

**Міністерство освіти і науки України Український державний
лісотехнічний університет**

Григорій КРИНИЦЬКИЙ, Роман ГУТ, Володимир ЗАЇКА

ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН

Конспект лекцій

Львів

Редакційно-видавничий відділ УкрДЛТУ 2004

ЗМІСТ

Вступ	4
1. Фізіологія рослин, її предмет і завдання	6
2. Загальна організація і фізіологія рослинної клітини	8
3. Водний режим рослин	18
4. Фотосинтез	29
5. Дихання	43
6. Мінеральне живлення рослин	51
7. Перетворення і пересування органічних речовин у рослинах	58
8. Ріст і рухи рослин	62
9. Розвиток рослин	67
10. Стійкість рослин до несприятливої дії зовнішнього середовища	71
Список рекомендованої літератури	73

1. Фізіологія рослин, її предмет і задачі

Людина завжди намагалась пізнати таємницю життя. Дві обставини весь час рухають людину по цьому нелегкому шляху: цікавість і необхідність. Саме вони призвели до виникнення науки і однієї з її галузей - фізіології рослин.

Фізіологія рослин - наука про життєдіяльність рослинного організму. Предметом її вивчення є життєві процеси, що проходять в рослині, її органах, тканинах, клітинах і клітинних компонентах, а також причини, які їх викликають.

Основні задачі фізіології рослин можна сформулювати таким чином:

- * вивчення окремих процесів і закономірностей життя рослинного організму і їх значення для росту і розвитку рослини;
- * виявлення взаємозв'язків, які існують між окремими життєвими процесами і явищами;
- * дослідження впливу факторів зовнішнього середовища на життєдіяльність рослини;
- * пояснення досліджуваних життєвих явищ, їх фізичної і хімічної суті;
- * розробка шляхів управління життєвими процесами в рослинах в бажаному для людини напрямку.

Вивчаючи окремі розділи курсу, необхідно завжди пам'ятати, що рослинний організм є складною саморегулюючою системою, в якому всі процеси і функції є взаємозв'язаними і взаємообумовленими.

Для вивчення фізіологічних процесів і явищ використовують метод спостереження, історичний і експериментальний методи. В рамках останнього розрізняють вегетаційний і польовий методи, метод водних і піщаних культур, мічених атомів, електронної, ультрафіолетової і люмінесцентної мікроскопії, хроматографічного аналізу, спектрофотометрії та ін.

Зараз в розвитку фізіології рослин розрізняють шість напрямків: біохімічний, біофізичний, онтогенетичний, еволюційний, екологічний і синтетичний. Перші з них були виділені ще в 1901 році К.А.Тімірязєвим при

аналізі основних досягнень фізіології рослин в ХІХ столітті. На початку ХХ століття під впливом ідей Ч.Дарвіна і виступів А.А.Тімірязєва розвивався (філогенетичний) напрямок. Роботи Е.Вармінга і М.А.Максимова послужили основою інтенсивного розвитку екологічного напрямку (перша половина ХХ ст.), а А.Л.Курсанова синтетичного (друга половина ХХ ст.).

Фізіологія рослин тісно зв'язана з рядом суміжних наук (рис.1.1). Необхідно вивчити ці зв'язки і підтвердити їх конкретними прикладами.



Рис. 1.1. Схема зв'язків фізіології деревних рослин з суміжними науками

2. Загальна організація і фізіологія рослинної клітини

“Життя, за визначенням Ф.Енгельса, це спосіб існування білкових тіл, суттєвим моментом якого є постійний обмін речовин з навколишнім середовищем...”. За сучасними уявленнями матеріальними носіями життя, крім білків, виступають і нуклеїнові кислоти.

Найбільш характерними властивостями живої матерії є обмін речовин, самовідновлення і спадковість. Обмін речовин включає, тісно взаємопов'язані процеси асиміляції (синтезу) і дисиміляції (розпаду) і забезпечує постійну взаємодію організму з умовами середовища. Він виступає як найголовніша функція живої матерії, що лежить в основі життєдіяльності, перетворення речовини і енергії. Самовідновлення всіх складових елементів клітин і тканин тісно пов'язане з обміном речовин і проходить безперервно. Воно зумовлює необхідний рівень проходження життєвих явищ і здатність організму пристосовуватись до мінливих зовнішніх умов і внутрішнього фізіологічного стану. Спадковість забезпечує збереження видової специфічності живої природи. Поряд з цим необхідно звернути увагу на ще ряд рис, які характерні тільки для живих організмів і відрізняють їх від неживої природи, а саме ріст і розвиток, подразливість, рухи, адаптація до зміни умов оточуючого середовища.

Всі найважливіші життєві процеси в вищих рослин протікають в клітинах.

В зв'язку з цим необхідно ознайомитись з будовою, хімічним складом і функціями основних органел та структур рослинної клітини. За сучасними уявленнями рослинна клітина складається з трьох частин (рис.):

- полісахаридної клітинної оболонки;
- вакуолі;
- протопласта, який включає ядро і цитоплазму.

Цитоплазма рослинної клітини розділена на рідку гомогенну фазу (гіалоплазму) в якій розміщені органели (рис.). Гіалоплазма об'єднує рослинну клітину в єдину систему і забезпечує протікання фізіолого-біохімічних процесів.

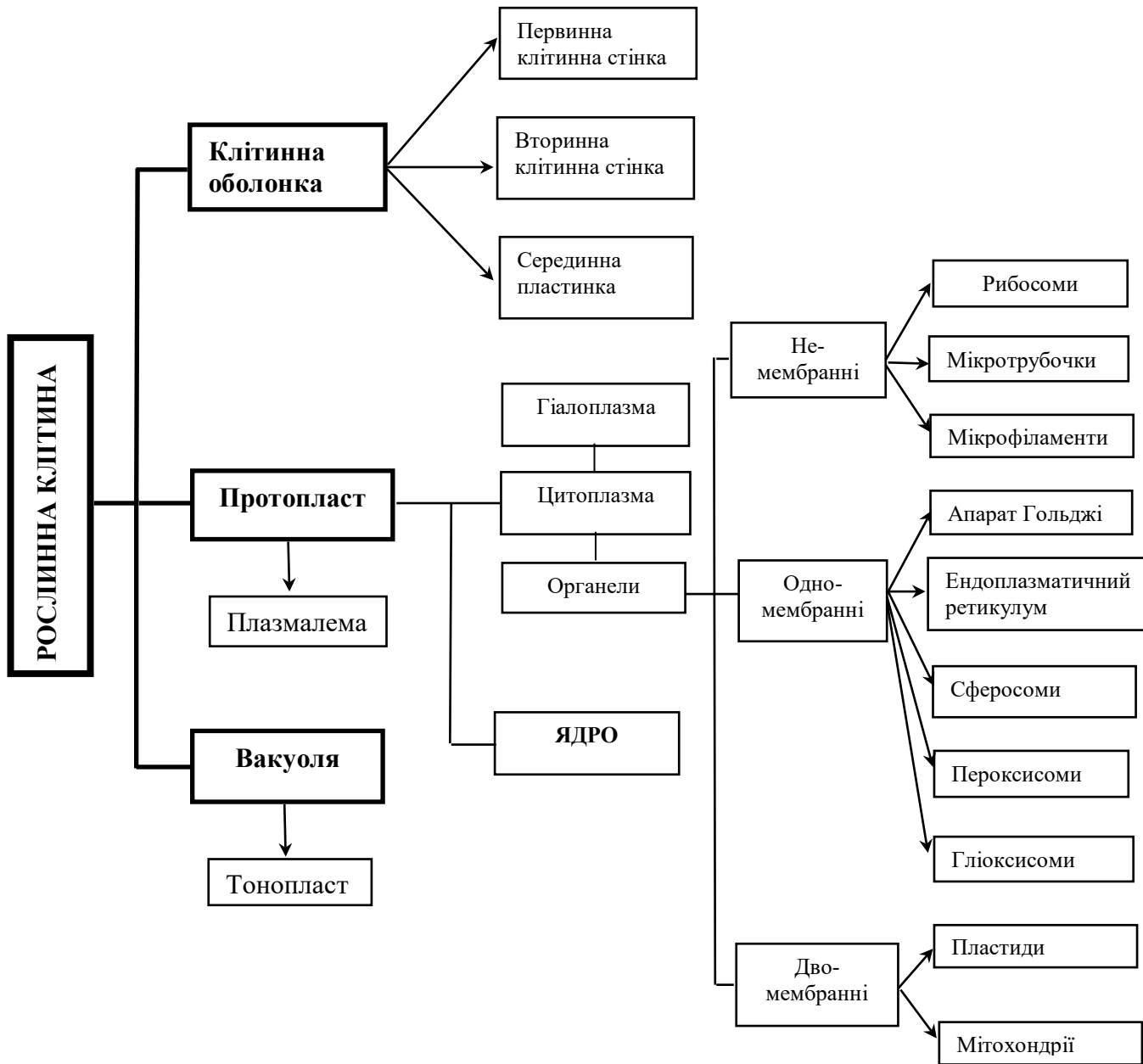


Рис. 2.1. Структура рослинної клітини

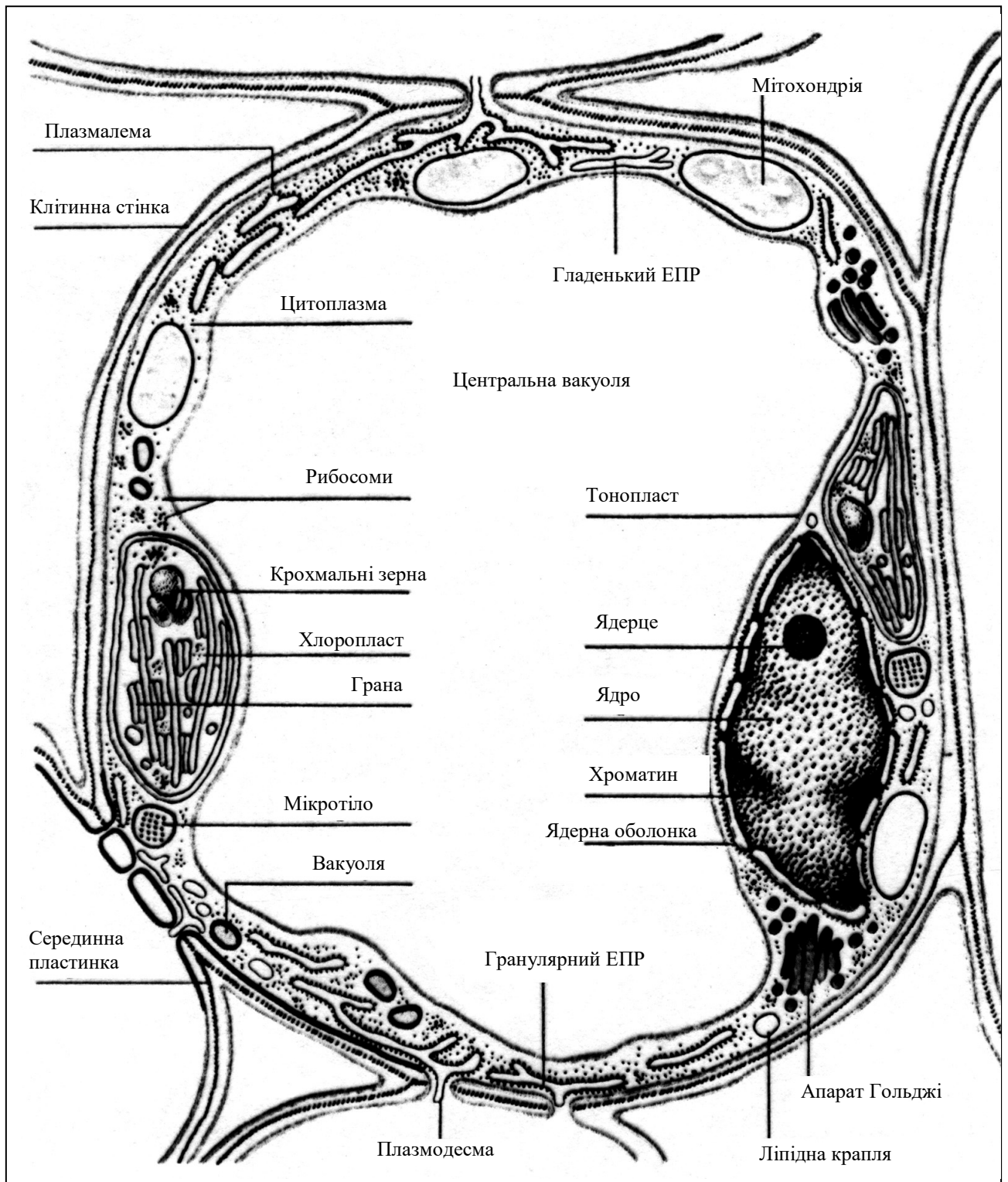


Рис. 2.2. Будова рослинної клітини

В живому стані протоплазма вміщає в собі дуже багато води - в середньому 75-80%. І це не випадково. Саме вода є тим середовищем, в якому протікають всі життєві процеси. З другого боку вода, як хімічна сполука, сама приймає безпосередню участь в багатьох реакціях обміну речовин. Велике

біологічне значення має полярність молекул води, на якій базується явище гідратації різноманітних іонів, молекул, колоїдних частинок протоплазми.

Суша речовина протоплазми складається в основному з білків і ліпоїдів. Інші хімічні сполуки (вуглеводи, нуклеїнові кислоти, мінеральні елементи, вітаміни, гормони, пігменти і т.д.) присутні в значно меншій кількості.

Структурною основою протоплазми виступають білки, молекули яких представляють собою довгі поліпептидні ланцюги з багаточисельними бічними радикалами. З'єднуючись між собою, а також ліпоїдами, вуглеводами, нуклеїновими кислотами і іншими речовинами білкові молекули утворюють міцели, які відрізняються дуже високою гідрофільністю.

Молекули білка складаються із амінокислот, сполучених пептидними зв'язками (-CO-NH-). Кожен тип білка характеризується чітко визначеним складом і послідовністю сполучення амінокислот і поліпептидному ланцюгу, які закріплені генетично і закодовані за допомогою пуринових і піримідинових основ в молекулах дезоксирибонуклеїнової кислоти (ДНК). Синтез білка здійснюється в рибосомах в декілька етапів (рис 1.1). На першому з них проходить роздвоєння ділянок ДНК в ядрі клітини (реплікація) і на них за принципом комплементарності утворюється матрична рибонуклеїнова кислота (м-РНК), тобто відбувається зчитування спадкової інформації (транскрипція). Три нуклеотиди на м-РНК (кодон) відповідають одній амінокислоті. Далі м-РНК переходить з ядра в цитоплазму і прикріплюється до рибосоми. В цитоплазмі за допомогою ферментів і енергії молекул аденозинтрифосфата (АТФ) здійснюється активація і прикріплення амінокислот до транспортних РНК (т-РНК). Кожна амінокислота має свій переносник (свою т-РНК). Транспортні РНК переносять амінокислоти до місця зборки молекул білка (рибосоми), де з участю ферментів, АТФ і рибосомної РНК (р-РНК) відбувається формування поліпептидних ланцюгів у повній відповідності із спадковою інформацією, яку доставила м-РНК (трансляція).

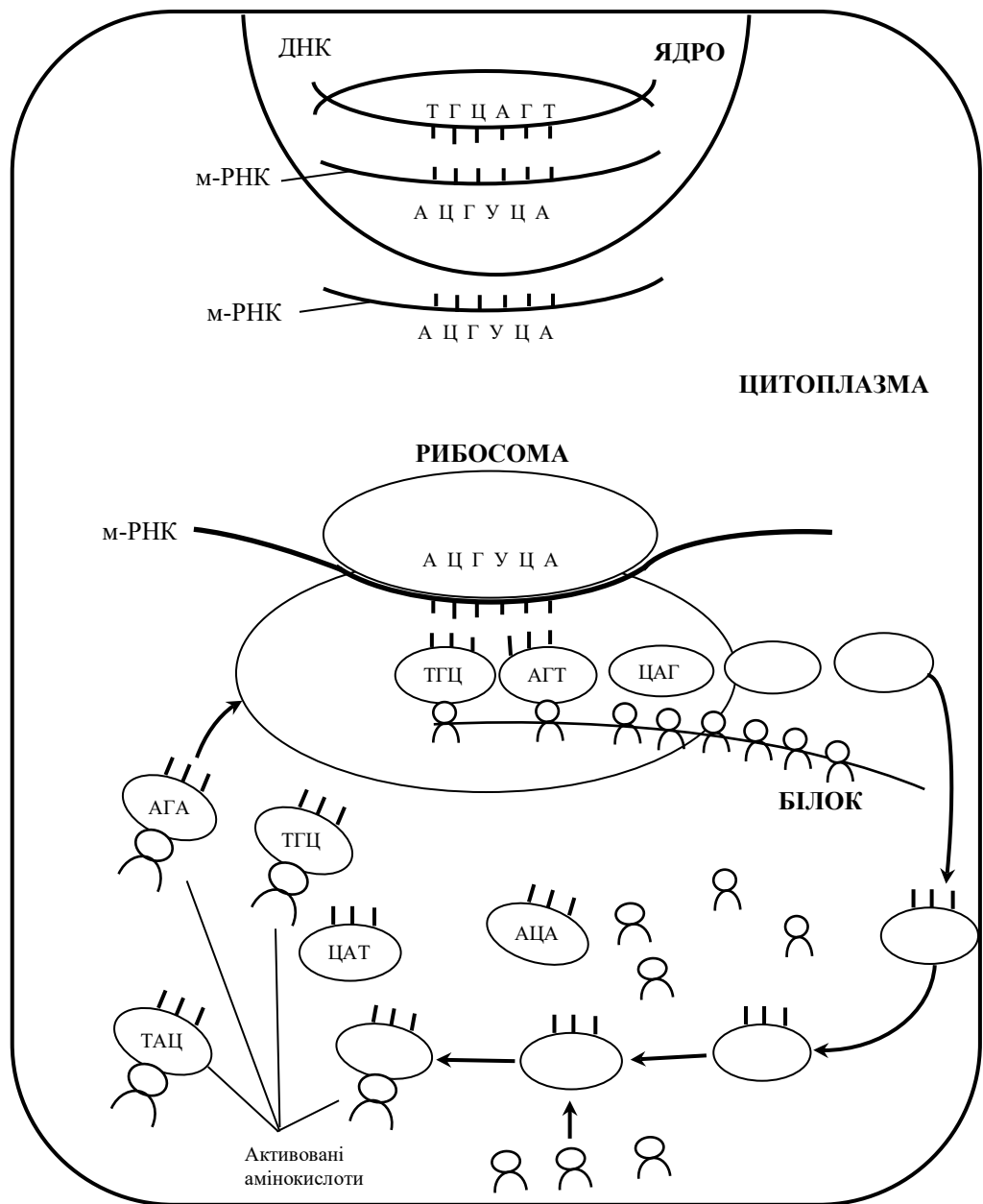


Рис. 2.3. Схема біосинтезу білка

Функціональні властивості білків визначаються не тільки комбінацією амінокислот у поліпептидному ланцюзі, а і просторовою орієнтацією білкових молекул. У зв'язку з цим виділяють чотири рівні їх структурної організації: первинну, вторинну, третинну і четвертинну (табл. 2.1).

