

Мостіпан М.І.

ОСНОВИ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

Навчальний посібник

Мостіпан М.І.

ОСНОВИ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

Навчальний посібник

Кропивницький, 2025

УДК 581.1 (075)
ББК

Рецензенти:

доктор сільськогосподарських наук, професор Овчарук О.В.
Подільський державний університет

доктор сільськогосподарських наук, заступник директора з наукової роботи Інституту сільського господарства Степу НААН
Іщенко В.А.

кандидат біологічних наук, доцент, завідувач кафедри екології, охорони навколишнього середовища та здорового способу життя Центральноукраїнського національного технічного університету
Медведєва О.В.

Рекомендовано до друку рішенням вченої ради Центральноукраїнського національного технічного університету. Протокол № 6 від 3 березня 2025 року.

Мостіпан М.І. Основи фізіології рослин : навчальний посібник / М.І. Мостіпан. – Кропивницький : ЦНТУ, 2025. – 329 с.

В навчальному посібнику висвітлені питання життєдіяльності рослин починаючи із субмікроскопічного рівня і закінчуючи фітоценотичним рівнем. Розглянуті питання поглинання води та елементів живлення, фотосинтезу, дихання, росту та розвитку, стійкості рослин до умов оточуючого середовища. Особлива увага приділена питанням впливу факторів оточуючого середовища та агротехнічних прийомів на основні фізіолого-біохімічні процеси рослин з метою забезпечення управління продукційним процесом посівів сільськогосподарських культур.

Рекомендується для студентів та викладачів агрономічних спеціальностей вищих навчальних закладів, агрономів, керівників аграрних підприємств, фермерів, наукових співробітників, дорадників з питань вирощування сільськогосподарських культур.

ISBN

© Мостіпан М.І., 2025

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ.....	10
ПЕРЕДМОВА.....	11
РОЗДІЛ I. ПРЕДМЕТ, МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА КОРОТКА ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН.	13
1.1. Предмет та методи досліджень у фізіології рослин...	13
1.2. Коротка історія розвитку фізіології рослин.....	16
1.3. Основні напрямки досліджень.....	22
<i>Тестові завдання для самоконтролю знань.....</i>	<i>23</i>
 РОЗДІЛ II. БУДОВА ТА ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ.....	 28
2.1. БУДОВА КЛІТИНИ.....	28
2.1.1. Клітинна будова рослин.....	28
2.1.2. Ядро.....	30
2.1.3. Цитоплазма.....	31
2.1.4. Ендоплазматична сітка.....	32
2.1.5. Клітинна оболонка.....	32
2.1.6. Вакуоля.....	34
2.1.7. Рибосоми.....	35
2.1.8. Пластиди.....	36
2.1.9. Мітохондрії.....	38
2.1.10. Апарат Гольджі.....	39
2.2. МОЛЕКУЛЯРНА БУДОВА КЛІТИНИ.....	40
2.2.1. Хімічний склад рослинної клітини.....	40
2.2.2. Білки.....	43
2.2.2.1. Класифікація білків.....	46
2.2.2.2. Синтез білків.....	48
2.2.2.3. Розпад білків.....	49
2.2.3. Вуглеводи.....	49
2.2.3.1. Загальна характеристика вуглеводів.....	49
2.2.3.2. Моносахариди.....	50
2.2.3.3. Олігосахариди.....	51
2.2.3.4. Полісахариди.....	52
2.2.3.5. Синтез вуглеводів.....	53
2.2.3.6. Гідроліз вуглеводів.....	54
2.2.4. Ліпіди.....	55
2.2.5. Нуклеїнові кислоти.....	59

2.3.ФЕРМЕНТНІ СИСТЕМИ РОСЛИН.....	61
2.3.1. Визначення та значення ферментів.....	61
2.3.2. Властивості та активність ферментів.....	63
2.3.3. Суть ферментативного каталізу.....	64
2.3.4. Класифікація ферментів.....	67
<i>Тестові завдання для самоконтролю знань.....</i>	69
 РОЗДІЛ ІІІ. ВОДООБМІН У РОСЛИН.....	 81
3.1. Значення води для життя рослин.....	81
3.2. Надходження води до рослинної клітини.....	83
3.3. Механізми переміщення води по рослині.....	86
3.3.1. <i>Кореневий тиск.....</i>	<i>86</i>
3.3.2. <i>Транспірація у рослин.....</i>	<i>88</i>
3.4. Регуляція транспірації у рослин.....	92
3.5. Класифікація рослин за водним режимом.....	94
3.6. Поняття про водний баланс у рослин.....	96
<i>Тестові завдання для самоконтролю знань.....</i>	99
 РОЗДІЛ ІV. ФОТОСИНТЕЗ.....	 112
4.1. Визначення та значення процесу фотосинтезу.....	112
4.2. Клітинні органели пов'язані з процесом фотосинтезу.....	114
4.3. Пігменти та їх роль у житті рослин.....	115
4.4. Поглинання сонячної енергії в процесі фотосинтезу.....	118
4.5. Фотосинтез як окисно-відновний процес.....	121
4.6. Фотосинтез та урожай сільськогосподарських культур.....	125
4.7.Вплив факторів зовнішнього середовища на інтенсивність фотосинтезу.....	128
4.7.1. <i>Світло як фактор фотосинтезу.....</i>	<i>128</i>
4.7.2. <i>Інтенсивність та якість світла як фактори фотосинтезу.....</i>	<i>132</i>
4.7.3. <i>Температура та інтенсивність фотосинтезу..</i>	<i>134</i>
4.7.4. <i>Вода як фактор фотосинтезу.....</i>	<i>136</i>
4.7.5. <i>Мінеральне живлення та інтенсивність фотосинтезу.....</i>	<i>137</i>
4.7.6. <i>Карбоновий газ як фактор фотосинтезу.....</i>	<i>139</i>
4.8. Інтенсивність фотосинтезу впродовж доби.....	141

Тестові завдання для самоконтролю знань	142
	152
РОЗДІЛ V. ДИХАННЯ РОСЛИН	
5.1. Значення процесу дихання для життя рослин.....	152
5.2. Ферментні системи дихання.....	153
5.3. Типи дихання у рослин	155
5.4. Пентозофосфатний цикл.....	159
5.5. Енергетика дихання.....	159
5.6. Дихальний коефіцієнт.....	161
5.7. Умови зовнішнього середовища та інтенсивність дихання.....	162
5.8. Взаємозв'язок між процесами фотосинтезу та дихання у рослин.....	166
Тестові завдання для самоконтролю знань	167
РОЗДІЛ VI. КОРЕНЕВЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН	175
6.1. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН	175
6.1.1. Корінь як основний орган поглинання елементів живлення.....	175
6.1.2. Поглинання елементів живлення.....	176
6.1.3. Кореневі виділення у рослин.....	181
6.1.4. Зола та зольні елементи.....	183
6.2. ФІЗІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ОСНОВНИХ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ	185
6.2.1. Азот	185
6.2.1.1. Фізіологічне значення та метаболізм азоту..	185
6.2.1.2. Несимбіотична та симбіотична азотфіксація	188
6.2.1.3. Прояви дефіциту та надлишку азотного живлення у рослин.....	192
6.2.2. Фосфор.....	193
6.2.3. Сірка.....	196
6.2.4. Хлор.....	199
6.2.5. Кремній.....	199
6.2.6. Метали та їх фізіологічне значення.....	200
6.2.6.1. Калій.....	201
6.2.6.2. Натрій.....	203
6.2.6.3. Кальцій.....	203

6.2.6.4. Магній.....	205
6.2.6.5. Залізо.....	206
6.2.7. Мікроелементи.....	207
6.2.7.1. Бор.....	209
6.2.7.2. Цинк.....	211
6.2.7.3. Марганець.....	212
6.2.7.4. Мідь.....	214
6.2.7.5. Молібден.....	216
6.2.7.6. Кобальт.....	217
6.3. ВИКОРИСТАННЯ ДОБРІВ ПРИ ВИРОЩУВАННІ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР.....	218
6.3.1. Застосування добрив в сучасних агротехнологіях польових культур.....	218
6.3.2. Позакореневе підживлення як шлях оптимізації умов живлення рослин впродовж вегетації.....	223
Тестові завдання для самоконтролю знань.....	226
РОЗДІЛ VII. РІСТ РОСЛИН.....	235
7.1. Загальні поняття про ріст та розвиток рослин.....	235
7.2. Клітинні основи росту.....	238
7.3. Типи росту.....	240
7.4. Добова ритміка росту.....	241
7.5. Показники інтенсивності росту.....	242
7.6. Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин.....	242
7.6.1. Температура та ріст рослин.....	243
7.6.2. Світло та інтенсивність росту.....	245
7.6.3. Вода як фактор росту.....	246
7.7. Генетичні фактори росту рослин.....	247
7.8. Спокій у рослин.....	249
7.9. Рухи рослин.....	251
Тестові завдання для самоконтролю знань.....	254
РОЗДІЛ VIII. РОЗВИТОК РОСЛИН.....	264
8.1. Визначення розвитку рослин.....	264
8.2. Фітогормони рослин.....	265
8.2.1. Загальні поняття про фітогормони у рослин.....	265
8.2.2. Ауксини.....	267

8.2.3. Гібереліни.....	268
8.2.4. Абсцизова кислота	269
8.2.5. Етилен.....	270
8.3. Використання фітогормонів в агропромисловому виробництві.....	271
8.3.1. Гербіциди.....	272
8.3.2. Редарданти.....	273
8.3.3. Регулятори процесу дозрівання рослин.....	274
8.3.4. Регулятори стану спокою.....	274
8.3.5. Регулятори обміну речовин у рослинах.....	275
8.4. Вплив умов оточуючого середовища на розвиток рослин.....	275
8.4.1. Явище фотоперіодизму у рослин.....	275
8.4.2. Температура як фактор розвитку рослин.....	276
8.5. Старіння рослин.....	278
8.6. Циклічне старіння та омолодження рослин.....	280
Тестові завдання для самоконтролю знань.....	281

РОЗДІЛ IX. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН.....

9.1. Загальні поняття про стійкість та адаптацію рослин...	287
9.2. Зимостійкість.....	290
9.2.1. Основні причини загибелі посівів польових культур взимку.....	290
9.2.2. Випрівання.....	291
9.2.3. Вимокання.....	292
9.2.4. Випирання.....	293
9.2.5. Льодова кірка.....	294
9.3. Морозостійкість.....	295
9.4. Стійкість рослин до заморозків.....	298
9.5. Холодостійкість.....	300
9.6. Солестійкість.....	301
9.7. Жаростійкість рослин.....	303
9.8. Посухостійкість.....	305
9.9. Стійкість рослин до кислотності ґрунтів.....	309
9.10. Газостійкість.....	312
9.11. Стійкість рослин сільськогосподарських культур до хвороб.....	313

<i>Тестові завдання для самоконтролю знань.....</i>	317
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ.....	325

ПЕРЕЛІК СКОРОЧЕНЬ

АБК	—	абсцизова кислота
АДФ	—	аденозиндифосфат
АМФ	—	аденозинмофосфат
АТФ	—	аденозинтрифосфат
ГА	—	гіберелова кислота
ДК	—	дыхальний коефіцієнт
2,4-Д	—	2,4-дихлорфеноксоцтова кислота
ДНК	—	дезоксирибонуклеїнова кислота
ДГДГ	—	дигалактозилдіацилгліцерид
ЕПС	—	ендоплазматична сітка
ЕМП	—	Ембден-Мейєргоф-Парнас
ІОК	—	індоліл-3-оцтова кислота
i-РНК	—	інформаційна рибонуклеїнова кислота
ІОК	—	індолилоцтова кислота
КоА	—	кофермент А
ККД	—	коефіцієнт корисної дії
МГДГ	—	моногалактозилдіацилгліцерид
МОКТ	—	метаболізм органічних кислот у товстолистих
НК	—	нуклеїнові кислоти
НАДФ	—	нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат
НАД	—	нікотинамідаденіндинуклеотид
ПВК	—	піровиноградна кислота
ПВТ	—	показник відносної транспірації
РБФ	—	рибулозобіфосфат
p-РНК	—	рибосомна рибонуклеїнова кислота
pH	—	реакція середовища
РНК	—	рибонуклеїнова кислота
САМ	—	Crassulaceae Acid Metabolism
ССС	—	хлорхолінхлорид
СОД	—	супероксиддисмутаза
t-РНК	—	транспортна рибонуклеїнова кислота
ФАР	—	фотосинтетично активна радіація
ФГК	—	фосфогліцеринова кислота
ФГА	—	фосфогліцериновий альдегід
ЩОК	—	щавлево-оцтова кислота

ПЕРЕДМОВА

Основним завданням навчальної дисципліни «Фізіологія рослин» є формування у студентів глибоких теоретичних знань та практичних навичок з основних фізіолого-біохімічних процесів, що протікають у рослинах і забезпечують проходження ними життєвого циклу та визначають їх індивідуальну продуктивність. Такі знання необхідні для розробки та корегування агротехнологій польових культур з урахуванням екологічних вимог рослин до умов оточуючого середовища.

Тому в результаті вивчення навчальної дисципліни здобувач вищої освіти повинен

Знати:

- Фізіолого-біохімічні функції клітинних органел, клітини, тканин та рослини в цілому;
- Суть основних фізіолого-біохімічних процесів, що протікають у рослинних клітинах та їх вклад у формування врожаю сільськогосподарських культур;
- Механізми надходження води та елементів живлення до рослин, їх переміщення та фізіологічне значення;
- Основні показники, що характеризують фізіолого-біологічні процеси у рослин такі як фотосинтез, дихання, ріст та розвиток, поглинання елементів живлення, синтез органічних речовин та їх переміщення;
- Залежність фізіолого-біологічних процесів рослин від внутрішніх факторів та умов оточуючого середовища і формування адаптивних властивостей у рослин;
- Вплив факторів оточуючого середовища на ріст та розвиток рослин та заходи їх регулювання.

Вміти:

- Застосовувати знання з фізіології рослин для розробки, впровадження та корегування агротехнологій вирощування сільськогосподарських культур з урахуванням екологічних вимог рослин та факторів оточуючого середовища;
- Створювати найбільш сприятливі умови для росту та розвитку рослин польових культур шляхом використання доступних агротехнічних прийомів спираючись на знання про їх вплив на основні фізіолого-біологічні процеси рослин;

- Використовувати показники основних фізіологічних процесів рослин рослин для оцінки їх фізіологічного стану;
- Регулювати інтенсивність протікання основних фізіологічних процесів з метою досягнення високої індивідуальної продуктивності рослин;
- Управляти продукційним процесом посівів польових культур шляхом регулювання основних фізіолого-біологічних процесів рослин та зміни умов існування рослин внаслідок застосування доступних агротехнічних прийомів.

РОЗДІЛ І. ПРЕДМЕТ, МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА КОРОТКА ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

1.1. Предмет та методи досліджень у фізіології рослин

Основним завданням агропромислового комплексу кожної держави Світу є забезпечення продовольчої безпеки. Оскільки площа ріллі залишається відносно сталою то збільшення обсягів виробництва сільськогосподарської продукції можливе лише на основі всебічної інтенсифікації агротехнологій вирощування польових культур. В неконтрольованих умовах польового виробництва особливо гострою є проблема залежності рівня продуктивності посівів від погодних умов впродовж вегетації рослин. Наслідком цього є різкі коливання обсягів виробництва рослинницької продукції у різні роки та періодичне виникнення дефітиту тих чи інших видів продуктів харчування рослинного походження.

Забезпечення сталого рівня врожайності посівів сільськогосподарських культур досягається впровадженням еколого-адаптивних технологій їх вирощування, які враховують фізіолого-біологічні особливості рослин та їх реакції на умови оточуючого середовища. Тому глибокі знання, а відповідно і розуміння технологіями фізіологічних процесів, що протікають у клітинах, їх взаємопов'язаність на клітинному та фітоценотичному рівнях дозволить не лише розробляти, а й своєчасно корегувати агротехнології вирощування сільськогосподарських рослин.

Рослинам притаманні ряд унікальних властивостей, які істотно відокремлюють їх від інших біологічних об'єктів, що населяють Землю. Зелені рослини за обсягами синтезу органічних речовин значно перевершують штучне їх виробництво. Рослинам властиві висока форма цілісності та взаємопов'язаності всіх фізіологічних процесів, тісний зв'язок з оточуючим середовищем і різноманітні реакції на зміну тих чи інших умов оточуючого середовища. В рослинництві надзвичайно важливо знати такі реакції, що дозволить завчасно застосувати відповідні заходи, ще до порушення протікання того чи іншого фізіологічного процесу, завдяки чому не відбудеться зменшення продуктивності посівів подільових культур.

Тому предметом сучасної фізіології рослин є функції живих рослинних організмів, їх органів, тканин, клітин та їх компонентів, причини тих чи інших проявів життєдіяльності, та їх залежність від внутрішніх та зовнішніх факторів. Дослідження в області фізіології рослин проводяться в надзвичайно широкому діапазоні починаючи від субмікроскопічного рівня до цілісної рослини та агроценозу.

У фізіології рослин як і інших біологічних науках основним методом пізнання фізіолого-біологічних процесів, що протікають у рослинах є дослід. Відповідно фізіологія рослин є експериментальною наукою в якій широко застосовуються як загальнобіологічні методи досліджень, так і специфічні, які обмежено або майже не використовуються в інших науках.

У сучасних фізіологічних дослідженнях використовують три основних методи: описовий (спостереження та порівняння), історичний та експериментальний.

Експериментальний метод вважається основним тому що лише він дозволяє всебічно дослідити той чи інший фізіолого-біохімічний процес та його залежність від внутрішніх та зовнішніх факторів. Включає в себе три основні групи методів: лабораторні, вегетаційні та польові методи.

Лабораторний метод передбачає проведення досліджень в лабораторних умовах і його найбільш широко застосовують для вивчення обміну речовин, визначення хімічного складу та якості отриманої продукції, тощо.

Веgetаційний метод включає в себе вирощування рослин та послідовне вивчення того чи іншого фізіологічного процесу у теплицях, оранжереях, фітототронах, камерах штучного клімату. Однією із головних його особливостей є те, що він дозволяє контролювати умови оточуючого середовища рослин та проводити їх моделювання відповідно до потреб рослин, які у більшості випадків вирощують у вегетаційних посудинах наповнені піском, ґравієм, водою. Це є перевагою цього методу і водночас недоліком. Оскільки таке середовище істотно різниться від ґрунту. Величезною перевагою фітотронів та камер штучного клімату є можливості не лише регулювання умов росту та розвитку рослин, а й їх моделювання відповідно до поставлених завдань дослідження. Крім цього впродовж одного року можна отримати декілька поколінь у рослин.

Польовий метод вважається основним методом досліджень у фізіології рослин. Рослини вирощуються на спеціально відведених дослідних ділянках і перебувають під впливом всіх факторів природного походження. Зазвичай це тривале дослідження впродовж декількох років.

У фізіологічних дослідженнях широко використовуються група фізичних та хімічних методів. Фізичні методи насамперед застосовуються при вивченні водного режиму рослин, поглинання елементів живлення коренями, у дослідженнях з вивчення росту та рухів у рослин. Хімічні методи використовують для визначення хімічного складу рослин, перетворення хімічних елементів та речовин у рослинах. У цій групі особливо велике значення мають методи фізичної та біологічної хімії такі як метод мічених атомів та хроматографії.

В останні десятиріччя широкого впровадження у фізіології рослин набуло використання методів стерильних культур, ізолюваних тканин та органів. Їх використання дозволило реалізувати низку теоретичних передбачень з послідуною практичною реалізацією.

Для вивчення клітини, клітинних органел, особливостей будови тканин застосовують електронноскопічний та рентгеноскопічний методи. Їх можливості є значно більшими порівняно з використанням світлових мікроскопів.

У сучасних фізіологічних дослідженнях використовуються математичні методи та методи моделювання. Їх застосування дозволяє більш об'єктивно аналізувати отримані результати досліджень та виявити існування складних взаємозв'язків між фізіолого-біохімічними процесами, що відбуваються у рослинах за певних умов оточуючого середовища. Результати досліджень з використанням методів моделювання розглядаються як теоретичні передумови для розробки та запровадження еколого-адаптивних технологій вирощування польових культур.

Фізіологія рослин має тісний взаємозв'язок з багатьма науками не лише біологічного напрямку. Впершу чергу це такі науки як ботаніка, цитологія, біохімія, агрохімія, генетика, біофізика, фітопатологія, імунологія, екологія, рослинництво, селекція рослин, овочівництво, плодівництво, біотехнологія та іншими. Вона виступає теоретичною основою рослинництва, плодівництва та овочівництва.

Розробка та запровадження технологій вирощування сільськогосподарських культур неможливі без використання теоретико-практичних розробок в області фізіології рослин.

1.2.Коротка історія розвитку фізіології рослин

Людство почало цікавитися ростом та розвитком рослин з далеких часів. Сучасний стан розвитку фізіології рослин як науки є результатом тривалого понад двохсотрічного розвитку. В XVII – XVIII сторіччі вона відокремилася від ботаніки та загальної біології і сформувалася як самостійкий напрямок біологічних досліджень.

Голандський вчений Ян Батіст ван Гельмон (1579 – 1644рр.) спираючись на результати досліджень отримані у вегетаційних дослідах стверджував, що вода є основним поживним субстратом для рослин. Не дивлячись на хибність цих заключень можна вважати, що саме він започаткував використання наукового підходу до вивчення фізіолого – біологічних процесів у рослин.

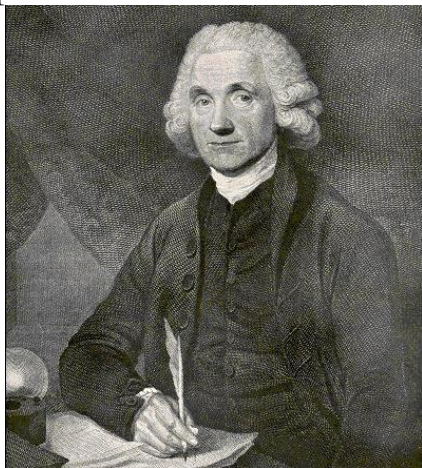


Рис.1.1. Джозеф ПРИСТЛІ
(1733 – 1804)

На початку 18 сторіччя англійський ботанік та хімік С.Гейлс висловив думку про те, що зелені рослин можуть житися за допомогою листків із повітря. Це припущення переконливо було підтверджено англійським хіміком Дж. Прістлі. У 1771 році він експериментально підтвердив здатність зелених рослин до газобміну з оточуючим середовищем, стверджуючи, що зелені рослини здатні покращувати повітря. Це вважається відкриттям процесу фотосинтезу у зелених рослин. Ян Інгенгауз (1730 – 1799рр.) у 1779 році переконливо показав, що зелені рослини здатні виділяти молекулярний кисень лише на світлі.

Термін «фотосинтез» було запропоновано у 1887 році Вільгельмом Пфеффером. Величезний вклад в подальший розвиток вчення про фотосинтез у рослин зроблений Ж.Сенеб'є(1742 – 1809рр.). У 1782 році вчений експериментально обґрунтував, що вуглець, який входить до складу органічних речовин у рослин належить карбоновому газу, який вони поглинають листками.



Рис.1.2. Жан СЕНЕБ'Є
(1742 – 1809)

У 1791 році Ж.Сенеб'є запропонував термін “Фізіологія рослин”, а у 1800 році видав перший у Світі підручник з фізіології рослин. Тому цей рік вважається офіційною датою зародження фізіології рослин як науки. Ж. Сенеб'є не лише сформулював суть та основні завдання фізіології рослин як науки, а й започаткував дослідження з вивчення інтенсивності фотосинтезу залежно від довжини хвилі різних променів. Значний обсяг його досліджень присвячений

вивченню транспірації у рослин.

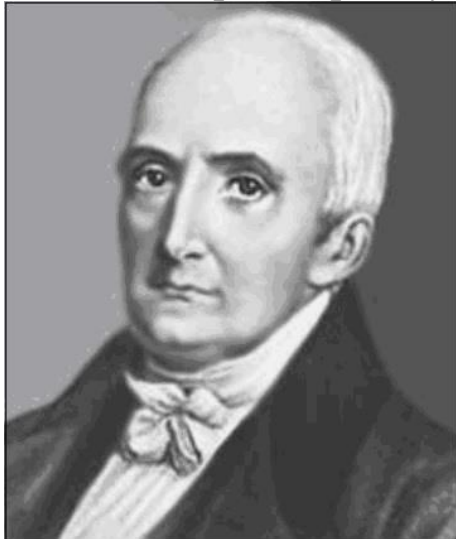


Рис. 1.3. Нікола Теодор Де
СОССЮР
(1767 – 1845)

Нікола Теодор Соссюр(1767 – 1845рр.) вперше застосував точні методи досліджень з вивчення газообміну у рослин. Завдячуючи цьому він стверджував, що зелені рослини не лише поглинають CO_2 із повітря, а й здатні до його виділення. Тому його вважають основоположником вчення про дихання у рослин. Він експериментально показав, що в процесі дихання рослини поглинають кисень із повітря. Ним також обгрунтована участь води у процесі фотосинтезу.

На теренах колишнього Радянського Союзу до складу якого входила і Україна основоположниками фізіології рослин вважаються Андрій Сергійович Фамінцин (1835 – 1918рр.) та Кліментій Аркадійович Тімірязєв(1843 – 1920 рр.).

В Україні основоположником фізіології рослин є Йосип Васильович Баранецький(1843 – 1905 рр.) – професор Київського університету, учень А.С.Фамінцина. Його дослідження присвячені вивченню росту у рослин, водному їх режиму та особливостям анатомічної будови рослин. Він був організатором лабораторії фізіології та анатомії рослин в Університеті святого Володимира в Києві.

Величезний вклад у становлення та розвиток вітчизняної фізіології рослин внесли Євген Пилипович Вотчал (1864 – 1937рр.) та Володимир Іванович Любименко (1873 – 1937рр.). Є.П.Вотчал вважається основоположником фізіології польових рослин в Україні.

Ним обгрунтовано переміщення води по рослині, розроблені теоретичні основи вирощування соняшнику, започаткований фізіолого-екологічний напрямок досліджень процесу фотосинтезу, виявлена зміна інтенсивності фотосинтезу впродовж світлового дня і присутність його депресії у часи найбільш інтенсивного освітлення рослин у денні години, вивчені особливості накопичення та переміщення цукрів у коренеплодах цукрових буряків. У 1898 році очолив кафедру фізіології рослин та мікробіології у Київському політехнічному університеті (нині кафедра фізіології, біохімії рослин та біоенергетики НУБІП). З 1920 року працював деканом сільськогосподарського факультету, який пізніше був реорганізований у Київський сільськогосподарський інститут (нині НУБІП).

Маючи глибокі теоретичні напрацювання у питаннях посухостійкості рослин Є.П.Вотчала у 1927 році обрано головою комісії Всеукраїнської академії наук з вивчення сортів рослин. Ним запропоновані принципово нові шляхи оцінки посухостійкості сортів. Створена ним наукова школа до якої входять відомі вчені-фізіологи рослин В.Р.Заленський, В.В.Колкунов, А.С.Оканенко, В.К.Залеський, О.О.Табенцький та І.М.Толмачов сприяли



Рис. 1.4. Йосип Васильович
БАРАНЕЦЬКИЙ (1843 – 1905)



Рис. 1.5. Євген Пилипович
ВОТЧАЛ (1864 – 1937)

подальшому розвитку фізіології рослин сільськогосподарських культур.



Рис. 1.6. Володимир
Миколайович ЛЮБИМЕНКО
(1873 – 1937)

В.І.Любименко велику увагу в своїх дослідженнях приділяв вивченню особливостей синтезу та вмісту хлорофілу у різних рослин. Тому йому вдалося виявити існування різних порогів протікання фотосинтезу у світлолюбивих та тіньовитривалих рослин.

В.І.Любименко визначив співвідношення між хлорофілом та каротиноїдами у рослин. Ним започатковано вчення про реакцію рослин на тривалість дня та ночі тобто фотоперіодизм.

В.Р.Заленський, який був професор Київського політехнічного університету, у період з 1899 по 1908 рік та Київського університету Т.Г.Шевченка з 1908 по 1914 рік, вивчав посухостійкість у рослин. Досліджуючи явище ксероморфізму у рослин йому вдалося виявити тісний взаємозв'язок між будовою листків та місцем їх розташування на рослинах. Пізніше таку закономірність названо законом Заленського.

Основоположником вчення про фітогормони у рослин вважається випускник Київського університету Т.Г.Шевченка Микола Григорович Холодний (1882 - 1953рр.). Він першим у Світі сформулював погляди Ч.Дарвіна на фітогормони у рослин. Його розробки лягли в основу фітогормональної теорії розвитку рослин відомої під назвою Холодного-Вента. Він автор фундаментальної монографії «Фитогормоны» у якій розкриті основні



Рис. 1.7. В'ячеслав
Рафаїлович ЗАЛЕНСЬКИЙ
(1875 – 1923)

його погляди про біохімічну природу процесів активації та гальмування росту у рослин.



Рис. 1.8. Володимир Іванович
ПАЛАДІН
(1859 – 1922)

основних груп ферментів – дегідрогеназ та оксидаз. В.І.Паладін вперше виявив різниця між запасними та цитоплазматичними білками. Відомими його учнями та послідовними були М.О.Максимов, С.П.Костичев та ін.



Рис. 1.9. Микола Григорович
ХОЛОДНИЙ
(1882 - 1953)

транспірації у рослин.

Ваговим поштовхом розвитку фізіології рослин в Україні після другої Світової війни було створення Інституту фізіології рослин і

Розвиток вчення про дихання у рослин нерозривно пов'язаний з дослідженнями Володимира Івановича Паладіна(1859 – 1922pp.). Він був професором Харківського, Варшавського та Петербургського університетів. Організатор кафедри фізіології та анатомії рослин Харківського університету (1889-1897pp.), пізніше очолював Нікітський батанічний сад. Основні його праці присвячені вивченню процесу дихання та участі в ньому ферментів. Ним запропонована теорія дихання як сукупність ферментативних реакцій, що протікають за участі двох

Нестор Теодорович Гаморака (1892 – 1937pp.) – засновник та директор Ботанічного саду Подільського державного аграрно-технічного університету, завідувач кафедри ботаніки Інституту технічних культур, з 1930 року професор відділу фізіології Інституту ботаніки ВУАН. Основним науковим доробком є дослідження процесу транспірації та анатомічної будови продохів у рослин, розробив та запровадив ряд методів і сконструював декілька приладів для визначення

агрохімії АН УСССР. Першим його директором у період з 1946 по 1953 був Олександр Іванович Душечкін (1874 – 1954 рр.).

Його фундаментальні дослідження в області живлення рослин, перетворення поживних елементів у ґрунті та надходження їх до рослин дозволили йому розробити ряд високоефективних прийомів застосування добрив при вирощуванні польових культур та збереження родючості ґрунтів. Ним першим серед вчених колишнього Радянського Союзу здійснено теоретичне обґрунтування доцільності ранньовесняних посівів озимих культур. Цей агротехнічний прийом широко використовується і в наш час.

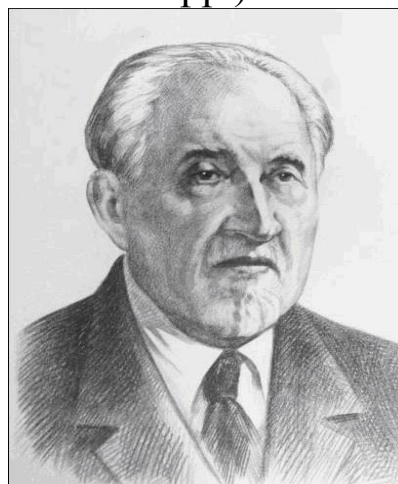


Рис. 1.10. Олександр Іванович
ДУШЕЧКІН
(1874 – 1954)

На момент свого створення Інститут фізіології рослин та агрохімії у своєму складі мав лише чотири відділи, пізніше їх кількість збільшилася до шести. Їх очолювали відомі вчені такі як П.А.Власюк, А.І.Душешкін, Н.А.Тюленев, Т.Т.Демиденко, А.Г.Михайловський та А.С.Оканенко. З 1953 року директором цього інституту працював Петро Антипович Власюк. Це видатний вчений – фізіолог в області живлення рослин, біохімії, ґрунтознавства, мікробіології та агрохімії. Він фундатор вчення про мікроелементи та їх фізіологічне значення для росту та розвитку рослин в Україні. Автор 40 монографій та навчальних посібників, більше 1000 наукових статей та тез. Під його керівництвом захищено 27 дисертацій на здобуття наукового ступеня доктора наук та 159 дисертацій на здобуття кандидата наук. Найбільш відомими послідовниками П.А.Власюка є П.П.Кибаленко, З.М.Климовицька, В.І.Івченко, Є.В.Рудакова та ін.

П.А.Власюк одним із перших на теренах колишнього Радянського Союзу використав ізотопний метод досліджень. З його ініціативи та безпосереднього керівництва у період з 1950 по 1956 рік та з 1962 по 1964 рік було проведено обстеження ґрунтів в усіх областях України. Це дозволило створити перші в Україні картографи вмісту мікроелементів у ґрунтах. У 1955 році під його керівництвом

створений відділ фізіології та біохімії мікроелементів в Українському науково-дослідному інституті фізіології рослин. У 1962 році ця установа реорганізована в Інститут фізіології рослин, а нині має назву Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України.



Рис. 1.11. Петро Антипович
ВЛАСЮК (1905– 1980)

П.А.Власюк у 1969 році ініціював видання наукового журналу «Физиология и биохимия культурных растений», який виступав головною платформою для наукових дискусій в області фізіології та біохімії рослин колишнього Радянського Союзу. Поряд з цим він був членом редколегії багатьох наукових журналів і одночасно очолював Наукову раду при АН УРСР з проблеми «Мікроелементи», яка координувала всі дослідження з вивчення мікроелементів в Україні та Молдові.

Вагомий вклад у розвиток фізіології рослин як науки в Україні внесли також А.В.Манорик, А.С.Оканенко, Д.М.Гродзинський, С.М.Кочубей, Ю.І.Гуляєв, С.І.Лебедев, Ф.Л.Калінін, Ю.П.Мельничук, С.О.Гребінський, В.С.Цибулько, В.В.Жмурко та ін.

1.3.Основні напрямки досліджень

Надзвичайно велика широкоплановість та глибина досліджень у сучасній фізіології рослин зумовила виділення у ній декількох наукових напрямів, які спрямовані на вирішення конкретних завдань.

Біохімічний – досліджує функціональне значення різних органічних речовин, що синтезуються у рослинах в процесі фотосинтезу, дихання, вивчає закономірності мінерального живлення рослин та фізіологічне значення окремих елементів живлення, визначає шляхи біосинтезу органічних речовин із простих мінеральних сполук та ряд інших питань пов'язаних із біохімічним перетворенням речовин у рослинах.

Біофізичний – досліджує питання поглинання, перетворення та використання енергії рослинами починаючи з клітинного і

закінчуючи фітоценотичним рівнем, загальні питання електрофізіології рослин, фізико-хімічні закономірності основних фізико-хімічних процесів у рослинах таких як фотосинтез, дихання, водний режим, кореневе живлення, синтез органічних речовин та інші.

Онтогенетичний – вивчає вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних та біофізичних процесів, морфогенез та обґрунтовує можливі шляхи управління розвитком рослин та посівами в цілому (фотоперіодизм, термоперіодизм, яровізація, загартування рослин, світлова культура та інш.).

Еволюційний – досліджує особливості еволюції видів, вивчає онтогенез рослин за певних екологічних умов існування, розглядає індивідуальний розвиток як реалізацію генетичної програми рослин та інш.

Екологічний – вивчає вплив та залежність фізіолого-біохімічних процесів рослин від умов оточуючого середовища та реакції рослин на зміну умов існування і на цій основі розробляє рекомендації сільськогосподарському виробництву по ефективному використанню добрив, регуляторів росту, створення оптимальних умов освітлення рослин та водного режиму рослин з метою підвищення продуктивності посівів.

Синтетичний – досліджує загальні закономірності росту рослин, енергетики та протікання взаємопов'язаних процесів таких як фотосинтез, дихання, поглинання елементів живлення, органоутворення.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. В якому році відкритий процес фотосинтезу ? 1. 1771 р. 2. 1800 р. 3. 1825 р. 4. 1900 р. 5. Правильної відповіді немає

2. Хто із вчених відкрив процес фотосинтезу ? 1. Ж. Сенеб'є 2. Н. Соссюр 3. А.С. Фамінцин 4. Д. Прістлі 5. Правильної відповіді немає

3. Хто із вчених передбачав здатність рослин жити за допомогою листків із повітря 1. Дж. Сенеб'є 2. С. Гейлс 3. В. Пфеллер 4. Д. Прістлі 5. Правильної відповіді немає

4.Ізотопний метод аналізу у фізіології рослин в Україні запроваджений 1. Н.Д.Сосюр 2. П.А.Власюк 3. Є.П.Вотчал 4. М.Г.Холодний 5. Правильної відповіді немає

5.Виберіть провідну установу по проведенню досліджень з фізіології рослин в Україні 1. Інститут землеробства НААН 2. Інститут рослинництва НААН 3. Інститут сільського господарства степової зони України НААН 4. Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України 5. Правильної відповіді немає

6.Виберіть найбільш повне визначення Фізіології рослин 1. Фізіологія рослин - це наука про органи та функції рослинного організму 2. Фізіологія рослин – це наука про функції рослинного організму, його органів, тканин, клітин, клітинних компонентів та причини тих чи інших проявів життєдіяльності рослинного Світу 3. Фізіологія рослин – це наука про біохімічні процеси, що протікають у рослинах 4. Фізіологія рослин – це наука про функції рослинного організму 5. Правильної відповіді немає

7.Для якої науки фізіологія рослин виступає теоретичною базою ? 1. Ботаніка 2. Генетика 3. Землеробство 4. Рослинництво 5. Правильної відповіді немає

8. Охарактеризуйте біохімічне направлення у фізіології рослин 1.Досліджує залежність внутрішніх процесів рослин від умов оточуючого середовища 2.Досліджує особливості еволюції видів, особин, індивідуальний розвиток рослин за певних умов існування, розглядає онтогенез як функцію генотипу 3. Досліджує загальні закономірності росту рослин, енергетики та кінетики взаємопов'язаних процесів (фотосинтезу, дихання, живлення, органоутворення) 4. Досліджує функціональне значення різних органічних сполук, закономірності мінерального живлення та шляхи біосинтезу органічних речовин 5.Правильної відповіді немає.

