникненням нових тканин і органів. Формування насіння – це ембріональний період онтогенезу рослин.

Вивчення формування насіння має важливе теоретичне і практичне значення, оскільки воно несе у собі спадкову основу нового організму, містить запасні поживні речовини, необхідні для становлення проростка. Нормально розвинене насіння – важливий фактор врожаю даного покоління й основа урожаю наступного.

6.13. Фізіологія спокою і проростання насіння

Типи спокою насіння і фактори, що їх обумовлюють. В еволюції рослин насіння – це найважливіший, а в більшості випадків – єдиний засіб збереження в природі видової розмаїтості. У рослин у зв'язку з цим виникло багато пристосувальних властивостей, однією з яких є здатність насіння знаходитися в стані спокою, що дає йому можливість тривалий час зберігати життєздатність. Під час припинення

дії факторів спокою насіння проростає і утворює нове покоління рослин. Спокій насіння відноситься до завершальної фази ембріонального періоду онтогенезу. Основним біологічним процесом, що спостерігається під час органічного спокою насіння, є його фізіологічне дозрівання, унаслідок якого відбуваються структурні та біохімічні перетворення і насіння набуває здатності до активного проростання. Цей процес може здійснюватися в дозбиральний період на материнській рослині (часто спостерігається в озимих), під час зберігання (у ярих) і навіть у ґрунті після посіву (у женьшеню). Спокій буває змушеним і органічним. Причиною змушеного спокою є різні фактори зовнішнього середовища, що перешкоджають проростанню, найчастіше несприятлива температура чи нестача вологи. Під час органічного спокою насіння в зрілому стані не здатне прорости навіть за сприятливих умов. Затримка проростання при цьому викликається властивостями зародка чи тканин, що оточують його, а саме: ендосперму, насінної шкірки, а також оплодня. Усі прояви органічного спокою поділяють на три групи: екзогенний, ендогенний і комбінований.

Екзогенний спокій. Фізичний екзогенний спокій обумовлений водонепроникністю насінної шкірки, що має розвинуту кутикулу і шар палісадних клітин. Таке насіння називається твердим (люпин, люцерна, лядвинець та ін.). Механічний екзогенний спокій зв'язується з механічною перешкодою проростанню, створюваною оплоднем чи його внутрішньою частиною (шкаралупа ліщини, кісточка багатьох плодів). Видалення шкаралупи прискорює проростання насіння. Хімічний екзогенний спокій викликається інгібіторами, що містяться в насінні і запобігають його проростанню в несприятливих умовах. У числі інгібіторів оплодня такого насіння виявлені різні фенольні сполуки – саліцилова, оксибензойна, корична, а також абсцизова кислоти.

Видалення оплодня чи промивання плодів забезпечує активне проростання насіння.

Ендогенний спокій. Морфологічний ендогенний спокій обумовлений недорозвиненістю зародка. Насіння може проростати тільки після завершення розвитку ембріона. Зазначеному процесу сприяє тепла стратифікація, яка може тривати кілька місяців. Розповсюджений у буряку, ясена й ін. Фізіологічний ендогенний спокій обумовлений зниженою активністю зародка, що у сполученні з погіршенням газообміну покривів створює фізіологічний механізм гальмування проростання насіння. Фізіологічний спокій поділяється на три типи: неглибокий, глибокий і проміжний.

Неглибокий спокій виявляється в тимчасовій затримці проростання чи

зниженні схожості. Він характерний для багатьох культурних рослин (пшениця, ячмінь, соняшник, салат та ін.). Зберігання такого насіння, пророщення в умовах змінних температур і дія світла під час набрякання сприяють припиненню спокою. Активізують проростання насіння також пошкодження покривів насіння й обробка цитокінінами, гіберелінами, тіосечовиною й іншими речовинами. Глибокий спокій відрізняється тим, що зародок хоча і рушає в ріст, але проростання проходить уповільнено і ненормально. Спокій порушується лише за тривалої холодної стратифікації насіння. Характерний для багатьох плодкових і деяких трав'янистих рослин. Активізується проростання насіння за тривалої стратифікації, сухого зберігання й обробки гіберелінами.

Питання для самоконтролю

1. Ріст і розвиток як інтегральні процеси.
2. Локалізація процесу росту.
3. Принципи регуляції росту і розвитку.
4. Фізіологія проростання насіння.
5. Спокій рослин, його фізіолого-біохімічні ознаки.
6. Типи спокою у рослин.
7. Фактори, які регулюють ріст і розвиток рослинного організму.

7. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ

7.1. Пристосування і стійкість рослин

7.2. Холодостійкість рослин. Способи підвищення холодостійкості

7.3. Морозостійкість рослин. Процеси, що відбуваються у клітинах під час їх замерзання

7.4. Зимостійкість рослин. Причини зимової загибелі сільськогосподарських рослин

7.5. Випрівання та снігова пліснява

7.6. Інші несприятливі фактори осінньої та зимово-весняної вегетації озимих рослин

7.7. Вилягання рослин і його причини

7.8. Жаростійкість рослин

7.9. Посухостійкість рослин

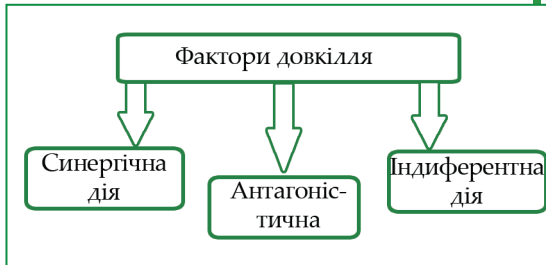
7.10. Солестійкість рослин

7.11. Сійкість рослин до забруднення довкілля

7.12. Сійкість рослин до хвороб

7.1. Пристосування і стійкість рослин

На рослинні організми як сприятливі, так і несприятливі фактори діють у певному співвідношенні. Отже, відзначаються різні форми взаємодії факторів довкілля.



Синергічна дія факторів полягає у спільному їх впливі, що призводить до підсилення ефекту. Наприклад, за одночасної дії на рослини озимих випрівання та снігової плісняви їх загальний згубний ефект підсилюється. Антагоністична дія факторів виявляється у придушенні впливу одного агента дією іншого (рис. 140).

Індиферентна дія факторів полягає у незалежному впливі різних елементів довкілля на розвиток рослин.

Рослинному організму притаманні стресові ситуації. Стрес як реакція організму на несприятливі фактори має

такі фази: первинна стресова реакція, адаптація, виснаження ресурсів надійності.



Рис. 140. Озима пшениця, уражена сніговою пліснявою

Первинна стресова реакція може бути продемонстрована на прикладі впливу на листя проростків квасолі продувним повітрям за температури 38 °С. Вже через 12–30 хв листки в'януть і опускаються. Потім за подальшого обдування теплим повітрям настає фаза

адаптації, як результат рослина повертається у нормальний стан. Адаптація, тобто пристосування організму до конкретних умов існування, досягається у індивідуумів за рахунок фізіологічних механізмів – фізіологічної адаптації, а в популяції організмів (виду) – завдяки механізмам генетичної мінливості й спадковості – генетичної адаптації.

Для запобігання порушень, викликаних дією стресорів, в організмі існує система стабілізації: принципи надмірності та гетерогенності рівнозначних компонентів, механізми гомеостазу. **Гомеостаз** – здатність біологічних систем протистояти змінам і зберігати відносну незмінність будови та властивостей. На кожному рівні біологічної організації діють певні механізми. На молекулярному рівні принцип надмірності виявляється, наприклад, у поліплоїдії (рис. 141), на організмовому – в утворенні великої кількості гамет і насіння.

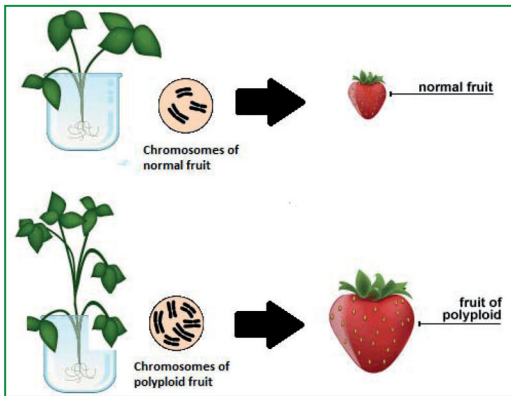


Рис. 141. Явище поліплоїдії

Для знешкодження стресових порушень існує система репарації (відновлення), яка теж діє на різних рівнях. Прикладом відновної діяльності на молекулярному рівні може бути ензиматична репарація пошкодженої молекули ДНК, на організмовому – збудження пазушних бруньок під час пошкодження апікальної меристеми, регенерація тканин та органів тощо.

У рослин захист від стресорів забезпечується особливостями анатомічної будови, спеціальними органами захис-

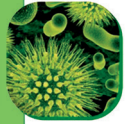
ту, рухливими та фізіологічними реакціями, синтезом захисних речовин. Ареал рослин визначається певним комплексом екологічних факторів – тривалістю періоду вегетації, світлового дня, умовами температури та зволоження, інтенсивністю освітлення, властивостями ґрунтового покриву, поширенням хвороб і шкідників та іншими особливостями. У кожному з них у процесі еволюції чи селекції сформувався той чи інший видовий склад рослин, який відрізняється за своїм ставленням до умов довкілля. Так, у районах з коротким і холодним літом поширені ранньостиглі й холодостійкі рослини, у посушливих і жарких – посухостійкі та жаростійкі рослини, у більш північних широтах та гірських районах – рослини довгого дня, а на півдні – короткоденні. Це стосується як дикорослих, так і культурних рослинних форм. Землеробська діяльність людини, народна та наукова селекція відіграли важливу роль у формуванні пристосувальних функцій рослин до життєвих факторів та у підвищенні їх продуктивності. Виходячи з біологічних особливостей рослин, що визначають їх стійкість до несприятливих факторів, а також потенційної продуктивності в конкретних ґрунтово-кліматичних зонах, у сільськогосподарській практиці впроваджується агрокліматичне районування різних видів сільськогосподарських рослин і сортів.

7.2. Холодостійкість рослин. Способи підвищення холодостійкості

Одним із явищ, що пов'язане з термічним впливом на рослини, є дія холоду та відповідна реакція організму на нього. Здатність рослин витримувати низькі позитивні температури називається **холодостійкістю**. Для оцінювання холодостійкості рослин користуються поняттям «**біологічний нуль**» – температура, за якої припиняється активний ріст рослин. Причому рівні цього параметру для різних органів рослин неоднакові.

Цікаве.

▪ 1 стадія тривоги і гальмування більшості процесів (для рослин, які не мають нервової системи, це первинна стрес-реакція, коли йдуть відхилення в фізіолого-біохімічних процесах);



▪ 2 стадія адаптації – коли йде вироблення пристосування до стресу;

▪ 3 стадія виснаження – коли адаптивний потенціал організму достатній або недостатній для подолання стресу. Якщо це відбувається за надвисокої напруги стресу – організм гине.



Найбільш холодостійкими є рослини ранніх строків сівби. Про їх холодостійкість можна судити за показником суми біологічних температур, яка необхідна для росту і розвитку рослин, починаючи від проростання насіння і до досягання урожаю (рис. 142). Показник цього параметру для ранньостиглих рослин становить 1200–1600°C, середньоранніх – 1600–2200, середньостиглих – 2200–2800, середньопізніх – 2800–3400 та пізньостиглих – 3400–4000°C.



Рис. 142. Холодостійкість рослин озимої пшениці

Пошкодження рослин температурами, нижчими за біологічний нуль, зумовлюється складними фізіологічними перетвореннями у клітинах. Насамперед порушується внутріклітинний обмін речовин, втрачається каталізуюча здатність ферментів під час синтетичних реакцій, а також спостерігається дезорганізація обміну нуклеїнових кислот у генетичному ланцюгу ДНК – РНК – білок – ознака. Цим можна пояснити дію низьких температур як мутагенного фактора. Змінюється структура мітохондрій та пластид, що призводить до уповільнення аеробного дихання та фотосинтезу, процеси катаболізму переважають над анаболізмом, що зумовлює втрати рослинами продуктів синтезу. Значно змінюється проникність мембрани, що призводить до порушення надходження речовин у рослини як у ксилемній, так і у флоемній системах. За дії екстремальних температур настає коагуляція протопласта. Все це зумовлює послаблення стійкості рослин щодо хвороб та шкідників. Для захисту теплолюбних рослин від пошкоджень холодом застосовують термічне загартування їх насіння або розсади. Для цього насіння, що покільчилося, перед сівбою витримують за температури 0–2°C протягом доби і довше, а для розсади перед висаджуванням у ґрунт температуру поступово знижують або поперемінно піддають рослину впливу зниженої й звичайної температури.

7.3. Морозостійкість рослин.

Процеси, що відбуваються у клітинах під час їх замерзання

Морозостійкість польових рослин. Здатність рослин витримувати дію негативних температур називається морозостійкістю.

Морозостійкість озимих хлібів, ріпаку і багаторічних трав з осені підвищується, у певний період досягаючи максимуму, наприкінці зими й на початку весни знижується.

Сорти, в яких раніше уповільнюється ріст восени і не відновлюється під час

зимових відлиг, більше нагромаджують захисних речовин, економніше витрачають цукор і виявляють вищу стійкість до морозів, ніж сорти, в яких пізніше припиняється осінній ріст і активніше відновлюється під час зимового потепління. Перехід від спокою до активної життєдіяльності спостерігається навесні. Відновлення ростових процесів у цей час супроводжується різким зниженням морозостійкості. Тому весняні заморозки ще небезпечніші для рослин, ніж сильніші зимові морози. Значну роль у зимостійкості різних видів озимих відіграють умови загартовування (рис. 143, 144).



Рис. 143. Морозостійкість рослин:
*а – вплив використання регуляторів
 росту на морозостійкість сходів ріпаку;
 б – ріпак без обробки регуляторів
 (навесні ділянка контролю загинула)*



**Рис. 144. Холодостійкість
 рослин озимої пшениці**

Найбільші морози витримує озиме жито – до мінус 25–30°C в зоні вузла кущення. Під покривом снігу в 20–35 см воно витримує до мінус 58–60°C. Критичною температурою для сучасних сортів озимої пшениці є мінус 18–20 °C в зоні вузла кущення. Найменш морозостійким серед колосових хлібів є ячмінь – температури мінус 12–15°C для нього небезпечні. Озимий ріпак під

снігом 35–50 см витримує морози до мінус 25°C, але у безсніжну зиму за переозволоженого ґрунту температура мінус 7–10°C для нього згубна.

Вузли кущення у злаків стійкіші до морозу, ніж листя, оскільки вони мають вищу концентрацію клітинного соку й захищені шаром ґрунту. В них зосереджені меристематичні тканини, представлені зачатками стеблових вузлів, із яких формуються стеблові міжвузля, і точками росту (конусами наростання) головного пагона та пагонів кущення. Якщо листя вимерзло, а вузли кущення залишилися живими, то з них утворюються нові пагони, здатні сформувати задовільний урожай (рис. 145).

У плодових та ягідних рослин, як причини, так і форми виявлення негативної дії низьких температур у принципі такі самі, як і в озимих трав'янистих рослин, але разом з цим вони мають свої особливості. Від дії морозів у деревних порід спостерігаються зовнішні та внутрішні пошкодження. Перші – утворення тріщин на штабмі, обмерзання гілок, молодих пагонів і бруньок, пошкодження кореневої шийки і коріння. Внутрішні пошкодження – в основному травмування тканин, що виявляється в розриві та зміні нормального забарвлення деревини і серцевини.



**Рис. 145. Дія та наслідки заморозку
 на цвіт**

У фазі активного росту дерев та чагарників найінтенсивніше пошкоджуються низькими температурами камбій, молода кора та заболонь. У визрілих тканинах насамперед пошкоджується серцевина гілок, а потім заболонь і старі клітини кори. Камбій зимою найбільш стійкий до моро-

зів – це пояснюється тим, що в ньому міститься велика кількість цукрів, олії, енергійніше відбувається дихання, ніж у старіших тканинах. Найстійкіший камбій у яблуні, менше – у персика та абрикоса. Навіть після лютих зим, коли у персика тканини гілок і пагонів потемніли, за сприятливих умов весни камбій починає рости, утворює нові шари ксилеми та флоєми; таке дерево оживає і плодоносить. Досить низькою морозостійкістю відзначається коріння, що зумовлюється знаходженням його у ґрунті, де немає умов для загартовування. Оголене влітку коріння витримує морози до мінус 16°, тоді як вкрите землею – до мінус 10,5°C. Пошкодження бруньок низькими температурами зумовлюється входом їх у зиму у незрілому стані, або коли морози перевищують критичні рівні чи спостерігається чергування тепла і холоду. Критичною температурою для плодкових бруньок яблуні є мінус 35–40°C, для груші – мінус 30–35°C. Найменш морозостійкі бруньки абрикоса і особливо персика.



Важливий параметр морозостійкості плодкових – інтенсивність їх зимової транспірації. Що менше випаровування води, то сорти більше просуваються на північ. Втрата води деревами призводить до зимової посухи, що збільшує зимові пошкодження рослин і впливає на їх стан під час весняно-літньої вегетації та продуктивність.

Під час активної вегетації рослин бувають випадки зниження температури

до негативних значень – таке явище називається заморозками. Вони бувають навесні, влітку і восени у різні періоди онтогенезу рослин.



Важливу роль у стійкості до заморозків відіграє фаза розвитку рослин. Особливо небезпечні заморозки у період цвітіння – початок плодоношення. Наприклад, ярі зернові у фазі сходів витримують до мінус 8 °С, у фазі трубкування – мінус 3 °С, а за цвітіння – мінус 1–2 °С.

Для запобігання дії заморозків та зменшення пошкоджень рослин застосовують різноманітні способи захисту. Це посів в оптимальні строки, а також використання розсади як садивного матеріалу для овочевих та декоративних рослин, що дає змогу висаджувати їх у відкритий ґрунт під час настання стійких сприятливих температур. Поширені способи захисту – димові завіси й накриття рослин паперовими ковпаками, солом'яними матами, прозорою плівкою. Своєчасне димлення послаблює силу заморозку на 1–2 °С. Добрі результати дає дощування рослин перед заморозками. Маючи велику теплоємність, вода зменшує охолодження рослин. Крім того, швидше відбувається поновлення тургору клітин.

7.4. Зимостійкість рослин. Причини зимової загибелі сільськогосподарських рослин

Під час визначення понять, пов'язаних із стійкістю рослин до тих чи інших несприятливих факторів, деколи цю властивість розглядають як здатність рослин витримувати без шкоди для себе (чи без зниження урожаю) несприятливий фактор. Такий підхід не зовсім правильний, оскільки стійкість рослин до екстремальних умов середовища може бути різною: високою, середньою чи низькою. Отже, за високої стійкості шкода для рослин буде невеликою або її зовсім не буде, а за низької вона буде дуже значною.

Таким чином, **стійкість рослин** – їх здатність витримувати дію конкретного фактора. Шкода ж від цієї дії визначається ступенем стійкості. Підвищена продуктивність озимих рослин порівняно з ярими зумовлюється низкою біологічних особливостей. Це насамперед здатність озимих краще використовувати вологу осіннього і ранньовесняного періодів, міцний розвиток восени кореневої системи та інтенсивне кущення, озимі рослини за оптимальних строків сівби менше пошкоджуються приховано стебловими шкідниками, а навесні у них відбувається активна диференціація зачаткового колосу, коли у ярих ще не з'явилися сходи. Але всі ці переваги озимих рослин можуть бути реалізовані лише за їх успішної перезимівлі (рис. 146).



Рис. 146. Холодостійкість рослин озимої пшениці

Здатність рослин витримувати різноманітні несприятливі умови довкілля у зимовий та ранньовесняний періоди вегетації називається **зимостійкістю**. Причини пошкодження й загибелі озимих під час перезимівлі дуже різноманітні. Вони можуть зумовлюватися сильними морозами, різким коливанням температури, занадто глибоким сніговим покривом, крижаними кірками, застоєм води, грибними хворобами, шкідниками та іншими факторами. Зимостійкість обумовлюється складним комплексом ознак і властивостей рослин. Це явище використовується селекціонерами під час оцінювання зимостійкості озимих зернових і в технології їх вирощування

у виробничих умовах. Сстійкість рослин до несприятливих умов забезпечується насамперед генетичним потенціалом рослинних форм, а також підготовленістю до зимівлі, тобто загартовуванням.

Загартовування рослин зумовлюється комплексом фізіологічних та біохімічних процесів, що відбуваються в озимих рослин восени. Загартовування озимих відбувається у дві фази. У першій за сонячної погоди й температури вдень 8–15°C і нічної прохолоди (близько 0°C) відбувається нагромадження цукрів у вузлах кущення та піхвах листка. У вузлі кущення різних сортів озимої пшениці сумарних цукрів нагромаджується від 30,4 до 44,6 %, а в листках – від 9,3 до 15 % сухої речовини. За таких умов цукри, що синтезувалися за рахунок фотосинтезу вдень, повністю не витрачаються на дихання й нагромаджуються у рослині – це переважно моносахариди (глюкоза) та дисахариди (сахароза). Нагромаджені цукри виконують захисну функцію, а також є запасною поживою для підтримки життєдіяльності рослин узимку й вихідним матеріалом для синтезу складних органічних сполук на початку весняної вегетації. Причому моно- і дисахариди однаковою мірою виконують захисні функції.

Спеціальні препарати, що захищають рослини від раптового і різкого похолодання та інших стресових ситуацій, називаються **кріопротекторами**. Крім цукрів, ними можуть бути також гідрофобні білки. Кріопротектори мають здатність зв'язувати велику кількість води у вигляді оболонки молекул цих речовин. Вода у такому стані не замерзає й не транспортується, залишаючись у клітинах, захищаючи їх від внутрішньоклітинного льоду та надмірного зневоднення.

Однак нагромадження кріопротекторів – не єдиний фактор загартовування озимих. Важливою є друга фаза загартовування, яка відбувається наприкінці осені в замерзлих рослинах за слабких морозів (0–5 °C) як на світлі, так

і у темряві. При цьому спостерігається часткове зневоднення тканин, перехід деякої частини води у зв'язаний стан, збільшення концентрації клітинного соку як за рахунок зневоднення, так і в результаті нагромадження цукрів, білків і ліпідів з підвищеною насиченістю жирних кислот. Крім того, змінюються фізичні властивості протопласта: в ньому уповільнюється тепловий рух молекул.

7.5. Випрівання та снігова пліснява

Випрівання відбувається за температури близько 0°C, коли у рослин ріст і дихання уповільнюються, але не припиняються, а тому за відсутності фотосинтезу вони поступово витрачають запаси асимілятів і як результат виснаження загибель настає лише через кілька місяців. Цей процес найінтенсивніше відбувається в темряві під шаром снігу 50 см і більше.

Під товщею снігу рослини витрачають на дихання наявний кисень, за рахунок підвищених температур втрачають загартовування, у них швидше відбувається яровізація, що зумовлює їх загибель навіть за незначних весняних заморозків. За відсутності світла відмирає старе листя та руйнуються хлоропласти, що призводить до вуглеводно-білкового виснаження, а також відбуваються незворотні зміни мембранних структур. Стійкість до випрівання значно знижується за втрати рослинами листя до початку зими під впливом посухи, хвороб, шкідників. Стан розвитку рослин (ступінь проходження яровізації) мало впливає на стійкість до випрівання, отже, ця властивість не пов'язана з озимістю, а є наслідком екологічної пристосованості. Під час випрівання вміст цукру у рослин знижується, і коли він досягає рівня 3–5 %, вони гинуть. При цьому інтенсивно розпадаються білки, за рахунок чого підвищується вміст вільних амінокислот, небілкового азоту, а також

токсичного для організму аміаку. Внаслідок зменшення запасів енергетичних речовин і виснаження рослин їх дихання у процесі випрівання поступово уповільнюється. Внаслідок виснаження у процесі випрівання рослини озимих дуже легко уражаються грибною інфекцією. Це явище називається **сніговою пліснявою**, або фітопатологічним випріванням (рис. 147). Серед поширених збудників цього явища є гриби *Fusarium nivale* Ces., *Fusarium culmorum* Sacc., *Sclerotinia gramineorum* Elenev.



Рис. 147. Рослини, уражені сніговою пліснявою

Для підвищення стійкості озимих рослин до випрівання та снігової плісняви на виробництві вживають низку заходів. Під час випадання раннього снігу на непромерзлий ґрунт його необхідно ущільнити котками, що сприятиме промерзанню ґрунту й гальмуванню росту рослин. У місцях, де навесні сніг тоне слабо, необхідно його поверхню посипати торфом, попелом, сажею чи ґрунтом. Своєчасне весняне боронування озимих – важливий захід боротьби із сніговою пліснявою: при цьому видаляються органічні рештки, уражені інфекцією, та аерується поверхневий шар ґрунту. Для знищення збудників снігової плісняви застосовують обробку насіння фунгіцидом Витавакс у нормі 3 кг препарату на 1 т насіння, Кінто Дуо з нормою використання 2–2,5 л/т насіння.

Важлива роль у боротьбі з хворобами належить сорту. Найстійкіши-

ми до фузаріозу й септоріозу є сорти, що навесні швидко ростуть, утворюють нове листя й коріння, чим випереджають весняний розвиток грибів і ураження ними рослин озимих.

7.6. Інші несприятливі фактори осінньої та зимово-весняної вегетації озимих рослин

Вимокання. Великої шкоди рослинам озимих завдає вимокання, яке зумовлюється затопленням посівів під час зимових відлиг та внаслідок нагромадження талих вод ранньою весною (рис. 148). Звичайно, це явище у низці випадків спостерігається і на посівах ранніх ярих рослин. Тривале перезволоження ґрунту та затоплення небезпечне для озимих у всі фази їх розвитку, але особливо у перший період, коли формується вузол кущення і відбувається загартовування рослин. При цьому послаблюється інтенсивність фотосинтезу, знижується вміст цукрів та інших захисних речовин, рослини погано зимують, а навесні утворюється менше озернених колосків. Не менш небезпечно затоплення й на початку весняної вегетації, коли рослини втрачають ефект загартовування.



Рис. 148. Вимокання

Стійкість рослин до затоплення визначається добре розвинутою аеренхімною тканиною коренів та надземних органів, через яку кисень надходить з листя.

Дія вимокання посилюється, коли відразу після відлиги настають морози й утворюється льодова кірка. Для знешкодження негативної дії вимокання

застосовують своєчасний спуск води з полів та підживлення озимих азотом.

Випирання. Це явище спостерігається у тих випадках, коли рослини входять у зиму слаборозвиненими, тобто якщо вони не встигають розкущитися і сформувані вузлові корені, а рано навесні підпадають під тривалий вплив періодичного відтавання (вранці) та замерзання (увечері) ґрунту, насиченого талою водою. Суть процесу випирання така: за зниження температури повітря замерзання мокрого шару ґрунту починається з поверхні. Кірка льоду, яка утворюється, примерзає до рослини і потовщується за рахунок вологи шару ґрунту, що знаходиться під нею. При цьому рослини (недорозвинені корені яких практично не чинять опору) щодоби витягаються з ґрунту на висоту, яка дорівнює товщині кірки. Як результат багаторазового замерзання і відтавання рослини витягаються настільки, що коріння може опинитися повністю на поверхні ґрунту.

У випадках, коли слабкі первинні корінці ще знаходяться у невіддаленому шарі ґрунту, а кірка льоду, яка утворюється над мокрим його шаром, виявляється досить товстою, спостерігається їх обривання. Інколи корені обриваються і в досить розвинених рослин. Але це відбувається тоді, коли у зоні коренів рано навесні нагромаджується багато снігової води і після цього значно знижується температура. Оскільки випирання є одним із результатів низької агротехнології, насамперед пізньої оранки та сівби, то і запобіжні міри боротьби з ним полягають у підвищенні рівня агротехнології.

Льодова кірка. Найбільш небезпечною є притерта прозора льодова кірка, яка утворюється, коли під час відлиги сходить сніг, а вода на поверхні ґрунту замерзає, рослини ж опиняються вмерзлими у лід (рис. 149). Відомо, що лід має у 5 разів вищу теплопровідність, ніж сніг, отже, льодова кірка сприяє вимерзанню рослин навіть за незначних морозів. Підвісна, або під-

перта льодова кірка утворюється таким чином, що між ґрунтом та нею існує повітряний простір, під час утворення такої кірки на слабопромерзлому ґрунті рослини можуть страждати від випрівання. У такому випадку підвисну кірку руйнують, що сприяє охолодженню ґрунту. Механічне ж руйнування притертої льодової кірки навіть шкідливе, бо разом з льодом пошкоджуються рослини. Кращий ефект дає посипання її золою, торфом, ґрунтом, сажею, що прискорює танення льоду.



Рис. 149. Льодова кірка

Видування та пилові бурі спостерігаються у посушливу вітряну погоду за відсутності снігового покриву. При цьому вузли кущення оголюються й пошкоджуються механічно, а листя січеться дрібними піщаними частинками. Під час пилових бур спостерігаються також наноси пилу, від чого рослини гинуть.

7.7. Вилягання рослин і його причини

Основними причинами вилягання хлібів є надмірне зволоження, високі норми азотних добрив, нестача світла, вітри та ураження рослин грибковими хворобами, особливо кореневими гнилями. Залежно від переважної дії того чи іншого фактора відзначається три типи вилягання:

- прикореневе вилягання зумовлюється поганим укоріненням, особливо за підвищеної вологості ґрунту;
- стеблове – відбувається внаслідок вигину й наступного перелому стебла під дією надземної частини рослини, вітру, дощів, а також при ураженні хворобами;

• поникання, коли стебло вигинається у верхній частині під масою суцвіття.

Стійкість рослин до вилягання зумовлюється широким комплексом морфологічних, анатомічних та біохімічних факторів.

Важливими морфологічними факторами стійкості до вилягання є висота рослин та відношення висоти стебла до його діаметра. У стійких сортів це співвідношення становить до 300, а у нестійких – 500 і більше.

Суттєве значення для стійкості сортів проти вилягання має також морфологія кореневої системи, яка є опорою рослини. У стійких сортів пшениці коренева система відзначається міцним розвитком і радіальною архітектонікою, у нестійких сортів вона обвисла та має мичкуватість безпосередньо під вузлом кущення.

Основними анатомічними ознаками стійкості проти вилягання є товщина стінок стебла, розміри механічних тканин, товщина клітинних оболонок, кількість і розміри судинно-волокнистих пучків, ступінь одерев'яніння оболонок паренхімних клітин та ін.

Поряд з анатомо-морфологічними особливостями рослин важливе місце у проблемі стійкості проти вилягання займають фізіолого-біохімічні фактори. Установлено, що стійкість пшениці й ячменю проти вилягання значною мірою залежить від вмісту в рослинах мінеральних речовин. Стійкі сорти характеризуються більш чи менш рівномірним упродовж онтогенезу співвідношенням азоту, фосфору і калію. У нестійких сортів переважає вміст у рослинах азоту. Причиною вилягання при цьому є порушення обміну речовин, що особливо небезпечно в початковій фазі розвитку, коли внаслідок зниження фотосинтетичної активності настає вуглеводневе голодування й послаблюється механічна міцність стебла.

Щоб запобігти виляганням посівів зернових рослин, застосовують ретарданти, які за характером своєї дії близькі до інгібіторів. Але на відміну від ти-

пових інгібіторів (наприклад, гідразиду малеїнової кислоти), ретарданти не викликають ростових аномалій, деформацій окремих органів, атрофування точки росту, не призводять до зниження інтенсивності нагромадження сухої речовини рослини, хоча сильно уповільнюють їх ріст у висоту.

Важливим джерелом підвищення стійкості колосових рослин до вилягання є селекція (рис. 150). Більшість сучасних сортів озимої пшениці належить до короткостеблових, що зумовлює їх підвищену стійкість до вилягання.



Рис. 150. Вилягання рослин

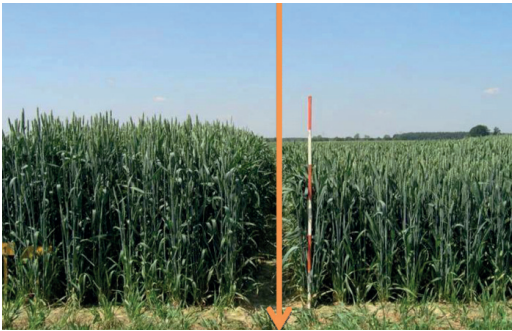


Рис. 151. Контроль (без обробки)
Хлорекватхлорид (ССС) 1,5 л/га



Рис. 152. Підвищення стійкості колосових рослин до вилягання за допомогою ретардантів

Найважливіші ретарданти – хлорхолінхлорид (ССС, емпірична формула $C_5H_{13}Cl_2N$), що застосовують в основному для пшениці, такампазан ($C_2H_6ClO_3P$). Концентрація діючої речовини першого становить 75 %, а другого – від 30 до 40 % (Терпал 46%, Медакс Топ 35%).

Основною дією ретардантів на рослини є підвищення міцності соломини, що зумовлює стійкість до вилягання, зимових несприятливих факторів, посухо-, жаростійкість, стійкість до хвороб і шкідників тощо. Вважається, що ретардант, змінюючи габітус, разом з тим сприяє стабілізації фізіологічних процесів рослин, підвищуючи потенціал їх життєздатності й послаблюючи чутливість до будь-яких стресів.

Під час обробки рослин озимої пшениці Медакс Топ у фазі виходу в трубку в дозі 6 кг/га препарату висота рослин у різних сортів зменшилася на 10–16 см, а стійкість до вилягання значно підвищилася.

7.8. Жаростійкість рослин

Жаростійкість – здатність рослин витримувати дію високих температур. Ця властивість зумовлюється генотиповим потенціалом, онтогенетичним станом рослин, добовим ходом розвитку та співвідношенням температури з іншими факторами середовища.

Рослини за жаростійкістю поділяють на три групи: жаростійкі – головним чином, нижчі рослини: термофільні бактерії та синьо-зелені водорості. Вони витримують підвищення температури до 75–90 °С; жаро-витривалі – рослини сухих місць: сукуленти (витримують температуру до 60 °С) та ксерофіти (до 54 °С); нежаростійкі – мезофіти та водні рослини. Мезофіти, що ростуть за сонячних умов, витримують температуру до 40–47 °С, під час затінення – 40–42 °С, а водні рослини (крім синьо-зелених водоростей) – до 38–42 °С.

Розрізняють два типи жаростійкості: органічну й зумовлену.

Органічна жаростійкість – справа, яка зумовлюється високою термостабільністю біоколоїдів, що витримують без коагуляції пряму дію високих температур.

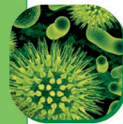
Зумовлена жаростійкість полягає у здатності рослин захищати себе від перегрівання завдяки наявності тих чи інших захисних пристосувань. Прикладом рослин з органічною жаростійкістю може бути диня. Вона, не маючи ніяких захисних пристосувань, за слабкої транспірації погано охолоджується, а тому швидко в'яне, але завдяки високій термостабільності біоколоїдів клітин рослини не гинуть.

За тривалої дії температури від 35 до 40°C змінюється співвідношення між диханням та фотосинтезом. Останній має порівняно нижчий температурний оптимум, ніж дихання. Згідно з правилом Вант-Гоффа, швидкість хімічних реакцій за підвищення температури на 10°C зростає у 2–3 рази. Це правило під час фотосинтезу діє до 30–35 °C, а під час дихання – до 40–50 °C, потім інтенсивність цих метаболічних процесів різко знижується. Отже, цими величинами температури й визначаються температурні оптимуми фотосинтезу й дихання. Тому за температури 35–40°C витрати органічних речовин на дихання переважають їх синтез. Порушення співвідношення синтезу та розпаду речовин зумовлюється неоднаковим ступенем зміни активності відповідних ферментів. При цьому спостерігається нагромадження аміаку, який не встигає вступати у процес синтезу білка й становить токсичну небезпеку для організму. Рослини виснажуються, отруюються, інтенсивніше уражуються грибними хворобами, що призводить до зниження їх продуктивності.

Різні органи рослин мають неоднакову жаростійкість. Так, елементи колосу та квіток витримують вищі температури, ніж листя. Із тканин найстійкіші камбіальні.