Таблиця 2.1 Рівні структурної організації білків

Структура білка	Характеристика
Первинна	молекула білка являє собою ланцюг з певною кількістю та відповідною комбінацією амінокислот, зв'язаних між собою ковалентними пептидними (-CO-NH-) зв'язками
Вторинна	молекула білка приймає спіралевидну форму, яка стабілізована водневими зв'язками, що виникають між групами CO- і NH ₂ -
Третинна	молекула білка скручується, утворюючи компакту глобулу. Вона підтримується водневими, іонними і дисульфідними зв'язками.
Четвертинна	являє собою складне утворення, що включає декілька поліпептидних ланцюгів і утримується гідрофобною взаємодією, іонними, водневими і дисульфідними зв'язками.

До цього часу не вироблено єдиного підходу до класифікації білків. В основу існуючих класифікаційних схем покладено їх хімічний склад, структурні і функціональні особливості. За цими ознаками вироблено три класифікаційні схеми: за складом, за структурою, за функціями (табл. 2.2).

Таблиця 2.2 Класифікація білків

За складом			За структурою	За функціями
Прості	Складні			
	назва	простетична група		
Альбуміни	Глікопротеїди	Вуглеводи	Фібрилярні	Структурні
Глобуліни	Ліпопротеїди	Ліпіди	Глобулярні	Ферменти
Гістони	Нуклеопроїди	Нуклеїнові кислоти	Проміжні	Транспортні
Протаміни	Фосфопроїди	Фосфорна кислота		Захисні
Глютеліни	Хромопроїди	Пігменти		Скорочувальні
Проламіли	Флавопроїди	ФАД		Запасні
	Металопротеїди	метали		Токсини

Прості білки або протеїни складаються тільки з амінокислот. Протеїди крім білка включають речовини небілкової природи, які називають

простетичною групою. В якості таких речовин виступають вуглеводи, ліпіди, нуклеїнові кислоти, фосфорна кислота, пігменти, ФАД, матали (див. табл. 2.2).

В рослинній клітині одночасно проходить сотні хімічних реакцій, які переважно здійснюються за участю спеціалізованих білкових молекул ферментів (ензимів). Ферменти –це біологічні каталізатори хімічних реакцій. Вони функціонують в умовах живої клітини при помірних температурах. Завдяки ферментам реакції в клітині проходять ступінчасто з формуванням фондів проміжних продуктів, упорядковуються метаболічні ланцюги, які включають до 20 і більше послідовних реакцій. Синтез самих ензимів перебуває під генетичним контролем. Це в цілому забезпечує злагодженість роботи біологічних систем відповідно до впливу зовнішніх факторів та потреб організму в метаболітах.

За хімічною природою ферменти поділяються на два класи – одно- і двокомпонентні. Однокомпонентні ферменти складаються тільки з білка. Двокомпонентні (галоферменти) крім білкової частини, яка носить назву апофермент включають небілковий компонент – кофактор (кофермент, простетична група). Кофактори підвищують активність ферментів. Ними можуть виступати метали (марганець, залізо, кобальт, мідь та ін) і органічні речовини (ФАД, ФМН, НАД, НАДФ, кофермент А, АТФ, вітаміни В₁, В₂, В₆ і їх похідні та ін.).

В 1961 році введена класифікація ферментів за функціональним принципом, де кожному ферменту присвоєно шифр, який складається із чотирьох цифр. Перша цифра відповідає класу, до якого належить фермент, друга – підкласу, третя – підпідкласу, а четверта номеру ферменту в підпідкласі. Всі виявлені ферменти віднесено до шести класів (табл. 2.3).

Таблиця 2.3 Класифікація ферментів

Клас	
1. Оксидоредуктази	Окислення і відновлення речовин шляхом перенесення електронів або протонів водню від одного субстрату до іншого.

2. Трансферази	Здійснюють перенесення груп атомів (метильні, карбоксильні, аміногрупи, сульфогрупи, формільні, фосфорні).
3. Гідролази	Забезпечують гідролітичне (за участю води) розщеплення речовин.
4. Ліази	Здійснюють негідролітичне від'єднання груп CO ₂ , H ₂ O, NH ₃ і ін. та приєднання по подвійних зв'язках.
5. Ізомерази	Здійснюють перетворення речовин в ізомери шляхом переміщення груп і подвійних зв'язків у межах молекули.
6. Лігази (синтетази)	Здійснюють реакції синтезу речовин з використанням енергії АТФ та інших макроергічних сполук.

Роль ферментів для рослинного організму визначається їх функціональними властивостями:

1. Висока каталітична здатність – прискорюють швидкість хімічних реакцій у 10^6 - 10^{12} разів. Активність молекули ферменту може становити від декількох тисяч до десятків мільйонів молекул субстрату за хвилину.
2. Лабільність дії – висока залежність активності ферментів від впливу факторів середовища.
3. Специфічність дії зумовлена високою субстратною спорідненістю молекул ферменту та здатністю діяти на певні зв'язки.
4. Зворотність дії характерна окремим ферментам, які здатні здійснювати протилежні за напрямком реакції (синтез—розщеплення).

Речовини протоплазми знаходяться, як правило, в колоїдному стані. Стійкість колоїдних частинок зумовлюється величиною їх електричного заряду і гідратацією. При частковій втраті заряду або слабо зв'язаній воді колоїдні частинки утворюють краплі коацервату.

Білки і нуклеїнові кислоти виконують роль носіїв життєвих процесів, тільки маючи певну структуру і знаходячись в органічному зв'язку зі всією сукупністю речовин протоплазми. Вийняті з клітини і поміщені в природні

умови білки і нуклеїнові кислоти, так як і будь-який структурний елемент протоплазми, нежиттєздатні.

Для протоплазми характерна просторово-часова організація обміну речовин, яка забезпечується компартментністю (розчленованістю з допомогою мембран на окремі ланки - компартменти) всіх протоплазматичних структур. Завдяки компартментації стає можливим одночасне протікання багаточисельних реакцій метаболізму в клітині, направлений перенос речовин із зовнішнього середовища в протоплазму і безпосередньо в самій протоплазмі, проходження послідовних і паралельних біохімічних синтезів і розпадів, збудження всієї клітини і її ділянок, здійснення процесів регуляції і чітка робота найтонших біоенергетичних організмів.

Протоплазма характеризується протилежними властивостями. Ряд властивостей (значний поверхневий натяг, текучість, округла форма ядра, пластид і інших протоплазматичних утворень) характеризують її як рідину, за іншими властивостями (здатність зберігати свою форму без твердої клітинної оболонки, еластичність, не змішуваність з водою, можливість паралельного проходження багаточисельних, часто взаємовиключаючих одне одного процесів, одночасність знаходження в ній швидко взаємодіючих речовин та ін. вона виступає як тверде тіло.

Мінливість протоплазми, її висока рухливість і реактивність забезпечують одну з самих характерних властивостей живої матерії - подразливість.

Протоплазма характеризується напівпроникністю. В зв'язку з цим, надходження води в клітину підчиняється законам осмосу. В залежності від умов водопостачання, клітину як осмотичну систему, можна описати одним із наступних рівнянь:

$$S = P - T \text{ (для клітини, поміщеної в чисту воду);}$$

$$S = P - (p + T) \text{ (для клітини, поміщеної в водний розчин);}$$

$$S = P + T \text{ (для клітини в стані в'янення),}$$

де S - сисна сила; P - осмотичний потенціал; T - тургорний тиск; p - осмотичний потенціал зовнішнього розчину.

Використовуючи вищевикладені рекомендації, вивчення даного розділу необхідно організувати таким чином, щоб прийти до розуміння клітини як складної колоїдно-коацерватної напівпроникної системи компартментного типу, яка складається з білків, ліпоїдів, нуклеїнових кислот, вуглеводів і ін. речовин і закономірно змінюється під впливом зовнішніх факторів.

3. Водний режим рослин

Вода – необхідна умова життя рослини, один з найбільш важливих його екологічних факторів. Її функції в рослинному організмі полягають в наступному:

- вода об'єднує всі органи рослини в єдине ціле, утворюючи суцільну водну фазу від корневих закінчень до асимілюючих тканин;
- вода є розчинником твердих і газоподібних речовин, середовищем для проходження метаболічних процесів;
- вода, як хімічна речовина приймає безпосередню участь в метаболічних процесах (гідроліз, синтез, фотосинтез, дихання та ін.);
- вода як компонент транспортної системи виступає переносником розчинених в ній речовин;
- вода, як добрий терморегулятор захищає рослину від різких коливань температури;
- вода – амортизатор при механічних впливах;
- вода забезпечує тургорний стан клітин і тим самим зберігає відповідну форму не здерев'янілих органів рослини;
- вода приймає участь в упорядкуванні клітинних структур.

Водний режим рослини складається з чотирьох категорій процесів:

- поглинання води;
- пересування води в рослинному організмі;
- втрати води;
- засвоєння води.

Для нормального росту і розвитку рослини всі ці процеси повинні бути збалансовані між собою. Під водним балансом в кінцевому етапі розуміють співвідношення між приходом і витратами води в рослині.

Поглинання води рослинним організмом здійснюється головним чином кореневою системою. Розвиток останньої залежить від виду рослини і умов зовнішнього середовища.

Деревні рослини за характером розвитку поділяються на три групи:

1) рослини з поверхневою кореневою системою яка представлена коренями горизонтальної орієнтації розміщених у верхніх горизонтах ґрунтового профілю (ялина, ясен, горобина, клен польовий);

2) рослини з глибокою якірною кореневою системою формують головний вертикальний корінь який глибоко проникає в ґрунт і від нього відходять корені горизонтальної орієнтації (дуб, модрина, липа, тополя, акація біла, горіх грецький, горіх чорний);

3) рослини з кореневою системою перехідного типу головний корінь у яких виражений слабо (бук, береза, явір, клен гостролистий, сосна, вільха).

У відповідності з фізіологічними функціями в кореневій системі дерева виділяють три типи коренів: провідні, ростові і всмоктувальні (поглинаючі). Провідні корені забезпечують транспорт вологи і поживних речовин від корневих закінчень до стовбура дерев, ростові -- формують габітус кореневої системи, всмоктувальні – поглинають воду і мінеральні речовини з ґрунту.

Механізм поглинання води коренями вивчений ще недостатньо. Імовірно всього цей процес зумовлюється силами осмосу. В зв'язку з цим на поглинання води коренями деревних рослин великий вплив має стан її в ґрунті. Концентрація ґрунтового розчину повинна бути такою, щоб його осмотичний потенціал був менший осмотичного потенціалу клітини. Крім того, вода в ґрунті повинна знаходитись в доступному для рослини стані. Відомо, що гігроскопічна вода, яка втримується ґрунтовими частинками за допомогою молекулярних сил, не засвоюється рослинами. Важко доступною для рослини є також плівкова вода. Гравітаційна і капілярна вода не зв'язана сорбційними силами ґрунтових частинок, легко поглинається клітинами корневих волосків і всмоктувальних коренів.

На поглинання води коренями значний вплив виказує також аерація і температура ґрунту.

Пересування води по рослині здійснюється як по живих, так і по мертвих тканинах. Спочатку вода проходить шлях від корневих волосків до судин або трахеїд кореня через живі клітини кореня (кореневу паренхіму, ендодерму,

перицикл і паренхіму осьового циліндра). Потім вона пересувається по мертвих клітинах ксилеми і на кінець шлях води знову пролягає через живі клітини мезофілу листка до міжклітинників (рис.).

Факторами, які забезпечують пересування води по рослині є:

- кореневий тиск (нижній кінцевий двигун);
- присмоктувальна сила транспірації (верхній кінцевий двигун);
- сили зчеплення між молекулами води.

Про наявність кореневого тиску свідчать явища плачу і гутації. Величина його невелика. В деревних рослин вона складає 1–3 атм, але в окремі періоди вегетаційного розвитку може доходити до 10атм.

Механізм дії кореневого тиску найбільш задовільно пояснює теорія Д.А.Сабініна, згідно якої кореневий тиск забезпечується не тільки силами

осмосу, але і відмінностями в процесах обміну речовин, що проходять в різних частинах клітин.

Присмоктувальна сила транспірації, яка досягає 20-40 і більше атмосфер, створюється внаслідок неперервного випаровування води рослиною і має осмотичну природу. Найпростішим доказом наявності цієї сили є зберігання тургору листків протягом тривалого часу в зрізаних гілок, поміщених в воду.

Присмоктувальна сила транспірації виступає основним двигуном пересування води по рослині. За даними Р.К.Саляєва приблизно 80-92% води пересувається по рослинних клітинах власне за рахунок цієї сили. Але, в умовах, які різко знижують транспірацію (повітря насичене водяною парою, відсутність листків у рослин ранньою весною і т.п.) роль основного двигуна води по рослині може виконувати кореневий тиск, хоча в цілому він є другорядним.

Сили зчеплення між молекулами води забезпечують неперервність водних ниток в судинах і трахеїдах і поширення дії верхнього кінцевого двигуна на всю наявну в стовбурі дерева воду. Без сил зчеплення молекул води неможливе було б підняття вологи вгору по стовбуру дерева на десятки метрів.

Вивчаючи пересування води по рослинних тканинах, слід також звернути увагу на особливості водного руху по стовбурах хвойних і листяних дерев, які пов'язані з відмінностями в анатомічній будові трахеїд і судин.

Втрата води рослиною відбувається, головним чином, шляхом випаровування вологи з її поверхні. Цей процес називається транспірацією.

Розрізняють два види транспірації: *продихову* і *кутикулярну*. Продихова транспірація - це процес випаровування води через продихи, кутикулярна - випаровування води - з поверхні листка через кутикулу.

Продихова транспірація проходить у дві стадії:

а) випаровування води з поверхні оболонки клітин, які обмежують міжклітинник;

б) дифузія водяної пари з міжклітинників через продихову щілину в атмосферу.

Є два шляхи регулювання транспірації: продиховий і позапродиховий. Продихова регуляція забезпечується рухом (відкриттям-закриттям) продихів, позапродихова - підсиханням оболонок клітин, що встилають міжклітинник.

Основним фактором, який регулює рух продихів, є наявність в клітинах води. При достатній кількості води продихи, завдяки особливій будові оболонок продихових клітин, відкриваються, при недостатній - закриваються. Наявність води в продихових клітинах залежить від умов водозабезпечення рослини і світла. Вплив світла тут відбивається не прямо, а через проходження фотосинтетичних процесів і дію ферменту фосфорилази.

Для кількісної і якісної оцінки транспірації використовують наступні показники:

– *інтенсивність транспірації* – кількість води, яка випаровується одиницею листової поверхні за одиницю часу;

– *економність транспірації* (швидкість використання водного запасу) – кількість води, яку втрачає рослина за одиницю часу в процентах по відношенню до загальної кількості води в рослині;

– *транспіраційний коефіцієнт* – кількість води, яку випаровує рослина в процесі утворення одиниці сухої речовини;

– *продуктивність транспірації* – кількість сухої речовини, яка утворюється рослиною при випаровуванні 1 кг води;

– *відносна транспірація* – відношення інтенсивності транспірації до інтенсивності випарування з вільної водної поверхні;

– *евапотранспірація* – сума транспіраційних витрат плюс фізичне випарування з поверхні ґрунту і рослин (евапорація).