9. До періодичних вітчизняних видань, що публікують наукові статті з фізіології рослин, належать 1. Агрохімія 2. Генетика 3. Селекція та насінництво 4.Вісник аграрної науки 5. Правильної відповіді немає

10. Основним методом досліджень у фізіології рослин є 1. Лабораторний метод 2. Польовий метод 3. Лабораторно-польовий метод 4. Метод електрофорезу 5. Правильної відповіді немає

11. Охарактеризуйте біофізичне направлення у фізіології рослин 1. Досліджує загальні закономірності росту рослин, енергетики та

кінетики взаємопов'язаних процесів (фотосинтезу, дихання, живлення, органоутворення) 2. Вивчає питання енергетики клітини, електрофізіології рослин, фізико-хімічні закономірності процесів фотосинтезу та дихання, водного режиму, кореневого живлення, росту та розвитку рослин 3. Досліджує функціональне значення різних органічних сполук, закономірності мінерального живлення та шляхи біосинтезу органічних речовин 4. Досліджує вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних та біофізичних процесів, морфогенез та можливі шляхи управління розвитком рослин 5. Правильної відповіді немає

12. Основоположником вчення про мікроеlementи в Україні є 1. П.А.Власюк 2. В.І.Паладін 3. Є.П.Вотчал 4. М.Г.Холодний 5. Правильної відповіді немає

13. Кого із вчених вважають основоположником вчення про дихання у рослин 1. Т.Соссюр 2. В.І.Любименко 3. Є.П.Вотчал 4. В.Р.Заленський 5. Правильної відповіді немає

14. Основоположником вчення про фітогормони у рослин є ? 1. Н.Т.Гаморака 2. В.І.Паладін 3. Є.П.Вотчал 4. М.Г.Холодний 5. Правильної відповіді немає

15. Охарактеризуйте онтогенетичне направлення у фізіології рослин 1. Досліджує особливості еволюції видів, особин, індивідуальний розвиток рослин за певних умов існування, розглядає онтогенез як функцію генотипу 2. Досліджує загальні закономірності росту рослин, енергетики та кінетики взаємопов'язаних процесів (фотосинтезу, дихання, живлення, органоутворення) 3. Вивчає питання енергетики клітини, електрофізіології рослин, фізико-хімічні закономірності процесів фотосинтезу та дихання, водного режиму, кореневого живлення, росту та розвитку рослин 4. Досліджує вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних та біофізичних процесів, морфогенез та можливі шляхи управління розвитком рослин 5. Правильної відповіді немає

16. Хто із вчених є основоположником фізіології рослин в Україні ? 1. В.Р. Зеленський 2. Й.В.Баранецький 3. В.І.Любименко 4. О.І.Душечкін 5. Правильної відповіді немає

17. Хто із вчених запропонував термін “Фізіологія рослин”? 1. Ж.Сенеб'є 2. Т.Соссюр 3. Й.В.Баранецький 4. В.Р.Заленський 5. Правильної відповіді немає

18. Охарактеризуйте еволюційне направлення у фізіології рослин 1. Досліджує особливості еволюції видів, особин, індивідуальний розвиток рослин за певних умов існування, розглядає онтогенез як функцію генотипу 2. Досліджує загальні закономірності росту рослин, енергетики та кінетики взаємопов'язаних процесів (фотосинтезу, дихання, живлення, органоутворення) 3. Досліджує функціональне значення різних органічних сполук, закономірності мінерального живлення та шляхи біосинтезу органічних речовин 4. Досліджує вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних та біофізичних процесів, морфогенез та можливі шляхи управління розвитком рослин 5. Правильної відповіді немає

19. Офіційною датою зародження фізіології рослин вважається 1. 1771 р. 2. 1800 р. 1825 р. 1900 р. 5. Правильної відповіді немає

20. В якому році у Світі був виданий перший підручник з фізіології рослин ? 1. 1771 р. 2. 1800 р. 1825 р. 1900 р. 5. Правильної відповіді немає

21. Хто є автором першого у Світі підручника з фізіології рослин ? 1. Й.В.Баранецький 2. Ж. Сенеб'є 3. Є.П.Вотчал 4. В.Р.Заленський 5. Правильної відповіді немає

22. Охарактеризуйте еволюційне направлення у фізіології рослин 1. Досліджує залежність внутрішніх процесів рослин від умов оточуючого середовища 2. Досліджує особливості еволюції видів, особин, індивідуальний розвиток рослин за певних умов існування, розглядає онтогенез як функцію генотипу 3. Досліджує функціональне значення різних органічних сполук, закономірності мінерального живлення та шляхи біосинтезу органічних речовин 4. Досліджує вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних та біофізичних процесів, морфогенез та можливі шляхи управління розвитком рослин 5. Правильної відповіді немає

23. За допомогою якого методу у фізіології рослин досліджують шляхи перетворення мінеральних речовин у рослинах ? 1. Лабораторного методу 2. Польового методу 3. Методу мічених атомів 4. Методу електрофорезу 5. Правильної відповіді немає

24. За допомогою якого методу можна розділити суміш речовин на складові частини ? 1. Методу вегетаційних судин 2.

Цитологічного методу 3. Хроматографічного методу 4. Методу мічених атомів 5. Правильної відповіді немає

25. Охарактеризуйте синтетичне направлення у фізіології рослин 1. Досліджує загальні закономірності росту рослин, енергетики та кінетики взаємопов'язаних процесів (фотосинтезу, дихання, живлення, органоутворення) 2. Вивчає питання енергетики клітини, електрофізіології рослин, фізико-хімічні закономірності процесів фотосинтезу та дихання, водного режиму, кореневого живлення, росту та розвитку рослин 3. Досліджує функціональне значення різних органічних сполук, закономірності мінерального живлення та шляхи біосинтезу органічних речовин 4. Досліджує вікові закономірності розвитку рослин, які залежать від внутрішніх біохімічних та біофізичних процесів, морфогенез та можливі шляхи управління розвитком рослин 5. Правильної відповіді немає

26. Яку перевагу має метод електрофорезу перед хроматографічним методом ? 1. Дозволяє розділити складну суміш речовин на складові частини за масою, розміром та електричним зарядом молекул 2. Дозволяє розділити складну суміш на складові частини за масою молекул 3. Дозволяє розділити складну суміш на складові частини за розміром молекул 4. Дозволяє розділити складну суміш на складові частини за просторовою організацією молекул 5. Правильної відповіді немає

27. Основоположником фізіології польових рослин в Україні є 1. Є.П.Вотчал 2. А.С.Оканенко 3.В.І.Паладін 4. С.П.Костичев 5. Правильної відповіді немає

28. Хто із вчених довів участь води у процесі фотосинтезу ? 1. П.А.Власюк 2. Ж. Сенеб'є 3. Є.П.Вотчал 4. Н.Т.Соссюр 5. Правильної відповіді немає

29. В.І.Любименко досліджував ? 1. Питання посухостійкості рослин 2. Питання мінерального живлення рослин 3. Синтез хлорофілу та його вміст у різних рослин 4. Дихання у рослин 5. Правильної відповіді немає

30. Хто із вчених обґрунтував, що зелені рослини здатні виділяти кисень в оточуюче середовище лише на світлі? 1. Я.Інгенгауз 2. Ж. Сенеб'є 3. Є.П.Вотчал 4. А.І.Душечкін 5. Правильної відповіді немає

РОЗДІЛ II. БУДОВА ТА ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

2.1.БУДОВА КЛІТИНИ

2.1.1.Клітинна будова рослин

Всі біологічні об'єкти, за виключенням вірусів, що населяють Землю мають клітинну будову. Вчення про клітинну будову організмів було сформовано німецькими вченими ботаніком М.Шлейденом (1838) та зоологом Т.Шваном(1839). Головним її положенням було твердження про те, що всі біологічні об'єкти складаються із клітин. Розвиток вчення про клітину весь час взаємопов'язане із відкриттям та вдосконаленням мікроскопу. Адже людське око має можливість бачити частинки не менші 0,1мм.

Але першість у питанні вивчення клітини як елементарної складової біологічних об'єктів належить англійському фізику Роберту Гуку. Він вперше застосував термін клітина (cellula) у своїй книзі “Мікрографія” (1664) при описі дрібних пор кори коркового дуба. Дещо пізніше у 1682 році англійський ботанік Неемія Грю спираючись на результати своїх спостережень робить таке ж саме заключення, що рослини складаються із пухирців чи клітин. Цей вчений ввів поняття “тканина” та “паренхіма”.

Великий вклад у подальший розвиток клітинної теорії було внесено чеським біологом Я.Пуркін'є(1787 – 1862рр.). Він запропонував внутрішнє середовище клітини називати протопластом (1825). До того ж він стверджував, що саме протопласт є живою речовиною, а не клітинна оболонка.

Англійський ботанік Роберт Браун (1830) описав ядро рослинної клітини. При цьому він наголошував, що ядро є обов'язковим компонентом усіх клітин. Дещо пізніше у 1846 році німецький ботанік Гуго фон Моль вперше розробив класифікацію рослинних тканин. Він запропонував розділяти поняття “протоплазма” та “клітинний сік”.

У кінці XIX сторіччя німецьким біологом вперше було доведено, що клітини здатні до поділу. До цього часу панувала думка основоположника клітинної теорії Т.Шванна, що нові клітини

виникають у середині старої або викристалізуються із клітинної рідини.

Використання електронного мікроскопу в цитології дозволило вченим пізнати ультраструктуру клітини, що дало поштовх для більш глибокого пізнання фізіолого-біохімічних процесів та шляхів перетворення енергії в клітині на молекулярному рівні.

Клітина це елементарна морфологічна та фізіологічна одиниця рослин, якій притаманні ряд функцій, що забезпечують життєдіяльність рослини та фітосистем в цілому. Всі фізіолого-біохімічні процеси такі як ріст, фотосинтез, дихання, розмноження, поглинання елементів живлення відбуваються завдяки процесам, що протікають в елементарних клітинах чи їх органелах.

Клітині властиві всі прояви життєдіяльності живих організмів:

- Ріст та розмноження;
- Поглинання елементів живлення;
- Виділення різних речовин;
- Дихання;
- Збудливість.

Клітина як елементарна складова рослини забезпечує:

- Протікання всіх фізіолого-біохімічних реакцій та процесів у рослинах;
- Ріст рослин;
- Розвиток рослин;
- Розмноження рослин;
- Спадковість рослин;
- Мінливість рослин;
- Взаємозв'язок з оточуючим середовищем;
- Реакцію рослин на умови оточуючого середовища.

Всі органи рослин складаються із клітин, які різняться між собою розмірами, формою та функціями. Форма клітини залежить від її спеціалізації та місця розташування. Рослинні клітини за формою бувають шароподібними, еліпсоїдними та призматичними. Розміри рослинних клітин є дещо більшими ніж тваринних організмів.

Довжина клітини може змінюватися від 20 до 1000 мкм або навіть десятків сантиметрів (1 мкм = 0,001мм). Діаметр – від декількох мікрометрів до десятків сантиметрів. Більшість клітин мають розміри від 20 до 50 мкм.

Клітина – це основна елементарна частина всіх біологічних об'єктів, крім вірусів. В кінці ХХ сторіччя ряд вчених запропонували структурувати рослинну клітину. Зокрема Е.Ліберт (1976) виділяє у рослинній клітині три основні складові частини: оболонку, протопласт і вакуолю. До складових частин протопласту він відносить ядро, мітохондрії і пластиди. Рибосоми ставить в інший ряд по тій причині, що вони містяться як в ядрі, так і цитоплазмі.

Відомий український фізіолог С.І.Лебедев (1988) поділяє клітину на дві складові: оболонку і протопласт. Протопласт складається із ядра та цитоплазми, в якій містяться решта клітинних органел. Крім того він всі клітинні органели цитоплазми поділяв на три групи. Перша - органели, що приймають участь у перетворенні енергії у клітині. Сюди належать хлоропласти та мітохондрії. До другої групи він відносив органели, що забезпечують реплікацію білкових молекул – рибосоми та полісоми. Третя група – комплекс клітинних органел, які приймають активну участь у різноманітних синтетичних реакціях та обміні речовин. Належать сюди сферосоми, лізосоми, елойополасти, апарат Гольджі та інш.

2.1.2.Ядро

Рослинні клітини в основному містять одне ядро. Форма та розміри ядра є різними не лише у різних видів рослин, але навіть в межах однієї тканини. В основному ядра рослинних клітин мають кулясту чи яйцеподібну форму. Діаметр коливається від 10 до 30 мкм. Воно займає у середньому 1/5 об'єму клітини.

Основними функціями ядра є регуляторна та спадкова.

Ядро вкрите ядерною оболонкою, яка складається із двох мембран. Вона відокремлює його від цитоплазми. В певних місцях ядерної оболонки є пори. Завдяки їм відбувається взаємозв'язок між цитоплазмою та ядром (вихід і-РНК, надходження до ядра білків, нуклеотидів та речовин, що активують гени в ДНК).

Внутрішнє середовище ядра називають ядерним соком або нуклеоплазмою. Хімічний склад представлений водою, білками,

нуклеїновими кислотами, нуклеотидами та іонами мінеральних речовин. Ядро містить так званий хроматин. Це комплекс ДНК, РНК та білків гістонів. ДНК – це основний матеріальний носій спадковості рослин. В заключній фазі інтерфази відбувається конденсація хроматину і утворюються хромосоми. Їх можна спостерігати лише під час поділу клітини. Соматичні клітини містять подвійний диплоїдний набір хромосом, а статеві клітини – одинарний гаплоїдний. Кількість хромосом це видова ознака.

Ядро клітини може перебувати у двох станах: фазі поділу та спокою. Стан спокою – це інтервал між поділом клітини і називають його інтерфазою. В інтерфазі протікають різноманітні реакції синтетичного та гідролітичного спрямування.

В ядрі може міститися одне або декілька ядерця. Їх кількість залежить від кількості супутникових хромосом. Ядерця не мають оболонки і утворюються на окремих ділянках ДНК, які містять велику кількість генів, що контролюють синтез рибосомальної РНК. Такі ділянки молекули ДНК називають ядерцевими організаторами.

2.1.3.Цитоплазма

Цитоплазма основна речовина клітини – напівпрозора, в'язка маса, яка має складну будову. Відповідно із сучасними уявленнями, які отримані завдяки використанню електронного мікроскопу, цитоплазма має цитоплазматичний матрикс (гіалоплазму) та систему різноманітних мембранних компонентів.

Багато вчених вважають, що гіалоплазма не є гомогенним колоїдним розчином. В своєму складі вона містить своєрідні тривимірні решітки, які складаються із тонких білкових тяжів. Це мікротрабекулярна решітка. Вона заповнює весь простір цитоплазми. Мікротрабекулярна решітка, мікротрубочки та мікрофіламенти складають цитоскелет клітини.

Мікротрубочки це дуже тонкі органели цитоплазми діаметром до 24 нм. Всі вони побудовані із білку тубуліну. Мікротрубочки утворюють веретено поділу клітини під час мітозу чи мейозу та забезпечують внутрішньоклітинний транспорт різноманітних сполук. Мікрофіламенти це ще більш тонкі (до 7 нм) білкової природи нитки цитоплазми. Ці тяжі складають основу рухової системи клітини при внутрішньоклітинних рухах цитоплазми чи клітинних органел.

Хімічний склад цитоплазми наступний: вода – 80 – 90%, білки – 10 – 12%, ліпіди – 2 – 3%, цукри – 1-2%, мінеральні речовини – 1 – 2 %.

Гіалоплазма не лише середовище в якому протікають тисячі біохімічних реакцій синтезу та розпаду різноманітних органічних речовин, а й підтримує внутрішню структуру клітини. Вона забезпечує також взаємообмін різноманітними речовинами між різними частинами клітини.

2.1.4.Ендоплазматична сітка

Рослинні клітини мають складну мережу субмікроскопічних трубочок, каналців, пухирців, мішечків, які об'єднані між собою та пронизують всю цитоплазму і відокремлені від неї одинарною біологічною мембраною. Її називають ендоплазматичною сіткою або ендоплазматичним ретикулом. Внутрішній простір ендоплазматичної сітки становить у межах 10 – 16% від загального об'єму клітини. Мембрани ендоплазматичної сітки утворюють єдине ціле із зовнішньою ядерною мембраною і водночас не взаємодіють із плазмолемою, що вкриває протопласт.

Виділяють дві функціонально відмінні зони ендоплазматичної сітки. Шорсткувата ЕПС вкрита безліччю рибосом, а частіше полісом і представлена в основному сплющеними мішечками. У цій області синтезуються білки, переважно мембранні, а також ферментні білки, що забезпечують синтез полісахаридів із яких формується клітинна оболонка. Гладенька ЕПС представлена тонкими трубочками. На ній відсутні рибосоми. У цій області синтезуються ліпіди, які необхідні для формування біологічних мембран.

Ендоплазматична сітка відіграє важливу роль у транспортуванні речовин як в межах клітини, так і між сусідніми клітинами через плазмодесми. Отже вона забезпечує тісний взаємозв'язок між клітинами тканин та рослини в цілому.

2.1.5.Клітинна оболонка

Клітинна оболонка виконує ряд надзвичайно важливих функцій. Механічна міцність клітин, їх розмір, форма та особливості просторового розміщення окремих органів у рослин забезпечуються

клітинною оболонкою. Це один із бар'єрів проти проникнення збудників хвороб та шкідників у рослину. Вона приймає активну участь у поглинанні, транспортуванні та виділенні речовин.

Клітинні оболонки різних клітин взаємопов'язані між собою. Таке об'єднання клітинних оболонок називають апопластом. Це основний шлях переміщення води та речовин по рослині. Клітинні оболонки мають пори через які проходять цитоплазматичні тяжі. Тобто протопласти різних клітин об'єднані в одну систему. Її називають симпластом.

Клітинна оболонка формується впродовж розвитку клітини. Після поділу материнської клітини в телофазі у дочірніх клітин утворюється спочатку серединна пластинка, потім впродовж подальшого їх розвитку формується первинна та вторинна оболонки.

Серединна пластинка з'єднує оболонки сусідніх клітин і складається із пектинових сполук. Молекули пектинової кислоти переплітаються між собою та молекулами геміцелюлози. Це щільне переплетіння молекул пектинової кислоти та геміцелюлози складає основу серединної пластинки. В її складі відсутня целюлоза, а відповідно і мікрофібрили.

Особливу роль серед пектинових речовин належать пектинам кальцію. Вони міцно з'єднують сусідні клітини між собою. У випадку дефіциту кальцію пектинові речовини ослизнюються і клітини роз'єднуються. Це процес мацерації тканин. Особливо помітним він є при дозріванні плодів. Пектинові речовини серединної пластинки розчиняються внаслідок чого плоди стають м'якими.

Первинна клітинна оболонка утворюється шляхом нашарування молекул целюлози протопластами сусідніх клітин на серединну пластинку. Товщина її становить від 0,1 до 1 мкм. Складається вона із мікро– та макрофібрил. Кожна мікрофібрила містить декілька целюлозних ланцюгів, які з'єднані між собою водневими зв'язками. Довжина мікрофібрили 1 – 5 мкм, а діаметр – 4 – 10 нм.

Мікрофібрили об'єднані у макрофібрили. Разом вони утворюють каркас клітинної оболонки, який розміщується у матриксу. Така будова первинної клітинної оболонки дозволяє проникати до клітини різноманітним сполукам діаметром 1,5 нм.

Матрикс це суміш пектинів, геміцелюлоз та білка. Він забезпечує тісну взаємодію мікрофібрил між собою. Білок представлений екстенсином. Цей глікопротеїд містить у своєму

складі до 90% всього оксипроліну клітини. Оксипролін приймає активну участь у процесах розтягування клітинної оболонки.

Клітини, що постійно діляться, а також багато спеціалізованих клітин мають лише первинну оболонку. Клітини, які завершили ріст починають формувати вторинну оболонку. На первинну оболонку нашаровується велика кількість молекул целюлози. Загалом її вміст досягає 60%. В матрикс включаються такі сполуки як кутин, лігніни, суберин, віск та інші. Завдяки цьому клітинна оболонка набуває надзвичайної міцності і вона повністю втрачає свою еластичність, а клітина відповідно здатність до подальшого поділу. Присутність лігніну свідчить про наявність у клітини вторинної оболонки. Інтенсивна лігніфікації спостерігається у клітин склеренхіми та таких елементах ксилеми як трахеї та трахеїди.

2.1.6.Вакуоля

Рослинні клітини мають одну або декілька вакуолей. Це клітинна органела, яка заповнена водним розчином (клітинним соком) і відокремлена від протопласту біологічною мембраною, яку називають тонопластом. На відміну від інших мембран, що покривають клітинні органели, протопласт є одинарною мембраною. Не дивлячись на це він також володіє вибірковою пропускну здатністю.

Меристематичні клітини взагалі не мають або ж містять декілька дрібних вакуолей. Паренхімні клітини мають одну або дві вакуолі, які можуть займати до 90 % всього об'єму клітини. Утворюються вакуолі шляхом відокремлення пухирців від ендоплазматичної сітки чи апарата Гольджі.

Хімічний склад вакуолярного соку не однаковий. Його концентрація складає у межах 0,4 – 0,6М. Він містить неорганічні речовини такі як іони натрію, калію, кальцію, магнію, хлору, сірки та фосфору. Із органічних речовин присутні вуглеводи, фенольні сполуки, білки, пігменти, алкалоїди, органічні кислоти та інші. Надходження цих речовин до вакуолі може відбуватися як за допомогою пермеаз, так і шляхом злиття з пухирцями апарату Гольджі. Останні поєднані із ендоплазматичною сіткою.

Вакуолі виконують ряд життєво важливих для клітини функцій. Особливо велика їх роль у формуванні осмотичних властивостей

клітини. Вони залежать від концентрації вакуолярного соку. Відповідно здатність до поглинання води із оточуючого середовища визначаються вакуолярною системою клітини. Вакуолі виконують запасну функцію у багатьох видів рослин. У зернівках пшениці вакуолі це місце відкладання запасних білків, а у коренеплодах цукрових буряків – цукрів.

У вакуолях містяться гідролітичні ферменти, а тому у живій клітині вакуолі виконують функції подібні до лізосом. Вакуолі здатні розщепити старі хлоропласти чи мітохондрії в результаті чого формуються окремі автофагічні вакуолі.

Загибель клітини супроводжується втратою тонопластом вибіркової проникненості. Внаслідок цього всі речовини, що містилися у вакуолі вільно виходять у протопласт викликаючи автоліз клітини – її саморуйнацію. Автоліз у клітинах найбільш часто відбувається після інфікування їх збудниками хвороб чи її механічного пошкодження.

2.1.7.Рибосоми

Рибосоми це дрібні клітинні органели розміром до 22 нм, які не мають мембрани. Зазвичай вони сферичної форми чи грибоподібні. Вперше описані америикаським біологом Д.Е.Паладе в 1953 році. Він дослідив, що рибосоми є нуклепротеїдами. Основними сполуками є високомолекулярна ДНК (60%) та білки.

Кожна рибосома складається із двох субодиниць із різним числом седиментації: малої (40 S) та великої (60 S). Мала субодиниця має одну молекулу 18SPHK та близько 40 молекул білків. До складу великої входять по одній молекулі 5S PHK, 25S PHK та 5,8S PHK та до 45 молекул білків. Субодиниці утворюються у ядрі клітини. Після їх виходу у цитоплазму відбувається їх взаємодія за участі і-PHK з утворенням рибосоми.

Кількість рибосом в одній клітині може становити кілька десятків тисяч. Їх чисельність може змінюватися в процесі індивідуального розвитку, під впливом температури оточуючого середовища, рівня живлення рослин, умов зволоження та інших факторів. Значний вплив на концентрацію рибосом має функціональна активність клітини. Вони можуть бути у вільному стані у цитоплазмі, прикріпленими до ендоплазматичного ретикула

чи перебувати у ядрі, мітохондріях та пластидах. Рибосоми, що кріпляться до ендоплазматичної сітки або знаходяться вільно у цитоплазмі мають більше число седиментації, яке становить 80 S і їх називають цитоплазматичними. Рибосоми, що входять до клітинних органел мають менший показник седиментації 70 S. Їх називають рибосомами органел.

Основною функцією рибосом є синтез білка. Вони забезпечують послідовне з'єднання активованих амінокислот в єдиний поліпептидний ланцюг відповідно до генетичної інформації закованої в ДНК. Безпосередню участь у білковому синтезі приймає інформаційна РНК, яка синтезується на основі ДНК у ядрі. Транспортування амінокислот до місця білкового синтезу здійснюється за допомогою транспортних РНК. Отже в білковому синтезу приймають участь рибосоми, іРНК та тРНК.

Білковий синтез відбувається за участі певної кількості рибосом. Одночасно у взаємодії з однією молекулою іРНК може бути від 5 до 70 рибосом. Тобто одночасно відбувається синтез відповідної кількості білкових молекул. Такі угруповання амінокислот називають полісомами.

2.1.8.Пластиди

Пластиди це система органоїдів, які характерні лише для рослинних клітин. Вперше пластиди були виявлені та описані Антоні Ван Левенгуком у 1676 році, але більш глибокі детальні їх дослідження були здійснені значно пізніше у 1882 році.

Пластиди вкриті подвійною білково-ліпідною мембраною, мають округлу чи лінзоподібну форму із розвинутою системою внутрішніх мембран. За кольором вони бувають двох типів: безбарвні до яких відносять протопласти, лейкопласти та етіопласти та забарвлені – хлоропласти та хромопласти.

Пластиди в своєму розвитку проходять декілька стадій:

- ювенільна фаза - ініціальні частинки, протопласти
- активна стадія – лейкопласти, хлоропласти
- дегенерація (стадія старіння) – хромопласти

Всі типи пластид утворюються із протопластид, які є в ембріональних клітинах коренів та стебел. Розмір їх до 1 мкм. В подальшому вони трансформуються в лейкопласти або ж хлоропласти. Хлоропласти у процесі старіння рослин перетворюються у хромопласти.

У лейкопластах відкладаються прозапас запасні органічні речовини. Тому залежно від того, яка сполука запасастся вони отримують відповідну назву. Так, якщо накопичується крохмаль то їх називають амілопласти, білки – протеїнопласти, жири – олеопласти.

Хлоропласти – зелені пластиди. Це унікальні клітинні органели, які здійснюють перетворення сонячної енергії в хімічну енергії органічних речовин. В них протікає процес фотосинтезу. Мають овальну форму з довжиною 5 – 10 мкм та діаметром – 2 – 3 мкм. Хлоропласти вкриті подвійною мембраною. Внутрішній простір хлоропластів називають строною. В ній розміщується ламелярна система тілакоїдів.

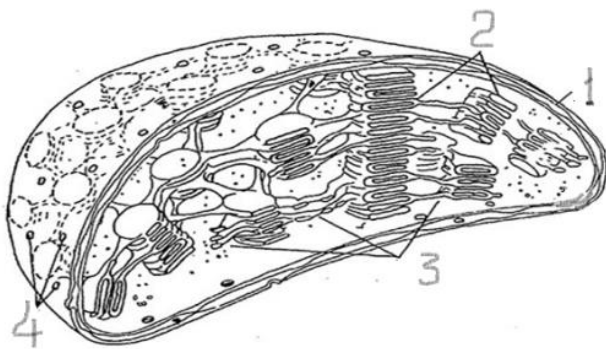


Рис. Хлоропласт (1 – подвійна білково-ліпідна мембрана; 2 – тілакоїди гран; 3 – тілакоїди строми; 4 - пори)

Внутрішня мембрана формує безліч монетоподібних утворень - тілакоїдів, які заповнені рідиною та розміщуються як купки монет. Такі зібрання тілакоїдів називають граною. Окремі грани з'єднані між собою поодинокими тілакоїдами – ламелами. Їх ще називають міжгранальними тілакоїдами.

Всі внутрішні полості тілакоїдів утворюють єдину замкнуту структуру яку прийнято називати фотоенергетичної системою хлоропласту.

На мембранах тілакоїдів розміщуються молекули зелених пігментів хлорофілів та жовтих і червоних пігментів каротиноїдів. Світлові реакції фотосинтезу відбуваються на мембранах тілакоїдів, а темнові – у стромі.

Хлоропласти містять власну ДНК та рибосоми. Це дозволяє їм ділитися не залежно від поділу клітини. Хлоропласти мають власну

ДНК-полімеразу, яка забезпечує самоподвоєння пластидної ДНК. Крім того присутність ДНК у хлоропластах визначає так звану нехромосомну спадковість у рослин. Інколи хлоропласти можуть розмножуватися брунькуванням.

Крім фотосинтезу у хлоропластах синтезуються хлорофіл, каротиноїди, окремі жирні кислоти та білки. Для цього в своєму складі хлоропласти мають рибосоми, які містять чотири молекули РНК: 16S, 23S, 4,5S та 5S. Мала субодиниця має 16S РНК, а три інших РНК розміщуються у великій субодиниці. Рибосоми у хлоропластах можуть перебувати у вільному стані або ж бути агрегатованими із тілакоїдами.

Хромопласти це нефотосинтезуючі пластиди, які містять велику кількість червоних та жовтих пігментів. За своєю формою, розмірами та будовою вони дуже подібні до хлоропластів. Забарвлення квіток та плодів у багатьох видів рослин зумовлено присутністю ксантофілів та каротиноїдів. Листки рослин у процесі старіння набувають помаранчевого, жовтого чи коричневого забарвлення внаслідок розкладання хлорофілу, а тому проявляється дія інших пігментів.

2.1.9. Мітохондрії

Назва цих клітинних органел походить від слів – *mitos* - нитка та *chondros* – зерно. У рослинних клітинах вони виявлені біологом Ф.Мевесом у 1904 році.

Мітохондрії це округлі або ж гантелеподібні утворення, які розсіяні по клітині. Розміри їх мінливі і залежать від функціональної активності клітини, реакції клітинного соку та осмотичного тиску. У гіпотонічних розчинах їх розміри збільшуються, а в гіпертонічних навпаки зменшуються. Зазвичай їх довжина складає від 1 до 6-10 мкм, а ширина – до 0,5 мкм. В одній клітині може перебувати сотні і навіть тисячі мітохондрій. Їх кількість у клітині збільшується з підвищенням її потреб в енергії.

Мітохондрії мають подвійну білково-ліпідну мембрану, а внутрішній простір називають матриксом. Внутрішня мембрана утворює численні гребнеподібні утворення, які отримали назву крист. Мембрани мітохондрій різняться між собою за хімічним складом та проницкістю для органічних та мінеральних речовин. Зовнішня мембрана містить більше ліпідів і є добре проникною для

низькомолекулярних сполук. Внутрішня мембрана містить комплекси, що забезпечують синтез АТФ і до того ж є потужним бар'єром для багатьох іонів.

Мітохондрії це енергетичні центри клітини в яких відбувається біологічне окислення продуктів фотосинтезу внаслідок чого клітина та рослини в цілому отримують енергію для своєї життєдіяльності. В них розміщуються ферментні системи, які задіяні в процесі дихання. Після окислення продуктів дихання вивільнена енергія накопичується в АТФ та інших енерговмісних сполуках.

В матриксу мітохондрій присутні ДНК, рибосоми та РНК. Це дозволяє їм здійснювати власний білковий синтез. Але близько 95 % білків, що містяться в мітохондріях все ж таки синтезуються рибосомами цитоплазми і надходять до мітохондрій. Тому їх вважають напівавтономними клітинними органелами.

У клітині мітохондрії постійно рухаються. Вони концентруються в тих частинах клітини, де відчувається найбільша потреба в енергії. Живуть мітохондрії впродовж декількох діб. Нові мітохондрії утворюються внаслідок їх поділу.

2.1.10.Апарат Гольджі

Апарат Гольджі у рослинних клітинах виявлений у 1957 році. Це система дископодібних мембранних цистерн (диктіосоми), що пов'язані із пухирцями, які ще називають пухирцями Гольджі. В одній диктіосомі нараховується від 4 до 8 мембранних плоских мішочків. Між ними розміщується гіалоплазма.

Кількість диктіосом в одній клітині може становити декілька тисяч.

Однією із найбільш важливих функцій апарату Гольджі є секреторна. Він забезпечує утворення та виділення різноманітних слизей, ефірної олії та клейких рідин у комахоїдних рослин. У зоні розміщення апарату Гольджі протікають різноманітні метаболічні процеси, зокрема такі як модифікація білків та ліпідів, ацилювання амінокислот та інші. Доведена його роль у формуванні серединної пластинки клітинної оболонки.

Вважається, що апарат Гольджі є зв'язуючим ланцюгом між мембранами ендоплазматичної сітки та плазмолемою.

2.2.МОЛЕКУЛЯРНА БУДОВА КЛІТИНИ

2.2.1.Хімічний склад рослинної клітини

Людина починаючи із давніх часів культивує ті чи інші рослини завдячуючи їх хімічному складу. Не дивлячись на те, що всі зелені рослини на Землі складаються із однакових хімічних елементів, цінність тієї чи іншої польової культури насамперед визначається хімічним складом господарської частини врожаю. Найбільш специфічними речовинами, які визначають господарське значення сільськогосподарських культур є вуглеводи, білки, жири та інші органічні речовини. Господарська цінність культури залежить не лише від кількості тих чи інших органічних речовин, а й їх співвідношення та властивостей.

На сьогоднішній день у земній корі та атмосфері виявлено більше 100 хімічних елементів. Але протопласт рослинної клітини на 99% складається із таких елементів як водень, вуглець, кисень, азот, фосфор та сірка. Ці хімічні елементи входять до складу вуглеводів, білків, жирів, нуклеїнових кислот та їх складових частин амінокислот, жирних кислот, куклеотидів, тощо.

Рослинні клітини мають наступний хімічний склад: вода – 85%, білки – 10%, РНК – 0,7%, ДНК – 0,4%, жири – 2%, інші органічні речовини – 0,4%, мінеральні речовини – 1,5%. У середньому на одну молекулу ДНК припадає 44 молекули РНК, близько 700 молекул білку та 7000 молекул жирів. Отже основною сполукою рослин є вода. Вона має вирішальне значення для існування всього біологічного світу на земній кулі.

У рослинній клітині вода перебуває у двох формах: вільному та зв'язаному. Частка вільної води становить близько 95%. Вона виступає головним розчинником та дисперсійним середовищем колоїдної системи клітини. Вміст зв'язаної води є значно меншим 4 – 5 %. Сюди відносять молекули води, які зв'язані із білками водневими та іншими зв'язками, а також ті, що входять до складу фібрилярних структур макромолекул. Вміст зв'язаної води у рослинній клітині визначає адаптивні властивості рослин до умов оточуючого середовища. Тому у рослин озимих культур її кількість завжди підвищується перед входженням їх у стан зимового спокою.

У рослинах одночасно протікають дві прямопротилежні групи біохімічних реакцій: анаболізму та катаболізму. Анаболізм або асиміляція – це синтез рослиною складних органічних речовин із більш простих сполук включаючи процес їх поглинання. Катаболізм або дисиміляція – це процеси розпаду складних органічних речовин на більш прості з одночасним виділенням хімічної енергії. В цю групу входять численні різноманітні гідролітичні реакції та біохімічні реакції біологічного окислення. Енергія, яка вивільняється в результаті дисиміляції використовується рослинами для їх росту та розвитку. Не дивлячись на прямопротилежний напрямок цих процесів між ними є багато спільного та тісний взаємозв'язок. Окремі сполуки, які з'являються внаслідок дисиміляції виступають вихідними речовинами в процесах асиміляції. Крім того енергомісткі речовини приймають безпосередню участь як в асиміляції, так і дисиміляції.

Органічні речовини, що входять до складу рослин поділяють на дві великі групи: первинні та вторинні. До первинних речовин відносять білки, вуглеводи, жири, нуклеїнові кислоти, амінокислоти. Групу вторинних речовин представляють глюкозиди, фенольні сполуки, алкалоїди, гормони, каучук, антибіотики, фітонциди, антоціани та інші. Представники другої групи виконують різноманітні фізіологічні та екологічні функції, навіть можуть мати велике господарське значення як каучук. При цьому слід розуміти, що такий поділ органічних речовин, що синтезуються у рослинах є у певній мірі умовним.

За фізіологічними функціями органічні речовини рослин ділять на структурні, запасні та транспортні. Основною функцією структурних речовин є будівельна, тобто участь у побудові клітинних органел. Сюди відносять вуглеводи, жири та білки. Запасні – це різноманітна група органічних речовин, які відкладаються про запас. Переважно це білки, вуглеводи та жири.

До транспортних форм відносять ті речовини, які здатні переміщатися по рослині. У вуглеводів основною транспортною формою є сахароза. Але у представників тонконогових крім сахарози транспортною формою є олігосахариди, що складаються із залишків фруктози. Амінокислоти є основною транспортною формою у білків. Оскільки ліпіди не здатні переміщатися по флоемі рослин то їх синтез відбувається у місцях накопичення чи здійснення фізіологічних

функцій. Тому у такі місця транспортуються вуглеводи, які перетворюються у жири.

У сільськогосподарському виробництві в основному вирощуються польові культури, які у господарській частині врожаю накопичують вуглеводи, білки та жири. Насіння сільськогосподарських культур за хімічним складом поділяють на 3 великі групи. До першої групи відносять польові культури насіння яких містить велику кількість крохмалю. Сюди належать ячмінь, пшениця, жито, тритикале, кукурудза та інші. Друга група об'єднує польові культури з високим вмістом білків у насінні: горох, нут, квасоля, сочевиця, чина, та інші бобові. До третьої групи належать польові культури з високим вмістом жирів у насінні. Це олійні культури. В Україні найбільш поширеною олійною рослиною є соняшник. Насіння сої містить велику кількість білків та жирів, що визначає її особливу господарську цінність. Хімічний склад насіння основних польових культур наведено у таблиці 2.1.

Таблиця 2.1. – Хімічний склад насіння основних польових культур, %

Види рослин	Вода	Білок	Жири	Вугле- води	Клітко- вина	Зола
Пшениця м'яка	14,0	12,0	1,7	68,7	2,0	1,6
Ячмінь	14,0	10,5	2,1	66,4	4,5	2,5
Жито	14,0	11,0	1,7	69,6	1,9	1,8
Овес	12,8	10,2	5,3	59,7	10,0	3,0
Рис	12,0	6,7	1,9	63,8	10,4	5,2
Кукурудза	14,0	10,0	4,6	67,9	2,2	1,3
Горох	14,0	22,4	2,4	54,1	4,7	2,4
Квасоля	14,0	23,2	2,1	53,8	3,6	3,3
Соя	10,0	36,5	17,5	26,0	4,5	5,5
Гречка	13,3	11,4	2,7	58,8	11,4	2,4
Просо	12,5	10,6	3,9	61,1	8,1	3,8
Соняшник	7,0	16,0	34,0	20,0	25,0	3,8

Вміст запасних речовин та їх властивості визначають якісні показники отриманої продукції. Але генетичні, ґрунтово-кліматичні, погодні та агротехнічні прийоми, що входять до складу агротехнологій вирощування польових культур, можуть істотно впливати на вміст білків, жирів, вуглеводів та інших речовин в отриманій продукції. Наприклад, білковість зерна пшениці озимої

може змінюватися від 9,0 до 16,5 %. Тому одним із головних завдань агропромислового виробництва при вирощуванні пшениці озимої є забезпечення високої білковості зерна. Це досягається як шляхом використання сучасних сортів з високим вмістом білку у зерні, так і впровадженням еколого-адаптивних технологій, які дозволяють реалізувати їх генетичні можливості. Вони передбачають розміщення пшениці озимої після кращих попередників, оптимізації умов мінерального живлення рослин впродовж вегетації рослин, використання стимуляторів росту, обмеження шкодочинності бур'янів, хвороб і шкідників та забезпечують високі адаптивні властивості рослин до умов оточуючого середовища.

2.2.2. Білки

Білки є найбільш важливими органічними речовинами всіх біологічних об'єктів, що населяють земну кулю. Життя на Землі має білкову форму. Без білків неможливе утворення біологічних мембран, а відповідно клітинних органел та клітини в цілому. Всі біохімічні реакції у клітинах рослин каталізуються за допомогою білків ферментів. Отже без участі білків не може протікати жоден фізіолого-біологічний процес у рослинах.

Білки це органічні речовини, що складаються із амінокислот. Амінокислоти – органічні речовини, які містять у своєму складі аміногрупу ($-\text{NH}_2$) і карбоксильну групу ($-\text{COOH}$) (RCHNHCOOH). До складу білків входять наступні хімічні елементи: карбон – 50 – 55 %; нітроген – 15 – 18 %; гідроген – 6,5 – 7,5 %; сірка – 0,3 – 0,5 %; кисень – 20 – 25 %.

У рослинах виявлено понад 170 амінокислот, але до складу білків входить лише 20. Ці амінокислоти ще називають протеїногенними, а решту – вільними. Вільні амінокислоти беруть участь у багатьох обмінних процесах та побудові небілкових речовин. Але їх обмін взаємопов'язаний із білковими амінокислотами.

Зелені рослини, на відміну від тварин, здатні синтезувати всі білкові протеїногенні амінокислоти. Тварини синтезують лише певну групу білкових амінокислот. Решту вони отримують з їжею. Амінокислоти, які не здатні синтезувати тварини називають незамінними. До них відносяться: валін, аргінін, лейцин, ізолейцин, триптофан, метіонін, лізин, треонін, гістидин та фенілаланін.

Для маркування послідовності розташування амінокислот у білкових молекулах використовують скорочення їх назви до трьох чи однієї літери. Так амінокислота аланін може бути позначена як «ала» або «А».

Поживна цінність білків визначається вмістом незамінних амінокислот. Особливо важливими є лізин, триптофан та метіонін. Білки, які містять всі незамінні амінокислоти у певному співвідношенні називають повноцінними. Це білки тваринного походження і вони краще засвоюються людським організмом. Більшість рослинних білків є неповноцінними і гірше засвоюються.

Властивості білків визначаються якісним складом амінокислот та послідовністю їх розташування у білковій молекулі. Достатньо змінити положення однієї амінокислоти у білковій молекулі або замінити одну амінокислоту іншою і це зумовить зміну її властивостей. Завдяки цьому досягається безмежне різноманіття білків та форм біологічних об'єктів на Землі.

Білки це основні азотвмісні органічні речовини рослин. Вони синтезуються із амінокислот. Вихідними сполуками для синтезу амінокислот є аміак та карбонові кислоти. Карбонові кислоти утворюються у клітинах рослин в процесі дихання. Аміак виникає у клітинах рослин із нітратної форми та аммонійної форм азоту, які поглинаються кореневою системою рослин. Він може взаємодіяти із вуглецевим ланцюгом карбонових кислот трьома шляхами: відновного амінування; з утворенням амінів; шляхом переамінування.

Відновне амінування передбачає взаємодію аміаку із α -кетоглютаровою кислотою з утворенням глютамінової амінокислоти. До 70-х років минулого сторіччя це вважався основний шлях включення азоту в амінокислоти. Пізніше виявлено, що акцепторами аміаку можуть виступати й інші кето- і альдо- кислоти такі як піровиноградна, щавлевооцтова та гліоксилева. За їх участі може синтезуватися обмежена кількість таких первинних амінокислот як аланін, аспаргін та гліцин.