Важливе значення у регулюванні реакції рослин на підвищення темпера-

Низькі температури (+4°C) викликають у теплолюбних рослин (огірки, томати) зменшення інтенсивності дихання. Однак у перші години зниження температури в клітинах іноді збільшується кількість АТФ, оскільки ростові процеси, які потребують великої кількості енергії, в перші години охолодження гальмуються. Якщо низькі температури діють довго, то кількість АТФ потім падає. Дефіцит АТФ стає причиною слабого поглинання солей кореневою системою, в результаті порушується надходження води з ґрунту



тури відіграє їх транспірація. Рослини, що інтенсивно випаровують воду, легше уникають перегріву сонячними променями, чим пояснюється висока інтенсивність транспірації у багатьох пустельних рослин.

В умовах сильної спеки внаслідок підсиленої транспірації температура самих органів і тканин рослин знижується на 10–15 °C. Однак це відбувається до меж оптимального температурного рівня, після чого настає денатурація білків, що викликає руйнування білково-ліпідних структур мембран.

Крім транспірації, рослини мають інші пристосування, що захищають їх від теплових пошкоджень. Це розташування листків паралельно променям сонячного світла; опушення чи лусочки, що затіняють поверхню надземних органів рослини; тонкі шари коркової тканини, що охороняють флоему і камбій; наявність кутикули, світле забарвлення південних рослин; високий вміст цукрів і малий води у цитоплазмі тощо.

Для захисту рослин від перегрівання або зменшення його негативного ефекту вживають різних заходів. Важливим є впровадження у виробництво сортів з добре розвинутою кореневою системою та високою термостабільністю біоколоїдів, а також сучасного біостимулятора Ратчет 0,3–0,5 л/га, який сприяє підвищенню стійкості рослин до стресових умов довкілля.

Ефективними є полезахисні смуги, освіжаючі поливи (20–30 м³ /га води), побілка чагарників та плодкових дерев, що охороняє стовбури та скелетні гілки від перегріву.

7.9. Посухостійкість рослин

На земній кулі є ґрунтово-кліматичні зони, де часто виявляється шкідлива дія на рослини нестачі вологи.

Тривалий стан такого явища називається **посухою**. Вона буває атмосферною і ґрунтовою.

Атмосферна посуха характеризується високою температурою й низькою відносною вологістю повітря (10–20 %). Її згубна дія полягає в тому, що під час підсилення транспірації порушується співвідношення між надходженням і витратою води рослиною, внаслідок чого рослина починає в'янути. Пошкодження збільшується, коли атмосферна посуха супроводжується сильним нагрівом рослин сонячним промінням та за наявності вітру. Раптові сухі гарячі вітри призводять до суховіїв, які викликають висихання й відмирання значної частини листя, суцвіть, плодів та зерна, що формується.

Найчастіше атмосферна посуха спостерігається навесні, коли ґрунт ще насичений водою після танення снігу, або ж під час чистого зрошення, яке застоовують в умовах посушливого клімату.

За відсутності опадів і тривалої атмосферної посухи ґрунт висихає, тобто настає ґрунтова посуха. Вона спостерігається переважно у другій половині літа, коли зимові запаси вологи вичерпані, а влітку випало мало опадів.

Така посуха значно небезпечніша,

ніж атмосферна, оскільки сухий ґрунт не забезпечує рослини водою і вони входять у стан тривалого в'янення. При цьому рослинні тканини дуже зневоднюються, їх ріст уповільнюється, а то й зовсім припиняється.

Здатність рослин витримувати сухість повітря та ґрунту називається **посухостійкістю** (рис. 153).



Рис. 153. Посухостійкість рослин

У процесі еволюції під впливом факторів генотипної мінливості (мутагенів, гібридизації) та природного добору, значною мірою зумовленого кліматичними і едафічними чинниками, виникли фітоценози, рослинні компоненти яких мають певний комплекс спільних властивостей. На основі такої спорідненості рослинний світ розподіляється на окремі групи.

Ксерофіти – рослини сухих місць зростання, які здатні завдяки низькій пристосувальних властивостей (ксероморфізм) витримувати перегрів і зневоднення.

Ксероморфізм виявляється у зменшенні розмірів листя та клітин, збільшенні кількості клітин – продихів і мережі жилок порівняно з рослинами з мезоморфною структурою листка. За-

гальною для всіх ксерофітів ознакою є незначні розміри транспіраційної поверхні по відношенню до їх підземної частини. Ксерофіти – це переважно трави або низькорослі чагарники, в яких коренева система в багато разів переважає за своїми розмірами надземну вегетативну масу.

Сукуленти – рослини, що належать до категорії ксерофітів. Серед них найпоширеніші кактуси – рослини з товстим м'ясистим стовбуром, у якому запасується велика кількість води, що дуже повільно витрачається (рис. 154).



Рис. 154. Сукуленти (кактуси)

Листя редувалося в колючки і втрастило свою асиміляційну функцію. Коренева система у них дуже поширюється в боки у верхньому шарі ґрунту і під час дощу перехоплює й запасує воду. Епідерміс вкритий товстою кутикулою й невеликою кількістю майже завжди закритих продихів. Отже, випаровування води відбувається дуже повільно і в основному вночі. Плазма клітин кактусів не здатна до желатинування й посуху витримує у стані обводнення. До цієї групи рослин також належать алое, агава, у яких вода запасується в товстих м'ясистих листках, вкритих щільним

шаром кутикули. Продихи у них теж нечисленні й заглиблені, коренева система розвинута слабо, вода витрачається економно. Усі сукуленти мають низький осмотичний потенціал. Вони можуть існувати без води кілька місяців (рис. 155).



Рис. 155. Тонколісті ксерофіти (евксерофіти)

Тонколісті ксерофіти (евксерофіти). До них належать верблюжа колючка, полин, степова люцерна та ін. Рослини мають довгу кореневу систему, що сягає підґрунтових вод, та ксероморфну будову листя, а тому відзначаються інтенсивною транспірацією. Плазма клітин не желатинується, а тому посуху витримує у стані обводнення. Осмотичний тиск клітин слабкий (рис. 156).



Рис. 156. Жорстколісті ксерофіти (стипаксерофіти)

Жорстколисті ксерофіти (стипаксерофіти) – ковила, степові злаки, перекоти-поле, типчак та ін. Рослини характеризуються високим осмотичним потенціалом за рахунок високої концентрації клітинного соку. Плазма клітин желатинується, що сприяє перенесенню тривалої посухи. Листя має ксероморфну будову, під час посухи скручується і продихи опиняються усередині трубочки, що захищає їх від прямих сонячних променів.

Особливою групою ксерофітів є рослини з листям, редукованим до вигляду лусочок. Функцію фотосинтезу виконують зелені пагони. Коренева система сильно розвинена. Це такі пустельні та напівпустельні рослини, як саксаул, джужгун, ефедра (рис. 157).



Рис. 157. Напівпустельні рослини

Мезофіти – рослини помірного клімату середніх широт, вони менш витривалі щодо посухи, ніж представники ксерофітів. Будова листка у них мезоморфна. Для них характерна добре розвинена коренева система з достатньо високим кореневим тиском. Тканини мають значну водоутримувальну здатність, зумовлену нагро-

мадженням у вакуолях клітин осмотично активних речовин – вуглеводів, органічних кислот, розчинного азоту і мінеральних іонів. Рослини здатні регулювати інтенсивність транспірації за рахунок роботи продихів, скидання листя, а то й плодів.

До мезофітів входить більшість злакових і бобових лучних трав (пирій повзучий, лисохвіст лучний, тимофіївка лучна, люцерна синя та ін.), польові рослини (пшениця, овес, ячмінь, кукурудза, горох, соя, цукровий буряк тощо); майже усі плодіві (за винятком мигдалю і винограду), а також основна маса овочевих рослин (рис. 158).



Рис. 158. Мезофіти

Гідрофіти. Рослини цієї групи не мають пристосувань, що обмежують витрату води, їх клітини великі, з тонкостінною оболонкою, листя з тонкою кутикулою й великими продихами, яких небагато на одиницю поверхні. Як продихова, так і кутикулярна транспірація досить інтенсивна. Осмотичний тиск клітинного соку невисокий. Це рослини, які живуть на берегах водойм – лох, лепешняк, багно, брусниця (рис. 159).



Рис. 159. Гідрофіти

Гідрофіти за особливостями будови та умовами життя дуже близькі до гідрофітів. Листя у них частково чи повністю занурене у воду або плаває на її поверхні. Деякі представники цієї групи мають три різнохарактерних типи листків, що знаходяться під водою, розстеляються на воді та виступають над нею.

Механічні тканини у підводних частинах рослин не розвиваються, але у них добре розвинена аеренхіма, що забезпечує нагромадження кисню. У листків, які знаходяться на воді, продири є лише на верхній їх частині. Слаборозвинені корені мають малу всисну силу й виконують функцію прикріплення рослин у підводному субстраті (мул, щілини скель тощо). До гідрофітів належать чилим, латаття, земноводна гречка та ін. (рис. 160).

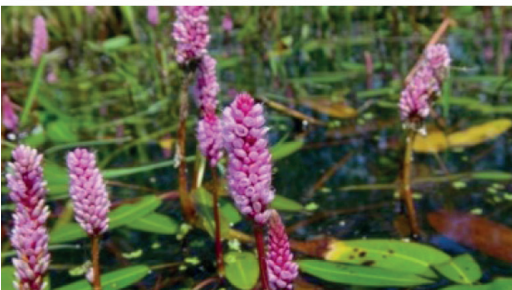


Рис. 160. Гідрофіти

Тривале порушення водного балансу за посухи призводить до зміни інтенсивності та спрямованості фізіологічних процесів у рослині. Шкідлива дія посухи може виявитися у двох випадках: у першому вона губить їх, викликаючи повне відмирання, у другому – лише послаблює життєздатність рослин, що супроводжується зниженням їх продуктивності.

Посухостійкість деревних та чагарникових порід має ті самі фізіологічні основи, що й у трав'янистих рослин. Посухостійкими деревними породами є ті, які витримують посуху, зберігаючи свою життєздатність. Ступінь їх посухостійкості то вища, що меншою мірою під впливом посухи знижується приріст, а також загальний опір організму несприятливим зовнішнім факторам.

Поряд з фізіологічними особливостями посухостійкість плодкових та чагарникових порід зумовлюється комплексом морфологічних і анатомічних ознак. Одним з важливих пристосувань до посухи є глибоке проникнення коренів у ґрунт та порівняно менша площа листяної поверхні крони. Деякі з плодкових мають ксероморфну структуру, опушеність листя та інші пристосувальні особливості.

У боротьбі з посухою рослин є два напрямки – оберігання їх від дії цього несприятливого фактора та зниження ступеня шкоди від впливу посухи. При цьому використовують селекційні, агротехнологічні та меліоративні засоби (рис.161).





Рис. 161. Меліоративні засоби (зрошення)

7.10. Солестійкість рослин

В Україні засолені ґрунти зосереджуються в Автономній Республіці Крим та в південно-східних областях – Одеській, Миколаївській, Херсонській, Донецькій, Запорізькій, Луганській та в низці інших районів, де застосовується зрошення. Усього в Україні в сільськогосподарському виробництві використовується близько 1200 тис. га солонцюватих ґрунтів та до 200 тис. га солонців.

Засоленість ґрунтів відбувається найчастіше у районах недостатнього зволоження, коли вода у вигляді опадів не вимиває з ґрунту всіх утворених під час вивітрювання мінеральних солей, а тому він насичується ними все більше і більше. Особливо часто засоленість ґрунтів спостерігається у низинах, куди стікають дощові води, які на своєму шляху збагачуються розчинними солями. Після випаровування води ці солі нагромаджуються у ґрунті. Значне засолення спостерігається також на зрошуваних площах, особливо там, де існує слабопроникний підґрунтовий горизонт та під час порушення нормального режиму поливу чи дощування. Основні сполуки, що зумовлюють засолення ґрунтів, – натрієва (Na_2CO_3), глауберова (Na_2SO_4) і кухонна сіль (NaCl), а також деякі магнієві та кальцієві солі. Щодо засоленості ґрунтів рослини поділяють на дві групи: галофіти, які здатні витримувати високі

концентрації солей, та глікофіти – рослини, що не можуть рости на засоленних ґрунтах.

У свою чергу, галофіти класифікуються на три типи. Соленнагромаджувальні рослини (евгалофіти) – солерос, сведа та низка інших рослин напівпустель та пустель, їх називають **солянками** (рис. 162).



Рис. 162. Соленнагромаджувальні рослини

Серед сільськогосподарських рослин типових галофітів не існує. Але близькими до солянок можна вважати цукровий буряк.

Солевиділяючі рослини (криногалофіти). До них належать кермек, франкенія, тамарикс та ін. Цей тип рослин забезпечує себе водою із засоленого ґрунту також внаслідок високої концентрації солей усередині клітин. Вони не мають сукулентної організації, тому володіють високою інтенсивністю транспірації. Разом з цим тканини у криногалофітів солями не пересичуються. Рослини цієї групи мають спеціальні секретуючі клітини – пухирчасті волоски на листках, в яких і нагромаджується сіль. Коли волоски повністю заповнюються солями, вони тріскаються й сіль опиняється на поверхні листка і скидається з нього. На місці волосків, що зникли, виростають нові.

Соленепроникні рослини (глікогалофіти). До них належать полин та дутига, а серед культурних рослин – жито, кукурудза, бавовник та ін. Коріння цих рослин малопроникне для мінераль-

них солей. Навіть в умовах сильного засолення ґрунту ці рослини не нагромаджують у своїх клітинах шкідливої кількості солей. Високий осмотичний тиск, потрібний для подолання фізіологічної сухості ґрунту, забезпечується за рахунок наявності достатньої кількості органічних сполук – розчинних вуглеводів, органічних кислот тощо.

Культурні глікогалофіти не здатні поглинати солі, тому вони можуть рости на засолених ґрунтах або за наявності у них високої коренерозчиняючої здатності (як у жита) чи за внесення у ґрунт добрив (кукурудза, бавовник). Основні сільськогосподарські рослини, на відміну від диких галофітів, слабостійкі або зовсім нестійкі до засолення. Високі концентрації іонів натрію чи хлору змінюють осмотичні властивості їх клітин, що призводить до руйнування мембранних систем, знижує активність ферментів, які пов'язані з функціями мембран. Усе це знижує фото та окисне фосфорилування, що зумовлює порушення енергетичного процесу.

Засолення ґрунтів призводить до порушення білкового обміну, викликає інтенсивне нагромадження вільних амінокислот, утворення токсичних речовин, таких як кадаверин, путресцин та аміак.

Найбільш страждають від надлишку солей молоді рослини. Спостереження показали, що навіть у галофітів інколи страждають проростки, які розвиваються під час проростання насіння у верхньому шарі ґрунту, що найбільш засолений. З подальшим розвитком рослин їх солестійкість підвищується, хоча деякі рослини (кукурудза) у молодшому стані менше страждають від цієї негоди.

Для боротьби із засоленістю ґрунтів та зменшення шкоди рослинам від дії цього фактора вживають такі заходи, як впровадження солестійких сортів, агротехнологічні та меліоративні прийоми – гіпсування солонців, ефект якого полягає у заміщенні обмінного натрію



Рис. 163. Загальний вид галофіта (*Salicornia herbacea*)

кальцієм. Застосовують промивання ґрунтів та дренаж. Позитивний вплив має також раціональна система удобрення і особливо застосування позакореневого підживлення рослин (рис. 163).

7.11. Стійкість рослин до забруднення довкілля

Усього в атмосфері виділяється понад 200 різних забруднювачів повітря – ксенобіотиків. Найпоширенішими є газоподібні сполуки: сірчистий газ (SO_2); оксиди азоту (NO, NO_2), чадний газ (CO), сполуки фтору, аміак (NH_3), сірководень (H_2S), надмірне нагромадження оксиду вуглецю (CO_2), якого за останні 50 років в атмосфері збільшилося з 0,03 % до 0,045 %. Значне забруднення атмосфери спостерігається за рахунок вуглеводнів, фенолу, твердих часточок сажі, золи, пилу, які містять токсичні оксиди свинцю, селену, цинку тощо.

Особливо чутливі живі організми до сірчистого газу та сильних кислот, що утворюються при з'єднанні його з атмосферною вологою. При цьому утворюються так звані кислотні дощі, які випадають на поверхню Землі й завдають великої шкоди рослинності, вимиваючи з ґрунту поживні речовини та пригнічуючи ріст рослин.

Кислі гази та дощі порушують водний режим тканин, призводять до закислення цитоплазми клітин, зміни транспортних систем мембран, нагромадження токсичних елементів (Ca , Zn , Pb , Cu). За таких умов через порушення мембран хлоропластів знижується інтенсивність фотосинтезу, послаблюється дихання, прискорюється старіння рослин. Симптомами шкідливої дії забруднення повітря є хлоротичні плями та некрози на листі та стеблах. Промис-

лові, транспортні та інші відходи забруднюють також воду і ґрунт, що відбувається за рахунок скидання забруднених рідин (промислових, побутових) у річки та водойми, а також нерозумного використання пестицидів, гербіцидів, ретардантів, дефоліантів, стимуляторів росту у боротьбі з хворобами, шкідниками, бур'янами, виляганням рослин тощо. Високі норми азотних добрив зумовлюють нагромадження нітратів у рослинах, що значною мірою позначається на якості продукції, викликає різні отруєння й підвищує ризик захворювання раком у людей і тварин.

Під час вивчення реакції рослин на дію газів потрібно розрізнати два окремих поняття: газочутливість – швидкість і ступінь проявлення у рослин патологічних змін внаслідок дії газів, газостійкість – здатність рослин підтримувати життєдіяльність в умовах забруднення атмосфери (рис. 164).

Усі типи газостійкості зумовлюються в основному такими адаптивними властивостями рослинного організму: регулювання надходження токсичних газів у посів та в тканини рослин; здатність підтримувати буферність цитоплазми та її іонний баланс; здатність рослин до детоксикації отрути. Внаслідок таких властивостей у рослин зберігається здатність в умовах загазованості підтримувати

фотосинтез та синтетичні процеси на достатньо високому рівні.

Різні види рослин неоднаково газостійкі. Більш газостійкі ті рослини, в органах яких нагромаджується підвищена кількість сірки та хлору. Вони характеризуються підвищеною активністю ферментів. Установлено, що солестійкі рослини мають і вищу стійкість щодо дії газів. Найстійкішими до SO_2 є ріпак, цибуля, кукурудза, цитрусові; до HF – помідори, пшениця, соняшник, спаржа; до окислів азоту, озону – капуста, гарбузи, цибуля, суніці, нарциси, кактуси тощо.

Із деревних порід найбільш газостійкі тополі, біла акація, клен ясенolistий, берест, лох, шовковиця, дуб туркестанський, гледичія. Ці рослини потрібно, в першу чергу, використовувати для створення парків, лісових масивів та лісосмуг у районах із сильною загазованістю.

Для запобігання та зниження шкідливої дії газів вживають низку заходів. Установлено, що рослини, добре забезпечені мінеральним живленням та вологою, витримують високі концентрації забруднювачів. Дощі та освіжаючі поливи вимивають з листя рослин до 30 % токсичних речовин.

7.12. Стійкість рослин до хвороб

На всіх етапах органогенезу рослини взаємодіють з багатьма іншими організмами, більшість яких шкідливі. Причиною різних хвороб рослин та насіння можуть бути гриби, бактерії, віруси. Явище несприймання рослинами хвороб називається **імунітетом** або **фітоімунітетом**. Виділяють природний, або вроджений, та набутий імунітет. Залежно від механізму захисних функцій він може бути активним або пасивним. Активний, або фізіологічний імунітет зумовлюється активною ре-

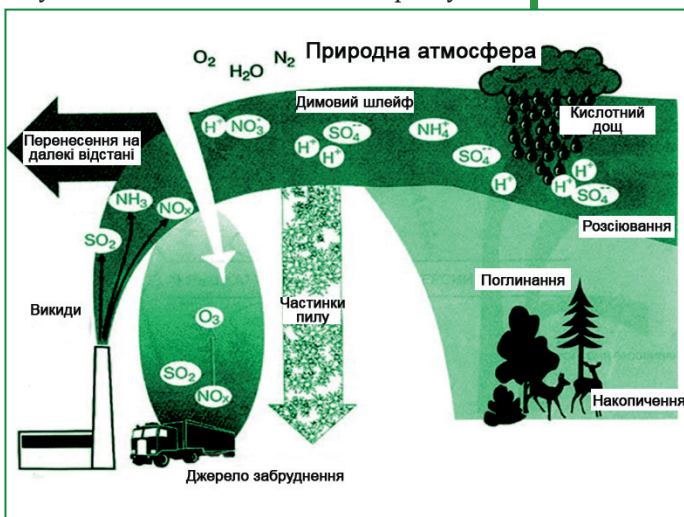


Рис. 164. Вплив забруднення повітря на рослину

акцією клітин рослини на проникнення в неї патогену. **Пасивний імунітет** – це категорія стійкості, яка пов'язана з особливостями структури рослин як морфологічної, так і анатомічної. Ефективність фізіологічного імунітету викликається, головним чином, слабким розвитком збудника при різкому проявленні імунності – його раннім чи пізнім відмиранням, яке часто супроводжується локальним відмиранням клітин самої рослини.

Імунітет цілком залежить від фізіологічних реакцій цитоплазми гриба й клітин господаря. Спеціалізація фітопатогенних організмів визначається здатністю їх метаболітів придушувати у рослині активність захисних реакцій, індукованих зараженням. Якщо клітини рослин сприймуть проникаючий патоген як інородний організм, виникає серія біохімічних змін, що спрямована на його усунення, і зараження не відбувається. В іншому випадку настає зараження (рис. 165).



Здорова рослина



Рослина, уражена пухирчатою сажкою

Рис. 165. Дія фітопатогенних організмів

Характер розвитку хвороби залежить від особливостей обох компонентів та умов довкілля. Наявність інфекції ще не означає проявлення хвороби. У зв'язку з цим виділяють два типи інфекції: висока, якщо збудник хвороби вірулентний, а рослина сприйнятлива до цієї хвороби; низька, що характеризується авірулентним станом збудника хвороби й підвищеною стійкістю до нього рослини. За низької вірулентності та стійкості відзначається проміжний тип інфекції.

Залежно від ступеня вірулентності патогену і стійкості рослини характер хвороби неоднаковий. Виходячи з цього, розрізняють вертикальну й горизонтальну стійкість рослин до хвороб. Перша спостерігається у випадку, коли сорт до одних рас патогену стійкіший, ніж до інших, друга проявляється до всіх рас патогену однаково. М.І. Вавілов виділяє видовий (родовий) та сортовий імунітет. **Видовий** – найпоширеніша форма стійкості рослин до хвороб. При цьому цілі роди і види стійкі до певних хвороб. Такий імунітет пов'язаний з біологічною спеціалізацією паразитів щодо родів та видів рослин і зумовлений процесом дивергенції рослин жителів і паразитів у їх еволюції.

Сортний, або специфічний імунітет характеризується стійкістю сортів, що належать до одного й того ж виду, до окремих хвороб. Прикладом видового імунітету може бути стійкість *Triticum durum* до бурої іржі, тоді як *Triticum aestivum* цієї хворобою уражується (рис. 166).



Triticumaestivum, уражена бурою іржею



Triticum durum, стійка до бурої іржі

Рис. 166. Стійкість і ураженість пшениці хворобами

Труднощі профілактики хвороб та боротьби з ними зумовлюються об'єктивними факторами. Насамперед, дуже складно вивести сорти, які б тривалий час зберігали стійкість до патогену. Часто вона втрачається внаслідок виникнення нових рас і біотипів збудників, проти яких сорт не захищений.

Боротьба з хворобами ускладнюється ще й тим, що відбувається адаптація патогенів до хімічних засобів захисту. Відзначені фактори є основною причиною того, що витрати на захист рослин в умовах сучасного землеробства все зростають, випереджуючи темпи приросту сільськогосподарської продукції у 4–5 разів.

Паразитичні організми характеризуються низкою специфічних параметрів. **Патогенність** – здатність мікроорганізмів викликати захворювання. Вірулентність виражає якісний бік патогенності та є здатністю патогену уражати чи не уражати рослину (за принципом «так – ні»). Вірулентність патогенна може змінюватися лише у результаті модифікації генотипу й майже не залежить від умов довкілля. Агресивність

патогенів характеризує ступінь ураження ними сприйнятливих рослин і визначається швидкістю росту паразита, факторами довкілля тощо.

Для профілактики та зменшення шкідливої дії патогенів на рослини застосовують спеціальні хімічні препарати – фунгіциди (рис. 167).



Рис. 167. Внесення фунгіцидів

Відомо, що під час обробки посівів хімічними препаратами гинуть не лише шкідливі види мікроорганізмів та комах, а й велика кількість корисних. Разом з тим, діюча речовина фунгіцидів залишається у рослинних продуктах, якими живляться люди. Виходячи з цього, в останній час все більшого поширення набирають біологічні методи боротьби з хворобами та шкідниками сільськогосподарських рослин.

Питання для самоконтролю

1. Поняття жаростійкості й посухостійкості рослин.
2. Дія низьких температур на рослину. Холодостійкість рослин.
3. Морозостійкість рослин.
4. Зимостійкість рослин.
5. Загартування рослин у природних умовах щодо дії низьких температур.
6. Шляхи підвищення холодостійкості й морозостійкості рослин.
7. Солестійкість і газостійкість.

8. МІКРОБІОЛОГІЯ

Значення мікроорганізмів у природі та житті людського суспільства

Сучасний рівень знань дозволяє констатувати факт, що саме мікроорганізмам належить провідна роль у процесах кругообігу біогенних елементів (вуглецю, азоту, фосфору, сірки) в природі, який забезпечує можливість життя на Землі.



Мікроорганізми забезпечують мінералізацію вуглецю, який зелені рослини в процесі фотосинтезу перевели в органічні сполуки і цим самим забезпечують рівновагу між процесами фіксації вуглекислого газу і мінералізації органічних сполук.

У процесі мінералізації мікроорганізми ґрунту і води не тільки переводять вуглець у CO_2 , але повертають у кругообіг речовин й інші біоеlementи, наприклад азот і фосфор. Окрім того, мікроорганізми відіграють ключову роль у фіксації атмосферного азоту і цим самим сприяють засвоєнню його рослинами (рис. 168).

Класичні мікробіологічні виробництва. На прикладі пивоваріння і виноробства з використанням дріжджів, випічки хліба і приготування молочних продуктів за допомогою молочнокислих бактерій, а також отримання харчового оцту за участю оцтовокислих бактерій стає очевидним, що мікроорганізми є вкрай необхідними у харчовій промисловості. У Японії та Індонезії соєві боби переробляють за допомогою міцеліальних грибів, дріжджів і молочнокислих бактерій. Якщо не рахувати отримання етанолу, в промисловому виробництві індивідуальні речовини мікроорганізми почали використовувати відносно недавно. Вже в період Першої світової війни за допомогою керованого дріжджового бродіння отримували гліцерин. Молочна і лимонна кислоти, у ве-

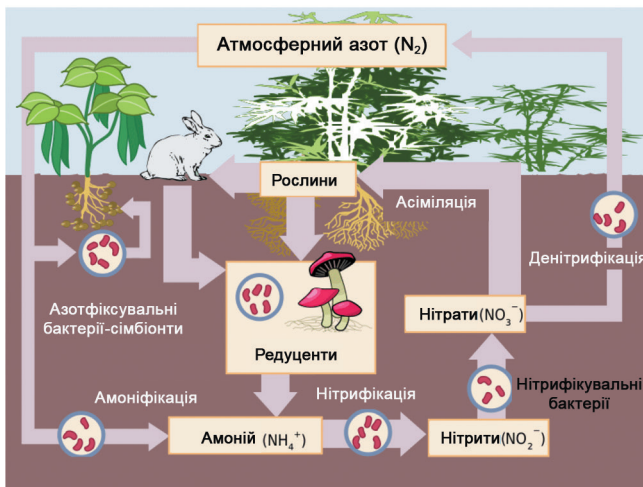


Рис. 168. Кругообіг речовин

ликій кількості необхідні для харчової промисловості, їх отримують за допомогою молочнокислих бактерій і гриба *Aspergillus niger* відповідно. З дешевих, багатих вуглеводами відходів шляхом бродіння, здійснюваного клостридіями і бацилами, можна отримувати ацетон, бутанол, 2-пропанол, бутандіол та інші важливі хімічні сполуки (рис. 169).



Рис. 169. Бродіння

Виробництво антибіотиків. З появою антибіотиків настала нова епоха в медицині і фармацевтичній промисловості. Завдяки відкриттю пеніциліну та інших продуктів метаболізму грибів, людство придбало вискоєфективну зброю для боротьби з бактерійними інфекціями. Успішно продовжуються пошуки нових антибіотиків (рис. 170).

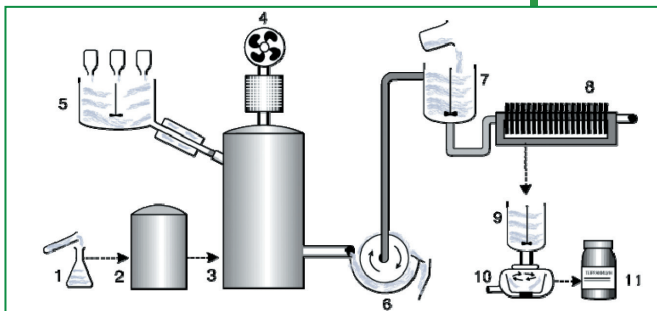


Рис. 170. Отримання антибіотиків

Нові мікробні виробництва. Класичні види бродіння доповнюються новим вживанням мікробів у хімічних виробництвах. З грибів отримують каротиноїди і стероїди. Коли з'ясувалося, що *Corynebacterium glutamicum* з цукру і солі амонію з великим виходом синтезує глутамінову кислоту, були отримані мутанти і розроблені методи, за допомогою яких можна у великих масштабах синтезувати багато амінокислот, нуклеотиди тощо.

Хіміки використовують мікроорганізми як катализатори для здійснення деяких етапів у довгому ланцюзі реакцій синтезу. Ферменти, вживані в промисловості – амілази для гідролізу крохмалю, протеїнази для обробки шкір, пектинази для освітлювання фруктових соків.

Монопольне використання мікроорганізмів. Слід зазначити, що деякі види сировини, доступні в особливо великих кількостях, такі як нафта, природний газ або целюлоза, можуть використовуватися мікроорганізмами і перероблятися ними в органічний матеріал (біомасу) або в проміжні продукти, що виділяються клітинами. Мікроорганізми, таким чином, незамінні під час «облагороджування» цих незвичних видів сировини для біотехнологічних процесів.

Сучасні досягнення генної інженерії. Вивчення механізмів передачі генів у бактерій і участі в цьому процесі позахромосомних елементів відкрило можливість включення чужорідної ДНК в бактерійні клітки. Генетичні маніпуляції дозволяють вносити невеликі відрізки носіїв генетичної інформації вищих організмів, наприклад людини, в бактерію і примушувати її синтезувати відповідні білки. Цілком здійснено виробництво гормонів, антигенів, антитіл та інших білків за допомогою бактерій. Робляться також спроби передати рослинам здатність до азотфіксації і лікувати хвороби, пов'язані з біохімічними дефектами.

9. МОРФОЛОГІЯ І СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ

9.1. Основні методи і принципи виділення чистих культур бактерій

9.2. Бактерії, їх коротка характеристика

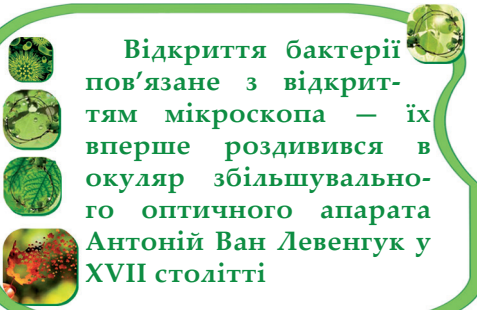
9.3. Рух, розмноження і живлення мікроорганізмів

9.4. Актиноміцети, мікроскопічні гриби, віруси, фаги

9.5. Основні методи і принципи виділення чистих культур бактерій

9.1. Основні методи і принципи виділення чистих культур бактерій

Класифікація мікроорганізмів надзвичайно складна. Мікробіологи намагалися об'єднати подібні організми в окремі групи. Для цього були використані такі таксонометричні одиниці: вид (species), рід (genus), родина (familia), порядок (ordo), клас (classis), відділ (divisio), царство (regnum).



Основною таксонометричною одиницею є вид. Види об'єднано в роди, роди – в родини, родини – в порядки, порядки – в класи, класи – у відділи, відділи – в царства. **Вид** – це сукупність особин, які мають загальне походження, генотип, морфологічні, фізіологічні та інші ознаки, а також здатні в певних екологічних умовах спричиняти однакові процеси. Види поділяються на підвиди або варіанти.

У мікробіології часто використовують такі терміни:

культура – мікроб, який вилучено з організму рослини, тварини або об'єктів довкілля і вирощено на живильному середовищі. Чисті культури складаються з особин одного виду, змішані – скупчення клітин різних видів;

штам – культура одного й того ж

виду, яку виділено з різних джерел (грунту, водойм, організмів та ін.);

колонії – нащадки або популяції однієї мікробної клітини. Це видиме неозброєним оком накопичення клітин одного виду;

клон – це культура, отримана із однієї клітини.

Існує два основних типи клітинної будови мікроорганізмів (мікробів), які відрізняються за фундаментальними ознаками. Це еукаріотичні та прокаріотичні мікроорганізми. До еукаріотів відносять гриби, водорості та найпростіші, які за будовою подібні відповідно до рослинних і тваринних клітин. Бактерії та синьо-зелені водорості – прокаріоти.

В еукаріотичній клітині ядро відокремлене від цитоплазми ядерною мембраною з порами. В ядрі два ядерця – центри синтезу рибосомної РНК і хромосоми. Під час поділу (мітоз, мейоз) хромосоми розподіляються між дочірніми клітинами. Цитоплазма еукаріотів містить мітохондрії і хлоропласти. Цитоплазматична мембрана, що оточує клітину, переходить у цитоплазмі в ендоплазматичний ретикулум.

9.2. Бактерії, їх коротка характеристика

Бактерії – одноклітинні мікроорганізми, які не мають чітко відокремленого ядра (прокаріоти), без хлорофілу, розмножуються простим поділом, мають клітинну оболонку, що не містить у собі клітковину.

За зовнішніми ознаками бактерії поділяють на три основні групи: кулясті (коки), паличкоподібні (циліндрич-

ні) та звивисті (спіралеподібні) (вібріони, спірили, спірохети).

Серед кулястих бактерій здебільшого діаметром 1–2 мкм залежно від кількості клітин та місця розташування перетинки розрізняють 6 груп (родів): **коки** (грец. *Kokkos* – зерно) – поодинокі, безладно розміщені клітини; **диплококи** – клітини, зібрані в купі по дві; **тетракоки** – по чотири; **сарцини** – в пакетах по 8–16 клітин (це результат поділу клітин відповідно у двох і трьох взаємно перпендикулярних площинах); **стафілококи** – скупчення клітин, що нагадує гроно винограду, **стрептококи** – ланцюжки клітин, що зберігають зв'язок між собою (від 3 до 20 і більше клітин).

Паличкоподібні (циліндричні) форми поділяють на бактерії, які не утворюють спор (*Bacterium*), та бацили (*Bacillum*), що формують спори. Здебільшого вони мають циліндричну форму. Кінці паличок можуть бути заокругленими, гострими або обрубаними.

За аналогією з кулястими формами бактерій розрізняють **диплобактерії** і **диплобацили** (сполучення двох паличок по довжині); **стрептобактерії** та **стрептобацили** (ланцюжки паличок); **мікобактерії** (дають паростки і розгалуження); **коринебактерії** (мають булавоподібні потовщення на кінцях та особливі зернисті вclusions) (рис. 171).

Іноді зустрічаються дуже дрібні палички (0,2 мкм), які важко відрізнити від витягнутих коків, їх називають кокобактеріями. Тетрад і пакетів паличкоподібні бактерії не утворюють, бо вони діляться в одній площині, перпендикулярно до поздовжньої осі.

Звивисті (спіралеподібні) форми бактерій об'єднують за ступенем звитості мікробної клітини в три групи залежно від будови, розміру, кількості та характеру обертів завитків клітини.