Інтенсивність транспірації в значній мірі залежить від умов зовнішнього середовища і виду рослини. Із зовнішніх факторів найбільше значення мають вологість повітря і швидкість вітру, температура, світло, умови водозабезпечення. Трав'яниста рослинність звичайно транспірує інтенсивніше, ніж деревна. Однак, в цілому ліс в порівнянні з полем випаровує з одиниці площі більше вологи (за наявними в літературі даними на 20-40%). Причиною

цього є більша поверхня випаровування лісу і те, що він протягом року функціонує більш триваліший період, ніж польова рослинність. Серед деревних рослин більш інтенсивною транспірацією відрізняються листяні породи і більш слабою - хвойні. Особливо висока інтенсивність транспірації в тополь і верб.

Запропоновані різні методи обліку інтенсивності транспірації рослин:

- метод зважування цілої рослини разом із субстратом на якому вона росте;
- метод прососування - вловлювання водяної пари, виділеної листками;
- метод швидкого зважування зрізаних гілок;
- хлор-кобальтовий метод і ін.

Інтенсивно розробляються також методи обліку транспіраційної витрати води цілими насадженнями. Серед цих методів все ширше використовується в практиці досліджень балансовий метод. Основою методу є рівняння, яке відображає комплекс процесів, що зумовлюють водний баланс:

$$T = V_0 + O_c + C_c - V_1 - I_r - O_t - C - I_n,$$

де T – транспірація насаджень; V_0 – запас вологи в ґрунті на початку періоду спостережень; O_c - опади під наметом лісу за період спостережень; C_c – стік зі стовбурів; V_1 – запас вологи в ґрунті в кінці періоду спостережень; I_r – випаровування з ґрунту; O_t – відтік ґрунтових вод; C – поверхневий стік; I_n – інфільтрація води глибше кореневого шару.

Засвоєння води. Із загальної кількості вологи рослини поглинають лише 1–5%. Решта вода тільки проходить по рослині і виділяється в зовнішнє середовище.

Засвоювана рослиною волога використовується на створення різноманітних речовин і забезпечення протікання біохімічних реакцій і ростових процесів, нормальної оводненості рослинних тканин. Причому деревні рослини використовують на засвоєння приблизно 1,5-2 рази менше води, ніж трав'янисті.

4. Фотосинтез

В основі перетворення енергії лежить кругообіг вуглецю. В атмосфері Землі його знаходиться близько 711 млрд т. Значно більша кількість

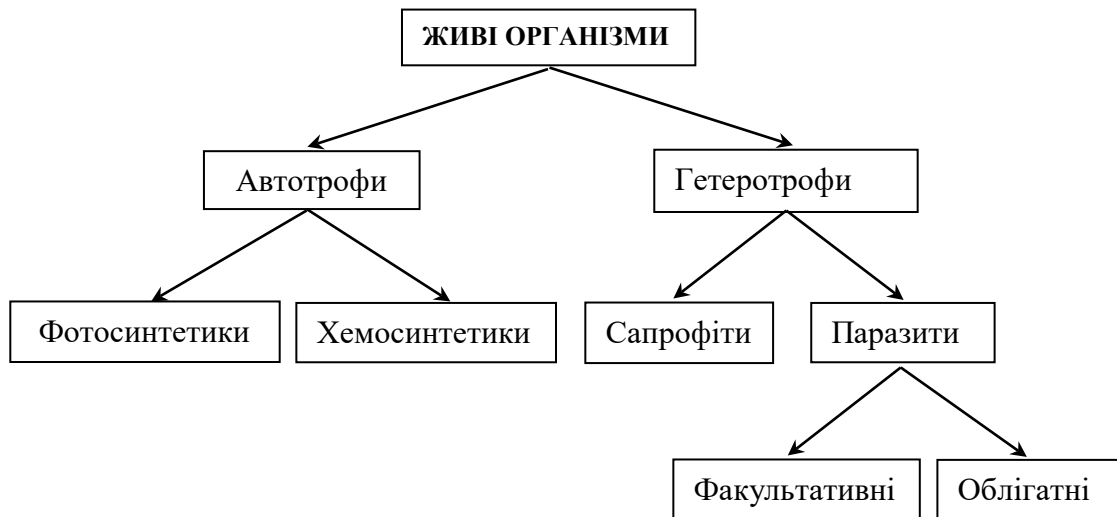


Рис. 4.1. Типи вуглецевого живлення організмів

Найбільш цікавим і унікальним процесом на нашій планеті є фотосинтез, який представляє собою засвоєння зеленими рослинами вуглецю із вуглекислого газу з використанням сонячної енергії. Власне цей процес лежить в основі життя. Завдяки йому на Земній кулі створюється колосальна кількість органічних речовин, в атмосфері підтримується баланс вуглекислого газу і кисню, сонячна енергія трансформується в енергію хімічних зв'язків і накопичується в продуктах реакцій.

Процес фотосинтезу властивий тільки рослинним організмам, які містять хлорофіл. Серед екосистем суходолу найбільш загальною фотосинтетичною продуктивністю характеризуються ліси, потім орні землі, степи, пустелі і найменшою - полярні області. Однак, слід відмітити, що інтенсивність фотосинтезу у деревних рослин приблизно в 2,0–2,5 рази нижча, ніж у трав'яних. Висока є загальна фотосинтетична продуктивність лісових насаджень пояснюється їх широким поширенням і наявністю в них великої листової поверхні.

Місцем проходження фотосинтетичних процесів в клітині є хлоропласт. Саме в цих структурних утвореннях протоплазми міститься найбільш цікава, за словами Ч.Дарвіна, органічна речовина - хлорофіл. В теперішній час розрізняють чотири види пігментів, які входять в групу хлорофілів, а саме хлорофіли *a*, *b*, *c*, *d*. У вищих рослин основним серед них є хлорофіл *a*. Хлорофіл *b* відіграє додаткову роль у поглинанні квантів сонячного світла. Його вміст у пластидах хлоропластів є втричі меншим, ніж хлорофілу *a*. Хлорофіли *c* і *d* у вищих рослин не зустрічаються. Вони широко представлені у бурих, червоних та діатомових водоростей. Окрім хлорофілів в хлоропластах також є велика група жовтих, оранжевих і червоних пігментів, які об'єднано під назвою каротиноїди. Загалом їх розділяють на дві групи:

- а) каротини – жовті пігменти;
- б) ксантофіли – оранжеві і червоні пігменти.

Найбільш поширеним представником серед каротиноїдів є β -каротин.

Пігменти хлоропластів приймають активну участь в процесах фотосинтезу. Хлорофіли поглинають головним чином промені синьої і червоної частин сонячного спектру, каротиноїди - синьо-зеленої (рис. 4.2). Поглинуту сонячну енергію каротиноїди передають хлорофілам. Окрім цього жовті пігменти виконують функцію захисту хлорофілів від фотоокиснення.

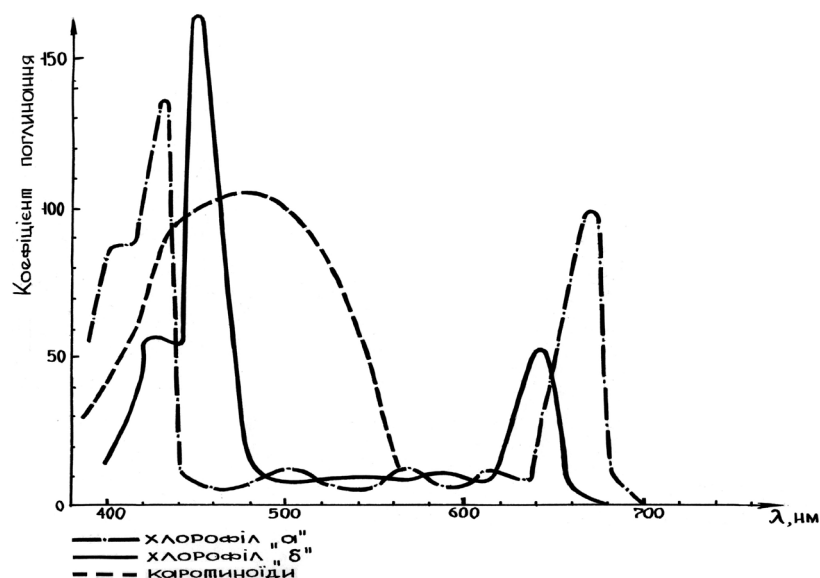


Рис. 4.2. Спектри поглинання світла пігментами хлоропластів

Синтез пігментів в хлоропластах залежить як від спадкової основи організму, так і зовнішніх умов його життя: світла, температури, мінерального живлення, водозабезпечення, наявності кисню та ін.

Хлорофіли синтезуються, як правило на світлі. Тільки деякі рослини (наприклад, проростки хвойних) можуть зеленіти в темноті. Однак, і в них процес утворення хлорофілу на світлі значно прискорюється. При відсутності світла спостерігається явище етіоляції, коли рослини мають білий або блідо-жовтий колір. Достатньо лише короткого наслідчування і в них запускаються механізми синтезу хлорофілів. Каротиноїди синтезуються рослинами як в темноті так і на світлі.

Велике значення для синтезу зелених пігментів мають окремі елементи мінерального живлення. Азот і магній входять безпосередньо до складу молекул хлорофілів. Залізо, як кофермент, приймає участь у синтезі хлорофілів. Дефіцит цих елементів викликає явище хлорозу при якому асимілюючі органи рослин мають жовто-зелене забарвлення.

Утворення хлорофілів відбувається в широкому температурному спектрі. Температурний оптимум становить близько 25 °С, а мінімум не нижче -2 °С.

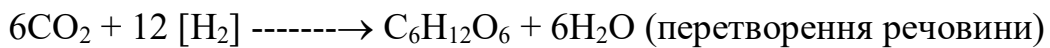
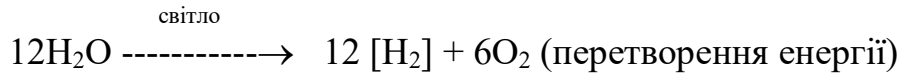
Хімічні шляхи утворення пігментів в рослинній клітині вдалось прослідкувати за допомогою методу мічених атомів. Дослідження показали, що в утворенні хлорофілу безпосередню участь приймають цукри і продукти їх перетворення: ацетати, янтарна кислота, амінокислота-глікокол. Прямим попередником зелених пігментів в рослині є протохлорофіллід, синтез якого може здійснюватись в коренях. Для перетворення протохлорофілліда в хлорофіл необхідна наявність спирту фітолу і світла. Цей процес може проходити двома шляхами:



Другий шлях біосинтезу хлорофілу зустрічається частіше і йде при участі ферментів хлорофілази і цитохромоксидази.

Хімізм утворення каротиноїдів вивчений поки що недостатньо. На думку ряду вчених в їх синтезі велике значення мають цукри.

Процес фотосинтезу включає реакції перетворення енергії і перетворення речовини, які описуються рівняннями:



При цьому перетворення енергії включає як світлові, так і незалежні від світла етапи, що проходять в тилакоїдах (рис 4.3). Перетворення речовини складається із світло незалежних етапів, що проходять в матриці (стромі) хлоропласта.

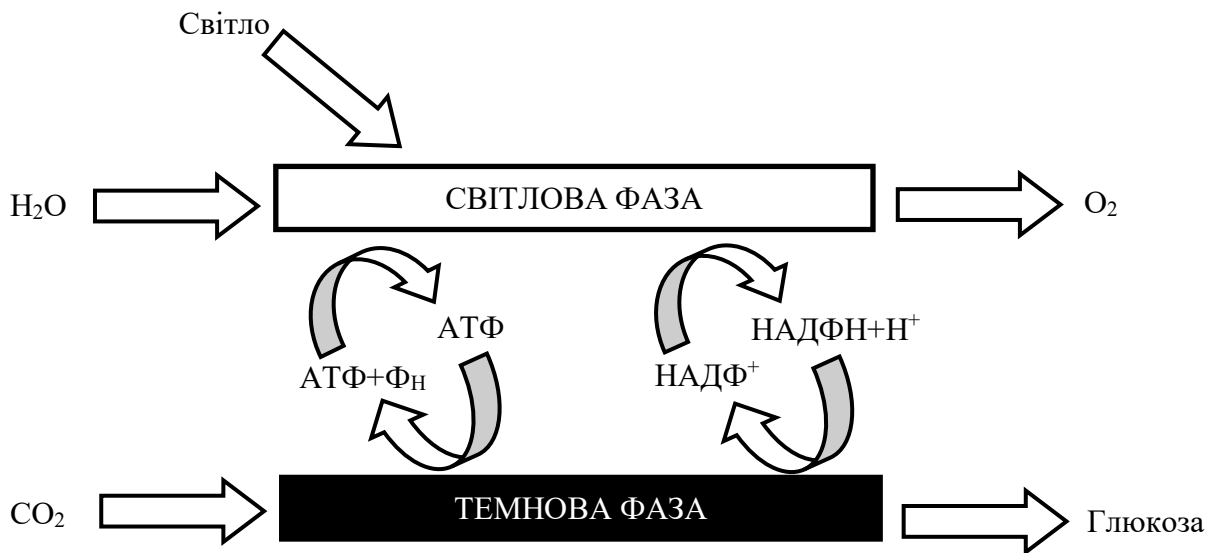
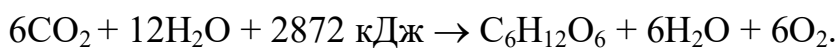


Рис. 4.3. Фази фотосинтезу

Сумарне рівняння фотосинтезу має вигляд:



Сучасні уявлення про фотосинтез базуються на квантовій теорії світла. Хлорофіл, поглинувши кванти світла, активно окислює деякі речовини. При цьому він сам відновлюється, а поглинута ним енергія квантів світла запасується в продуктах реакції.

Квантовий вихід фотосинтезу, тобто відношення кількості молекул CO_2 , які прореагували до числа поглинутих квантів завжди менша одиниці і складає приблизно 0,25. Відповідно на відновлення однієї молекули вуглекислого газу використовується 4 кванта світла. Однак фактично використовується в 2–4 рази більше енергії (біля 12 квантів), оскільки частина її використовується на теплове випромінювання і невласиві для фотосинтезу реакції.

Фотосинтезу проходить в декілька етапів, основними з яких є:

а) поглинання квантів світла пігментами хлоропластів і перехід молекул хлорофілу в збуджений стан;

б) перенесення частини поглинутої хлорофілом сонячної енергії на АДФ (аденозиндифосфат), який шляхом фотосинтетичного фосфорилування відновлюється в АТФ (аденозинтрифосфат);

в) фотоліз води (реакція Хілла), який проходить з використанням сонячної енергії, перенесення водню на НАДФ^+ (нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат) і відновлення його до НАДФН;

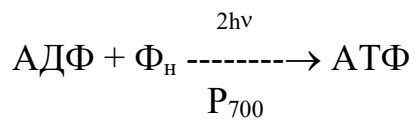
г) відновлення вуглекислого газу і утворення вуглеводів і інших продуктів синтезу за рахунок енергії, законсервованої в хімічних зв'язках АТФ і НАДФН.

У фотосинтетичних реакціях, викликаних світлом, беруть участь дві пігментні системи - фотосистема I і фотосистема II. Обидві системи складаються із структурованого пігментного агрегату, що включає білок, хлорофіли *a* і *b*, каротиноїди, ферменти. В кількісному відношенні фотосистема I містить в 6...10 і більше разів хлорофілу *a*, ніж хлорофілу *b*. В фотосистемі II відношення хлорофілів *a/b* становить 1,2...2,0. Реакційним центром в обох фотосистемах служить комплекс хлорофілу *a* з білком. В фотосистемі I цей комплекс має максимум поглинання 700 нм, в фотосистемі II – 680 нм, в зв'язку з чим їх відповідно називають “пігмент-700” або P_{700} і “пігмент-680” або P_{680} .

Кінцевими продуктами світлових реакцій (перетворення енергії) є багаті енергією АТФ і НАДФН. Утворюються вони в процесі циклічного і

нециклічного фотофосфорилування. В першому з них бере участь лише фотосистема I, в другому - обидві фотосистеми. Фотосистеми I і II функціонують синхронно і безперервно.