Другим поширеним шляхом синтезу амінокислот є процес переамінування. Він передбачає відщеплення аміногрупи від первинних амінокислот та приєднання її до інших кетокислот з утворенням вторинних амінокислот. Основними донорами аміногрупи у цьому процесі є аспаргінова та глютамінова амінокислоти та їх аміді – аспаргін та глютамін.

Білки є основною речовиною живої матерії на Землі. Їх кількість у тілах тварин сягає 40 – 50 % від сухої маси. У рослин їх вміст значно менший і становить у вегетативних органах у межах 5 – 15% від сухої маси, зернівках злакових польових культур – 9 – 20 %, насінні бобових культур – 25 – 44 %.

Вміст азоту у білкових молекулах складає у середньому 16%. Його кількість є відносно сталою, що дозволяє визначати вміст білку за кількістю азоту. Для цього процентний вміст загального азоту множать на коефіцієнт перерахунку. Для більшості культур він складає 6,25. Водночас для пшениці цей коефіцієнт становить 5,7, а у рису – 5,95.

Білки виконують ряд надзвичайно важливих життєвих функцій у рослин. Головними серед яких є наступні: будівельна – входять до складу біологічних мембран; каталітична – виконують роль каталізаторів у біохімічних реакціях, що протікають у клітинах рослин чи їх органелах; запасна – накопичуються як запасні речовини; спадкова – приймають участь у реалізації генетичної програми росту та розвитку рослин.

Запасні білки це надзвичайно важливий та цінний продукт харчування людини. Добова потреба людського організму у білках складає близько 120 г. Замінити їх іншими речовинами не можливо.

За своєю будовою білки є полімерними сполуками. Амінокислоти взаємодіють між собою за наступною схемою: аміногрупа однієї амінокислоти реагує із карбоксильною групою другої амінокислоти утворюючи ковалентний зв'язок $-\text{CO}-\text{NH}-$ який отримав назву пептидний. Тому полімери із амінокислот називають ще пептидами. Розрізняють дипептиди (ланцюг із двох залишків амінокислот), трипептиди (ланцюг із трьох залишків амінокислот), олігопептиди (до 20 амінокислот) та макропептиди або білки, які в своєму складі містять понад 100 амінокислотних залишків, а їх молекулярна маса перевищує 1000 Да.

Білки можуть мати первинну, вторинну, а окремі – третинну та четвертинну структуру.

Первинна структура – це лінійна послідовність амінокислот у білковій молекулі. Основним типом зв'язку, що забезпечує взаємодію амінокислот між собою є ковалентний. Проте можуть бути присутніми поперечні дисульфідні зв'язки $-\text{S}-\text{S}-$ які утворюються двома амінокислотами цистеїн через SH групи.

Вторинна структура. Ця структура білкових молекул створюється завдяки виникненню додаткових водневих зв'язків. Вони можуть утворюватися як у межах одного поліпептидного ланцюгу, так і між ланцюгами. Якщо водневі зв'язки виникають в межах одного поліпептидного ланцюгу то молекула має форму спіралі. У разі виникнення водневих зв'язків між двома пептидними ланцюгами то молекула набуває складчасту форму.

Третинна структура – просторова організована білкова молекула за рахунок взаємодії бічних груп амінокислот. Третинна структура підтримується також дисульфідними містками, які утворюють міцні ковалентні зв'язки. Така організація білкової молекули є специфічною та унікальною.

Залежно від типу укладки поліпептидних ланцюгів форма білка може змінюватися від ниткоподібної до кулястої.

Хімічні та фізичні фактори легко руйнують зв'язки, які підтримують третинну структуру. Їх розрив викликає денатурацію білків, а відповідно втрату ними біологічних функцій.

Четвертинна структура це результат взаємодії між собою двох і більше просторово організованих білкових молекул. Білки, що перебувають у четвертинній структурі називають олігомерами. Кожну окремо взятую білкову молекулу, що взяла участь у формуванні цієї структури називають субодиницею.

Об'єднання кількох просторово організованих білкових молекул в єдине ціле зумовлено біологічною необхідністю виконання певних специфічних функцій. Типовим прикладом є функціонування таких ферментів як РНК-полімераза, уреаза ті інш.

2.2.2.1. Класифікація білків

Зелені рослини здатні синтезувати необмежено велику кількість білків. Їх класифікують за будовою та фізико-хімічними властивостями. За просторовим розміщенням білки ділять на лінійні та глобулярні (кулясті). Більшість білків рослинних клітин, включаючи ферменти мають глобулярну форму. Білки з лінійною конформацією витягнуті вздовж однієї уявної осі. Такі білки приймають участь у побудові клітинних стінок клітин.

За складом білки поділяють на дві великі групи: прості (протеїни) та складні (протеїди). Прості білки містять у своєму складі

лише амінокислоти. Складні білки крім амінокислот мають небілкову частину, яка може бути представленою вуглеводами, ліпідами чи нуклеїновими кислотами. Цю небілкову частину ще називають простетичною групою.

За розчинністю у воді білки поділяють на чотири групи: альбуміни, глобуліни, проламіни та глютеліни

Альбуміни – розчинні у воді. Представниками цієї групи є лейкозин, який міститься у зародках пшениці, легумелін – насінні гороху.

Глобуліни – розчинні у слабких розчинах солей. В основному це запасні білки дводольних видів рослин. Сюди належать легумін накопичується у насінні гороху, гліцинін – насінні сої, фазеолін – насінні квасолі.

Проламіни – розчиняються у 60 – 80 % розчині етилового спирту. Це група запасних білків родини тонконогових. Вони насичені залишками амінокислот проліну та глютаміну і водночас збіднені на сірковмісні амінокислоти такі як лізин, метіонін та цистеїн. Запасний білок гліадін накопичується у зерні пшениці, гордеїн – зерні ячменю, авенін – зерні вівса.

Глютеліни – розчиняються у 0,2 % розчинах лугів. Містяться в насінні злакових культур.

Проламіни та глютеїни формують клейковину у зерні пшениці. Її кількість та властивості визначають хлібопекарські властивості борошна.

Група складних білків включає ліпопротеїни, глікопротеїди, фосфопропротеїди, нуклеопротеїди та металопротеїди.

Глікопротеїди містять в своєму складі крім амінокислот вуглеводи або ж їх похідні. Ці білки приймають участь у формуванні мембран та є складовою частиною певних ферментів таких як пероксидаза та глюкозооксидаза.

Нуклеопротеїди складаються із амінокислот та нуклеїнових кислот (РНК чи ДНК). Білкова частина у нуклеопротеїдів в основному представлена протамінами та гістонами, а також іншими простими білками. Зосереджуються в основному у ядрі клітини.

Ліпопротеїди – група складних білків, що містять в своєму складі ліпіди. Поряд із глікопротеїдами вони є обов'язковим компонентом всіх біологічних мембран.

Металопротеїди мають у своєму складі поряд із амінокислотами іони таких металів як мідь, залізо, молібден, цинк та ін. Ця група складних білків виконує ферментативні функції у процесах фотосинтезу, дихання та інших фізіологічних процесах, де відбувається переміщення електронів.

Фосфопротеїди поряд із амінокислотами містять у своєму складі залишок ортофосфорної кислоти. Деякі фосфопротеїди виконують функції ферментів.

2.2.2.2. Синтез білків

В процесі синтезу білків відбувається реалізація генетичної програми рослин впродовж їх росту та розвитку. Відомо, що вся генетична інформація задована у ДНК. Вона в основному зосереджена у ядрі клітин і лише незначна частина міститься у пластидах та мітохондріях.

ДНК – біологічний полімер, який складається із нуклеотидів. Структурною одиницею спадкової інформації є ген. Це певна кількість нуклеотидів, які кодують інформацію про послідовність розташування амінокислот в одній білковій молекулі. Гени ділять на структурні та регуляторні. Структурні гени несуть спадкову інформацію про послідовність амінокислот у білках ферментах, а регуляторні – регулюють активність структурних генів.

Ділянка молекули ДНК, яка складається із трьох нуклеотидів та кодує одну амінокислоту у білковій молекулі називають триплетним кодом. Тобто одна амінокислота кодується сполученням із трьох нуклеотидів. ДНК у своєму складі містить чотири нуклеотиди. Сполучення трьох нуклеотидів із чотирьох існуючих в ДНК дозволяє утворити 64 різних кодонів, що значно більше ніж амінокислот, що входять до складу білкових молекул. На сьогоднішній день встановлена відповідність між кодонами та амінокислотами, які вони кодують.

Реалізація генетичної програми відбувається за наступною схемою:



Транскрипція – це переніс спадкової інформації із ДНК на іРНК. Тобто ДНК є матрицею для іРНК. В цьому процесі інформація про послідовність нуклеотидів в окремому гені переноситься на послідовність нуклеотидів в іРНК. Транскрипція відбувається у ядрі за участі ферментів РНК-полімерази. Трансляція – передача інформації з іРНК про послідовність амінокислот у білковій молекулі.

2.2.2.3. Розпад білків

У рослинних клітинах одночасно із синтетичними процесами відбувається безліч біохімічних реакцій гідролітичного спрямування. Гідролізу піддаються складні органічні речовини в тому числі і білки. Гідроліз білків це певна послідовність біохімічних реакцій за участі ферментів протеаз та пептидгідролаз в результаті чого білки розщеплюються до амінокислот. Цей процес ще називають вторинним шляхом утворення амінокислот у рослинних клітинах. Особливо помітним гідроліз білків є у простаючому насінні польових культур.

Гідроліз білків відбувається за участі протеосом. Це білковий комплекс із 15 – 20 АТФ-залежних протеаз. Вони здатні розпізнавати маркований білок який підлягає гідролізу. Маркування таких білків відбувається за допомогою убіквітину. Це невелика за розмірами білкова молекула, яка містить 76 амінокислот та здатна утворювати ковалентний зв'язок з іншими білками. Після гідролізу білкової молекули убіквітин звільняється неушкодженим.

Амінокислоти, що утворилися в процесі гідролізу білків піддаються дезамінуванню з утворенням кетокислот та аміаку, а також можуть транспортуватися до місць синтезу нових білків. Знешкодження аміаку відбувається різними шляхами. В одних рослин він може бути задіяний в синтезі амінокислот тоді як в інших утворюються амонійні солі органічних кислот.

2.2.3. Вуглеводи

2.2.3.1. Загальна характеристика вуглеводів

До вуглеводів відносять органічні речовини полігидроксилальдегіди та кетони які складаються із вуглецю, водню

та кисню і яким як правило характерна формула $(\text{CH}_2\text{O})_n$, тобто у яких співвідношення між воднем та киснем є таким як у воді. У біосфері загальна кількість вуглеводів перевищує кількість інших органічних речовин разом взятих. Вміст вуглеводів у рослинах становить 80 – 90% від маси сухих речовин.

Вуглеводи у рослинах виконують надзвичайно різноманітні функції. Перш за все це основні субстрати дихання у рослин, які виступають джерелом енергії, яка необхідна їм для росту та розвитку. В процесі їх біологічного окислення у клітинах рослин з'являються органічні кислоти на основі яких синтезуються амінокислоти, білки та жири. Вуглеводи входять до складу нуклеїнових кислот, окремих білків та ліпідів.

Оболонки всіх клітин побудовані за участі вуглеводів, зокрема целюлози, яка є найбільш поширеною органічною речовиною. Вони також є складовою частиною біологічних мембран.

У багатьох видів рослин в тому числі і багатьох польових культур вуглеводи виступають запасними речовинами, що може визначати їх господарську цінність. Наприклад, високий вміст крохмалю у бульбах картоплі, дозволяє використовувати їх для промислового виробництва крохмалю.

Величезне різноманіття вуглеводів залежно від їх будови, структури та властивостей класифікують на три великі групи: моно-, оліго- та полісахариди.

2.2.3.2. Моносахариди

Містять у своєму складі від двох до семи вуглецевих атомів. Тому їх поділяють на біози, тріози ($\text{C}_3 \text{H}_6 \text{O}_3$), тетрози ($\text{C}_4 \text{H}_8 \text{O}_4$), пентози ($\text{C}_5 \text{H}_{10} \text{O}_5$), гесози ($\text{C}_6 \text{H}_{12} \text{O}_6$) та гептози ($\text{C}_7 \text{H}_{14} \text{O}_7$). Взагалі всі моносахариди поділяють на дві великі групи: альдози та кетози. До альдоз відносять моносахариди із вмістом альдегідної групи, а до кетоз – кетонної групи.

Найбільше біологічне значення у житті рослин відіграють пентози та гексози. Серед пентоз найбільш важливими є ксилоза, арабіноза, рибоза та дезоксирибоза. У вільному стані пентози трапляються рідко. Так, ксилоза або деревний цукор входить до складу ксиланів у соломі та качанах кукурудзи. Арабіноза є складовою частиною пектинових речовин, слизів, геміцелюлоз.

Рибоза та дезоксирибоза містяться у складі нуклеїнових кислот. Рибулозофосфат є основним акцептором карбонового газу в процесі фотосинтезу у всіх рослин типу C_3 .

Більш поширеними є гексози. Вони знаходяться у рослинах у вільному стані або ж виступають мономерами в оліго- чи полісахаридів. Серед гексоз найбільш поширеними є глюкоза та фруктоза.

Глюкоза або виноградний цукор за структурою є альдогексозою. Плоди багатьох рослин, листки чи квіти містять велику кількість глюкози у вільному стані. Вона забезпечує солодкий смак плодів багатьох плодових, ягідних та інших рослин. Це основний субстрат процесу дихання у рослин. Як мономерна одиниця вона входить до складу таких олігосахаридів як мальтоза, сахароза та целобіозу і таких полісахаридів – глікоген, крохмаль та клітковина.

Фруктоза є представником кетогексоз. Вона є складовою частиною олігосахариду сахарози та полісахариду інуліну. Це найсолодший цукор.

2.2.3.3. Олігосахариди

Ця група вуглеводів містить у своєму складі від 2 до 10 залишків моносахаридів. Олігосахариди можуть мати однакові або ж різні моносахариди. Перші називають гомоолігосахаридами, а другі – гетероолігосахаридами. У просторовій орієнтації олігосахариди можуть бути лінійними або ж розгалуженими.

Більшість олігосахаридів є добре розчинними у воді та мають солодкий смак. Найбільш поширеними є сахароза, лактоза, мальтоза, рафіноза.

Сахароза - буряковий або тростинний цукор. Складається із фруктози та глюкози. Це основна транспортна форма вуглеводів. Трапляється у всіх видах рослин. Проте лише у цукрових буряків та цукрової тростини її вміст є настільки великим, що дозволяє здійснювати її промислове виробництво. У коренеплодах цукрових буряків вміст сахарози сягає до 27%, а в стеблах цукрової тростини – до 25%. Сахароза є цінним продуктом харчування людини.

Мальтоза складається із двох молекул глюкози. Є поширеним олігосахаридом у рослинному світі, але вміст є дуже низьким.

Рафіноза є трисахаридом. Складається із галактози, фруктози та глюкози. Зустрічається у насінні цукрових буряків, хлопку та інших рослин.

2.2.3.4. Полісахариди

У своєму складі містять дуже велику кількість залишків моносахаридів (може сягати декількох десятків тисяч мономерів). За своїм складом вони бувають гомополісахариди, що складаються із одного типу моносахаридів та гетерополісахариди – із декількох типів мономерів. До гомополісахаридів відносяться крохмаль, клітковина, інουλін та глікоген. Гетеросахариди представлені геміцелюлозою, гіалуроновою кислотою та агар-агаром. Залежно від того, яку функцію виконують полісахариди їх поділяють на структурні та запасні. Структурні приймають участь у побудові клітинних оболонок, а запасні – відкладаються як запасні речовини. Целюлоза та пектинові речовини відносяться до структурних полісахаридів, а крохмаль та інουλін – до запасних.

Целюлоза – найпоширеніша органічна речовина. Вміст целюлози у листках рослин складає близько 30%, а у деревині хвойних дерев – до 54%. Волоски насіння бавовнику містять понад 90% целюлози. Підраховано, що одна молекула целюлози містить до 8000 залишків глюкози. Завдяки входженню її до складу клітинних оболонок забезпечується їх механічна міцність та еластичність.

Целюлоза це біла волокниста речовина. Вона не розчиняється у воді, спирті та ефірі. Відсутні смак та запах.

Крохмаль – одна із основних запасних органічних речовин. У запасних тканинах відкладається у формі крохмальних зерен, які мають різну форму та розміри. Це біла, хрустка, гігроскопічна речовина, яка не має запаху та смаку. У холодній воді не розчиняється але у гарячій утворює крохмальний клейстер.

Крохмаль рослинного походження є сумішшю двох полісахаридів амілози та амілопектину. Частка амілози складає у межах 15 – 25 %, а амілопектину – 75 – 85%. Це співвідношення є генетично контрольованою ознакою, а тому це є видовою ознакою.

Амілоза полісахарид який побудований із залишків α -D-глюкози. В одній молекулі їх нараховується від 200 до декількох

тисяч утворюючи один нерозгалужений ланцюг. З розчином йоду утворює синє забарвлення. У теплій воді амілоза добре розчиняється.

Амілопектин як і амілоза складається із тих же залишків глюкози, але її молекула має значно більші розміри. В одній молекулі амілопектину їх міститься від 2000 до 22000 штук. На відміну від амілози амілопектин побудований із сильно розгалужених ланцюгів. У воді розчиняється погано, а з розчином йоду утворює червоно-фіолетове забарвлення.

Крохмаль є цінною поживною речовиною для людини та тварин. Його широко використовують у харчовій, фармацевтичній, текстильній та інших галузях промисловості. Серед польових культур найбільша кількість крохмалю накопичується у зерні рису (62 – 86%), ячменю (64 – 76%), кукурудзи (62 – 70%).

Геміцелюлоза це група полісахаридів синтезованих рослинами. Молекула геміцелюлози має основну лінійну та бічні розгалужені частини. Їх молекули досить легко гідролізуються ферментними системами рослин та слабкими розчинами мінеральних солей. Продукти гідролізу можуть бути різними, а тому виділяють різні форми геміцелюлоз. Зокрема такі як арабани, галактани, ксилани та інші.

У воді геміцелюлоза не розчинна, але добре розчиняється у слабких розчинах лугів.

2.2.3.5. Синтез вуглеводів

Фотосинтез є основним процесом завдяки якому відбувається включання вуглецю до складу органічних речовин. Відомо, що весь вуглець, який засвоюється рослинами в процесі фотосинтезу, транспортується до інших органів рослин у формі сахарози. Цей дисахарид вважається основною транспортною формою вуглеводів у рослинах. Сахароза синтезується в цитоплазмі фотосинтезуючих клітин в основному у нічні години. Вдень продукти фотосинтезу використовуються для синтезу асиміляційного крохмалю.

Вихідними сполуками для синтезу сахарози є α -D-фруктозо-6-фосфат і уридиндифосфат-глюкоза. Фермент сахарозофосфат-синтаза переносить глікозильний залишок з уридиндифосфат-глюкози на фруктозо-6-фосфат. Внаслідок такого переміщення утворюється сахарозо-6-фосфат. Від цієї речовини за допомогою ферменту

сахарозо-6-фосфатази відщеплюється залишок фосфорної кислоти в результаті чого синтезується сахароза.

Основним місцем синтезу крохмалю є хлоропласти. Вихідною сполукою глікозидних залишків у крохмальному синтезі виступає АДФ-глюкоза (активована глюкоза). Значно рідше донором цих залишків є УДФ-глюкоза. Зв'язування глюкозидних залишків в один ланцюг відбувається за допомогою ферменту крохмаль-синтетази. Цей процес відбувається у стромі хлоропластів.

Синтез крохмалю відбувається в два етапи. Спочатку синтезується амілоза за участі ферменту крохмаль-синтази. Потім за сприяння ферменту трансглікозилази відбувається утворення амілопектину.

Синтез целюлози тісно пов'язаний із плазмолемою оскільки фермент целюлозо-синтаза завдяки якій відбувається утворення фібрил є складовою частиною клітинної мембрани. Вихідною речовиною для синтезу целюлози є АДФ-глюкоза. Нерозгалужений елементарний ланцюг із глюкозидних залишків переміщується на поверхню плазмолеми і відразу вмонтовується у клітинну оболонку.

2.2.3.6. Гідроліз вуглеводів

Розпад вуглеводів особливо чітко простежується при проростанні насіння польових культур. З поглинанням води, після потрапляння насіння у ґрунт, розпочинаються у ньому складні біохімічні процеси. Крохмаль як основна форма запасних вуглеводів піддається гідролізу за участі ферментних систем до глюкози.

Гідроліз крохмалю відбувається в основному за участі ферментів класу гідролаз. Серед них особливе місце належить α -амілазі, β -амілазі, α -глюкозидазі. Із класу трансфераз активну участь в процесі гідролізу крохмалю приймає крохмаль-фосфорилаза.

Гідроліз целюлози також відбувається за участі ферментних систем, які належать до β -D-глікозидаз. Фермент целюлаза розщепляє целюлозу до дисахариду целобіози. В подальшому відбувається розпад цього дисахариду до глюкози.

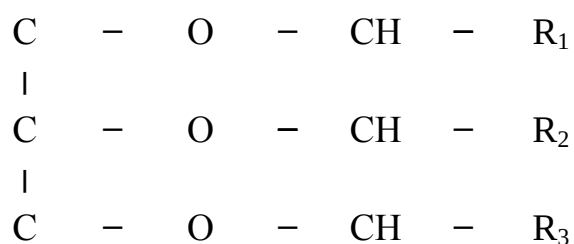
2.2.4. Ліпіди

Ліпідами називають жири та жироподібні речовини. Їм притаманні ряд властивостей, які істотно відрізняють їх від інших органічних речовин, що синтезуються у рослинах. Всі жири є гідрофобними, а тому вони не розчинні у воді, проте добре розчиняються в органічних розчинниках таких як ацетон, етанол, ефір, бензол та інш. Завдяки гідрофобним властивостям їх молекул вони не переміщаються по рослині, а тому синтезуються у місцях їх запасання чи виконання ними певних фізіологічних функцій.

Ліпіди виконують різноманітні функції у рослинах і є надзвичайно важливими органічними речовинами як для рослин, так і людини. Вони входять до складу всіх біологічних мембран, що вкривають протопласт та клітинні органели. Приймають активну участь у адсорбційних процесах та регулюють проникність протоплазми для речовин. У переважної більшості рослин (75 %) жири виступають основними запасними речовинами. Вони використовуються в якості субстрату дихання оскільки містять великі запаси енергії. Наприклад, вміст енергії в жирах складає 37,7 кДж/г тоді як у крохмалі є значно меншим і становить лише 15,9 кДж/г.

Окремі представники ліпідів такі як віск, кутин, суберин виступають як захисні бар'єри на поверхні клітин зменшуючи випарування води рослинами. Каротиноїди, які є представниками терпеноїдів приймають активну участь у процесі фотосинтезу.

Жири побудовані із трьохатомного спирту гліцеролу та трьох жирнокислотних залишків:



До складу тригліцеридів входять насичені та ненасичені жирні кислоти. Ненасичені жирні кислоти мають подвійні зв'язки між атомами вуглецю тоді як у насичених вони відсутні. Із насичених жирних кислот до складу жирів входять такі кислоти:

- пальмітинова ($\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{14} - \text{COOH}$);
- стеаринова ($\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{16} - \text{COOH}$);
- арахінова ($\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{18} - \text{COOH}$);
- бегенова ($\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_{20} - \text{COOH}$).

Групу ненасичених жирних кислот, що входять до складу тригліцеридів представляють такі кислоти:

- олеїнова ($\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_7 - \text{CH}=\text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$);
- лінолева ($\text{CH}_3 - (\text{CH}_2)_4 - \text{CH}=\text{CH} - \text{CH}_2 - \text{CH}=\text{CH} - (\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$);
- ліноленова ($\text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH} = \text{CHCH}_2\text{CH} = \text{CHCH}_2\text{CH} = \text{CH}(\text{CH}_2)_7 - \text{COOH}$).

Найбільш поширеними у складі жирів рослинного походження є пальмітинова та олеїнова кислоти.

Тригліцериди, що складаються в основному із насичених жирних кислот і при кімнатній температурі мають тверду консистенцію називають жирами. Тригліцериди, що складаються в основному із ненасичених жирних кислот і при кімнатній температурі мають рідку консистенцію називаються оліями.

У рослинах широко поширені жироподібні речовини. Серед них особливо важливими є фосфоліпіди та гліколіпіди, які відносяться до групи полярних ліпідів.

Фосфоліпіди представлені різноманітними речовинами у яких два атоми вуглецю у гліцеролі з'єднані із жирними кислотами, а третій атом – із залишком фосфорної кислоти. Присутність фосфорного залишку надає їм гідрофільні властивості та забезпечує високу їх фізіологічну активність.

Гліколіпіди у своєму складі містять дві жирні кислоти та залишок вуглеводів. У рослинах широко поширеними є моногалактозилдіацилгліцерид (МГДГ) та дигалактозилдіацилгліцерид (ДГДГ).

Основними показниками якості жирів є йодне число, кислотне число та число омилення.

Йодним числом називають кількість грамів йоду, що може бути зв'язане 100 г жиру. Приєднання йоду відбувається по місцю подвійних зв'язків у ненасичених жирних кислот. Цей показник

свідчить про вміст ненасичених жирних кислот у жири. Чим більш високим є йодне число тим жир рідкіший і легше окислюється. Жири з високими показниками йодного числа використовуються для виготовлення високоякісних фарб та лаків.

Жири з високими показниками йодного числа легко окисляються. Кисень повітря приєднується по місцю подвійного зв'язку у ненасичених жирних кислот. Внаслідок цього вони втрачають свої властивості та стають непридатними для харчування людини.

Кислотним числом називають кількість міліграмів лугу, яка необхідна для нейтралізації вільних жирних кислот в 1 г жиру.

Число омилення це кількість міліграмів лугу, яка потрібна для нейтралізації всіх жирних кислот (вільних та зв'язаних з гліцеролом) в 1 г жиру.

Кутин та суберин належать до групи водонерозчинних ліпідних полімерів, які пронизують всю клітинну оболонку у багатьох видів рослин. Ці сполуки створюють основу для розміщення воску.

Воски це складні ефіри високомолекулярних спиртів та жирних кислот. Вони володіють властивостями жирів. Вважається, що воски синтезуються у клітинах епідермісу. Через тонкі пори вони виходять на поверхню клітинних оболонок та кристалізуються у вигляді пластинок чи тонких відрізків. Кутин разом із восками формують кутикулу.

Восковий наліт утворюється на листках та плодах рослин. Окремі види рослин формують потужний восковий наліт. Він заважає змочуванню листової поверхні та впливає на випарування води рослинами. Його товщина та стан залежать від умов росту та розвитку рослин. У посушливі періоди товщина воскового покриву збільшується порівняно із дощовими умовами. Цю особливість потрібно враховувати при використанні засобів захисту рослин. У посуху внаслідок потужного воскового нальоту на листках інтенсивність проникнення діючих речовин до клітин листків зменшується, що викликає зниження ефективності застосування того чи іншого препарату. Тому за таких умов рекомендовано застосовувати додаткові препарати, які руйнують восковий наліт або ж пестициди, які містять у своєму складі такі речовини.

Лігнін це численна група високомолекулярних полімерів, які складаються із фенілпропанових залишків ($C_5 - C_3$). Це другий за

поширенням у природі полімер. Щорічний його синтез становить $2 \cdot 10^7$ т. Лігнін входить до складу клітинних оболонок. У великій кількості він входить до складу клітинних оболонок провідних та механічних тканин. Накопичення лігніну у клітинах відбувається після завершення формування полісахаридного компонента.

Загальна послідовність біосинтезу жирів у рослинах показана на рис. 2.1.

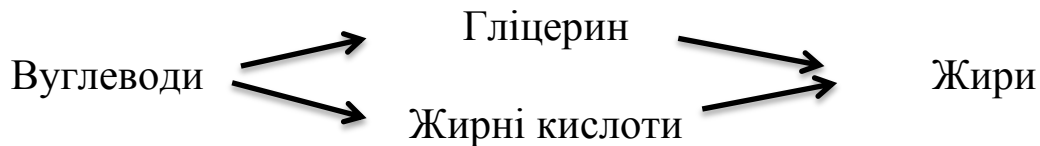


Рис.2.1. Загальна схема біосинтезу жирів у рослинах

Вихідними сполуками для біосинтезу жирних кислот є ацетил-КоА та малоніл-КоА. В результаті їх взаємодії за участі НАДФН₂, яка виступає донором водню, відбувається синтез жирних кислот.

Жири у рослинах синтезуються в результаті взаємодії гліцерол-3-фосфат із жирними кислотами. Ці реакції каталізуються ферментом ліпаза. Принципова схема біосинтезу жирів показана на Рис. 2.2.

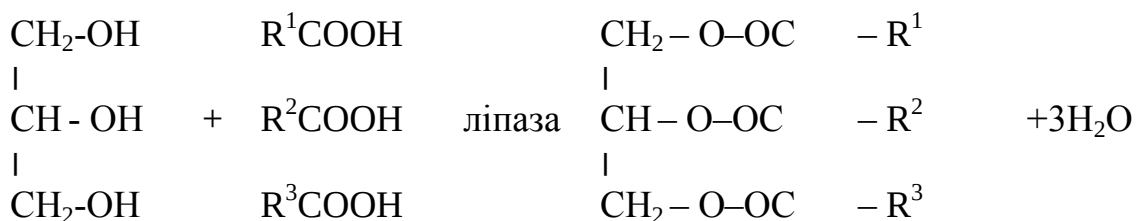


Рис. 2.2. Принципова схема синтезу жирів

Процес гідролізу жирів особливо чітко простежується при проростанні насіння олійних культур. На початку проростання насіння соняшнику кількість жирів та жирних кислот становить близько 4 г на 100 насінин тоді як на 7 день проростання їх кількість

зменшується до 1,5 г, а вміст вуглеводів збільшується майже у два рази.

При проростанні насіння відбувається гідроліз жирів до гліцерину та жирних кислот. Це відбувається за участі ферменту ліпаза, яка належить до класу гідролаз. Фермент ліпаза каталізує не лише гідроліз жирів, а й їх синтез. При дозріванні насіння соняшника до сім'янок із вегетативних органів надходять вуглеводи із яких синтезуються жири.

2.2.5. Нуклеїнові кислоти

Нуклеїнові кислоти це біологічні полімери, які складаються із нуклеотидів. В свою чергу нуклеотиди складаються із залишку фосфорної кислоти, п'ятивуглецевого цукру та похідних ароматичних сполук пурину та піримідину.

У рослинах синтезуються два типи нуклеїнових кислот: дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) та рибонуклеїнова кислота (РНК). ДНК це основний матеріальний носій спадковості та мінливості всіх біологічних об'єктів. РНК приймає участь у переносі та реалізації спадкової інформації.

Відміни між ДНК та РНК полягають у наступному. ДНК містить цукор дезоксирибозу, а РНК – рибозу. Азотисті основи у ДНК представлені цитозином, аденіноном, гуаніном та тиміном, в молекулі РНК – цитозином, аденіном, гуаніном та урацилом. Тобто ДНК та РНК різняться між собою однією азотистою основою, до складу ДНК входить тимін, а до молекули РНК – урацил.

Взаємодія азотистих основ із цукром веде до утворення так званих нуклеозидів: гуанін + рибоза утворюється гуанозин; аденін + рибоза – аденозин; тимін + дезоксирибоза – дезокситимідин. Приєднання залишку фосфорної кислоти до нуклеозидів сприяє утворенню його фосфорного ефіру – нуклеотиду.

Відміни між ДНК різних біологічних об'єктів в тому числі і рослин криються не лише в якісному складі нуклеотидів, що входять до складу молекули ДНК, а й послідовності їх розташування. Не дивлячись на те, що до складу молекули ДНК входять лише чотири нуклеотиди, завдяки зміні послідовності їх розташування та кількості забезпечується безмежне різноманіття молекул ДНК.

У середині двадцятого сторіччя англійський вчений С.Чаргафф виявив універсальну закономірність співвідношення між нуклеотидами у молекулі ДНК. Кількість аденінових нуклеотидів завжди відповідає кількості тимінових нуклеотидів, а гуанінових – кількості цитозинових. Цю закономірність у будові молекули ДНК називають правилом Чаргаффа:

$$A/T = G/C = 1$$

Спираючись на це положення та рентгеноструктурні дослідження ДНК, які були проведені М. Уілкінсом та Р.Франкліном, у 1953 році Дж.Уотсон та Ф.Крік довели, що ДНК це тісно переплетена подвійна спіраль. Тобто вона складається із двох ланцюгів, які взаємодіють між собою за правилом Чаргаффа. Нуклеотид із вмістом аденіну зв'язаний із нуклеотидом, що містить тимін двома водневими зв'язками, а нуклеотид із цитозином – з нуклеотидом до складу якого входить гуанін – трьома водневими зв'язками. Така чітка відповідність взаємодії між нуклеотидами зумовлює комплементарність. Володіючи інформацією про послідовність розташування нуклеотидів в одному ланцюгу можна точно передбачити їх послідовність в іншому ланцюгу.

ДНК має унікальну здатність до самоподвоєння – реплікації. В результаті реплікації із однієї молекули ДНК утворюються дві, які є абсолютно тотожними як за кількісним складом нуклеотидів, так і послідовністю їх розташування. Це забезпечує передачу спадкової інформації материнської клітини до двох дочірніх в процесі поділу, які виявляються абсолютно ідентичними з генетичної точки зору.

У реплікації ДНК приймає участь велика кількість ферментів. Але найбільш важливими є ДНК-полімерази. В процесі реплікації дуже рідко можуть траплятися помилки. Вчені стверджують, що їх частота не перевищує одну помилку на 10^9 нуклеотидів. Більшість із них виправляються в процесі репарації.

Рибонуклеїнові кислоти є біологічними полімерами, які складаються із нуклеотидів. Їх кількість може коливатися від 10^2 до 10^4 штук. Нуклеотиди побудовані із цукру, який представлений рибозою, залишку фосфорної кислоти та азотистої основи. До складу рибонуклеїнових кислот входять чотири азотисті основи: аденін, гуанін, цитозин та урацил. Всі рибонуклеїнові складаються із одного ланцюгу. Відомо три типи рибонуклеїнових кислот: інформаційна

або матрична РНК ((i)м-РНК), рибосомна РНК (р-РНК) та транспортна РНК (т-РНК). Назва їх відображає основну функцію, яку вони виконують. Всі типи рибонуклеїнових кислот приймають участь у білковому синтезі, завдяки якому відбувається реалізація генетичної програми рослин.

Інформаційна РНК синтезується в ядрі клітини на основі ДНК в процесі транскрипції. Після цього вона виходить в цитоплазму, де відбувається її взаємодія із рибосомами та послідовний синтез певної білкової молекули. Таким чином і-РНК переносить інформацію про послідовність амінокислот у білковій молекулі відповідно до генетичного коду ДНК. Інформаційні РНК дуже різняться за кількістю нуклеотидів – від 100 до 1000 штук.

Рибосомна РНК входить до складу рибосом і є основною їх частиною. Частка РНК у рибосомах становить близько 65 % від маси рибосом.

Транспортна РНК здійснює активування та переміщення активованих амінокислот до місця синтезу білків. Кожна амінокислота має декілька різних т-РНК, які здатні до взаємодії лише із цією амінокислотою. За своєю будовою це одинарний закручений ланцюг, який за просторовим розташуванням подібний до листка конюшини. Всі транспортні РНК мають так звані антикодони. Це триплет нуклеотидів, який комплементарний кодону певної амінокислоти в і-РНК. Завдяки антикодону транспортна РНК розпізнає відповідний кодон в і-РНК та забезпечує таким чином включення амінокислоти в поліпептидний ланцюг.

2.3. ФЕРМЕНТНІ СИСТЕМИ РОСЛИН

2.3.1. Визначення та значення ферментів

Ріст та розвиток рослин є результатом біолого-фізіологічних процесів, які відбуваються у рослинах. В їх основі лежать певні біохімічні реакції. Щомиті в клітинах рослин протікають десятки тисяч біохімічних реакцій внаслідок яких синтезуються життєво необхідні для рослин речовини або ж розкладаються складні органічні речовини на більш прості, які необхідні для рослин.

Добре відомо, що для того щоб відбулася хімічна реакція необхідні певні умови такі як висока температура, тиск та

концентрація реагуючих речовин. Для підвищення швидкості хімічних реакцій використовують каталізатори. За їх допомогою вдається істотно підвищити інтенсивність протікання хімічних реакцій. Ріст та розвиток рослин польових культур відбувається в умовах, які значно різняться від умов хімічних реакцій. Але як показують дослідження швидкість біохімічних реакцій у клітинах є дуже високою. Це забезпечується участю в них біологічних каталізаторів, які називають біокаталізаторами або ферментами.

Ферментами називають речовини білкової природи, які синтезуються рослинами та каталізують біохімічні реакції, що відбуваються у клітинах рослин. Всі біохімічні реакції, що протікають у клітинах рослин є ферментативними. В одній рослинній клітині нараховується близько 100 тисяч різних молекул ферментів, які каталізують від однієї до двох тисяч різних біохімічних реакцій. Тобто в одному біохімічному процесі приймають участь від 50 до 100 молекул ферментів.

Всі ферменти, що трапляються у рослин, поділяють на дві великі групи залежно від їх складу: однокомпонентні та двокомпонентні. Однокомпонентні ферменти складаються лише із амінокислот. Вони мають активний центр – це місце яким вони взаємодіють із молекулами субстрату. Порушення активного центру викликає втрату каталітичних властивостей ферменту. До цієї групи належать гідролази, що каталізують гідролітичні реакції.

Більшість ферментів є двокомпонентними, тобто крім білкової частини мають у своєму складі також небілковий компонент. У таких ферментів білкову частину називають апоферментом, а небілкову частину – коферментом або простетичною групою. Розміри коферментів у декілька разів менші за білкову частину. Двокомпонентні ферменти утворюють активний центр в результаті взаємодії білка та небілкової частини. Коферментами піридінових дегідрогеназ є нікотинамідаденіндинуклеотид (НАД) та нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат (НАДФ). Похідні фолієвої кислоти виступають коферментами ферменту гліцинтрансформінази. Взагалі більшість коферментів є вітамінами або ж їх похідними.

Ферменти у клітині зосереджуються в органелах, де здійснюють каталіз певних біохімічних реакцій. Так, ферменти циклу трикарбонових кислот зосереджуються у мітохондріях, а циклу Кальвіна – у хлоропластах.

2.3.2. Властивості та активність ферментів

Швидкість біохімічних реакцій у клітинах рослин залежить від багатьох факторів. Але вирішальне значення при цьому є активність ферментів. Каталітична активність ферментів, а відповідно і швидкість протікання біохімічних реакцій, визначається групою факторів внутрішнього та зовнішнього походження. Особливо великий вплив на активність ферментів мають температура оточуючого середовища, реакція середовища (рН), концентрації молекул субстрату та фермента у середовищі, присутність активаторів чи інгібіторів.

З підвищенням температури оточуючого середовища активність ферментів підвищується. Для більшості ферментів температурний коефіцієнт становить 1,4 – 2,0. Він показує у скільки разів зростає швидкість біохімічної реакції, якщо температура оточуючого середовища підвищується на 10°C . Температурний оптимум для більшості рослинних ферментів лежить у межах $40 - 60^{\circ}\text{C}$. За температури $70 - 80^{\circ}\text{C}$ спостерігається температурна інактивація ферментів.

Кожен фермент здатний проявити найбільш високу свою каталітичну активність за певної реакції оточуючого середовища. Тому існує поняття рН оптимум за якого досягається максимальна каталітична активність ферменту. Зміщення реакції середовища в той чи інший бік зменшує активність ферменту. Для більшості рослинних ферментів рН оптимум близький до нейтрального середовища. Водночас рН оптимум для пепсину становить 1,5 – 2,0, а для ферменту аргінази – 9,5 – 9,9.

Швидкість біохімічних реакцій у клітинах рослин залежить від присутності активаторів чи інгібіторів ферментів. Активатори ферментів – це речовини, які підвищують активність ферментів. До них належать такі метали як калій, кальцій, магній, цинк, залізо, мідь, кобальт, марганець. Їх іони входять до складу ферментів. Вони сприяють утворенню координаційних зв'язків між молекулами субстрату та активним центром. До того ж іони металів підтримують структуру ферментів. Наприклад, пероксидаза та каталаза містять в своєму складі залізо, а карбоангідраза – цинк. Ферменти, що містять у своєму складі іони металів називають металовмісними.

Інгібіторами ферментів називають речовини, які пригнічують активність ферментів. Суть пригнічення активності ферментів полягає в тому, що інгібітори приєднуються до активних центрів ферментів і тим самим блокують утворення фермент-субстратних комплексів. Інгібіторами виступають солі важких металів свинцю, срібла, ртуті та інш. Зокрема відомо, що фтористий натрій пригнічує ферментативні реакції вуглеводного обміну. Синильна кислота здатна блокувати активність великої кількості ферментів.