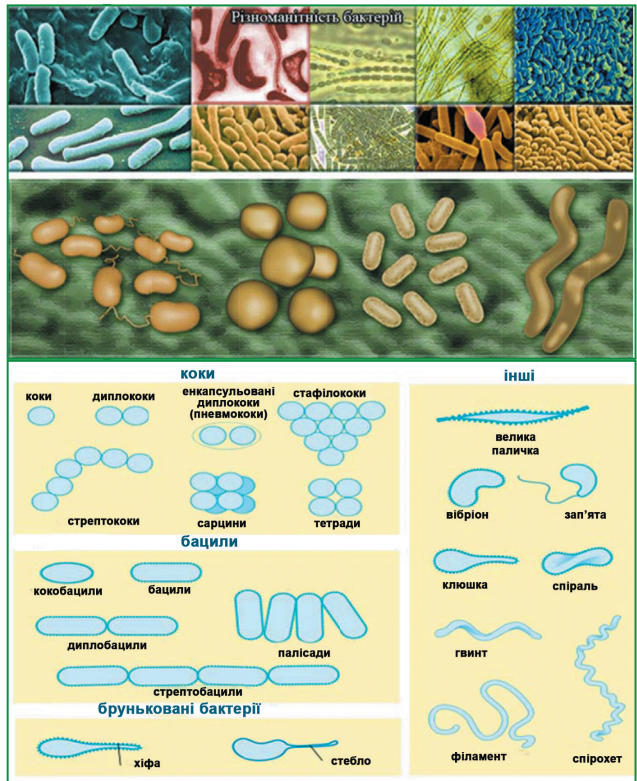


Рис. 171. Основні форми бактерій

Вібріони (*Vibrio*) – завиткоподібні бактерії у вигляді коми; вони загнуті приблизно на 1/4 частину своєї довжини.

Спірили (*Spirillum*) – штопороподібні клітини, що мають до п'яти обертів спіралі.

Спірохети (*Spirchaetales*) – довгі та тонкі звивисті клітини з аксіальною віссю або стрижнем, навколо якого гвинтоподібно обернена цитоплазма.

Простекобактерії – відкриті останнім часом одноклітинні організми трикутної або іншої форми. У деяких з них променева симетрія. Свою назву вони одержали за гострокінцевими виростами – простеками. Простекобактерії розмножуються діленням або брунькуванням. Вони нерухливі, спор не утворюють, ростуть на картопляному агарі за температури 28 °С.



Розміри бактерій, грибів, актиноміцетів визначаються в мікрометрах

(1 мкм = 10^{-6} м), вірусів – нанометрах (1 нм = 10^{-9} м) або ангстремах (1 Å = 0,1 нм).

Мікробна клітина, не дивлячись на зовнішню простоту будови – це досить складний організм, якому властиві процеси, характерні для всього живого (рис. 172, 173).

Клітинна оболонка має складну структуру, характеризується багатошаровістю і різним характером розташування в ній окремих компонентів. Оболонка пластична, стійка до впливу зовнішніх факторів і внутрішньоклітинного тиску, надає форму клітині. В оболонці є отвори (пори) розміром від

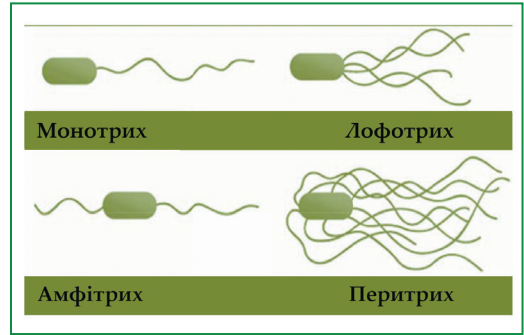


Рис. 174. Види джгутиків

1 нм і більше, через які можуть проходити лише певні сполуки (молекули чи їх комплекси).

Клітинна стінка – основна структурна одиниця оболонки мікробної клітини. Вона багатошарова, до її складу входять пептидоглікан (муреїн, гліко- і мукогіпептид) і тейхоеві кислоти, які разом з фібрилярними компонентами утворюють ригідний шар стінки і зумовлюють поділ мікробів на грамозитивні та грамнегативні (за допомогою способу фарбування бактерій, який був розроблений датським вченим Х. Грамом у 1884 р., можна поділити бактерії на грамозитивні – фарбуються та грамнегативні – не фарбуються. Після фарбування генціанвіолетом і обробки розчином йоду клітини одних видів бактерій обезбарвлюються спиртом, а інших – залишаються зафарбованими в синьофіолетовий колір).

У деяких видів мікроорганізмів на зовнішній поверхні клітинної стінки утворюється слизивий шар різної товщини – капсула. Вона складається з полісахаридів або поліпептидів і води. Капсула містить до 98 % води, захищає клітину від висихання, несприятливих впливів макроорганізмів і зовнішнього середовища.

Клітини, що позбавлені клітинної оболонки, називаються протопластами, їм властиве ділення, процеси обміну – дихання, синтез білків, нуклеїнових кислот і ферментів.

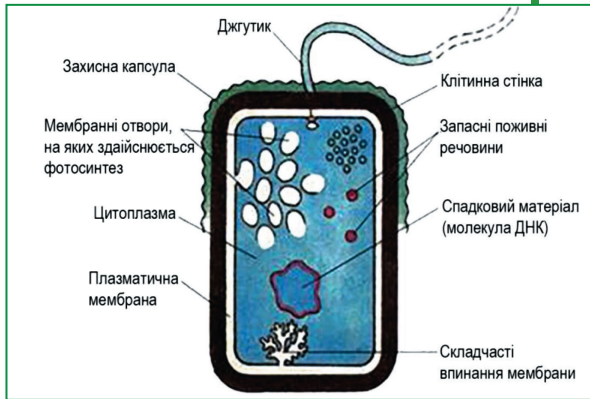


Рис. 172. Схема будови клітини паличкоподібної бактерії (праворуч перераховані структури, які зустрічаються в кожній клітині, ліворуч – не у всіх клітинах)

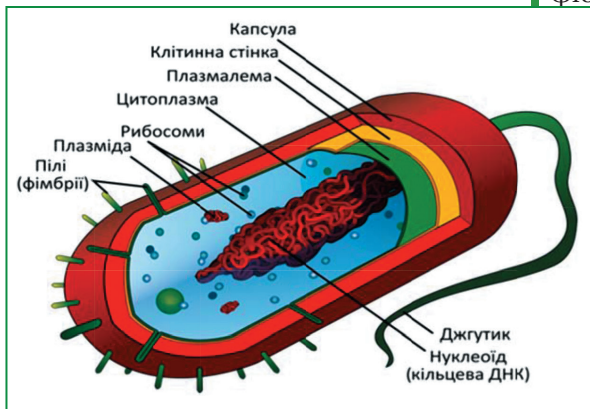


Рис. 173. Рухома бактерія

Цитоплазматична мембрана знаходиться між оболонкою і цитоплазмою клітини, здебільшого складається з трьох шарів – фосfolіпідного і двох білкових. Головна фізіологічна функція мембрани – регуляція надходження та виходу речовин з клітини. Мембрана характеризується вибірковою напівпроникністю і є справжнім осмотичним бар'єром, в якому відбувається ферментативна "обробка" речовин, що надходять ззовні в клітину, а також утворення сполук для певних видів мікроорганізмів.

Цитоплазма – складна колоїдна система, де гомогенною (однорідною) фазою є вода, дисперсною – різні речовини і структури клітини. У цитоплазмі містяться **мезосоми**, або мітохондрії, які є центром окислювально-відновних процесів, що відбуваються в мікробній клітині.

У цитоплазмі клітини міститься значна кількість більш дрібних структур – **рибосом**. Вони мають вигляд дрібних (10–20 нм) зернинок різного розміру і форми, можуть бути поодинокими чи з'єднаними в лінійні ланцюги або клубки, характеризуються значним вмістом РНК та білка. Рибосоми синтезують білок. Він характеризується такою особливістю, як чутливість до антибіотиків (розвиток прокаріотів інгібується стрептоміцином). У клітині відсутній ендоплазматичний ретикулум.

У цитоплазмі залежно від фази росту мікробів та з інших причин можуть відкладатися резервні продукти внутрішньоклітинних біохімічних реакцій (волютин, гранульоза, глікоген, жир, сірка, залізо та ін.).

Зокрема однією з особливостей бактерій, що зумовила їх поділ на дві групи – грам-позитивні та грам-негативні – є різний хімічний склад оболонки та цитоплазми клітин. У грам-позитивних бактерій відмічено наявність рибонуклеазу магнію, полімеру пептидоглюкану й зв'язаних з ним полісахаридів та тейхоевих кислот. У грам-негативних бактерій у клітинній

мембрані переважають білки, ліпопротеїди, ліпополісахариди.

Нуклеоїд (генофор) – ядерна речовина або ядерний апарат. Прокаріоти характеризуються відсутністю диференційованого ядра з нуклеоплазматичною мембраною, їх ядерний апарат складається з нуклеопротейдів і є ниткоподібною дволанцюговою молекулою дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК), що називається бактеріальною хромосоною. Вона може бути розташована в центрі клітини або у вигляді гранул, розсіяна в цитоплазмі.

Джгутики забезпечують рухомість бактерій – це ниткоподібна молекула білка розміром до 12–18 нм. Він є цитоплазматичним виростом клітини, що закладається під мембраною. Джгутики мають вигляд двох переплетених ниток, здебільшого спіральної чи гвинтоподібної будови, покритих чохлам білкового походження. Джгутик поєднується з клітиною базальним тілом, яке нижнім кінцем прикріплюється до цитоплазматичної мембрани.

Фотосинтетичні мембрани – у фотосинтезуючих бактерій у мішкоподібних, трубчастих або пластинчастих утвореннях цитоплазматичної мембрани розташовуються фотосинтетичні пігменти (зокрема бактеріохлорофіл).

Фімбрії (пілі) – на клітинній стінці деяких грам-негативних бактерій утворюються паличкоподібні білкові виступи (складаються з білка – піліна). Вони коротші й тонші джгутиків і ви-

Сторонні мікроорганізми, які присутні у людині, до- бавляють до ваги всього організму два кілограми, їх кількість перевищує кількість клітин самої людини. Половина з бактерій живуть у шлунку, вони допомагають у травленні





користуються для прикріплення клітин одна до одної або до якоїсь поверхні. Вони бувають різного типу, але найбільш цікаві F-фімбрії, які кодується спеціальною плазмідною і пов'язані зі статевим розмноженням бактерій.

Спори бактерій за стійкістю до несприятливих умов існування є унікальними морфологічними та фізіологічними структурами. При спороутворенні мікробна клітина втрачає значну кількість вільної води, її протоплазма згущується, збирається в спорогенній зоні і вкривається щільною оболонкою, насиченою смолистими і ліпоїдними речовинами. Спора вкрита двома оболонками: зовнішня – екзина – виконує захисну функцію; внутрішня – інтина – бере участь у проростанні нової вегетативної клітини. Спороутворення у бактерій – на відміну від дріжджів, плісневих грибів та актиноміцетів – не процес розмноження, а захисне пристосування організму для збереження виду. Спори стійкі до дії різних фізико-хімічних факторів.

Так, у висушеному стані вони можуть зберігатися протягом десятиріч у ґрунті, воді, трупях та інших субстратах. Спори витримують кип'ятіння протягом 2–6 год, тривалий час залишаються життєздатними під час обробки патологічного матеріалу дезінфікувальними засобами (креоліном, карболовою кислотою, хлораміном, вапном тощо).

9.3. Рух, розмноження і живлення мікроорганізмів

Механізми руху мікробів різноманітні. Для представників еукаріотів характерна направлена рухливість протоплазми у напрямку, наприклад, до верхівки гіф або окремих органел клітини залежно від їх метаболічної функції (рух мітохондрій, тілець Гольджі).

Анебоїдний тип руху поверхнею субстрату властивий представникам, позбавленим клітинної оболонки. Це рух за типом плавання в рідкому середовищі (нижчі гриби, що розмножуються зооспорами) (рис. 175).

Для прокаріотичних мікроорганізмів окремих видів характерний активний рух за типом ковзання на твердих і плавання у рідких середовищах за допомогою джгутиків. За характером розташування і кількістю джгутиків на клітині прийнято розрізняти: **монотрихи** – бактерії з одним джгутиком на одному з полюсів клітини; **лофотрихи** – мають пучок джгутиків; **амфітрихи** – це перехідна форма, містять по одному джгутику або їх пучку на кожному полюсі; **перитрихи** – джгу-

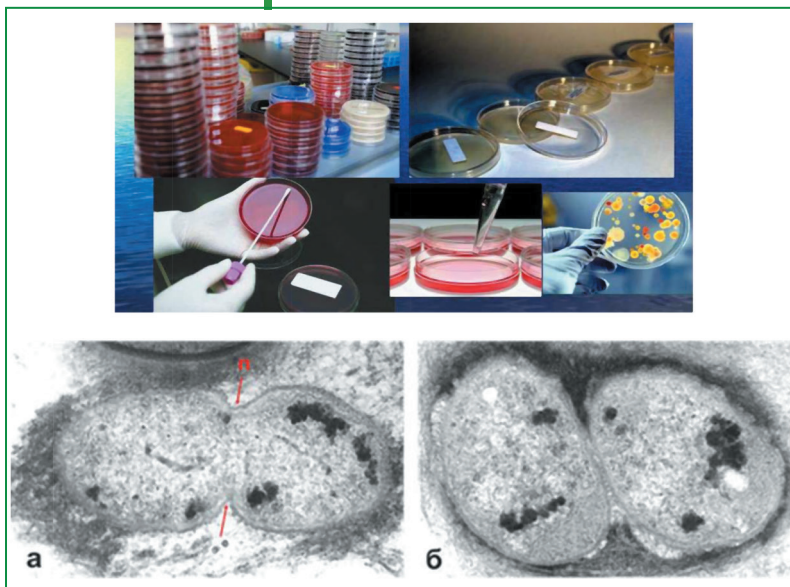


Рис. 175. Розмноження бактерій:
a – початкова фаза поділу клітини;
б – утворення двох дочірніх клітин

тики розміщено по всій поверхні тіла. Залежно від форми клітини і способу джгутикування рух може бути прямим, направленим або безладним (перевертання). Швидкість пересування бактерій у середньому становить 10–20 мкм/с. Звивисті бактерії без джгутиків рухаються шляхом ритмічного вигинання та крутіння клітини навколо поздовжньої осі. Для міксобактерій характерним є реактивний спосіб руху, що відбувається шляхом відштовхування клітини під час набухання або підсихання слизу.

Рухливі реакції (таксиси) мікроорганізмів можуть спричинюватися подразненням хімічними речовинами (хемотаксис), молекулярним киснем (аеротаксис), світлом (фототаксис), водою (гідротаксис) тощо. При позитивному таксисі клітини рухаються до подразника, негативному – в зворотному напрямку.

Розмноження мікробів відбувається дуже швидко (в сприятливих умовах кількість клітин подвоюється за 20–30 хв).

Бактерії розмножуються безстатевим поперечним поділом на дві особи, проте у спіральних форм поділ поздовжній, а у коків можливий в будь-якому напрямку.

Безпосередньо перед поділом у мікробній клітині утворюється перетинка, здебільшого посередині (ізоморфний поділ) або на одному з її кінців (гетероморфний поділ). Нові дочірні клітини відокремлюються одна від одної або після поділу залишаються з'єднаними між собою. Внаслідок цього утворюються диплококи, диплобактерії, ланцюжки кулястих або паличкоподібних бактерій (стрептококи, стрептобактерії), а також інші утворення (сарцини, стафілококи).

Розмноження мікрофлори на штучних живильних середовищах відбувається через такі фази:

- лаг-фаза, або фаза затримки росту. Мікроорганізми, внесені в живильний субстрат, пристосовуються до нього, а

частина з них може навіть загинути;

- період логарифмічного росту, для якого характерне бурхливе розмноження мікробних клітин, хоч у цей період певна кількість їх гине;

- стаціонарна фаза, або період зрілості мікробної культури, що може тривати від кількох годин до 3–5 діб;

- період старіння культури, який триває від 2–3 діб до декількох років. Для нього характерне поступове зниження концентрації клітин, у споротворювальних з'являються спорові форми, і згодом культура гине.

Більшість мікроорганізмів є **міксо-трофами**, тобто здатними змінювати тип живлення.

Залежно від джерела азоту мікроби розділяють на дві групи: аміноавтотрофи – синтезують білок з мінеральних або найпростіших сполук азоту (нітратів, амонійних солей, а також з повітря); аміногетеротрофи – використовують для живлення, головним чином, готові амінокислоти.

Живлення мікроорганізмів. Мікроорганізми поглинають поживні речовини всією поверхнею тіла через напівпроникну цитоплазматичну мембрану шляхом дифузії або адсорбції. Інтенсивність цих процесів залежить від різних умов, найголовнішими з яких є різниця в осмотичному тиску мікробної клітини і довкілля, будова мікробної клітини і проникність цитоплазматичної мембрани.

Надходження поживних речовин у клітину можливе за умови розчинності їх у воді або ліпоїдах. Ті органічні речовини, які не розчиняються у воді, попередньо переводяться у водорозчинні дією на них гідролітичних ферментів, які виділяє мікробна клітина в довкілля.

За типом живлення мікроорганізми поділяють на дві основні групи: авто- і гетеротрофи. Залежно від джерел енергії і електронів їх поділяють на фотоліто-, хемоліто-, фотоорган- і хемоорганотрофи.

Автотрофи – використовують вуглець з вуглекислого газу повітря і утворюють органічну речовину за допомогою енергії Сонця (фотосинтез) або енергії, що виділяється в процесі окислення деяких мінеральних і органічних сполук (хемосинтез). За способом одержання енергії їх можна умовно представити так:

I. Фототрофи (джерело енергії – сонячне світло):

1) фотолітотрофи – пурпурні та зелені сіркобактерії, синьо-зелені водорості та ін. До складу їх цитоплазми входять хлорофілоподібні пігменти (бактеріохлорофіл, бактеріопурпурин, каротиноїди), за допомогою яких бактерії, як і зелені рослини, синтезують органічну речовину;

2) фотоорганотрофи – мікроорганізми, які для одержання енергії можуть використовувати, крім фотосинтезу, ще й органічні сполуки (пурпурні бактерії, що не здатні окислювати сірководень до сірки);

II. Хемотрофи – джерело енергії – окислення неорганічних та органічних сполук:

1) хемолітотрофи – мікроорганізми, які одержують енергію під час окислення неорганічних сполук і елементів (сіркобактерії, залізобактерії, нітрифікатори);

2) хемоорганотрофи – мікроорганізми, які одержують енергію під час окислення або бродіння органічних речовин (більшість мікробів ґрунту, води, повітряного басейну).

Гетеротрофи – використовують для живлення вуглець органічних сполук, їх поділяють на сапрофітів і паразитів. Са-

профіти, або метатрофи – мікроби, які ростуть на мертвому субстраті (продуктах харчування, кормах, тваринних і рослинних рештках та ін.). Паразити, або паратрофи – мікроби, що живляться органічними рештками.

9.4. Актиноміцети, мікроскопічні гриби, віруси, фаги

Актиноміцети, або променисті гриби – це велика група одноклітинних грампозитивних організмів, які мають тенденцію до галуження. За будовою і хімічним складом актиноміцети займають проміжне положення між бактеріями і грибами. Від бактерій вони отримали всі компоненти грампозитивної бактеріальної клітини: багатопшарову оболонку, що складається з білкових, ліпідних і мукополісахаридних елементів, цитоплазматичну мембрану, цитоплазму з вакуолями і волютиновими зернами, ядерну речовину; від грибів – типи розгалуження гіф (моноподіальне, дихотомічне і мутовчасте) та способи розмноження: спорами, які утворюються на спороносцях або спорангіях, простим діленням (сегментацією, фрагментацією міцелію), рідше – брунькуванням (рис. 176–179).

Актиноміцети мають розгалужену клітину, гіфи якої формують субстратний і повітряний міцелій. На агаризо-

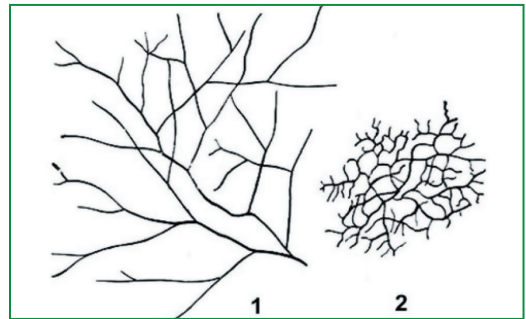


Рис. 176. Будова міцелію актиноміцетів (5-добова культура на синтетичному середовищі):

1 – *Actinomyces albus* Gasperini (довгі, рідко розгалужені гіфи);

2 – *Actinomyces aurantiacus* Gasperini (короткі, сильно викривлені та часто розгалужені гіфи)

Дворянські діти йшли в армію з полками, яким видавався срібний посуд, це не було просто дурущами багатіїв, а така міра рятувала юнаків від різних масових захворювань типу холери, оскільки срібло знищувало бактерії



Рис. 177. Будова спіральньо закручених спороносців актиноміцетів

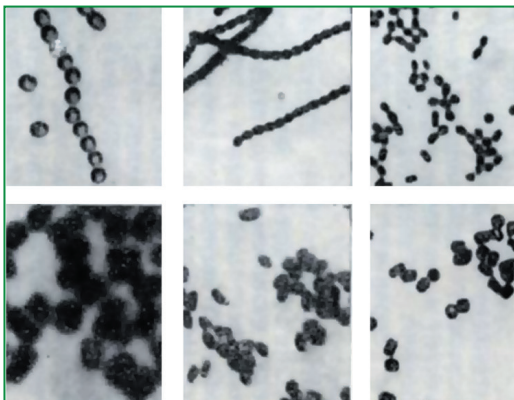


Рис. 178. Форми спор актиноміцетів

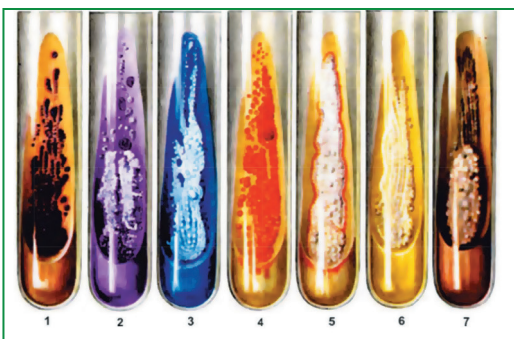


Рис. 179. Колонії актиноміцетів на агарових зрізах із різною пігментацією:

- 1 – *Actinomyces violaceus niger*;
- 2 – *A. violaceus*; 3 – *A. coelicolor*; 4 – *A. aurantiacus*;
- 5 – *A. aurantiacus* sp; 6 – *A. iluorescens* n. sp; 7 – *A. violaceo-chromogenes*

ваних середовищах актиноміцети утворюють округлі колонії, які врастають у живильний субстрат.

Розмноження відбувається шляхом розпаду міцелію на окремі фрагменти – оїдії, які за сприятливих умов можуть дати початок новому міцелію, а також спорами. Спори формуються на гілках повітряного міцелію (спороносцях). Вони легко відділяються від міцелію і потрапивши на поживний субстрат швидко проростають. Окремі види актиноміцетів використовують для виготовлення антибіотиків (стрептоміцин, хлортетра-циклін).

Актиноміцети широко розповсюджені в різних ґрунтах, у воді, в гної та інших субстратах. Їм належить важлива роль у ґрунтоутворенні: вони пришвидшують розклад органічних речовин у ґрунті і беруть участь у створенні гумусу. Ґрунтові актиноміцети переважно аероби, але бувають і факультативні анаероби (живуть за відсутності вільного кисню). Оптимальна температура для розвитку актиноміцетів 23–37°C. Вони легко переносять висушування, можуть зберігатися в ґрунті більше десяти років. Найбільш сприятливі для них ґрунти з рН6,8–8,0. Кількість їх в ґрунтах по відношенню до загальної мікрофлори залежить від пори року. Так, весною їх 20 %, восени – 30 і зимою – 13 %. У міру заглиблення в ґрунт їх кількість зменшується.

Гриби (Fungi) – нижчі еукаріотні одноклітинні та міцеліальні хемоорганотрофні організми. Гетеротрофний тип живлення обумовлює їх активну участь у розкладанні рослинних і тваринних залишків, завдяки чому вони відіграють важливу роль в утворенні органічних гумусних речовин у ґрунті.

Характерною морфологічною ознакою переважної більшості грибів є нитчаста будова їх тіла, яке складається з розгалужених гіф. У середині гіфи знаходиться цитоплазма, ядро чи ядра та інші клітинні елементи. У нижчих грибів гіфи не мають поперечних перетинків (несептований міцелій), у ви-

щик – гіфи багатоклітинні. Міцелій – це скупчення розгалужених гіф, що створюють грибницю.

Гриби розмножуються вегетативним і статевим способами. Вегетативне розмноження відбувається шляхом регенерації залишків міцелію, брунькуванням, мідіями, хламідоспорами. Більш спеціалізованим є репродуктивне розмноження грибів за допомогою спор, які утворюються на спеціальних відгалуженнях міцелію – спорангієносцях, конідієносцях. Спори можуть бути ендогенними (спорангіоспори), екзогенними (конідії), безстатевого і статевого походжень. За характером розмноження гриби поділяються на декілька основних класів:

хітрідіоміцети – мають слаборозвинений міцелій або тіло складається з голої протоплазми. Розмноження переважно безстатеве – зооспорами. Більшість видів цього класу – внутріклітинні паразити вищих і нижчих рослин. Деякі з них вражають розсаду капусти (чорна ніжка), бульби картоплі (рак);

оміцети – мають розвинутий міцелій із багатоядерних несептованих гіф. Під час статевого розмноження у них утворюються ооспори. Із патогенних грибів цього класу найбільш шкідливими паразитами є фітофтора картоплі та плазмопара винограду (мільдю);

зигоміцети – утворюють одноклітинний міцелій. Типові представники – гриби родини мукорових. Вони широко розповсюджені в природі, зустрічаються в ґрунті, розвиваються на різних органічних матеріалах і харчових продуктах у вигляді сірого або темного нальоту. Мукорові гриби мають плодоносні гіфи з кулеподібним спорангієм на верхівці, який заповнений спорами. Під час статевого розмноження утворюються зигоспори. Безстатеве розмноження здійснюється нерухомими спорангієспорами;

аскоміцети – сумчасті гриби з добре вираженим багатоклітинним міцелієм, за виключенням дріжджів, у яких типовий міцелій відсутній. Роз-

множення відбувається брунькуванням, конідіями і аскоспорами, які утворюють у спеціальних сумках – асках. Серед аскоміцетів зустрічаються продуценти антибіотиків (*Penicillium*), збудники захворювань рослин, а також гриби, які використовуються у спиртовій і борошномельній промисловості (*Saccharomyces cerevisiae*, *Aspergillus niger* in.);

базидіоміцети – гриби з добре розвиненим септованим міцелієм, рухомі форми відсутні. Нестатеве розмноження відбувається конідіями, статеве – шляхом злиття вегетативних клітин міцелію (соматогамія) і утворення базидій, на яких виникають по чотири базидіоспори. Більшість грибів цього класу живуть на ґрунті та рослинних рештках. Окремі види є паразитами і вражають сільськогосподарські рослини. Із цієї групи найбільший інтерес для сільського господарства становлять домовий гриб (*Merulius*), гриби, здатні утворювати на коренях рослин мікоризу (*Boletus*), а також сажкові та іржаві гриби;

дейтероміцети, або незавершені гриби – мають добре розвинений септований міцелій, розмножуються в основному нестатевими екзоспорами – конідіями. Типовий статевий процес відсутній. Окремі види цього класу є безстатевими стадіями сумчастих, рідше базидіальних грибів. Незавершені гриби широко розповсюджені в природі. Деякі живуть на культурних рослинах. Особливий інтерес становлять такі роди, як фузаріум (*Fusarium*) і ботритіс (*Botritis*), які паразитують на овочах, плодах, картоплі.

Віруси – це особливий клас найдрібніших мікроорганізмів, які відрізняються від інших мікроорганізмів низкою морфологічних ознак і біохімічних властивостей. Віруси не мають клітинної структури. Їх розміри знаходяться в межах від 10 до 350 нм. Структурна одиниця вірусу – вірон – складається з молекул нуклеїнової кислоти (РНК або ДНК), що знаходиться в білковій обо-

лонці – капсиді. Капсида побудована із багатьох ідентичних білкових субодиниць, які називають капсомерами. У більш складних вірусів нуклеокапсида має оболонку, в якій містяться ензими (ферменти), які полегшують проникнення вірусу в клітину. Деякі віруси містять також вуглеводи, ліпіди та різні метали.

Віруси – це внутріклітинні паразити, які здатні жити і розмножуватися тільки в клітині живого організму. Всередину рослинної клітини віруси проникають через пошкодження, а в клітині тваринного організму і людини – шляхом фагоцитозу або піноцитозу. Розмножуючись у клітинах господаря, вони призводять до загибелі (рис. 180).

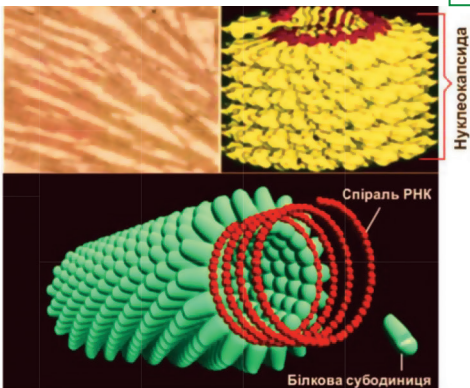


Рис. 180. Будова вірусу тютюнової мозаїки

На фізичні та хімічні подразники віруси реагують по-різному. Низькі температури не викликають загибелі вірусу. Підвищення температури до +50–60°C призводить до його загибелі. Віруси легко переносять висушування, деякі з них стійкі до тривалої дії етилового та метилового спирту, ефіру, а також інших сильно впливаючих на бактерії хімічних речовин.

Фаги – це віруси, які вражають бактеріальні клітини. За зовнішньою формою вони нагадують сперматозоїди, часто мають овальну або шестигранну голівку з відростком (хвостом), яку ото-

чує білкова оболонка з ДНК усередині. Хвостова ділянка – це порожня трубка, поверхня якої вкрита білковим чохлам, здатним скорочуватися. На кінці відростка знаходиться базальна пластинка з 6 зубцями, від якої відходять фібрили довжиною до 150 нм. Розмір фага досягає 200 нм (рис. 181).

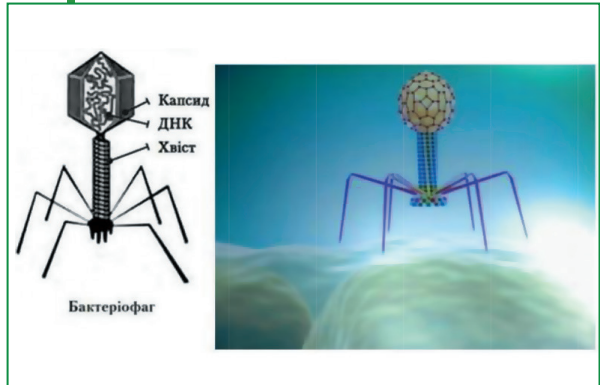


Рис. 181. Будова бактеріофага:
1 – голівка; 2 – порожня трубка;
3 – комірець; 4 – чохол зі спіральною симетрією; 5 – базальна пластинка;
6 – хвостові пагони (фібрили)

9.5. Основні методи і принципи виділення чистих культур бактерій

На густих живильних середовищах бактерії утворюють різні за формою й величиною колонії – видимі скупчення мікроорганізмів одного виду, що формуються в результаті розмноження з однієї або кількох клітин. Колонії бувають плоскими, опуклими, куполоподібними, удавленими, їх поверхня – гладкою (S-форми), шорсткою (R-форми), покресленою, горбкуватою; краї – рівними, зазубленими, волокнистими, бахромчастими. Форма колоній також різноманітна: кругла, розеткоподібна, зірчаста, деревоподібна. За величиною (діаметром) колонії поділяються на великі (4–5 мм), середні (2–4 мм), дрібні (1–2 мм) і карликові (менше 1 мм).

Колонії різняться і за консистенцією, густиною, кольором. Вони можуть бути прозорими й непрозорими, забарвленими і безбарвними, вологими,

сухими і слизистими. У рідких живильних середовищах бактерії ростуть з утворенням дифузної каламуті, плівки, осаду, які видно неозброєним оком (рис. 182).

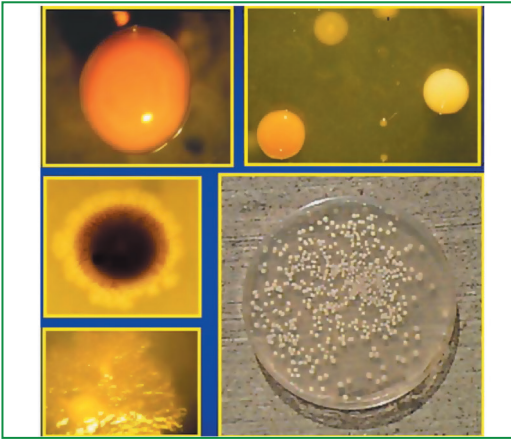


Рис. 182. Різні види колоній

Техніка посівів мікроорганізмів. Посіви проводять як для виділення збудників із досліджуваного матеріалу, так і нагромадження чистих культур з метою подальшого їх вивчення та ідентифікації. Техніка посівів у рідкі та на щільні живильні середовища має свої особливості (рис. 183–186).

Для того, щоб виділити чисту культуру мікроорганізмів, слід відокремити численні бактерії, які знаходяться в матеріалі одна від одної. Це можна досягнути за допомогою методів, які засновані на двох принципах – **механічному** і **біологічному** роз'єднанні бактерій.



Рис. 183. Посів петлею



Рис. 184. Посів шпателем

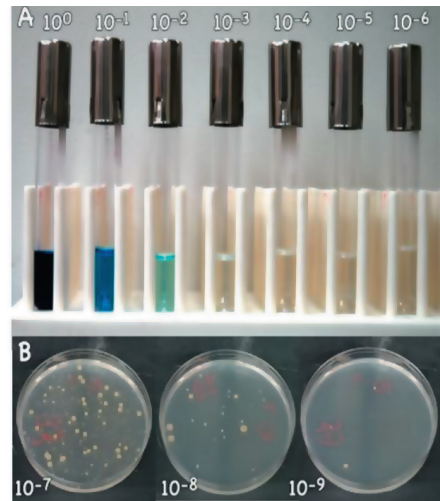


Рис. 185. Метод розведень

МЕХАНІЧНИЙ ПРИНЦИП	БІОЛОГІЧНИЙ ПРИНЦИП
<p style="text-align: center;">МЕТОДИ</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Фракційних розведень Л. Пастера. 2. Пластинчатих розведень Р. Коха. 3. Поверхневих розсівів Дригальського (рис. 187). 4. Поверхневих штрихів (рис. 186). 	<p style="text-align: center;">МЕТОДИ</p> <p>Беруть до уваги:</p> <ul style="list-style-type: none"> а – тип дихання (метод Фортнера); б – рухливість (метод Шукевича); в – кислотостійкість; г – спороутворення; д – температурний оптимум; е – вибіркочувливість лабораторних тварин до бактерій

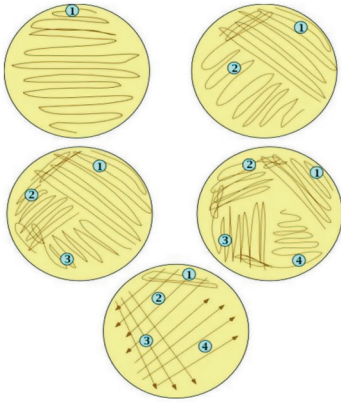


Рис. 186. Метод поверхневих штрихів

Методи виділення чистих культур, засновані на механічному принципі

Метод послідовних розведень, запропонований Л. Пастером, був одним із найперших, який застосовувався для механічного роз'єднання мікроорганізмів. Він полягає в проведенні послідовних серійних розведень матеріалу, який містить мікроби в стерильному рідкому живильному середовищі. Цей прийом достатньо кропіткий і недосконалий у роботі, оскільки не дозволяє контролювати кількість мікробних клітин, які потрапляють у пробірки під час розведень.