При циклічному фотофосфорилуванні молекули хлорофілу P_{700} поглинають кванти світла, переходять в збуджений стан і віддають електрони білку, який передає їх через переносники ферредоксину (рис. 4.4). Далі через ряд окислювально-відновних реакцій електрони повертаються до окислених молекул хлорофілу P_{700} . В період переносу електронів, запасена ними енергія використовується для синтезу АТФ із АДФ і неорганічного фосфату:



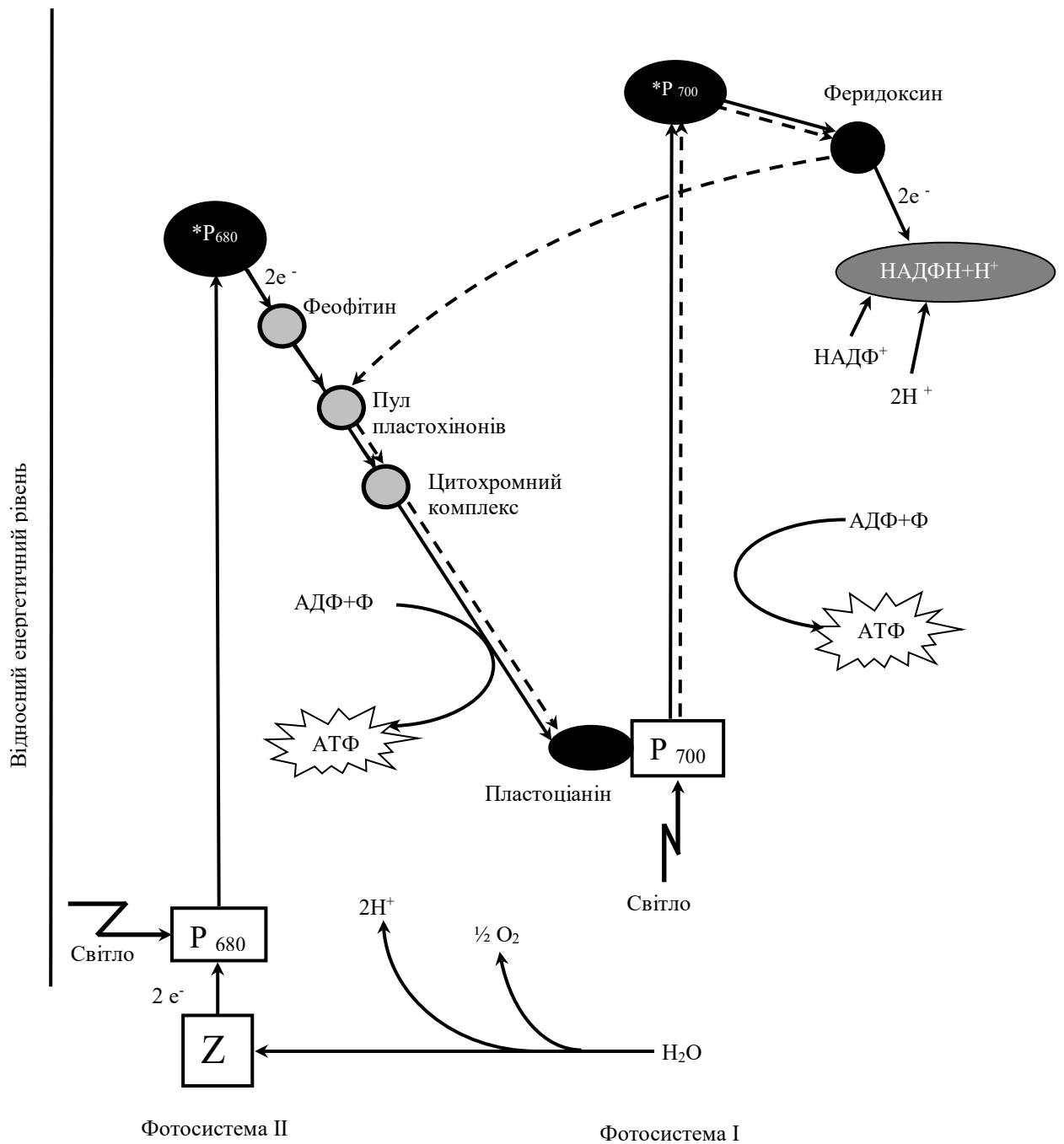


Рис. 4.4. Схема перенесення електронів в процесі циклічного і нециклічного фотофосфорювання (Z-схема)

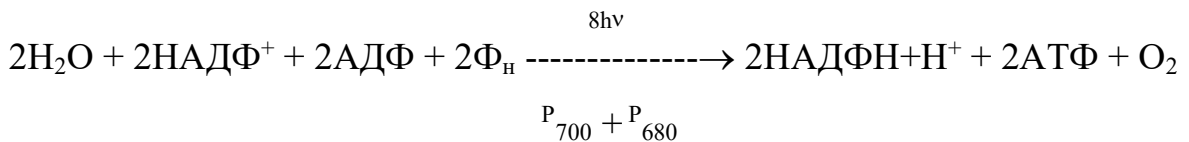
Кисень при циклічному фотофосфорюванні не утворюється. Виділення кисню – характерна риса нециклічного фотофосфорювання, яке починається з розкладання (фотолізу) води:





Вивільнені електрони через складний ланцюг проміжних переносників передаються на відновлення НАДФ⁺ (рис. 2.3). Для цього використовується енергія квантів світла, що поглинається як фотосистемою II, так і фотосистемою I. Після поглинання двох квантів світла реакційний центр фотосистеми II P₇₀₀ переходить у збуджений стан і віддає два електрони білку, який містить залізо та сірку і далі через ферредоксин і кофермент НАДФ-оксидоредуктази переносяться на НАДФ⁺.

Фотосистема II після поглинання енергії адекватної двом квантам ближніх червоних променів передає електрони від проміжного донора Z, пластохінону і цитохромам b₆ та f. Цитохром f зв'язаний з швидким донором електронів для P₇₀₀ білком пластоціаніном. Окислені молекули хлорофілу P₇₀₀ відновлюються електронами, що надходять із фотосистеми II. Хлорофіл P₆₈₀ відновлюється електронами, які вивільняються в процесі фотолізу води. В кінцевому результаті нециклічне фотофосфорилування може бути виражене рівнянням:



Утворення вуглеводів і інших продуктів синтезу (перетворення речовини), що проходить з використанням енергії АТФ і НАДФН+H⁺, починається з приєднання молекул CO₂ до акцептора рибулозо-1,5-дифосфат (РудФ) – рис. 2.4. Реакція каталізується ферментом рибулозодифосфаткарбоксілазою. Утворювана шестивуглецева сполука відразу розпадається на дві молекули 3-фосфогліцеринової кислоти (3-ФГК). Далі 3-ФГК за рахунок енергії АТФ і НАДФН+H⁺ відновлюється до 3-фосфогліцеринового альдегіду (3-ФГА), який потім трансформується до гексози. Остання служить як джерелом енергії, так і синтезу сахарози, полісахаридів і інших необхідних клітині органічних сполук. В процесі синтезу молекули глюкози C₃-рослини витрачають 18АТФ і 12 НАДФН+H⁺:

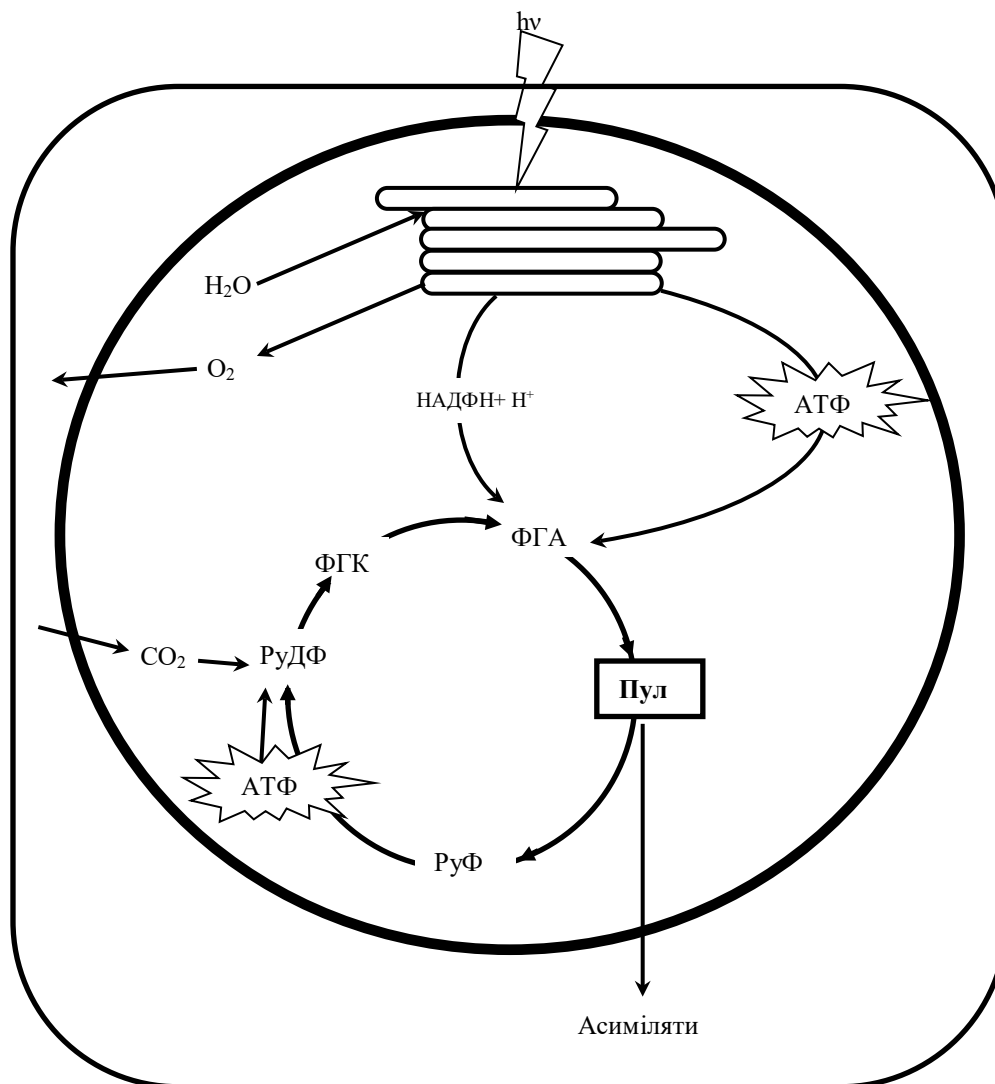
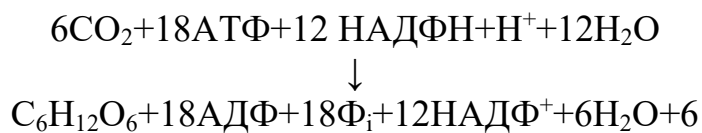


Рис. 4.5. Схема асиміляції CO_2 у C_3 – рослин (цикл Кальвіна)

Цей шлях асиміляції CO_2 носить назву C_3 –шляху або C_3 –рослини, оскільки 3–ФГК містить 3 атоми вуглецю. До цього шляху відноситься більшість рослин.

Поряд з цим є більше 900 видів рослин, які відрізняються особливо високою інтенсивністю фотосинтезу. Таке явище спостерігається, наприклад, у кукурудзи, цукрової тростини, сорго, багатьох особливо злісних будяків і найбільш характерним є для видів тропічних районів з сухим і жарким

кліматом. Це так званий C_4 -шлях асиміляції CO_2 . C_4 -рослини характеризуються особливою анатомічною структурною організацією листяного апарату та певною спеціалізацією його клітин (рис 4.6). Асиміляція CO_2 у них починається в клітинах мезофілу, а відновлення вуглецю до гексози проходить в клітинах обкладки провідного пучка. Останні виділяються більшими за розмірами хлоропластами, в яких часто відсутня гранальна структура.

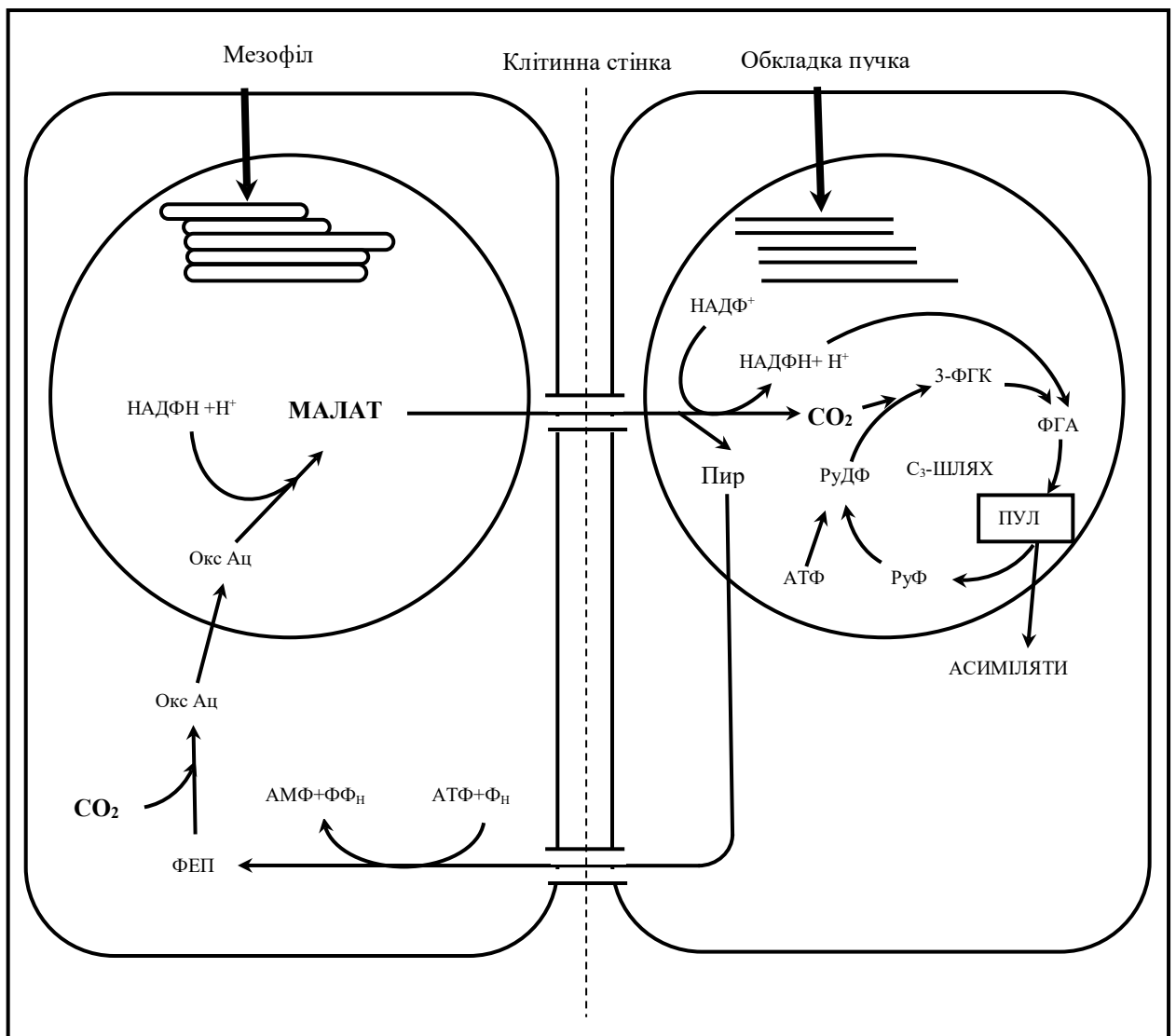


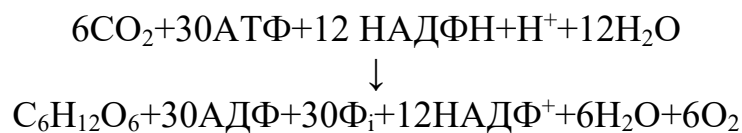
Рис. 4.6. Схема асиміляції CO_2 у C_4 -рослин (цикл Хетча-Слека)

Первинним акцептором CO_2 у C_4 -рослин виступає не рибулозо-1,5-дифосфат, а фосфоенолпіруват (ФЕП). Процес карбоксилювання проходить за участю ФЕП-карбоксилази (див. рис. 4.6). Первинним продуктом процесу

карбоксілювання є щавлевооцтова кислота (оксалоацетат), яка за рахунок енергії НАДФН+Н⁺ відновлюється до яблучної кислоти (малату), або до аспарагінової кислоти (аспартату). Це дикарбонові кислоти з чотирма атомами вуглецю, що визначає назву даного шляху фіксації вуглекислоти, як С₄-шляху.

Яблучна (аспарагінова) кислота транспортується в струму хлоропластів клітин обкладки провідного пучка, де за декарбоксілюється. В процесі окисного декарбоксілювання малату НАДФ⁺ відновлюється до НАДФН+Н⁺, а СО₂ взаємодіє з акцептором вуглекислоти рибулозо-1,5-дифосфатом. В подальшому перетворення проходять як і в С₃-рослин, тобто за схемою циклу Кальвіна. Піруват повертається в клітини мезофілу, де фосфорилується і знову взаємодіє з вуглекислотою.

Перевага в інтенсивності фотосинтезу С₄-рослин над С₃-рослинами, яка особливо проявляється в період жаркої і сухої погоди якраз і заключається в їх здатності акумулювати СО₂ у вигляді малату або аспартату. Ці дикарбонові кислоти, як донори вуглекислоти можуть нагромаджуватись в клітинах мезофілу у сприятливий період дня, тобто при відкритих продихах. При закритих продихах, коли доступ СО₂ в асимілюючі клітини обмежений вони забезпечують цикл Кальвіна вуглекислотою і вихід асимілятів при цьому не знижується. Водночас, С₄-рослини є більш енергетично витратні, ніж С₃. В процесі утворення одного моля асимілятів С₄-рослини витрачають 30 молей АТФ і 12 НАДФН, що є значно більше, ніж у С₃-рослин:



Існує ще і третій шлях асиміляції СО₂ (шлях САМ), характерний для сукулентів. Багато сукулентів поглинають вуглекислий газ вночі, коли в них відкриті продихи. Фотосинтетична переробка його відбувається вдень. Поглинутий із атмосфери СО₂, зв'язується, як і в С₄-рослин, фосфоенолпіруватом і переводиться в малат (рис. 4.7). Протягом ночі двоокис вуглецю фіксується в утворюваних чотирьохвуглецевих органічних кислотах

(яблучній і ін.) і накопичується в вакуолі. Вдень ці сполуки транспортуються назад із вакуолі в пластиди, де відбувається процес декарбоксилування з утворенням трьохвуглецевих сполук і CO_2 . Двоокис вуглецю, який вивільняється, асимілюється по циклу C_3 -рослин, а з трьохвуглецевих сполук регенерується фосфоенолпіруват, який знову може акцептувати CO_2 .