Виділяють загальні та специфічні інгібітори. До загальних відносять ті, які здатні блокувати активність багатьох ферментів. До специфічних відносять ті, які пригнічують активність окремого ферменту або ж групи споріднених ферментів. У сільськогосподарському виробництві використовується численна група гербіцидів та інсектицидів, які є інгібіторами ферментів, завдяки чому відбувається загибель бур'янів у посівах польових культур.

На швидкість протікання біохімічних реакцій впливає концентрація молекул реагуючих речовин. При низькому їх вмісті швидкість реакції є низькою, а з підвищенням концентрації вона зростає і максимальна швидкість досягається за умови, що всі молекули ферменту утворили фермент-субстратні комплекси. На цьому етапі швидкість біохімічної реакції починає обмежуватися концентрацією молекул ферменту.

Ферментам на відміну від неорганічних каталізаторів властива специфічність тобто дія ферменту обмежується однією або ж групою близьких за своєю природою біохімічних реакцій. Абсолютна специфічність полягає в тому, що фермент здатний каталізувати одну єдину біохімічну реакцію. Наприклад, фермент уреаза розщеплює лише сечовину на аміак та карбоновий газ, а каталаза розщеплює лише перекись гідрогену і не діє на інші перекисі. Групова специфічність проявляється в тому, що фермент каталізує групу споріднених біохімічних реакцій. Так, фермент пепсин здатний розщеплювати практично всі білки.

2.3.3. Суть ферментативного каталізу

Для протікання тієї чи іншої хімічної реакції необхідне виконання двох умов. Перша - зіткнення молекул, друга -

взаємодіють лише ті молекули, які мають достатній запас енергії. Їх називають активованими молекулами. Для надання такої властивості потрібна енергія активації. Це кількість енергії (в джоулях), яка необхідна за даної температури для перевodu всіх молекул одного моля речовини в активований стан. При зіткненні таких молекул відбудеться утворення хімічних зв'язків між ними внаслідок чого виникне нова речовина.

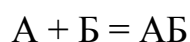
Для здійснення біохімічної реакції у рослинах необхідно виконання наступних умов:

- висока ступінь відповідності ферменту та субстрату – утворення фермент-субстратного комплексу (ефект зближення);
- чітка взаємна орієнтація субстрату та активного центру ферменту(ефект орієнтації);
- активування молекул субстрату(ефект поляризації).

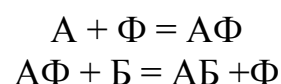
Механізм активування молекул субстрату за допомогою ферментів є складним, а тому на сьогоднішній день існує декілька теорій, які розкривають сутність цього процесу. Це теорія переміщення енергії, теорія переміщення груп, ферментативні реакції із зміщенням конфігурації та теорія індукованої відповідності.

Принципова відміна між хімічними та ферментативними реакціями полягає в тому, що при хімічній взаємодії відбувається одна реакція, а при ферментативній взаємодії – дві. У першій ферментативній реакції відбувається утворення фермент-субстратного комплексу з однією із реагуючих речовин. У другій ферментативній реакції фермент-субстратний комплекс взаємодіє із другою речовиною в результаті чого виникає кінцева сполука та вивільняється фермент. Схема хімічної та ферментативної реакцій наведена нижче.

Хімічна

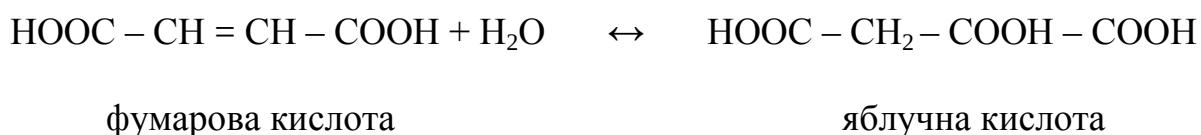


Біохімічна
ферментативна



Участь ферментів у біохімічних реакціях сприяє зниженню енергії активації реагуючих речовин, тому швидкість біохімічних реакцій зростає в $10^8 - 10^9$ разів. Фермент та субстрат мають високу ступінь відповідності один до одного чим зумовлена абсолютна специфічність дії ферментів. Молекули субстрату відповідають молекулам ферменту як “ключ до замка”. Вбачається, що молекула субстрату вміщується у форму, яка є на поверхні ферменту.

У рослин багато ферментативних реакцій є оборотними, тобто один і той же фермент здатний каталізувати як пряму, так і оборотню реакцію. Фермент фумараза здатний каталізувати гідратацію фумарової кислоти до яблучної і водночас здійснює дегідратацію яблучної до фумарової кислоти:



Ферменти у рослинах функціонують від декількох днів до декількох років. В кінцевому результаті ферменти за допомогою гідролітичних ферментів розщепляються до амінокислот. Останні можуть бути повторно використані для синтезу інших білків.

Основними показниками каталітичної активності ферментів є:

- питома активність;
- молекулярна активність;
- число обертів.

Питома активність – показує кількість одиниць молекул ферменту на 1 мг білка. Цей показник використовують в якості критерію чистоти ферменту.

Молекулярна активність – кількість молекул субстрату, яка перетворюється однією молекулою ферменту за одиницю часу.

Число обертів – кількість молекул субстрату, яка перетворюється однією молекулою ферменту за одиницю часу за умови, що швидкість реакції не обмежується концентрацією субстрату. Наприклад фермент карбоангідраза має число обертів 36 000 000.

Інтернаціональною одиницею активності ферментів є катал (кат). Це кількість ферменту, яка за сприятливих умов (температура, рН середовища, відповідної концентрації субстрату) здатна перетворити 1 моль субстрату за одну секунду. Використовуються також одиниці ферментів мікрокатал ($\mu_{\text{кат}}$) та нанокатал ($n_{\text{кат}}$).

2.3.4. Класифікація ферментів

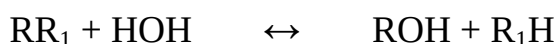
Величезна кількість біохімічних реакцій, що відбуваються у клітинах рослин потребують участі великої кількості ферментів. Відомо близько 2000 різних ферментів. В 1961 році Міжнародний біохімічний союз запропонував класифікувати всі ферменти залежно від типу біохімічної реакції яку вони каталізують. Тобто тип біохімічної реакції є головною ознакою того чи іншого ферменту. Виділяють 6 класів ферментів:

1. Оксидоредуктази каталізують окисно-відновні реакції. Їх суть в тому, що одна сполука окислюється (віддає e чи Н-атоми), тобто виступає в якості донора, а інша відновлюється (приєднує e чи Н-атоми) і є акцептором. Це надзвичайно численна група ферментів, адже такий тип реакцій є основним в процесах фотосинтезу, дихання та інших. Відносяться оксидази, дегідрогенази, пероксидаза, цитохромна система, ліпоксигеназа.

2. Трансферази каталізують реакції в яких відбувається переміщення різних атомних груп. Внаслідок такого переміщення здійснюється перебудова молекули. Схема дії фосфофери наступна:



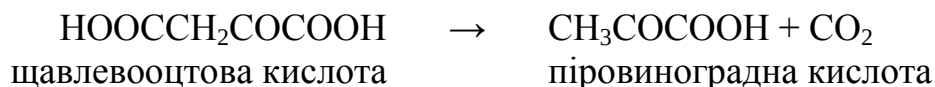
3. Гідролази – ферменти, що каталізують гідролітичні реакції з участю води в яких розщеплюються складні органічні речовини на більш прості. Їх дію можна відобразити наступним чином:



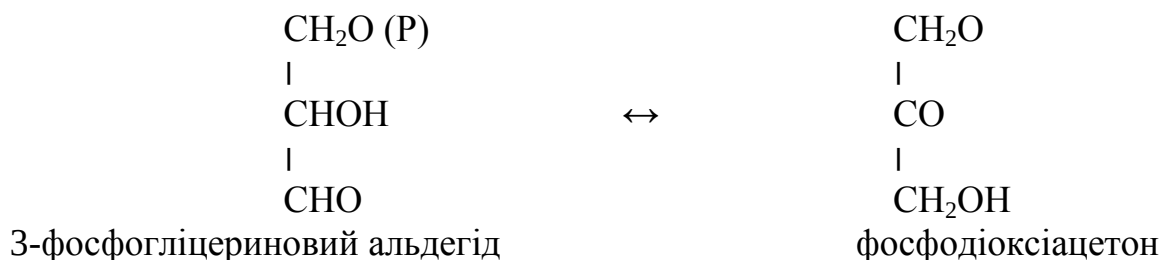
До класу гідролаз відноситься велика кількість ферментів, які широко поширені в рослинному світі. В цьому класі виділяють дев'ять підкласів. Так, фермент целюлаза розщепляє целюлозу до целобіози та глюкози, ліпаза – гідролізує всі жири; сахараза

розщепляє сахарозу на глюкозу та фруктозу. Ферменти протеази приймають участь у гідролізі білків.

4. Ліази – група ферментів, які каталізують приєднання певних груп у місцях подвійних зв'язків у сполуках або ж від'єднання атомних груп з утворенням подвійних зв'язків. До цієї групи відносяться декарбоксилаза, альдолаза, енолаза та інш. Зокрема декарбоксилаза каталізує реакції розпаду з виділенням CO_2 . Схема її дії наступна:



5. Ізомерази приймають участь у реакціях перетворення ізомерів. Типовим прикладом є процес перетворення 3-фосфогліцеринового альдегіда у фосфодіоксіацетон та у зворотньому напрямку:



6. Лігази каталізують біохімічні реакції з використанням енергії АТФ чи інших нуклеозидтрифосфатів з утворенням зв'язків $\text{C}-\text{O}$, $\text{C}-\text{S}$, $\text{C}-\text{N}$ та $\text{C}-\text{C}$. Їх ще називають синтетазами.

Кожен клас ферментів поділяють на підкласи та підпідкласи. В основу виділення підкласів покладено типи субстратів, які перетворюються цим підкласом ферментів. Кожному ферменту присвоєно чотиризначний номер. Наприклад КФ 2.1.1.1. Це значить, що даний фермент належить до другого класу, першого підкласу, першого підпідкласу та має порядковий номер 1. Літери КФ свідчать, що такий номер присвоєний Комісією ферментів.

На сьогоднішній день використовується робоча та систематична назви ферментів. Робоча назва включає назву субстрату в перетворенні якого приймає участь фермент із додаванням закінчення

“аза” . Так фермент амілаза отримав назву від слова амілум (крохмаль) з додаванням зазначеного закінчення, фермент уреаза – від уреа (сечовина) та закінчення“аза”. Систематична назва ферменту включає хімічну назву субстрату, назву реакції, що каталізує даний фермент, а у реакціях із переміщенням груп додають і хімічну назву акцептора. Сучасний список усіх відомих ферментів містить як систематичну так і робочу їх назву.

У рослинній клітині протікає величезна кількість біохімічних реакцій. Одні відбуваються постійно, а інші – епізодично. Відповідно і кількість тих чи інших ферментів є різною. Ферменти, які каталізують основні життєво необхідні для рослин біохімічні реакції, постійно присутні у рослинній клітині у великих кількостях. Це обов’язкова група ферментів, яку називають конститутивними ферментами. Ферменти, які задіяні у менш важливих реакціях та синтезуються у рослинах для підвищення їх адаптивних властивостей до умов оточуючого середовища називають адаптивними. Цю групу ферментів ще називають індукованими тому, що сюди належать ферменти, синтез яких викликаний надходженням до рослин певних речовин. Їх кількість у клітинах рослин є значно меншою порівняно із конститутивними ферментами, але різко збільшується у разі потреби перетворення сполуки, де задіяний даний фермент. Так, синтез ферменту нітратредуктази у рослинах різко підвищується при введенні у тканини рослин нітратної форми азоту.

Відомо, що в рослинах присутні ферменти, які каталізують одну і ту ж саму біохімічну реакцію, але володіють різними властивостями. Їх називають ізоферментами. Вони виявлені у пероксидази, інвертази, каталази та інших. Взагалі відомі, що різні молекулярні форми існують у більше ніж 50 ферментів. Вважається, що існування ізоферментів з різними фізичними та хімічними властивостями, сприяє підвищенню адаптивних властивостей рослин до умов оточуючого середовища.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Хто із вчених запропонував розділяти поняття «протоплазма» та «клітинний сік»? 1. Я. Пуркін’є 2. Р. Браун 3. Гуго фон Моль 4.Т.Шванн 5. Правильної відповіді немає

2. Яка форма ядер у більшості рослинних клітин? 1. Куляста або ж яйцеподібна 2. Куляста або ж видовжена 3. Видовжена або ж циліндрична 4. Видовжена або ж яйцеподібна 5. Правильної відповіді немає

3. Кількість ядерець у ядрі рослинних клітин визначається 1. Кількістю хромосом 2. Розміром клітини 3. Розміром ядра 4. Кількістю супутникових хромосом 5. Правильної відповіді немає

4. Внутрішньоклітинний рух клітинних органел чи цитоплазми забезпечується 1. Мікотрабекулярною решіткою 2. Мікрофіліментами 3. Мікротрубочками 4. Мікотрабекулярною решіткою та мікротрубочками 5. Правильної відповіді немає

5. В якій зоні ендоплазматичної сітки розміщуються рибосоми та полісоми? 1. Гладенькій 2. Шорсткуватій 3. Обох зазначених у попередніх відповідях зонах 4. Рибосоми та полісоми взагалі не розміщуються на ендоплазматичній сітці 5. Правильної відповіді немає

6. Дайте визначення первинної структури білкової молекули 1. Створюється завдяки виникненню водневих зв'язків 2. Послідовність амінокислот у білковій молекулі, що підтримується ковалентними зв'язками 3. Просторово організована білкова молекула за рахунок взаємодії бічних груп амінокислот 4. Взаємодія між собою двох і більше просторово організованих білкових молекул 5. Правильної відповіді немає

7. Симпластом називають 1. Об'єднання клітинних оболонок між собою 2. Об'єднання протопластів різних клітин між собою 3. Зовнішні шари протопласту 4. Внутрішні шари протопласту 5. Правильної відповіді немає

8. Присутність якої сполуки свідчить про наявність вторинної оболонки у клітині? 1. Пектинової кислоти 2. Лігніну 3. Геміцелюлози 4. Білку екстенсину 5. Правильної відповіді немає

9. Автоліз рослинних клітин може бути викликаний 1. Механічним пошкодженням клітин 2. Проникненням збудників хвороб 3. Старістю клітини 4. Поділом клітини 5. Правильної відповіді немає

10. Особливістю мембран ендоплазматичної сітки є 1. Утворюють єдине ціле із зовнішньою ядерною мембраною 2. Утворюють єдине ціле із тонопластом вакуолей 3. Утворюють

єдине ціле із плазмолемою 4. Утворюють єдине ціле із плазмолемою та тонопластом 5. Правильної відповіді немає

11. Завдяки яким сполукам клітинна оболонка набуває міцності та втрачає свою еластичність? 1. Кутину 2. Лігнінам 3. Віску 4. Суберину 5. Всім зазначеним сполукам

12. Вакуолі в рослинних клітинах утворюються шляхом 1. Відокремлення пухирців від плазмолеми 2. Відокремлення пухирців від тонопласту 3. Відокремлення пухирців від ендоплазматичної сітки чи апарату Гольджі 4. Відокремлення пухирців від ядерної оболонки 5. Правильної відповіді немає

13. Концентрація вакуолярного соку складає 1. 0,1 – 0,2 М 2. 0,4 – 0,6 М 3. 1,0 – 1,2 М 4. 1,5 – 2,0 М 5. Правильної відповіді немає

14. Основними хімічними сполуками рибосом є 1. Вуглеводи та жири 2. Амінокислоти та білки 3. Високомолекулярна ДНК та білки 4. Високомолекулярна ДНК, РНК та вуглеводи 5. Правильної відповіді немає

15. В якому році були вперше виявлені пластиди 1. 1500 році 2. 1676 році 3. 1800 році 4. 1900 році 5. Правильної відповіді немає

16. В якому місці хлоропластів протікають світлові реакції фотосинтезу 1. У стромі хлоропластів 2. На мембранах тілакоїдів 3. У рибосомах, що містяться у хлоропластах 4. Правильної відповіді немає

17. Вміст ДНК у рослинній клітині у середньому становить 1. 0,4% 2. 1,2% 3. 2,4 % 4. 5,0 % 5. Правильної відповіді немає

18. До первинних органічних речовин відносять 1. Білки 2. Антоціани 3. Каучук 4. Алкалоїди 5. Правильної відповіді немає

19. Основна транспортна форма вуглеводів у рослин 1. Глюкоза 2. Сахароза 3. Ксилоза 4. Фруктоза 5. Правильної відповіді немає

20. Яка кількість амінокислот зустрічається у рослинних білках? 1. 10 2. 20 3. 30 4. 40 5. Правильної відповіді немає

21. Властивості білків визначаються 1. Якісним складом амінокислот 2. Послідовністю розташування амінокислот 3. Кількістю амінокислот лізин 4. Кількістю амінокислот триптофан 5. Правильної відповіді немає

22. Яку кількість азоту містять білкові молекули 1. 10 % 2. 16 % 3. 25 % 4. 33 % 5. Правильної відповіді немає

23. Олігомери це білки, які перебувають 1. У первинній структурі 2. Вторинній структурі 3. Третинній структурі 4. Четвертинній структурі 5. Правильної відповіді немає

24. Які білки розчиняються у воді ? 1. Альбуміни 2. Глобуліни 3. Проламіни 4. Глютеліни 5. Правильної відповіді немає

25. До лікопротеїдів відносять білки, що містять у своєму складі крім амінокислот 1. Ліпіди 2. Вуглеводи 3. Амінокислоти 4. Іони металів 5. Правильної відповіді немає

26. До прокаріотів відносять 1. Тварини 2. Рослини 3. Бактерії 4. Гриби 5. Правильної відповіді немає

27. Які білки розчиняються у 0,2 розчинах лугів ? 1. Альбуміни 2. Глобуліни 3. Проламіни 4. Глютеліни 5. Правильної відповіді немає

28. До нуклеопротеїдів відносять білки, що містять у своєму складі крім амінокислот 1. Нуклеїнові кислоти 2. Вуглеводи 3. Амінокислоти 4. Іони металів 5. Правильної відповіді немає

29. Виберіть шляхи знешкодження аміаку у клітинах рослин, який утворюється в процесі дезамінування амінокислот, які в свою чергу утворилися внаслідок гідролізу білків 1. Виділяється через кореневу систему у ґрунтовий розчин 2. Виділяється в оточуюче середовище через продихи листків 3. Залишається у формі NH_4^+ у вакуолях до природної загибелі рослини 4. Може бути задіяний у синтезі інших амінокислот 5. Правильної відповіді немає

30. Як змінюється співвідношення між вільною та зв'язаною водою у клітинах озимих польових культур в осінній період вегетації ? 1. Співвідношення між цими формами води не змінюється 2. Частка вільної води децю зменшується, а зв'язаної – збільшується 3. Частка вільної води децю збільшується, а зв'язаної – зменшується 4. Правильної відповіді немає

31. Більшість рослинних клітин мають розміри 1. 20 – 50 мкм 2. 100 – 200 мкм 3. 1-2 мм 4. 1- 3 см 5. Правильної відповіді немає

32. Основними складовими частинами протопласту є 1. Мітохондрії та вакуолі 2. Цитоплазма та ядро 3. Хлоропласти та мітохондрії 4. Ендоплазматична сітка та ядро 5. Правильної відповіді немає

33. Зовнішній шар цитоплазми називають 1. Ендоплазмою 2. Каріоплазмою 3. Біоплазмою 4. Ектоплазмою 5. Правильної відповіді немає

34. Клітини прокаріотів мають розміри 1,0,5 - 3,0 мкм 2. 100 – 200 мкм 3. 1-2 мм 4. 1- 3 см 5. *Правильної відповіді немає*
35. Яка кількість хромосом міститься у клітинах прокаріотів ? 1. Одна 2. Дві 3. Три 4. Чотири 5. *Правильної відповіді немає*
36. Основними функціями ядра є 1. Регуляторна та синтетична 2. Синтетична та запасна 3. Спадкова та синтетична 4. Регуляторна та синтетична 5. *Правильної відповіді немає*
37. Розкрийте роль ядерець, що містяться у ядрі клітини 1. Синтезують ДНК 2. Приймають участь у синтезі РНК та білків гістонів 3. Синтезують жири 4. Синтезують вуглеводи 5. *Правильної відповіді немає*
38. Активна стадія розвитку пластиду рослинної клітини включає 1. Протопласти та лейкопласти 2. Лейкопласти та хлоропласти 3. Хлоропласти та хромопласти 4. Хромопласти 5. *Правильної відповіді немає*
39. Основна функція мітохондрій 1. Синтез білків 2. Синтез жирів 3. Синтез вуглеводів 4. Біологічне окислення 5. *Правильної відповіді немає*
40. Особливістю мітохондрій є 1. Містять велику кількість жирів 2. Мають власну ДНК, яка здатна до самоподвоєння 3. Містять велику кількість вуглеводів 4. Містять велику кількість органічних кислот 5. *Правильної відповіді немає*
41. Фаза дегенерації у розвитку пластиду рослинної клітини відповідає 1. Протопласти та лейкопласти 2. Лейкопласти та хлоропласти 3. Хлоропласти та хромопласти 4. Хромопласти 5. *Правильної відповіді немає*
42. Які клітинні органели здійснюють процес фотосинтезу ? 1. Хлоропласти 2. Хромопласти 3. Мітохондрії 4. Лізосоми 5. *Правильної відповіді немає*
43. Які клітинні органели здійснюють біосинтез жирів ? 1. Сферосоми 2. Хромопласти 3. Мітохондрії 4. Лізосоми 5. *Правильної відповіді немає*
44. Особливістю хлоропластів є 1. Містять велику кількість жирів 2. Мають власну ДНК, яка здатна до самоподвоєння та білоксинтезуючу систему 3. Містять велику кількість вуглеводів, які здатні до взаємних перетворень 4. Містять велику кількість органічних кислот 5. *Правильної відповіді немає*

45. У біосинтезі білків приймають участь 1. Сферосоми 2. Рибосоми 3. Мітохондрії 4. Лізосоми 5. Правильної відповіді немає

46. Які клітинні органели приймають участь у автолізі води ? 1. Сферосоми 2. Рибосоми 3. Мітохондрії 4. Лізосоми 5. Правильної відповіді немає

47. Який із олігосахаридів є найбільш поширеним ? 1. Лактоза 2. Сахароза 3. Рафіноза 4. Стахіноза 5. Правильної відповіді немає

48. Які клітинні органели приймають участь у перетворенні високомолекулярних продуктів, що надійшли до клітини шляхом піноцитозу ? 1. Сферосоми 2. Рибосоми 3. Мітохондрії 4. Лізосоми 5. Правильної відповіді немає

49. Однією із фізіологічних функцій вакуолі клітини є 1. Участь у процесі фотосинтезу 2. Участь у процесі дихання 3. Регулювання осмотичного тиску клітини 4. Регулювання біосинтезу жирів 5. Правильної відповіді немає

50. Основне призначення ДНК 1. Участь синтезі жирів 2. Матеріальний носій спадковості 3. Участь у синтезі органічних кислот 4. Участь у синтезі вуглеводів 5. Правильної відповіді немає

51. Основною хімічною речовиною клітинної оболонки рослинної клітини є 1. Сахароза 2. Крохмаль 3. Інулін 4. Клітковина 5. Правильної відповіді немає

52. Які рослинні клітини містять вакуолі ? 1. Клітини, що знаходяться у ембріональній фазі розвитку 2. Клітини, що знаходяться у фазі розтягнення або ж спеціалізовані клітини 3. Статеві клітини 4. Правильної відповіді немає

53. Охарактеризуйте глютеліни 1. Білки, що розчиняються у 0,2 % розчинах лугів 2. Білки, що розчиняються у 60 – 80 % розчині етилового спирту 3. Білки розчинні у слабких розчинах солей 4. Білки розчинні у воді 5. Правильної відповіді немає

54. Однією із головних функцій діктісом є 1. Участь у біосинтезі жирів 2. Участь у біосинтезі білків 3. Управління фізіологічними процесами 4. Накопичення та транспортування продуктів метаболізму до вакуолі 5. Правильної відповіді немає

55. Плазмолема це 1. Біологічна мембрана, що розташована на вакуолі 2. Біологічна мембрана, що розташована на мітохондріях 3. Біологічна мембрана, що розташована на протопласті 4. Біологічна мембрана хлоропластів 5. Правильної відповіді немає

56. Основною функцією плазмолемми є 1. Активне транспортування речовин 2. Синтез вуглеводів 3. Поглинання сонячної енергії 4. Синтез жирів 5. Правильної відповіді немає

57. Ендоплазматичним ретикулом називають 1. Комплекс ендоплазматичної сітки з рибосомами 2. Комплекс пластид та мітохондрій 3. Комплекс ендоплазматичної сітки та діктісом 4. Взаємодія двох та більше рибосом між собою 5. Правильної відповіді немає

58. Дайте визначення тригліцеридів 1. Це органічні сполуки, що складаються із залишків біоз та фосфорної кислоти 2. Органічні сполуки, що складаються із карбону, гідрогену та оксигену і у яких співвідношення між гідрогеном та оксигеном таке ж саме як і у молекулі води 3. Органічні сполуки до складу яких входить трьохатомний спирт гліцерин та жирні кислоти 4. Це жири та жироподібні речовини 5. Правильної відповіді немає

59. Вміст води у клітині активно вегетуючих рослин становить 1. 50 % 2. 65 % 3. 85 % 4. 95 % 5. Правильної відповіді немає

60. Дайте визначення гліколіпідів 1. Це органічні сполуки, що складаються із залишків біоз та фосфорної кислоти 2. Органічні сполуки, що складаються із карбону, гідрогену та оксигену і у яких співвідношення між гідрогеном та оксигеном таке ж саме як і у молекулі води 3. Це тригліцериди у яких одна із спиртових груп утворює складний ефір не з жирною кислотою, а з вуглеводами 4. Це жири та жироподібні речовини 5. Правильної відповіді немає

61. Вміст білків у клітині активно вегетуючих рослин становить 1. 2 % 2. 4 % 3. 5 % 4. 10 % 5. Правильної відповіді немає

62. Вміст мінеральних речовин у клітині активно вегетуючих рослин становить 1. 0,2 % 2. 0,5 % 3. 1,5 % 4. 10 % 5. Правильної відповіді немає

63. Кількість вільної води від загального її вмісту у клітині становить 1. 50 % 2. 65 % 3. 85 % 4. 95 % 5. Правильної відповіді немає

64. Дайте визначення протеїнів 1. Білки, що складаються із амінокислот та інших сполук 2. Білки, що складаються лише із амінокислот 3. Білки, до складу яких входять лише амінокислоти триптофан та аргінін 4. Білки до складу яких входять лише амінокислоти лізин та аргінін 5. Правильної відповіді немає

65. Дайте визначення лікопротейдів 1. Білки, що складаються із амінокислот та інших сполук 2. Білки, що складаються лише із амінокислот 3. Білки, до складу яких входять не лише амінокислоти, а й ліпіди 4. Білки до складу яких входять лише амінокислоти лізин та аргінін 5. Правильної відповіді немає

66. Вміст зв'язаної води у клітині визначає 1. Адаптивні властивості рослин 2. Вміст білків у рослині 3. Вміст жирів у рослині 4. Вміст алкалоїдів у рослині 5. Правильної відповіді немає

67. Дайте визначення четвертинної структури білкової молекули 1. Створюється завдяки виникненню водневих зв'язків 2. Послідовність амінокислот у білковій молекулі, що підтримується ковалентними зв'язками 3. Просторово організована білкова молекула за рахунок взаємодії бічних груп амінокислот 4. Взаємодія між собою двох і більше просторово організованих білкових молекул 5. Правильної відповіді немає

68. Дайте визначення білкам як органічним сполукам 1. Білки – це органічні речовини, що складаються із залишків біоз 2. Білки – це органічні речовини, що складаються із залишків тріоз 3. Білки – це органічні речовини, що складаються із залишків гексоз 4. Білки – це органічні речовини, що складаються із амінокислот 5. Правильної відповіді немає

69. Вміст карбону у білкових молекулах складає 1. 50- 55 % 2. 65-70 % 3. 70- 85 % 4. 90 - 95 % 5. Правильної відповіді немає

70. Вміст кисню у білкових молекулах складає 1. 10- 15 % 2. 15-20 % 3. 20- 55 % 4. 30 - 45 % 5. Правильної відповіді немає

71. Яка кількість амінокислот входить до складу білкових молекул рослин ? 1. Десять 2. Двадцять 3. Тридцять 4. Сорок 5. Правильної відповіді немає

72. Які фактори визначають властивості білкових молекул ? 1. Кількість амінокислот, що утворюють білкову молекулу 2. Якісний склад та послідовність розташування амінокислот у білковій молекулі 3. Типи зв'язків між амінокислотами 4. Вміст сірки у білкових молекулах 5. Правильної відповіді немає

73. Яка відповідь містить найбільш повний перелік функцій білків ? 1. Будівельна та фізіологічна 2. Будівельна та каталітична 3. Будівельна, каталітична, запасна, генетична, фізіологічна 4. Будівельна, каталітична, запасна, генетична 5. Правильної відповіді немає

74. Дайте визначення вторинної структури білкової молекули 1. Утворюється завдяки виникненню водневих зв'язків 2. Послідовність амінокислот у білковій молекулі, що підтримується ковалентними зв'язками 3. Просторово організована білкова молекула за рахунок взаємодії бічних груп амінокислот 4. Взаємодія між собою двох і більше просторово організованих білкових молекул 5. Правильної відповіді немає

75. Які типи зв'язків зберігаються у білковій молекулі після її денатурації ? 1. Водневі 2. Зв'язки між бічними групами амінокислот 3. Ковалентні 4. Правильної відповіді немає

76. Дайте визначення протеїнів 1. Білки, що складаються із амінокислот та залишків вуглеводів 2. Білки, що складаються лише із амінокислот 3. Білки, до складу яких входять амінокислоти та залишки фосфорної кислоти 4. Білки до складу яких входять амінокислоти та жири 5. Правильної відповіді немає

77. Охарактеризуйте альбуміни 1. Білки, що розчиняються у 0,2 % розчинах лугів 2. Білки, що розчиняються у 60 – 80 % розчині етилового спирту 3. Білки розчинні у слабких розчинах солей 4. Білки розчинні у воді 5. Правильної відповіді немає

78. Визначте основну функцію молекули ДНК 1. Будівельна 2. Спадкова 3. Запасна 4. Фізіологічна 5. Правильної відповіді немає

79. Виберіть відповідь з повним переліком складових частин молекули РНК 1. Азотиста основа та залишок фосфорної кислоти 2. Цукор та залишок фосфорної кислоти 3. Азотиста основа та цукор 4. Азотиста основа, цукор, залишок фосфорної кислоти 5. Правильної відповіді немає

80. Основне призначення рибонуклеїнових кислот 1. Участь у синтезі жирів 2. Матеріальний носій спадковості 3. Реалізація спадкової інформації через білковий синтез 4. Участь у синтезі вуглеводів 5. Правильної відповіді немає

81. Дайте визначення ліпідів 1. Ліпіди – це органічні сполуки, що складаються із залишків біоз та фосфорної кислоти 2. Органічні сполуки, що складаються із карбону, гідрогену та оксигену і у яких співвідношення між гідрогеном та оксигеном таке ж саме як і у молекулі води 3. Органічні сполуки, що складаються із залишків моносахаридів 4. Ліпіди – це жири та жироподібні речовини 5. Правильної відповіді немає

82. Серед ненасичених жирних кислот найбільш поширеною є 1. Бегенова кислота 2. Олейнова кислота 3. Ліолева кислота 4. Ліноленова кислота 5. Правильної відповіді немає

83. Чи переміщуються ліпіди у межах рослини ? 1. Так, переміщуються з великою швидкістю 2. Переміщуються з малою швидкістю 3. Не переміщуються 4. Не переміщуються лише у холодну пору року 5. Правильної відповіді немає

84. В чому виявляється будівельна функція ліпідів ? 1. Входять до складу біологічних мембран 2. Виступають запасними речовинами 3. Виступають як субстрати дихання 4. Регулюють проникність протоплазми та приймають участь в адсорбційних процесах 5. Правильної відповіді немає

85. В чому виявляється фізіологічна функція ліпідів ? 1. Входять до складу біологічних мембран 2. Виступають запасними речовинами 3. Виступають як субстрати дихання 4. Регулюють проникність протоплазми та приймають участь в адсорбційних процесах 5. Правильної відповіді немає

86. Дайте визначення вуглеводів 1. Це органічні сполуки, що складаються із залишків біоз та фосфорної кислоти 2. Органічні сполуки, що складаються із карбону, гідрогену та оксигену і у яких співвідношення між гідрогеном та оксигеном таке ж саме як і у молекулі води 3. Це тригліцериди у яких одна із спиртових груп утворює складний ефір не з жирною кислотою, а з вуглеводами 4. Це жири та жироподібні речовини 5. Правильної відповіді немає

87. Який із полісахаридів є найбільш поширеним ? 1. Крохмаль 2. Глікоген 3. Інулін 4. Клітковина 5. Правильної відповіді немає

88. Виберіть відповідь, де присутні лише олігосахариди 1. Крохмаль, манноза, ксілоза, сахароза 2. Сахароза, мальтоза, лактоза, рафіноза 3. Глюкоза, мальтоза, інулін, рафіноза 4. Клітковина, стахіоза, арабіноза, інулін 5. Правильної відповіді немає

89. Дайте визначення хелатам 1. Органічні внутрішньо комплексні сполуки циклічної будови, які містять в своєму складі метал 2. Органічні речовини на основі білків 3. Органічні речовини на основі амінокислот 4. Органічні речовини на основі ліпідів 5. Правильної відповіді немає

90. Яка із функцій не властива мінеральним речовинам клітини ? 1. Регулюють осмотичні властивості 2. Впливають на фізико-

хімічний стан колоїдів 3. Виступають активаторами та інгібіторами ферментів 4. Входять до складу вуглеводів 5. *Правильної відповіді немає*

91. Які із моносахаридів є найбільш поширеними у рослинах? 1. Біози 2. Тріози 3. Тетрози 4. Пентози 5. Гексози 7. Гептози

92. До складу яких вуглеводів входить глюкоза? 1. Сахароза 2. Глікоген 3. Крохмаль 4. Клітковина 5. До всіх зазначених у попередніх відповідях

93. До олігосахаридів відносять вуглеводи із вмістом залишків моносахаридів 1. Від 2 до 10 2. Від 10 до 25 3. Від 25 до 40 4. Від 40 до 50 5. *Правильної відповіді немає*

94. Який із вуглеводів є основною їх транспортною формою ? 1. Мальтоза 2. Рафіноза 3. Глюкоза 4. Сахароза 5. *Правильної відповіді немає*

95. Який із вуглеводів відноситься до гомополісахаридів ? 1. Геміцелюлоза 2. Агар-агар 3. Інулін 4. Крохмаль 5. *Правильної відповіді немає*

96. Дайте визначення третинної структури білкової молекули 1. Створюється завдяки виникненню водневих зв'язків 2. Послідовність амінокислот у білковій молекулі, що підтримується ковалентними зв'язками 3. Просторово організована білкова молекула за рахунок взаємодії бічних груп амінокислот 4. Взаємодія між собою двох і більше просторово організованих білкових молекул 5. *Правильної відповіді немає*

97. Ферменти це 1. Жири 2. Білки 3. Вуглеводи 4. Органічні кислоти 5. *Правильної відповіді немає*

98. Роль ферментів у біохімічних реакціях 1. Підвищують енергію активації молекул 2. Знижують енергію активації молекул 3. Підвищують енергетичний рівень реакцій 4. *Правильної відповіді немає*

99. Дайте характеристику А) Однокомпонентних ферментів Б) Двокомпонентних ферментів 1. Складаються із білку і небілкової частини 2. Складаються лише із білку а) мають активний центр б) роль активного центру виконує активна група

100. Які функції виконують наступні класи ферментів А) Оксидоредуктази Б) Гідролази В) Трансферази Г) Лігази Д) Ліази Є) Ізомерази 1. Каталізують реакції із створенням двойних зв'язків або ж приєднання окремих груп по місцю двойних зв'язків

2.Каталізують окисно-відновні реакції 3.Каталізують гідролітичні реакції 4.Каталізують реакції переміщення окремих груп 5.Каталізують реакції з участю АТФ 6.Каталізують реакції ізомеризації

101. Виберіть фактори, що впливають на активність ферментів?

1.Температура 2.РН –середовища 3.Молекулярна вага субстрату 4.Концентрація субстрату 5. Правильної відповіді немає

102. Ізоферменти це ? 1.Різні форми одного і того ж ферменту яким притаманні різні властивості 2.Ферменти, що каталізують реакції ізомеризації 3. Ферменти, що каталізують біохімічні реакції при понижених температурах навколишнього середовища 4. Правильної відповіді немає

103. Дайте характеристику А) Єндоферментів Б)Єкзоферментів В)Конститутивних ферментів 1.Діють за межами свого місця синтезу 2.Діють в тій же клітині у якій синтезувалися 3.Група обов'язкових ферментів

104. Дайте визначення показникам активності ферментів А)Питома активність Б)Молекулярна активність В.Число обертів 1.Кількість молекул субстрату, що перетворюються однією молекулою ферменту за одну хвилину в умовах, коли швидкість реакції не лімітується концентрацією субстрату 2.Кількість одиниць ферменту на міліграм білку 3.Кількість молекул субстрату, що перетворюються однією молекулою ферменту за одну хвилину.

105. Дайте визначення А)Абсолютної специфічності ферментів Б)Групової специфічності ферментів 1.Фермент каталізує одну єдину біохімічну реакцію 2.Фермент здатний каталізувати групу споріднених біохімічних реакцій.

106. Серед насичених жирних кислот найбільш поширеною є 1. Бегенова кислота 2. Арахісова кислота 3. Пальмітинова кислота 4. Стеаринова кислота 5. Правильної відповіді немає.

РОЗДІЛ III. ВОДООБМІН У РОСЛИН

3.1. Значення води для життя рослин

Вода – це необхідна умова існування рослин на Земній кулі. Вміст води у рослинах становить 70-80%, а в деяких випадках навіть 90%.

Впродовж вегетації, а також під впливом факторів оточуючого середовища, кількість води у рослинах може змінюватися. Нижнє порогове значення кількості води у рослинах нижче якого відбувається загибель рослин прийнято називати гомеостатичною водою. Для різних груп рослин кількість гомеостатичної води є різною:

- Гігрофітів – 65 – 70%;
- Мезофітів – 45 – 60 %;
- Ксерофітів – 25 – 27 %.

Вода в житті рослин відіграє велике значення. Це насамперед основне середовище, де відбуваються біохімічні процеси. Вода також виступає хімічною сполукою, що приймає участь у таких важливих фізіолого-біологічних процесах як фотосинтез, гідроліз, синтез, та ін. Вона необхідна для охолодження рослин та переміщення органічних і мінеральних речовин.

Рослини споживають величезну кількість води впродовж свого життя. На 1 г сухих речовин витрати води складають від 150 до 1000 г і навіть більше. Відповідно на 1 т сухих речовин рослини витрачають від 150 до 1000 і більше тонн води з одного гектару. При врожайності зерна 50 ц/га рослини пшениці озимої витрачають у середньому 4000 т води з одного гектара. Натомість для перебігу біохімічних процесів рослинам достатньо не більше 1 % води, що проходить крізь рослину в процесі водообміну. Тому відомий вчений-фізіолог К.А.Тімірязєв стверджував, що величезні витрати води рослинами впродовж свого життя це швидше фізіологічне зло ніж фізіологічна необхідність.

В цілому фізіолого-біологічне значення води у життєдіяльності рослин можна резюмувати в наступних положеннях:

- вода це особливе середовище в якому протікають всі біохімічні процеси, які забезпечують життєдіяльність рослин;
- вода це зв'язуючий ланцюг між окремими клітинами, тканинами, органами рослин та оточуючим середовищем;
- вода виступає невід'ємним компонентом певних протоплазматичних структур;
- вода створює тургорний тиск у клітинах рослин. Тому в окремих видів рослин це забезпечує особливості їх морфологічної будови та просторового розташування органів;
- вода терморегулюючий фактор, вона захищає рослину від різких коливань температури повітря та сприяє їх охолодженню у спеку;
- вода приймає участь у численних фізіолого-біохімічних процесах рослин. Це джерело водню для всіх органічних речовин у рослинах.