Цього недоліку не має метод Коха (метод пластинчастих розведень). Р. Кох використовував щільні живильні середовища на основі желатину або агар-агару. Матеріал з асоціаціями різних видів бактерій розводився у декількох пробірках з розтопленим і дещо охолодженим желатином, вміст яких пізніше виливався на стерильні скляні пластини. Після застигання середовища воно культивувалось за оптимальної температури. У його товщі утворювались ізольовані колонії мікроорганізмів, які легко можуть бути перенесені на свіже живильне середовище за допомогою платинової петлі для одержання чистої культури бактерій.

Метод Дригальського є досконалішим, який широко розповсюджений в повсякденній мікробіологічній практиці. Спочатку на поверхню середовища в чашці Петрі піпеткою або петлею

наносять досліджуваний матеріал. За допомогою металевого або скляного шпателя його ретельно втирають у середовище. Чашку під час посіву тримають привідкритою і обережно обертають, щоб рівномірно розподілити матеріал. Не стерилізуючи шпателя, проводять ним посів матеріалу в іншій чашці Петрі, за потреби – в третій. Тільки після цього шпатель занурюють у дезінфікувальний розчин або прожарюють у полум'ї пальника. На поверхні середовища в першій чашці спостерігаємо, як правило, суцільний ріст бактерій, у другій – густий ріст, а в третій – ріст у вигляді ізольованих колоній (рис. 187).

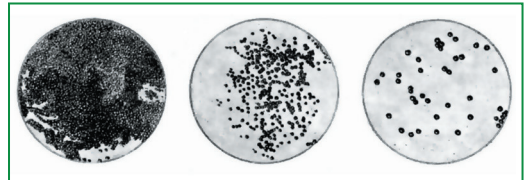


Рис. 187. Колонії за методом Дригальського

Метод штрихових посівів сьогодні використовують у мікробіологічних лабораторіях найчастіше. Матеріал, який містить мікроорганізми, набирають бактеріологічною петлею і наносять на поверхню живильного середовища біля краю чашки. Знімають надлишок матеріалу і проводять його посів паралельними штрихами від краю до краю чашки. Через добу інкубації посівів за оптимальної температури на поверхні чашки виростають ізольовані колонії мікробів (рис. 188).

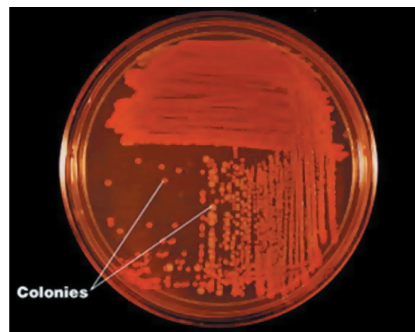


Рис. 188. Метод штрихів

У повсякденній практиці бактеріологи користуються такими поняттями, як штам і чиста культура мікроорганізмів. Під штамом розуміють мікроби одного виду, які виділено з різних джерел, або з одного й того ж самого джерела, але в різний час. Чиста культура бактерій – це мікроорганізми одного виду, нащадки однієї мікробної клітини, які виростили на (в) живильному середовищі.

Виділення чистої культури аеробних мікроорганізмів складається з низки етапів.

У перший день (**I етап дослідження**) у стерильний посуд (пробірка, колба, флакон) забирають патологічний матеріал. Його вивчають за зовнішнім виглядом, консистенцією, кольором, запахом та іншими ознаками, готують мазок, фарбують і досліджують під мікроскопом. У деяких випадках (гостра гонорея, чума) на цьому етапі можна поставити попередній діагноз, а крім того, підібрати середовища, на які засіватиметься матеріал. Посів проводять бактеріологічною петлею (застосовується найчастіше), за допомогою шпателя за методом Дригальського, ватно-марлевым тампоном. Чашки закривають, перевертають догори дном, підписують спеціальним олівцем і ставлять у термостат за оптимальної температури (37°C) на 18–48 год. Мета етапу – одержати ізольовані колонії мікроорганізмів.

Деколи для нагромадження матеріалу його засівають на рідкі живильні середовища.

На другий день (**II етап дослідження**) на поверхні щільного живильного середовища мікроорганізми утворюють суцільний, густий ріст або ізольовані колонії. **Колонія** – це видимі неозброєним оком скупчення бактерій на поверхні або в товщі живильного середовища. Як правило, кожна колонія формується з нащадків однієї мікробної клітини (клон), тому їх склад досить однорідний. Особливості росту бактерій на живильних середовищах є проявом їх культуральних властивостей.

Чашки ретельно розглядають і вивчають ізольовані колонії, що виростили на поверхні агару. Звертають увагу на величину, форму, колір, характер країв і поверхні колоній, їх консистенцію та інші ознаки. За потреби досліджують колонії під лупою, малим чи великим збільшенням мікроскопа. Структуру колоній досліджують у прохідному світлі при малому збільшенні мікроскопа. Вони можуть бути гіалінові, зернисті, ниткоподібні чи волокнисті, які характеризуються наявністю переплетених ниток у товщі колоній (рис. 189, 190).

Запам'ятайте етапи виділення чистих культур аеробних бактерій:

1 – макро- і мікроскопічне вивчення досліджуваного матеріалу і посів на щільні поживні середовища для одержання окремих колоній;

2 – макро- і мікроскопічне вивчення колоній і пересів на скошений агар;

3 – перевірка культури на чистоту та її ідентифікація;

4 – висновок про виділену культуру.

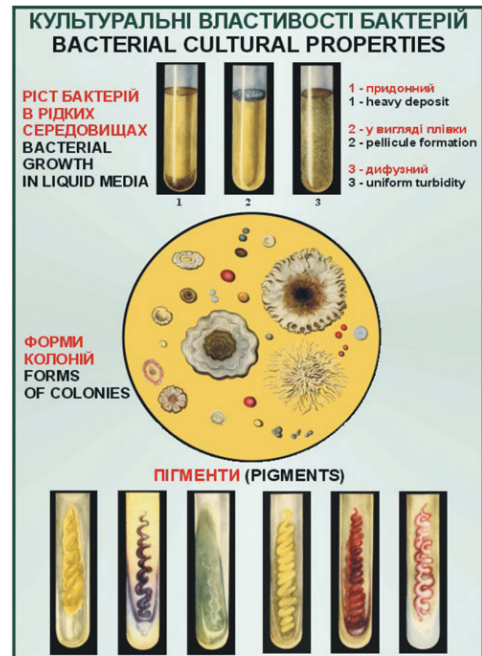


Рис. 189. Культурні властивості бактерій

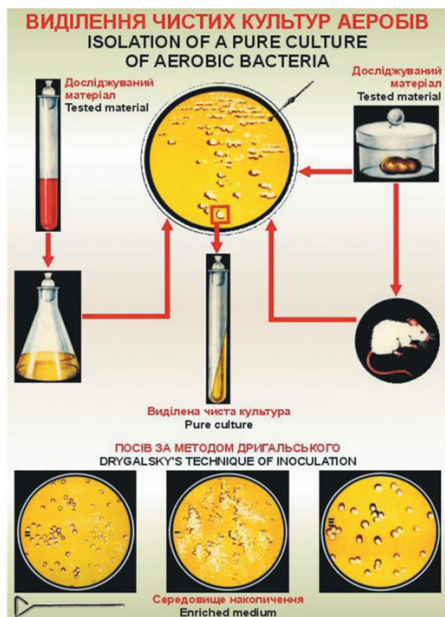


Рис. 190. Виділення чистих культур аеробів

Середовища для культивування анаеробних мікроорганізмів

Середовище Кітта-Тароцці готують на основі бульйону Хоттінгера, до якого додають шматочки бичачої печінки або м'яса. Стерилізують його при 1 атмосфері протягом 30 хв. Активна реакція середовища – 7,4–7,6. Після посіву матеріалу середовище заливають зверху шаром вазелінової олії товщиною до 1 см.

Анаеробний кров'яний агар готують на основі еритрит-агару. До його складу входять також спеціальні добавки: середовище 199 (10 %), гемін (10 мкг/мл), твін-80 (0,1 %), метадіон (10 мкг/мл), цитратна кров (до 5 %) тощо. Після стерилізації його розливають у чашки Петрі. Використовують не пізніше, як через 2 год після виготовлення (рис. 191).

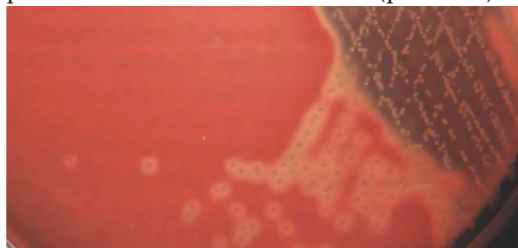


Рис. 191. Анаеробний кров'яний агар

Жовтковий агар. У розтоплене і охолоджене до температури 56–60°C середовище на основі еритрит-агару додають суспензію курячого жовтка (20%), глюкозу (0,2 %), гемін (10 мкг/мл) і розливають у чашки Петрі. Середовище використовують для визначення лецитиназної активності збудників, зокрема *S. perfringens*. За наявності лецитинази навколо колоній утворюються зони помутніння (рис. 192).



Рис. 192. Жовтковий агар

Середовище Вільсона-Блера. Його готують на основі розтопленого й охолодженого до 60°C 1 % цукрового (глюкоза) МПА рН 7,4 з додаванням на 100 мл 10 мл стерильного 20 % розчину сульфату натрію і 1 мл 8 % розчину хлориду заліза. Готове середовище не стерилізують.

Його використовують для прискореної діагностики газової анаеробної інфекції, викликаной *Clostridium perfringens*. Вже через 1–2 год спостерігають зміну середовища: воно чорніє внаслідок відновлення сульфату натрію в сульфат, який взаємодіє з хлоридом заліза, утворюючи сульфід заліза. З'являються також розриви агару внаслідок інтенсивного газоутворення (рис. 193, 194).

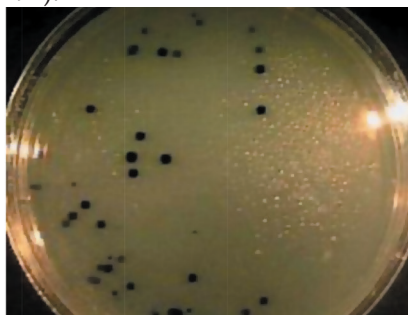


Рис. 193. Середовище Вільсона-Блера



Рис. 194. Лакмусове молоко

Лакмусове молоко. Готують середовище зі свіжого молока. Попередньо його кип'ячать і залишають у прохолодному місці на одну добу. Знімають верхній шар жиру і процедуру повторюють. Молоко фільтрують, і 10 % розчином бікарбонату натрію доводять рН до 7,2. Перед стерилізацією до молока додають 5–10 % лакмусової настойки та ідентичну кількість 10 % розчину бікарбонату натрію, щоб піна молока набула синьо-фіолетового відтінку. Під час підлужування молоко стає синьо-фіолетовим, підкислювання – рожевим аж до червоного.

Вплив біологічних факторів

У природних умовах мікроорганізми є складовою частиною біоценозу (сукупності рослин і тварин, які населяють ділянку середовища існування з більш чи менш однорідними умовами життя).

Бактерії перебувають у природі в асоціаціях, між якими точиться невинна боротьба за існування. Одні види, що пристосувались до відповідного середовища, мають більш виражені антагоністичні властивості щодо інших видів, які потрапляють у нове середовище існування. Так, наприклад, молочнокислі бактерії мають антагоністичні властивості щодо збудників дизентерії, чуми та ін. Синьогнійна бактерія пригнічує ріст шигел, сальмонел, бацил сибірки, холерного вібріона, збудників чуми, сапу, стафілококів, менінгококів та ін. Особливо сильні антагоністичні властивості мають мікроорганізми, які постійно живуть у людському організмі: *E. coli*, *S. faecalis*, молочнокислі бактерії, актиноміцети, мікроорганізми шкіри, носової частини глотки та ін.

ЗАПАМ'ЯТАЙТЕ

Класифікація живильних середовищ

Універсальні: ПВ, МПБ, МПА

Спеціальні: цукровий МПА, МПБ, сироватковий МПА, кров'яний МПА, асцититичний МПА

Елективні: Ру, Леффлера, 1% лужна ПВ

Селективні: Середовище Мюллера, фуразолідоно-твіновий агар, Сабуро

Диференціально-діагностичні:

- 1) для визначення цукролітичних властивостей (середовища Гіса, Ендо, Левіна, Плоскірева);
- 2) для визначення протеолітичних властивостей (згорнута сироватка, МПЖ, шматочки м'язів, білка курячого яйця);
- 3) для визначення пептолітичних властивостей (МПБ, ПВ);
- 4) для визначення гемолітичних властивостей (кров'яний МПА);
- 5) для визначення редуруючих властивостей (середовища з різними барвниками)

Тепер доведена можливість антагоністичних взаємин між патогенними штамми одного й того самого виду мікроорганізмів. Такі властивості мають деякі штами *E. coli*, стрептококи пневмонії, сальмонели, шигели, стафілококи та ін., які продукують бактеріоцини.

У певних умовах існування мікроорганізмів антагонізм виникає як результат нестачі поживних речовин, і тоді одні види змушені жити за рахунок інших. Так, наприклад, паразитичні бактерії *Vdellovibrio bacteriovorus* мають властивість проникати у деякі грамнегативні та грампозитивні бактерії, розмножуватися в них і руйнувати їх. Бактерії-ендосимбіонти, які живуть на найпростіших, комах, грибах, безхребетних і членистоногих, дуже поширені в природі (грунт, морська вода, випорожнення); вони відіграють важливу роль в елімінації з навколишнього середовища патогенних і умовно-патогенних видів (сальмонели, *E. coli* та ін.).

Антагоністичні взаємини виявлено й серед вірусів, коли один вірус захищає організм від проникнення в нього іншого. У вірусології це явище дістало назву інтерференції вірусів.

Між різними групами мікроорганізмів є кілька типів відносин: симбіоз, метабіоз, сателізм, синергізм, антагонізм.

Симбіоз – це співжиття мікроорганізмів різних видів; разом вони розвиваються краще, ніж кожен із них зокрема. Іноді пристосованість організмів один до одного так поглиблюється, що вони втрачають здатність існувати нарізно (співжиття грибів і синьо-зелених водоростей, азотфіксувальних і целюлозоруйнівних бактерій, бульбочкових бактерій і бобових рослин, різних грибів і коренів рослин, дріжджеподібних грибів і лямблій). Найтиповіший симбіоз (симбіогенез) виявлено у лишайників.

Однією з форм симбіозу є вірогенія – співіснування деяких бактерій, дріжджів і найпростіших з вірусами.

Метабіоз – такий тип відносин, коли продукти життєдіяльності одно-

го виду є джерелом живлення іншого виду (наприклад, нітрифікувальні й амоніфікувальні бактерії).

Синергізм характеризується посиленням фізіологічних функцій у членів асоціації (дріжджі та молочнокислі бактерії, фузобактерії і борелії).

Під час антагонізму відбувається боротьба мікроорганізмів різних видів за кисень.

Живильні речовини і місце існування. Бактерії, гриби, вищі рослини виробляють речовини, що дістали назву антибіотик, і які згубно діють на інші мікроорганізми. Їх широко застосовують у лікуванні багатьох інфекційних захворювань (рис. 195).

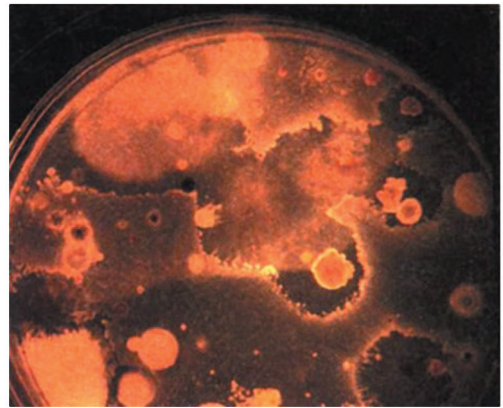


Рис. 195. Ріст бактерій з антагоністичними властивостями

Важливу роль у знешкодженні зовнішнього середовища від патогенних мікроорганізмів внаслідок антагонізму відіграють фаги (віруси бактерій), дуже поширені у ґрунті та воді, і **фітонциди** – леткі речовини багатьох рослин.

Процес розвитку і поширення багатьох хвороб рослин змінюється в різні роки і періоди одного року. **Епіфітотія** – масове захворювання рослин, зумовлене активністю фітопатогена та екологічних факторів довкілля. Виникнення, розвиток і затухання епіфітотії залежить від взаємодії основних компонентів: популяції збудника хвороби, рослини-господаря та умов довкілля. Серед умов, які визначають перебіг

епіфітотій, основне значення має наявність збудника хвороби. Для того, щоб хвороба прийняла масовий характер, патоген повинен мати високу агресивність і вірулентність. Саме тому поява на певній території високопатогенних збудників хвороб – важлива умова виникнення епіфітотій. Для багатьох фітопатогенних грибів характерний

великий запас первинної інфекції на початку вегетаційного сезону, короткий латентний період у рослинах, високий рівень спороношення, здатність здійснювати зараження малою кількістю інфекційних одиниць. Зокрема, це – іржасті, сажкові, пероноспоріві, борошнисто-росяні, деякі недосконалі гриби (рис. 196–200).

ГРИБИ (FUNGI) Клас Хітрідіоміцети

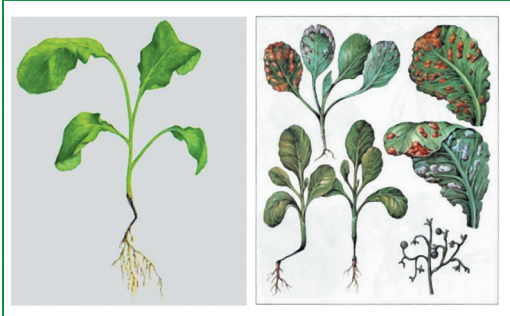


Рис. 196. Ураження розсади капусти (чорна ніжка)



Рис. 197. Бульби картоплі, уражені раком



Рис. 198. Борошнеста роса на ячмені



Рис. 199. Соя, уражена склеротинією



Рис. 200. Ураження піренофорозом зернових
ВІРУСИ



Рис. 201. Вірус жовтої карликовості ячменю



Рис. 202. Карликова сажка пшениці



Рис. 203. Курчавість персиків

Розвиток епіфітотій в значній мірі залежить від кліматичних умов і факторів довкілля (температури, вологості, освітленості та різних потоків енергій), які сприяють виникненню епіфітотій, якщо вони чинять несприятливу дію на рослину-господаря, знижуючи її стійкість до хвороби. В той же час, будь-які умови, які обмежують життєдіяльність паразиту і підвищують стійкість рослин до збудника хвороби, сприяють загибелі епіфітотій.

Їх розвиток, в значній мірі, залежить від зміни мікроклімату на обмежених територіях, де мікроклімат залежить від особливостей рельєфу. Наприклад, пероноспороз гречки частіше розвивається у низині.

Сільськогосподарська діяльність людини в значній мірі впливає на розвиток епіфітотій, а саме:

- підбір видів і сортів для вирощування в певній зоні;
- регуляцію умов культивування рослин (удобрення, обробка ґрунту, насіння чи зелених частин рослини та ін.);
- випадкове завезення нових патогенів у місця, де вони раніше були відсутні.

Особливо значний вплив чинить діяльність людини на епіфітотійний розвиток хвороб у тепличних господарствах, де регулюються, але часто порушуються умови вирощування культури і мікроклімат.

Питання для самоконтролю

1. Чим відрізняються прокаріоти від еукаріотів?
2. Основні форми бактерій і їх характеристика.
3. Що таке поверхневі та внутрішні структури бактерій і які їх функції?
4. Які особливості грампозитивних і грамнегативних бактерій?
5. Види бактерій, які не мають клітинної оболонки.
6. У чому відмінність між нуклеотидом прокаріот і ядром еукаріот?

10. ФІЗИОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ

10.1. Хімічний склад і дихання мікроорганізмів

10.2. Ферменти, пігменти, токсини та ароматичні речовини мікробів

10.3. Основні поняття метаболізму мікроорганізмів. Фотосинтез

10.4. Вплив різних факторів довкілля на мікроорганізми

10.1. Хімічний склад і дихання мікроорганізмів

До складу бактеріальної клітини входять вода (80–85%) і сухі речовини (15–20%). Для синтезу життєво важливих органічних сполук мікробам необхідні органогеми – вуглець, азот, водень і кисень, вміст яких досягає 90–97% маси всієї сухої речовини. Крім названих елементів, у мікробній клітині містяться зольні елементи – фосфор, сірка, натрій, магній, кальцій (3–10%), у незначній кількості (0,1–0,5%) – залізо, мідь, цинк, марганець, кобальт, молібден, а також вітаміни та інші фактори росту. Є мікроби, здатні використовувати для живлення нафту, газ, парафіни, мило та ін.

Хімічний склад мікроорганізмів складний і різноманітний. У мікроорганізмах містяться білки, вуглеводи, ліпіди, вітаміни, ферменти та інші речовини. Елементарною основою органічних і мінеральних речовин мікробної клітини є водень, кисень, вуглець, азот. Важливе значення мають також сірка, фосфор, калій, натрій, кальцій, магній, залізо, марганець та інші елементи



Основну масу сухої речовини мікробів складають білки, вміст яких залежно від виду мікроорганізмів та складу живильного середовища сягає до 80%. Що більше азоту в субстраті, то більше білка входить до складу протоплазми мікробних клітин. У білку мікроорганізмів виявлено ті ж амінокислоти, що й в білках тварин і рослин.

Найбільше значення для життєдіяльності мікроорганізмів мають складні білки, особливо нуклеопротейди. Вони відіграють важливу роль у рості та розмноженні мікробів. З ними пов'язані видові особливості, спадкова передача специфічних властивостей, утворення нових рас, штамів та видів у бактерій, грибів, актиноміцетів, вірусів. Керування синтезом білка відбувається за допомогою РНК, що міститься, головним чином, у цитоплазмі клітини і відтворює структуру спадкової хімічної речовини – ДНК.

З вуглеводів у мікробній клітині найбільше всього полісахаридів. У протоплазмі зустрічаються глікоген, декстрин, глюкоза, глюкуронова кислота. Полісахариди у великій кількості виявляються у капсульних мікробів (азотобактера, пневмококів та ін.). Складні полісахариди містять 1–5% азоту.

Ліпіди (жири та близькі до них жироподібні речовини – ліпоїди) знаходяться найчастіше в оболонці клітини та поверхневому шарі цитоплазми. Вони впливають на проникність клітинних оболонок, зумовлюють токсичні та антигенні властивості хвороботворних мікробів, захищають їх від впливу несприятливих умов довкілля, можуть накопичуватися як запасний живильний

матеріал. Ліпіди становлять 3–7% сухої речовини мікроорганізмів. З жироподібних речовин у мікробній клітині наявні вільні жирні кислоти, фосфатиди, віск. Значна кількість ліпідів з іншими речовинами клітини утворює складні комплекси – ліпопротеїди, фосфоліпіди, що виконують важливу роль в окислювально-відновних та інших процесах метаболізму клітини.

Дихання мікроорганізмів, які живуть і розмножуються за наявності кисню, відбувається за допомогою ферментів, що активізують дихальні процеси.

Основні поняття метаболізму мікроорганізмів. Фотосинтез

Метаболізм включає дві групи життєво необхідних процесів – **катаболізм** (енергетичний обмін) і **анаболізм** (біосинтез) (рис. 204, 205).

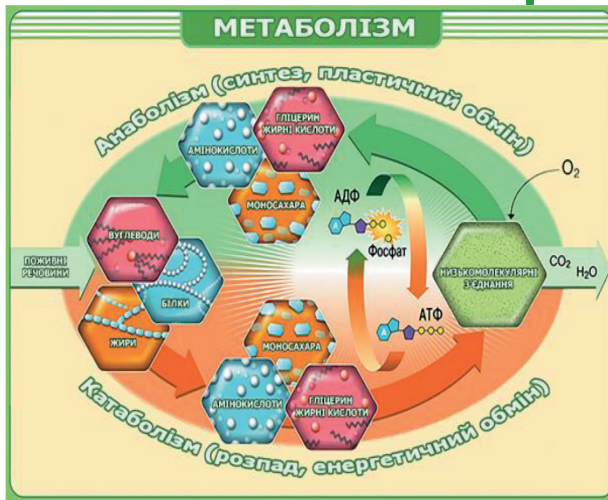


Рис. 204. Метаболізм (вплив різних факторів довкілля на мікроорганізми)

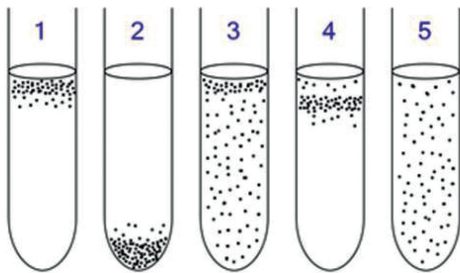


Рис. 205. Факультативний аероб

По відношенню до молекулярного кисню всі мікроорганізми можна поділити на декілька груп. Мікроорганізми, які потребують кисню для життєдіяльності – **облігатні аероби** (велика кількість бактерій і грибів). Серед аеробів є мікроорганізми, які споживають кисень, але добре ростуть тільки за вмісту його в значно меншій концентрації, ніж у повітрі, – **мікроаерофіли**.

У деяких мікробів реакція окислення не завершується до одержання кінцевих продуктів, тобто вуглекислоти. Наприклад, у певних видів плісневих грибів під час окислення цукру утворюються цитринова та щавлева кислоти.

У багатьох видів бактерій-автотрофів з групи хемосинтетиків дихальний акт – це окислення неорганічних сполук. Так, нітрифікуючі бактерії окислюють аміак та амонійні солі в азотисту, а потім азотну кислоти. Залежно від потреби забезпечення мікробів киснем Л. Пастер у 1861 р. поділив усі мікроорганізми на аероби та анаероби.

Хімізм дихання бактерій вивчено недостатньо. Відомо, що молекулярний кисень не здатен окислювати речовини мікробної клітини. Необхідно спочатку активізувати молекулярний кисень або водень в окислювальному субстраті. Кисень активізується завдяки дихальним ферментам – оксидазам, водень – дегідразам.

Аеробне дихання мікроорганізмів – процес, при якому акцептором водню, протонів і електронів є молекулярний кисень. Внаслідок окислення складних органічних сполук енергія може виділятися у довкілля (термогенез) або накопичуватись у макроенергетичних фосфатних зв'язках АТФ.

Енергія мікробів-термогенів може підвищувати температуру довкілля. Це явище спостерігається під час силосування кормів, біотермічного знезараження гною, а також у скиртах або

недосушених грубих кормах, сирому зерні. Теплоту, що виділяється мікроорганізмами, називають біопаливом. Його можна використовувати в сільському господарстві, наприклад, у парниках та під час заготівлі бурого сіна.

Анаеробне дихання відбувається без участі молекулярного кисню. Акцепторами водню можуть бути окислені неорганічні сполуки, що легко віддають кисень і відновлюються (процеси денітрифікації і десульфідикації) або органічні речовини з ненасиченими зв'язками (альдегіди, кетони). Коли дихальний субстрат розкладається лише до проміжних продуктів (спиртів, органічних кислот), йдеться про процес бродіння. При анаеробному розщепленні молекули гексози кількість звільненої енергії в 24,5 рази менше, ніж при аеробному окисненні цукру. Прикладами анаеробного дихання є спиртове, молочнокисле, маслянокисле, пектинове та інші види бродіння.

10.2. Ферменти, пігменти, токсини та ароматичні речовини мікробів

Біохімічні процеси, що відбуваються в мікробних клітинах, зумовлюються і спрямовуються **ферментами** (ензимами) – біологічними каталізаторами білкової та небілкової природи.

Ферменти беруть участь у розщепленні та синтезі речовин. Вони специфічні, тобто виявляють свою активність щодо певних сполук, нестійкі до впливу несприятливих зовнішніх факторів: руйнуються за температури 60°C, а також під дією лугів, кислот, солей важких металів тощо. Розрізняють **ендоферменти** та **екзоферменти**. Перші міцно зв'язані з цитоплазмою і здійснюють перетворення поживних речовин у складі частини клітини. Другі виділяються в живильне середовище, розчиняються в ньому, проходять через бактеріальні фільтри, розкладають складні сполуки на прості. Останні є пластичним

матеріалом для побудови тіла мікробної клітини.

Каталітичну дію ферментів визначають надзвичайно малі їх кількості; 1 г амілази може розщепити 1 т крохмалю, а 1 г хімосину може зумовити зсідання 12 т молока; 1 г пепсину здатний розщепити 50 кг коагульованого білка, 1 молекула каталази за температури 40°C за 1с руйнує 550 тис. молекул перексиду водню.

Ферменти діють при певному рН: пепсин активний тільки в кислому середовищі (рН 1,5–2,5), трипсин – слаболужному (рН 7,8–8,7), каталаза і уреаза – нейтральному (рН 7,0).

Ферменти не змінюються до кінця реакції, не входять до складу кінцевих продуктів. Вони не токсичні. Ця важлива властивість має велике значення для багатьох галузей народного господарства, особливо харчової промисловості і медицини.

На сьогодні відомо близько 2000 ферментів, які за класифікацією, розробленою Міжнародним біохімічним товариством (1961), об'єднані в шість класів: оксидоредуктази, трансферази, гідролази, ліази, ізомерази, лігази або синтетази.

Ферменти мікробного походження широко застосовують у харчовій промисловості, сільському господарстві, особливо тваринництві, медицині, а також інших галузях народного господарства. Наприклад, амілази використовують під час ферментативного одержання глюкози з крохмалю, глюкозної та мальтозної патоки, в спиртовій, пивоварній та хлібопекарській промисловості. У ветеринарії високоактивні очищені препарати амілази застосовують для лікування тварин, хворих на дистрофію, що зумовлене неперетравленням крохмалю.

Пектинази розщеплюють пектини – речовини, що “склеюють” окремі клітини рослин. Вони містяться в ягодах, фруктах, стеблах та коренях. Пектинази мікроорганізмів різних видів застосовують у технологічних

процесах, що вимагають руйнування рослинних тканин, звільнення клітин та зміни структури клітинних оболонок. Пектинази використовують для мацерації фруктової або плодово-ягідної м'язги, що сприяє збільшенню виходу соку, його освітленню та руйнуванню розчинених у ньому пектинових речовин.

Ферменти мікроорганізмів целюлази розкладають основний компонент клітинної оболонки рослин целюлозу, і шляхи їх використання давно відомі людству.

Протеїнази здатні покращувати якість м'ясних виробів, рибопродуктів, збільшувати строки зберігання і підвищувати поживну цінність кормів тощо.

Сичужний ензим, який одержують з сичуга, використовують у виробництві сирів, де головним процесом є зсідання білків молока під дією цього ферменту.

Пігменти мікробів. Наявність пігментів у світі мікроорганізмів спадково закріплюється під час їх розмноження. Багато кольорових бактерій знаходиться в повітрі. Вважають, що пігменти виконують захисну функцію проти згубної дії на мікроорганізми ультрафіолетового випромінювання. Забарвлені колонії у кисневому середовищі та під час освітлення зберігаються краще, ніж безпігментні. Більшість пігментують мікробів – сапрофіти.


Першим пігментом, відомим людству, був криваво-червоного кольору продигіозин, який утворює члудова паличка (*Bact. prodigiosum*). Синій пігмент піоціанін продукує *Pseudomonasaeruginosa*, фіолетовий – *Chromobacteritmvioillacum*. Ці види бактерій характеризуються антибіотичною активністю. Вони нерідко забруднюють рани, забарвлюючи гній у синьо-зелений колір. Жовтий пігмент утворюють сарцини, стафілококи; чорний (меланіни) – деякі види дріжджів та міцеліальних грибів *Stachybotrysaltternans* тощо.

Важливою групою мікробних пігментів є каротиноїди, які утворюють більшість фототрофних бактерій, деякі родини дріжджів, мікроміцетів та актиноміцетів. У фототрофів каротиноїди беруть участь у процесах фотосинтезу. У гетеротрофів вони локалізуються в цитоплазматичній мембрані. У гіфоміцетів каротиноїди зв'язані, головним чином, з ліпідами.

Токсини мікробів. Патогенні мікроорганізми в процесі життєдіяльності виробляють отруйні речовини – токсини, які спричиняють захворювання людини, тварин, рослин (токсикози). Розрізняють екзотоксини – токсичні речовини, що виділяються мікробами назовні, та ендотоксини, що тісно зв'язані з мікробною клітиною і вивільняються з неї лише після її розпаду. Ендотоксини синтезуються сальмонелами, ешерихіями, збудниками бруцельозу, туберкульозу та ін.

Екзотоксини бактерій мають білкову природу. Це високоактивні повноцінні антигени (збудники ботулізму, правця, дифтерії), на які організм виробляє антитіла. Антитоксична сироватка діє проти токсину, а не проти мікробної клітини.

За молекулярною будовою ендотоксини складніші білки, що містять фосфоліпиди і полісахариди, про що свідчать основні ознаки екзо- і ендотоксинів, наведені нижче (за В. М. Аристовським):



Найбільш важливим чинником зовнішнього середовища, що визначає життєдіяльність мікроорганізмів, є температура. Розвиток мікробів можливий тільки за певних температур, які неоднакові для різних видів і груп мікроорганізмів

ЕКЗОТОКСИНИ	ЕНДОТОКСИНИ
<p>Легко дифундують з клітини в довкілля.</p> <p>Високотоксичні, здатні вибірково уражати окремі органи.</p> <p>Термолабільні.</p> <p>Викликають утворення антитоксинів в організмі.</p> <p>Мають білкову природу, руйнуються протеолітичними ферментами.</p> <p>Під дією формаліну переходять в анатоксини.</p>	<p>Міцно з'єднані з тілом бактеріальної клітини.</p> <p>Менш токсичні, вибіркова дія слабо виражена. Термостабільні.</p> <p>Антитоксична дія імунних сироваток незначна.</p> <p>Належать до гліюцидоліпідних комплексів, резистентні до дії протеолітичних ферментів.</p> <p>Під дією формаліну частково руйнуються.</p>

Особливу загрозу для здоров'я людини та тварин становлять токсичні речовини грибів, що пошкоджують продукти харчування і корми. На сьогодні описано 300 видів плісневих мікроміцетів, що продукують більше 120 мікотоксинів. Вони відрізняються за хімічною будовою (білки, полісахариди, кислоти, спирти тощо) і характером загальноплазматичної токсичної дії на живий організм.

Ароматичні речовини мікробів. Деякі види дріжджів, плісневих грибів та актиноміцетів продукують ароматичні речовини – складні ефіри, леткі органічні кислоти та ін. Їх використовують для надання приємного запаху винам та деяким харчовим продуктам, особливо сиру, сметані та маслу. Грибний, хлібний, медовий, тютюновий та інші аромати властиві грибам багатьох видів.

10.3. Основні поняття метаболізму мікроорганізмів. Фотосинтез

Поживні речовини, які потрапляють у клітину мікроорганізму, беруть участь у багатьох різноманітних хімічних реакціях. Всі хімічні прояви життєдіяльності мікроорганізмів мають загальну назву метаболізм, або обмін речовин. Метаболізм включає дві групи життєво необхідних процесів – катаболізм (енергетичний обмін) і анаболізм (біосинтез).

Катаболізм – це комплекс процесів розщеплення поживних речовин – вуглеводів, жирів і білків, які відбуваються в основному за рахунок реакцій окислен-

ня, в результаті чого виділяється енергія. У мікроорганізмів розрізняють основні форми катаболізму – бродіння і дихання (аеробне і анаеробне). Під час бродіння спостерігається неповний розклад органічних речовин з вивільненням незначної кількості енергії і накопиченням високоенергетичних речовин (етилового спирту, молочної, масляної та інших кислот). Під час аеробного дихання проходить повне окислення органічних речовин з утворенням великої кількості енергії та низькоенергетичних кінцевих речовин (CO_2 і H_2O). Вивільнена при катаболізмі органічних речовин вільна енергія акумулюється у формі енергії фосфатних зв'язків аденозинтрифосфату (АТФ).