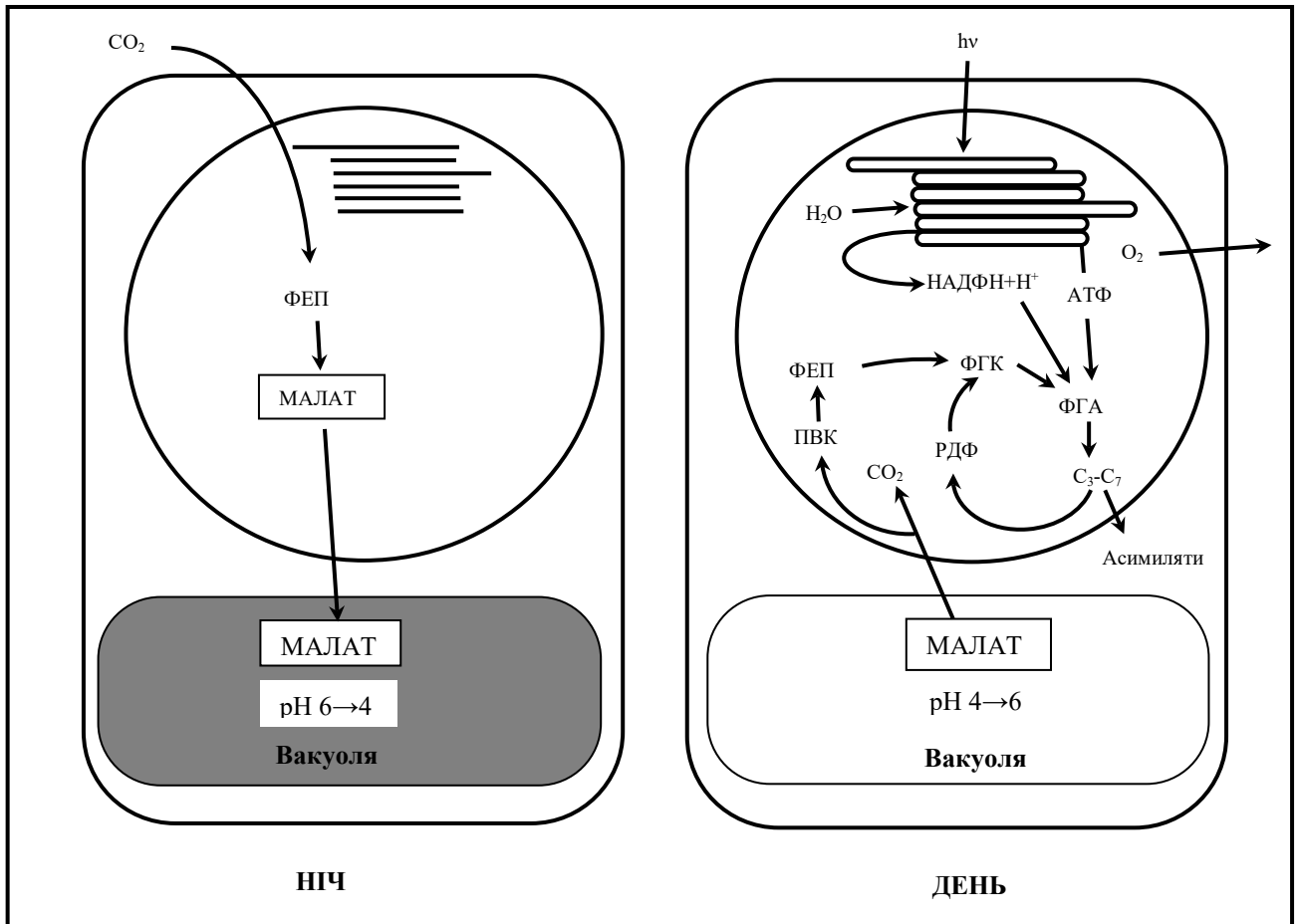


Рис. 4.7. Асиміляція CO_2 за типом товстянкових (САМ-метаболізм)

Інтенсивність фотосинтезу визначається співвідношенням комплексу зовнішніх і внутрішніх факторів, основними з яких є: сонячна радіація, концентрація вуглекислого газу в повітрі, температура, умови водозабезпечення і мінерального живлення, вміст хлорофілу в листковому апараті і відтік з нього асимілятів.

Арсенал прийомів впливу лісовода на фотосинтетичну активність деревних рослин різноманітний. Це і доглядові рубання, шляхом яких

регулюється освітленість крон, і внесення мінеральних добрив, що впливають на режим рослин, і осушення (зволоження) лісових земель, що сприяє створенню оптимальних умов ґрунту і т.д.

Приріст фітомаси насадження представляє собою результат двох процесів - фотосинтезу і дихання і може бути визначений за формулою Л.А.Іванова:

$$M + m = fpT - dp'T',$$

де M — приріст сухої ваги рослин за врахований період;

m — суха вага відпалих частин (листіків, гілок, плодів, кори і т.п.);

f — інтенсивність фотосинтезу;

p — робоча поверхня фотосинтезу;

T — робочий час фотосинтезу;

d — інтенсивність дихання;

p' — маса живих частин;

T' — час дихання;

Для визначення інтенсивності фотосинтезу розроблені різноманітні методи, які можна об'єднати в чотири групи, що базуються на обліку кількості:

- поглинутої вуглекислоти;
- накопиченої органічної речовини;
- зв'язаної енергії;
- виділеного кисню.

5. Дихання

Дихання – обов’язкова умова і найбільш характерна властивість життєдіяльності рослинного організму. Основні його функції полягають в забезпеченні всіх життєвих процесів енергією і проміжними продуктами розпаду органічних сполук (будівельними блоками).

В рослині мають місце два типи дихання: аеробне (власне дихання) і анаеробне (бродиння). Перше з них представляє собою вивільнення енергії внаслідок біохімічного окислення органічних речовин до вуглекислоти і води, друге - вивільнення енергії внаслідок безкисневого розпаду органічних речовин.

Домінуючим в рослині є аеробне дихання, яке сумарно описується рівнянням:



Бродіння відбувається в рослині при відсутності кисню або його недостатньому забезпеченні клітин. Для рослинного організму характерним є спиртове бродіння. Сумарне його рівняння має вигляд:



Як видно із вище наведених рівнянь, коефіцієнт корисної дії значно вищий анаеробного дихання.

Дихання і бродіння генетично взаємопов’язані між собою. Згідно теорії акад. С.П. Костичева початкова стадія дисиміляції (розпаду) органічних речовин є загальною як для дихання, так і для бродіння. Ця стадія називається гліколізом або гліколітичним циклом.

В подальшому напрям перетворення речовини залежить від умов забезпечення органів рослини киснем (рис. 5.1).

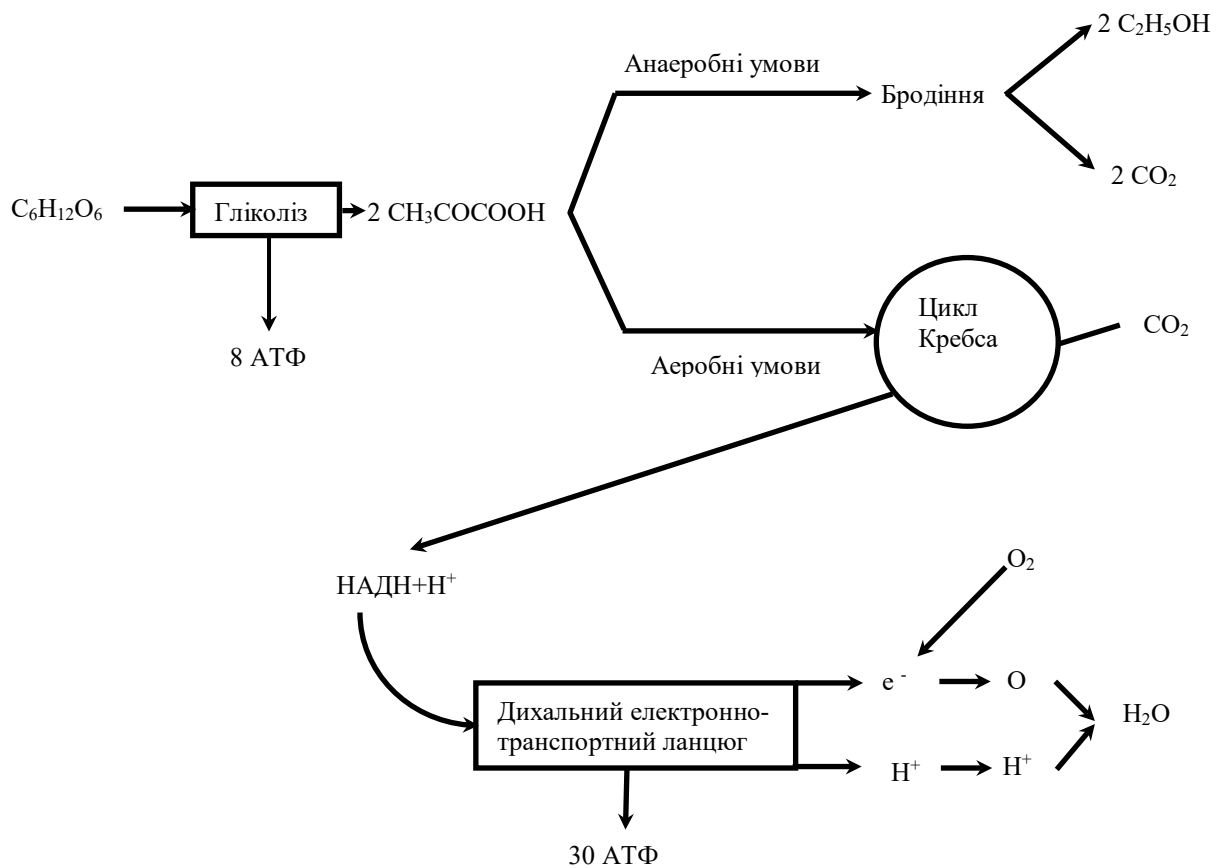
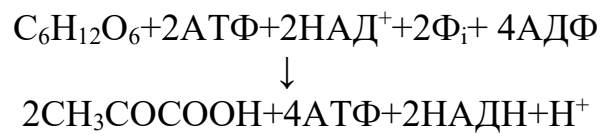


Рис. 5.1. Загальна схема перетворення гексози в процесі дихання

Гліколіз є багатоступінчастим процесом розпаду гексози до піровиноградної кислоти, який відбувається в цитоплазмі без участі кисню (рис 5.2). Для активації початкових реакцій гліколізу необхідна енергія в вигляді двох молекул АТФ. Одна з них використовується для перетворення глюкози в глюкозо–6–фосфат, друга – для утворення фруктозо–1,6–дифосфату. Наступні реакції гліколізу відбуваються вже без додаткової затрати енергії. Цикл перетворень проходить через фосфогліцеринувий альдегід, фосфогліцеринову, фосфоенолпіруватну і енопіруватну кислоти до пірувату. На кінцевих етапах гліколізу утворюються чотири молекули АТФ, дві з яких ідуть на покриття “авансу”, отриманого для запуску циклу, а дві складають безпосередній енергетичний вихід. Крім того частина вивільненої енергії при гліколізі використовується на відновлення двох молекул $NADH+H^+$. При окисленні кожна з цих молекул утворює по три молекули АТФ. Отже, сумарний

енергетичний вихід розщеплення глюкози складає вісім молекул АТФ. В цілому гліколіз може бути описаний таким сумарним рівнянням:



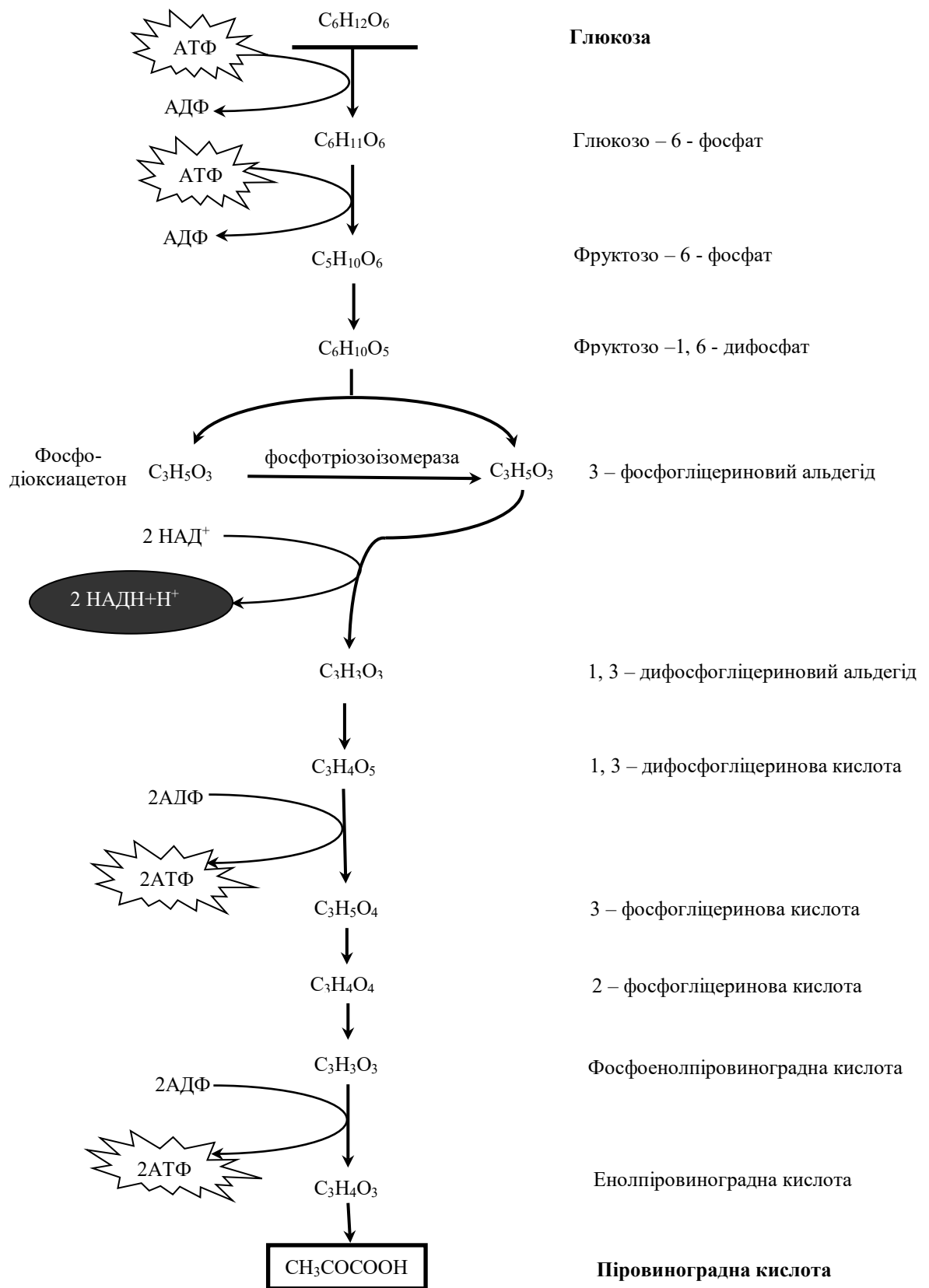
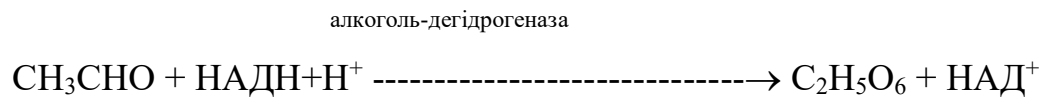
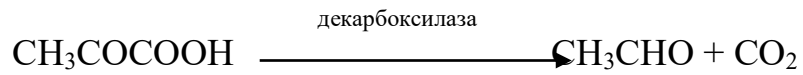


Рис. 5.2. Гліколітичне розщеплення глюкози

При відсутності кисню пірвіноградна кислота розпадається по типу бродіння:



В умовах з достатньою кількістю кисню перетворення CH_3COCOON відбувається по типу дихання – рис.5.3.