Величезне фізіологічне значення води для рослин забезпечується її унікальними фізичними властивостями. Зокрема:

- Вода це єдина хімічна сполука на Землі, яка може перебувати у трьох станах (рідкому, твердому та газоподібному);
- Для води характерна висока теплоємність. Величина теплоємності води в 5 ...10 разів є вищою ніж у інших речовин;
- Температура кипіння води з підвищенням тиску зростає, а температура замерзання при цьому знижується;
- Вода характеризується високими показниками теплоти пароутворення (на 1 г – 2,3 кДж.). Це сприяє терморегуляції рослин;
- Вода характеризується високим поверхневим натягом, що забезпечується потужними силами зчеплення між її молекулами. Це має велике значення не лише для руху води у капілярах ґрунту, а й виступає одним із механізмів переміщення води по рослинах. Завдячуючи їм у провідних тканинах зберігається неперервність водних потоків, що в комплексі з кореневим тиском та транспірацією сприяє переміщенню води по рослині;

- Молекулам води притаманна властивість прилипання. Це явище ми можемо спостерігати у випадках підняття води проти гравітаційних сил;
- Вода має також високу теплопровідність, що дає їй змогу випаровуватися навіть за температури 0°C ;
- Вода добрий розчинник для мінеральних речовин в якій вони дисоціюють на іони;
- Вода здатна розчиняти гази.

3.2. Надходження води до рослинної клітини

Надходження води у рослинну клітину підчиняється закономірностям осмосу. Саме це фізичне явище забезпечує надходження води до рослин. Осмос – це повільна дифузія молекул розчинника і речовин через напівпроникнені мембрани.

Основні положення явища осмосу можна викласти в наступному:

1. Молекули розчиненої речовини дифузно розосереджуються у просторі розчинника тобто серед молекул розчинника.

2. Рух молекул розчиненої речовини спрямований в сторони меншої їх концентрації.

3. Спрямований рух молекул розчиненої речовини буде спостерігатися до тих пір доки концентрація молекул розчиненої речовини не буде однаковою у всьому просторі.

4. Якщо в розчин помістити напівпроникну перепонку для молекул розчиненої речовини то вона буде відчувати певний тиск частинок, що переміщуються.

Явище осмосу та осмотичний тиск проявляються лише в осмотичній системі. Вона складається із розчину, розчиненої речовини та напівпроникної перепонки. Рослинна клітина є осмотичною системою. Клітинний сік – це розчин. Плазмолема – напівпроникна оболонка. Грунтова вода – розчинник.

Різні вчені по-різному давали визначення осмотичному тиску. Г.Дютроше вказував, що осмотичний тиск – це додатковий гідростатичний тиск, який створюється в осмометрі внаслідок осмосу. Вант-Гофф та Оствальд визначали його як тиск який би

створювався від ударів молекул або ж йонів розчиненої речовини у напівпроникну перепонку. Більшість вчених дотримуються думки про те, що осмотичний тиск – це тиск, який перевищує активність молекул розчинника і вирівнює швидкість їх руху в обох напрямках. Дещо простіше його визначення можливо сформулювати у наступній формі: осмотичний тиск – це тиск, що виникає в осмотичній системі.

Осмотичний тиск визначають за формулою, яка запропонована Вант-Гофом:

$$P = CRT_i, \quad (3.1)$$

P – осмотичний тиск, атм
 C – концентрація, в молях
 R – газова стала,
 T – температура від абсолютного нуля,
 i – ізотонічний коефіцієнт.

В результаті осмотичного надходження води у вакуоль в клітині створюється гідростатичний тиск, який називається тургорним. При повному насиченні клітини водою осмотичний тиск (P) буде однаковим із тургорним (T):

$$P = T \text{ або } P - T = 0 \quad (3.2)$$

При випаруванні води із клітин їх об'єм зменшується, а осмотичний тиск зростає, тому що в меншому об'ємі міститься така ж кількість розчинених у воді речовин. Тому при випаруванні води із клітин, осмотичний тиск вищий за тургорний і він становить:

$$P = T + S, \quad (3.3)$$

Величина S – це сила, яка зумовлює надходження води у вакуоль і носить назву всисної сили або водного потенціалу:

$$S = P - T. \quad (3.4)$$

Вода до корневих волосків надходить тому, що в них осмотичний тиск перевищує осмотичний тиск ґрунтового розчину в результаті чого створюється всисна сила корневих волосків. У разі якщо осмотичний тиск клітини менший осмотичного тиску

грунтового розчину то вода до рослин не буде надходити. За такої ситуації можливий зворотній рух води, що зумовить виникнення явища плазмолізу.

Всі розчини за характером своєї дії на рослинні клітини поділяють на три групи. Гіпотонічний розчин – осмотичний тиск його менший ніж осмотичний тиск клітини. Із такого розчину вода може надходити до рослинної клітини. Ізотонічний розчин – осмотичний тиск його дорівнює осмотичному тиску клітини. Гіпертонічний розчин – осмотичний тиск його перевищує осмотичний тиск клітини. Тому відбувається зворотній рух води із клітини до розчину. Внаслідок цього виникає явище плазмолізу тобто відходження протопласту від клітинної оболонки.

Величина осмотичного тиску у клітинах корневих волосків та листків рослин зазвичай становить від 3 до 5 атм. Замикаючі клітини продохів мають осмотичний тиск у межах 18 – 22 атм.

Вчені фізіологи вважають, що високий осмотичний тиск у клітинах рослин можливий завдяки:

- Клітина оточена іншими клітинами, а тому відбувається урівноваження тиску. При поміщенні рослинної клітини у воду відбувається “вибух” протопласту за межі клітинної оболонки. Під час дощу спостерігаються явища розтріскування головок капусти, коренеплодів буряків, моркви та інших культур;
- Клітинні оболонки окремих клітин здатні витримати тиск до 10 атм;
- Більшість клітин мають овальну форму. Така форма сприяє рівномірному розподілу дії сил на оболонку клітини. Добре відомо, що квадратні ємкості розриваються, округлі залишаються цілими.

Величина осмотичного тиску у рослинних клітинах може змінюватися. Ряд факторів оточуючого середовища та перебіг окремих біохімічних реакцій впливають на величину осмотичного тиску у клітинах. До них належать:

- Температура оточуючого середовища
- Вміст води у ґрунті

- Зміна в'язкості протопласта
- Активність синтетичних та гідролітичних процесів у клітині
- Дія осмотично активних речовин
- Хімічний склад клітини.

3.3. Механізми переміщення води по рослині

3.3.1. Кореневий тиск

Вода у рослини надходить і переміщується по них завдяки існуванню трьох механізмів:

- Кореневий тиск
- Транспірація
- Сили зчеплення між молекулами води.

Кореневим тиском називають силу, яка виникає у кореневій системі рослин та сприяє надходженню води до її надземних органів. В основі виникнення кореневого тиску лежить осмотичний процес. В окремих видів рослин навіть виявлені спеціальні клітини – водяні помпи. Коренева система рослин здатна переміщувати воду у радіальному напрямку до судин ксилеми: кореневі волоски – клітини кореневої паренхіми – ендодерма – періцикл – судини ксилеми осевого циліндра кореня.

Переміщення води поглинутої кореневими волосками в зазначеному напрямку до судин провідної системи коренів відбувається двома шляхами: апопластним (по вільному простору) і симпластним (по цитоплазмі клітин).

Активний рух води у рослинах, який виникає внаслідок кореневого тиску виявляється у явищах плачу рослин та гутації. Плач рослин це виділення водяного розчину через пошкоджені органи у рослин. Плач буває весняним до розпускання листків у рослин або ж літнім – після розпускання листків. Літній плач у рослин спостерігається на території України лише у поліській зоні.

Рідина, що виділяється під час плачу називається пасокою. Кількість пасоки, яку можуть виділити рослини за добу може становити: береза – 5 л, гарбузи – 4 – 5 л, а окремі види пальм до 50 л.

До складу весняної пасоки входять K^+ , Ca^{2+} , PO_4^{3-} , фруктоза, сахароза, ферменти, деякі органічні кислоти. Вміст фруктози може становити у межах 1,4 – 1,9%. Літня пасока збіднена на органічні речовини. Цукрів взагалі може не бути. Натомість велика кількість яблочної та щавелової кислот. Присутні також амінокислоти.

Гуттація – виділення рослинами води через гідатоциди листків. Добре гутують картопля, капуста, багато кімнатних рослин. Гутації сприяють помірно тепла, волога погода із насиченим водяними парами повітрям. У гігрофітів це один із важливих механізмів, що забезпечує водообмін. Вистилаючі клітини гідатод фільтрують розчин, а тому він значно бідніший за своїм хімічним складом порівняно з пасокою.

Поглинання води кореневою системою рослин залежить від багатьох факторів, але головними серед них є температура оточуючого середовища та ряд едафічних факторів. Зниження температури ґрунту від 20 до 0 °С зменшує надходження води до рослин на 25 – 30%. Останні дослідження показали, що лише теплолюбиві рослини при зниженні температури ґрунту до 5 °С істотно зменшують поглинання води із ґрунту. Озимі культури – жито, пшениця, ячмінь – добре ростуть пізно восени та ранньою весною навіть при заморозках. Достатнє надходження води до рослин підтверджується їх великою гутацією. Насіння злакових культур здатне поглинати воду навіть із мерзого ґрунту з температурою мінус 5 °С. Набухання при цьому триває 8 діб. Всисна сила насіння складає 3039 кПа, а водоутримуюча сила ґрунту при температурі 0,1 °С становить 507 – 1013 кПа. Порушення структури ґрунту і як наслідок цього підвищення його щільності та співвідношення між твердою, рідкою та газовою фазами негативно впливає на надходження води до корневих систем рослин.

Взагалі у ґрунті виділяють різні форми води за своєю доступністю для рослин:

- Гравітаційна – заповнює крупні проміжки між частинками, рухається лише вниз під дією гравітаційних сил. Легко доступна вода. Але це короткочасне джерело води для рослин.
- Капілярна вода – заповнює дрібні капіляри ґрунту й утримується у них силами поверхневого натягу. Здатна

переміщатися по профілю ґрунту у всіх напрямках. Основне джерело води для рослин.

➤ Плівкова вода – оточує колоїдні частинки ґрунту. Чим ближче до колоїдних частинок розташовуються молекули води тим сильніше вони їх утримують і як правило менш доступні для рослин. Важкодоступна форма води для рослин.

➤ Гігроскопічна вода – адсорбується сухим ґрунтом. Для рослин не доступна взагалі. Вона становить так званий мертвий запас, який за пропозицією Л.Брігса та Г.Шанца називають коефіцієнтом в'янення рослин.

3.3.2. Транспірація у рослин

Транспірація це процес випарування води рослинами. Вона відіграє важливу роль у житті рослин. Біологічне значення транспірації полягає у наступному:

➤ Один із механізмів інтенсивного водообміну рослин. В процесі транспірації рослини випаровують 99,8% води від загальної кількості, що надійшла до їх кореневої системи;

➤ Один із механізмів переміщення води по рослині. Так, у багаторічних порід дерев всисна сила транспірації в багато разів перевищує силу кореневого тиску;

➤ Забезпечує високий тургорний тиск у замикаючих клітинах тим самим поліпшує умови надходження CO_2 до рослин в процесі фотосинтезу;

➤ Створює певну недостатність тургорного тиску, що позитивно впливає на інтенсивність певних біохімічних процесів;

➤ Забезпечує автоматичність водного току;

➤ Сприяє переміщенню мінеральних речовин по рослині;

➤ Фактор охолодження рослин.

Розрізняють продихову і кутикулярну транспірацію. У більшості рослин на першому місці знаходиться продихова транспірація. Продихи складають не більше 1 % площі листків. Проте на 1мм^2 розміщується від 50 до 500 штук продихів залежно від виду рослин та сторони листка. Інтенсивність продихової транспірації залежно від умов навколишнього середовища складає від 15 до $250\text{ г/м}^2/\text{год}$.

Інтенсивність продигової транспірації залежить від температури оточуючого середовища, швидкості вітру, відносної вологості повітря та інших факторів. Ряд морфологічних особливостей будови рослин та розташування продихів також можуть впливати на інтенсивність продигової транспірації.

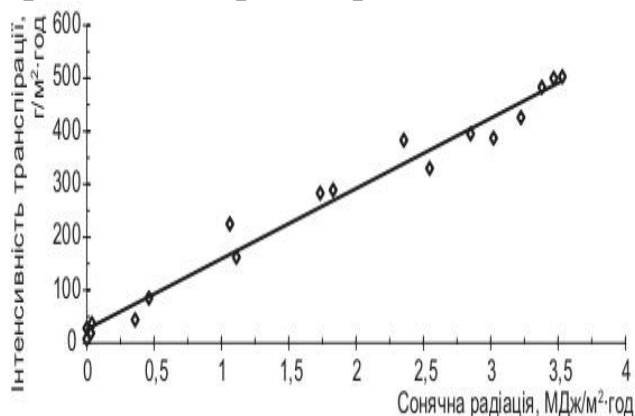


Рис.3.1. Вплив інтенсивності освітлення рослин томату на інтенсивність транспірації (За Журавльов О.В., Шатковський А.П.,2021)

Кутикулярна транспірація - випарування води через кутикулу. Кутикула має пори діаметром 0,5 – 1,0 нм через які відбувається випарування води. Через пори у кутікулі до клітин епідермісу може надходити вода. Молоді листки мають більшу інтенсивність кутикулярної транспірації ніж старі. Це зумовлено товщиною кутикули. У молодих листків частка кутикулярної транспірації у загальній

транспірації може становити від 40 до 70%, тоді як у старих – 5 – 10%. Доведено, що віск кутикули може перебувати в аморфному або ж кристалоподібному стані. В посуху віск перебуває у кристалоподібному стані, а тому пори закриваються і кутикулярна транспірація припиняється.

Таблиця 3.1. – Вплив ширини продигової щілини на інтенсивність продигової та кутикулярної транспірації (за Stalfelt,1932)

Ширина продигової щілини, мк	Інтенсивність транспірації, мг/год/25см ²	
	продигової	кутикулярної
1,10	103	8,7
0,65	83	10,8
0,35	63	14,3
0,10	45	20,0

Інтенсивність кутикулярної транспірації в основному визначається товщиною кутикули та станом воску. Але є переконливі результати, що між інтенсивністю продигової та кутикулярної транспірації існує тісний взаємозв'язок (таблиця 3.1).

Зимова транспірація - випарування води рослинами взимку. Впродовж зими втрати води у рослин півночі становлять від 3 до 5 %, а у південних рослин – 10 – 15%. Доведено, що пагони у рослин гинуть за умови, якщо втрати води за зимовий період складають 50 і більше відсотків. Деревя мають пробковий шар клітин який утворюється при дозріванні пагонів. Він запобігає надмірній транспірації. Зимова транспірація характерна не лише для дерев, а й однорічних озимих рослин.

Основними показниками транспірації є: інтенсивність транспірації, продуктивність транспірації, транспіраційний коефіцієнт, показник відносної транспірації.

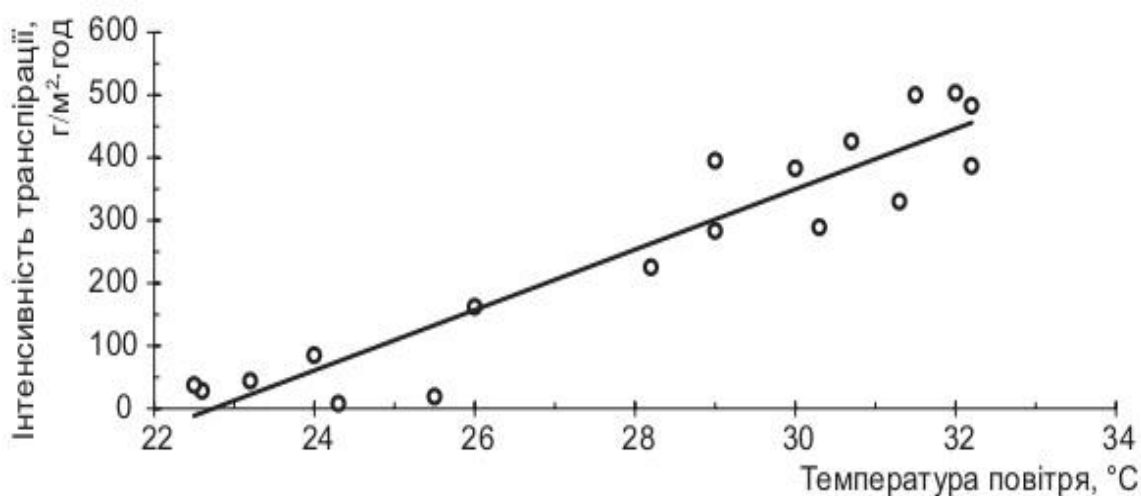


Рис.3.2. Вплив температури повітря на інтенсивність транспірації рослин томату (За Журавльов О.В., Шатковський А.П.,2021)

Інтенсивність транспірації - кількість води, що випаровується рослиною з одиниці листової поверхні в одиницю часу. Її виражають у $\text{г/м}^2/\text{год}$, $\text{г/дм}^2/\text{год}$, $\text{г/см}^2/\text{год}$. Величина її мінлива і становить від 0,15 до 1,47 г води на 1 дм^2 за 1 годину.

Продуктивність транспірації – це кількість сухої речовини, що синтезується у рослині при проходженні через неї 1 л води. Вона становить від 1 до 8 г/л. У середньому показник продуктивності транспірації складає 3 г/л.

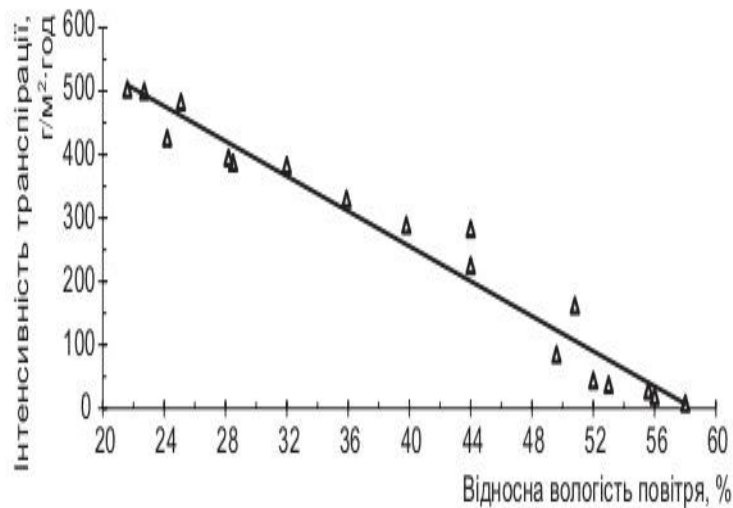


Рис.3.3. Вплив відносної вологості повітря на інтенсивність транспірації (За Журавльов О.В., Шатковський А.П.,2021)

Транспіраційний коефіцієнт показує скільки води витрачає рослина на синтез одиниці сухої речовини. Це один із найбільш поширених показників який використовують для характеристики рослин польових культур у сільськогосподарському виробництві. Він змінюється від 150 у сорго до 600 - 800 і навіть більше у люцерни та інших інших польових культур.

Таблиця 3.2. – Величина транспіраційного коефіцієнту рослин польових культур

Польова культура	Величина транспіраційного коефіцієнту
Пшениця	400 – 500
Ячмінь	360 – 480
Овес	350 – 400
Сорго	150 – 250
Цукрові буряки	500 – 600
Люцерна	600 – 800
Горох	350 – 400
Гречка	500 – 600
Кукурудза	174 – 406
Соя	350 – 680
Просо	130 – 280

Величина транспіраційного коефіцієнту є надто мінливою. Безліч факторів агротехнічного та природного походження можуть

впливати на транспіраційний коефіцієнт польових культур. Тому коректне порівняння рослин за транспіраційним коефіцієнтом можливе за умови, що транспіраційні коефіцієнти для рослин, які порівнюють між собою, отримані за однакових умов росту та розвитку.

Показник відносної транспірації (ПВТ) – відношення інтенсивності транспірації до інтенсивності випарування води з відкритої водної поверхні в одиницю часу за однакових умов. Його визначають за наступною формулою:

$$\text{ПВТ} = I_{\text{т}} / I_{\text{в}}, \quad (3.5)$$

$I_{\text{т}}$ – інтенсивність транспірації;

$I_{\text{в}}$ – інтенсивність випарування.

За показником відносної транспірації можливо визначити здатність рослин регулювати свою транспірацію. Якщо він становить:

- 0,1 – 0,3 – рослини добре регулюють свою транспірацію;
- 0,5 – 0,6 – рослини середньо регулюють свою транспірацію;
- 0,9 – 1,0 – рослини не здатні регулювати свою транспірацію.

3.4. Регуляція транспірації у рослин

За своє життя рослини поглинають і транспірують величезну кількість води. Про це переконливо свідчать транспіраційні коефіцієнти. У сільськогосподарських культур їх величина становить від 150 до 800 і навіть більше. Тобто на 1 тону сухої речовини витрачається 150 – 800 т. води, а загальні витрати води з одного гектару за період вегетації наприклад пшениці озимої в степовій зоні України можуть перевищувати 5000 т. Тому рослини регулюють транспірацію. Виділяють продихову регуляцію - продихи здатні відкриватися і закриватися і тим самим відбувається збільшення або ж зменшення кількості води, що випаровується. Непродихова регуляція транспірації – рослини зменшують витрати води через продихи внаслідок недостатнього її поглинання кореневою системою

під час посухи. Таке явище ще називають початковим підсиханням рослин.

В основі відкриття та закриття продихів лежить рух води між замикаючими клітинами продихів та оточуючими клітинами. Надходження води до замикаючих клітин сприяє збільшенню тургорного тиску в них в результаті чого продихи відкриваються. Зменшення кількості води у замикаючих клітинах веде до зменшення тургорного тиску внаслідок чого продихи закриваються.

Рух води між замикаючими клітинами продихів та оточуючими клітинами зумовлюється низкою факторів. Особливо поширеною є крохмальна теорія. Суть її в тому, що в день, коли рослини інтенсивно фотосинтезують у замикаючих клітинах продихів накопичуються осмотично активні вуглеводи, які сприяють надходженню води до них, що в свою чергу викликає відкриття продихів. У нічні години, коли вуглеводи перетворюються у крохмаль як осмотично інертну сполуку, вода виходить за межі замикаючих клітин і продихи закриваються.

Відомо також про те, що зміна концентрації іонів K^+ , зміна реакції клітинного соку і в'язкості протопласту, накопичення абсцизової кислоти $C_{15}H_{20}O_4$ у замикаючих клітинах також зумовлюють рух води між ними та оточуючими клітинами. Це спричиняє відкриття або ж закриття продихів.

Виділять три основних типи продихових рухів:

Фотоактивна реакція – продихи на світлі відкриті, а в темряві закриваються.

Гідроактивна реакція – продихи закриваються при значній втраті води листками рослин.

Гідропасивна реакція – продихи у рослин закриваються під час дощу внаслідок тиску сусідніх клітин на замикаючі клітини продихів.

Генетичні особливості рослин, умови оточуючого середовища, особливості морфологічної будови рослин та інші фактори впливають на періодичність продихових рухів. У суху сонячну погоду у більшості рослин продихи відкриваються на світанку, досягають максимуму відкриття у ранкові години, опівдні продихова щілина починає закриватися і під час заходу сонця продихи повністю закриті. У похмуру погоду продихи відкриваються не так широко як в

сонячну. У посуху продихи відкриваються вранці і о 10 – 11 годині уже наглухо закриті. У рослин, що мають продихи з обох сторін листків, продихи на верхній стороні закриваються пізніше і на більш короткий термін ніж з нижньої сторони. Біля верхівки листків продихи раніше відкриваються і пізніше закриваються ніж у основі листка.

3.5. Класифікація рослин за водним режимом

На Землі, навіть на території України, умови вологозабезпечення істотно різняться на різних місцевостях. Тому водні ресурси для життя рослин є абсолютно різними. В процесі еволюції рослини адаптувалися до росту та розвитку за різних умов по вологозабезпеченню. Це відобразилося в морфологічних, анатомо-фізіологічних та біохімічних їх особливостях. Завдяки цьому рослини займають свої певні екологічні ніші.

Рослини, що ростуть у різних умовах по вологозабезпеченню класифікують на декілька великих екологічних груп.

Перша група гідатофіти – ці рослини ростуть у воді будучи повністю чи частково у неї зануреними. Оскільки вода та поживні речовини можуть поглинатися всією поверхнею тому у них слабо розвинуті провідні та механічні тканини. Це дикорослі рослини такі як наяда, кушир, частуха, водні жовтці та інші. Більшість із них належать до багаторічних рослин, що здатні до вегетативного розмноження.

Друга група гігрофіти – рослини, що ростуть в умовах достатнього зволоження. Вони мають слабкорозвинуту кореневу систему, яка у декілька разів є меншою порівняно з надземною масою. Клітини великих розмірів з тонкими оболонками. Більшість гігрофітів є дикорослими рослинами такі як стрілолист звичайний, осока, пухівка, лепеха звичайна та інші. Рис є єдиною сільськогосподарською культурною рослиною, що належить до групи гігрофітів.

Третя група мезофіти – рослини, що ростуть в умовах помірного зволоження. В основному це представники культурної флори. Рослини надзвичайно різноманітні, мають велике господарське значення, широко використовуються у сільськогосподарському

виробництві. Сюди відносяться майже всі польові рослини: пшениця, жито, ячмінь, соняшник, сорго, цукрові буряки та інші.

Четверта група гідрофіти – рослини, що пристосувалися до росту в умовах достатнього вологозабезпечення, яке виникає внаслідок близького залягання ґрунтових вод, боліт, річок, ставків та інших водоймищ. Окремі частини цих рослин і впершу чергу коренева система можуть бути зануреними у воду. Тому такі рослини мають добре розвинуті міжклітинні і повітряні порожнини, завдяки яким повітря може поступати до занурених у воду частин рослин.

П'ята група ксерофіти – рослини пустель, напівпустель, сухих степових зон. Це надзвичайно чисельна та різноманітна група рослин за своїми морфологічними, анатомо-фізіологічними та екологічними особливостями. Завдячуючи цьому вони успішно ростуть в умовах гострого дефіциту води.

Здатність рости в посушливих місцях у ксерофітів зумовлена присутністю у них різноманітних морфологічних ознак, біологічних та фізіологічних особливостей розвитку які виникли у них в процесі тривалої еволюції. Тому групу ксерофітів поділяють на декілька підгруп:

1. Сукуленти. Представники цієї групи мають ряд морфологічних та біолого-фізіологічних пристосувань, які забезпечують їх здатність рости в умовах жорсткої посухи. В першу чергу слід відзначити, що вони мають потужну кутикулу, листки перетворилися у колючки, коренева система слабкорозвинута, але здатна до інтенсивного поглинання води після випадання опадів. Мають спеціальну запасну тканину для води. Продихи впродовж більшого часу закриті, що в комплексі із товстою кутикулою зменшує інтенсивність транспірації та забезпечує економне витрачання води. Низька інтенсивність ростових процесів зумовлена уповільненим протіканням фізіолого-біохімічних процесів у клітинах. Це кактуси та алоє.

2. Евксерофіти. Це жаростійкі та посухостійкі рослини з високим осмотичним тиском у клітинах та в'язкою цитоплазмою. Характеризуються низькою інтенсивністю продихової транспірації. Коренева система зосереджується у шарі ґрунту 0 – 50-60см. У період посухи спостерігається листопад і навіть опадання окремих пагонів. Відносяться айстра мохната, верблюжа колючка, люцерна степова.

3. Геміксерофіти. З фізіологічної точки зору це абсолютно не посухостійкі рослини оскільки не витримують зневоднення та перегрів. Характеризуються високою інтенсивністю транспірації та незначною в'язкістю протопласту. Ростуть у посушливих місцевостях завдяки глибокопроникній кореневій системі, яка досягає ґрунтових вод, а тому забезпечується безперебійне надходження води до надземних органів. Відносяться шалфей та різак звичайний.

4. Стіпаксерофіти. Сюди належать багато злакових рослин степової зони. Всі вони мають вузькі листкові пластинки з ознаками ксероморфізму. Коренева система ефективно поглинає воду після випадання дощів. Жаростійкі рослини але здатні витримувати незначні посухи. Типовими представниками є ковила, тирса.

5. Пойкілоксерофіти. З фізіологічної точки зору ці рослини взагалі не здатні регулювати свій водний баланс. В період посухи вони висихають до повітряно-сухого стану, а після випадання дощів відновлюють свій ріст. До цієї групи належить *Rhamondia Nathaliae*.

6. Ефемери. Це також представники так званих несправжніх ксерофітів. Надзвичайно короткий період вегетації (3 – 4 тижні) дозволяє їм завершити життєвий цикл впродовж періоду коли у верхніх шарах ґрунту є достатня кількість води. Коренева система мало розвинута і розміщується у верхніх шарах ґрунту. Посушливі періоди такі рослини переносять у стані спокою. Представниками ефемерів є вероніка звичайна, гостриця лежача, тонконіг однорічний, зірочник середній та інші.

3.6. Поняття про водний баланс у рослин

Водний баланс – це надходження, пересування та витрати води рослинами. Іншими словами це баланс води що надійшла до рослин та витрачена ними.

Залежно від погодних умов та інших факторів оточуючого середовища водний баланс у рослин може бути різним, зокрема:

- Надходження води перевищує її витрати на транспірацію;
- Надходження води дорівнює витратам;
- Витрати води більші, ніж її поступає до кореневої системи рослин.

У ті періоди, коли коренева система рослин поглинає менше води ніж витрачається її на транспірацію, у рослин виникає водний дефіцит. Тобто водний дефіцит – це витрати води рослинами є більшими порівняно з надходженням її до коренів. Зазвичай він виникає у суху сонячну погоду. Водний дефіцит у межах від 5 до 10 % вважається цілком нормальним і не має негативного впливу на ріст рослин та формування врожаю посівами польових культур. При водному дефіциті у рослин з'являються ознаки в'янення. Але у різних груп це відбувається при різному водному дефіциті. Зокрема у світлолюбивих рослин таких як кукурудза, соняшник, пшениця їх можна помітити при втраті 25 – 30 % всієї води. У тіньовитривалих рослин водний дефіцит у 2 – 3 % уже зумовлює зовнішні ознаки в'янення.

Величину водного дефіциту у рослин можливо визначати експериментальним шляхом використовуючи формулу:

$$W = \left(1 - \frac{m}{m_1}\right) * 100 \quad (3.6)$$

W – водний дефіцит, %

m – вага висічок до насичення їх водою;

m₁ – вага висічок після насичення їх водою (експозиція 60 хв.).

Величину водного дефіциту можна використовувати для визначення строків проведення зрошення посівів сільськогосподарських культур. Своєчасне отримання інформації про стан водного режиму у рослин дозволяє істотно підвищити ефективність зрошення та підвищити продуктивність посівів.

Дефіцит води у ґрунті може викликати у рослин тимчасове або довгострокове в'янення. Тимчасове в'янення виникає за надмірно високих температур повітря, дефіциту води у ґрунті та низькій відносній вологості повітря. Його наслідками є: зупиняється ріст рослин; можливе опускання листків та втрата ними тургору; зупиняється процес фотосинтезу; зростає інтенсивність дихання.

Головною особливістю тимчасового в'янення є те, що впродовж ночі водний дефіцит ліквідується і вранці у клітинах відновлюється нормальний тургорний тиск. Більшість вчених вважають, що значного негативного впливу тимчасове в'янення на продуктивність посівів сільськогосподарських культур не має. Проте, якщо воно

повторюється впродовж тривалого часу, це може спричинити тривале в'янення. Воно виникає за гострого дефіциту доступної води для рослин у ґрунті. Головною особливістю тривалого в'янення є те, що водний баланс не відновлюється впродовж однієї ночі. При довгостроковому в'яненні, крім зупинки фотосинтезу і підвищення інтенсивності дихання спостерігається порушення діяльності ферментів, змінюється хід окремих фізіологічних процесів, спостерігається відмирання корневих волосків. Після довгострокового в'янення рослини можуть відновити позитивний водний баланс лише після випадання рясних дощів та утворення нових корневих волосків. Тривале в'янення має великий негативний вплив на ріст та розвиток рослин, а відповідно воно веде до значних втрат врожаю у сільськогосподарських культур.

Для отримання високих та сталих урожаїв сільськогосподарських культур в зонах недостатнього та нестійкого зволоження застосовують зрошення. Його ефективність залежить від правильно визначеної поливної норми, її раціонального розподілу впродовж вегетації рослин та строків проведення зрошення. На сьогоднішній день відомо ряд показників за якими рекомендують визначати строки проведення зрошення посівів. Умовно їх поділяють на класичні та новітні методи. До класичних методів відносяться:

- вміст води у ґрунті, тобто вологість ґрунту;
- комплекс візуальних ознак рослин;
- критичні періоди по водоспоживанню.

До новітніх належать:

- водопоглинальна здатність листків;
- концентрація, осмотичний тиск та всисна сила клітинного соку;
- проникність та в'язкість протоплазми;
- водоутримуюча здатність клітин;
- водний дефіцит клітин;
- стан продихового апарату;
- вихід електролітів і електричний опір тканин;
- величина водного потенціалу;
- ростова реакція.

Новітні методи забезпечують більшу ефективність проведення зрошення, оскільки дозволяють об'єктивніше визначити фізіологічний стан рослин та їх потребу у воді.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Дайте визначення гомеостатичної води у рослин 1. Це нижнє порогове значення кількості води у рослин нижче якого відбувається їх загибель 2. Це верхня межа кількості води у рослин за якої можливе їх існування 3. Це оптимальна кількість води у рослин 4. Це кількість води у рослин за якої досягається найбільш інтенсивне протікання всіх біохімічних реакцій 5. Правильної відповіді немає

2. У гігрофітів вміст гомеостатичної води складає 1. 65 – 70 % 2. 45 – 60 % 3. 25 – 27 % 4. 85 – 90 % 5. Правильної відповіді немає

3. Величина осмотичного тиску ґрунтового розчину становить 3,4 атм. Які рослини здатні поглинати воду із цього ґрунту? 1. З осмотичним тиском 1,8 атм 2. З осмотичним тиском 2,8 атм 3. З осмотичним тиском 3,0 атм 4. З осмотичним тиском 3,8 атм 5. Правильної відповіді немає

4. Що лежить в основі кореневого тиску у рослин? 1. Сисна сила клітин 2. Тургорний тиск у клітинах 3. Осмотичний тиск 4. Вміст ліпідів у клітинах 5. Правильної відповіді немає

5. Як впливає зміна температури повітря в діапазоні від 20 до 0 °С на поглинання води коренями рослин? 1. Поглинання води зменшується 2. Поглинання води збільшується 3. Поглинання води залишається без змін 4. Поглинання води при зміні температури повітря в зазначеному діапазоні залежить від інтенсивності їх освітлення 5. Правильної відповіді немає

6. Як впливає порушення структури ґрунту на надходження води до корневих систем рослин? 1. Між структурою ґрунту та поглинанням води рослинами відсутній взаємозв'язок 2. Позитивно 3. Негативно 4. Негативно лише для холодостійких рослин 5. Правильної відповіді немає

7. У яких листків кутикулярна транспірація є більшою ? 1. Старих 2. Молодих 3. У всіх листків у межах рослини кутикулярна транспірація однакова 4. Правильної відповіді немає

8. При втраті якої кількості води взимку гинуть пагони у рослин ? 1. 10% 2. 20 % 3. 30 % 4. 40 % 5. 50 % і більше

9. Рослини якої польової культури мають найнижчий показник транспіраційного коефіцієнту ? 1. Ячмінь 2. Пшениця 3. Соя 4. Просо 5. Люцерна

10. Яке значення має показник відносної транспірації у рослин ? 1. За цим показником визначають витрати води рослинами 2. Використовують для визначення жаростійкості рослин 3. За цим показником визначають здатність рослин регулювати свою транспірацію 4. Використовують для визначення інтенсивності транспірації у рослин 5. Правильної відповіді немає

11. В чому суть явища початкового підсихання рослин ? 1. У рослин обвисають листки 2. У рослин різко підвищується інтенсивність транспірації 3. Рослини зменшують випарування води через продихи внаслідок недостатнього її поглинання коренями 4. Починають підсихати кінчики листків 5. Правильної відповіді не має

12. Дайте визначення літнього плачу у рослин 1. Плач у рослин ранньою весною 2. Плач у рослин до розпускання листків 3. Плач у рослин пізньої весни 4. Плач у рослин після розпускання листків 5. Правильної відповіді не має

13. Чому рідина, що виділяється в процесі гутації майже не містить мінеральних та органічних речовин? 1. До гідатод надходять лише молекули води 2. Гідатоди містять так звані вистилаючі клітини, які фільтрують розчини 3. Клітини листків, що гутують, не містять мінеральних та органічних речовин 4. До листків, що гутують не надходять органічні та мінеральні речовини 5. Правильної відповіді немає

13. За яких умов інтенсивність продигової транспірації буде найбільшою ? 1. За температури повітря 5⁰С та швидкості вітру 2 м/сек 2. За температури повітря 5⁰С та швидкості вітру 5 м/сек 3. За температури повітря 5⁰С та швидкості вітру 10 м/сек 4. За температури повітря 5⁰С та швидкості вітру 15 м/сек 5. За температури повітря 5⁰С та швидкості вітру 25 м/сек

14. Частка кутикулярної транспірації у старих листків рослин від загальної кількості транспірованої води становить 1. 5 – 10 % 2. 15 – 25 % 3. 35 – 40 % 4. 50 – 60 % 5. Правильної відповіді немає

15. Чим в основному визначається інтенсивність кутикулярної транспірації ? 1. Станом кутикули 2. Товщиною кутикули та станом

воску 3. Особливостями морфологічної будови листків 4. Особливостями морфологічної будови клітин, що розміщуються під кутикулою 5. Правильної відповіді немає

16. В чому суть гідропасивної реакції продихів ? 1. Продихи закриваються внаслідок великої втрати води рослинами 2. Продихи вдень відкриті, а вночі закриті 3. Продихи закриваються під час дощу внаслідок тиску на замикаючі клітини оточуючих клітин 4. Продихи закриваються в результаті значного дефіциту вологи у ґрунті 5. Правильної відповіді немає

17. Яку продуктивність транспірації мають рослини якщо їх транспіраційний коефіцієнт становить 500 ? 1. 10 г/л 2. 5 г/л 3. 2 г/л 4. 1 г/л 5. Правильної відповіді немає

18. Які форми води є доступними для рослин ? 1. Гравітаційна та гігроскопічна 2. Гравітаційна та плівкова 3. Гравітаційна та капілярна 4. Капілярна та плівкова 5. Правильної відповіді немає

19. Які явища підтверджують існування кореневого тиску у рослин ? 1. Явище транспірації та гутації 2. Явище плачу та гутації 3. Явище плачу та транспірації 4. Явище транспірації та переміщення води по рослинах 5. Правильної відповіді не має

20. Клітини яких листків у рослин мають найбільшу сисну силу ? 1. Клітини листів нижнього ярусу 2. Клітини листків середнього ярусу 3. Клітини листків верхнього ярусу 4. Правильної відповіді немає

21. Кутикулярна транспірація у рослин відбувається 1. Через продихи 2. Через гідатоди 3. Через плазмодесми 4. Через пошкоджені клітини 5. Правильної відповіді немає

22. Які рослини вважаються посухостійкими ? 1. Гігрофіти 2. Ксерофіти 3. Гідрофіти 4. Мезофіти 5. Правильної відповіді немає

23. За яких умов інтенсивність продихової транспірації буде найбільшою ? 1. За температури повітря 5°C та швидкості вітру 2 м/сек 2. За температури повітря 10°C та швидкості вітру 2 м/сек 3. За температури повітря 15°C та швидкості вітру 2 м/сек 4. За температури повітря 20°C та швидкості вітру 2 м/сек 5. За температури повітря 25°C та швидкості вітру 2 м/сек

24. Гіпертонічним розчином називають 1. Розчин, що має величину осмотичного тиску більшу ніж у клітинах рослин 2. Розчин, що має величину осмотичного тиску меншу ніж у клітинах рослин 3.