Біосинтез, або анаболізм об'єднує процеси синтезу макромолекул клітини (нуклеїнових кислот, білків, полісахаридів та ін.) із більш простих сполук, які наявні в довкіллі. Реакції біосинтезу зв'язані із споживанням вільної енергії, яка утворюється в процесах дихання, бродіння (а також фотосинтезу) і зберігається в формі АТФ. Катаболізм і біосинтез протікають одночасно, багато реакцій і проміжних речовин у них спільні.

Деяким групам мікроорганізмів (ціанобактеріям, пурпурним і зеленим бактеріям) властивий фотосинтез – спосіб утворення АТФ, при якому джерелом енергії є сонячне світло.

У рослин, водоростей і ціанобактерій донором електронів під час фотосинтезу є молекула води, кисень, що виділяється

в довкілля. Такий фотосинтез називають **кисневим**, або **оксигенним**.

На відміну від них пурпурні та зелені фотосинтезуючі бактерії не здатні використовувати воду як донор електронів, їх фотосинтез ніколи не відбувається з утворенням кисню. Донорами електронів у таких бактерій є H_2S , H_2 або органічні сполуки, а цей вид фотосинтезу називають **безкисневим** або **аноксигенним**.

Головний акцептор електронів більшості фотосинтезуючих організмів – CO_2 , однак вони частково можуть відновлювати нітрат, азот, іони водню. Процес фотосинтезу проходить у два етапи. Під час першого під дією світла проходить відновлення НАДФ і фосфорилування АДФ, на другому – енергія НАДФ H_2 і АТФ використовується для відновлення CO_2 до гексози. Асиміляція CO_2 вищими і нижчими фотосинтезуючими організмами здійснюється через **пентозофосфатний цикл**, або **цикл Кальвіна**.

У фотосинтезуючих організмів АТФ утворюється під час переносу електрона, який віддає молекула хлорофілу (або бактеріохлорофілу), поглинання енергії світла фотосинтетичною пігментною системою. Процес називають фотофосфорилуванням, він аналогічний окислювальному фосфорилуванню аеробних мікроорганізмів, тобто АТФ утворюється під час транспортування електронів через ланцюг переносу.

Оскільки молекулярний кисень не бере участі в реакціях утворення АТФ ні в одному із типів фотосинтезу, будь-який його тип може проходити в анаеробних умовах. Однак життєдіяльність рослин, водоростей і ціанобактерій, які здійснюють кисневий фотосинтез, проходить звичайно в присутності кисню. Більшість організмів з безкисневим фотосинтезом – анаероби, у факультативних аеробів фотосинтетичне утворення АТФ пригнічується киснем.

10.4. Вплив різних факторів довкілля на мікроорганізми

Температура. Розрізняють три основних температурних зони, що ма-

ють вирішальне значення для розвитку мікроорганізмів: **оптимум** (найбільш сприятлива для життєдіяльності мікробів); **мінімум** (нижче неї розвиток мікробів припиняється); **максимум** (вище неї спостерігається згубна дія).

За пристосуванням до певних температурних умов виділяють три фізіологічних групи мікробів: **психрофільні** (криофільні), пристосовані до життя за низьких температур (оптимум – $15\text{--}20^\circ\text{C}$, мінімум – 0 , максимум – 10°C); **мезофільні** (оптимум – $30\text{--}37^\circ\text{C}$, мінімум – 10 , максимум – 45°C); **термофільні** (теплолюбні) (оптимум – $50\text{--}60^\circ\text{C}$, мінімум – близько 35°C , максимум – $70\text{--}80^\circ\text{C}$).



Оптимальною є температура, за якої мікроорганізми ростуть і розмножуються найінтенсивніше, вона відповідає так званій «фізіологічній нормі мікробів» (В. Л. Омелянський)

До низьких температур мікроорганізми малочутливі. Дослідами доведено, що бактерії зберігають свою життєдіяльність після обробки їх протягом декількох годин рідким повітрям (-182 , -100°C) або навіть рідким воднем (-252°C). Низькі температури призупиняють життєдіяльність мікроорганізмів, тому забезпечують тривале зберігання охолоджених продуктів харчування. Повторне заморожування після розмерзання згубно діє на мікроби.

Високі температури викликають загибель мікробної клітини в результаті звертання (коагуляції) білків цитоплазми та інактивації ферментів. Більшість бесспорних бактерій відмирають під час нагрівання до $60\text{--}70^\circ\text{C}$ протягом $15\text{--}30$ хв, а до $80\text{--}100^\circ\text{C}$ за час від декількох секунд до $1\text{--}3$ хв. У вологому середовищі бактерії за високої температури гинуть скоріше, ніж у сухому, бо водяна пара сприяє швидкій коагуляції білка. Спори



Максимальна температура є граничною, вище за яку зростання мікроорганізмів не відбувається. Життєві функції клітин ослабляються, або вони ж можуть загинути зовсім.

багатьох бактерій витримують нагрівання до 100°C протягом декількох годин. Навіть найстійкіші спори у вологому середовищі за температури 120°C гинуть через 20–30 хв, а за дії сухого жару (160–170°C) – протягом 1–2 годин.

На згубній дії високих температур базуються два способи знищення бактерій: пастеризація і стерилізація.

Під час пастеризації рідину нагрівають до 60–70°C протягом 20–30 хвилин або до 70–80°C протягом 5–10 хвилин, при цьому гинуть лише вегетативні форми бактерій. Пастеризацію застосовують переважно для зберігання молока, вина, ікри, фруктових соків і деяких інших продуктів.

Під час стерилізації гинуть всі живі організми. Це досягається нагріванням до 100–130°C протягом 20–40 хвилин.

Вологість середовища. Мікроорганізми здатні жити і розмножуватись тільки в присутності вільної води, яка знаходиться, головним чином, у краплиннорідкому стані. Розчинені в такій воді поживні речовини можуть надходити до мікробної клітини. Деякі види мікробів досить чутливі до нестачі вологи. Наприклад, нітрифікуючі і оцтовокислі бактерії після висушування швидко відмирають. Інші, навпаки, можуть зберігатись у висушеному стані протягом декількох місяців і навіть років (стафілококи, молочнокислі бактерії, дріжджі).

У ґрунті різні групи мікроорганізмів найінтенсивніше розвиваються за вологості, близької до 60% повної вологості. Найвологілюбнішими ґрунтовими бактеріями є азотфіксуючі (азотобактер і бульбочкові бактерії).

Під час висушування мікробіологічна активність ґрунту знижується або повністю припиняється. Нездатність мікроорганізмів розвиватись в умовах недостатньої вологості використовується для зберігання продуктів і кормів шляхом висушування (м'ясо, риба, овочі, фрукти, молоко та інші продукти, а також сіно, зерно).

В природних умовах мікроорганізми живуть у розчинах з різною концентрацією розчинених речовин. Підвищена концентрація солей в середовищі вище певної межі порушує нормальний обмін речовин між клітиною і довкіллям (плазмоліз). У такому стані більшість мікроорганізмів досить швидко гине. Згубна дія високих концентрацій солей на мікроорганізми використовується під час консервування багатьох продуктів харчування в концентрованих розчинах солі (NaCl) або цукру за їх концентрації вище 70 %.

Реакція середовища. Ставлення мікробів до реакції середовища дуже різноманітне. Якщо одні можуть розвиватись в широких межах величини рН, то для розвитку інших мікроорганізмів коливання рН повинно бути незначним.

Для багатьох плісневих грибів і дріжджів найсприятливішим є середовище з рН 3,0–6,0; більшість бактерій краще розвивається в нейтральному або слабодужному середовищі (7,0–7,5). Сильнокисла реакція на бактерії діє згубно. Виключенням є бактерії, які самі утворюють кислоту (оцтовокислі, молочнокислі, лимоннокислі та маслянокислі).



Мінімальною температурою вважається така, нижче за яку мікроорганізми не здатні розвиватись. Клітини переходять у стан анабіозу: їх життєві функції припиняються, проте вони відновлюються за відповідних температурних умов і наявності живильного субстрату



Мікроорганізми ґрунту і води зустрічаються зі значним коливанням рН, тому вони пристосувалися до широкого діапазону значень рН. Патогенні мікроорганізми, які живуть в тілі людини чи тварини, можуть розвиватись у дуже вузькому діапазоні рН.

Світло – фактор, необхідний для росту фотосинтезуючих мікроорганізмів, наприклад, ціанобактерій зелених і пурпурних бактерій. Для більшості інших бактерій світло є некорисним або навіть шкідливим, тому мікроорганізми, що живуть на поверхні субстрату, який освітлюється, містять у клітинах каротиноїдні пігменти, які захищають клітину від ушкодження ультрафіолетовим і видимим випроміненням. Багато бактерій, виявлених у повітрі (мікрококи), також містять каротиноїди, тому і не гинуть на сонячному світлі.

Наявність молекулярного кисню в середовищі. По відношенню до молекулярного кисню всі мікроорганізми можна поділити на декілька груп. Мікроорганізми, які потребують кисню для життєдіяльності – облігатні аероби (велика кількість бактерій і грибів). Серед аеробів є мікроорганізми, які споживають кисень, але добре ростуть тільки при вмісті його в значно меншій концентрації, ніж у повітрі, – мікроаерофіли.

Присутність молекулярного кисню в середовищі може негативно впливати не тільки на мікроаерофіли, але й на облігатні аероби при вмісті його в атмосфері більше 50 %. В таких умовах ріст бага-

тьох бактерій пригнічується. Більшість аеробних бактерій мають досить досконалі системи захисту від окислювачів і можуть рости в атмосфері чистого молекулярного кисню.

Широке розповсюдження мікроаерофільних бактерій можна пояснити тим, що в ґрунтах, водоймах та інших природних середовищах вміст молекулярного кисню значно нижчий, ніж в атмосфері. До мікроаерофільних організмів відносяться молочнокислі бактерії (рід *Lactobacillus*), нитчасті бактерії (рід *Beggiatoa*), низка видів роду *Bacillus* та ін.

Деякі мікроорганізми взагалі не використовують кисень. Їх називають **анаеробами**. Вони бувають двох типів: облігатні анаероби – для них кисень токсичний і аеотолерантні – не гинуть під час контакту з киснем. До облігатних анаеробів відносяться представники родів *Methanobacterium*, *Methanosarcina*, *Clostridium*, *Treponema* та ін.

Існують факультативні анаероби – мікроорганізми, здатні переходити з аеробного на анаеробний тип метаболізму. Залежно від середовища вони можуть мати окислювальний або бродильний тип обміну. Так, багато дріжджів здатні під час доступу повітря окисляти цукор до CO_2 і H_2O , а в анаеробних умовах вони викликають спиртове бродіння, при якому цукор перетворюється в етиловий спирт і вуглекислий газ. До факультативно анаеробних бактерій відносяться представники родів *Bacillus*, *Vibrio*, *Escherichia*.

Питання для самоконтролю

1. Хімічний склад бактеріальної клітини.
2. Типи дихання мікроорганізмів.
3. Ферменти та їх роль у життєдіяльності рослинного організму.
4. Основні ознаки екзо- і ендотоксинів.
5. Дайте визначення поняттям “метаболізм”, “катаболізм”, “біосинтез”.
6. Процес фотосинтезу у мікроорганізмів.
7. Поділ мікроорганізмів за відношенням до температури.
8. Що таке стерилізація, пастеризація і яке їх практичне застосування?
9. Як впливають на мікроорганізми фактори довкілля?

11. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ СПОЛУК ВУГЛЕЦЮ

11.1. Спиртове бродіння

11.2. Молочнокисле бродіння

11.3. Пропіоновокисле, маслянокисле, оцтове і ацетонобутилове бродіння

11.4. Окислення окремих органічних речовин

11.5. Мікробіологічний розклад клітковини



Мікроорганізми відіграють головну роль у кругообігу всіх біологічно важливих елементів у природі, зокрема вуглецю і кисню. В кругообігу вуглецю розрізняють два процеси, пов'язаних з виділенням і поглинанням кисню: фіксація CO_2 під час кисневого фотосинтезу і мінералізація органічних речовин з виділенням CO_2 .

Перший процес здійснюють вищі рослини, водорості та ціанобактерії. Вони забезпечують перетворення окисленої форми вуглецю CO_2 у відновлену (в цій формі вуглець знаходиться в органічних речовинах), при цьому відновлений кисень (H_2O) окисляється до молекулярного (O_2). Другий процес здійснюють мікроорганізми, він проходить з поглинанням кисню і зв'язаний з відновленням молекулярного кисню і утворенням субстрату для кисневого фотосинтезу – CO_2 і H_2O .

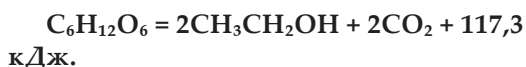
В повітрі міститься близько 0,03% CO_2 (за об'ємом). Така концентрація вуглекислого газу в атмосфері відносно постійна завдяки досить стійкій рівновазі між

фотосинтезом і мінералізацією. Весь CO_2 атмосфери Землі за відсутності його поповнення був би повністю використаний для фотосинтезу менш ніж за 20 років.

Після відмирання рослин, як результат деструктивних біологічних процесів проходить розкладання органічних речовин. Залежно від умов середовища органічні речовини розкладаються анаеробними і аеробними мікроорганізмами. Кінцевими продуктами розкладання органічних речовин анаеробними мікроорганізмами, які здійснюють бродіння, є органічні кислоти і спирти, а аеробними – CO_2 і H_2O .

11.1. Спиртове бродіння

Воно відбувається під впливом дріжджів, що виробляють ензим **зимазу**. Внаслідок бродіння цукристих речовин утворюються кінцеві продукти – **спирт і вуглекислота**:



Збудники бродіння відносяться до сумчастих грибів (кл. Ascomycètes родини Saccharomycetaceae – культурні дріжджі), які розділяють на дріжджі верхового та низового бродіння.

Дріжджі верхового бродіння Saccharomyces cerevisiae (рис. 206) (хлібопекарські) ведуть процес активно, утворюють мало спирту і багато CO_2 . Клітини дріжджів піднімаються разом з вуглекислим газом та піною у верхні шари сула. Дріжджі верхового бродіння використовуються у хлібопеченні та шампанізації вин.

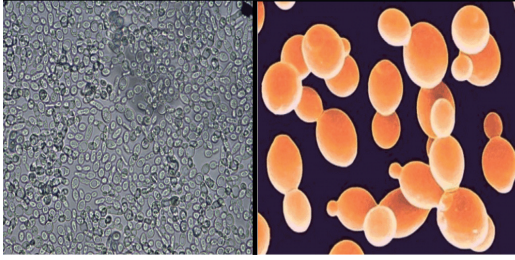


Рис. 206. *Saccharomyces cerevisiae*

Низове бродіння відбувається в нижніх шарах рідкого субстрату. Так, **низові дріжджі *Saccharomyces ellipsoideus*** (спиртові), *Saccharomyces vini* (винні) (рис. 207) спричинюють спиртове бродіння, яке відбувається повільно, менш бурхливо, дріжджові клітини осідають на дно браги. Дріжджі низового бродіння застосовують у виробництві спирту, виноробстві та пивоварінні, вони надають алкогольному напою особливого смаку і аромату.

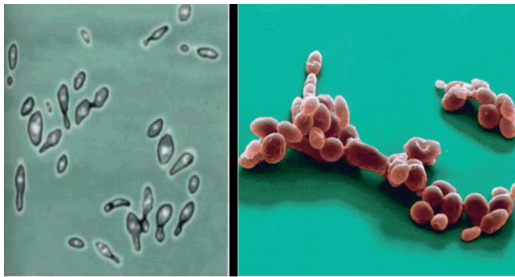


Рис. 207. *Saccharomyces ellipsoideus*

Спиртове бродіння можливе тільки в середовищах, вміст цукру в яких не перевищує 30 %. Припиняється воно, коли міцність спирту в субстраті, що бродить, досягає 15–17°. Ця межа нагромадження спирту й визначає міцність натуральних виноградних вин. У процесі спиртового бродіння, крім дріжджів, можуть брати участь також деякі види бактерій.

Мікроорганізми відіграють головну роль у кругообігу всіх біологічно важливих елементів у природі, зокрема вуглецю і кисню.

11.2. Молочнокисле бродіння

Вперше людина ознайомилася з цим видом бродіння під час скисання молока, квашення овочів і фруктів.

Молочнокисле бродіння зумовлюється дією ферментів молочнокислих бактерій, які пристосовані до життя в молоці, молочних продуктах, на вегетуючих рослинах, кормах, у шлунково-кишковому тракті людини та тварин і майже не зустрічаються у ґрунті і воді.

Молочнокисле бродіння, відкрите Л. Пастером в 1859 р., призводить до розщеплення цукрів (гексоз) молока на дві молекули молочної кислоти:



За морфологічними ознаками молочнокислі бактерії поділяють на кулясті (*Streptococcus*) та паличкоподібні (*Lactobacterium*) форми.

Streptococcus lactis*, *S. cremoris викликають бродіння лактози – молочного цукру – і застосовуються для виготовлення сметани, масла, ряжанки, сиру та інших молочнокислих продуктів (рис. 208).



Рис. 208. Молочнокислі бактерії

Lactobacterium plantarum*, *L. casei беруть участь у квашенні овочів і фруктів. Лактобактерії відповідають за якість силосу, сінажу та інших консервованих кормових субстратів.

За фізіологічними властивостями молочнокислі бактерії поділяють на типи, або гомоферментативні, що розщеплюють гексозу з утворенням тільки



Серед молочнокислих бактерій зустрічаються як коки, так і палички. У природі зустрічаються на рослинах, овочах, фруктах, ґрунті, повітрі, продуктах харчування. У великій кількості містяться у травному тракті людини і тварин

молочної кислоти, та нетипові, або гетероферментативні, що крім молочної кислоти, утворюють інші продукти: янтарну, пропіонову, масляну кислоти, етиловий спирт, леткі ароматичні речовини, діоксид вуглецю та ін.

Нетипові молочнокислі бактерії мають слабку кислотоутворюючу здатність. Наприклад, кишкова паличка викликає скисання молока через 48–72 год. Смак такої простокваші неприємний.

До продуктів молочнокислого бродіння належать лактобацилін, який виготовляють шляхом бродіння пастеризованого молока культурами *Streptococcus lactis* і *Lactobacterium bulgaricum*; ацидофільне молоко готують на заквасці *Lactobacterium acidophilum*. Ацидофільна паличка знаходиться у шлунково-кишковому каналі молодняку сільськогосподарських тварин, утворює молочну кислоту, а також сприяє нейтралізації токсичних сполук, що синтезуються внаслідок життєдіяльності гнильних бактерій;

кефір – продукт змішаного бродіння (молочнокислого та спиртового) –



Поширення молочнокислих бактерій:

- молоко та молочні продукти;
- кишечник і слизові оболонки людини та тварин;
- серед стрептококів зустрічаються паразити крові;
- відсутні у ґрунті та водоймах

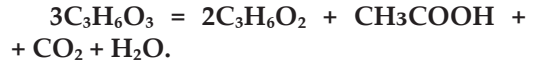
симбіоз молочнокислого стрептокока з дріжджами (*Torula kephir*), що розмножуються в коров'ячому молоці;

кумис – напій, який виготовляють з сирого молока кобил, зброженого закваскою із *Streptococcus lactis* і *Torula cumis*.

11.3. Пропіоновокисле, маслянокисле, оцтове і ацетонобутилове бродіння

Пропіоновокисле бродіння подібне до нетипового молочнокислого. Воно спричинюється життєдіяльністю пропіоновокислих бактерій роду *Propionibacterium*, які знаходяться в молоці, молочних продуктах, ґрунті. Як енергетичний матеріал збудники пропіоновокислого бродіння використовують різні цукри та солі молочної кислоти; джерелом азоту для них є білкові речовини.

Кінцеві продукти пропіоновокислого бродіння – пропіонова та оцтова кислоти, а також діоксид вуглецю і вода:



Пропіоновокислі бактерії, зокрема культура *Bact. acidipropionici*, яка за морфологією – дрібна, нерухома, грампозитивна паличка; широко використовується для виготовлення твердих сирів: російського, швейцарського, голландського та ін.

Маслянокисле бродіння відбувається під виливом специфічних анаеробних споруутворювальних мікробів з групи *Vac.amylobacter*. Маслянокисле бродіння – складний біохімічний процес розщеплення вуглеводів, а також нерідко жирів і білків з утворенням масляної кислоти, вуглекислоти, водню та інших продуктів (оцтова, молочна, мурашина та інші кислоти і деякі спирти):



Збудник маслянокислого бродіння відкрив у 1861 р. Л. Пастер (рис. 209).

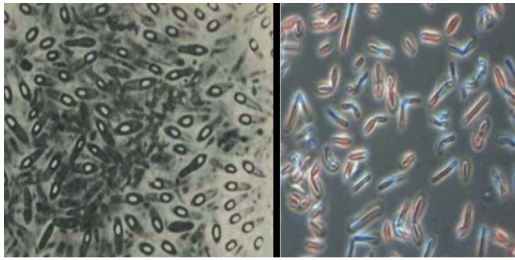


Рис. 209. *Clostridium pasteurianum*

Оцтове бродіння – аеробний процес окислення етилового спирту в оцтову кислоту оцтовокислими бактеріями, який відбувається в середовищах з вмістом не більше 14% спирту в атмосфері кисню за температури 20–26 °С.



Оцтове бродіння відкрито Л. Пастером у 1852 р. Він виділив з алкогольних напоїв, що перетворювалися на мутну воду, оцтові бактерії, і розробив методику запобігання “хвороб” натуральних виноградних вин і пива шляхом термічної обробки їх за температури 70–80 °С протягом 30 хв (пастеризація).

Оцтові бактерії мають паличкоподібну форму, спор і капсул не утворюють, аероби відносяться до роду *Acetobacter* (рис. 210). Промислове значення як продуценти оцту мають *Acetobacter aceti*, *A. orleanense*, *A. schutzenbachii*, які застосовують також для виробництва оцту біологічним шляхом за французьким (із слабого вина) та німецьким (із спирту) спосо-

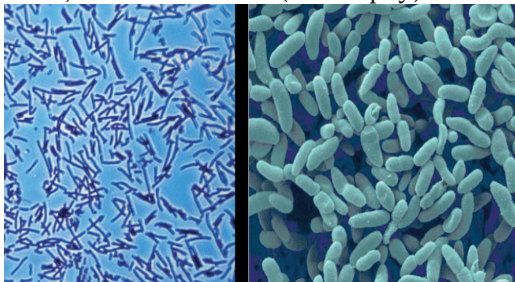
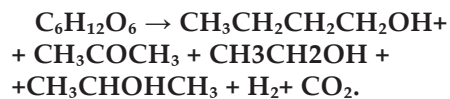


Рис. 210. *Acetobacter aceti*

бами. Оцтове бродіння відбувається в силосі, сінажі, жомі, під час зберігання гною, в ґрунті та інших субстратах.

Ацетонобутилове бродіння. Збудник ацетонобутилового бродіння *Clostridium acetobutylicum* (рис. 211) широко розповсюджений в ґрунтах, має паличкоподібні клітини 0,6–0,9×2,4–4,7 мкм. Бактерії викликають бродіння моно-, ди- і полісахаридів, а також гліцерину, глюконату, пірватату і низці інших сполук, фіксують молекулярний азот. Оптимальна температура для їх росту – 37–38 °С, оптимальна реакція середовища рН – 5,1–6,9. Ацетонобутилові бактерії здатні розкласти білок.

Бродіння вуглеводів за допомогою цих бактерій проходить шляхом Ембдена – Мейергофа – Парнаса. Утворений в результаті декарбоксілювання пірвіноградної кислоти (пірватату) ацетил-СоА відновлюється в етанол, використовується на синтез ацетату або конденсується в ацетоацетил-СоА. Останній декарбоксілюється, що призводить до утворення ацетону, або відновлюється бутирил-СоА, який може трансформуватись у бутират або відновлюватись через бутиральдегід до бутанолу. Сумарна схема ацетонобутилового бродіння:



Основні кінцеві продукти бродіння – бутанол, етанол, ацетон, 2-пропанол, а також ацетат і бутират. Однак характер кінцевих продуктів визначається як видом мікроорганізму, так і умовами, в яких відбувається бродіння. Встановлено, що ацетонобутилове бродіння проходить у дві фази. Упродовж першої фази спостерігається активний ріст бактерій, в середовищі накопичуються переважно органічні кислоти. Під час другої фази бродіння знижується значення рН-середовища, ріст бактерій сповільнюється, переважає синтез ней-

тральних продуктів – ацетону, бутанолу і етанолу. Двофазність такого бродіння зв'язана з рН середовищем. Якщо кислотність середовища в результаті накопичення органічних кислот зростає до рН 4,5 і більше, проходить інтенсивне утворення нейтральних продуктів, що попереджує подальше підкислення середовища, несприятливе для бактерій. Ацетонобутилове бродіння широко використовується в промисловому виробництві ацетону і бутанолу із кукурудзяного борошна та іншої крохмалевмісної сировини.

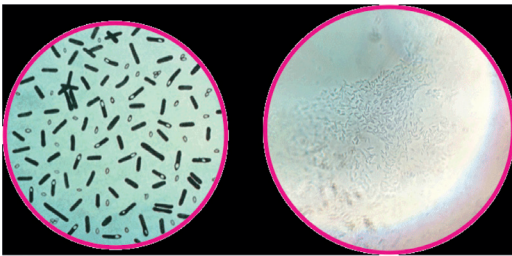


Рис. 211. *Clostridium acetobutylicum*

11.4. Окислення окремих органічних речовин

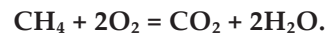
Окислення вуглеводнів. Вуглеводні відносяться до групи хімічно стійких органічних речовин, які, однак, можуть розкладатися багатьма мікроорганізмами. Встановлено, що руйнувати вуглеводні в природі можуть представники родів *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, а також дріжджі роду *Candida* та деякі види міцеліальних грибів. Вуглеводні віддають цим мікроорганізмам енергію, є вихідними речовинами у синтезі структурних компонентів мікробної клітини. Окислення вуглеводнів більшістю мікробів відбувається за допомогою адаптивних ферментів. Кінцевими продуктами окислення вуглеводнів є вуглекислота і вода, проміжними – спирти, органічні кислоти, ефіри та інші сполуки.

Принциповий інтерес має біосинтез білка без домішок канцерогенних речовин з природніх газів за допомогою бактерій з роду *Pseudomonas*. Попередні розрахунки показують, що для країн, які мають багаті газові поклади,

білок з метану буде коштувати значно дешевше, ніж з вуглеводнів, крім того, одержану метанову продукцію не потрібно звільняти від канцерогенних забруднень або домішок.

Окислення вуглеводів. За неповного окислення мікроорганізмами органічних сполук накопичуються цитринова, щавлева, яблучна, янтарна, фумарова, коева, глюконова та інші кислоти. Продуктентами згаданих метаболітів можуть бути мікроскопічні гриби.

Наприклад, аліфатичні вуглеводні розкладаються бактеріями родів *Flavobacterium*, *Achromobacterium* та ін. Облігатним окислювачем метану є *Methylomonas methanica*.



Окислення жирів і жирних кислот. Жири та жирні кислоти, що входять до складу тваринних і рослинних решток, трансформуються в інші речовини під впливом мікроорганізмів. Утворені внаслідок гідролізу гліцерин і жирні кислоти окислюються до кінцевих продуктів CO_2 та H_2O . Як руйнівники жирів відома більшість аеробних і анаеробних бактерій та грибів, що продукують фермент ліпазу. Найбільш енергійно мінералізують жири *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. pyocyanea* представники роду *Bacillus*, а також плісеневі мікроміцети родів *Aspergillus* і *Penicillium*.

11.5. Мікробіологічний розклад клітковини

Клітковина (целюлоза) – складна органічна речовина, що є основою клітинних оболонок рослин. Це найпоширеніший природний рослинний полімер. Підраховано, що в процесі фотосинтезу близько 300000 млн тонн вуглецю у вигляді діоксиду (CO_2) щороку трансформується в різноманітні органічні сполуки вищих рослин, з них понад третину припадає на клітковину.

Аеробне окислення

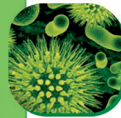
На межі рідини і повітря через 48–72 год з'являються жовті або оранжеві колонії слизистої консистенції, а папір розповзається на волокна, а потім лізуться, зникає, при цьому утворюються кінцеві продукти окислення органічних сполук – CO_2 і H_2O (рис. 212).



Рис. 212. Розкладання фільтрувального паперу в місцях росту бактерій роду *Cytophaga* (ліворуч), волокна клітковини вкриті бактеріями (праворуч) (за С. М. Виноградським)

Мікробіологічний розклад целюлози відбувається завдяки наявності у целюлозоруйнівних мікробів комплексу ферментів – целюлози і целобіази білкової природи з функціями каталізаторів певних біохімічних процесів, які здатні розщеплювати клітковину до глюкози. Переважна більшість мікроорганізмів спеціалізована, вони здатні розкласти целюлозу тільки в аеробних або анаеробних умовах. При цьому утворюються неоднакові як проміжні, так і кінцеві продукти деградації. Під час окислення клітковини головним продуктом розщеплення є целобіоза (цукор, що складається з двох молекул глюкози). Під час розкладання целюлози без доступу кисню анаеробними целюлозоруйнівними бактеріями продуктами розпаду є різні кислоти – оцтова, пропіонова, масляна, спирти та інші речовини. Як встановив В.Л. Омелянський (1889–1902), **анаеробний розклад** целюлози здійснюється двома видами спороутворювальних целюлозоруйнівних бактерій – *Bac. cellulosaе metanicum* і *Bac. cellulosaе hydrogenicum*. Під час метанового бро-

Хімічне рівняння спиртового бродіння вивели французькі хіміки А. Лавуазьє (1789 р.) і Ж. Люссак (1815 р.). Л. Пастер прийшов до висновку (1857 р.), що спиртове бродіння можуть викликати тільки живі дріжджі в анаеробних умовах («бродіння – це життя без повітря»). На протигагу цьому німецький учений Ю. Лібіх наполягав на тому, що бродіння відбувається поза живої клітини



діння, крім проміжних продуктів, утворюються метан і діоксид вуглецю, під час водневого – водень і діоксид вуглецю. За формою збудники анаеробного бродіння клітковини нагадують барабанні палички, але вирізняються за розміром та швидкістю проростання спор. Бацilli метанового бродіння дрібніші, а спори їх проростають раніше, ніж у бацил водневого бродіння.

Процес бродіння клітковини має важливе значення в травленні травоядних і особливо жуйних тварин, у яких бактерії, розкладаючи клітковину в передшлунках, сприяють кращому засвоєнню кормів. Нерідко утворені при цьому водень і метан викликають у великої рогатої худоби так званий метеоризм (гостре надимання рубця), в інших тварин подібне явище спостерігається під час згодкування зеленої маси (наприклад, конюшини), яка легко зброджується.

Бродіння клітковини в ґрунті сприяє утворенню перегною (гумусу), що має важливе значення для підвищення його родючості. Анаеробне розщеплення целюлози з виділенням великої кількості болотних газів спостерігається

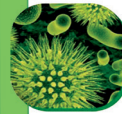
ся в болотах, ставах, закритих водоймах, в яких бацили – збудники бродіння мулу – беруть участь у процесі біологічного очищення нечистот.

Аеробне окислення клітковини дуже поширене в природі. Збудники цього процесу були відкриті С.М. Виноградським і об'єднані в три групи: рід *Cellvibrio* – довгі, злегка зігнуті палички з полярно розташованими джгутиками; *Cellfalcicula* – короткі палички з загостреними кінцями; *Cytophaga* – зігнуті з загостреними кінцями палички.

Крім зазначених бактерій, в аеробних умовах клітковину мінералізують актиноміцети, плісеневі гриби, які продукують відповідно ферменти целюлозу та целобіозу.

Целюлоза знаходить застосування під час різних досліджень у галузі цитології та фізіології рослин, пов'язаних з необхідністю руйнування клітинних стінок для одержання протопластів та інших структур.

На можливість безклітинного спиртового бродіння вперше (1871 р.) вказала російський лікар-біохімік М. М. Манасеїна.



Німецький хімік Е. Бухнер в 1897 р., віджавши під великим тиском дріжджі, розтерті з кварцовим піском, отримав безклітковий сік, що зброджує цукор з утворенням спирту і CO_2 . Під час нагрівання до 50°C і вище сік втрачав бродильні властивості



Питання для самоконтролю

1. Характеристика збудників спиртового бродіння.
2. Назвіть оптимальні умови для спиртового бродіння.
3. Характеристика типових і нетипових збудників молочнокислого бродіння.
4. Яке практичне значення має молочнокисле бродіння?
5. Характеристика збудників маслянокислого і пропіоновокислого бродіння.
6. Характеристика збудників окислення етилового спирту в оцтову кислоту.
7. Характеристика ацетонуобутилового бродіння.
8. Характеристика процесів окислення вуглеводнів і вуглеводів.
9. Мікроорганізми, які руйнують жири і жирні кислоти.
10. Характеристика мікробіологічного розкладу клітковини.

12. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ СПОЛУК АЗОТУ

12.1. Кругообіг азоту в ґрунті

12.2. Амоніфікація азотовмісних органічних сполук

12.3. Іммобілізація азоту в ґрунті

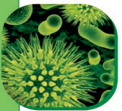
12.4. Нітрифікація, денітрифікація

12.5. Симбіотична фіксація азоту

12.1. Кругообіг азоту в ґрунті

Від азотного живлення в більшості залежить величина врожаю сільськогосподарських культур. Більшості рослин недоступний газоподібний азот, який у великій кількості знаходиться в атмосфері, а із різноманітних азотних сполук, які зустрічаються в ґрунті, вони можуть засвоювати тільки мінеральні. Тому таким важливим є процес перетворення сполук азоту в ґрунті під впливом мікроорганізмів.

За азотфіксувальною здатністю серед польових культур виділяють люпин (багаторічний та безалкалоїдний однорічний), козлятник сідний, лядвенець рогатий та ін. За сприятливих умов симбіозу і врожайності зеленої маси 30–60 т/га може фіксуватися 150–200 кг азоту, а зі зниженням продуктивності цих рослин кількість його в ґрунті знижується до 30–35 кг/га



Перетворення азоту і сполук, до яких він входить, досить складні, але в них можна виділити основні напрямки, які визначають кругообіг азоту в природі: деяку частину атмосферного азоту зв'язують вільноживучі мікроорганізми

або ті, що живуть у симбіозі з рослинами. Органічні азотовмісні сполуки в тканинах рослин і тварин, потрапляючи в ґрунт, піддаються мінералізації до амонійних сполук. Частина рослинних залишків трансформується в азотовмісну сполуку – гумус.

Амонійна форма азоту піддається в ґрунті окисленню нітрифікуючими бактеріями з утворенням солей азотної кислоти. За певних умов нітрати можуть відновлюватися до молекулярного азоту і переходити з ґрунту в атмосферу. Значну кількість азотовмісних сполук мікроорганізми асимілюють, азот в органічних формах практично недоступний рослинам. Наведені приклади показують, що мікроорганізми здатні викликати як мобілізаційні процеси і накопичувати доступні для рослин мінеральні азотовмісні речовини, так іммобілізаційні – збіднюючі ґрунт на цінні для рослин азотовмісні сполуки.

12.2. Амоніфікація азотовмісних органічних сполук

Амоніфікація – це мінералізація азотистих органічних речовин з утворенням аміаку:



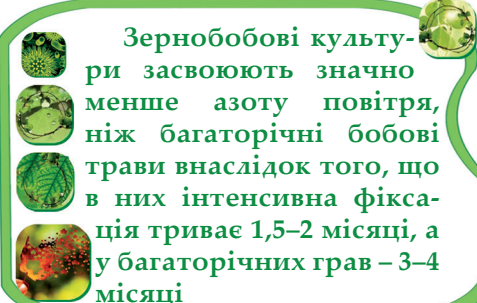
Амоніфікації підпадають білки, сечовина, хітин тощо.

Амоніфікація білкових речовин. У цитоплазмі клітин містяться білкові сполуки, які у формі решток рослин і трупів тварин потрапляють у ґрунт, де розщеплюються гнильними мікробами до простих речовин, доступних для живлення рослин та інших організмів.