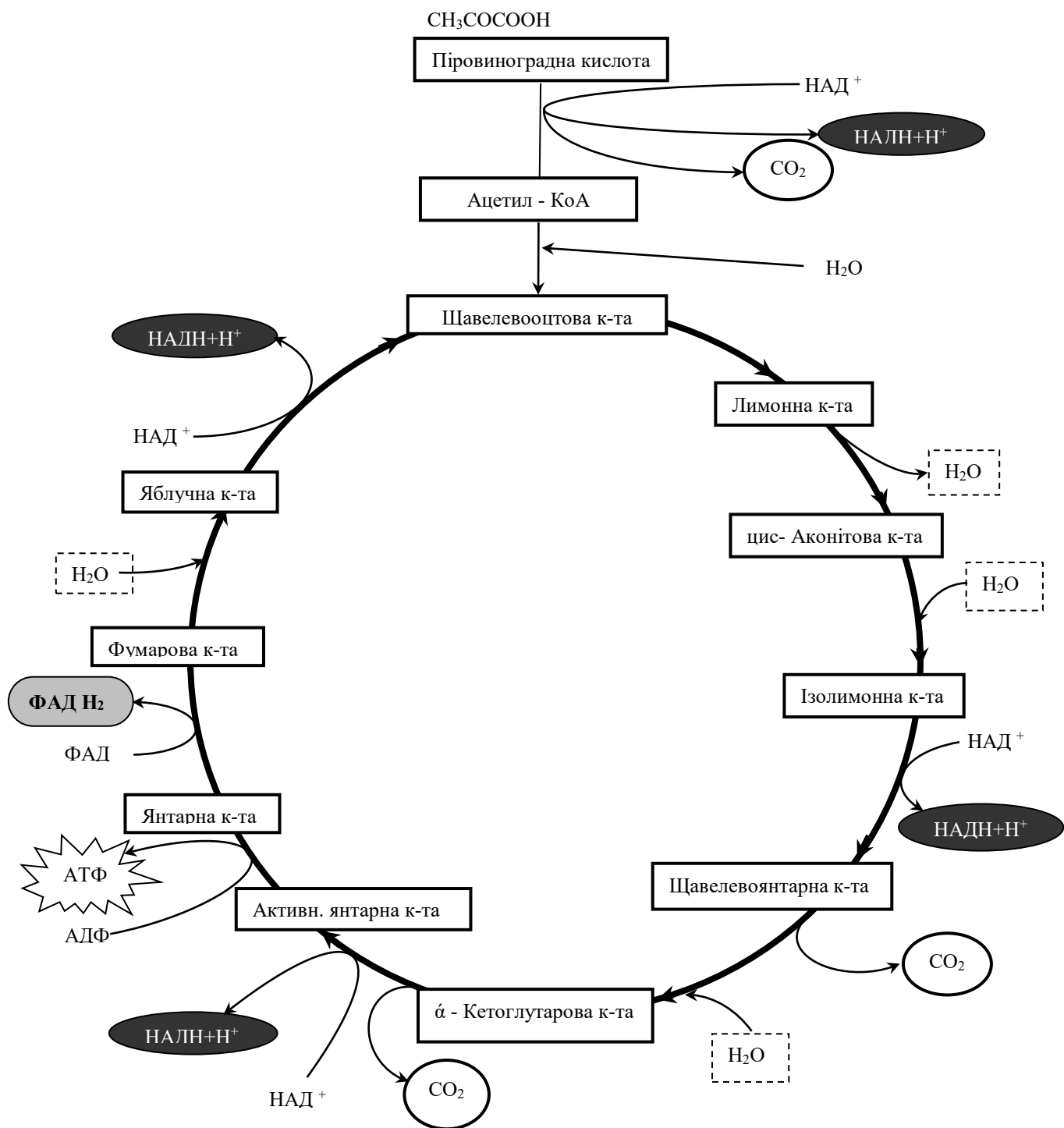


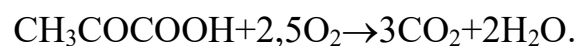
Рис. 5.3. Перетворення піровиноградної кислоти в циклі Кребса

Суть реакцій Кребса заключається в поступовому декарбоксілюванні і дегідуванні піровиноградної кислоти. На першому етапі відбувається окиснювальне декарбоксілювання пірувату, в результаті якого утворюється активний ацетатний ацетил-коензим А (ацетил-КоА) і виділяється одна

молекула CO_2 . На другому етапі ацетил-КоА конденсується з щавлевооцтовою кислотою і водою. Утворювана лимонна кислота багатоступінчасто окислюється шляхом приєднання води, наступного дегідрування і декарбоксілювання. По ходу її перетворення виділяються цис-аконітова, ізолимонна, щавелевоянтарна, α -кетоглютарова, янтарна, фумарова, яблучна кислоти. Остання окислюється до щавелевооцтової кислоти, яка регенерується в попередньому вигляді і вступає в черговий цикл реакцій. З кожним обертом циклу зникає одна молекула пірвіноградної кислоти і утворюється три молекули CO_2 і п'ять пар атомів водню (електронів).

На третьому етапі виділений кисень в вигляді $\text{H}^+ + \text{e}^-$ проходить по дихальному електрон-транспортному ланцюгу, який складається із ряду переносників з різною величиною окиснювально-відновного потенціалу. В кінці ланцюга протон водню сполучується з киснем, який є кінцевим акцептором електронів, і утворює воду.

Сумарне рівняння аеробного розпаду пірвіноградної кислоти має вигляд:



В циклі Кребса утворюються також високоенергетичні сполуки НАДН+ H^+ , НАДФН+ H^+ , ФАДН₂ і АТФ. Всього при окисленні однієї молекули пірвіноградної кислоти виділяється енергія рівна 15 молекулам АТФ. Оскільки при розпаді молекули глюкози утворюються дві молекули CH_3COCOON , то всього в аеробній фазі дихання синтезується 30 молекул АТФ. Сумарний енергетичний вихід розщеплення молекули глюкози в процесі дихання (гліколітичний цикл + цикл Кребса) складає 38 молекул АТФ або 1596 кДж. Запас енергії одного моля глюкози, як відомо, рівний 2872 кДж. Отже, ККД процесу дихання складає близько 55%. Решта енергії виділяється у вигляді тепла. У всіх вищих рослин крім гліколізу є ще один шлях розщеплення глюкози - пентозофосфатний. Цей шлях є основним джерелом утворення в клітині пентоз – п'ятивуглецевих фосфорильованих цукрів, які беруть участь в утворенні полімерів клітинної стінки, нуклеотидів і ін.

Дихання рослин не можна розглядати як процес протилежний фотосинтезу. Обидва ці процеси спрямовані на біосинтез найрізноманітніших органічних речовин. На їх утворення дихання постачає не тільки енергію, але і різноманітні будівельні блоки (проміжні продукти розпаду) – рис. 5.4. Необхідно уважно розглянути рис. 5.4 і в'яснити шляхи використання вуглецевих скелетів, які утворюються в процесі дихання.

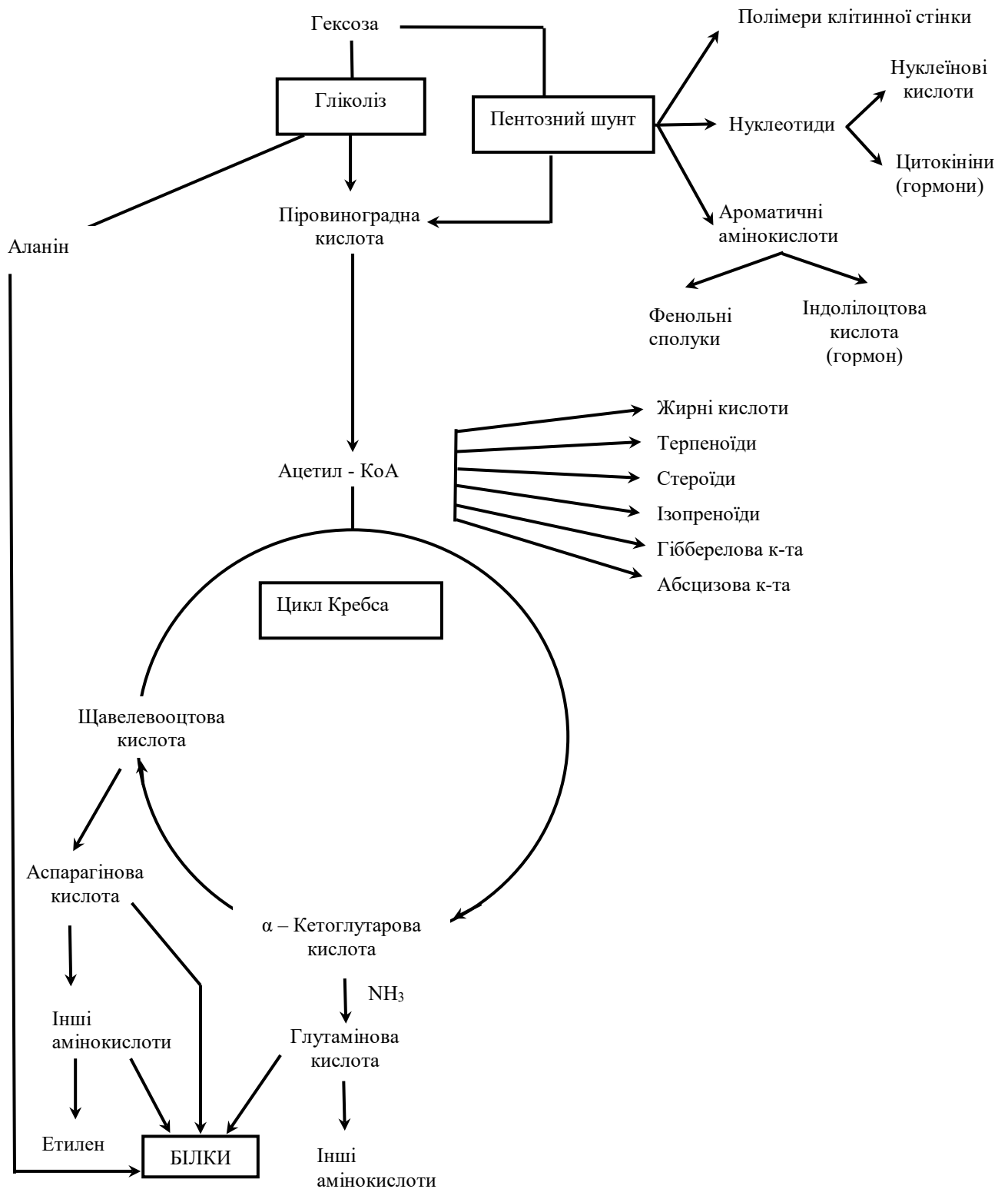


Рис. 5.4. Використання проміжних продуктів перетворення вуглеводів у процесі дихання. (за Гелстоном та ін.)

В якості дихального матеріалу в рослині виступають вуглеводи, жири, органічні кислоти, білки. Основними з них є вуглеводи. Якісна сторона дихального матеріалу оцінюється дихальним коефіцієнтом, який представляє

собою співвідношення об'єму виділеного вуглекислого газу до об'єму поглинутого кисню.

При використанні цукрів дихальний коефіцієнт рівний 1. Коли субстратом служать ліпіди, білки і інші сполуки з високим ступенем відновлення, він є меншим 1. Для органічних кислот (сполуки з низьким ступенем відновлення) дихальний коефіцієнт перевищує 1.

Інтенсивність дихання залежить від виду рослини, її фізіологічного стану, віку. Різні органи рослини також характеризуються різною інтенсивністю дихання. Найбільша інтенсивність дихання спостерігається в проростаючих насінин, потім квітів, ростових коренів, бруньок, листків, стовбурів і найменша у скелетних коренів. Із зовнішніх факторів найбільших вплив на дихання рослин має температура.

Сезонна динаміка інтенсивності дихання тісно корелює з інтенсивністю ростових процесів, зміною запасів поживних речовин і температурою повітря.

6. Мінеральне живлення рослин

У рослинних тканинах і органах виявлено майже всі елементи періодичної системи Д.І.Менделєєва. Однак їх кількість є різною і пов'язане з функціональним значенням кожного елемента. Суха органічна маса рослинних організмів на 95% складається із чотирьох елементів, так званих органогенів: вуглецю, кисню, водню і азоту. Інші 5% маси складають зольні елементи. Вуглець, кисень і водень не відносяться до елементів мінерального живлення, оскільки надходять до рослинного організму у вигляді H_2O , CO_2 і O_2 . Зольні елементи залишаються у золі після спалювання рослинних решток. У деревних рослин високим вмістом золи відзначаються асимілюючі органи (10%) і кора (7%), а низьким – деревина (1%). Зольні елементи у загальній масі золи представлені по-різному. Їх кількість коливається від декількох процентів до мікроскопічно малих кількостей. У зв'язку з цим елементи мінерального живлення рослин розділено на дві групи – макроелементи і мікроелементи (табл. 6.1). Макроелементи (N, P, K, S, Ca, Mg) за вмістом у рослинному організмі перевищують 0,01%. Кількість мікроелементів (Fe, Cl, Mn, Mo, B, Zn, Cu та ін) становить 0,01% і менше.

Таблиця 6.1. Вміст та функціональне значення для рослин елементів живлення (% на абсолютну суху масу)

Елемент	Форма поглинання	Вміст у рослині	Функціональне значення		
Макроелементи					
Вуглець	CO_2	44	Основний	компонент	органічних молекул
Кисень	O_2, H_2O	44	Основний	компонент	органічних молекул
Водень	H_2O	6	Основний	компонент	органічних молекул
Азот	NO_3^-, NH_4^+	1–4	Входить до складу	білків (ферментів), амінокислот, амідів, фосфоліпідів, хлорофілів, фітогормонів, нуклеотидів	
Калій	K^+	0,5–6	Активатор	більше 60 ферментів, впливає на осмотичні процеси в клітинах, контролює продихові рухи,	

Кальцій	Ca^{++}	0,2–3,5	необхідний для відкладання крохмалю. Впливає на проникність мембран, рухи цитоплазми, активність ферментів, поділ клітин, секрецію, структур мембран, біоелектричні процеси
Магній	Mg^{++}	0,1–0,8	Входить до складу хлорофілів, активатор ферментів, які приймають участь у фотосинтезі, диханні, синтезі білків і нуклеїнових кислот і ін. процесах.
Фосфор	H_2PO_4^- , HPO_4^{--}	0,1–0,8	Компонент фосфопротеїнів, нуклеїнових кислот, нуклеотидів, фосфоліпідів, коензимів, фосфорильованих цукрів, приймає участь в енергетичному обміні.
Сірка	SO_4^{--}	0,05–1	Компонент амінокислот (цистеїну, метіону), білків, коензимуА, приймає участь в метаболізмі жирних кислот і вуглеводів.
Мікроелементи			
Хлор	Cl^-	0,01–1,0	Активатор фотосинтетичних ферментів, приймає участь у фотолізі води та осмотичних процесах
Залізо	Fe^{++} , Fe^{+++}	0,0025– 0,03	Входить до складу компонентів електронно-транспортних ланцюгів хлоропластів і мітохондрій, приймає участь у біосинтезі хлорофілів, кофактор багатьох ферментів
Марганець	Mn^{++}	0,0015– 0,08	Бере участь у фотолізі води і відновленні CO_2 , активатор ферментів
Бор	BO_3^- , $\text{B}_4\text{O}_7^{--}$	0,0005– 0,0075	Впливає на вуглеводний, білковий і нуклеїновий обмін, на ріст і розвиток репродуктивних органів, збільшує кількість квітів і плодів, регулятор ферментативної активності
Мідь	Cu^{++}	0,0004– 0,003	Входить до складу пластоціаніну та білків і ферментів, цитохромоксидазного комплексу мітохондрій, підвищує стійкість рослин до впливу несприятливих факторів середовища, необхідний для формування життєздатного пилку

Цинк	Zn ⁺⁺	0,0015– 0,01	Активатор ферментів, впливає на синтез амінокислот, білків і фітогормонів (ауксину), активує ріст, підтримує структури рибосом
Молібден	MoO	0,00001– 0,0005	Входить до складу нітратредуктаз та інших ферментів, які приймають участь у фіксації N ₂

Основними функціями, які виконують мінеральні елементи в рослинах є:

- участь в побудові різноманітних органічних сполук: білків (азот, сірка), хлорофілу (магній), нуклеопротейдів (фосфор) та ін.;
- участь в ферментативних (ензимних) реакціях в якості кофакторів (Mg, Ca, K, Mn, Zn) і активних груп або компонентів простетичних груп ферментів (Fe, Mn, Cu, Mo, Co);
- участь в процесах гідратації колоїдів протоплазми (K, Mg, Ca, Na);
- участь у створенні буферних систем (P, Ca, Mg, K);
- регулювання осмотичних процесів (K, Mg, Ca, Na, N, S, Cl, P);
- регулювання проникності мембран (K, Ca).

Механізм поглинання мінеральних елементів рослиною ще не до кінця вивчений. Припускають, що існує пасивний і активний транспорт іонів в клітині. Пасивний транспорт не потребує затрати енергії. В його основі лежить дифузія частинок розчиненої речовини в бік градієнту концентрації. Дифузія має місце, головним чином, в межах так званого “вільного простору” клітин і тканин. В цілому, пасивний транспорт відіграє другорядну, і скоріше всього, незначну роль в поглинанні речовин рослиною.

Активний (метаболический) транспорт забезпечує поглинання речовин через мембрану і проти градієнта концентрації. Цей транспорт потребує затрати енергії, як правило, в формі АТФ і здійснюється як шляхом адсорбції і десорбції, які мають обмінний характер (теорія Д.А. Сабініна і І.І. Колосова), так і через спеціальні переносники (теорія Остергаута), яка в даний час отримала найбільш широке визнання. Згідно теорії переносників іони на зовнішній поверхні мембрани сполучаються з особливими молекулами білка,

які знаходяться в плазмалемі (рис. 6.1). Утворюваний комплекс “іон-білок” переміщається через мембрану. На внутрішній стороні мембрани іон відділяється від молекули переносника і пересувається всередину клітини. Вивільнені білкові молекули-переносники сполучаються з новими іонами. Весь цей процес здійснюється за рахунок енергії отриманої при розпаді молекул АТФ.