Розчин, що має величину осмотичного тиску рівну осмотичному тиску клітини 4. Правильної відповіді немає

25. Літнім плачем у рослин називають 1. Плач у рослин ранньою весною 2. Плач у рослин до розпускання листків 3. Плач у рослин пізньої весни 4. Плач у рослин після розпускання листків 5. Правильної відповіді немає

26. На яку форму ґрунтової води сподіваються агрономи коли проводять коткування посівів сільськогосподарських культур ? 1. Гравітаційну 2. Капілярну 3. Плівкову 4. Гігроскопічну 5. Правильної відповіді немає

27. Чи впливає температура оточуючого середовища на величину осмотичного тиску у клітинах рослин ? 1. Впливає у всіх ґрунтово-кліматичних зонах 2. Впливає лише у степовій зоні 3. Впливає лише у Поліссі 4. Не впливає 5. Правильної відповіді немає

28. Яку кількість води містять рослини у період активної вегетації ? 1. 10 – 15 % 2. 20 – 30 % 3. 30 – 50 % 4. 75 – 90 % 5. Правильної відповіді немає

29. Дайте визначення інтенсивності транспірації 1. Кількість води, що випаровується рослинами в одиницю часу з одиниці поверхні 2. Кількість води, що необхідна для створення одиниці сухої речовини 3. Кількість сухої речовини, що утворюється у рослинах при проходженні через них одного літру води 4. Кількість води, що необхідна для синтезу у рослинах 1ц вуглеводів 5. Правильної відповіді немає

30. У якій відповіді найбільш повно розкрито значення води для життя рослин ? 1. Вода визначає форму рослин. Вода це середовище для біохімічних реакцій. Вода це розчинник для мінеральних речовин Вода – це субстрат живлення для рослин. Вода – це середовище для переміщення органічних та мінеральних речовин 2. Вода визначає форму рослин. Вода це середовище для біохімічних реакцій. Вода це розчинник для мінеральних речовин. Вода – це субстрат живлення для рослин. Вода – сприяє цвітінню рослин. 3. Вода визначає форму рослин. Вода впливає на ріст рослин. Вода це розчинник для мінеральних речовин. Вода визначає інтенсивність транспірації Вода – це середовище для переміщення органічних та мінеральних речовин. 4. Правильної відповіді немає

31. Які рослини не здатні регулювати свій водний баланс але відносяться до ксерофітів ? 1. Геміксерофіти 2. Пойкілоксерофіти 3. Стіпаксерофіти 4. Евксерофіти 5. Правильної відповіді немає

32. Чи впливає на інтенсивність транспірації у рослин еректоїдне розташування листків ? 1. У рослин з еректоїдним розташуванням листків інтенсивність транспірації більша ніж з горизонтальним 2. У рослин з еректоїдним розташуванням листків інтенсивність транспірації менша ніж з горизонтальним 3. Еректоїдне розташування листків у рослин відношення до інтенсивності транспірації не має 4. Правильної відповіді немає

33. У мезофітів вміст гомеостатичної води складає 1. 65 – 70 % 2. 45 – 60 % 3. 25 – 27 % 4. 85 – 90 % 5. Правильної відповіді немає

34. Дайте визначення осмосу 1. Осмос – це повільна дифузія молекул розчинника через напівпроникнену перепонку 2. Осмос – це повільна дифузія молекул розчиненої речовини через напівпроникнену перепонку 3. Осмос – це повільна дифузія молекул речовини через кореневі волоски 4. Осмос – це повільна дифузія молекул розчинника та розчиненої речовини через напівпроникнену перепонку 5. Правильної відповіді немає

35. Вода до рослин надходить завдяки 1. Дифузії 2. Осмосу 3. Транспірації 4. Кореновому тиску 5. Правильної відповіді немає

36. Дайте визначення гутації у рослин 1. Це виділення рідини через стебла у рослин 2. Це виділення рідини через листки у рослин 3. Це виділення рідини через пошкоджені органи рослин 4. Це випарування води через листову поверхню рослин 5. Правильної відповіді немає

37. В чому суть гідроактивної реакції продихів ? 1. Продихи закриваються внаслідок великої втрати води рослинами 2. Продихи вдень відкриті, а вночі закриті 3. Продихи закриваються під час дощу внаслідок тиску на замикаючі клітини оточуючих клітин 4. Продихи закриваються в результаті значного дефіциту вологи у ґрунті 5. Правильної відповіді немає

38. Осмотична система складається 1. Розчину і перепонки 2. Розчинника, розчину та напівпроникненої перепонки 3. Розчинника та напівпроникненої перепонки 4. Розчину та розчинника 5. Правильної відповіді немає

39. До рослин, що взагалі не регулюють свою транспірацію відносять рослини з відносною транспірацією 1. 1,0 – 1,2 2. 0,8 – 0,9 3. 0,5 – 0,6 4. 0,3 – 0,4 5. *Правильної відповіді немає*

40. Дайте визначення осмотичному тиску 1. Тиск, що створюється у провідних тканинах рослин 2. Тиск, що виникає в осмотичній системі 3. Тиск, що створюється у рослинах 4. Тиск, який виникає у клітинах, що знаходяться у стані тургору 5. *Правильної відповіді немає*

41. Які з рослин мають кореневу систему, що проникає до ґрунтових вод ? 1. Гігрофіти 2. Суккуленти 3. Евксерофіти 4. Геміксерофіти 5. *Правильної відповіді немає*

42. Який рівень осмотичного тиску характерний для рослин ? 1. 3 – 5 атм, 2. 10 – 12 атм 3. 15 – 17 атм 4. 18 – 22 атм 5. *Правильної відповіді немає*

43. Весняним плачем у рослин називають 1. Плач у рослин ранньою весною 2. Плач у рослин до розпускання листків 3. Плач у рослин пізньої весни 4. Плач у рослин після розпускання листків 5. *Правильної відповіді немає*

44. За якою формулою визначають осмотичний тиск ? 1. $P = RCT_i$ 2. $P = RCT_f$ 3. $P = C t_i$ 4. $P = RC$ 5. *Правильної відповіді немає*

45. Як впливає швидкість вітру на інтенсивність транспірації ? 1. Взагалі не впливає 2. Зі збільшенням швидкості вітру зростає інтенсивність транспірації 3. Зі збільшенням швидкості вітру зменшується інтенсивність транспірації 4. Швидкість вітру впливає на інтенсивність транспірації лише у гігрофітів 5. *Правильної відповіді немає*

46. Рослини якої ґрунтово-кліматичної зони мають найбільший осмотичний тиск ? 1. Степової 2. Лісостепової 3. Поліської 4. Лісостепової та поліської 5. *Правильної відповіді немає*

47. Осмотичний тиск ґрунтового розчину становить 4 атм. Який осмотичний тиск повинен бути у клітинах рослин щоб вони засвоювали воду із такого ґрунту ? 1. 1 атм 2. 2 атм 3. 3 атм 4. 5 атм 5. *Правильної відповіді немає*

48. Виберіть фактор від якого залежить величина осмотичного тиску у рослин 1. Вологість повітря 2. Вологість ґрунту 3. Температура оточуючого середовища 4. Вміст гумусу у ґрунті 5. *Правильної відповіді немає*

49. Ізотонічним розчином називають 1. Розчин, що має величину осмотичного тиску більшу ніж у клітинах рослин 2. Розчин, що має величину осмотичного тиску меншу ніж у клітинах рослин 3. Розчин, що має величину осмотичного рівну осмотичному тиску клітини 4. Правильної відповіді немає

50. Продихи у рослин відкриваються внаслідок 1. Надходження води у замикаючі клітини та збільшення тургорного у них тиску 2. Виходу води із замикаючих клітин та зменшення у них тургорного тиску 3. Надходженню до замикаючих клітин жирів 4. Надходженню до замикаючих клітин білків 5. Правильної відповіді немає

51. Який рівень осмотичного тиску може бути у замикаючих клітинах продихів ? 1. 3 – 5 атм. 2. 10 – 12 атм 3. 15 – 17 атм 4. 18 – 22 атм 5. Правильної відповіді немає

52. Завдяки яким механізмам відбувається переміщення води у рослинах ? 1. Осмотичному тиску, транспірації та сил зчеплення між молекулами води 2. Кореновому тиску, транспірації та сил зчеплення між молекулами води 3. Осмосу, осмотичному та кореновому тиску 4. Осмотичному, тургорному та кореновому тиску 5. Правильної відповіді немає

53. У яких рослин найбільш розвинута кутикулярна транспірація? 1. Гігрофітів 2. Суккулентів 3. Евксерофітів 4. Геміксерофітів 5. Правильної відповіді немає

54. У ксерофітів вміст гомеостатичної води складає 1. 65 – 70 % 2. 45 – 60 % 3. 25 – 27 % 4. 85 – 90 % 5. Правильної відповіді немає

55. Чи змінюється вміст вуглеводів у пасоці рослин ? 1. Пасока весняного плачу містить більше вуглеводів ніж літнього 2. Пасока весняного плачу містить менше вуглеводів ніж літнього 3. Вміст вуглеводів у пасоці рослин постійний і не залежить від типу плачу 4. Вміст вуглеводів різко зростає у пасоці влітку 5. Правильної відповіді немає

56. Дайте визначення транспірації 1. Випарування води через листову поверхню 2. Транспірація – це процес переміщення води по рослинах 3. Транспірація – це процес засвоєння води рослинами через кореневу систему 4. Транспірація – це процес поглинання води та мінеральних речовин кореневою системою 5. Правильної відповіді немає

57. Які з фізіологічних показників пропонуються для визначення строків зрошення сільськогосподарських культур ? 1. Інтенсивність транспірації та фотосинтезу 2. Інтенсивність фотосинтезу та продуктивність транспірації 3. Сисна сила клітин та стан продихів 4. Сисна сила клітин та інтенсивність транспірації 5. Правильної відповіді немає

58. Яка із форм води рухається у ґрунті лише вниз ? 1. Гравітаційна 2. Капілярна 3. Плівкова 4. Гігроскопічна 5. Правильної відповіді немає

59. Які наслідки може викликати розрив водневих ниток у провідній системі рослин ? 1. Негативного впливу на ріст рослин не буде 2. Це сприятиме підвищенню інтенсивності росту рослин 3. Це сприятиме більш інтенсивному засвоєнню води рослинами 4. Це викличе в'янення рослин 5. Правильної відповіді немає

60. В чому суть непродихової регуляції транспірації у рослин ? 1. Продихи закриваються внаслідок великої втрати води рослинами 2. Продихи вдень відкриті а вночі закриті 3. Продихи закриваються під час дощу внаслідок тиску на замикаючі клітини оточуючих клітин 4. Продихи закриваються в результаті значного дефіциту вологи у ґрунті 5. Правильної відповіді немає

61. Які рослини адаптовані до умов достатнього зволоження ґрунту ? 1. Гігрофіти 2. Ксерофіти 3. Суккуленти 4. Мезофіти 5. Правильної відповіді немає

62. Більшість сільськогосподарських культур належить 1. Гігрофітів 2. Ксерофітів 3. Суккулентів 4. Мезофітів 5. Правильної відповіді немає

63. У яких із рослин листки перетворилися у колючки ? 1. Гігрофітів 2. Суккулентів 3. Евксерофітів 4. Геміксерофітів 5. Правильної відповіді немає

64. Дайте визначення ксероморфізму у рослин 1. Комплекс ознак та властивостей які сприяють посухостійкості рослин 2. Комплекс ознак та властивостей у рослин, що сприяють більш інтенсивній транспірації 3. Комплекс ознак та властивостей, що сприяють кращому засвоєнню води рослинами 4. Особливості росту рослин, що забезпечують посухостійкість рослин 5. Правильної відповіді немає

65. Які листки у рослин мають найбільшу інтенсивність транспірації ? 1. Листки нижнього ярусу 2. Листки середнього ярусу 3. Листки верхнього ярусу 4. Правильної відповіді немає

66. Дайте визначення антитранспірантів 1. Це речовини, які дозволяють регулювати надходження води до рослин 2. Це речовини, які зменшують інтенсивність транспірації 3. Це речовини, які регулюють інтенсивність транспірації у рослин залежно від умов оточуючого середовища 4. Це речовини, які зменшують інтенсивність кутикулярної транспірації 5. Правильної відповіді немає

67. Як впливає присутність волосків на органах рослин на інтенсивність транспірації ? 1. Збільшується інтенсивність транспірації 2. Зменшується інтенсивність транспірації 3. Не впливає 4. Зменшується лише у гігрофітів 5. Правильної відповіді немає

68. Дайте визначення критичного періоду по водоспоживанню у рослин 1. Це періоди найбільшого водоспоживання води рослинами 2. Це періоди найменшого водоспоживання води рослинами 3. Це періоди найбільш інтенсивного випарування води рослинами 4. Це періоди найменш інтенсивного випарування води рослинами 5. Правильної відповіді немає

69. Дайте визначення відносної транспірації у рослин 1. Це відношення інтенсивності транспірації до інтенсивності випарування з відкритої водної поверхні за однакових умов 2. Це відношення інтенсивності випарування до інтенсивності транспірації з відкритої водної поверхні за однакових умов 3. Кількість води, що випаровується рослинами в одиницю часу з одиниці поверхні 4. Кількість води, що необхідна для створення одиниці сухої речовини 5. Правильної відповіді немає

70. Чому продихи у денні години відкриті а в ночі закриті ? 1. Вдень у замикаючих клітинах більше крохмалю і тому продихи відкриті 2. Вдень у замикаючих клітинах більше вуглеводів, які є осмотично активними, це сприяє надходженню води і продихи відкриваються 3. Вдень у замикаючих клітинах більше жирів і це сприяє відкриттю продихів 4. Вдень більше білків у замикаючих клітинах, а це сприяє надходженню до них води 5. Правильної відповіді немає

71. Дайте визначення продуктивності транспірації 1. Кількість води, що випаровується рослинами в одиницю часу з одиниці поверхні 2. Кількість води, що необхідна для створення одиниці сухої речовини 3. Кількість сухої речовини, що утворюється у рослинах при проходженні через них одного літру води 4. Кількість води, що необхідна для синтезу у рослинах 1г вуглеводів 5. Правильної відповіді немає

72. Яка із форм води рухається у ґрунті у різних напрямках ? 1. Гравітаційна 2. Капілярна 3. Плівкова 4. Гігроскопічна 5. Правильної відповіді немає

73. Дайте визначення кореневого тиску у рослин 1. Тиск у кореневих волосках рослин 2. Тиск, що створюється у кореневій системі рослин та подає воду у надземні органи 3. Осмотичний тиск у кореневій системі рослин 4. Тургорний тиск у клітинах кореневої системи рослин 5. Правильної відповіді немає

74. Дайте визначення плачу у рослин 1. Це виділення рідини через стебла у рослин 2. Це виділення рідини через листки у рослин 3. Це виділення рідини через пошкоджені органи рослин 4. Це випарування води через листову поверхню рослин 5. Правильної відповіді немає

75. Пасокою у рослин називають 1. Рідину, що виділяється при плачі рослин 2. Рідину, що виділяється через листки у рослин 3. Рідину, що виділяється у рослин через кореневу систему 4. Рідину, що утворюється на рослинах рано вранці 5. Правильної відповіді немає

76. В основі виникнення кореневого тиску лежить 1. Тургорний тиск клітин 2. Сисна сила клітин 3. Осмотичний тиск у клітинах 4. Тургорний тиск та сисна сила 5. Правильної відповіді немає

77. Які погодні умови сприяють гутації у рослин ? 1. Суха тепла погода 2. Висока температура повітря 3. Сильний вітер 4. Тепла та волога погода 5. Правильної відповіді немає

78. Як зміниться гутація у рослин при пошкодженні у них кореневої системи ? 1. Гутація залишиться без змін 2. Гутація припиниться 3. Гутація посилиться 4. Правильної відповіді немає

79. Чому рідина, що виділяється при гутації містить менше органічних та мінеральних речовин ? 1. Гідатоти мають спеціальні фільтруючі клітини 2. До листків рослин надходить менша кількість органічних та мінеральних речовин 3. Перед гідатодами

розміщується спеціальна тканина, яка фільтрує рідину 4.
Правильної відповіді немає

80. Яка форма води є основним джерелом для життя рослин ? 1. Гравітаційна 2. Капілярна 3. Плівкова 4. Гігроскопічна 5. Правильної відповіді немає

81. Транспірація у рослин відбувається 1. Через всі клітини листків 2. Через продихи 3. Через гідатоди 4. Через клітини, що мають пошкодження 5. Правильної відповіді немає

82. Ознаки в'янення у світлолюбих рослин з'являються при водному дефіциті 1. 2 – 3% 2. 10-12 % 3. 25 – 30% 4. 45 – 50 % 5. Правильної відповіді не має

83. Чи сприяє транспірація охолодженню рослин ? 1. Не сприяє 2. Сприяє 3. Сприяє лише у степовій зоні 4. Сприяє лише у Поліссі 5. Правильної відповіді немає

84. Дайте визначення транспіраційному коефіцієнту 1. Кількість води, що випаровується рослинами в одиницю часу з одиниці поверхні 2. Кількість води, що необхідна для створення одиниці сухої речовини 3. Кількість сухої речовини, що утворюється у рослинах при проходженні через них одного літра води 4. Кількість води, що необхідна для синтезу у рослинах 1г вуглеводів 5. Правильної відповіді немає

85. До рослин, що добре регулюють свою транспірацію відносять рослини з відносною транспірацією 1. 1,0 – 1,2 2. 0,8 – 0,9 3. 0,5 – 0,6 4. 0,3 – 0,4 5. Правильної відповіді немає

86. Внаслідок якого процесу продихи у рослин відкриваються та закриваються ? 1. Синтезу органічних речовин 2. Синтезу вуглеводів у замикаючих клітинах 3. Руху води між замикаючими клітинами продихів та оточуючими клітинами 4. Зміні дня і ночі 5. Правильної відповіді немає

87. В чому суть фотоактивної реакції продихів ? 1. Продихи закриваються внаслідок великої втрати води рослинами 2. Продихи вдень відкриті а вночі закриті 3. Продихи закриваються під час дощу внаслідок тиску на замикаючі клітини оточуючих клітин 4. Продихи закриваються в результаті значного дефіциту вологи у ґрунті 5. Правильної відповіді не має

88. Який рівень водного дефіциту у рослин не має на них негативного впливу ? 1. 5 – 10 % 2. 5 – 20 % 3. 5– 30 % 4. 5 – 40 % 5. Правильної відповіді немає

89. Який із фізіологічних показників пропонується для встановлення строків зрошення сільськогосподарських культур ? 1. *Інтенсивність транспірації* 2. *Продуктивність транспірації* 3. *Осмотичний тиск у клітинах* 4. *Інтенсивність фотосинтезу* 5. *Правильної відповіді немає*

90. З якою метою використовують антитранспіранти у сільськогосподарському виробництві ? 1. *Для збільшення інтенсивності транспірації* 2. *Для зменшення інтенсивності транспірації* 3. *Для зменшення транспіраційного коефіцієнту* 4. *Для збільшення інтенсивності фотосинтезу* 5. *Правильної відповіді немає*

91. Ознаки в'янення у тіневитривалих рослин з'являються при водному дефіциті 1. *2 – 3%* 2. *10-12 %* 3. *25 – 30%* 4. *45 – 50 %* 5. *Правильної відповіді немає*

92. Головною особливістю тимчасового в'янення у рослин є 1. *Втрата тургору листками* 2. *Зупинка процесу фотосинтезу* 3. *Інтенсифікація процесу дихання* 4. *Впродовж ночі водний дефіцит ліквідується* 5. *Правильної відповіді немає*

93. Яка із рослин буде характеризуватися меншою інтенсивністю транспірації ? 1. *Листки якої займають перпендикулярне положення до сонячних променів* 2. *На листках якої відсутній восковий наліт* 3. *На листках присутнє опушення* 4. *Рослини з великими за розмірами листками* 5. *Правильної відповіді немає*

94. За яких умов рослини здатні вийти із тривалого в'янення? 1. *Через три доби* 2. *Після зниження температури повітря* 3. *Після випадання рясних опадів та утворення нових кореневих волосків на коренях* 4. *Після застосування антитранспірантів* 5. *Правильної відповіді немає*

95. Що розуміють під водним дефіцитом? 1. *Надходження води до рослин відповідають витратам* 2. *Витрати води є більшими ніж надходження її до кореневої системи рослин* 3. *Витрати води є меншими ніж надходження її до кореневої системи рослин* 4. *Це стан рослин перед входженням їх в тривале в'янення* 5. *Правильної відповіді немає*

96. В якій із ґрунтово-кліматичних зон України спостерігається літній плач у рослин? 1. *Степовій* 2. *Лісостеповій* 3. *Поліській* 4. *Степовій та поліській* 5. *Степовий та Лісостеповій*

97. Як впливає вологість ґрунту на величину осмотичного тиску у рослин? 1. Зменшення вологості ґрунту сприяє підвищенню осмотичного тиску у рослин 2. Підвищення вологості ґрунту сприяє підвищенню осмотичного тиску у рослин 3. Зменшення вологості ґрунту сприяє зменшенню осмотичного тиску у рослин 4. Підвищення вологості ґрунту сприяє зменшенню осмотичного тиску у рослин 5. Правильної відповіді немає

98. Як впливає температура повітря на величину осмотичного тиску у рослин? 1. Зниження температури сприяє підвищенню осмотичного тиску у рослин 2. Підвищення температури сприяє підвищенню осмотичного тиску у рослин 3. Між температурою повітря та осмотичним тиском відсутній взаємозв'язок 4. Дія температури на величину осмотичного тиску у рослин виявляється лише за високої вологості ґрунту 5. Правильної відповіді немає

99. Яку кількість води витрачають рослини для процесу фотосинтезу? 1. Близько 1% від загальних витрат 2. Близько 10% від загальних витрат 3. Близько 20% від загальних витрат 4. Близько 30% від загальних витрат 5. Близько 40% від загальних витрат

100. Головною особливістю тривалого в'янення у рослин є 1. Водний баланс не відновлюється впродовж однієї ночі 2. Зупинка процесу фотосинтезу 3. Інтенсифікація процесу дихання 4. Впродовж ночі водний дефіцит ліквідується 5. Правильної відповіді немає

РОЗДІЛ IV. ФОТОСИНТЕЗ

4.1. Визначення та значення процесу фотосинтезу

Величезне різноманіття біологічних організмів, що населяють Землю, умовно поділяють на дві великі групи. До першої групи відносять організми, які здатні засвоювати прості мінеральні солі і перетворювати їх у складні енергомісткі органічні речовини. Їх називають автотрофами. Друга група об'єднує організми, що живуть за рахунок споживання уже готових органічних речовин та накопиченої в них енергії. Цих представників називають гетеротрофами.

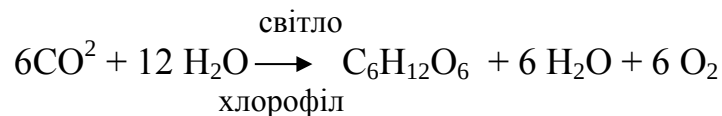
До автотрофів відносяться: зелені рослини, фотосинтезуючі та хемосинтезуючі бактерії. Група гетеротрофних організмів представлена: людиною, тваринами, рослинами-паразитами, облігатні та сапрофітні гриби, більшість бактерій за виключенням фото- та хемосинтетиків. Життєдіяльність гетеротрофних організмів цілком залежить від автотрофної групи. Вони живуть за рахунок енергії, що накопичена автотрофними організмами у синтезованих ними складних органічних сполуках. Але відомо ряд фактів, які дозволяють вважати, що такий поділ всіх біологічних організмів Земної кулі носить умовний характер і чіткої межі між ними все ж таки провести не можна. За певних умов жити готовими органічними речовинами можуть не лише гетеротрофні організми, а й типові автотрофи. Цю властивість широко використовують при вирощуванні багатьох сільськогосподарських культур проводячи листкове підживлення посівів. Також велика група зелених рослин здатна здійснювати змішаний тип живлення. Широко відоме так зване явище темного засвоєння CO_2 , яке властиве для всього живого Світу. Вчені наводять незаперечні факти, що окремі види тварин можуть засвоювати неорганічні форми азоту.

Найбільш чітко принцип автотрофності проявляється у зелених рослин завдяки здійсненню ними процесу фотосинтезу. Саме процес фотосинтезу робить зелені рослини, що населяють земну кулю унікальними серед всього різноманіття біологічних організмів. На сьогодні відомо, що фотосинтез це складний фізіолого-біохімічний процес над вивченням якого працюють вчені із різних галузей знань. Тому і визначення його дещо різняться. Представники біологічних

наук у більшості схиляються до наступного визначення. Фотосинтез - це процес утворення органічної речовини із неорганічних – карбонового газу та води, який відбувається у тканинах рослин, що містять хлорофіл на світлі. Вчені ж біофізики більше звертають увагу на процеси перетворення енергії при фотосинтезі. Наслідком цього є наступне визначення. Фотосинтез – процес при якому відбувається поглинання та перетворення електромагнітної енергії Сонця хлорофілом в хімічну енергію і відновлення вуглекислоти, що поступає із атмосфери з виділенням кисню.

Головна особливість фотосинтезу проявляється в тому, що це єдиний фізіолого-біохімічний процес у біосфері, що веде до збільшення вільної енергії у біосфері за рахунок зовнішнього джерела – Сонця. Він забезпечує життя не лише самих зелених рослин, а й всіх гетеротрофних організмів. З огляду на вищенаведене стає зрозумілим, що фотосинтез спрямований проти термодинамічної рівноваги системи завдяки збільшенню її енергоємності.

Процес фотосинтезу виражають наступним рівнянням:



Проте наведене рівняння не в повній мірі відображає суті фотосинтезу як окисно-відновного процесу, а тому його більш доцільніше виразити схематично (Рис.4.1).

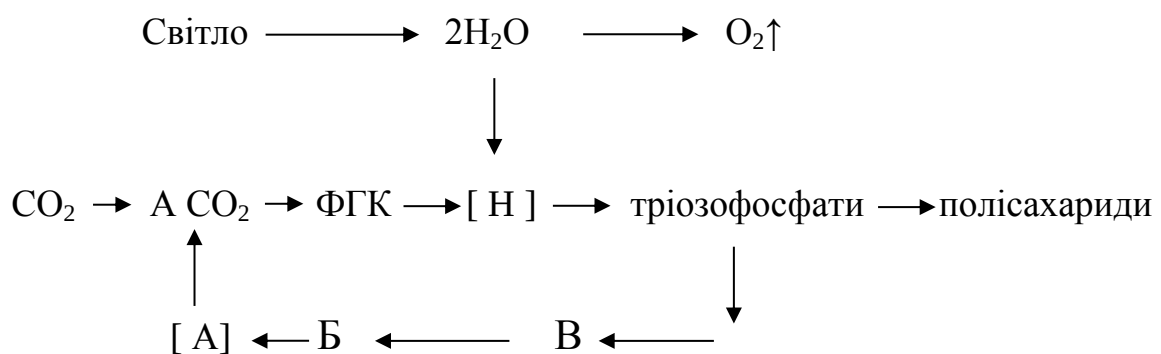


Рис.4.1.Принципова схема фотосинтезу як окисно-відновного процесу

Таким чином, із вищенаведеної схеми чітко видно, що фотосинтез складається із взаємопов'язаних реакцій: окислення води

до кисню і відновлення карбонowego газу гідрогеном води до полісахаридів.

Синтетична діяльність зелених рослин Землі є надзвичайно великою. Підраховано, що за рік на Землю поступає близько $5 \cdot 10^{23}$ ккал енергії. На території із зеленими рослинами, а також водойми з ними надходить $2 \cdot 10^{23}$ ккал енергії. Із цієї кількості енергії в продуктах фотосинтезу накопичується $3 \cdot 10^{21}$ ккал. Це дозволяє рослинам фіксувати за рік близько $17,4 \cdot 10^{10}$ т карбону, що складає 20 – 25% від усієї кількості його в атмосфері, або 0,3 – 0,4 % від усієї його кількості гідросфери та тропосфери. Тобто зелені рослини за 4 – 5 років здійснюють кругообіг всього карбону атмосфери. Загальний обсяг синтезованої органічної речовини у перерахунку на глюкозу становить $4,5 \cdot 10^{11}$ т. Доведено, що людство Земної кулі за рік споживає лише 3,5 % органічного карбону синтезованого надземною флорою.

Величезне космічне значення діяльності зелених рослин Землі можна визначити у наступних положеннях:

- Поповнення органічних речовин на Землі кількість яких постійно зменшується завдяки діяльності гетеротрофних організмів та господарської діяльності людини;
- Накопичення у продуктах фотосинтезу величезних запасів енергії;
- Підтримка вмісту в атмосфері кисню життєво необхідного для діяльності автотрофних та гетеротрофних організмів і різноманітних окисних процесів;
- Запобігання накопичення надлишку карбонowego газу в атмосфері.

4.2.Клітинні органели пов'язані з процесом фотосинтезу

Фотосинтез може протікати у всіх органах рослин які містять хлорофіл. Проте основним фотосинтезуючим органом є листок. Його клітини містять найбільшу кількість зелених пігментів а площа листової поверхні рослин у рази перевищує площі інших надземних органів рослин. Одним із субстратів процесу фотосинтезу є карбонowy газ який надходить до клітин через спеціальні утворення, які отримали назву продихів. Вони можуть розміщуватися з обох

сторін листків. Продихи займають не більше 1 % листкової поверхні. Проте на 1 мм² їх кількість може сягати 500 штук. Тому поверхню листка рослин можна уявити як щільну сітку із отворів. Завдяки цьому 1 см² листкової поверхні рослин здатний поглинути 0,07 см³ карбонового газу за годину тоді як така ж сама площа луку – 0,12 – 0,15 см³.

В процесі фотосинтезу приймають участь складні біологічні структури та клітинні системи. Фотосинтез відбувається у хлоропластах. Їх форма може бути лінзоподібною або ж округлою. Зазвичай діаметр складає 4 – 5 мкм, а товщина – 2 – 5 мкм. Вони мають подвійну білково-ліпідну мембрану і заповнені біоколоїдами, яку називаються строю. В стромі розташована ламелярна система. Вона складається із тілакоїдів, які поділяють на гранальні та тілакоїди строми які ще називають міжгранальними. Гранальні тілакоїди зібрані у форми, які подібні до стопки монет. Завдяки міжгранальним тілакоїдам всі внутрішні порожнини тілакоїдів одного хлоропласту об'єднані. Тому введено поняття фотосинтетичної системи хлоропластів. Це внутрішні порожнини всіх тілакоїдів які утворюють єдину замкнуту систему.

Вміст води у складі хлоропластів сягає близько 75%, а сухих речовин – 20 – 25%. Суха речовина включає в себе білки – 30 – 60 %, ліпіди – 20 – 40 %, хлорофіли – 5 – 9%, каротиноїди – 4 – 5 %, ДНК – 0,01 – 0,02 %, РНК – 0,5 – 3,5 %, мінеральні речовини – 6 – 10 %. У хлоропластах зосереджено до 80% усього заліза рослинної клітини, 65 – 70 % усього цинку та 50 % – міді. Отже хлоропласти містять ферменти, вітаміни, органічні кислоти, мають власну ДНК та білок синтезуючу систему, яка представлена дрібними рибосомами з коефіцієнтом седиментації 70 S, які локалізовані в їх стромі.

4.3. Пігменти та їх роль у житті рослин

В процесі фотосинтезу особливу роль виконують пігменти рослин. Це сполуки, які вибірково поглинають світло у видимій (400 – 700 нм) частині спектра. Взагалі всі пігменти рослин класифікують на чотири групи: хлорофіли (група зелених пігментів) до яких належать хлорофіл *a*, хлорофіл *b*, хлорофіл *c*, хлорофіл *d* і бактеріохлорофіл; каротиноїди – комплекс жовтих пігментів (відомо близько 100 штук), які поділяють на каротиноїди (C₄₀H₅₆) та

ксантофіли ($(C_{40}H_{54}(OH)_2$ або $C_{40}H_{54}O_2$)); фікобіліни – загальна назва пігментів червоних та синьо-зелених водоростей, які представлені фікоеритрином ($C_{34}H_{47}N_4O_8$), фікоціанами ($C_{34}H_{42}N_4O_9$) та алофікоціанінами; флавоноїдні пігменти до яких належать антоціани, флавоони і флавоноли.

Пігменти відіграють важливу роль у житті зелених рослин оскільки приймають участь у багатьох фізіолого-біологічних процесах. Крім участі у фотосинтезі хлорофіли задіяні у фотоперіодизмі, морфогенезі, фототаксису, ростових процесах, розмноженні рослин та проростанні пилку. Дискусійним є питання їх участі у тропізмах рослин. Каротиноїди задіяні у фотосинтезі, морфогенезі, фатотаксисі, тропізмах та розмноженні рослин. Окремі вчені стверджують, що вони також мають відношення до фотоперіодизму, ростових процесів рослин та проростання пилку.

Хлорофіли – це складні ефіри дикарбонової кислоти хлорофіліну у якої одна карбоксильна група етирфікована залишком метилового спирту, а інша – залишком спирту фітону. Основу молекули хлорофілу становить порфіроване ядро, що складається з чотирьох пірольних кілець, атоми азоту сполучені в центрі магнієм. Саме присутність атому Mg^{2+} у молекулі хлорофілу сприяє відбиттю зелених променів і забезпечує їх зелене забарвлення.

Поширеними є такі хлорофіли: хлорофіл *a*, хлорофіл *b* (поширені у рослин), хлорофіл *c* (зустрічається у хлоропластах діатомових, бурих та золотистих водоростей), хлорофіл *d* (синтезується у хлоропластах червоних водоростей) та бактеріохлорофіли (виявлено 4 види, що входять до складу хлоропластів у фотосинтезуючих бактерій).

Багато вчених вважають, що хлорофіли є однією із найбільш цікавих речовин в усьому органічному Світі. Їм характерні ряд властивостей завдячуючи яким хлорофіли є унікальними органічними речовинами. Зокрема молекули хлорофілу одночасно володіють гідрофільними та гідрофобними властивостями. Гідрофільні властивості пов'язані з азотовмісним порфіровим ядром – це головка молекули. А довгий вуглецевий ланцюг (фітольний хвіст) надає хлорофілу гідрофобні властивості. Завдяки цим властивостям молекула хлорофілу успішно розміщується у хлоропластах між молекулами білків та ліпідів. Молекула хлорофілу є електрично нейтральною і водночас здатна до фотоокислення та

фотовідновлення. У хлоропластах хлорофіли перебувають у мономерній або ж агрегатованій формі з білково-ліпідними мембранами.

Молекулам хлорофілу властиве явище флуоресценції.

Вміст хлорофілу у рослинах складає у межах 0,6 – 1,2 % у розрахунку на суху речовину. Хлорофіл *a* ($C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ -молекулярна маса 893) і хлорофіл *b* ($C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ молекулярна маса 907) різняться між собою не лише молекулярною масою а і спектрами поглинання сонячної енергії. Хлорофіл *a* найбільш ефективно поглинає сонячні промені із довжиною хвилі 420 і 660 нм, а хлорофіл *b* – 435 і 643 нм. Колір їх залежить від променів, які є додатковими до поглинутих. Тому хлорофіл *a* має синьо-зелене забарвлення, а хлорофіл *b* – жовто-зелене. Вміст хлорофілу *a* у рослині є у три рази більшим ніж хлорофілу *b*. Синтез останнього відбувається через хлорофіл *a*.

Каротиноїди - найпоширеніші в рослинному Світі жиророзчинні жовті, оранжеві та червоні пігменти аліфатичної будови. Їх поділяють на дві великі групи: безкисневі(β -, γ -каротин, лікопін, лепротін); окиснені – сюди належать ксантофіли(лютеїн (супутник каротину), криптоксантин (пігмент жовтих зерен кукурудзи), фукоксантин, зеаксантин (зерна кукурудзи), рубиксантин (плоди шипшини), капсорубін і капсанти (стручковий перець)).

Відомо, що всі каротиноїди є гідрофобними. Завдяки цьому вони утворюють комплекси в ліпоїдному прошарку мембран. Найбільш ефективно вони поглинають світло в синьо-фіолетовій та синій частинах спектру (420 – 490 нм) і деякою мірою у зеленій частині (490 – 550 нм). Таким чином вони розширюють спектр дії фотосинтезу, поглинаючи від 10 до 20 % енергії сонячних квантів, причому близько 50 % енергії поглинається у короткохвильовій області – зоні високих енергій. Поглинуту енергію каротиноїди передають на молекули хлорофілу *a*.

Каротиноїди не здатні до флуоресценції. Саме ця властивість не дозволяє їм отримувати енергію від хлорофілів. Каротиноїди захищають молекули хлорофілу від фотоокислення. Вони здатні реагувати зі збудженими молекулами хлорофілу і таким чином забирають надлишкову енергію.

Каротиноїди приймають безпосередню участь в окисно-відновних реакціях.

Група флюовоїдних пігментів представлена антоціанами, флавонами та флавонолами. До антоціанів відносяться наступні пігменти: червоний пеларгонідин, малиновий ціанідин, пеонідин, петунідин, мальвідин. Вони поглинають енергію сонячних променів, що не засвоюються молекулами хлорофілу та захищають його молекули від ультрафіолетового опромінення. Синтез антоціанів у рослин в основному відбувається за несприятливих умов існування, а тому їх пов'язують із підвищенням стійкості рослин до негативної дії низьких позитивних температур.

Серед флавонів відомо два пігменти апігенін та лутеолін. Вони здатні поглинати ультрафіолетові промені та захищати цитоплазму клітин і молекули хлорофілу від ультрафіолетових променів. До групи флавонолів відносяться такі пігменти як кемферол, кверцетин та міріцетин. Вони приймають участь у окисно-відновлених реакціях та обмінних реакціях, які сприяють адаптації рослин до умов оточуючого середовища.

Фікобіліни різняться між собою максимумами поглинання. Зокрема фікоеритрин найбільш ефективно поглинає промені із довжиною хвилі 498 – 598 нм і має червоне забарвлення. Фікоціаніни об'єднують групу синьо-блакитних фікобілінів з максимумом поглинання променів довжина хвиль яких становить 585 – 630 нм. До алофікоціанінів відносять групу синіх фікобілінів з максимумом поглинання 500 – 650 нм.

4.4. Поглинання сонячної енергії в процесі фотосинтезу

Із загальної кількості сонячних променів в життєдіяльності рослин найбільш важливу роль відіграють промені із довжиною хвилі 400 – 700 нм. Цей спектр називається фотосинтетично активною радіацією (ФАР).

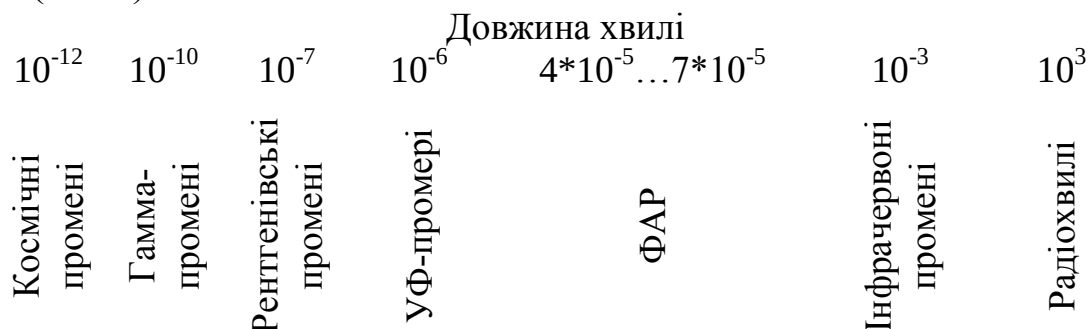


Рис.4.2. Спектр електромагнітного випромінювання

Загальна кількість сонячної радіації, що падає на 1 гектар посіву за період вегетації польових культур у середньому складає $21 \cdot 10^9$ кДж/га, із них $8 \cdot 10$ кДж/га це ФАР.

В межах фотосинтетично активної радіації кванти світла дещо різняться за вмістом енергії, яку вони несуть, а тому їх фотосинтетична ефективність є різною(таблиця 4.1).

Таблиця 4.1. – Енергія квантів світла різної довжини хвиль

Довжина хвилі(нм)	Колір світла	Вміст енергії, кДж (моль фотонів)	Вставить знак E (eB)
700	червоний	170	1,76
650	оранжевий	183	1,90
600	жовтий	199	2,06
500	зелено-синій	238	2,47
440	блакитний	271	2,80
400	фіолетовий	298	3,09

Кількість ФАР, що поглинається посівом визначають за формулою, Дж/см² в 1 хвилину:

$$П = G - R - T_n + R_n, \quad (4.1)$$

П – поглинена радіація посівом,

G – сумарна радіація, яка падає на посів,

R – радіація відбита посівом за верхні його границі,

T_n – радіація, що проникла до ґрунту,

R_n – радіація відбита поверхнею ґрунту під рослинами.

Ефективність фотосинтезу характеризують коефіцієнтом корисної дії (ККД), який розраховують за формулою:

$$E = B * 100 / A, \quad (4.2)$$

A – кількість енергії, що поступила за період вегетації на 1 га, кДж,

B – кількість енергії, яка накопичена в органічній масі посіву, кДж.

Коефіцієнт корисної дії для сільськогосподарських культур складає 0,5 – 1,0 %, а теоретично можливий – 4 – 6 %.

Фотосинтез є фотохімічним процесом. Тому до нього можна застосувати основні правила фотохімії:

- Хімічні зміни може викликати лише поглинуте світло (закон Гротгуса – Дрейпера);
- Кожен поглинутий фотон світла активізує лише одну молекулу (закон Штарка – Енштейна);
- Вся енергія кванта передається одному єдиному електрону. В результаті чого він піднімається на більш високий енергетичний рівень (постулат Енштейна).