Амоніфікація білків може відбуватися в різних умовах за участю різних груп мікроорганізмів: бактерій, бацил, актиноміцетів, плісневих грибів, які продукують протеолітичні ферменти, що розкладають білкові сполуки з виділенням азоту у вигляді аміаку (амоніфікація, або гниття). Високі та низькі температури пригнічують ріст гнильних мікробів, які за відношенням до кисню розділяють на аеробів, факультативних аеробів і анаеробів.

Амоніфікацію білків за умов достатньої аерації викликають *Staphylococcus aureus*, *Bac. mycoides*, *Bac. mesentericus*, *Bac. subtilis* тощо. До факультативно-анаеробних мікроорганізмів відносяться *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*; та ін., до анаеробів – *Clostridium putrificus*, *Cl. sporogenes* тощо.

Одні види гнильних мікробів розщеплюють білкові речовини до проміжних продуктів (пептону, альбумінів та ін.), інші – до кінцевих (аміаку). Залежно від хімічного складу білкових сполук і виду мікроорганізму в процесі амоніфікації в середовищі накопичуються індол, скатол, токсичні речовини (наприклад, птомаїни) (рис. 213).



Зернобобові культури засвоюють значно менше азоту повітря, ніж багаторічні бобові трави внаслідок того, що в них інтенсивна фіксація триває 1,5–2 місяці, а у багаторічних трав – 3–4 місяці

Кінцевий продукт мінералізації – NH_3 , або частіше розчинений у воді іон амонію NH_4^+ , тому процес звать **амоніфікацією**, а його збудників – амоніфікаторами. Аміак, який утворюється під час розкладання азотовмісних органічних сполук, частково адсорбується або нейтралізується ґрунтом, частково вивітрюється, частково споживається рослинами і мікроорганізмами ґрунту.

Процес мікробіологічного окислення аміаку до азотистої, а потім до азотної кислоти звать **нітрифікацією**, а його збудників – нітрифікаторами. Нітрифікуючі бактерії – хемолітоавтотрофи, тобто вони використовують енергію, яка виділяється під час окислення амонію до нітритів і нітратів для асиміляції вуглекислоти і її перетворення в органічні сполуки своїх клітин.

За певних умов (частковий анаеробіоз, наявність органічних сполук, що легко розкладаються) нітратний азот відновлюється до сполук азоту різного ступеня окислення або до газоподібного азоту, який втрачається ґрунтом виходячи в атмосферу. Процес, внаслідок якого окислені форми азоту (нітрати, нітри-ти) відновлюються до газоподібних азотних сполук, називають **денітрифікацією**, а мікроорганізми-збудники процесу – денітрифікаторами. Денітрифікація у ґрунті призводить до великих втрат цінних для рослин мінеральних азотних сполук. Приблизно до 15 % азотних добрив, які вносять у ґрунт, втрачаються через їх денітрифікацію.

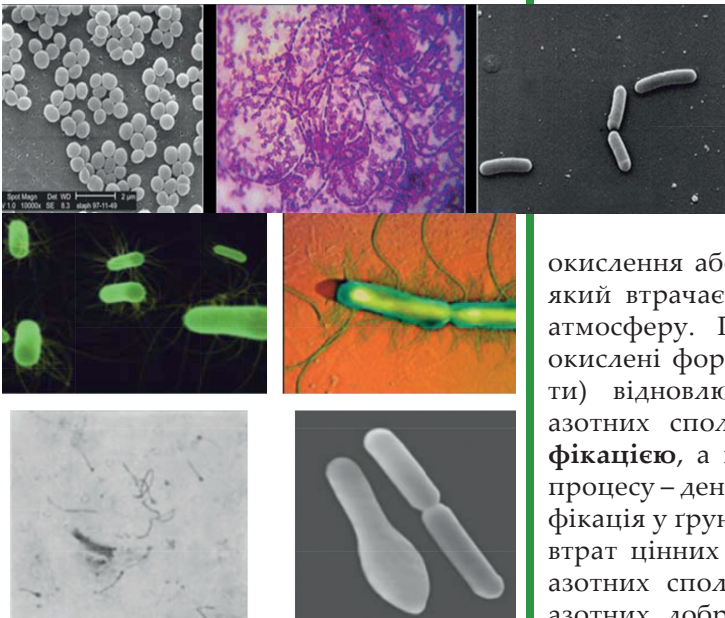


Рис. 213. Амоніфікатори білків

12.3. Іммобілізація азоту в ґрунті

За певних умов наявні в ґрунті мінеральні форми азоту переходять у недоступні для рослин сполуки. Один із таких процесів виникає як результат інтенсивного розвитку мікроорганізмів, які споживають азот і перетворюють його в білок цитоплазми (рис. 214). Подібний процес називають **іммобілізацією азоту**.



Рис. 214. Внесення соломи у ґрунт

Іммобілізація – процес протилежний мінералізації

Знаючи умови іммобілізації неорганічного азоту, можна зробити важливі агротехнічні висновки. Так, удобрювати ґрунт, призначений під зернові культури, рослинними залишками, бідними на азот, досвідчений агроном не буде, бо це погіршить азотне живлення рослин. Рослинні рештки він буде вносити в ґрунт лише разом із певними нормами азотних добрив. В осінній період іммобілізація корисна, бо нітрати і аміак зв'язуються і не втрачаються зимою.

Весною азот, який входить до складу мікробної клітини, частково мінералізується і переходить в аміак і нітрати, які потім використовують рослини. Цікаво, що бобові рослини, які існують у симбіозі з бактеріями, що фіксують атмосферний азот, не відчувають депресії від внесення як добрив рослинних решток. Навпаки, останні збільшують їх врожай і сприяють кращому накопиченню азоту.

12.4. Нітрифікація, денітрифікація

Аміак, який утворився в ґрунті, гної і воді під час розкладання органічних речовин, досить швидко окисляється до азотистої, а потім до азотної кислоти. Такий процес називають **нітрифікацією**. Продукти гниття білків і розкладу сечовини – аміак і аміачні солі – можуть бути безпосередньо засвоєні рослинами, але вони, як правило, перетворюються в нітрати – солі азотної кислоти. Цей процес здійснюють специфічні нітробактерії – хемосинтетики, відкриті в 1892 р. С.М. Виноградським під час застосування елективних мінеральних поживних середовищ. Нітрифікація відбувається в дві фази. У першій аміак під впливом нітрифікаторів першої фази (*Nitrosomonas*, *Nitrosocystis*, *Nitrospira*) окислюється до азотистої кислоти: (NH_3HNO_2). У другій азотиста кислота окислюється нітрифікаторами другої фази (*Nitrobacter*) до азотної кислоти (HNO_2HNO_3) (рис. 215).

Нітрифікуючі бактерії розвиваються при рН 6,0–8,6, оптимум реакції середовища складає рН 7,5–8,0. За значення рН <6 і вище рН 9,2 бактерії не розвиваються. Оптимальна температура для розвитку нітрифікаторів – 25–30°C.

Нітрифікатори – облігатні аероби. Використовуючи кисень, вони окисляють аміак до азотистої кислоти (перша фаза), а потім азотисту кислоту до азотної (друга фаза). Отже, аміак – продукт життєдіяльності амоніфікуючих бактерій – використовує для отримання енергії *Nitrosomonas*, а нітрити, які

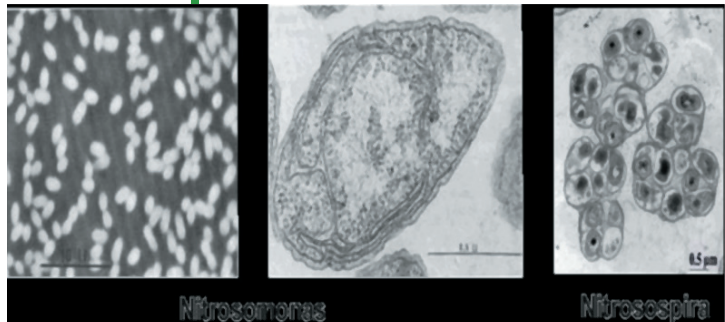
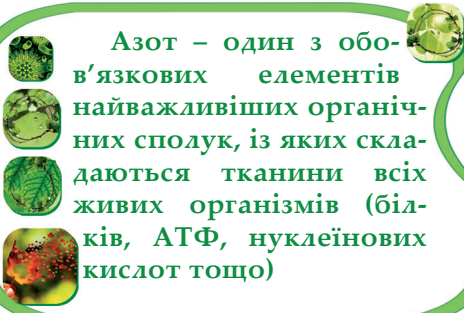


Рис. 215. Нітрифікація, денітрифікація

утворюються в процесі життєдіяльності останніх, є джерелом енергії для Nitrobacter.

Згідно із сучасними уявленнями, процес нітрифікації здійснюється на цитоплазматичних мембранах і проходить у декілька етапів. Першим продуктом окислення аміаку є гідроксиламін, який потім перетворюється в нітроксил (NOH) або пероксонітрит (ONOOH), який, в свою чергу, перетворюється в подальшому в нітрит, а потім у нітрат.



Азот – один з обов'язкових елементів найважливіших органічних сполук, із яких складаються тканини всіх живих організмів (білків, АТФ, нуклеїнових кислот тощо)

Нітрифікатори здійснюють фіксацію CO_2 через відновлювальний цикл Кальвіна. Як результат наступних реакцій утворюються не тільки вуглеводи, але й інші важливі для бактерій сполуки – білки, нуклеїнові кислоти, жири та ін.

У ґрунті проходить низка процесів, в результаті яких окислені форми азоту (нітрати і нітрити) відновлюються до оксидів азоту або молекулярного азоту. Відновлення нітратів і нітритів до газоподібних азотних сполук проходить внаслідок прямої і непрямой денітрифікації. Під прямою денітрифікацією розуміють біологічне відновлення нітратів, а під непрямою – хімічне.

Азотфіксація – біологічний процес, і єдиними організмами, здатними його здійснити, є прокариоти (еубактерії та архебактерії). Ці мікроорганізми частково самостійно, а частково в симбіозі з вищими рослинами перетворюють молекулярний азот (N_2) в органічні сполуки та інтегрують його (безпосередньо або через рослину) в білок, який

врешті-решт потрапляє в ґрунт. Згідно з останньою оцінкою, мікроорганізми на земній кулі щорічно фіксують 175–190 млн т молекулярного азоту в наземних екосистемах, із яких 99–110 млн т – на ґрунтах сільськогосподарських угідь. Щорічне виробництво мінеральних добрив у світі досягло 60–70 млн т; крім того, в складі органічних добрив на поля вносять близько 15 млн т азоту.

Азот, який надходить у рослину і включається в склад білків, нуклеїнових кислот та інших компонентів клітин внаслідок зв'язування мікроорганізмами, називається «біологічним», а самі мікроорганізми, фіксуючі молекулярний азот атмосфери, – **азотфіксаторами** або **діазотрофами**.

За здатністю вступати у взаємодію з рослинами мікроорганізми, здійснюючі фіксацію молекулярного азоту, поділяються на дві групи – несимбіотичні та симбіотичні. Несимбіотичні азотфіксатори поділяються на підгрупу вільноживучих азотфіксаторів, безпосередньо не зв'язаних з коренями рослин і підгрупу асоціативних фіксаторів азоту, які живуть на поверхні підземних органів рослин. До групи симбіотичних азотфіксаторів відносяться мікроорганізми, які розвиваються в утворених на коренях рослин бульбочках і знаходяться в симбіотичних відношеннях з рослиною.

12.5. Симбіотична фіксація азоту

У 1866 р. російський вчений М.С. Воронін, досліджуючи бульбочки на коренях бобових рослин, встановив, що вони утворюються внаслідок реакції клітин тканини кореня на зараження його бактеріями, які в 1888 р. було виділено в чисту культуру М. Бейеринком і названо *Bact. radicioa*. Пізніше їх віднесли до роду *Rhizobium* (Франк, 1889).

Бульбочкові бактерії – грам-негативні, безспорові, рухомі, аеробні палички. Під час старіння культури



утворюють клітини з розгалуженням грушоподібної або кулястої форми – бактероїди. Бульбочкові бактерії можуть асимілювати різноманітні форми азоту – солі амонію, азотної кислоти, амінокислоти. Молекулярний азот вони фіксують у симбіозі з бобовими рослинами (рис. 216).



Рис. 216. Бульбочки на коренях бобових рослин

Утворення бульбочок та активність засвоєння азоту бульбочковими бактеріями залежить від багатьох умов: типу ґрунту, наявності відповідних джерел живлення для бактерій у перші фази їх розвитку навколо оболонки кореневого волоска, забезпечення рослин азотом тощо. Відмічено, наприклад, що під час азотного голодування бобових бульбочки утворюються швидше і в більшій кількості, ніж під час росту рослин у ґрунті з достатньою кількістю азоту.

Бульбочкові бактерії – грамнегативні, безспорові, рухомі, аеробні палички. Під час старіння культури утворюють клітини з розгалуженням грушоподібної або кулястої форми – **бактероїди**.

Бульбочкові бактерії можуть асимілювати різноманітні форми азоту – солі амонію, азотної кислоти, амінокислоти. **Молекулярний азот** вони фіксують у **симбіозі** з бобовими рослинами.

Питання для самоконтролю

1. Що таке амоніфікація білкових речовин?
2. Найпоширеніші збудники амоніфікації.
3. Умови і збудники розкладу сечовини.
4. Суть процесів нітрифікації і денітрифікації і збудники цих процесів.
5. Хімізм і умови, які сприяють нітрифікації, денітрифікації і азотфіксації.
6. Вільноживучі азотфіксуючі бактерії.
7. Симбіотичні бактерії, які здатні фіксувати атмосферний азот.
8. Характерні особливості бульбочкових бактерій.

13. ТРАНСФОРМАЦІЯ СПОЛУК СІРКИ, ФОСФОРУ І ЗАЛІЗА В ҐРУНТІ

13.1. Біологічний цикл сполук сірки

13.2. Перетворення сполук фосфору

13.3. Перетворення сполук заліза

13.1. Біологічний цикл сполук сірки

Сірка – один з необхідних елементів для живлення мікро- і макроорганізмів. У ґрунті сірка зустрічається у формі сульфатів (в основному $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; Na_2SO_4 ; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$), сульфідів (FeS_2 ; Na_2S ; ZnS тощо), а також білків рослин, тварин, мікробів. Органічні та неорганічні форми сірки під впливом діяльності мікроорганізмів підлягають різним перетворенням. За певних умов відновлені неорганічні сполуки сірки окислюються мікробами, а окислені (сульфати, сульфіти) можуть бути відновлені у сірководень.

Окислення неорганічних сполук сірки. Активними окислювачами сполук сірки до сірчаної кислоти є три групи мікробів: хемолітотрофні бактерії роду *Thiobacillus*; нитчасті бактерії, представлені родами *Baggiatoa* *Thiotrixoxida*, *Thioprolosa* тощо; фотосинтезуючі пурпурні та зелені сіркобактерії (рис. 217).

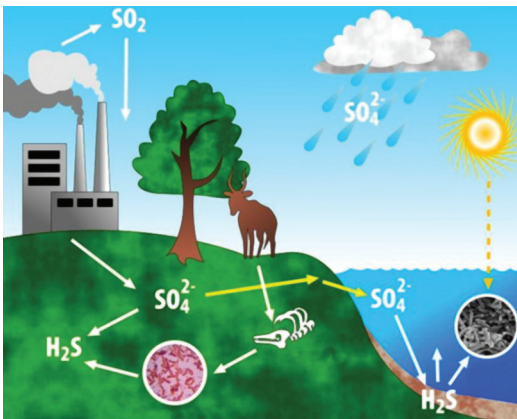


Рис. 217. Біологічний цикл сполук сірки

Бактерії роду *Thiobacillus* – неспороносні, грамнегативні палички. Біль-

шість видів цього роду рухомі, живуть за рахунок енергії, що виділяється в процесі окислення низки неорганічних сполук сірки.

Тіонові бактерії – облигатні аероби; вони окислюють сірку та її відновлені неорганічні сполуки (сірководень, сульфіди, тіосульфати тощо). За сучасними уявленнями, сірка з середовища надходить до цитоплазми клітин тіонових бактерій шляхом дифузії і нагромаджується в ній у вигляді запасного матеріалу. Вона окислюється внутрішньоклітинно. Сполуки сірки окислюють також фототрофні пурпурні та зелені сіркобактерії.

Пурпурні та зелені сіркобактерії – облигатні анаероби, за допомогою унікальних пігментних систем і енергії сонячного світла в анаеробних умовах здійснюють процес фотосинтезу. Існують у забруднених проточних і стоячих водоймах, сірчаних джерелах, лужних і нейтральних водах, окремі їх види здатні за відсутності кисню окислювати сірководень, елементарну сірку, сульфіди з утворенням сірчаної кислоти, яка у формі солей може відкладатися у вигляді копалин сірчаної руди.

Відновлення неорганічних сполук сірки. У воді лиманів, деяких морів та інших водоймищ у зоні анаеробіозу відбувається мікробне відновлення сульфатів до H_2S . Цей процес одержав назву десульфифікація.

Десульфифікуючі бактерії розділяють на два роди: неспороутворюючі – *Desulfovibrio* і спороутворюючі – *Desulfobacillus*. Вони можуть завдавати збитків, руйнуючи матеріали, нестійкі до сірководню. Так, ці мікроорганізми спричинюють до 50 % загальної корозії трубопроводів під ґрунтом.

13.2. Перетворення сполук фосфору

У живих організмах фосфор входить до складу нуклеїнових кислот, біологічно активних речовин, а також сполук, що нагромаджують енергію. У деяких організмах, наприклад, хребетних, фосфор – важливий елемент будови скелета. Фосфор легко реагує з іонами двовалентних металів – кальцієм і магнієм, утворюючи при цьому нерозчинні у воді солі. Тому недостатність доступного для рослин фосфору знижує продуктивність врожаю.

Запаси фосфору повертаються до ґрунту у вигляді легкорозчинного фосфатона в процесі мінералізації мікробами решток рослинних і тваринних організмів. Частина його випадає з кругообігу у формі нерозчинних у воді солей. У природних умовах нестача фосфору в біосфері може поповнюватися діяльністю кислотоутворювальних мікроорганізмів.

Запаси фосфору повертаються до ґрунту у вигляді легкорозчинного фосфатона в процесі мінералізації мікробами решток рослинних і тваринних організмів.



Рис. 218. Кругообіг фосфору в природі

Кругообіг фосфору в природі підтримується двома процесами: з одного боку, мінералізацією органофосфатів мікроорганізмами, що синтезують фермент фосфатазу (Vas, megaterium), з другого – розчиненням мінеральних сполук фосфору ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$) хемотрофами – кислотоутворювачами до фосфорних кислот. Щорічний перехід фосфо-

ру із суші в океани становить від 3,5 до 20 млн т. У зв'язку з інтенсифікацією рільництва надходження фосфору з поверхневими водами подвоїлось. Щороку з гірських порід на планеті добувають 5–6 млн т фосфору, який потім використовують як добриво. Повернення фосфору з океанів на сушу відбувається постійно, але повільно.

Фосфор не утворює летких сполук і не має атмосферного циклу міграції. Тому, крім активізації відповідних груп мікроорганізмів, для забезпечення рослин фосфором необхідно вживати інших ефективних заходів. Такими є внесення фосфорних добрив, зокрема фосфоробактерину, в якому діючою речовиною є фосфорні бактерії.

13.3. Перетворення сполук заліза

Залізо в невеликих кількостях необхідне всім живим організмам. У ґрунті воно міститься в органічній і неорганічній формах. Рослинні організми засвоюють неорганічні сполуки заліза, які знаходяться в ґрунті в розчинному вигляді. Суттєву, якщо не головну роль у перетворенні заліза в природі, особливо в переводі нерозчинних його сполук у розчинні і навпаки, відіграють мікроорганізми.

Мінералізація органічних залізовмісних сполук. Органічні залізовмісні сполуки представлені ферментами каталазою і пероксидазою, цитохромами, залізопорфіриновими сполуками та ін. Мінералізацію залізовмісних органічних сполук здійснюють більшість хемоорганогетеротрофних організмів (бактерії, актиноміцети та гриби). Органічну частину молекули, яка містить залізо, засвоює той чи інший мікроорганізм, а залізо вивільняється і в аеробних умовах осаджується у вигляді гідроксиду. Таким чином, осадження елемента часто відбувається як результат безпосередньої дії мікроорганізмів на органічну частину сполук, а не на саме залізо.

Окислення відновлених сполук заліза. Більшість мікроорганізмів пря-

мо або опосередковано беруть участь в окисленні заліза. Їх називають залізо-бактеріями. Ці організми окислюють комплексні органічні сполуки заліза, а утворений в результаті гідроксид заліза відкладається на поверхні їх клітин. Залізобактерії представлені нитчастими бактеріями, одноклітинними бактеріями різних родів, мікоплазмами, ціанобактеріями.

Нитчасті залізобактерії окисляють неорганічні сполуки заліза в болотах, джерелах, озерах та інших вологих місцях.

Мінералізація органічних залізовмісних сполук. Органічні залізовмісні сполуки представлені ферментами каталазою і пероксидазою, цитохромами, залізопорфіриновими сполуками та ін. Мінералізацію залізовмісних органічних сполук здійснюють більшість хемоорганогетеротрофних організмів (бактерії, актиноміцети і гриби) (рис. 219).

Одноклітинні бактерії можуть окислювати залізо в ґрунті (або інших середовищах) з нейтральною реакцією за наявності закисного заліза і органічних речовин (бактерії: *Arthrobactersiderocapsulatus*, *Seliberiastellata*).

До бактерій, які накопичують залізо в ґрунті, відносять мікоплазми. Це дрібні бактерії, без клітинної оболонки, які асоціюються з прокаріотними або еукаріотними мікроорганізмами і

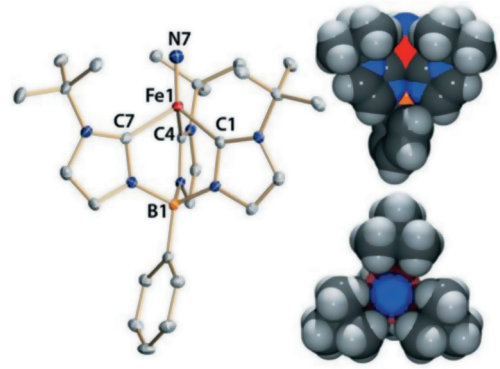


Рис. 219. Перетворення сполук заліза

володіють здатністю до паразитизму. Мікоплазми поліморфні, вони мають колоподібні клітини, зв'язані тонкими нитками, на поверхні яких відкладаються окиси заліза. Ця група мікроорганізмів представлена родами *Gallionella*, *Siderococcus*, *Metallogenium*.

Більшість залізобактерій окислюють не тільки залізо, але й марганець. Наприклад, нитчаста бактерія *Leptothrix, discophorus* володіє властивістю окислювати Mn^{2+} до Mn^{4+} . Виділений *Metallogenium symbioticum*, віднесений до залізоокислюючих мікоплазм, здійснює окислення марганцю в аеробних умовах. За наявності марганцю цей організм набуває форми "павучка" з нитками, які розходяться від центру і покриті окислами марганцю.

Питання для самоконтролю

1. Які групи мікроорганізмів існують за рахунок енергії, яка виділяється під час окислення неорганічних сполук сірки?
2. Коротко охарактеризуйте основні напрями трансформації сполук сірки в ґрунті.
3. В яких формах фосфор може знаходитись у ґрунті?
4. Які види бактерій беруть участь у трансформації сполук заліза в ґрунті?

14. ВЗАЄМОВПЛИВ МІКРООРГАНІЗМІВ І РОСЛИН

14.1. Мікроорганізми зони кореня та їх вплив на рослину

14.2. Симбіоз мікроорганізмів з рослинами

14.3. Епіфітні мікроорганізми і зберігання врожаю

14.4. Розвиток на рослинах токсичних грибів

14.1. Мікроорганізми зони кореня та їх вплив на рослину

На поверхні коренів і надземних частин рослин виділяються органічні речовини, які синтезуються організмом рослини. Це явище називають **екзоосмосом**. Кількість сполук, які виділяє рослина впродовж життя, може становити до 10 % маси рослини і більше.

Розглянемо склад **мікрофлори зони кореня**. Зазвичай виділяють **“кореневі”** мікроорганізми, які оселяються на самій поверхні кореня – мікроорганізми **ризоплани** і мікроорганізми, які оселяються в прилягаючих до коренів рослин шарах ґрунту – мікроорганізми **ризосфери**.

Здатність специфічних груп мікроорганізмів розвиватися в ризосфері певних видів рослин і позитивно або негативно на них впливати визначила необхідність чергування культур, тобто **сівозміни**.

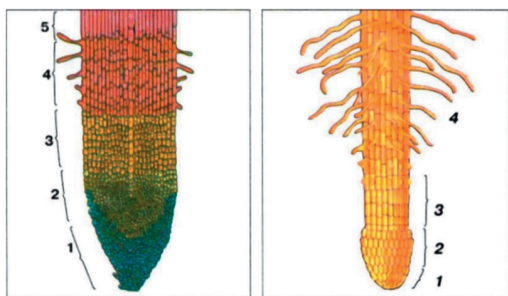


Рис. 220. Зони кореня

Мікроорганізми, які розвиваються в ризосфері рослин і на рослинних залишках можуть накопичувати в ґрунті токсичні для рослини речовини. Так, в результаті життєдіяльності бактерії роду *Pseudomonas* утворюються феназинкарбонова кислота, диацетилфлороглюцин та інші сполуки, шкідливі

для рослин. Фітотоксини продукують ґрунтові гриби: *Aspergillusfumigatus* – гелволеву кислоту, гриби роду *Penicillium* – патулін, *Trichoderma* – віридин і т. д. Ці фітотоксичні речовини здатні нагромаджуватися в ґрунті та негативно впливати на рослини.

Існують й інші причини, які обумовлюють вплив однієї рослини на іншу, зокрема хімічного характеру. Це так звана алелопатична дія рослин (хімічний вплив однієї рослини на іншу). Деякі покритонасінні рослини здатні виробляти токсичні речовини, зокрема алкалоїди. Ці речовини не тільки накопичуються в рослинних тканинах, але і частково виділяються в ґрунт. Так, коренева система вівса виділяє скополетин, льон – низку ароматичних сполук (ферулову, гідроксибензойну кислоти та ін.), люцерна – алкалоїди, цукрові буряки – також ароматичні сполуки (гідроксибензойну, кумаринові, ферулову, ванілінову кислоти). Як результат досліджень було встановлено, що алелопатичну дію здійснюють багато летких сполук рослин, серед них альдегіди, терпени, етилен, ефірні олії та ін. У пожнивних залишках рослин знайдено деякі речовини, які токсично діють на рослину. Так, у соломі злакових рослин є кумаринові, гідроксибензойна, ферулова кислоти та ін. Сильну алелопатичну дію спричинюють хінони.

Склад мікрофлори ризосфери змінюється з віком рослин. Наприклад, бактерії, актиноміцети і целюлозоруйнуючі мікроорганізми практично відсутні в ризосфері молодих рослин, з'являються на більш пізніх етапах їх розвитку. Вірогідно, що зазначена група мікроорганізмів живе не за рахунок екзоосмосу рос-

лин, а бере активну участь у розкладанні відмираючих коренів.

Мікрофлора поверхні кореня дещо відрізняється від ризосфери. Так, у ризоплані більше представників роду *Pseudomonas*, слабо розмножуються *Azotobacter*, целюлюзоруйнуючі та деякі інші мікроорганізми. Мікрофлора зони кореня – це певний біологічний бар'єр, який впливає на вищих рослин і паразитів.

В останній час встановлено, що серед різних представників ризосферних мікроорганізмів є певні види, які володіють здатністю не тільки знаходитись і розмножуватись на коренях рослин, але й проникати в корені, а потім мігрувати в стебла і листки. Такі мікроорганізми віднесені до **ендофітних ризобактерій**, тобто організмів, які здатні жити і розмножуватись в тканинах вищих рослин. Прикладом може бути ендофітна ризобактерія *Klebsiella planticola*, здатна проникати у внутрішні органи рослин, активно розмножуватись і знаходитись там тривалий час, мігруючи від кореня до листків і від листків до коренів. Подібні особливості цієї бактерії дали можливість використати цей мікроорганізм в якості мікробною біопрепарату **біоплант-К** для підсилення росту сільськогосподарських рослин і боротьби з кореневими фітопатогенами, оскільки ця бактерія, розмножуючись у тканинах рослин, синтезує ростові речовини і антибіотики.

14.2. Симбіоз мікроорганізмів з рослинами

Деякі рослини вступають у тісні **симбіотичні взаємозв'язки** з мікроорганізмами ґрунту.

Складний комплекс, який утворюється коренями рослин і грибом, називають **мікоризою** "грибний корінь".

Ектотрофна мікориза – це мікориза, при якій гіфи гриба переплітаються і утворюють навколо кореня свого роду чохол або муфту.

При **ендотрофній мікоризі** гіфи гриба поширюються не тільки між клі-

тинами екзодерми, але й проникають у клітини кори кореня рослини. При **ектоендотрофній мікоризі** гіфи гриба утворюють зовнішній чохол із міцелія, а також проникають всередину кореня, в клітини корової паренхіми (рис. 221).

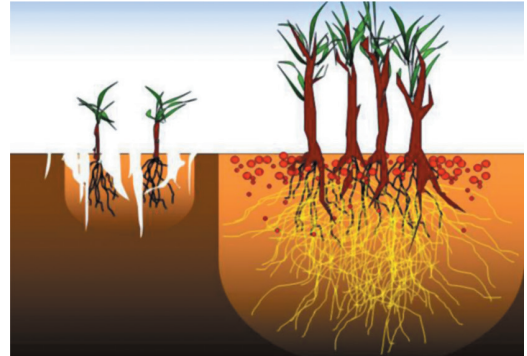


Рис. 221. Мікориза

Розвиток мікоризи у значній мірі залежить від вологості, аерації, температури, рН, кількості поживних речовин та інших факторів ґрунту. Багатьма дослідниками встановлено, що мікориза лісових дерев зустрічається частіше в кислих (в середньому рН 4,0), добре аерованих, багатих нерозкладеною органічною речовиною, але бідних на азот і фосфор ґрунтах.

Більшість рослин земної кулі – мікотрофи. Одні відносяться до облигатних мікотрофів – нормально ростуть, і розвиваються лише в співжитті з грибами, інші – до факультативних, які можуть існувати і без мікоризи або одночасно з нею поглинають ґрунтовий розчин кореневими волосками.

14.3. Епіфітні мікроорганізми і зберігання врожаю

Частина мікроорганізмів, які розвиваються в зоні коренів рослин під час їх вегетації, переходить на надземні органи і продовжує там розвиватись. Деяка кількість потрапляє на поверхню рослин з пилом і комахами.

Мікроорганізми, які розвиваються на поверхні рослин, отримали назву **епіфітів**, або **мікробів філосфери** (рис. 222). Ці мікроорганізми не паразитують

на рослинах, а ростуть за рахунок нормальних виділень їх тканин і незначних кількостей забруднень органічного походження, які потрапляють на поверхню рослин.

Важливу роль **епіфітні** мікроорганізми відіграють під час **зберігання насіння**. Його псування під дією мікроорганізмів залежить насамперед від **вологості та температури довкілля**.



Рис. 222. Епіфітна рослина

Існування епіфітних мікроорганізмів на здоровій рослині в значній мірі пов'язано з кліматом. Під час вологої погоди їх чисельність зростає, а в суху – навпаки, зменшується. У тих рослин, які інтенсивніше виділяють продукти обміну речовин на поверхню тканин, епіфітна мікрофлора більша і різноманітніша.

Мікроорганізми живуть не тільки на стеблах, листках та інших надземних органах рослин, але і на насінні. Виключення складає насіння, яке щільно закрито плодовими або насінними оболонками, наприклад, плоди бобових культур. Під час збирання і обмолоту таке насіння сильно засмічується мікроорганізмами. Важливе значення у цьому відіграє пил і ґрунт.

Ступінь обсіменіння різного насіння мікроорганізмами неоднакова і залежить від індивідуальних особливостей рослини, умов дозрівання насіння і його морфологічних ознак. Так, борозенка, шорстка поверхня епідермісу або квіткові луски сприяють накопиченню на поверхні насіння великої кількості пилу та мікро-

флори. Тому на насінні злакових рослин більше мікроорганізмів, ніж на насінні деяких олійних або бобових з гладенькою поверхнею.

Вплив епіфітних мікроорганізмів на рослинний організм дуже різноманітний і залежить від навколишніх умов. На перших етапах проростання насіння епіфітні мікроорганізми починають розмножуватися і переходять на корені та проросток. За низької температури інтенсивніше розвиваються холодостійкі мікроскопічні гриби, серед яких є і факультативні та облигатні паразити. Як результат різко знижується польова схожість насіння. Попереднє протруювання насіння значно знижує шкодочинну дію епіфітних грибів. Цікаво, що протруювання насіння кукурудзи найефективніше в умовах холодного клімату, бо за низької температури гриби агресивніші, а імунітет рослин знижений.

Епіфітні мікроорганізми, розмножуючись на поверхні рослин, створюють біологічний бар'єр, який перешкоджає проникненню паразитів у рослинні тканини. Підсилюючи розмноження епіфітної мікрофлори вприскуванням рослин поживними для мікроорганізмів розчинами, вдається підвищити антагоністичну дію епіфітів на фітопатогенні мікроорганізми.

14.4. Розвиток на рослинах токсичних грибів

До біологічно активних речовин, які виробляються деякими групами мікроорганізмів, слід віднести токсини – речовини, які викликають захворювання вищих організмів (рис. 223).



Рис. 223. Мікроорганізми на поживних середовищах

Шкідливість фузаріозного ураження зернових культур проявляється і в зниженні харчових якостей насіння. Патології рослин є небезпечними для здоров'я людини і сільськогосподарських тварин внаслідок накопичення мікотоксинів у рослинах, які не можуть бути використані на корм худобі для отримання якісного м'яса, молока та продуктів його переробки

Під час розвитку на злаках або кормах деяких грибів накопичуються отруйні речовини, які інколи викликають тяжкі отруєння – **мікотоксикози**.

У деяких випадках винуватцями харчових і кормових отруєнь можуть бути бактерії. Прикладом мікотоксикозу є **ерготизм** – хвороба людини і тварин, яка виникає під час споживання зерна, ураженого ріжками (сумчастий гриб *Claviceps purpurea*). Токсичні властивості ріжків пояснюються наявністю в них низки алкалоїдів – ергокрістину і його ізомерів, ергобазину та інших близьких за структурою сполук. Основа будови перерахованих алкалоїдів – лізергінова кислота, яка відноситься до похідних індолу. Вона зв'язана з однією або декількома амінокислотами. Захворювання ерготизмом проявляється по-різному, але при цьому вражається травний тракт, що поєднується з розладом нервової системи.

Тяжкі захворювання людей можуть викликати гриби роду *Fusarium*, які розвиваються на вегетуючих або скошених злаках. Гриб *Fusarium graminearum* утворює токсин, який шкідливий для людей і тварин. Хліб, випечений із борошна фузаріозного зерна, викликає симптоми, близькі до сп'яніння. Ця хвороба отримала назву "п'яний хліб". Токсин гриба містить глюкозиди і алкалоїди. Із токсину *Fusarium sporotrichiella* виділено сапонін, який зв'язаний з холестерином. У токсині знаходяться сполуки, що

відносяться до стеролів циклопентафенанфенового ряду.

Корми, вражені токсичним грибом *Stachybotris altemans*, є причиною тяжкого захворювання тварин. До токсину чутлива і людина. Це захворювання називається **стахиботритоксикозом**. При хворобі виникають некрози слизової оболонки ротової порожнини та решти відділів травного тракту тварин. Із нього токсини проникають у центральну нервову систему і викликають тяжкі ураження мозку. У людей, які працюють з цим кормом, також може виникнути ця хвороба.

Під час споживання грубих кормів, на яких розвивається гриб *Dendrodochium toxicum*, спостерігається швидка загибель коней при симптомах розладу серцево-судинної системи і пригніченні кровотворення.