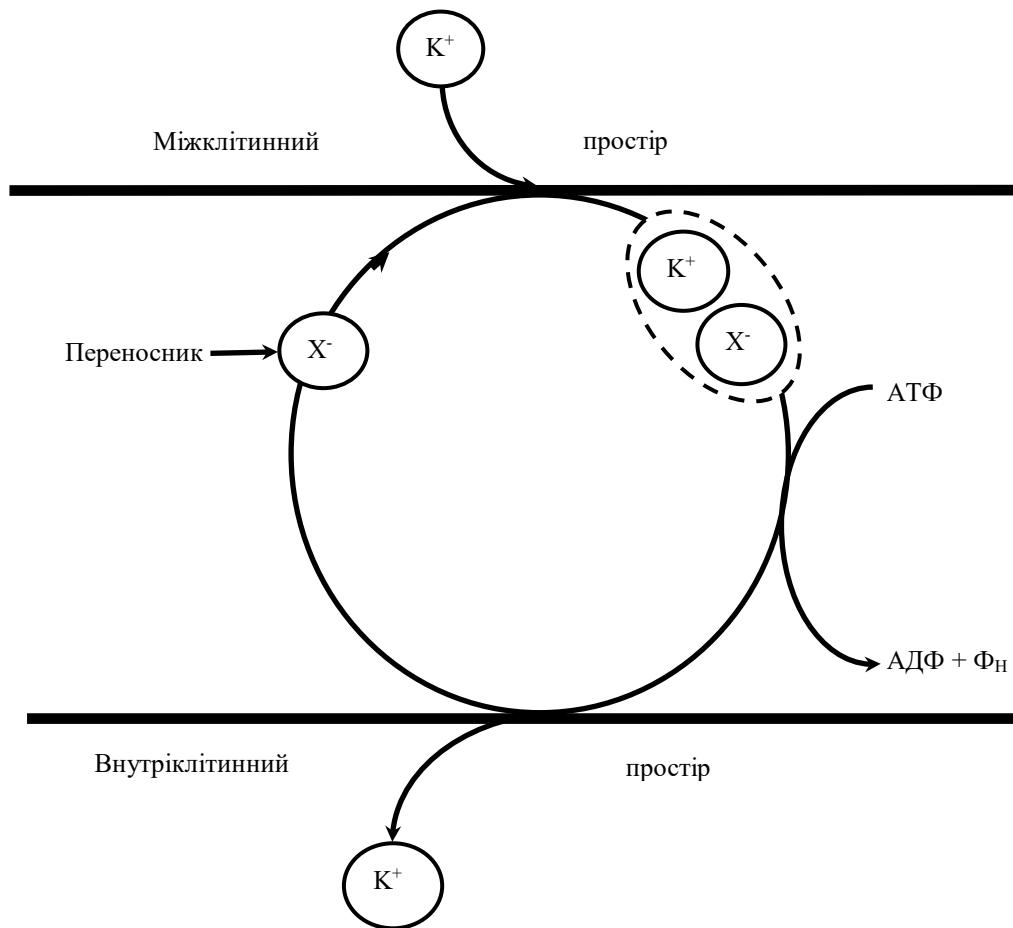


Рис. 6.1. Схема поглинання іонів клітинами згідно теорії переносників

В даний час розроблені і інші теорії, які пояснюють поглинання іонів клітиною (теорія хімічної взаємодії іонів з компонентами мембран, електрохімічна теорія).

Рух мінеральних речовин по рослині здійснюється як по ксилемі, так і по флоемі. Це пересування, за даними Д.А. Сабініна і А.Л. Курсанова, являє собою активний фізіологічний процес, пов'язаний з затратою енергії. В межах

ксилеми пересування неорганічних речовин значно прискорюється транспіраційним током.

Особливе місце в життєдіяльності рослин займає азот, хоча процентний склад його в тканинах невеликий – 1–3%. В природі азоту багато і існує він в різноманітних формах: молекулярній, органічній, аміачній, і нітратній. Однак, рослини часто відчують недостачу цього елемента в живленні, оскільки здатні засвоювати лише легко рухливі азотисті сполуки (нітрати, аміак), які знаходяться в ґрунті. Величезна кількість атмосферного азоту (молекулярна форма) зовсім недоступна для вищих рослин, а органічні азотисті сполуки засвоюються рослинами в дуже незначнім мірі в вигляді аспарагіну, сечовини, вітамінів, гумінових кислот, амінокислот і ін.

Наглядним прикладом трофічних зв'язків вищих рослин і мікроорганізмів є кругообіг азоту в природі (рис. 2.10). Вищі рослини, використовуючи аміачний, нітратний і частково органічний азот, а також азот, фіксований бульбочковими бактеріями, синтезують складні азотовмісні органічні речовини. Головним чином білки. Зв'язаний в білках азот мінералізується під дією мікробів, послідовно проходячи стадії амоніфікації, нітрифікації і денітрифікації.

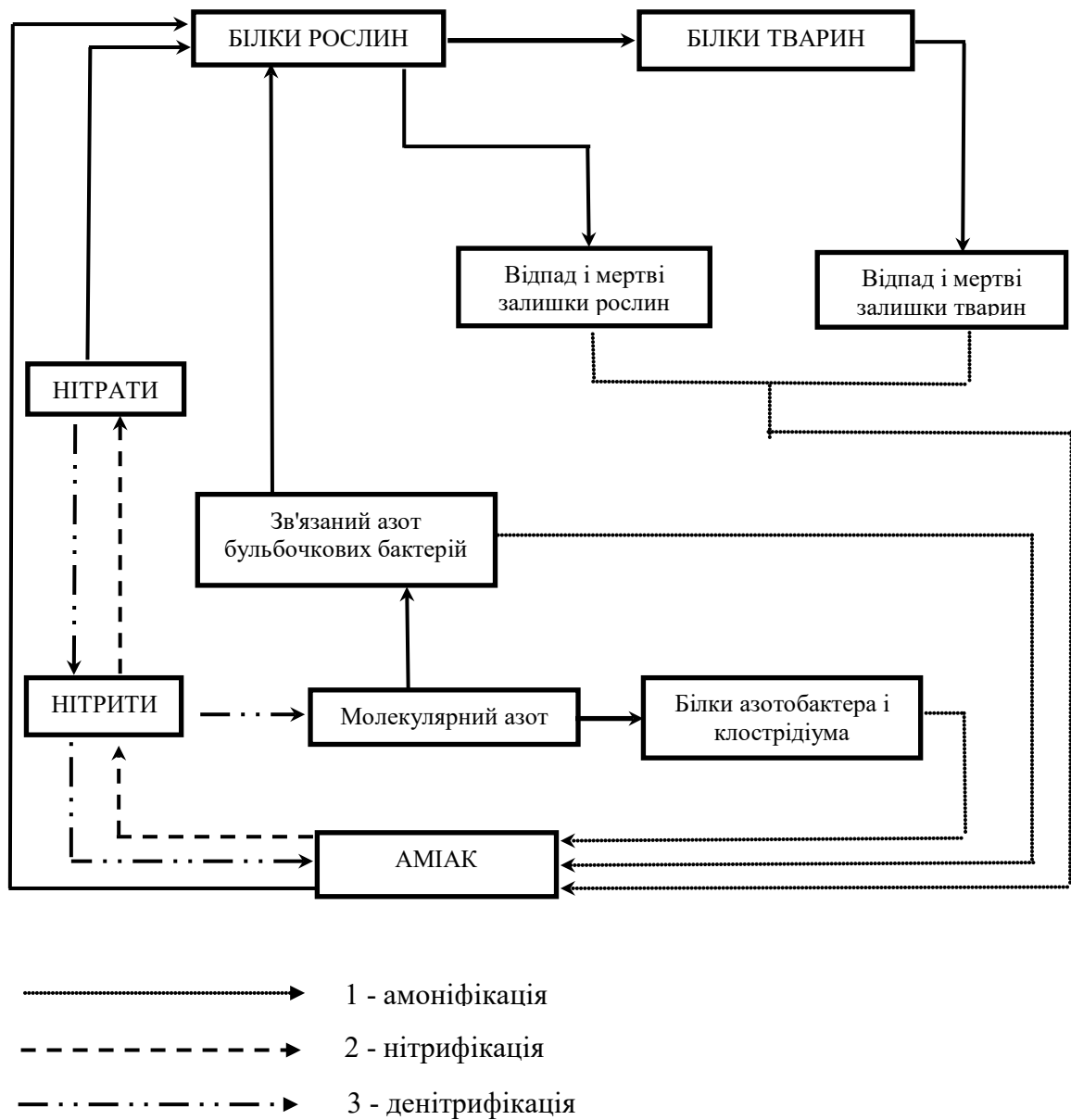


Рис. 6.2. Схема біологічного кругообігу азоту в природі (за П.Б. Раскатовим)

Величезне значення мікроорганізми для підвищення родючості лісових ґрунтів. За теорією В.Р.Вільямса перегнійні або гумусові речовини ґрунту створюються при безпосередній участі ґрунтових мікроорганізмів. Спочатку мікроби розкладають рослинний і тваринний відпад, потім із цих продуктів синтезують більш складні високоенергетичні сполуки.

В лісовій підстилці і ґрунті є велика кількість мікроорганізмів. Загальна маса актиноміцетів на 1 га лісових ґрунтів складає біля 700 кг, бактерій - 500 кг. Направленість мікробіологічних процесів в лісі в значній мірі залежить від господарської діяльності людини. Наприклад, рубання лісу, в більшості

випадків, призводять до інтенсифікації процесів амоніфікації і нітрифікації; більше рекреаційне навантаження, навпаки, інтенсифікує небажані для лісу процеси денітрифікації.

При вивченні даного розділу необхідно також звернути увагу на особливості поглинання мінеральних речовин рослиною з ґрунту. Потрібно мати на увазі, що ґрунту, згідно вчення К.К. Гедройца, властиві наступні види поглинаючої здатності: механічна, фізична, фізико-хімічна, хімічна і біологічна.

Також необхідно пам'ятати, що деревні рослини значно краще ростуть, якщо на їх коренях є мікориза. Позитивний вплив мікоризи пояснюється тим, гриби, які знаходяться у симбіозі з кореневою системою, покращують умови мінерального і водного живлення. Розрізняють три типи мікоризи: ектотрофну (зовнішню), ендотрофну (внутрішню) і ектоендотрофну (перехідну). У деревних рослин частіше зустрічається зовнішня і перехідна мікориза.

На поглинання мінеральних речовин впливають температура, вологість і аерація ґрунту, реакція розчину.

7. Перетворення і пересування органічних речовин в рослинах

Всі органічні сполуки в рослині умовно поділяють на конституційні і пластичні. Перші з них є компонентами структурних елементів клітини, другі включають запасні, енергетичні, транспортні і захисні речовини.

В рослині постійно здійснюються перетворення одних органічних речовин і інші. Необхідність проходження цих процесів зумовлюється, зокрема, сезонною періодичністю росту і розвитку рослин, утворенням насіння, його проростанням і т.д.

Фізіологічний зміст перетворень органічних сполук в рослині є в тому, що запасання речовин може ефективно здійснюватися лише у вигляді нерозчинних (важкорозчинних) в воді, високоенергетичних сполук - крохмалю, білків, жирів. В той же час транспортування їх до місць утилізації і засвоєння можливі лише в легкорухливій формі, якою є сахароза, амінокислоти, аміді і т.д.

Гідролітичне перетворення крохмалю в цукри здійснюється за допомогою ферментів амілази і мальтази. Розщеплення відбувається з утворенням високо- і низькомолекулярних декстринів, мальтози і гексози. Розпад крохмалю може відбуватись також і за участю фермента фосфорилази (фосфоролітичний шлях розщеплення), в результаті чого утворюється глюкозо-1-фосфат.

Жири гідролізуються під дією ферменту ліпази до гліцерину і жирних кислот. В подальшому гліцерин через тріозофосфат перетворюється в вуглеводи. Жирні кислоти після активації окислюються і утворюють ацетил-кофермент-А, який втягується в цикл трикарбонових кислот (цикл Кребса), а також в реакції синтезу вуглеводів.

Гідроліз білків відбувається під впливом ферментів пептидогідролаз і амідаз. При цьому білкові молекули розпадаються до амінокислот і аміаку. Останній при перетворенні білків відіграє особливу роль. Він не тільки є одним із кінцевих продуктів розпаду білкових молекул, але, сполучаючись з кетокислотами, виступає вихідним елементом утворення амінокислот, які використовуються в подальшому для біосинтезу білка.

Синтез крохмалю, жирів і білків здійснюється в процесі складних ферментативних реакцій, будівельні блоки (гексози, амінокислоти, аміді і ін.) для яких постачають фотосинтез і дихання.

У відповідності з теорією академіка А.Л. Курсанова розрізняють внутріклітинний, міжклітинний паренхімний і дальній флоемний транспорт органічних речовин.

Внутріклітинний транспорт - це відтік асимілятів із хлоропластів в інші частини клітини. Речовини, що утворилися в хлоропластах, пересуваються в цитоплазму, як правило, в формі моносахаридів (триозофосфатів), амінокислот, амідів. Міжклітинний паренхімний транспорт забезпечує надходження асимілятів від паренхімних клітин до ситовидних елементів флоєми. Здійснюється він двома шляхами - по плазмодесмах (симпласту) і по вільному простору (міжклітинниках і проміжках між мікрофібрилами целюлози в клітинних стінках). Дальній транспорт органічних речовин відбувається основним чином, по ситовидних трубках флоєми і частково по живих клітинах інших неспеціалізованих тканин. Органічні сполуки можуть також переміщуватись по судинах і трахеїдах ксилеми разом із транспіраційним потоком води.

Механізм руху органічних речовин по рослині ще не зовсім вивчений. Експерименти показують, що в його основі лежать як процеси простої дифузії молекул в бік меншого градієнта концентрації речовин (пасивний транспорт), так і процеси, пов'язані з затратою енергії (активний транспорт). Згідно теорії А.Л. Курсанова рух асимілятів по флоємі тісно пов'язаний з обміном речовин і використанням енергії. Джерелом енергії виступає АТФ, яка утворюється як в самих ситовидних трубках, так і в клітинах-супутниках, що відрізняються високою інтенсивністю дихання. Транспорт органічних сполук відбувається, швидше всього, по білкових тяжках цитоплазми, здатних до періодичного скорочення.

В останній час широке розповсюдження отримала теорія К. Мюнха (теорія перетікання розчинів). В відповідності з цією теорією рух асимілятів по

ситовидних трубках базується на принципах осмосу. Рідина з розчиненими в ній речовинами перетікає від клітин з високим тургорним тиском до клітин з низьким тургорним тиском. Високий тургорний тиск створюється в тих частинах ситовидних трубок, куди транспортуються, утворювані в паренхімних клітинах органічні сполуки, тобто, де відбувається “завантаження” флоєми; низьке - в місцях споживання асимілятів (місцях “розвантаження” флоєми). Згідно теорії перетікання розчинів енергія метаболізму використовується лише в процесах “завантаження” і “розвантаження” ситовидних трубок і утримання в них сахарози (транспортної сполуки) проти високого градієнту концентрації.

Безпосереднє пересування асимілятів по флоємі здійснюється за рахунок перепаду осмотичних сил.

8. Ріст і рухи рослин

Ріст – це незворотне збільшення лінійних розмірів, поверхні, об'єму, маси рослинного організму, пов'язане з новоутворенням клітин.

Ріст, як фізіологічний процес, має ряд характерних рис. Основними з них є:

- інтегральність. Ріст є результатом багатьох процесів, що проходять в організмі рослини: водного і мінерального живлення, фотосинтезу, дихання, перетворення речовин і т.д.;
- незворотність. Не будь-яке збільшення лінійних, об'ємних або вагових показників рослинного організму відноситься до ростових явищ, а тільки те, яке пов'язане з новоутворенням клітин чи окремих клітинних елементів (протоплазми, пластид і т.п.);
- відображення, в основному, кількісної сторони явищ, що відбуваються в рослинному організмі;
- тісний нерозривний зв'язок із розвитком рослини;
- прояв на протязі всього життєвого циклу, внаслідок чого математична інтерпретація росту має вигляд S-подібної кривої.
- обумовленість, з одного боку, спадковою основою рослинного організму, з іншого - факторами зовнішнього середовища.

В основі росту рослини і її органів лежить збільшення кількості і розмірів клітин. Розрізняють три фази росту клітин: ембріональну, фазу розтягу і фазу диференціації. Ембріональна фаза росту клітин характеризується відсутністю вакуолей, збільшенням розмірів ядра і маси цитоплазми, високою в'язкістю протоплазми. В фазі розтягу клітини різко збільшуються в розмірі. В них з'являються вакуолі, в декілька раз збільшується об'єм цитоплазми. Ріст клітин відбувається шляхом сильного розтягу клітинних стінок під дією значної кількості води, що накопичується у вакуолях. В фазі диференціації відбувається спеціалізація клітин, яка закінчується утворенням різноманітних тканин: покривних, механічних, провідних і ін.

В залежності від характеру розміщення меристеми ріст буває апікальним (ріст верхівками), інтеркалярним (вставним), базальним (ріст основою органа), латеральним (ріст за діаметром), всією поверхнею органа.

Ріст рослинного організму регулюється надходженням асимілятів, води, мінеральних елементів, а також особливими біологічно активними речовинами (рис. 8.1).



Рис. 8.1. Класифікаційна схема регуляторів росту

Останні синтезуються в мікрокількостях в молодих листках, бруньках або верхівках коренів і пагонів, плодах, транспортуються по тканинах і проявляють стимулюючий або інгібуючий вплив на процеси росту (табл. 8.1). Власне скоординована взаємодія різноманітних груп ростових процесів і визначає нормальне протікання ростових процесів.

Таблиця 8.1. Природні ростові речовини рослинних організмів

Фітогормони	Основні функції	Місце утворення
Ауксини	Стимулюють видовження стебла, ріст кореня, диференціацію і галуження, апікальне домінування, розвиток плода. Беруть участь	Ендосперм та зародок в насініні. Меристеми апікальних бруньок та молоді листки.