Сучасні наукові уявлення про фотосинтез базуються на квантовій теорії світла. Згідно її положень, кожна молекула тієї чи іншої речовини при біохімічних реакціях поглинає частину світла фотон або квант. Він має певний запас енергії для того, щоб у молекулі відбулися певні зміни. Вважається, якщо квант менший ніж необхідно енергії для даної реакції, то вона не відбудеться, а якщо більший то реакція відбудеться, але витрати енергії будуть непродуктивними.

При поглинанні енергії молекулою хлорофілу відбувається збудження одного із електронів, внаслідок чого електрон переміщується на більш високий енергетичний рівень. Але тривалість збудження надзвичайно короткочасна $10^{-10} \dots 10^{-11}$ долі секунди. Після цього електрон повертається на стаціонарну орбіту.

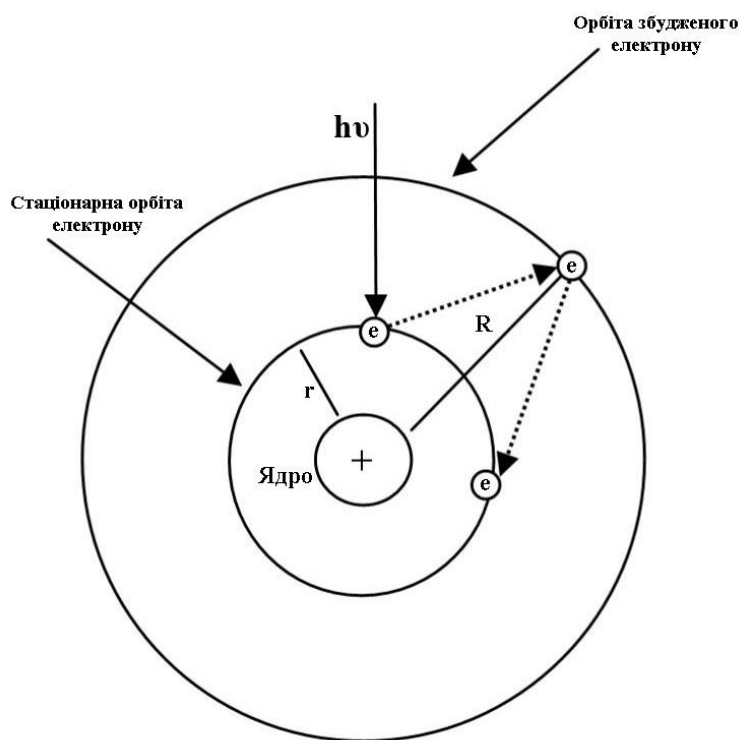


Рис.4.3. Ефект збудження

У фізіології рослин для характеристики ефективності фотосинтезу досить часто використовується поняття квантовий вихід фотосинтезу – кількість молекул CO_2 , що відновлюється воднем води при витраті 1 кванту світла. Він складає 0,25. Таким чином, можна стверджувати, що на відновлення 1 молекули CO_2 витрачається 4 кванти червоного світла. Використовують також показник квантові витрати – скільки квантів світла необхідно для перетворення 1 молекули CO_2 в процесі фотосинтезу. В результаті численних досліджень встановлено, що на відновлення 1 молекули CO_2 витрачається 8 – 12 квантів світла. Сумарний запас їх енергії складає 1004 – 1506 КДж/моль, тоді як для відновлення 1 моля CO_2 необхідно 472 КДж. Передбачається, що лише енергія 4 квантів перетворюється в хімічну і накопичується у продуктах фотосинтезу. Решта кількість енергії витрачається на проміжні біохімічні реакції фотосинтезу і в кінцевому результаті вона перетворюється в тепло.

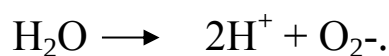
4.5. Фотосинтез як окисно-відновний процес

З хімічної точки зору фотосинтез є окисно-відновним процесом в якому H_2O виступає відновлювачем, а сама при цьому окислюється, а CO_2 – виступає окислювачем, а сам відновлюється. Тому суть процесу фотосинтезу полягає в тому, що в процесі фотолізу H_2O від неї відокремлюється протон водно. Він відновлює CO_2 з утворенням вуглеводів. Оксиген, що залишився від води виділяється в атмосферу. Завдяки процесу фотосинтезу в природі відбувається кругообіг O_2 , C та H_2 . Кругообіг здійснює лише оксиген, що входить до складу води. Оксиген, що входить до складу карбонового газу завжди знаходиться у зв'язаному стані.

Виділяють чотири етапи фотосинтезу:

1. Поглинання пігментами листків фотонів світла, що несуть сонячну енергію, яка переноситься на АДФ із утворенням АТФ, тобто відбувається так зване фотосинтетичне фосфорилування.

2. Фотоліз води або його ще називають реакцією Хілла:



При цьому протон водню переноситься на НАДФ з послідуємим синтезом НАДФН₂ і виділенням кисню.

3. Поглинання листками рослин СО₂ і взаємодія його з рибулозо – 1,5 біфосфат із утворенням двох молекул фосфогліцеринової кислоти (ФГК).

4. Відновлення ФГК гідрогеном із утворенням фосфогліцеринового альдегіду, який полімеризується до гексози. Під час цих біохімічних реакцій відбувається також регенерація акцептора СО₂ рибулозо – 1,5 біфосфат.

Перші два етапи називають світловою фазою фотосинтезу, а два останніх – темною.

Карбоновий газ який надходить до клітин через продихи і взаємодіє із рибулозо-1,5-біфосфат. Цю сполуку називають первинним акцептором СО₂ в процесі фотосинтезу. Внаслідок такої взаємодії утворюється фосфогліцеринова кислота, яка в результаті відновлення гідрогеном перетворюється у фосфогліцериновий альдегід. Під дією ферментів остання речовина перетворюється в фосфодіоксіацетон, який у свою чергу вступає в реакцію із фосфогліцериновим альдегідом і синтезується фруктозо-1,6-біфосфат. Ця молекула є вихідною формою для синтезу сахарози та всіх інших вуглеводів у рослин. Водночас фруктозо-1,6-біфосфат може вступати в реакцію із фосфогліцериновим альдегідом в результаті якої синтезується рибулозо 1,5 біфосфат, який виступає акцептором СО₂. Тобто перетворення карбонового газу в процесі фотосинтезу має циклічний характер.

Вищенаведена схема перетворення карбонового газу в процесі фотосинтезу вперше була досліджена американським хіміком Кальвіном. Тому і послідовність реакцій в результаті яких відбувається перетворення карбонового газу в процесі фотосинтезу отримала назву циклу Кальвіна.

Проте в процесі еволюції за певних умов у зелених рослин сформувалися інші шляхи включення СО₂ в органічні речовини в процесі фотосинтезу. У рослин тропічного походження виявлено інших шлях первинного засвоєння карбонового газу. У цих рослин існує так зване фосфоенолпіруватне поглинання СО₂ при якому відбувається приєднання карбонового газу до фосфоенолпірувіноградної кислоти в результаті чого синтезуються

чотирикарбонові сполуки малат та аспартат. Ці речовини транспортуються до місць розташування ферментів циклу Кальвіна, відбувається відокремлення CO_2 та взаємодія його із рибулозо-1,5-біфосфатом з утворенням фосфогліцеринової кислоти. Отже, рослини тропічного походження мають два взаємопов'язані шляхи первинного засвоєння карбонового газу в процесі фотосинтезу.

Всі зелені рослини на Земній кулі залежно від особливостей первинного засвоєння карбонового газу в процесі фотосинтезу поділяють на дві групи: C_3 та C_4 рослини. Перша група рослин C_3 засвоює карбоновий газ в процесі фотосинтезу за допомогою лише рибулозо-1,5-біфосфат. Друга група рослин C_4 включає CO_2 в процес фотосинтезу за допомогою рибулозо-1,5-біфосфату та тривуглецевої сполуки фосфоенолпіровиноградної кислоти.

Таблиця 4.2. —Характеристика C_3 та C_4 рослин (за М.М.Макрушиним та інш.2006)

Параметри	C_3 рослини	C_4 рослини
Походження та розповсюдження	Помірна зона	Тропічна та субтропічна зони
Мезофіл	Диференційований на стовпчасту та губчасту тканини	Диференційований на основний мезофіл та клітини обкладки судинного пучка
Хлоропласти	Гранальні	Гранальні та агранальні
Первинні продукти фотосинтезу	ФГК, ФГА (тривуглецеві сполуки)	ЩОК, аспартат та малат (чотириуглецеві сполуки)
Первинний акцептор CO_2	Рибулозобіфосфат	Фосфоенолпіруват (ФЕП)
Світлове насичення фотосинтезу	При середньому освітленні	Не досягається навіть на повному сонячному світлі
Фотодихання	Є	Відсутнє
Відтік асимілятів	Повільний	Швидкий
Продуктивність	Середня	Висока

Представники групи C_4 мають ряд особливостей, що робить їх більш екологічно адаптованими до умов оточуючого середовища. У них відсутнє фотодихання, а тому вони характеризуються підвищеним синтезом органічних речовин. Це світлолюбиві рослини

які позитивно реагують на цілодобове їх освітлення без різких коливань температурного режиму оточуючого середовища. До рослин C_4 належать сорго, кукурудза, просо та більшість злісних бур'янів. Овес, рис, пшениця, соняшник, соя та інші польові культури відносяться до рослин C_3 .

Таблиця 4.3. – C_3 та C_4 рослини

C_3	C_4
<i>Triticum aestivum</i> L.	<i>Zea mays</i> L.
<i>Heliantus annus</i> L.	<i>Sataria italica</i> L.
<i>Oryza sativa</i> L.	<i>Sorgum bicolor</i> Moench.
<i>Avena sativa</i> L.	<i>Panicum miliaceum</i> L.
<i>Secale cereale</i> L.	<i>Amaranthus albus</i> L.
<i>Beta vulgaris</i> L.	<i>Saccharum officinarum</i> L.
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	<i>Portulaca oleracea</i> L.
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	<i>Cyperus rotundus</i> L.

Фотодихання, яке характерне для рослин C_3 , це залежне дихання у рослин від інтенсивності їх освітлення. Чим інтенсивніше освітлення рослин у денні години тим інтенсивніше відбувається виділення карбонового газу рослинами. Субстратами фотодихання виступають АТФ та НАДФН₂. Це енергомісткі речовини енергія яких використовується для подальших біохімічних реакцій перетворення карбонового газу в процесі фотосинтезу. Тобто у рослин C_3 в умовах інтенсивного освітлення, що зумовлює синтез великої кількості енергомістких речовин частина з них окислюється до кінцевих продуктів води та карбонового газу. Запуск процесу фотодихання у рослин C_3 зумовлений тим, що в умовах високої інтенсивності сонячного опромінення на фоні підвищеного температурного режиму повітря, рослини змушені закривати продихи для зменшення транспірації, а тому зменшується надходження до клітин карбонового газу. Тому дефіцит карбонового газу змушує рослини C_3 окислювати надлишкову кількість АТФ та НАДФН₂ синтезованих в умовах інтенсивного їх опромінення. Відсутність такого процесу у рослин C_4 дозволяє їм значно подовжити тривалість засвоєння карбонового газу з оточуючого середовища, що забезпечує більші обсяги синтезу органічних речовин. Відсутність фотодихання у рослин C_4 вважається одним із шляхів їх адаптації до інтенсивного освітлення.

У багатьох сукулентних рослин і перш за все у представників родини Товстолистих (*Crassulaceae*) існує інших шлях поглинання вуглекислого газу для забезпечення фотосинтезу. Його називають САМ (*Crassulaceae Acid Metabolism*) або МОКТ (*Метаболізм органічних кислот у товстолистих*). За своєю сутністю це певна видозміна циклу Хетча-Слека (C_4 шлях). У рослин САМ-типу засвоєння карбонового газу відбувається вночі коли продиhi відкриті шляхом Хетча – Слека. Синтезована яблочна кислота переміщується у вакуолі і вдень виступає донатором CO_2 для циклу Кальвіна внаслідок чого синтезуються вуглеводи. Представники родини Товстолистих здатні фотосинтезувати тривалий час в денні години при закритих продиhaх завдячуючи значним запасам яблочної кислоти, яка накопичується у вакуолях клітин, що утворюють водоутримуючі тканини у цих рослин. Принципова відміна рослин C_4 від рослин САМ-типу полягає в тому, що у рослин C_4 засвоєння карбонового газу фосфенолпіровиноградною кислотою відбувається лише у спекотні години щоб не припиняти процес фотосинтезу, тоді як у рослин САМ-типу це основний шлях поглинання карбонового газу із оточуючого середовища.

Таким чином можна вважати, що основним шляхом включення карбону в органічні речовини в процесі фотосинтезу є цикл Кальвіна. Цикл Хетча-Слека та САМ-тип можна вважати додатковими, які підвищують адаптивні властивості рослин до умов свого існування.

4.6. Фотосинтез та урожай сільськогосподарських культур

Фотосинтез є основним синтетичним процесом у рослин. Вважається, що 95% всіх сухих речовин рослин синтезовані в процесі фотосинтезу. Тому з огляду на це врожайність польових культур цілком залежить від ефективності фотосинтезу.

Урожай це різниця між кількістю сухих речовин синтезованої в процесі фотосинтезу та кількістю речовин, які витрачені рослинами в процесі дихання. Тому впродовж вегетації польових культур витрати рослинами сухих речовин синтезованих в процесі фотосинтезу на дихання у середньому становлять 25 – 30%, а в окремих випадках можуть досягати навіть 40 – 60%. Чим сприятливіші умови оточуючого середовища для росту та розвитку рослин тим меншими є втрати сухих речовин.

Розрізняють поняття біологічний та господарський урожай. Біологічний врожай це сума всіх добових приростів сухої маси рослин за період їх вегетації, тобто вся кількість сухих речовин синтезованих рослинами впродовж вегетації. Визначають його за формулою:

$$V_{\text{біол}} = \sum(C\ 1, 2, 3, 4 \dots n) \quad (4.4)$$

Господарський урожай – господарсько-цінна частина біомаси рослин. Це та частина сухих речовин рослин, яка має господарське значення для життєдіяльності людини. У кожного виду польових культур в якості господарського врожаю використовують різні їх органи. У зернових культур це їх зернівки, цукрових буряків – коренеплоди, картоплі – бульби, тощо.

Для оцінки ефективності фотосинтезу використовують ряд показників. Головним серед них є інтенсивність фотосинтезу. Це кількість CO_2 , що поглинається одиницею листкової поверхні в одиницю часу. Зазвичай цей показник змінюється у межах 5 – 25 мг CO_2 1 $\text{дм}^2/\text{год}$. Продуктивність фотосинтезу – кількість сухої речовини, що синтезується одиницею листкової поверхні рослин в одиницю часу. Становить 5 ... 12 г/ $\text{м}^2/\text{добу}$.

Таблиця 4.4. – Вплив строків сівби на формування листкової поверхні рослин пшениці озимої, тис. $\text{м}^2/\text{га}$

Строки сівби	Фаза розвитку рослин під час обліку			
	початок трубкування	фаза прапорцевого листка	середина цвітіння	молочна стиглість
2.IX	31,82	49,87	48,82	31,57
17.IX	28,73	54,72	53,16	34,32
2.X	24,61	46,54	45,52	33,51

В якості показників продуктивності фотосинтезу використовують фотосинтетичний потенціал посіву, листковий індекс та чиста продуктивність фотосинтезу. Фотосинтетичний

потенціал посіву – сумарна щоденна площа листової поверхні, яка брала участь у фотосинтезі від початку вегетації рослин до її припинення.

Листковий індекс це відношення площі листків до площі земельної ділянки на якій ростуть рослини. У зернових культур (пшениця, ячмінь, овес, тритикале, жито) цей показник становить 2 – 5, цукрових буряків – 3 – 4, кукурудза – 6 – 7. За показником листового індексу можна судити про щільність рослин на одиниці площі та площу листової поверхні рослин взагалі. Як надмірне загущення рослин в посівах, так і зрідження має негативний вплив на врожайність посівів польових культур.

Таблиця 4.5. – Зміна показників листового індексу пшениці озимої у різновікових посівах пшениці озимої

Строки сівби	Фаза розвитку рослин під час обліку			
	початок трубкування	фаза прапорцевого листка	середина цвітіння	молочна стиглість
2.IX	3,18	4,98	4,88	3,15
17.IX	2,87	5,47	5,31	3,43
2.X	2,46	4,65	4,55	3,35

Чиста продуктивність фотосинтезу - кількість сухої речовини, що синтезується одиницею листової поверхні в одиниці часу. Визначають за формулою:

$$\Phi_{\text{ч.пр.}} = (B_2 - B_1) / (L_1 + L_2) * 1/2 * n \quad (4.5)$$

B_1 та B_2 – суха маса рослин на початку та в кінці обліку;

L_1 та L_2 – площа листової поверхні рослин на початку та в кінці обліку;

n – кількість днів.

Оптимальним вважається 4 – 8 г/м²/добу.

Існує ряд методів за допомогою яких можна визначити інтенсивність фотосинтезу рослин. Головними із них є наступні: 1) газометричне визначення інтенсивності фотосинтезу в природних

умовах, 2) радіометричний, 3) визначення чистої продуктивності фотосинтезу, 4) визначення інтенсивності фотосинтезу у водоростей за кількістю виділеного кисню у воду, 5) манометричний, 6) метод інфрачервоної спектрометрії та інші.

Таблиця 4.6. – Показники чистої продуктивності фотосинтезу посівів пшениці озимої залежно від строків сівби, г/м²/добу

Строк сівби	Початок трубкування-прапорцевий листок	Прапорцевий листок - цвітіння	Цвітіння – молочна стиглість
2.IX	5,11	6,98	3,14
17.IX	5,23	7,12	4,21
2.X	4,78	5,83	3,42

4.7. Вплив факторів зовнішнього середовища на інтенсивність фотосинтезу

4.7.1. Світло як фактор фотосинтезу

Фотосинтез розглядається не лише як повітряне живлення рослин, а й як один із механізмів взаємозв'язку їх з оточуючим середовищем. Тому фотосинтез як основний синтетичний процес у рослин перебуває під впливом безлічі факторів оточуючого середовища. Одні чинять позитивний вплив інші навпаки – негативний. Є ряд факторів оточуючого середовища без яких взагалі не можливий фотосинтез.

Головним фактором та умовою протікання фотосинтезу є світло. Це не лише джерело енергії для рослин, а й головна умова синтезу молекул хлорофілу без якого взагалі неможлива фотосинтетична діяльність клітин зелених рослин. Вміст хлорофілу у клітинах рослин безпосередньо впливає на інтенсивність фотосинтезу. Зменшення вмісту хлорофілу зменшує інтенсивність фотосинтезу, що веде до зниження продуктивності посівів польових культур. Особливо чітко це простежується у посівів з проявом явища хлорозу. Пожовтіння листків рослин завжди супроводжується зниженням врожайності.

Достатній вміст хлорофілу у листках рослин забезпечує високу інтенсивність фотосинтезу у ранкові та вечірні години. Між вмістом хлорофілу у листках та інтенсивністю фотосинтезу існує тісна кореляційна залежність. Доведено, що вміст хлорофілу визначає ефективність поглинання сонячної енергії. Листки, що мають темно-зелене забарвлення поглинають сонячну енергію більш ефективно. Коефіцієнт поглинання ФАР такими листками становить 0,699 тоді як у світло зелених він знижується до 0,622.

Вміст хлорофілу у листках рослин залежить від численної групи факторів:

- Генетичні особливості рослин;
- Умови живлення рослин (дефіцит багатьох елементів живлення викликає явище хлорозу);
- Щільність рослин на одиниці площі;
- Ураження рослин хворобами.

При вирощуванні польових культур особливу увагу приділяють регулюванню світлового режиму посівів. Погіршення умов освітлення рослин завжди негативно впливає не лише на врожайність посівів, а й якість отриманої продукції. Умови освітлення рослин у посівах можливо регулювати використовуючи ряд агротехнічних прийомів чи навіть генетичних факторів. Основними серед них є:

- Норма висіву. Це один із головних агротехнічних прийомів, що визначає щільність рослин на одиниці площі, а відповідно і умови їх освітлення. Надмірне загущення посівів веде до взаємозатінення рослин, передчасного відмирання нижніх листків, етіоляції, вилягання посівів і як наслідок істотне зменшення рівня врожайності. Тому для кожного сорту чи гібриду є своя оптимальна норма висіву, а відповідно і щільність посівів.
- Способи сівби. Добре відомо, що польові культури висіваються різними способами. Наприклад, зернові колосові культури зазвичай висівають рядковим чи вузькорядним способом, а кукурудзу на зерно – широкорядним із шириною міжрядь 52 чи 70 см. Звуження чи розширення ширини міжрядь

безпосередньо впливає на освітленість рослин та їх взаємозатінення.

➤ **Попередники.** Водний, повітряний, поживний та фітосанітарний стан посівів польових культур у значній мірі залежить від попередників. Як недостатнє так і надмірне вологозабезпечення впливає на формування листкової поверхні рослин, що в свою чергу змінює умови світлового режиму посівів. Щодо фітосанітарного стану то в цій групі найбільш шкочинним фактором є бур'яни. Це основні конкуренти культурних рослин не лише за світло, а й воду та поживні речовини. Забур'янення посівів посівів польових культур впершу чергу веде до погіршення умов освітлення культурних рослин. Більшість із них є малоконкурентоспроможними з бур'янами. Особливо небезпечним є поява бур'янів у посівах на початкових фазах росту та розвитку рослин.

Таблиця 4.7. — Вплив попередників та строків сівби на вміст хлорофілу у листках пшениці озимої сорту Федорівка, (середнє 1992 – 1994 рр., мг/г абсолютно сухої речовини)

Строк сівби	Перед припиненням вегетації	Через 10 днів після ЧВВВ	Фаза трубкування	Фаза цвітіння
Чорний пар				
2.IX	9,2	8,7	8,2	8,0
17.IX	10,1	9,5	8,9	8,5
2.X	9,4	8,9	8,6	8,2
Кукурудза на силос				
2.IX	8,7	8,0	7,7	7,2
17.IX	9,7	8,9	8,3	7,6
2.X	8,4	8,5	8,2	7,4

Затінення молодих рослин бур'янами може мати негативні наслідки для формування майбутнього урожаю навіть за умови знищення їх у більш пізні фази росту та розвитку рослин. Тому при вирощуванні всіх польових культур впершу чергу намагаються не допустити масову появу бур'янів при появі сходів культури та початкових фазах росту та розвитку рослин. В цих цілях особливо ефективним є використання гербіцидів ґрунтової дії.

- Добрива. Використання органічних та мінеральних добрив при вирощуванні польових культур є одним із найбільш ефективних шляхів підвищення їх продуктивності. Як дефіцит, так і надмірне внесення елементів живлення негативно впливає на ріст та розвиток рослин польових культур. Дефіцит багатьох елементів живлення викликає явище хлорозу або ж ті чи інші зміни забарвлення листків, а відповідно зменшення вмісту хлорофілу у листках. Надмірне внесення добрив сприяє загущенню посівів, що викликає погіршення світлового режиму.
- Різномірусні посіви. У багатьох польових культур в той чи інший період були запропоновані так звані різномірусні посіви. Їх суть в тому, що перед сівбою змішують насіння декількох сортів культури рослини яких мають різну висоту. Головною умовою при цьому є тривалість періоду вегетації рослин. Всі форми, що включаються до суміші повинні мати якомога близьку тривалість періоду вегетації та одночасне проходження фаз росту та розвитку. Випадкове розміщення рослин різної висоти збільшує поглинальну здатність сонячної енергії посівом, що в свою чергу підвищує їх врожайність.
- Хвильові посіви. Їх використовують у культур з широкорядними способами сівби. В посіві спостерігається чергування рядків з різною висотою рослин. Під час сівби у насіннєві ящики сівалки засипають насіння сортів з різною висотою рослин.
- Еректоїдне чи горизонтальне розташування листків на рослинах. Це генетичний фактор. В останні десятиріччя в окремих польових культур селекціонерами створені сорти з так званим еректоїдним(вертикальним) розташуванням листків. Таке просторове розташування листків на рослинах має істотний вплив не лише на світловий, а й температурний режим посівів. Цей напрямок особливо чітко простежується в селекції пшениці та кукурудзи. Просторове розташування листків у пшениці та кукурудзи має відношення також до конкурентоспроможності рослин по відношенню до бур'янів. Останні споживають велику кількість води та елементів живлення із ґрунту та суттєво погіршують умови освітлення культурних рослин.

➤ Напрямок розташування рядків у посівах. До цього часу питання напрямку розташування рядків у посівах із сходу на захід чи з півночі на південь є дискусійним.

4.7.2. Інтенсивність та якість світла як фактори фотосинтезу

Інтенсивність освітлення безпосередньо впливає на інтенсивність фотосинтезу. Головним показником ефективності використання сонячної енергії рослинами в процесі фотосинтезу є коефіцієнт корисної дії (ККД). Це відношення кількості енергії, яка накопичується у продуктах фотосинтезу до кількості енергії, що була задіяна в процесі фотосинтезу. Розрахунки свідчать, у середньому він становить близько 1,8 – 2,5 %.

Листки зелених рослин здатні поглинути до 85% фотосинтетично активної радіації (400 – 700 нм) і до 25 % енергії інфрачервоних променів. В сумі це складає до 55 % енергії сонячної радіації. На протікання біохімічних реакцій фотосинтезу витрачається лише 1,5 – 2,0 % ФАР.

Мінімальною інтенсивністю для фотосинтезу вважається світло вечірньої зірки. Відомо, що на широті 60⁰ фотосинтетична діяльність рослин не припиняється навіть у період літніх білих ночей. За певної інтенсивності освітлення рослин інтенсивність фотосинтезу та темного дихання урівноважуються. Цей стан називають компенсаційною точкою. Надто висока інтенсивність освітлення пригнічує фотосинтез. Доведено, що у рослин С₃ світлове насичення фотосинтезу відбувається при значно нижчій інтенсивності освітлення порівняно з С₄ рослинами. Максимальна інтенсивність фотосинтезу у цих рослин досягається в основному при високому рівні їх освітлення.

Рослини в процесі еволюції добре адаптувалися до росту та розвитку за певних умов освітлення. Тому всі рослини поділяють на дві великі групи: світлолюбиві та тіньовитривалі. Перша група для свого доброго росту потребує достатнього рівня освітлення і не витримують затінення, тоді як представники другої групи можуть успішно розвиватися в умовах затінення. У світлолюбивих рослин світлове насичення фотосинтезу відбувається за інтенсивності освітлення на рівні 100 – 300 ерг/см²/с. У тіньовитривалих рослин

світлове насичення фотосинтезу досягається при набагато нижчій інтенсивності освітлення.

Адаптація до різних умов освітлення досягається комплексом морфо-біологічних особливостей рослин. Багато світлолюбивих рослин характеризуються багатшаровою палісадною паранхімою та дрібними хлоропластами. Світлолюбиві рослини мають менший вміст хлорофілів і підвищений – каротиноїдів. Співвідношення між хлорофілом *a* і хлорофілом *b* у світлолюбих рослин є більшим порівняно з тіньовитривалими. У тіньовитривалих рослин розміри листків та хлоропластів є більшими порівняно із світлолюбивими рослинами. Ця особливість дозволяє таким рослинам інтенсивніше поглинати сонячні промені при низькому рівні освітлення.

Світлолюбиві рослини характеризуються високою інтенсивністю дихання, а тому компенсаційна точки у них настає у межах 3 – 5% від повного сонячного освітлення, тоді як у тіньовитривалих рослин – близько 1% від повного освітлення.

Залежність інтенсивності фотосинтезу від інтенсивності світла відображають у так званих світлових кривих. Підвищення інтенсивності світла до 1/3 повного сонячного світла збільшує інтенсивність фотосинтезу у рослин. При досягненні інтенсивності світла на рівні $250\,000\text{ ерг/см}^2$ відмічається світлове насичення фотосинтезу, коли подальше збільшення інтенсивності світла не підвищує інтенсивність фотосинтезу. На рівні $400\,000 - 500\,000\text{ ерг/см}^2$ спостерігається зниження інтенсивності фотосинтезу внаслідок руйнування ферментів.

Форма світлових кривих залежить від багатьох факторів оточуючого середовища таких як температура, концентрація CO_2 , адаптації рослин до інтенсивного чи слабкого освітлення, а також інших чинників. На рис. 4.4 показані світлові криві світлолюбних та тіньовитривалих рослин. Різниця між ними в тому, що світлове насичення фотосинтезу у тіньовитривалих рослин настає при нижчих показниках інтенсивності світла порівняно із світлолюбивими рослинами.

Якісний склад світла також впливає на інтенсивність фотосинтезу та кінцеві його продукти. Згідно квантової теорії червоні промені є найбільш ефективними для фотосинтезу. Енергії одного кванта червоного світла (176 кДж/моль) достатньо для збудження

молекули хлорофілу та переводу її на синглетний рівень. З цього рівня розпочинаються фотохімічні реакції.

Хлорофіл здатний поглинати світло з довжиною хвилі від 370 до 730 нм. Але найбільш ефективно поглинаються червоні та сині промені. Цю частину світлового спектру називають максимумами поглинання. Виділяють довгохвильовий максимум у червоній частині спектру (650 – 700 нм) та короткохвильовий – у синій частині (430 – 450 нм).

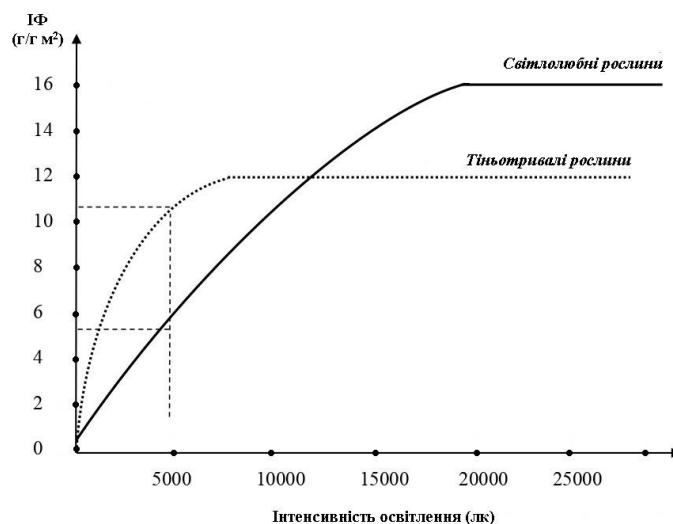


Рис.4.4. Світлові криві у світлолюбних та тіньовитривалих рослин

Порівняльні дослідження показали, що максимальна інтенсивність фотосинтезу спостерігається у червоній частині спектру і мінімальною у зеленій. Є докази того, що короткохвильові промені сприяють синтезу амінокислот, білків та органічних кислот, а довгохвильові – вуглеводів.

4.7.3. Температура та інтенсивність фотосинтезу

Температура оточуючого середовища є одним із найбільш впливовіших факторів, які викликають зміни інтенсивності фотосинтезу у зелених рослин. Графічне відображення залежності інтенсивності фотосинтезу від температури оточуючого середовища має вигляд одновершинної кривої з чітким відображенням основних точок: мінімум, оптимум та максимум.

Рослини помірних широт можуть фотосинтезувати за температури оточуючого середовища 0 °С. Окремі хвойні рослини здатні поглинати карбоновий газ за температури мінус 3 – 5 °С, а

альпійські рослини розпочинають фотосинтезувати навіть при температурі мінус 7°C .

З підвищенням температури повітря до $25 - 30^{\circ}\text{C}$ інтенсивність фотосинтезу підвищується у всіх польових культур. Подальше зростання температурного режиму починає пригнічувати інтенсивність фотосинтезу. Проте окремі рослини пустель здатні фотосинтезувати навіть за температури повітря 58°C і більше. Оптимальні межі температури для різних видів рослин різняться і навіть змінюються у різні фази їх росту та розвитку. При цьому оптимальною температурою для фотосинтезу у більшості польових культур вважається 25°C .

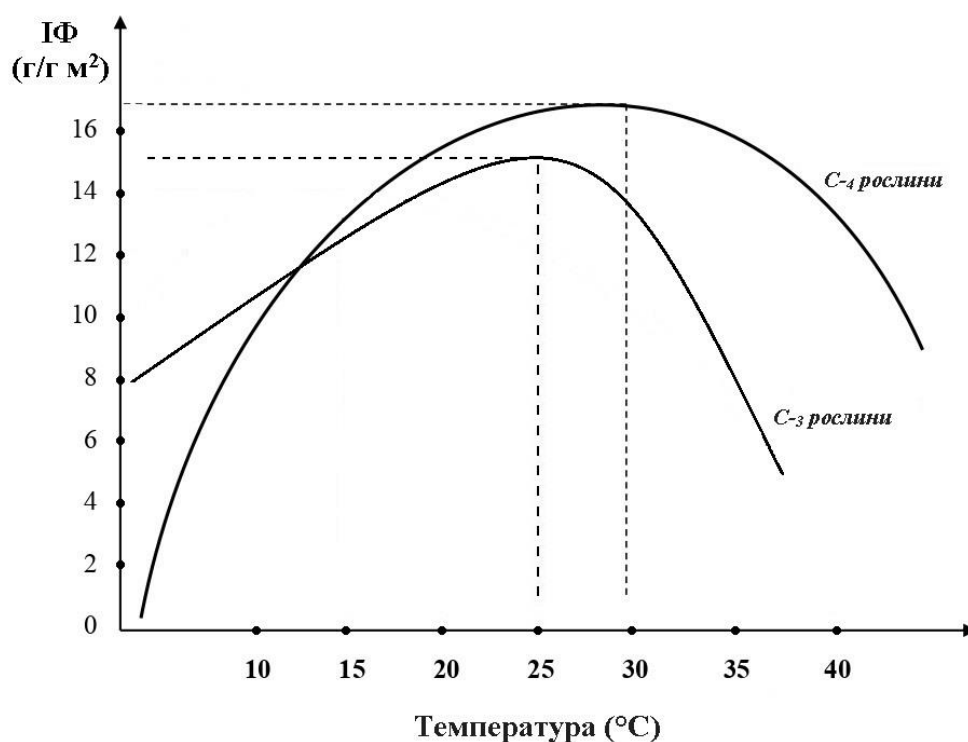


Рис. 4.5. Інтенсивність фотосинтезу у рослин залежно від температури оточуючого середовища

Макимум це температура за якої фотосинтез припиняється. У багатьох рослин C₃ температура повітря 35°C викликає пригнічення процесу фотосинтезу. У рослин C₄, які адаптувалися до умов з високим температурним режимом, припинення фотосинтетичної діяльності відмічається при температурі $50 - 60^{\circ}\text{C}$. При високих температурах інтенсивність фотосинтезу у рослин C₄ є вищою ніж у рослин C₃.

4.7.4. Вода як фактор фотосинтезу

Вода це не лише джерело гідрогену для відновлення карбонового газу та виділення кисню в процесі фотосинтезу, а й одна із умов його протікання. Проте обсяги води як субстрату процесу фотосинтезу є мізерними і не перевищують 2% від загальних витрат посівами польових культур впродовж вегетації рослин. Але слід пам'ятати, що надходження карбонового газу до клітин листків відбувається через продихи. Тому за умови доброго вологозабезпечення рослин водою продихові щілини максимально відкриті, що сприяє інтенсивному надходженню CO_2 до листків. Водночас максимальна інтенсивність фотосинтезу досягається за незначного водного дефіциту на рівні 5 – 10% від повного насичення клітин водою. Більш значний водний дефіцит понад 20% викликає синтез абсцизової кислоти, що зумовлює закриття продихів, а відповідно зменшення поглинання рослинами карбонового газу. Зневоднення рослин понад 50% зумовлює повну зупинку процесу фотосинтезу.

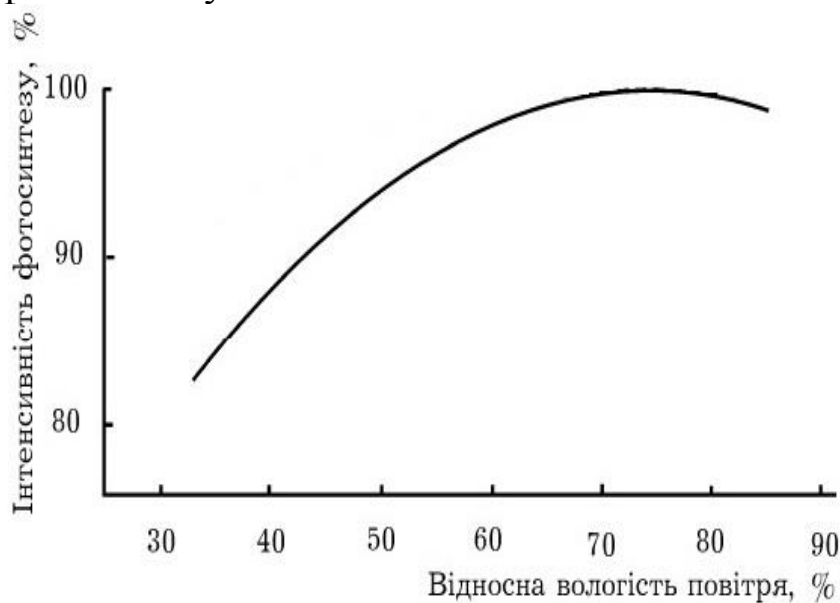


Рис.4.5. Залежність інтенсивності фотосинтезу від відносної вологості повітря (Р.Кузів, 2001)

Дію посухи на інтенсивність фотосинтезу слід розглядати в комплексі з іншими факторами зовнішнього середовища. Тривала посуха негативно впливає на формування врожаю з огляду його фотосинтетичного походження як внаслідок зменшення площі

листової поверхні, так і погіршення умов для надходження елементів живлення із ґрунту. Доведено, що коефіцієнт засвоєння фотосинтетично активної радіації посівами польових культур в умовах посухи зменшується в 1,5 – 2,0 рази порівняно з умовами

оптимального водного режиму. Таке зниження ефективності поглинання сонячної радіації в основному зумовлено слабкорозвинutoю листковою поверхнею рослин.

Більшість вчених вважають, що тимчасове в'янення у рослин не має істотного негативного впливу на формування врожаю посівами польових культур. Водночас, дослідження з вивчення інтенсивності фотосинтезу свідчать, що нормальне його протікання у рослин у яких відмічалось в'янення листків викликане дефіцитом вологи у ґрунті відновлюється лише через 2 – 7 днів після достатнього забезпечення рослин водою.

Умови вологозабезпечення посівів впливають на структуру хлоропластів, синтез та вміст пігментів у листках. В умовах посухи можлива деградація уже сформованих хлоропластів, зменшення кількості тілакоїдів строми та кількості гран у тілакоїдах. Змін зазнають також ферментні системи задіяні в процесі фотосинтезу. Порушується будова хлорофілу та його зв'язок із білками.

4.7.5. Мінеральне живлення та інтенсивність фотосинтезу

Фотосинтетична діяльність рослин, дихання та мінеральне живлення це взаємопов'язані між собою фізіолого-біохімічні процеси. Поглинання елементів живлення кореневою системою рослин неможливе без достатньої кількості обмінних іонів, які виникають в процесі дихання, а субстрати дихання в свою чергу утворюються завдяки фотосинтезу.

Елементи мінерального живлення мають значний вплив на інтенсивність фотосинтезу. Окремі елементи такі як залізо, мідь та кобальт входять до складу ферментів, які задіяні у фотосинтетичних реакціях, магній є складовою частиною молекул хлорофілу, марганець активує фотоліз води, а калій сприяє переносу енергії через мембрани тілакоїдів. Недостатнє надходження до рослин азоту, сірки, заліза та багатьох інших елементів живлення спричиняє явище хлорозу – знебарвлення тканин у рослин викликане зменшенням у них хлорофілу.

Дефіцит елементів живлення викликає глибокі зміни у структурі хлоропластів, тілакоїдів, руйнуються грани та міжгранальні ламели. В хлоропластах зменшується кількість та розмір крохмальних зерен.

Може змінюватися структура мембран хлоропластів і навіть порушення процесу фотосинтетичного фосфорилування.

Таблиця 4.8. – Вплив мінеральних добрив на вміст хлорофілу у листках пшениці озимої

Варіанти досліду	Через 10 днів після ЧВВВ			Фаза цвітіння		
	2008 р.	2009 р.	Середнє	2008 р.	2009 р.	Середнє
1	2	3	4	5	6	7
Контроль (без добрив)	8,1	9,7	8,9	7,7	9,2	8,5
N ₃₀ у підживлення по МТГ	8,3	10,2	9,3	7,9	9,7	8,8
N ₃₀ у підживлення прикоренево наприкінці весняного кущіння	8,2	10,0	9,1	8,0	9,5	8,8
N ₃₀ по МТГ + N ₃₀ прикоренево	8,7	10,5	9,6	8,4	9,8	9,1
N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ в основне внесення	9,2	11,2	10,2	8,8	10,7	9,8

Дослідженнями встановлено, що дефіцит азоту різко зменшує вміст хлорофілу у клітинах. У рослин, які вирощувалися лише на фосфорно-калійному(РК) фоні вміст хлорофілу становив лише 28,9 % від його кількості у рослин, що росли з повним мінеральним живленням (NPK). Виключення азотного живлення зменшує вміст хлорофілу *a* в клітинах рослин у 4 рази, а хлорофілу *b* – 2 рази. За таких умов індивідуальна продуктивність рослин знижується майже у 4 рази.