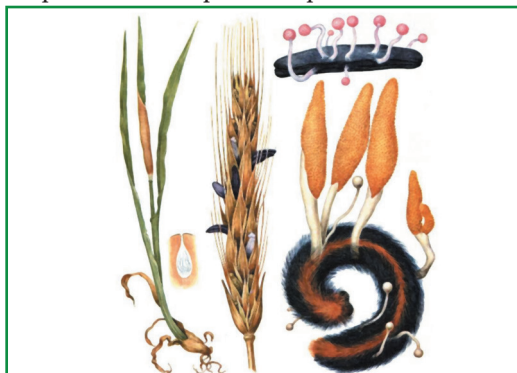


Рис. 224. Жито, уражене ріжками (сумчастий гриб *Claviceps purpurea*)



Рис. 225. Культури, уражені фузаріозом, захворювання, викликане грибами роду *Fusarium*

Під час слабкого отруєння розвивається затяжна хвороба з ураженням слизових оболонок ротової порожнини і кишківника. Потрапляння спор гриба на слизові оболонки людини викликає їх запалення. Ця хвороба має назву **дендродохіотоксикоз**.

Отруєння тварин кормами можуть також викликати гриби родів *Aspergillus* (аспергілотоксикоз), *Penicillium* (пеніцилотоксикоз) і *Mucor* (мукоромікоз)

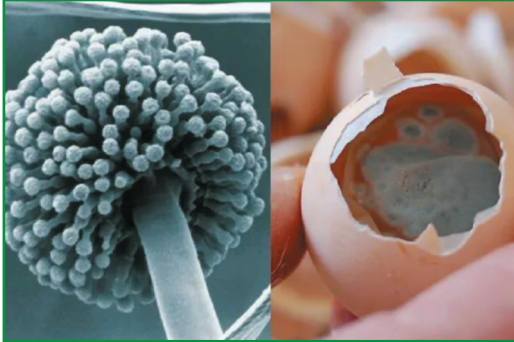
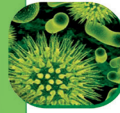


Рис. 226. Аспергілус (гриб)



Рис. 227. Цвіль на продуктах харчування, що викликає головний біль, нудоту

Періодично траплялися отруєння людей і тварин під час вживання харчових продуктів, що містять мікотоксини. Найбільш відома загибель 14 тисяч осіб у Парижі



у 1129 році від потрапляння в їжу склероціїв (ріжків) – збудника ріжків злаків (*Claviceps purpurea*). Пізніше з'ясувалося, що ерготоксин, який виділяється збудником, викликає у людей «злі корчі», вони відчувають гострий біль, печію кінцівок, судоми, розвивається гангрена



(рис. 226–227). Токсини утворюють й інші види грибів, які розвиваються на

кормах, тому згодовування плісневих кормів недопустиме. Робота з ними також небезпечна, бо спори грибів, що містять токсичні речовини, потрапляють у ротову порожнину, дихальні шляхи і є причиною захворювань людини (зернова лихоманка та ін.).

Питання для самоконтролю

1. Від чого залежить утворення епіфітної мікрофлори?
2. Які види мікроорганізмів можуть розвиватися на поверхні рослин?
3. Розкажіть про умови формування мікоризи.
4. Наведіть приклади розвитку на рослинах токсичних грибів.

15. МІКРОБНІ БІОПРЕПАРАТИ ТА ЇХ ВИКОРИСТАННЯ В СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ

15.1. Біопрепарат ризоторфін на основі бульбочкових бактерій

15.2. Біопрепарат азотобактерин на основі *Azotobacterchroococcum*

15.3. Біопрепарати на основі асоціативних азотфіксуювальних бактерій

15.4. Інші мікробні ґрунтоудобрювальні біопрепарати

15.5. Мікоризація рослин

15.1. Біопрепарат ризоторфін на основі бульбочкових бактерій

Вперше препарат бульбочкових бактерій під назвою «нітрагін» був виготовлений у 1896 р. у Німеччині Ф. Ноббе і Л. Гільтнером.

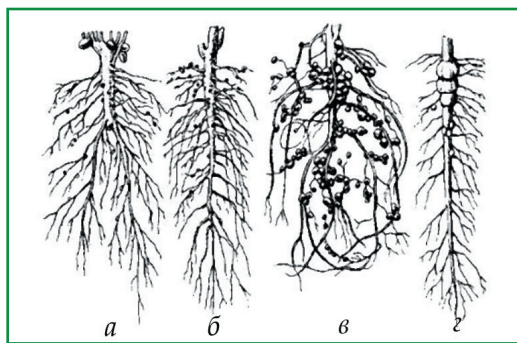


Рис. 228. Бульбочки на коренях бобових рослин

(а – конюшини червоної (лучної); б – квасолі; в – сої; г – люпину)

Використання препаратів бульбочкових бактерій для зараження насіння бобових рослин надзвичайно необхідно, коли в даній місцевості вирощують нові бобові культури, а у флорі відсутні культури, які заражаються перехресно з ними. В доцільності використання інокуляції для нових культур бобових рослин, а також на новоосвоєних сільськогосподарських угіддях немає сумніву (рис. 228). Але чи необхідна вона на окультурених ґрунтах, де давно вирощуються певні види бобових рослин?

Пояснити це можна таким чином. По-перше, в природних умовах може відбуватися перехресне зараження, тобто бобові рослини заражуються бульбочковими бактеріями близьких груп рослин. У таких випадках бульбочки

хоч і утворюються, але функціонують не повноцінно. У той же час при штучній інокуляції в корінь бобової рослини проникає активна раса *Rhizobium* або *Bradyrhizobium*, які нанесені на насіння. По-друге, бульбочкові бактерії, які знаходяться в ґрунті, незайнятому бобовими рослинами, існують як звичайні сапрофіти. В деяких випадках ґрунтові умови є несприятливими для бульбочкових бактерій (кисла реакція ґрунтового розчину та ін.), їх кількість значно зменшується і природне зараження не дає ефективного симбіозу.

Бактеризація не тільки збільшує врожайність бобових рослин, але й підвищує його якість. У рослинах, заражених активними расами бульбочкових бактерій, значно підвищується вміст білка і вітамінів групи В.

Оскільки позитивний вплив інокуляції поширюється і на корені рослин, то після збору врожаю пожнивні рештки ефективніше діють на наступну культуру сівозміни.

Препарат, який містить бульбочкові бактерії, готують різними методами. Найчастіше використовують торфований нітрагін – ризоторфін. Він представлений стерилізованим у-променями низинним торфом, до якого додаються необхідні бульбочковим бактеріям поживні речовини. Розфасовану масу втримують у термостаті для розмноження внесених у неї бактерій. Інколи готують торфований препарат, не стерилізуючи торф, але вносячи в нього велику кількість бульбочкових бактерій. Перед посівом насіння бобових обробляють водною суспензією того чи іншого препарату. Препарати для зараження бо-

бових рослин можна застосовувати протягом обмеженого часу, бо бульбочкові бактерії поступово відмирають. Для кожної бобової культури або групи готують спеціальний препарат.

Протруювання насіння не виключає застосування бульбочкових бактерій, однак необхідно підбирати відповідні протруювачі та розділяти вказані заходи в часі.

В останні роки під бобові рослини використовують близько 1,5 млн га порцій ризоторфіну в рік. Агрономічна ефективність ризоторфіну для бобових культур у середньому складає 10–30 %, додатковий збір білка – 2–5 ц/га.

Бактеризація не тільки збільшує врожайність бобових рослин, але й підвищує його якість. У рослинах, заражених активними расами бульбочкових бактерій, значно підвищується **вміст білка і вітамінів групи В**. Оскільки позитивний вплив **інокуляції** поширюється і на корені рослин, то після збору врожаю поживні рештки ефективніше діють на наступну культуру сівозміни.

Препарат, який містить бульбочкові бактерії, готують різними методами. Найчастіше використовують торфовий нітрагін – ризоторфін.

15.2. Біопрепарат азотобактерин на основі *Azotobacterchroococcum*

Здатність *Azotobacterchroococcum* розмножуватися за відповідних умов у ризосфері сільськогосподарських культур дала основу вважати, що цей мікроорганізм може покращувати **азотне живлення рослин**. З тридцятих років двадцятого сторіччя почали застосовувати біопрепарат, який містить культуру *Azotobacterchroococcum* – **азотобактерин**.

Для пояснення ефективності азотобактера, перш за все, слід з'ясувати, чи може цей **мікроорганізм**, використовуючи **кореневі виділення**, накопичити достатню кількість азоту для розвитку рослин. Досліди з **монобактеріальними культурами**, в яких вищу рослину, вирощену із стерильного насіння, іноку-

лювали культурою азотобактера, дають на це питання негативну відповідь. За рахунок корневих виділень бактерія не може засвоїти таку кількість азоту, яка б забезпечила високий врожай рослин.

15.3. Біопрепарати на основі асоціативних азотфіксувальних бактерій

Явище вищої активності **азотфіксації** у зоні коріння небобових рослин порівняно з активністю процесу в ґрунті без них одержало назву **ризоценоз**. Однак більшого поширення набув термін, запропонований Р. Харді зі співавторством – “асоціативна азотфіксація”, або “асоціативний симбіоз”.

Хоча асоціації “азотфіксувальні бактерії – коріння рослин” не виражені морфологічно, як при бобово-ризобіальному симбіозі, вони характеризуються тими самими основними особливостями. Активність азотфіксації в зоні коріння має добре виражену сезонну динаміку – зростає з появою проростків, сягає максимуму в період цвітіння, зменшується під час дозрівання і різко знижується після збирання урожаю та відмирання рослин. Активність асоціативної азотфіксації має також чітко виражену добову періодичність – вона максимальна вдень і знижується вночі.

Нині виявлено більше 200 видів бактерій, які володіють різними рівнями активності азотфіксації. Найпоширеніші асоціативні азотфіксувальні бактерії, які живуть у ризосфері, ризоплані (на поверхні кореня) і гітосфері (в тканинах внутрішньої поверхні кореня і між клітинними стінками), належать до родів: *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azospirillum*, *Enterobacter*, *Bacillus*, *Flavobacterium*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* та ін.

На основі відібраних штамів бактерій було створено низку біопрепаратів для інокуляції насіння та іншого садивного матеріалу багатьох небобових.

Явище вищої активності **азотфіксації** у зоні коріння небобових рослин порівняно з активністю процесу в ґрунті без них одержало назву **ризоценоз**.

Агрофіл – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Agrobacterium* (*A. radiobacter*, штам 10) – це порошкоподібний торф'яний субстрат, збагачений вуглеводами, вітамінами, мікроелементами, з вологістю 50–55 %, інокульований бактеріями.

Діазофіт – покращує азотне живлення рослин. За біоагент діазофіту править асоціативний діазотрофічний штам *Agrobacterium radiobacter* 204.

Фосфороентерин (ФМБ 32-3) – покращує фосфорне живлення рослин.

Агрофор – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Agrobacterium* (*A. radiobacter*, штам 57/136).

Азоризін (діазобактерин) і аналогічні їм препарати створені на основі штамів, які відносяться до роду *Azospirillum*.

Біоплант-К – створений на основі штаму бактерій роду *Klebsiella* (*K. planticola*, штам ТСХА-91).

Мізорін – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Arthrobacter* (*A. mysorens*, штам 7).

Міколін – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Bacillus* (*B. cereus* var. *mycoides*).

Ризоагрин – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Agrobacterium* (*A. radiobacter*, штам 204).

Ризоентерин – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Enterobacter* (*E. aerogenes*, штам 30).

Флавобактерин – створений на основі штаму, який відноситься до роду *Flavobacterium* sp. штам 130.

Інокулянт ХіСтік містить високоефективний штам 532 С бульбочкової бактерії *Bradyrhizobium japonicum* з мінімальним титром не менше 2×10^9 / *г на основі стерилізованого торфу і високоефективного прилипача.

Інокулянт ХайКот Супер містить високоефективний штам 532 С бульбочкової бактерії *Bradyrhizobium japonicum* з мінімальним титром не менше 1×10^{10} / г, що, на сьогодні, є найвищим показником на ринку. Препарат пред-

ставлений у двокомпонентній рідкій формуляції: розчин бактерій та екстендера, що забезпечує живлення бактерій на насінні та їх захист. Норма витрати препарату 1,42 л ХайКот Супер та 1,42 л ХайКот Супер Extender на 1 тону насіння сої [9].

ХайКот Супер + ХайКот Супер Extender – переваги препарату:

- забезпечує удвічі більше бактерій на насінні, ніж конкурентні продукти. Більше різобій на насінні означає більше потенціального урожаю;
- збільшує кількість утворених бульбочок та покращує фіксацію азоту;
- повністю розкриває потенціал рослини;
- максимальна гнучкість застосування протруєного насіння;
- економічна ефективність і надійність;
- забезпечує виживання бактерій на поверхні насіння до 90 днів. Менша залежність бактерій від впливу зовнішнього середовища (посуха, перепади температур рН ґрунту). Виживання бактерій на насінні до посіву є вирішальним фактором!

Підвищення вмісту доступного азоту в ґрунті для наступної культури.

Оптімайз® 400. Сучасний концентрований біопрепарат для обробки посівного матеріалу сої.

Діюча речовина: *Bradyrhizobium japonicum* 5×10^9 + Ліпо-хітооліго-сахарид 2 – 10–7%

Препаративна форма: розчинний концентрат (РК).

Унікальні інокулянти для обробки насіння бобових, які стимулюють природні ростові процеси, пов'язані з азотфіксацією, та дають можливість рослинам бобових кращого живлення та розвитку. Оптімайз з ЛХО-промоутер технологією дозволяє підвищити рівень споживання поживних речовин, які необхідні для природних процесів росту та продуктивності культури.

Під час використання продукту Оптімайз 400, завдяки підвищенню концентрації бактерій та ЛХО, знижена норма

витрати дозволяє обробити одночасно вдвічі більше насіння.

Інокулянт створено за сучасної запатентованої технології, на основі чистої культури бактерії *Bradyrhizobium japonicum*, з використанням компонентів формуляції, що подовжують термін виживання бактерій на насінні.

Ліпохітоолігосахарид (ЛХО) – це унікальна молекула, яка в момент присутності покращує живильні властивості рослин, сприяє продуктивному утворенню азотфіксувальних кореневих бульбочок, а також розвитку коріння і молодих пагонів. Формуляція препарату дозволяє досягати позитивного ефекту, незалежно від сорту та умов довілля, а препарат зберігає ефективність протягом тривалого часу. Рідка препаративна форма надає можливість візуального контролю якості препарату та життєздатності бактерій.

Біопрепарати, вироблені аргентинською компанією «Різобактер Аргентина»

Різолік Топ (штами бульбочкових бактерій *Bradyrhizobium japonicum* Semia 5079 та Semia 5080) – революційний інокулянт з використанням ТОП-технології, в основі якої є бактерії, загартовані в процесі виробництва шляхом підвищення або зниження температури та кислотності в період розмноження. Тим самим стінки бактерій потовщуються, що сприяє їх кращому виживанню та покращує їх захист.

Сігнум – це перший біоіндуктор на ринку інокулянтів. Він виступає генератором молекулярних сигналів, які задалегідь активують обмінні процеси бактерії та рослини, що дозволяє прискорити та збільшити утворення бульбочок. Також завдяки використанню ТОП-технології стінки бактерій потовщуються, що покращує їх стійкість до несприятливих факторів.

Біопротектор Премакс покращує розподіл і закріплення інокулянта на насінні, підживлює бактерію для збереження її метаболізму в період від

інокуляції до проростання та захищає бактерії від зовнішніх несприятливих умов.

Нестерильний інокулянт (на основі торф'яної субстанції). Повна норма внесення – 185 г на 80–100 кг насіння сої. Пакування – поліетиленові пакети вагою 2,125 кг. Вага 1 коробки – 17 кг (8 пакетів).

Стерильний інокулянт (на основі торф'яної субстанції). Повна норма внесення – 145 г на 80–100 кг насіння сої. Пакування – поліетиленові пакети вагою 2,12 кг. Вага 1 коробки – 10,6 кг (5 пакетів)

Стерильний інокулянт (на основі тальку і графіту). Повна норма внесення – 50 г на 80–100 кг насіння сої. Пакування – поліетиленові пакети вагою 2,12 кг. Вага 1 коробки – 10,6 кг (5 пакетів).

«Ризоактив» – найкращий вітчизняний інокулянт для насіння сої та гороху. Розробник – Інститут агроєкології і природокористування НААН, м. Київ. Забезпечує прибавку урожаю сої до 330 кг/га. Термін зберігання – 6 місяців. Всі форми інокулянта «Ризоактив» мають три штами бактерій (як іноземні аналоги), що забезпечує активність інокулянта за різних погодних умов.

Виготовляють у трьох варіантах:

- рідка форма («Ризоактив-Р») – обробка насіння за 30 діб до посіву.

- сухий на основі стерильного торфу («Ризоактив-Т») – за 14 діб.

- сухий на основі активованого вугілля («Ризоактив-В») – за 14 діб.

Спосіб застосування: препарат використовується для інокуляції насіння шляхом механізованої або ручної обробки посівного матеріалу. Допускається поєднання рідкої форми інокулянта в баковій суміші із фунгіцидами.

Склад: гелевий препарат жовтого кольору зі специфічним запахом живильного дріжджового середовища, яке є рідкою концентрованою сумішшю на основі культури азотфіксувальних бульбочкових бактерій *Rhizobium japonicum* (титр 5×10^9 КУО/см³), активованих на-

нокарбоксилатами Co, Mo, Mg.

Опис. Біо-Мінераліс (інокулянт для Сої+МЕ) сприяє біологічному оздоровленню ґрунтів та знижує шкідливу дію нітратів від тривалого застосування хімічних добрив, дозволяє більш економно та ефективно витратити мінеральні добрива. Азотфіксувальні бактерії, розвиваючись у прикореневій зоні бобових культур, збагачують ґрунт біологічним азотом, який максимально фіксується з атмосферного повітря, таким чином покращуючи азотне живлення рослин. Мікроелементи, які містяться в інокулянті, підвищують енергію проростання, сприяють активному росту і розвитку кореневої системи, забезпечують ранні та дружні сходи культури.

Призначення. Дія Біо-Мінераліс (інокулянт для Сої+МЕ) базується на здатності корисних мікроорганізмів, що містяться в ньому, засвоювати азот з атмосферного повітря та переводити його в доступні для рослин форми, за рахунок симбіотичних зв'язків з рослиною забезпечувати їх дешевим екологічно чистим азотом, формувати більш розвинену кореневу систему, синтезувати рістстимулювальні речовини, призупиняти зростання фітопатогенної мікрофлори (збудників хвороб рослин) внаслідок конкурентного домінування. Бульбочкові бактерії препарату Біо-Мінераліс (інокулянт для Сої+МЕ) мають унікальну симбіотичну спорідненість до сої, завдяки чому досягається гарантовано стабільний ефект.

Особливості препарату:

- підвищує урожайність зернобобових культур на 15–30%;
- стимулює поглинання макро- і мікроелементів з ґрунту;
- відновлює та підвищує родючість ґрунтів, збагачуючи їх дешевим біологічнофіксованим атмосферним азотом без додаткового внесення азотних добрив;
- позитивно впливає на врожай наступних культур у сівозміні;
- насичує ґрунт бульбочковими бактеріями, специфічними лише для

сої та необхідними для її повноцінного росту та розвитку;

- поліпшує якість вирощеної продукції, збільшує вміст білків, вітамінів, вуглеводів;
- підвищує стійкість рослин до хвороб;
- не вимивається з ґрунту.

Препарат використовується для передпосівної інокуляції насіння сої шляхом механізованої (бетономішалки чи машини для протрукування насіння типу ПС-10) або ручної обробки посівного матеріалу. Бактеризацію проводять у день посіву. На одну тону насіння витрачається 1,5 л препарату, який розводять на 8–10 л робочого розчину. Для кращого нанесення інокулянта на поверхню насіння в складі препарату містяться біологічні прилипачі. Незалежно від способу бактеризації, після обробки насіння потрібно підсушити, щоб уникнути зниження норми висіву.

Легум Фікс – інокулянт для сої та інших бобових культур (люпин, віка, люцерна, конюшина, нут).

Виробник – Легум Технолоджі Лтд, Великобританія. Продукт зареєстрований у Канаді, Чехії, Словаччині, Україні, Росії. Також використовується в Іспанії, Ірландії, Португалії, Естонії, Великобританії. У цих країнах не потрібна особлива реєстрація на цей вид продукції.

Принципова відмінність Легум Фікс від інших інокулянтів:

1. Якісний та кількісний склад препарату:
 - 49% осокового торфу, подрібненого і скорегованого до рН 7 малими добавками порошкоподібного вапна;
 - 5% полівінілпіролідол (використовується як прилипач);
 - 46% живильний розчин, що містить екстракт дріжджів;
 - штам 532 з *Vuadyrhizobium* (4×10⁹ бактерій на грам).
2. Препаративна форма – дрібний чорний стерильний порошок. До продукту застосовується гамма-опромінення для повної стерилізації матері-

алу і автоматизований «асептичний» наповнювач для одержання остаточного продукту, який не містить інших організмів.

Штам бульбочкових бактерій виділили Дейв Хьюм і доктор Хюг Ерл, університет Гуелфа, Онтаріо, Канада. Бульбочковим бактеріям необхідно 3–4 дні на виробництво колоній. Вони культивуються використанням «Конго Червоний», зміненого дріжджового екстракту. Цей носій містить барвник «Конго Червоний», який вибірково взятий із клітинних стінок рослин з вищими темпами росту і є корисним індикатором чистоти культури. Під час розрізу колоній видно червоний колір, який підтверджує ефективність і чистоту культури.

АгріБактер® – високоякісний двокомпонентний преінокулянт для сої, який містить щонайменше 1×10^{10} /мл живих клітин бактерій роду *Bradyrhizobium*. Препарат дає можливість проводити інокуляцію насіння за 90 днів до висівання та ініціює масове утворення продуктивних азотфіксувальних бульбочок вже на початкових етапах розвитку рослин.

* Мета застосування: фіксація атмосферного азоту рослинами сої;

* форма: рідкий стерильний препарат високоефективних штамів *Bradyrhizobium elkanii*;

* титр бактерій: 1×10^{10} /мл (КУО 10 млрд/мл);

* обробка насіння: нанесення препарату можливе за 90 днів до висівання насіння;

* сумісність: препарат сумісний із хімічними протруйниками;

* дозування: суміш 1,25 л інокулянту АгріБактер® та 1,25 л Біопротектору на 1 тону насіння сої;

* упаковка: 12 л (2×3 л – інокулянт, 2×3 л біопротектор);

* термін придатності: 18 місяців за температури зберігання від +4 до +10°C;

* виробництво: Уругвай;

* збільшення врожаю за використання препарату на 250–500 кг/га.

РізоФікс® – високоякісний сухий

інокулянт для сої, який містить щонайменше 4–109/г живих клітин бактерій роду *Bradyrhizobium*. Препарат ініціює масове утворення продуктивних азотфіксувальних бульбочок вже на початкових етапах розвитку рослин.

Мета застосування: фіксація атмосферного азоту рослинами сої;

* форма: сухий стерильний препарат високоефективних штамів *Bradyrhizobium elkanii* на основі торфу;

* титр бактерій: 4×10⁹/г (КУО 4 млрд/г);

* обробка насіння: препарат наносять на насіння безпосередньо в день висівання;

* сумісність: препарат сумісний із хімічними протруйниками;

* дозування: 3,32 кг сухого інокулянту РізоФікс® на 1 тону насіння;

* упаковка: 2 кг;

* термін придатності: 24 місяці за температури зберігання від +4 до +10°C;

* виробництво: Уругвай;

* збільшення врожаю за використання препарату на 150–300 кг/га.

Якщо говорити про перспективи інокуляційних технологій, то переваги цього методу обробки відчувало вже багато українських фермерів. Додатково зібрані врожаї з гектару навіть у найскромніших випадках дали їм можливість не тільки повернути затрати, але й одержати значні прибутки. А про користь використання бактеріальних препаратів для оздоровлення ґрунту та його збагачення біологічним азотом свідчать цифри: загальний прибуток азоту в наземних органах та пожнивних рештках під час культивування бобових становить від 57,5 до 335 кг/га на рік. Кількість азоту, що вноситься в ґрунт бобовими рослинами завдяки бульбочковим бактеріям, сягає 100–250 кг/га за сезон.

15.4. Інші мікробні ґрунтодобрювальні біопрепарати

Для практичного використання запропоновано бактеріальний ґрунтодобрювальний препарат **фосфоробактерин**.

Діючою речовиною в ньому є спороносна бактерія **Bacillus megaterium**, яка здатна розкласти фосфорорганічні сполуки і трансформувати їх у доступну для рослин форму.

Препарат АМБ, запропонований Н.М. Лазаревим, для активування біодинаміки окультурюваних ґрунтів північної зони.

До складу маточної закваски препарату АМБ входить великий комплекс мікроорганізмів (амоніфікатори, целюлозоруйнуючі мікроорганізми, автотонна мікрофлора та ін.). Препарат доцільніше використовувати в закритому ґрунті.

Нині в сільському господарстві використовують цілу низку біопрепаратів, які активують ґрунтово-біологічні процеси.

Бактогумін

Баміл

Біотрон

Е-2001

15.5. Мікоризація рослин

У деяких випадках істотне значення має зараження рослин **грибами-мікоризоутворювачами**, або мікоризація рослин. На польових сільськогосподарських культурах нормальна мікориза зазвичай формується без спеціальної інокуляції.

Одночасне внесення **органічних і мінеральних добрив**, особливо фосфорних, значно покращує розвиток мікоризи і ріст рослин. Мікоризація безумовно корисна під час рекультиватії земель, бо створюваний поверхневий шар зазвичай бідний мікроорганізмами.

Штучне культивування грибів-мікоризоутворювачів не вдається, тому із них не можна виготовити відповідні препарати. Загалом питання про мікоризу рослин, зокрема культурних, вивчене поки що недостатньо. У майбутньому імовірно будуть виявлені найпродуктивніші симбіоти багатьох інших культурних вищих рослин для використання в сільському господарстві.

Питання для самоконтролю

1. Де і коли застосували препарати бульбочкових бактерій для зараження бобових культур?
2. Поясніть позитивний результат зараження бобових рослин специфічними культурами *Rhizobium* на окультурених ґрунтах.
3. Бактерії яких родів використовують для створення ґрунтоудобрювальних препаратів?
4. В яких випадках проводять мікоризацію рослин?

16. ВИКОРИСТАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ І МІКРОБНИХ БІОПРЕПАРАТІВ ДЛЯ БОРОТЬБИ З ХВОРОБАМИ ТА ШКІДНИКАМИ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН

16.1. Мікроби-антагоністи та їх використання для захисту рослин

16.2. Використання антибіотиків для захисту рослин

16.3. Використання мікробних біопрепаратів для боротьби зі шкідниками сільськогосподарських культур

16.4. Стимуляція росту рослин біологічно активними речовинами

16.1. Мікроби-антагоністи та їх використання для захисту рослин

Відомо, що хвороби рослин дуже поширені і завдають великої шкоди сільському господарству. Для боротьби з ними використовують **хімічні засоби**, а також безпечніші для довкілля **біологічні методи**.

Ефективно боротися з борошнистою росою агрусу, яка викликається грибом *Sphaerotheca morsuvae*, дозволяє **обприскування рослин настоем гною**. Це стимулює розмноження мікроорганізмів на поверхні рослини. В складі **епіфітної мікрофлори** знаходяться **бактерії-антагоністи**, які після такого обприскування починають розмножуватися.

Культуру деяких грибів-антагоністів застосовують для боротьби з ґрунтовою інфекцією. Встановлено, що гриби роду *Trichoderma* виділяють токсичні речовини, які вражають мікробів-фітопаразитів. Під час внесення в ґрунт культури *Trichoderma lignorum* суттєво зменшується в'янення бавовника, враженого *Verticillium albo-atrum*, знижуються грибні захворювання картоплі та інших сільськогосподарських культур. Вносять культуру вказаного гриба в ґрунт під час посіву рослин. На основі культури *Trichoderma lignorum* готують препарат **триходермін**.

Коротко зупинимося на техніці використання мікробів-антагоністів. Для знезараження насіння обприскують культурою мікроорганізмів, розведеною водою. Стерилізується не тільки поверхня насіння, але й зона кореня, куди переходять мікроорганізми і починають там

розмножуватися. Під час висаджування розсади і саджанців їх корені змочують розведеними у воді відповідними мікробами-антагоністами. Також ними можна обприскувати надземні частини пошкоджених рослин, а також у профілактичних цілях.

Препарати для боротьби з ґрунтовою інфекцією типу триходерміну вносять у ґрунт під час посіву. Однак поки що мікроби антагоністи систематичного застосування в сільському господарстві не отримали.

16.2. Використання антибіотиків для захисту рослин

Серед мікробів-антагоністів виявлено види, що пригнічують ріст інших мікроорганізмів за допомогою синтезованих ними речовин, які називають антибіотиками. Кожен антибіотик має свій характерний спектр дії, тобто пригнічує розвиток певної групи мікроорганізмів.

Антибіотики відрізняються один від одного характером дії на мікроорганізми. Одні з них призупиняють ріст мікроорганізмів або діють бактерицидно, інші викликають не тільки загибель, але і лізу-

Деякі мікроби пригнічують ріст інших за допомогою вироблених ними речовин, званих антибіотиками. Кожен антибіотик має характерний для нього «спектр» дії, тобто пригнічує розвиток певної групи мікроорганізмів





Антибіотики відрізняються один від одного характером їх впливу на мікроорганізми. Одні з них припиняють зростання мікробів, або надають бактеріостатичну дію, інші вбивають мікробні клітини, тобто діють бактерицидно, треті викликають не тільки загибель, але і лізис мікробних клітин

ють мікробні клітини. Часто дія антибіотиків змінюється залежно від його доз.

В останній час увагу дослідників привертає використання для боротьби з деякими хворобами рослин антибіотичних речовин, які мають низку переваг порівняно з хімічними. Хімічні препарати шкідливо діють не тільки на фітопатогени, але й на вищі рослини, і мікрофлору ґрунту, в той час як антибіотики володіють селективною дією – вбивають збудника і не шкодять рослині, а в деяких випадках діють стимулююче. Серед антибіотиків можуть бути і речовини, токсичні для рослин, їх не слід використовувати для захисту рослин.

Використання в сільському господарстві антибіотиків медичного призначення також небезпечне. Це може сприяти появі резистентних форм патогенних для людини і тварин мікроорганізмів. Тому мікробіологи підшуковують антибіотики, які можуть використовуватися в рослинництві.

Антибіотичні препарати широко використовуються в світі. Найпоширеніші з них такі:

Трихотецин – готують із культури гриба – *Trichotecium roseum*. Цей препарат добре діє проти корневих гнилей пшениці і ячменю, а в теплицях – проти борошнистої роси огірків.

Фітобактеріоміцин (ФМБ) – продуцентом його є *Streptomyces lavandula*. Препарат застосовують для обробки насіння квасолі і сої для боротьби з бактеріозами; насіння пшениці Праги проти корневих гнилей.

Гризші – продуцент *Streptomyces griseus*, ефективний проти низки грибних і бактеріальних хвороб рослин (гомоз бавовника, бактеріальне в'янення абрикоса та ін.). Володіє також стимулюючою дією на рослини.

Валідоміцин – продуцент *Streptomyces hygroscopicus* специфічний активний проти фітопатогенних грибів роду *Rhizoctonia*, які викликають в'янення листової піхви рису. Цей антибіотик застосовують також у боротьбі з чорною паршою і коричневою гниллю картоплі.

У США і Японії випускають декілька препаратів, які містять антибіотик **актидіон (циклогексимід)** – готують на основі *Streptomyces griseus*. Ці препарати активні проти іржі сосни, цитоспорозу персика і сливи, борошнистої роси троянд. Препарати на основі актидіона використовують під час захворювання пшениці і кукурудзи, викликаного грибами родів *Fusarium*, *Helminthosporium*, проти твердої і летючої сажки ячменю.

В Японії для боротьби з гнильною хворобою рису – пірикуляріозом – використовують **касугоміцин (касуміч)**, який отримують із культури *Streptomyces kasugaensis*. Цей антибіотик вбиває також низку грибів, які вражають овочеві, технічні культури і плодіві насадження, він не фітотоксичний, безпечний для людей і тварин.

16.3. Використання мікробних біопрепаратів для боротьби зі шкідниками сільськогосподарських культур

У першій половині ХХ сторіччя культури патогенних бактерій для комах стали застосовувати на практиці і в більшості випадків отримали добрі результати. Доцільність мікробіологічного методу полягає в тому, що ентомопаразити викликають захворювання певної вузької групи комах-шкідників. Для людини та інших різноманітних представників зооценозу ці мікроорганізми повністю безпечні. Крім того, хвороби комах набувають характеру епізоотії і дуже поширюються. Хімічні засоби захисту рослин діють локально і часто забруднюють довкілля.

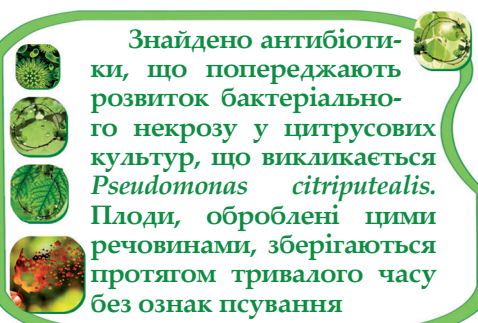
Низка бактерій, грибів і вірусів поширилися в якості промислових біоінсектицидів.

Бактерії. Описано більше 90 видів бактерій, які здатні інфікувати комах. Більшість промислових штамів бактерій належить до роду *Bacillus*, основну частину поширених біопрепаратів виготовляють із *Bacillusthuringiensis*. Представники цього виду токсичні для метеликів, жуків і двокрилих. Штами *B. thuringiensis* використовують також для боротьби з гусінню і комарами. Другий промисловий вид – *Bacillusporilliae* – використовується для боротьби з японським хрущиком. Третій мікроорганізм, *Bacillusphaericus*, характеризується високою патогенністю і застосовується для боротьби з комарами.

Клітини *B. thuringiensis* утворюють стійкі спори і білковий кристал, який містить ендотоксин, стає інсектицидним після перетравлювання завдяки дії лужного середовища і протеаз в середній кишці сприйнятливих видів комах. Звільнений ендотоксин атакує епітеліальну вистілку кишківника комах, руйнуючи мембрану, що призводить до руйнування стінки кишківника; його вміст змішується з гемоцелом і швидко настає загибель комах.

Нижче наведено коротку характеристику і призначення основних інсектицидних біопрепаратів.

Бітоксібацилін (БТБ) – мікробний біопрепарат на основі *B. thuringiensis* (H-1) subsp. *Thuringiensis* широко використовується як біологічний засіб захисту рослин від шкідливих комах, в першу чергу, проти колорадського жука і совок.



Знайдено антибіотики, що попереджають розвиток бактеріального некрозу у цитрусових культур, що викликається *Pseudomonas citriputealis*. Плоди, оброблені цими речовинами, зберігаються протягом тривалого часу без ознак псування

Препарат призначений для боротьби зі шкідниками: на овочевих культурах і картоплі (колорадський жук, білянки, молі, капустяна совка, лучний метелик); плодово-ягідних культурах (ягідна і плодова міль, американський білий метелик, листоверки, шовкопряди, п'явиця, трач, агурсова вогнівка, павутинний кліщ); троянда ефіроолійна (лишоверка, п'явиця) та ін. Препарат безпечний для людини, теплокровних тварин, риб, не діє токсично на бджіл. Він не накопичується в ґрунті, воді, поверхні рослин і не забруднює довкілля.

Бацикол – новий бактеріальний засіб боротьби зі шкідливими жуками на основі *B. thuringiensis*. Випускається в режимі дослідного виробництва. Ефективний проти колорадського жука, хрестоцвітних блішок, п'явиці. Вивчення спектру його дії продовжується.

Бактокуліцид – високоефективний бактеріальний засіб боротьби з комарами безпосередньо у водоймах. Бактокуліцид специфічно діє на личинок комарів і негативно не впливає на інші групи комах. Встановлено його дію на личинок комарів більше 70 видів із 12 родів. Препарат відноситься до високоселективних, абсолютно безпечний для людини, тварин та інших теплокровних організмів, риби, бджіл. Бактокуліцид викликає повну загибель личинок комарів роду *Aedes* в дозі 0,5–1 кг/га, *Culex* – 0,5 кг/га, *Anopheles* – 1,5–2 кг/га водної поверхні через 48–72 години після обробки. Добре себе зарекомендував у різних еколого-географічних регіонах, природних і штучних водоймах різних типів, зокрема затоплюваних підвалах житлових приміщень, метрополітені тощо.