	у гравітропізмах і фототропізмах.	
Цитокініни	Викликають ріст кореня та диференціацію, стимулює клітинний поділ і ріст, проростання, цвітіння, затримує в'янення.	Синтезується в коренях і транспортується в інші органи.
Гібереліни	Запускають процес проростання насіння та бруньок, видовження стебла, ріст листка, стимулює цвітіння та розвиток плода, сприяє росту та розвитку кореня.	Меристеми апікальних бруньок, корені, молоді листки, зародок.
Абсцизова кислота	Інгібує ріст, викликає закривання продихи під час водного стресу	Листки, стебло, зелені плоди.
Етилен	Прискорює дозрівання плодів, протидіє або зменшує ефект дії ауксинів, сприяє або інгібує ріст і розвиток коренів, листків, квітів в залежності від виду рослини.	Тканини достигаючих плодів, вузли стебла, листки, що в'януть.

Поряд із природними ростовими речовинами все більшу увагу приділяють синтетичним ростовим препаратам (див. рис. 8.1).

Гербициди – це речовини органічного, або неорганічного походження, які використовують для знищення бур'янів. Вони бувають контактної і системної дії (рис. 8.2). Речовини контактної дії знищують ділянки рослини у місцях взаємодії. Гербициди системної дії проникають в рослину, пересуваються по транспортній системі і впливають на цілий організм найімовірніше, блокуючи ферментні системи. Гербициди контактної і системної дії можуть проявляти суцільну і вибіркову дію, тобто впливати на всі види рослин, або лише на окремі. Близькими до гербицидів є **дефоліанти** і **десіканти**. Дефоліанти викликають опадання листя, а десіканти – прискорюють висихання листків і стебел рослин. Аналогами гербицидів у лісовому господарстві є **арборициди**, які використовують для знищення на зрубках порослі небажаних деревних порід. В лісовому господарстві найбільш широко використовуються

2,4-дихлорфеноксиоцтова, 2,4,5-трихлорфеноксиоцтова і 2,4,5-трихлопроліонова кислоти.

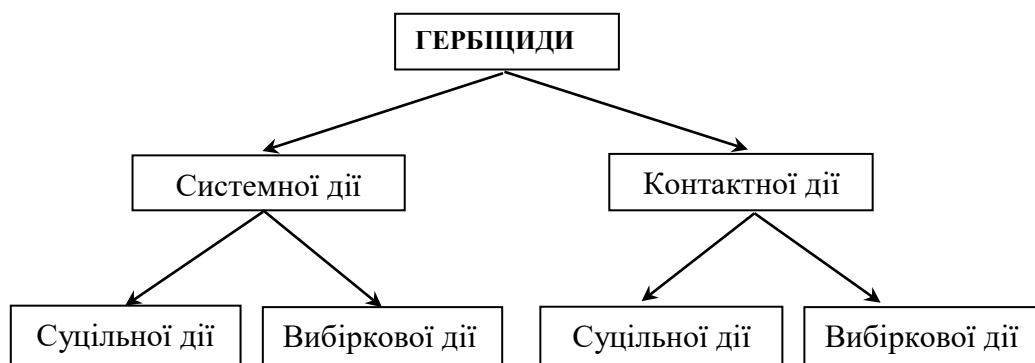


Рис. 8.2. Класифікація гербіцидів за характером дії

Характерними особливостями росту є полярність і кореляції. Полярність проявляється в здатності рослини (або її частини) розвивати на протилежних кінцях свого тіла органи різної морфологічної і анатомічної будови і різних фізіологічних функцій. Кореляції характеризують залежність росту, розвитку, функціональної діяльності одної частини від цих же процесів інших її частин. Механізм прояву полярності і кореляцій пов'язаний, головним чином, з дією ростових речовин.

Із зовнішніх умов на ріст рослин найбільший вплив проявляє температура, світло, вологість ґрунту і повітря, умови мінерального живлення. Зміна умов зовнішнього середовища в несприятливий бік може призвести до повної зупинки розпускання бруньок і проростання насіння, тобто до так званого вимушеного спокою.

Крім вимушеного спокою розрізняють ще глибокий спокій, що визначається внутрішніми факторами, внутрішньою ритмікою розвитку рослинного організму. Цей спокій, як і вимушений, також характерний як для насіння, так і вегетативних органів рослини.

З процесами росту дуже тісно пов'язані явища руху рослин: тропізми, настії, кругові нутації.

Тропізми – це рухи, викликані односторонньою дією якого-небудь зовнішнього фактору (світла, температури, сили земного тяжіння і ін.). Настії -

рухи, що викликані зміною напруженості (інтенсивності дії) того чи іншого фактора зовнішнього середовища. Наприклад, настичні рухи в деяких рослин виникають при переході від світла до темноти, від тепла до холоду. В залежності від діючого фактора розрізняють такі рухи: фототропізм, геотропізм, хемотропізм, фотонастії, термонастії, ніктинастії і ін. Всі вони викликаються нерівномірним ростом двох протилежних сторін будь-якого органу рослини.

Крім ростових рухів розрізняють ще тургорні рухи, типовим прикладом яких є сейсмонастії. Ці рухи викликаються зміною тургору в клітинах і є зворотними.

9. Розвиток рослин

Розвиток - це якісні морфологічні і фізіологічні зміни рослинного організму при проходженні ним життєвого циклу (онтогенезу).

Як і ріст, розвиток рослин зумовлюється спадковою основою організму і факторами зовнішнього середовища.

Онтогенез представляє собою індивідуальний розвиток від запліднення яйцеклітини до природної смерті. Він складається із ряду фаз (етапів), які послідовно змінюють один одного. За І.В. Мічуріним таких фаз в розвитку рослин існує п'ять: насіннева, молодості, поступового дозрівання, стиглості і старіння. Виходячи з лісівничих міркувань практичного характеру, тільки три фази: молодості, стиглості і старіння.

Окрім фаз розвитку в життєвому циклі рослинного організму чітко розрізняють два основних періоди: вегетативний (формування вегетативних органів - листків, пагонів, стовбурів, коренів) і репродуктивний (формування генераторних органів - квітів, плодів, насіння).

Перехід рослини від вегетативного періоду до репродуктивного в значній мірі залежить від зовнішніх умов. Найбільше значення тут мають температура і світло. Для нормального розвитку рослинного організму необхідний періодичний вплив низьких і високих температур, світла і темноти на апікальну меристему бруньок.

Вплив світла на розвиток рослин пов'язаний в більшості випадків з фітохромом - пігментною системою, яка поглинає червоні і далекі червоні промені. За сучасними даними ця система включає не менше двох пігментів, що взаємно перетворюються: фітохром-660 (Φ_{660}) і фітохром-730 (Φ_{730}). Перший з них поглинає червоні промені, перетворюючись при цьому в Φ_{730} , другий - далекі червоні, перетворюючись в Φ_{660} (рис. 9.1). Фізіологічно активним є фітохром-730. В той же час він є нестійким і в темноті швидко окиснюється, а також перетворюється в Φ_{660} .

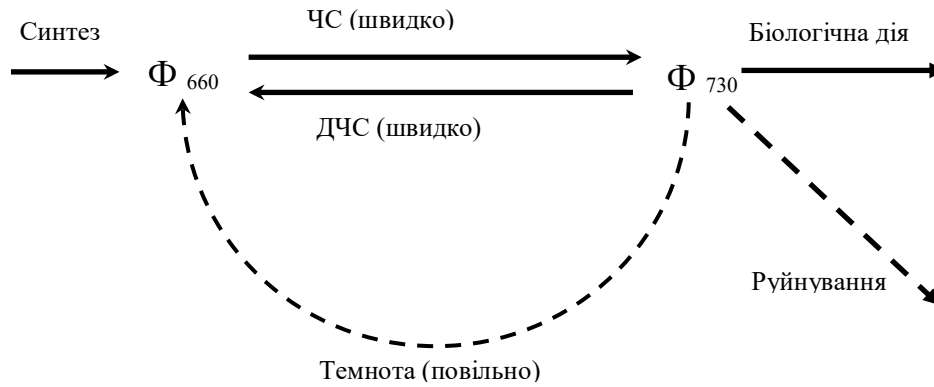


Рис. 9.1. Схема перетворення фітохрому:
 ЧС – червоне світло; ДЧС – далеке червоне світло.

Суть роботи фітохромної системи полягає в тому, що ефект, викликаний в розвитку рослин дією червоного світла, знімається наступним впливом далеких червоних променів. В свою чергу, червоні промені здатні нейтралізувати ефект, викликаний далеким червоним світлом.

Вплив співвідношення між довжиною дня і ночі на розвиток рослин називається фотоперіодизмом. Суть його заключається в тому, що циклічне чергування світла і темноти сприяє переходу рослини до репродуктивного періоду. В залежності від реакції на тривалість освітлення рослини поділяють на три основні групи: рослини довгого дня, короткого дня і нейтральні. До перших відносяться рослини, які цвітуть і плодоносять при довжині дня не менше 12 годин, до других - рослини, репродуктивні процеси у яких протікають при довжині дня менше 12 годин, до третіх - рослини, які не реагують на довжину дня (індиферентні).

Фактором, який в значній мірі регулює розвиток рослин виступає також температура. Як правило, сприятливою для розвитку рослинних організмів є зміна денних (підвищених) і нічних (понижених) температур. Реакція рослин на таку зміну температур носить назву термоперіодизму. Особливу роль в термоперіодичній реакції відіграють низькі позитивні температури (в середньому $+1...+7^{\circ}\text{C}$). Ці температури (холод) виводять насіння і бруньки із стану глибокого спокою, сприяють утворенню квітів. Індукування переходу рослин з вегетативного стану в репродуктивний низькими температурами

називається яровизацією. Яровизація сама по собі не викликає цвітіння. Вона підвищує чутливість меристематичних тканин до дії довгого дня (світла), яке індукує цвітіння.

В розробку теоретичних основ розвитку рослинних організмів великий внесок внесло багато вітчизняних і зарубіжних вчених. Серед них Г. Клебс; який зв'язує весь хід розвитку рослин з умовами їх існування; Ю. Сакс – пояснює розвиток як процес, який залежить від речовин органотворювачів – калінів; М.Г. Холодний і М.Х. Чайлахян – розробили гормональну теорію розвитку; Д.А. Сабінін – розглядає ріст і розвиток рослин в зв'язку із вмістом нуклеїнових кислот в клітинах; І.В. Мічурін – висунув вчення про організм як адаптивну біологічну систему і встановив закономірності розвитку рослинного організму залежно від умов середовища; М.П. Кренке – запропонував теорію циклічного старіння і омолодження рослин та інші. В останні роки велика увага приділяється розробці молекулярної теорії індивідуального розвитку рослин, оснований на досягненнях молекулярної генетики і експериментальних дослідженнях молекулярної біології.

В залежності від тривалості онтогенезу і строків початку плодоношення рослини поділяють на ефемери, однорічні, двохрічні і багаторічні, монокарпічні і полікарпічні (рис.9.2).

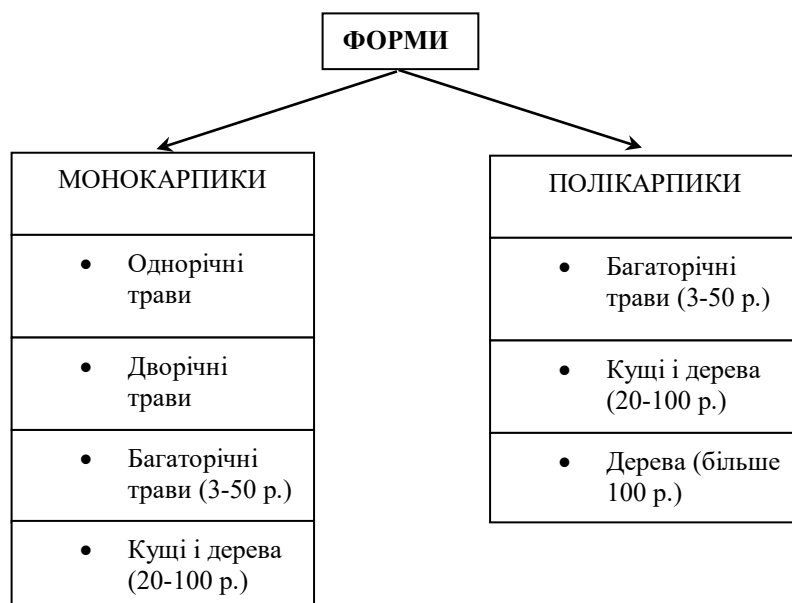


Рис. 9.2. Класифікація рослин за особливістю плодоношення тривалістю онтогенезу

До монокарпічних відносяться рослини, які цвітуть і плодоносять один раз протягом життєвого циклу, до полікарпічних - рослини, що формують урожай багато разів.

Урожай насіння і періодичність плодоношення деревних рослин залежать від багатьох факторів. Основними з них є вік, ступінь розвитку дерева, розміщення крони, спадковість, погодні умови, умови водного і мінерального живлення, сонячна активність. Притому, зовнішні фактори в основному формують урожай не поточного року (n), а наступного ($n+1$) або залежно від виду рослини наступних ($n+2$, $n+3$ і т.д.) років.

10. Стійкість рослин до несприятливої дії зовнішнього середовища

Під стійкістю розуміють здатність рослинного організму зберігати свої життєві функції при несприятливому впливі зовнішніх факторів. До останніх відносяться низькі і високі температури, недостаток або надлишок вологи, засоленість ґрунтів, загазованість повітря, інфекційні захворювання і ін.

Відповідно до діючих факторів розрізняють наступні основні види стійкості рослин: посухостійкість, жаростійкість, холодостійкість, морозостійкість, солестійкість, газостійкість, радіостійкість, стійкість до інфекційних захворювань (імунітет).

Вивчаючи даний розділ, необхідно ознайомитись із змінами, що проходять в клітинах і тканинах під дією несприятливих факторів, фізіолого-біохімічними основами різних видів стійкості рослин і методами загартування рослинних організмів. При цьому потрібно звернути увагу на наступні положення:

1. Стійкість рослин визначається спадковою основою. Однак, великий вплив на її формування проявляють також зовнішні умови, в яких проходить онтогенез рослинного організму. В зв'язку з цим стійкість до несприятливих факторів зовнішнього середовища різних особин навіть одного і того ж виду різна і залежить від їх індивідуальних особливостей, віку, місцезростання і т.д.

2. Несприятливі умови середовища впливають на весь комплекс фізіологічних, біохімічних і біофізичних процесів, що проходять в клітинах і тканинах. Захисна реакція рослин проти впливу несприятливих факторів проявляється в їх здатності змінювати морфолого-анатомічну структуру і габітус органів, характер обміну речовин і стан цитоплазми, а також в здатності переносити несприятливу зовнішню дію в вигляді спор, насіння, бруньок, кореневищ.

3. Існують різноманітні методи підвищення стійкості рослин до дії несприятливих факторів середовища. Всі їх можна об'єднати в наступні групи:

- методи, в основі яких лежить дія на насіння і проростки певних мікрокліматичних факторів: високих і низьких температур, світла, сухості;
- методи, які базуються на підживленні рослин мікро- і макроелементами: фосфором, калієм, бором, цинком, міддю, молібденом і ін.;
- методи, основані на обробці насіння розчинами хімічних речовин: CaCl_2 , MnSO_4 , NaCl , H_2SO_4 , HCl і ін.

ЛІТЕРАТУРА

Основна

1. Веретенников А.В. Физиология растений с основами биохимии. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1987.-226с.
2. Векірчик К.М. Фізіологія рослин. Практикум. – К.: Вища школа, 1984.-240с.
3. Лебедев С.И. Физиология растений. Изд-во 3-е. -М.: Агропромиздат, 1988.-544с.
4. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. Підручник. – К.: Вища шк., 1995.
5. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин. Підручник. – К.: Вища шк., 2000.
6. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М., Лесная промышленность, 1983.
7. Лир Х. и др. Физиология древесных растений. М., Лесная промышленность, 1974.-424с.
8. Полевой В.В. Физиология растений. - М.: Высшая школа, 1989.-484с.
9. Проценко Д.П. Фізіологія рослин. Вид. 2-е.- К.: Вища школа, 1978.-352с.

Додаткова

10. Атлас ультраструктуры растительных клеток. Под ред. Г.М.Козубова, М.Ф.Даниловой.- М.: Наука, 1972.
11. Веретенников А.В. Фотосинтез древесных растений.- Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1980.-76с.
12. Гелстон А. и др. Жизнь зеленого растения. М., Мир, 1983.-552с.
13. Кретович В.Л. Биохимия растений. М., Высшая школа, 1980.
14. Криницкий Г.Т. Биоэлектрический метод определения жизнеспособности древесных растений на начальных этапах онтогенеза.- Баку: НПО КИ, 1990.-63с.
15. Криницький Г.Т., Гут Р.Т. Ілюстрації з курсів “Фізіологія рослин з основами біохімії” та “Ботаніка з основами фізіології”, Львів, 1992.-82с.
16. Коган А.Б. Электрофизиология. М., Высшая школа, 1969.
17. Лархер В. Экология растений. М., Мир, 1978.
18. Либберт Э. Физиология растений. М., Мир, 1976.
19. Малый практикум по физиологии растений. Под ред. М.В.Гусева.- М.: Изд-во МГУ, 1982.-192с.
20. Рубин В.А. Курс физиологии растений. Изд. 4-е.- М.: Высшая школа, 1976.-576с.