Актиній – екологічно чистий акарицидний препарат. Він безпечний для акарифагів, ентомофагів і бджіл. Безпечний для людини і теплокровних тварин. Не фітотоксичний. Використання актиніну дозволяє скоротити масштаби хімічних обробок, що позитивно впливає на природу і здоров'я людини. Характерна риса актиніну – дуже висока ефективність. Доза його застосування – 30 грамів на 1 га.

Сактороденцид – мікробний препарат на основі *Salmonella enteritidis* var. *Issatschenko* широко використовується для боротьби з мишоподібними гризунами – домашніми мишами, полівками, щурами. Людина і домашні тварини несприйнятливі до цього мікроорганізму. Для боротьби з гризунами розмножену культуру бактерій наносять на хліб або на ній замішують тісто. Під час виготовлення приманок використовують й інші продукти, які розкладають у норах або інших найближч відвідуваних гризунами місцях.

Гриби. Відомо більше 400 видів грибів, вражаючих комах і кліщів, зокрема шкідників сільського господарства. Гриби зазвичай заражують комах шляхом прямої інвазії, і відповідно, здатні шкодити своїм господарям не будучи з'їденими. Крім того, одна з основних ознак грибів – їх здатність до споруотворення в мертвому тілі господаря. Таким чином, вони можуть поширюватися в популяції, викликаючи епізоотії (епізоотичний процес – це безперервний ланцюг нових Perezаражень і захворювань на інфекційну хворобу особин, організм яких є екологічним середовищем того чи іншого збудника. Епізоотія – прояв епізоотичного процесу, в період якого інфекція за певний проміжок часу вражає велику кількість особин, що населяють значну територію або акваторію). Вони не тільки знищують ті особини, на яких оселяються, але і контролюють чисельність всієї популяції господаря протягом тривалого періоду. На жаль, ефективність грибів у достатній мірі залежить від вологості і температури. Якщо вологість або температура сильно відрізняється від оптимального значення, пригнічення шкідників буде слабким і бажана епізоотія навряд чи почнеться. З цієї причини деякі з нині існуючих промислових біоінсектицидів на основі грибів направлені проти тепличних і оранжерейних шкідників, які вражають всесезонні овочі і квіти.

Уже багато років використовують гриб *Beauveria bassiana* у вигляді промислового біопрепарату «**Боверин**». Після

зараження комах *B. bassiana* виділяє боверицин, токсин, який викликає її загибель. За хімічною природою токсин є циклодепсипептидом. Біопрепарат «**Боверин**» застосовують проти колорадського жука, а також інших видів шкідників сільськогосподарських рослин (гусениць, метеликів соснового і тутового шовкопряда, яблуневої плодожерки, стеблового метелика, бурякового довгоносика та ін.).

На основі гриба *Entomophthora axtheriana* створено препарат **ентомофторин**. Цей препарат особливо ефективний проти попелиць в умовах теплиць і оранжерей.

На основі ентомопатогенного гриба *Verticillium lecanii* успішно виробляють промислові біопрепарати, які в умовах оранжерей можуть контролювати чисельність попелиць. Успішні випробування були проведені в багатьох країнах. Наприклад, в Англії на основі *V. lecanii* випускають два біопрепарати: мікотел і вартолек, що містять спори гриба і можуть зберігатися 6 місяців.

Віруси. Описано понад 1200 вірусних хвороб комах, причому три чверті із них припадає на хвороби лускокрилих. Основну увагу було акцентовано на одну групу вірусів – збудників хвороб комах, це бакуловіруси. У цій групі відсутні віруси, патогенні для хребетних.

Бакуловіруси – дволанцюгові ДНК-віруси, серед яких біопестициди утворюються в трьох групах: віруси ядерного поліедрозу (ВЯП), віруси гранульозу (ВГ) і віруси, що фільтруються. Вони уражують комах під час їх поїдання. Ефективність вірусних препаратів визначається часом і частотою застосування, дозою, методом і швидкістю обробки. Найбільше практичне значення мають віруси ядерного поліедрозу (ВЯП) і гранульозу (ВГ). Нині на основі вірусів ядерного поліедрозу створено декілька вірусних біопрепаратів: **Вірин-КШ, Вірин-ЕНШ, Вірин-ОС, Вірин-ХС, Вірин-ЕКС**, рекомендованих для застосування проти капустианої, озимої та бавовникової совок, непарного і кільчатого шовкопряда, американського білого метелика, яблуневої плодожерки.

У США на основі вірусу ядерного поліедрозу виготовляють біопрепарат елькар, ефективний проти шести видів совок.

Обмежене поширення вірусних біопрепаратів – технологія їх виробництва. Будучи облігатними патогенами, віруси розмножуються лише в живому організмі – в комах-шкідниках і лише в незначній мірі в культурі клітин. Однак вважають, що майбутнє в боротьбі зі шкідливими комахами належить вірусним біопрепаратам.

16.4. Стимуляція росту рослин біологічно активними речовинами

Речовини, які впливають на ріст рослин, виробляють багато як сапрофітних, так і паразитних мікроорганізмів. За хімічною природою – це різноманітні сполуки, але в основному представлені безазотистими і порівняно низькомолекулярними речовинами. Регулятори росту, які виробляють мікроорганізмами, можна розділити на групи.

Перша група – **гібереліни**. Вони виділені в 1926 році Е. Курасавою із гриба *Gibberella fujikuroi*, який вражає рис і викликає його гігантський ріст. *Gibberella fujikuroi* – це конідіальна стадія гриба *Fusarium moniliforme*. Гібереліноподібні речовини знайдено і у вищих рослин. Вони стимулюють ріст і цвітіння, вихід із стану спокою та ін.

Друга група – **ауксини**. Вони присутні у вищих рослин і мікроорганізмів і впливають на ріст клітин у фазі розтягування, на диференціювання ксилеми і утворення коренів, цвітіння та ін.

Третя група – **кініни**. Це речовини, які стимулюють поділ клітин і впливають на інші ростові процеси.

Четверта група – **біогенні інгібітори**. Це складні речовини, які володіють здатністю пригнічувати активність ауксинів і гальмувати ріст рослин. Вони вхо-

дять у систему, яка керує спокоєм насіння і бруньок. У групу входять речовини, які затримують проростання картоплі та коренеплодів буряків під час зберігання, а також етилен і абсцизова кислота.

Біологічно активні речовини широко використовують у сільськогосподарському виробництві. Більшість із них отримують хімічним шляхом, окрім гіберелінів, які виробляють лише мікробним шляхом.

Гібереліни об'єднують велику групу споріднених речовин, яка нараховує до 60 речовин. Гібереліни володіють вражаюче високою фізіологічною активністю. Розчин, в якому на мільйон частин води припадає лише одна частина цієї речовини, викликає сильну стимулювальну дію на ріст рослин. Гібереліни найсильніше стимулюють ріст стебел, пагонів, листків, плодів, у меншій мірі – коренів. Ріст стебел і пагонів відбувається внаслідок подовження міжвузлів або збільшення їх кількості. Під впливом гіберелінів збільшується врожай вегетативної маси рослин, швидше настає цвітіння і плодоношення.

Застосування гіберелінів дає добрий результат на виноградниках. Обприскування суцвіть безнасінних сортів призводить до значного збільшення розміру ягід і грон. Вплив гібереліну на ці сорти винограду настільки великий, що основна кількість препарату, яку виготовляють, використовується у виноградарстві.

Із фітогормонів, які виробляють ґрунтові мікроорганізми, зокрема ті, що знаходяться в ризосфері, слід згадати ауксини, представником яких є гетероауксин, або β -індолілоцтова кислота. Гетероауксин застосовують для покращення утворення коренів у черенків плодкових і ягідних культур та прискорення укорінення. Отримують цю сполуку хімічним шляхом.

Питання для самоконтролю

1. Розкажіть про перспективи використання мікробів-антагоністів проти збудників хвороб рослин.
2. Які особливості використання антибіотиків у сільському господарстві?
3. Які переваги використання ентомопаразитів проти шкідників рослин?

ГЛОСАРІЙ

А

Адвентивні бруньки – бруньки, що виникли з клітин і тканин у рослинах, які зазвичай їх не утворюють.

Адгезія – здатність стовпчика води прилипати до гідрофільних стінок судин ксилеми, що відбувається під час його піднімання проти гравітаційних сил.

Алелопатія – кругообіг фізіологічно активних речовин (колінів), що відіграють роль регулятора внутрішніх і зовнішніх взаємовідношень, поновлення, розвитку і зміни рослинного покриву в біоценозі.

Анаболізм, асиміляція – сукупність ферментативних реакцій у живому організмі, які направлені на утворення та оновлення структурних частин клітин і тканин. При цьому відбувається синтез складних молекул із простих з нагромадженням енергії.

Антитранспіранти – речовини, що зумовлюють зниження інтенсивності транспірації.

Апікальне домінування – гальмування верхівкою вегетуючого пагона росту бічних бруньок.

Апопласт – простір, що утворюється поза цитоплазматичними компонентами з клітинних оболонок та міжклітинників.

Асиміляти, фотосинтати – первинні органічні речовини, що утворюються у хлоропластах під час фотосинтезу.

Атрагуючі центри – зони рослинного організму, що виникають у той чи інший період онтогенезу і притягують поживні речовини для формування певних органів.

Б

Бактерії – одноклітинні мікроорганізми, які не мають чітко відокремленого ядра (прокаріоти), без хлорофілу, розмножуються простим поділом, мають клітинну оболонку, що не містить у собі клітковину.

Біологічний нуль – температура, за якої припиняється активний ріст рослин.

Бродіння – анаеробний ферментативний окислювально-відновний процес перетворення органічних сполук, внаслідок якого організми одержують енергію, необхідну для життєдіяльності. Залежно від кінцевого продукту буває спиртове, оцтове, молочнокисле бродіння тощо.

В

Вид – це сукупність особин, які мають загальне походження, генотип, морфологічні, фізіологічні та інші ознаки, а також здатні в певних екологічних умовах спричиняти однакові процеси. Види поділяються на підвиди або варіанти.

Вода вільна (доступна) – частина води у ґрунті, що засвоюється рослинами (гравітаційна, капілярна, підґрунтова).

Вода зв'язана (недоступна) – вода, що утримується твердою фазою ґрунту й важко або зовсім не використовується рослинами (гігроскопічна, плівкова, хімічно зв'язана).

Водний баланс рослин – співвідношення між надходженням і витратою води.

Всмоктуюча сила – різниця між осмотичним і тургорним тиском.

Г

Гетеротрофні організми – організми, які не здатні утворювати органічні речовини з неорганічних, а живляться готовими органічними сполуками.

Гетеротрофний період живлення – проміжок часу від зародження нового організму (зиготи), коли він перебуває на материнській рослині, до переходу його на самостійний процес фотосинтезу після проростання насіння, укорінення й розвитку первинних листків.

Гетеротрофне ендоспермальне живлення – фаза, при якій живлення проростка відбувається за рахунок запасних речовин ендосперму.

Гідроліз – розпад речовин, що відбувається з приєднанням молекули води.

Гомеостаз – здатність клітин протистояти змінам середовища і зберігати динамічну відносну сталість складу.

Гліколіз – ферментативний анаеробний процес негідролітичного розпаду вуглеводів (глюкози) до пірвіноградної кислоти. Відбувається у цитозолі та хлоропластах.

Гліоксилатний цикл – циклічний ферментативний процес (видозмінена форма циклу Кребса), в якому відбувається послідовне перетворення активної форми оцтової кислоти через стадію утворення гліоксиллової кислоти. Відбувається в гліоксисомах.

Глобуліни – це головні запасні білки насіння дводольних, є вони й у насінні олійних рослин.

Гутація – утворення краплин води з солями через кінчики листків або особливі утворення – гідатоциди.

Д

Дифузія – незворотний процес, що призводить до вирівнювання концентрації речовин у дифузійному середовищі.

Дихання аеробне – окисний процес за участю кисню, при якому відбувається розпад органічних речовин з утворенням хімічно активних метаболітів та вивільненням енергії, яка використовується клітинами для процесів життєдіяльності.

Дихання анаеробне – дихальний процес, при якому необхідний для окислення кисень поглинається не з повітря, як під час аеробного дихання, а з води і гідроксильних груп цукрів. Різні типи бродіння є конкретними випадками анаеробного дихання.

Дихальний коефіцієнт – співвідношення об'єму CO_2 , що виділяється з організму під час дихання, до об'єму поглинутого за той же час O_2 .

Дихальний ланцюг перенесення електронів – ступінчастий шлях передачі електронів від відновлених субстратів на кисень, що супроводжується транспорт-мембранним перенесенням іонів H^+ , утворенням молекул АТФ і акумулюванням у них енергії, яка поступово вивільняється з електронів ЕТЛ; відбувається у внутрішніх мембранах мітохондрій і виконує функцію окислювально-відновної H^+ -помпи.

Достигання насіння фізіологічне – відбувається після технічної стиглості й характеризується анатомо-морфологічними змінами покривів насіння і тканин зародка, а також фізіологічними та біохімічними перетвореннями, внаслідок чого насіння набуває здатності до активного проростання. Цей процес є завершальною ланкою формування насіння і може відбуватися у дозбиральний період на материнській рослині (часто спостерігається в озимих), під час зберігання (у ярих) і навіть у ґрунті після сівби (женьшень).

Е

Екскрети – речовини, які виділяють рослини через кореневу систему та надземні органи.

І

Імунітет, або фітоімунітет – несприйнятливність рослин до збудників хвороб.

Інвазивність – здатність мікроорганізмів проникати, поширюватися і розмножуватися в тканинах макроорганізму.

Іонні помпи (насоси) – молекулярні структури, що вмонтовані в біологічні мембрани й здійснюють перенесення іонів у бік вищого електрхімічного потенціалу (активне транспортування).

К

Каротиноїди – жовті, оранжеві або червоні пігменти, що синтезуються, головним чином, бактеріями, грибами та вищими рослинами; до них належать каротини та ксантофіли.

Катаболізм, дисиміляція – сукупність ферментативних реакцій у живому організмі, спрямованих на розпад складних органічних сполук з вивільненням енергії.

Клітина – основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна жива система.

Клітинна мембрана, плазмалема – мембрана, що відокремлює цитоплазму клітини від оболонки клітини.

Клітинна оболонка, стінка – структурне утворення на периферії клітин, що забезпечує її міцність, зберігає форму й захищає протопласт, бере участь у поглинанні й транспортуванні речовин, транспірації, процесах виділення.

Клітинний сік – рідина, що заповнює вакуолі рослинних клітин і є продуктом їх життєдіяльності; справжній розчин різноманітних речовин – мінеральних солей, амінокислот, вуглеводів, органічних кислот, водорозчинних пігментів тощо.

Клітинна теорія – теорія, згідно з якою в основі будови й розмноження усіх організмів лежить клітина.

Клітинне ядро – обов'язкова і головна частина живої клітини багато- та одноклітинних організмів еукаріотів. У ньому міститься одне або кілька ядерець, хроматин та ядерний сік.

Клон – це культура, отримана з однієї клітини.

Когезія – зчеплення молекул води, яке відіграє значну роль у висхідній течії рослин, створюючи суцільний стовпчик води від корневих волосків до продихів.

Коефіцієнт в'янення – мінімальний запас вологи у ґрунті, при якому рослини залишаються зів'язаними доти, поки у ґрунт не надійде вода.

Колонії – нащадки або популяції однієї мікробної клітини. Це видиме неозброєним оком накопичення клітин одного виду.

Кореневий тиск – сила, що зумовлює направлений рух водного розчину в живих клітинах і виділення його у судини.

Критичні періоди вегетації рослин – частини вегетаційного періоду, коли рослини потребують якогось життєвого фактора або негативно реагують на нього.

Ксенобіотики – шкідливі для організмів сполуки, що забруднюють довкілля, порушують нормальний хід природних процесів у біосфері та викликають загибель організмів.

Кутикула – шар жирової речовини, що утворюється кутином, який виділяється

клітинами епідермісу.

Культура – мікроб, який виділено з організму рослини, тварини або об'єктів довкілля і вирощено на живильному середовищі. Чисті культури складаються з особин одного виду, змішані – скупчення клітин різних видів.

М

Мембрана – цитоплазматична структура, яка має властивість вибіркової проникності.

Метаболізм, обмін речовин – сукупність ферментативних реакцій, що відбуваються у клітинах й забезпечують синтез складних сполук, їх розщеплення та взаємоперетворення.

Мікориза – симбіоз міцелію гриба та коренів вищих рослин. Спостерігається у двох формах: облишання грибом поверхні кореня (ектотрофна) або проникнення гриба у тканини кореня (ендотрофна мікориза).

Н

Настії – обертові рухи органів та частин рослин, зумовлені не однобічною (як при тропізмах), а рівномірною дією подразників. Настії викликаються зміною тургору, а також дією фітогормонів. Залежно від подразника рослинам властиві фото- (геліо-), гідро-, хемо-, сейсмо-, нікти-, тигмо- (від доторкання), травмо- та електро- настії.

Нижній кінцевий двигун – механізм підняття води рослиною внаслідок кореневого тиску.

О

Онтогенез, або індивідуальний розвиток – комплекс послідовних незворотних змін життєдіяльності та структури рослини від її виникнення з заплідненої яйцеклітини чи вегетативної бруньки до природної смерті.

Органогенез – процес утворення і розвиток нових органів рослин. Починається від утворення зиготи на материнській рослині.

Осмотичний тиск – зовнішній тиск, який необхідно прикласти до розчину для того, щоб протидіяти надходженню розчинника через напівпроникну мембрану.

Осмоз – повільне проходження розчинника в розчин, відокремлений від нього мембраною, здатною до вибіркового пропускання різних молекул та іонів.

П

Пасока – рідина, що виділяється із зрізу при основі стебел чи коренів рослин під дією кореневого тиску: містить солі, амінокислоти, органічні кислоти, аміді, цитокініни тощо.

Пентозофосфатний шлях – спосіб катаболізму гексоз, в якому беруть участь п'ятиуглецеві цукри – пентози. Окислення глюкози на цьому шляху пов'язане з відщепленням першого (альдегідного) атома вуглецю у вигляді CO₂.

Пігменти – барвні сполуки, що входять до складу тканин організму. Колір пігментів визначається присутністю в їх молекулах хромофорних груп, які зумовлюють вибіркоче поглинання світла.

Проламіни – це основні запасні білки тонконогових.

Плазмоліз – зменшення об'єму протопласта живої клітини, з відставанням ци-

топлазми від оболонки, що відбувається під дією концентрованих розчинів.

Плач рослин – виділення рідини зі зрізаної поверхні стебла.

Поверхневий натяг – фізичне явище, що створюється у межуючому шарі молекул води з повітрям внаслідок порушення дії сил зчеплення.

Повна вологоємність – максимальна кількість запасів води у ґрунті.

Провітаміни – речовини, з яких утворюються вітаміни. Наприклад, каротин є провітаміном А, тому що під час розщеплення його молекули утворюються дві молекули вітаміну А.

Р

Реутилізація – повторне використання рослинами із старіючих органів низькомолекулярних органічних сполук і елементів мінерального живлення в результаті їх відтоку флоемою до молодих ростучих органів.

Речовини запасні – сполуки, що відкладаються у клітинах живих організмів про запас і не вступають в цей час у фізіологічні процеси, але використовуються організмом за потреби.

Речовини конституційні – речовини, з яких складаються протопласти та оболонки живих клітин. На відміну від запасних речовин і продуктів обміну, конституційні речовини постійно присутні у клітині і не можуть бути видалені без її руйнування.

Речовини первинні – органічні сполуки, які зустрічаються в кожній живій клітині й інтенсивно перетворюються в обміні речовин (вуглеводи, ліпіди, білки, нуклеїнові кислоти).

Речовини вторинні – органічні сполуки, що утворюються внаслідок вторинних процесів і не мають значення ні як джерела енергії, ні як запасні речовини (антоціани, терпеноїди, алкалоїди тощо).

Ризосфера – шар ґрунту, що прилягає безпосередньо до кореня рослини. Характеризується підвищеним вмістом мікроорганізмів.

С

Симпласт – сукупність протопластів рослин, з'єднаних плазмодесмами.

Спокій насіння вимушений – припинення ростових процесів, викликане несприятливими факторами довкілля.

Спокій органічний – зумовлюється активною дією інгібіторів та особливостями структури насіння.

Стрес – сукупність усіх неспецифічних змін, що виникають в організмі під впливом будь-яких сильних факторів (стресорів), включаючи перебудову захисних сил організму.

Т

Тотипотентність – властивість клітин реалізовувати генетичну інформацію ядра, що забезпечує їх диференціювання, а також розвиток до цілого організму.

Транспіраційний коефіцієнт – кількість води, яку витрачає рослина на синтез одиниці маси сухої речовини.

Транспірація – фізіологічний процес випаровування води рослиною; буває продихова і кутикулярна.

Транспортування активне – переміщення іонів через біологічні мембрани, що потребує витрат метаболічної енергії.

Транспортування близьке – переміщення іонів, метаболітів і води між клітинами і тканинами (на відміну від мембранного транспортування в кожній клітині).

Транспортування далеке – пересування речовин між органами у цілій рослині.

Транспортування пасивне – рух речовин за фізико-хімічними градієнтами без витрати клітинної метаболічної енергії.

Транспортування радіальне – пересування води від корневих волосків через кору до судин ксилеми.

Тропізми – спрямовані ростові рухи (вигини) органів рослин, викликані однобічним впливом різних факторів середовища. Вони виникають за рахунок швидшого росту клітин з одного боку стебла, кореня, листка внаслідок асиметричного розподілу гормонів росту рослин (ауксину, абсцизової кислоти). Залежно від подразника розрізняють гео-, фото- (геліо-), термо-, гідро-, тигмо- (від доторкання) тропізми.

Тургор – напружений стан клітинної оболонки, створений гідростатичним тиском внутрішньоклітинної рідини.

Ф

Ферменти (ензими, біокаталізатори) – специфічні білки, присутні в усіх живих клітинах, що відіграють роль біологічних каталізаторів.

Фікобіліни – пігменти червоних водоростей та ціанобактерій; беруть участь у фотосинтезі як супроводжуючі пігменти, що транспортують поглинену енергію світла до молекул хлорофілу.

Фітохром – голубий пігмент рослин із групи складних білків – хромопротеїдів. Бере участь у фоторегулюванні росту і розвитку рослин.

Флавоноїди – пігменти, що надають забарвлення різним органам рослин (антоціани, флаволи, халкони тощо).

Формування насіння – набуття насінням властивих певній рослині форм, розмірів, біохімічного складу, фізіологічного стану, здатності проростати і давати потомство. Супроводжується виникненням нових органів, нагромадженням і перетворенням речовин. В онтогенезі формування насіння – це ембріональний період розвитку рослин.

Фосфорилування – включення в молекулу органічних сполук залишку фосфорної кислоти.

Фотодихання, світлове дихання – сукупність процесів, що відбуваються у рослинних клітинах під дією світла, внаслідок чого поглинається кисень і виділяється CO₂.

Фотоліз води (реакція Хілла) – здатність ізольованих хлоропластів під дією світла розкласти воду й виділяти кисень у присутності акцепторів електронів.

Фотоперіодизм – реакція рослин на добовий ритм освітлення, тобто на співвідношення світлого (довжина дня) і темного (довжина ночі) періодів доби, що виражається у зміні процесів росту та розвитку.

Фотосенсибілізатор – речовина, здатна поглинати світло й використовувати його енергію для фотохімічних реакцій.

Фотосинтез – процес побудови зеленими рослинами, синьо-зеленими водоростями та деякими бактеріями органічних речовин з вуглекислоти і води за рахунок енергії світла.

Фотосистема (ФС) – комплекс головного (реакційний центр), допоміжних (антенних) пігментів та ферментативних систем, що забезпечує поглинання та перетворення світлової енергії в хімічну.

Фототрофні мікроорганізми – бактерії, прохлорофіти, а також еукаріотні організми з різних відділів водоростей, які за допомогою хлорофілу використовують енергію світла для біосинтезу органічних речовин.

Х

Хемосинтез – процес утворення бактеріями органічних сполук із неорганічних, при якому для відновлення вуглекислоти використовується хімічна енергія, що утворюється під час окислення деяких мінеральних речовин (аміаку, сірководню тощо).

Хлоропласти – хлорофілоносні пластиди рослин, у яких відбувається фотосинтез.

Хлорофіли – група пігментів, є органічними сполуками, які містять чотири піррольних кільця, зв'язаних атомами магнію, і мають зелене забарвлення.

Хромопласт – пластиди з жовтим, оранжевим та червоним забарвленням, що зумовлюється вмістом каротиноїдів.

Ц

Цитозоль – частина мезоплазми, що заповнює простори між органоїдами клітини.

Цитохроми – складні білки, що переносять електрони, локалізовані у мембранних структурах клітин усіх організмів і беруть участь у диханні, фотосинтезі, мікросомальному окисленні.

Ш

Штам – культура одного й того ж виду, яку виділено з різних джерел (грунту, водойм, організмів та ін.).

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Беренье Ж., Кине Ж.М., Сакс Р. Физиология цветения : В 2т. – Москва : Агропромиздат, 1985.
2. Власенко М.Ю., Вельяминова-Зернова Л.Д., Мацкевич В.В. Физиология растений з основами біотехнології. – Біла Церква, 2006.
3. Власенко М. Ю., Вельяминова-Зернова Л. Д. Физиология растений. – Біла Церква, 1999.
4. Винтер А. К. Заморозки и их последствия на растения. – Новосибирск : Наука, 1981.
5. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – Москва : Наука, 1982.
6. Емцев В.Т., Мишустин Е. М. Микробиология. – Москва : Дрофа, 2006.
7. Кефели В. И. Рост растений. – Москва : Колос, 1984.
8. Лебедев С.И. Физиология растений. – Москва : Колос, 1988.
9. Макрушин М. М., Макрушина Е. М., Петерсон Н. В., Мельников М.М. Физиология растений. – Вінниця : Нова книга, 2006.
10. Макрушин М. М., Макрушина Е. М., Петерсон Н. В., Цибулько В. С. Физиология сільськогосподарських рослин з основами біохімії. – Київ : Урожай, 1995.
11. Мусієнко М. М. Физиология растений. – Київ : Фітосоціоцентр, 2001.
12. Полевой В. В. Физиология растений. – Москва : Высшая школа, 1989.
13. Современная микробиология. Прокариоты. – В 2 т. / Пер. с англ.; Под ред. Й. Ленгелера, Г. Дрекса, Г. Шлегеля. – Москва, 2005.
14. Харченко С. М. Микробиология. – Київ : Сільгоспосвіта, 1994.
15. Векірчик К. М. Микробиология з основами вірусології. – Київ : Либідь, 2001.
16. Мусієнко М.М. Физиология растений. – Київ : Український фітосоціологічний центр, 2001.
17. Войцехівська О.В., Капустян А.В., Косик О.І. та ін. Физиология растений : практикум / за заг. ред. Т.В. Паршикової. – Луцьк : Терен, 2010.
18. Грицаєнко З.М., Грицаєнко А.О., Карпенко В.П. Методи біологічних та агрохімічних досліджень рослин і ґрунтів. – Київ : ЗАТ Нічлава, 2003.
19. Теппер Е.З., Шильникова В.К., Переверзева Г.И. Практикум по микробиологии. – Москва : Колос, 1993.
20. Петренко С.Д., Петренко О.В. Физиология растений з основами микробиології. – Київ : Аграрна освіта, 2009.
21. Дикий І.Л., Холупяк І.Ю., Шевельова Н.Ю. та ін. Микробиология. – Харків : Вид-во НФаУ «Оригінал», 2006. – 432 с.
22. Ситник І.О., Климнюк С.І., Творко М.С. Микробиология, вірусологія, імунологія. – Тернопіль : Укрмедкнига, 2009. – 392 с.
23. Микробиология. Руководство к лабораторным занятиям / под ред. М.Л. Дикого. – Киев, 2004. – 583 с.
24. Климнюк С.І., Ситник І.О., Творко М.С., Ширококов В.П. Практична мікробиология : посібник. – Тернопіль : Укрмедкнига, 2004. – 449 с.
25. Медична мікробиология, вірусологія та імунологія / під ред. В.П. Широкова. – Вінниця : Нова Книга, 2011. – 952 с.

ВСТУП

1. ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ	11
1.1. Клітина як структурно-функціональна одиниця рослинного організму	11
1.2. Загальна морфологія рослинної клітини	12
1.3. Будова і фізіологічні функції компонентів клітини	12
1.4. Клітинні мембрани, їх будова, хімічний склад і функції	19
1.5. Амінокислоти, пептиди, білки, ферменти, нуклеїнові кислоти	20
1.6. Вітаміни, ліпіди, вуглеводи	24
2. ФОТОСИНТЕЗ	31
2.1. Фізико-хімічна суть фотосинтезу	31
2.2. Листок як орган фотосинтезу	32
2.3. Первинні процеси фотосинтезу. Світлова стадія	33
2.4. Темнова стадія. Метаболізм вуглецю при фотосинтезі	37
2.5. Залежність інтенсивності фотосинтезу від зовнішніх умов	41
2.6. Шляхи підвищення інтенсивності й продуктивності фотосинтезу в посівах	45
3. ДИХАННЯ РОСЛИН	48
3.1. Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення в житті рослин	48
3.2. Анаеробна фаза дихання (гліколіз)	49
3.3. Аеробна фаза дихання	50
3.4. Інші шляхи дихання	51
3.5. Біологія бродіння	53
3.6. Коефіцієнт дихання за різних субстратів дихання та різного ступеня забезпечення тканин киснем	54
3.7. Залежність дихання від зовнішніх і внутрішніх факторів	55
3.8. Способи керування диханням рослин	59
4. ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН	62
4.1. Значення води у житті рослин	62
4.2. Клітина як осмотична система	64
4.3. Залежність між осмотичним і тургорним тиском та водним потенціалом	66
4.4. Форми ґрунтової води. Коренева система як орган поглинання води, кореневий тиск	67
4.5. Транспірація та її біологічне значення	73
4.6. Шляхи висхідної і низхідної течії води. Водний баланс рослин	76
4.7. Фізіологічні основи зрошення	79
5. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ	82
5.1. Корінь як орган ґрунтового живлення рослин	82
5.2. Ґрунт як природне поживне середовище для рослин	85
5.3. Необхідні рослині макро- і мікроелементи, їх фізіологічна роль та порушення за нестачі	88
5.4. Надходження речовин у рослину. Іонофори	105
5.5. Синтезуюча діяльність кореня	106
5.6. Ризосфера, мікориза, алелопатія	107
5.7. Фізіологічні основи застосування добрив	109

6. РІСТ І РОЗВИТОК РОСЛИН	111
6.1. Поняття про онтогенез рослин	111
6.2. Поняття про ріст і розвиток рослин	115
6.3. Фітогормони як фактори, що регулюють ріст і розвиток цілісної рослини	116
6.4. Вплив фітогормонів на ріст і морфогенез рослин	117
6.5. Використання фітогормонів та інших фізіологічно активних речовин	119
6.6. Фактори регулювання росту і розвитку	122
6.7. Зворотні порушення росту. Карликовість і гігантизм	124
6.8. Ритміка фізіологічних процесів	126
6.9. Рух рослин	127
6.10. Розвиток рослин	130
6.11. Фізіологія старіння рослин	132
6.12. Фізіологія формування насіння, плодів та інших продуктивних частин рослин. Типи розмноження рослин	133
6.13. Фізіологія спокою і проростання насіння	136
7. СТІЙКІСТЬ РОСЛИН ДО НЕСПРИЯТЛИВИХ ЗОВНІШНІХ ФАКТОРІВ	138
7.1. Пристосування і стійкість рослин	138
7.2. Холодостійкість рослин. Способи підвищення холодостійкості	139
7.3. Морозостійкість рослин. Процеси, що відбуваються у клітинах під час їх замерзання	140
7.4. Зимостійкість рослин. Причини зимової загибелі сільськогосподарських рослин	142
7.5. Випрівання та снігова пліснява	144
7.6. Інші несприятливі фактори осінньої та зимово-весняної вегетації озимих рослин	145
7.7. Вилягання рослин і його причини	146
7.8. Жаростійкість рослин	147
7.9. Посухостійкість рослин	149
7.10. Солестійкість рослин	153
7.11. Стійкість рослин до забруднення довкілля	154
7.12. Стійкість рослин до хвороб	155
8. МІКРОБІОЛОГІЯ	158
9. МОРФОЛОГІЯ І СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ	160
9.1. Основні методи і принципи виділення чистих культур бактерій	160
9.2. Бактерії, їх коротка характеристика	160
9.3. Рух, розмноження і живлення мікроорганізмів	164
9.4. Актиноміцети, мікроскопічні гриби, віруси, фаги	166
9.5. Основні методи і принципи виділення чистих культур бактерій	169
10. ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ МІКРООРГАНІЗМІВ	179
10.1. Хімічний склад і дихання мікроорганізмів	179
10.2. Ферменти, пігменти, токсини та ароматичні речовини мікробів	181
10.3. Основні поняття метаболізму мікроорганізмів. Фотосинтез	183
10.4. Вплив різних факторів довкілля на мікроорганізми	184

11. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ СПОЛУК ВУГЛЕЦЮ	187
11.1. Спиртове бродіння	187
11.2. Молочнокисле бродіння	188
11.3. Пропіоновокисле, маслянокисле, оцтове і ацетонобутилове бродіння	189
11.4. Окислення окремих органічних речовин	191
11.5. Мікробіологічний розклад клітковини	191
12. ПЕРЕТВОРЕННЯ МІКРООРГАНІЗМАМИ СПОЛУК АЗОТУ	194
12.1. Кругообіг азоту в ґрунті	194
12.2. Амоніфікація азотовмісних органічних сполук	194
12.3. Іммобілізація азоту в ґрунті	196
12.4. Нітрифікація, денітрифікація	196
12.5. Симбіотична фіксація азоту	197
13. ТРАНСФОРМАЦІЯ СПОЛУК СІРКИ, ФОСФОРУ І ЗАЛІЗА В ҐРУНТІ	199
13.1. Біологічний цикл сполук сірки	199
13.2. Перетворення сполук фосфору	200
13.3. Перетворення сполук заліза	200
14. ВЗАЄМОВПЛИВ МІКРООРГАНІЗМІВ І РОСЛИН	202
14.1. Мікроорганізми зони кореня та їх вплив на рослину	202
14.2. Симбіоз мікроорганізмів з рослинами	203
14.3. Епіфітні мікроорганізми і зберігання врожаю	203
14.4. Розвиток на рослинах токсичних грибів	204
15. МІКРОБНІ БІОПРЕПАРАТИ ТА ЇХ ВИКОРИСТАННЯ В СІЛЬСЬКОМУ ГОСПОДАРСТВІ	207
15.1. Біопрепарат ризоторфін на основі бульбочкових бактерій	207
15.2. Біопрепарат азотобактерин на основі <i>Azotobacter chroococcum</i>	208
15.3. Біопрепарати на основі асоціативних азотфіксувальних бактерій	208
15.4. Інші мікробні ґрунтоудобрявальні біопрепарати	212
15.5. Мікоризація рослин	213
16. ВИКОРИСТАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ І МІКРОБНИХ БІОПРЕПАРАТІВ ДЛЯ БОРОТЬБИ З ХВОРОБАМИ ТА ШКІДНИКАМИ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ РОСЛИН	214
16.1. Мікроби-антагоністи та їх використання для захисту рослин	214
16.2. Використання антибіотиків для захисту рослин	214
16.3. Використання мікробних біопрепаратів для боротьби зі шкідниками сільськогосподарських культур	215
16.4. Стимуляція росту рослин біологічно активними речовинами	218
Глосарій	219
Список використаних джерел	226

Навчальне видання
І.В. Федорук, С.Д. Петренко

**ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН
З ОСНОВАМИ МІКРОБІОЛОГІЇ**
Навчальний посібник

Українською мовою

Редактор С. Світельська
Комп'ютерна верстка Л. Шишкіна
Дизайнер І. Лук'янець

Умов друк. арк. 11

Науково-методичний центр ВФПО
вул. Смілянська, 11, м. Київ
тел. 242-35-68

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру
суб'єкта видавничої справи ДК № 1310