Поліпшення умов азотного живлення сприяє підвищенню ефективності поглинання сонячної енергії рослинами. В дослідженнях з цукровими буряками доведено, що подвоєння норми азотних добрив збільшувало поглинання сонячної енергії рослинами на 2,4 %, а кількості накопиченої енергії в урожаї – 16,5 %. Рослини цукрових буряків, які вирощувалися на субстраті без азотного живлення поглинали лише 46,5% сонячної енергії, тоді як рослин з повним мінеральним живленням – 62,4%.

Таблиця 4.9. – Асиміляція CO₂ рослинами пшениці озимої за різних умов вологозабезпеченості та живлення, мг CO₂/дм² год (За Нетіс І.Т. та ін.2021)

Фаза розвитку рослин	Без зрошення		Під час зрошення	
	без добрив	N ₁₂₀ P ₃₀	без добрив	N ₁₂₀ P ₃₀
Трубкування	22,7	26,1	24,7	27,5
Колосіння	24,4	24,7	26,0	34,3
Налив зерна	24,8	25,1	30,4	44,1
Молочна стиглість	12,5	15,4	27,2	28,6
Початок воскової стиглості	4,8	11,6	10,3	24,4
Середнє за вегетацію	17,8	20,6	23,7	31,8

Умови мінерального живлення визначають інтенсивність поглинання CO₂ в процесі фотосинтезу. В дослідженнях з кукурудзою встановлено, що при внесенні повного мінерального добрива інтенсивність поглинання CO₂ збільшувалося з 8,8 до 29,8 мг/дм²/год, тобто майже у 3,5 разів. Виключення азоту із субстрату живлення навпаки зменшувало інтенсивність фотосинтезу майже на 20%. Отже, використання органічних та мінеральних добрив це один із шляхів ефективного управління фотосинтетичною діяльністю польових рослин.

4.7.6. Карбоновий газ як фактор фотосинтезу

Фотосинтез у зелених рослин замає провідне місце у кругообігу карбону на Землі. Розрахунки показують, що зелена рослинність нашої планети щорічно фіксує $2 \cdot 10^{11}$ т карбону у формі вуглекислоти. Вміст карбонового газу у повітрі у середньому становить 0,03 %. Оскільки ґрунт вважається основним джерелом вуглекислоти в атмосфері, тому обмін CO₂ між ґрунтом та атмосферою викликає сезонні та добові зміни його концентрації у повітря. Вдень вміст карбонового газу у повітря дещо менший ніж вночі. У щільних фітоценозах, зокрема лісах, добові коливання концентрації карбонового газу у повітря можуть досягати 25% від

середнього показника. Сезонні зміни концентрації CO_2 у повітрі є менш помітними порівняно із добовими коливаннями.

Вуглекислий газ атмосфери є основним джерелом карбону для рослин. Проте є дані, що рослини за певних умов здатні поглинати карбоновий газ через кореневу систему із ґрунту. Мінімальною концентрацією карбонового газу для проходження процесу фотосинтезу у рослин C_3 вважається вміст на рівні 0,005 %, а для рослин C_4 – 0,0005 %. Тобто вміст карбонового газу у повітрі є цілком достатнім для фотосинтетичної діяльності польових культур. Збільшення концентрації карбонового газу у повітрі навіть у 10 разів сприяє підвищенню інтенсивності фотосинтезу. Насичення процесу фотосинтезу відбувається за концентрації CO_2 на рівні 0,2 – 0,3 %. Подальше зростання вмісту карбонового газу у повітря викликає пригнічення процесу фотосинтезу. Особливо чітко це спостерігається в умовах інтенсивного освітлення рослин.

Вміст CO_2 у повітрі посівів польових культур може змінюватися. Приґрунтові його шари містять більше карбонового газу оскільки він важчий за повітря. В орному шарі ґрунту вміст карбонового газу може досягати до 2,5%. У денні години вміст карбонового газу може зменшуватися до 0,012%. Але це зниження є ще далеким від мінімальних його концентрацій для здійснення рослинами процесу фотосинтезу.

Основним джерелом карбонового газу у повітрі є ґрунт. В ньому він утворюється внаслідок життєдіяльності мікроорганізмів та дихання коренів рослин. Інтенсивність виділення карбонового газу ґрунтом визначається вмістом у ньому органічних речовин, елементів мінерального живлення, структури, вологості, температури, пори року та інших факторів. Встановлено, що піщані ґрунти виділяють у середньому 2 кг CO_2 /го/га, суглинкові – 4 кг, а чорноземні ґрунті – від 10 до 25 кг/га. Внесення органічних добрив, обробіток ґрунту, достатнє вологозабезпечення підвищує інтенсивність дихання ґрунтів.

Регулювати умови живлення рослин карбоном у польових умовах є надто складним завданням. Проте внесення органічних добрив, проведення міжрядних обробітків ґрунту впродовж вегетації рослин, створення оптимальних умов по вологозабезпеченню позитивно впливає на інтенсивність поглинання рослинами карбонового газу із повітря.

В умовах закритого ґрунту уже тривалий час при вирощуванні овочевих культур застосовують тверду вуглекислоту для підвищення вмісту карбонового газу у повітрі. Дослідженнями встановлено, що для овочевих культур найбільш висока інтенсивність фотосинтезу досягається за концентрації CO_2 у повітрі на рівні 0,2 – 0,3 %. Врожайність овочевих культур при цьому може збільшуватися на 20 – 50%, а за певних умов навіть подвоюватися. Тому підвищення вмісту карбонового газу в оточуючому середовищі при вирощуванні овочів у закритих приміщеннях є високоефективним заходом, що дозволяє істотно підвищити продуктивність одиниці площі.

4.8. Інтенсивність фотосинтезу впродовж доби

Інтенсивність фотосинтезу змінюється не лише впродовж росту та розвитку рослин, а й має добову ритмічність. Впродовж світлового періоду доби інтенсивність фотосинтезу у рослин змінюється. Це відбувається внаслідок зміни температурного режиму повітря та інтенсивності сонячного світла. У рослин середніх широт максимальна інтенсивність фотосинтезу зазвичай спостерігається ближче до опівдня. Але влітку внаслідок високої інтенсивності освітлення та збільшення водного дефіциту опівдні максимальна інтенсивність фотосинтезу у рослин середніх широт відмічається у ранковій та після опівдня години.

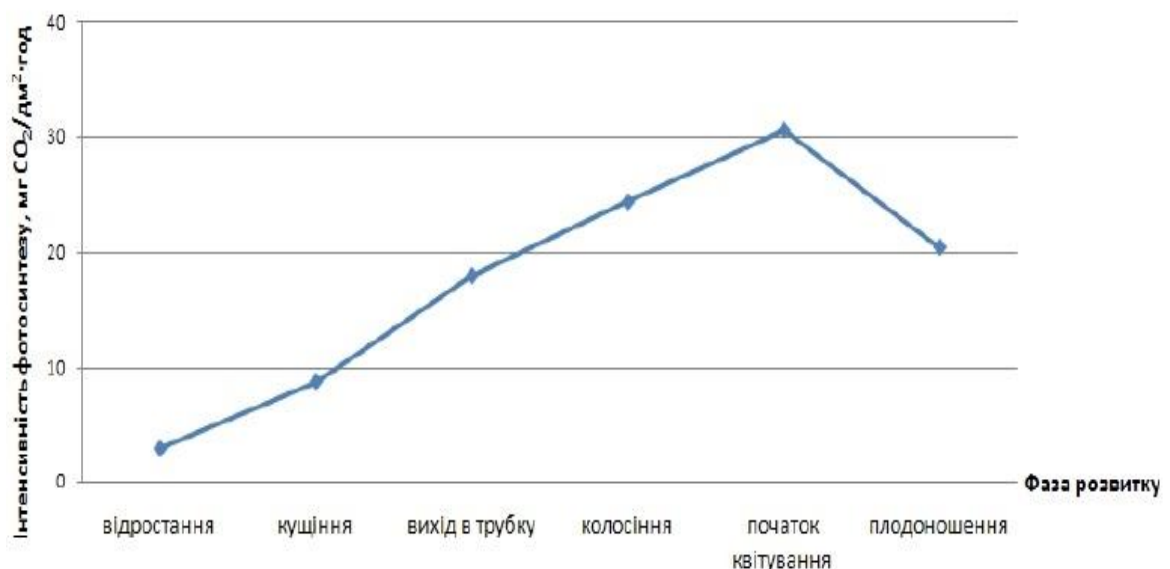


Рис.4.6. Зміна інтенсивності фотосинтезу у рослин пирію повзучого впродовж вегетації (За Д.Д.Орлова, 2010)

Вчені вважають, що в основі зміни інтенсивності фотосинтезу впродовж дня лежать тактичні реакції хлоропластів або їх ще називають фототаксисом. Виявляється що хлоропласти здатні переміщуватися по цитоплазмі незалежно від її руху. В умовах помірного клімату хлоропласти в клітині розміщуються в положеннях анти, епі- та діастрофії (Рис.4.7). В цих положеннях хлоропласти найбільшим своїм перерізом розміщуються до Сонця. Це дозволяє їм збільшити ефективність поглинання сонячної енергії. В умовах інтенсивного освітлення хлоропласти розміщуються до Сонця найменшим своїм перерізом. Таке положення називають парастрофія. В темну пору доби хлоропласти розміщуються навколо ядра або ж рівномірно розподіляються по цитоплазмі. Це нічне розташування хлоропластів називають апострофією.

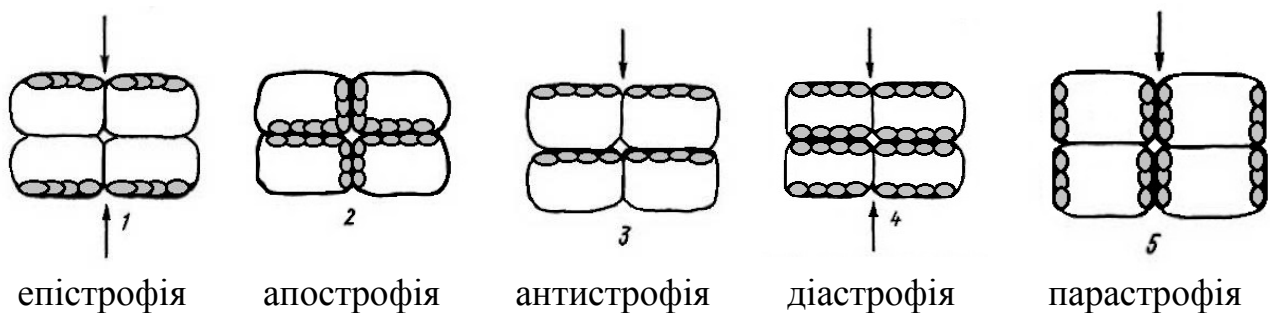


Рис. 4.6. Тактичні реакції хлоропластів (За С.І.Лебедєв, 1978)

Є свідчення того, що навіть розміри хлоропластів можуть змінюватися під впливом світла. В умовах інтенсивного освітлення в окремих видів рослин хлоропласти можуть зменшуватися у своїх розмірах на 22 – 49%.

Таким чином можна вважати, що в процесі еволюції рослини набули ряд властивостей, які дозволяють їм успішно рости в різних умовах освітлення, а відповідно займати певні екологічні ніші.

Тестові завдання для самоконтролю

знань

1. У якому році відкритий процес фотосинтезу у рослин ? у 1.1800р. 2.1771р. 3.1778 р. 4. 1900 р. 5. Правильної відповіді немає
2. Хто із вчених відкрив процес фотосинтезу ? 1.Бусенго 2.Прістлі 3. Кребс 4.Любименко 5. Правильної відповіді немає

3. Який із факторів підтверджує умовність поділу живих організмів на автотрофні та гетеротрофні ? 1. Явище темнового засвоєння CO_2 2. Здатність окремих видів бактерій до бактеріального фотосинтезу 3. Здатність вищих рослин до фотосинтезу 4. Здатність окремих видів бактерій до хемосинтезу 5. Правильної відповіді немає

4. Карбоновий газ в процесі фотосинтезу надходить до рослин через 1. Пласмодесми 2. Кутикули 3. Кореневі волоски 4. Продихи 5. Правильної відповіді немає

5. Вміст води у хлоропластах у середньому становить 1. Близько 95 % 2. Близько 75 % 3. Близько 50 % 4. Близько 40% 5. Правильної відповіді немає

6. Вміст хлорофілів у хлоропластах у перерахунку на суху речовину становить 1.5 – 9 % 2. 10 – 15 % 3. 15 – 20 % 4. 25 – 30 % 5. Правильної відповіді немає

7. Яка частка заліза міститься у хлоропластах від загальної його кількості у клітині? 1. До 10 % 2. До 20 % 3. До 40 % 4. До 50 % 5. До 80 %

8. Вміст каротиноїдів у хлоропластах у перерахунку на суху речовину складає 1. 4 – 5 % 2. 10 – 12% 3. 13 – 15 % 4. 15 – 20% 5. Правильної відповіді немає

9. Співвідношення між хлорофілом *a* і хлорофілом *b* у рослин становить 1. 3 : 1 2. 3 : 2 3. 1 : 1 4. 4 : 3 5. Правильної відповіді немає

10. Каротиноїд зеаксантин міститься у 1. Зернівках пшениці 2. Зернівках жита 3. Зернівках ячменю 4. Зернівках кукурудзи 5. Правильної відповіді немає

11. Хлорофіл *a* найбільш ефективно поглинає сонячні промені з довжиною хвилі 1. 420 і 660 нм 2. 435 і 643 нм 3. 470 та 710 нм 4. 450 та 680 нм 5. Правильної відповіді немає

12. Які властивості притаманні молекулі хлорофілу ? 1. Гідрофобні 2. Гідрофільні 3. Гідрофобні та гідрофільні одночасно 4. Гідрофобні молекулам хлорофілу *a*, а гідрофільні молекулам хлорофілу *b* 5. Правильної відповіді немає

13. Які властивості притаманні каротиноїдам ? 1. Гідрофобні 2. Гідрофільні 3. Гідрофобні та гідрофільні одночасно 4. Гідрофобні безкисневим каротиноїдам, а гідрофільні окисленим каротиноїдам 5. Правильної відповіді немає

14. За яких умов у рослин спостерігається синтез антоціанів? 1. *За оптимальних умовах їх росту та розвитку* 2. *За несприятливих умов росту та розвитку рослин* 3. *Умови оточуючого середовища не впливають на синтез антоціанів у рослинах* 4. *Синтез антоціанів відбувається лише в умовах підвищеного температурного режиму повітря* 5. *Правильної відповіді немає*

15. Перетворення карбонового газу в процесі фотосинтезу відбувається 1. *В циклі Кребса* 2. *В циклі Кальвіна* 3. *В пентозофосфатному циклі* 4. *В циклі Кребса та пентозофосфатному циклі* 5. *Правильної відповіді немає*

16. Первинними продуктами фотосинтезу у рослин C_3 1. *Фосфогліцерінова кислота та фосфогліцеріновий альдегід* 2. *ЩОК, аспартат та малат* 3. *Фосфогліцерінова кислота та аспартат* 4. *Фосфогліцеріновий альдегід та малат* 5. *Правильної відповіді немає*

17. Представником рослин C_4 є 1. *Пшениця* 2. *Жито* 3. *Ячмінь* 4. *Кукурудза* 5. *Правильної відповіді немає*

18. Дайте визначення господарського врожаю 1. *Господарський урожай – господарсько-цінна частина біомаси рослин* 2. *Господарський урожай - це вся біомаса, що синтезована рослинами в процесі фотосинтезу* 3. *Господарський врожай це різниця між кількістю органічних речовин, що синтезована рослинами та їх кількістю, яку вони витратили для своєї життєдіяльності* 4. *Господарський врожай – це частка біомаси, яку використовують в якості продуктів харчування* 5. *Правильної відповіді немає*

19. За якої інтенсивності освітлення настає компенсаційна точки у тіневитривалих рослин ? 1. *Близько 1 % від повного освітлення* 2. *Близько 3 – 5 % від повного сонячного освітлення* 3. *Близько 7– 8 % від повного сонячного освітлення* 4. *Близько 10 – 12% від повного сонячного освітлення* 5. *Правильної відповіді немає*

20. Дайте визначення процесу фотосинтезу 1. *Фотосинтез – це процес синтезу органічних речовин із неорганічних – води та вуглекислого газу, який здійснюється у тканинах, що містять хлорофіл на світлі.* 2. *Процес синтезу вуглеводів із неорганічних речовин* 3. *Процес перетворення води і вуглекислого газу у рослинах* 4. *Правильної відповіді немає*

21. Кисень який виділяється у процесі фотосинтезу належить 1. *Вуглекислому газу* 2. *Воді* 3. *З'являється внаслідок особливих перетворень в процесі фотосинтезу і не належить ні воді ні*

вуглекислому газу 4. Утворюється в результаті взаємодії води із АТФ 5. Правильної відповіді немає

22. Фотосинтез вважається окисно-відновним процесом. Яка сполука окислюється ? 1. Вода 2. Карбоновий газ 3. Синтезовані вуглеводи 4. Ферменти, що приймають участь у процесі фотосинтезу 5. Правильної відповіді немає

23. Яке із положень не визначає значення фотосинтезу ? 1. Виключення можливості накопичення в атмосфері вуглекислого газу 2. Поповнення запасів водню на планеті 3. Збереження рівня вмісту кисню в атмосфері 4. Накопичення громадних кількостей енергії в органічних речовинах 5. Правильної відповіді немає

24. Посіви якої польової культури мають найбільш високий листковий індекс? 1. Пшениці озимої 2. Пшениці ярої 3. Вівса 4. Яченю ярого 5. Кукурудзи

25. Яким процесом є фотосинтез ? 1. Аеробний процес 2. Анаеробний процес 3. Вміст оксигену в оточуючому середовищі не має ніякого значення для процесу фотосинтезу 4. За умови вмісту оксигену в повітрі близько 21 % інтенсивність фотосинтезу різко зменшується і може навіть зупинитися 5. Правильної відповіді немає

26. Назвіть джерело енергії для хемосинтезуючих бактерій 1. Сонячне світло 2. Енергія, яка звільняється в процесі різних хімічних процесів 3. Сонячна енергія, яка раніше накопичена в органічних речовинах 4. Енергія ультрафіолетових променів 5. Правильної відповіді не має

27. Які із правил фотохімії можливо застосувати до процесу фотосинтезу ? 1. Хімічні зміни може викликати лише поглинене світло 2. Кожен поглинутий фотон світла активує лише одну молекулу 3. Вся енергія кванта передається одному електрону 4. В основі фотосинтезу лежить принцип зворотності 5. Правильної відповіді немає

28. Дайте визначення фотоенергетичної системи хлоропласту 1. Це комплекс хлоропластів клітини 2. Це комплекс пластид клітини 3. Внутрішні порожнини тілакоїдів гран та строми, що створюють єдину замкнуту систему 4. Це комплекс тілакоїдів гран усіх хлоропластів клітини 5. Правильної відповіді немає

29. Фотосинтез вважається окисно - відновним процесом. Яка сполука відновлюється ? 1. Вода 2. Карбоновий газ 3. Синтезовані

вуглеводи 4. Ферменти, що приймають участь у процесі фотосинтезу 5. Правильної відповіді не має

30. Первинними продуктами фотосинтезу у рослин C_4 є 1. Фосфогліцерінова кислота та фосфогліцеріновий альдегід 2. ЩОК, аспартат та малат 3. . Фосфогліцерінова кислота та аспартат 4. Фосфогліцеріновий альдегід та малат 5. Правильної відповіді немає

31. Дайте визначення квантовому виходу фотосинтезу 1. Кількість молекул CO_2 , що перетворюється внаслідок поглинання 1 кванту світла 2. Показує скільки квантів світла повинно бути засвоєно рослиною для перетворення 1 молекули CO_2 3. Кількість молекул CO_2 , що засвоюється одиницею листкової поверхні в одиницю часу 4. Кількість сухої речовини, що синтезується одиницею листкової поверхні в одиницю часу 5. Правильної відповіді немає

32. Який із етапів є першим в процесі фотосинтезу? 1. Приєднання до ФГК водню і відновлення її до ФГА, який полімеризується до гексози 2. Фотоліз води 3. Поглинання пігментами листків сонячного світла та перетворення АДФ в АТФ 4. Поглинання і переніс вуглекислого газу на рибульозодифосфат та синтез двох молекул ФГК 5. Правильної відповіді не має

33. Який із етапів відноситься до світлової фази процесу фотосинтезу? 1. Приєднання до ФГК водню і відновлення її до ФГА, який полімеризується до гексози 2. Фотоліз води 3. Поглинання і переніс вуглекислого газу на рибульозодифосфат та синтез двох молекул ФГК 4. Правильної відповіді немає

34. Хлорофіл в найбільш ефективно поглинає сонячні промені з довжиною хвилі 1. 420 і 660 нм 2. 435 і 643 нм 3. 470 та 710 нм 4. 450 та 680 нм 5. Правильної відповіді немає

35. До групи зелених пігментів належить 1. Бактеріохлорофіл 2. Каротин 3. Фікоеритрин 4. Фікоціан 5. Кверцетин 6. Апігенін

36. Яка речовина є первинним акцептором CO_2 в процесі фотосинтезу ? 1. Нікотинаміддинуклеотидфосфат 2. Янтарна кислота 3. Рибулозо–1,5–біфосфат 4. Оцтова кислота 5. Правильної відповіді немає

37. В чому особливість рослин тропічного походження ? 1. Характеризуються високою інтенсивністю фотосинтезу 2. Здатні фотосинтезувати впродовж всієї ночі 3. Мають два механізми засвоєння CO_2 в процесі фотосинтезу 4. Здатні здійснювати процес фотосинтезу в анаеробних умовах 5. Правильної відповіді немає

38. Дайте визначення процесу фотодихання 1. Процес поглинання кисню і виділення вуглекислого газу в атмосферу 2. Залежне дихання у рослин від інтенсивності світла 3. Процес засвоєння CO_2 у нічні години 4. Процес біологічного окислення кінцевих продуктів фотосинтезу 5. Правильної відповіді немає

39. Представником рослин C_3 є 1. Кукурудза 2. Сорго 3. Просо 4. Пшениця 5. Правильної відповіді немає

40. Яка температура повітря викликає пригнічення процесу фотосинтезу у більшості польових культур ? 1. 22°C 2. 25°C 3. 35°C 4. 40°C 5. Правильної відповіді немає

41. Чому фотосинтез є замкнутим циклічним процесом ? 1. Всі біохімічні реакції взаємозв'язані 2. Первинний акцептор CO_2 синтезується в процесі фотосинтезу 3. Запасання енергії в процесі фотосинтезу відбувається циклічно 4. Речовини, які синтезовані в процесі фотосинтезу використовуються рослиною лише для потреб фотосинтезу 5. Правильної відповіді немає

42. У процесі фотодихання окислюються 1. Кінцеві продукти фотосинтезу 2. АТФ та НАДФН₂ 3. Вуглеводи 4. Білки 5. Правильної відповіді немає

43. Хто із вчених відкрив послідовність біохімічних реакцій в процесі фотосинтезу 1. С.І.Лебєдєв 2. Кальвін 3. Кребс 4. М.І.Вавілов 5. Правильної відповіді немає

44. До ФАР відносять сонячні промені довжина хвилі яких складає 1. Більше 760 нм 2. Менше 390 нм 3. Від 390 до 760 нм 4. Сонячні промені з довжиною хвилі понад 1500 нм 5. Правильної відповіді немає

45. Яка температура вважається оптимальною для більшості польових рослин ? 1. Від $+15$ до $+20^\circ\text{C}$ 2. $24-25^\circ\text{C}$ 3. Від 26 до 30°C 4. Від 30 до 35°C 5. Правильної відповіді немає

46. Дайте визначення інтенсивності фотосинтезу 1. Кількість CO_2 яка поглинається одиницею листової поверхні в одиницю часу 2. Кількість сухих речовин, що синтезуються одиницею листової поверхні за одиницю часу. 3. Кількість води, що поглинається кореневою системою рослин для синтезу 1 г сухих речовин в процесі фотосинтезу 4. Кількість кисню, що поглинається одиницею листової поверхні в одиницю часу 5. Правильної відповіді немає

47. Дайте визначення квантовим витратам фотосинтезу 1. Кількість молекул CO_2 , що перетворюється внаслідок поглинання 1

кванту світла 2. Показує скільки квантів світла повинно бути засвоєно рослиною для перетворення 1 молекули CO_2 3. Кількість молекул CO_2 , що засвоюється одиницею листової поверхні в одиницю часу 4. Кількість сухої речовини, що синтезується одиницею листової поверхні в одиницю часу 5. Правильної відповіді немає

48. Який із етапів є останнім в процесі фотосинтезу? 1. Приєднання до ФГК водню і відновлення її до ФГА, який полімеризується до гексози 2. Фотоліз води 3. Поглинання пігментами листків сонячного світла та перетворення АДФ в АТФ 4. Поглинання і переніс вуглекислого газу на рибулозобіфосфат та синтез двох молекул ФГК 5. Правильної відповіді немає

49. Який із етапів відноситься до темної фази процесу фотосинтезу? 1. Фотоліз води 2. Поглинання пігментами листків сонячного світла та перетворення АДФ в АТФ 3. Поглинання і переніс вуглекислого газу на рибулозобіфосфат та синтез двох молекул ФГК 4. Правильної відповіді немає

50. До групи флавоноїдних пігментів у рослин належить 1. Бактеріохлорофіл 2. Каротин 3. Фікоерітрин 4. Фікоціан 5. Кверцетин 6. Анігенін

51. Дайте визначення продуктивності фотосинтезу 1. Кількість CO_2 яка поглинається одиницею листової поверхні в одиницю часу 2. Кількість сухих речовин, що синтезуються одиницею листової поверхні за одиницю часу. 3. Кількість води, що поглинається кореневою системою рослин для синтезу 1 г сухих речовин в процесі фотосинтезу 4. Кількість кисню, що поглинається одиницею листової поверхні в одиницю часу 5. Правильної відповіді немає

52. Що розуміють під світловим насиченням процесу фотосинтезу ? 1. Це стан, коли інтенсивність фотосинтезу зростає прямо пропорційно підвищенню інтенсивності освітлення рослин 2. Це стан, коли інтенсивність фотосинтезу знижується прямо пропорційно підвищенню інтенсивності освітлення рослин 3. Це стан, коли інтенсивність фотосинтезу не змінюється з підвищенням інтенсивності освітлення рослин 4. Це стан, коли відбувається зниження інтенсивності фотосинтезу внаслідок підвищення інтенсивності освітлення рослин 5. Правильної відповіді немає

53. Яка мінімальна інтенсивність освітлення достатня для процесу фотосинтезу ? 1. Інтенсивність світла свічки 2. Інтенсивність освітлення 75000 ерг/м^2 3. Інтенсивність освітлення 100000 ерг/м^2 4. Інтенсивність освітлення 150000 ерг/м^2 5. Правильної відповіді немає

54. Яка кількість сухих речовин рослин створюється в процесі фотосинтезу ? 1. 10 % 2. 30 % 3. 50 % 4. 75 % 5. 95 %

55. Який із елементів входить до складу молекули хлорофілу ? 1. Залізо 2. Магній 3. Фосфор 4. Мідь 5. Правильної відповіді немає

56. Яка із речовин, що синтезується в процесі фотосинтезу, є вихідною сполукою для синтезу сахарози та інших вуглеводів? 1. Глюкоза 2. Малоніоза 3. Фруктоза 4. Фруктоза 1,6 біфосфат 5. Правильної відповіді немає

57. Акцептор CO_2 рибулозо 1,5 біфосфат синтезується 1. В циклі Кребса 2. В циклі Кальвіна 3. В пентозофосфатному циклі 4. В циклі Кребса та пентозофосфатному циклі 5. Правильної відповіді немає

58. Чи різняться світлолюбіві та тіневитривалі рослини за вмістом хлорофілів та каротиноїдів ? 1. Принципових відмін не існує 2. Світлолюбиві рослини мають децю менший вміст хлорофілу та більш високий вміст каротиноїдів порівняно із тіневитривалими 3. Світлолюбиві рослини мають децю більший вміст хлорофілу та менший вміст каротиноїдів порівняно із тіневитривалими 4. Різниця у вмісті хлорофілів та каротиноїдів у світлолюбивих та тіневитривалих рослин виявляється лише в умовах посухи 5. Правильної відповіді немає

59. За якої інтенсивності освітлення настає компенсаційна точки у світлолюбивих рослин ? 1. Близько 1 % від повного освітлення 2. Близько 3 – 5 % від повного сонячного освітлення 3. Близько 7– 8 % від повного сонячного освітлення 4. Близько 10 – 12% від повного сонячного освітлення 5. Правильної відповіді немає

60. Чи різняться світлолюбіві та тіневитривалі рослини за характером світлових кривих? 1. У світлолюбих рослин відмічається повільніше зростання інтенсивності фотосинтезу з підвищенням інтенсивності освітлення 2. У світлолюбих рослин відмічається різке зростання інтенсивності фотосинтезу з підвищенням інтенсивності освітлення 3. У тіневитривалих рослин відмічається повільніше зростання інтенсивності фотосинтезу з підвищенням інтенсивності освітлення 4. Принципова різниця між

світлолюбивими та тіньовитривалими рослинами за характером світлових кривих відсутня 5. Правильної відповіді немає

61. Для більшості рослин польових культур мінімальною температурою для протікання процесу фотосинтезу є 1. 20°C 2. 25°C 3. 30°C 4. 40°C 5. Правильної відповіді немає

62. За якої нижньої межі температури оточуючого середовища можливе протікання процесу фотосинтезу у рослин помірних широт 1. Мінус 5°C 2. Близько 0°C 3. Близько 5°C 4. Близько 7°C 5. Правильної відповіді немає

62. Які промені забезпечують найбільш високу інтенсивність процесу фотосинтезу? 1. Зелені 2. Жовті 3. Оранжеві 4. Червоні 5. Правильної відповіді немає

63. Які рослини мають вищу інтенсивність фотосинтезу при високих температурах повітря? 1. Рослини C_3 2. Рослини C_4 3. Відсутні відміни між рослинами C_4 та C_3 4. Рослини C_3 фотосинтезують інтенсивніше при високих температурах лише за доброго їх вологозабезпечення 5. Правильної відповіді немає

64. Максимальна інтенсивність фотосинтезу у більшості польових рослин досягається за водного дефіциту на рівні 1. 2 – 3 % 2. 5 – 10 % 3. 20 % 4. 30 % 5. Правильної відповіді немає

65. Закриття продихів у більшості рослин польових культур відбувається за виникнення водного дефіциту 1. 2 – 3 % 2. 5 – 10 % 3. 20 % 4. 30 % 5. Правильної відповіді немає

66. Повна зупинка процесу фотосинтезу у рослин відмічається при зневодненні рослин понад 1. 30% 2. 40% 3. 50% 4. 60% 5. 70%

67. Мінімальна концентрація карбонового газу у повітрі за якої можливе протікання процесу фотосинтезу у рослин C_3 ? 1. 0,5 % 2. 0,05 % 3. 0,005 % 4. 0,0005 % 5. Правильної відповіді немає

68. Насичення процесу фотосинтезу спостерігається за вмісту карбонового газу у повітря на рівні 1. 0,01 – 0,02 % 2. 0,2 - 0,3 % 3. 0,5 – 0,6 % 4. 0,8 – 0,9 % 5. Правильної відповіді немає

69. Які ґрунти виділяють найбільшу кількість CO_2 у повітря ? 1. Піщані 2. Суглинкові 3. Чорноземні 4. Піщані та Суглинкові 5. Правильної відповіді немає

70. Який характер відтоку продуктів фотосинтезу у рослин C_4 ? 1. Повільний 2. Швидкий 3. Рослини C_4 та C_3 характеризуються однаковими темпами відтоку продуктів фотосинтезу 4. Характер

відтоку продуктів фотосинтезу залежить від рівня вологозабезпечення рослин 5.Правильної відповіді немає

РОЗДІЛ V. ДИХАННЯ РОСЛИН

5.1. Значення процесу дихання для життя рослин

У рослин поряд із процесами синтезу органічних сполук відбуваються біохімічні реакції в яких останні розкладаються до простих мінеральних речовин і виділяється енергія. Вони пов'язані із поглинанням тканинами рослин кисню повітря і виділенням карбонового газу. Тобто газообмін між клітинами рослин і зовнішнім середовищем прямопротилежний газообміну при фотосинтезі. Сукупність процесів перетворення органічних речовин, що протікають за участю вільного кисню і при яких виділяється енергія називається диханням рослин.

Дихання це біологічне окислення органічних сполук із поглинанням кисню і виділенням CO_2 . Дихання є обов'язковою умовою життя рослин. Воно забезпечує не лише їх енергією, а й цілим комплексом життєво необхідних сполук.

Головними субстратами дихання є вуглеводи. Проте рослини здатні окислювати також жири, білки та інші органічні речовини. Процес дихання відбувається в мітохондріях клітин.

Значення процесу дихання полягає в наступному:

- Обов'язкова умова життя рослин;
- Забезпечує обмін енергії та речовин, що лежать в основі життєвих процесів кожної рослини;
- Основне джерело енергії для рослин;
- Джерело сполук для синтезу інших органічних речовин (карбонові кислоти необхідні для синтезу амінокислот);
- Забезпечує зв'язок вуглеводного та азотного обмінів у рослинах.

Процес біологічного окислення органічних речовин у клітинах рослин має свої особливості:

1. Енергетичний ефект фізіологічного окислення органічних речовин дорівнює тепловому ефекту при спаленні цих речовин;
2. При біологічному окисленні загальний енергетичний ефект не залежить від проміжних етапів, які існують в ньому;

3. Дихання спрямоване на зменшення енергоємності системи;
4. В процесі біологічного дихання відбувається зменшення маси рослин або ж їх органів, що обов'язково слід враховувати при зберіганні сільськогосподарської продукції.

Враховуючи те, що вуглеводи виступають головними субстратами процесу дихання його можна виразити наступним рівнянням:



Процес біологічного окислення є поетапним, але згідно законів термодинаміки загальна кількість енергії в будь-якому процесі, при якому виділяється енергія, не змінюється від кількості проміжних етапів та їх енергетичного рівня. Результати досліджень показують, що при окисленні білків і жирів виділяється значно більше енергії ніж вуглеводів. Так, при окисленні 1 г вуглеводів виділяється 17 кДж, а 1 г жирів – 39 кДж енергії.

Процес дихання у рослин впливає не лише на накопичення сухих речовин, а й може приводити до зменшення їх ваги у зв'язку з витратою гексоз, виділенням CO_2 , H_2O та енергії. За певних умов зменшення ваги рослин може досягати значних розмірів. Згідно результатів досліджень маса зерна пшениці може зменшуватися на 57 %, а гороху – 52 %.

5.2. Ферментні системи дихання

Сучасні уявлення про біохімічні реакції при диханні рослин є подальшим розвитком ідей видатних біохіміків В.І.Паладіна, А.Н.Баха та С.П.Костичева. Суть біологічного окислення органічних речовин полягає у відщепленні від субстрату дихання гідрогену та переносу його на молекулярний кисень. Внаслідок таких переміщень утворюється карбоновий газ та вода. В цьому процесі задіяні ферменти, які активують гідроген субстрату та молекулярний кисень повітря, який надходить до клітин через продихи.

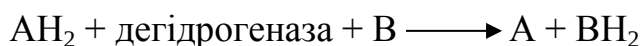
Згідно перекисної теорії активації молекулярного кисню, ненасичені органічні сполуки при взаємодії з киснем повітря сприяють розриву одного зв'язку в його молекулі, внаслідок чого він стає активованим.

$O = O$
Молекулярний кисень

$- O - O -$
Активований кисень

Активований кисень при взаємодії з окислюваною сполукою утворює перекис, за рахунок якої можуть окислюватися інші речовини. При біологічному окисленні поряд з активацією кисню відбувається також активація молекул субстрату. Тому всі ферменти що приймають участь у біохімічних реакціях в процесі дихання рослин класифікують на три групи.

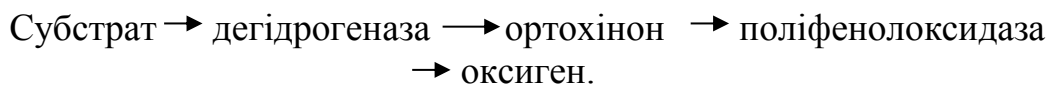
Ферменти – дегідрогенази. Їх головна роль полягає в активації гідрогену субстрата і передачі його на акцептор. В цілому схему дії дегідрогеназ можна виразити наступним рівнянням:



За характером дії дегідрогенази ділять на аеробні і анаеробні. Перші здатні активувати гідроген субстрату і переносити його безпосередньо на молекулярний кисень повітря, другі – на проміжний акцептор, яким може бути аеробна дегідрогеназа або ж оксидаза. Всі дегідрогенази є двокомпонентними ферментами і при цьому їх активність та специфічність дії визначається природою білкового носія. За характером простетичних груп всі дегідрогенази ділять на піридинові та аллоксазинові.

Серед рослин поширені наступні дегідрогенази: глутамікодегідрогеназа (дегідрогеназа глутамінової кислоти – зустрічається в колеоптилі вівса, зародках ячменю та жита, проростках гороху, м'яких тканинах плодів); лактинодегідрогеназа (дегідрогеназа молочної кислоти – соя, квасоля, яблука); малікодегідрогеназа (дегідрогеназа яблочної кислоти – пшениця, ячмінь, овес, бобові, яблука); фумараза (дегідрогеназа фумарової кислоти – пшениця, жито, бобові, ячмінь).

Ферменти оксидази. Вони активують кисень повітря та діють на кінцевому етапі біологічного окислення. До них належать ферменти, що містять мідь (поліфенолоксидази) і залізо (цитохромоксидази) та цитохромна система рослин. Активність поліфенолоксидаз прямопропорційна вмісту міді. Участь їх в процесі дихання виражається наступною схемою:



Поліфенолоксидази вважаються досить специфічними по відношенню до субстрату.

Група цитохромів включає цитохром *a*, цитохром *b*, цитохром *c* і цитохром *d*. Залізо в цитохромах може переходити із двовалентного стану в трьохвалентне і навпаки, в чому і полягає його каталітична роль.

У рослин, крім дегідрогеназ та оксидаз існує багаточисельна група проміжних ферментів, які за своєю хімічною природою відносяться до флавінів. Це двокомпонентні ферменти в яких білок з'єднаний з розчинним коферментом похідним вітаміну В₂. Найбільш поширеними є флавінмононуклеотид і флавінаденіндинуклеотид.

Флавінмононуклеотид пов'язаний із так званим ферментом Варбурга. Цей фермент є коферментом цитохромредуктази – дуже активної дегідрогенази. Флавінаденіндинуклеотид є коферментом оксидази альфа-амінокислот та глюкозооксидази. Оксидаза альфа-амінокислот здійснює окислювальне дезамінування амінокислот. Вона широко розповсюджена у рослинному світі. Глюкозооксидаза окислює глюкозу з утворенням глюконової кислоти.

5.3. Типи дихання у рослин

Дихання відбувається у мітохондріях клітин і є складним окисно-відновним процесом. Його суть полягає у перетворенні хімічної природи органічних сполук і використанні заключеної в них енергії.

Процес дихання включає в себе два етапи: початковий етап – гліколіз, впродовж якого субстрат розкладається до простих продуктів типу піровиноградної кислоти; на другому етапі відбувається перетворення піровиноградної кислоти і залежно від умов зовнішнього середовища може проходити двома шляхами: аеробним (за умови забезпечення О₂ до кінцевих продуктів СО₂ і Н₂О або ж анаеробним(в умовах дефіциту О₂) по типу бродіння.

Вищенаведена схема дихання рослин вперше була розроблена С.П.Костичевим і отримала назву генетичного зв'язку дихання та бродіння. В її основі лежить положення про те, що дві фізіологічні функції дихання і бродіння не розділені, а безпосередньо

взаємопов'язані між собою. Початкова фаза перетворення вуглеводів – анаеробний розпад молекули глюкози є однаковим як для бродіння, так і для аеробного дихання. Шляхи цих процесів розходяться пізніше, коли в клітинах синтезується піровиноградна кислота.

Загальну схему дихання рослин можна представити наступним чином:

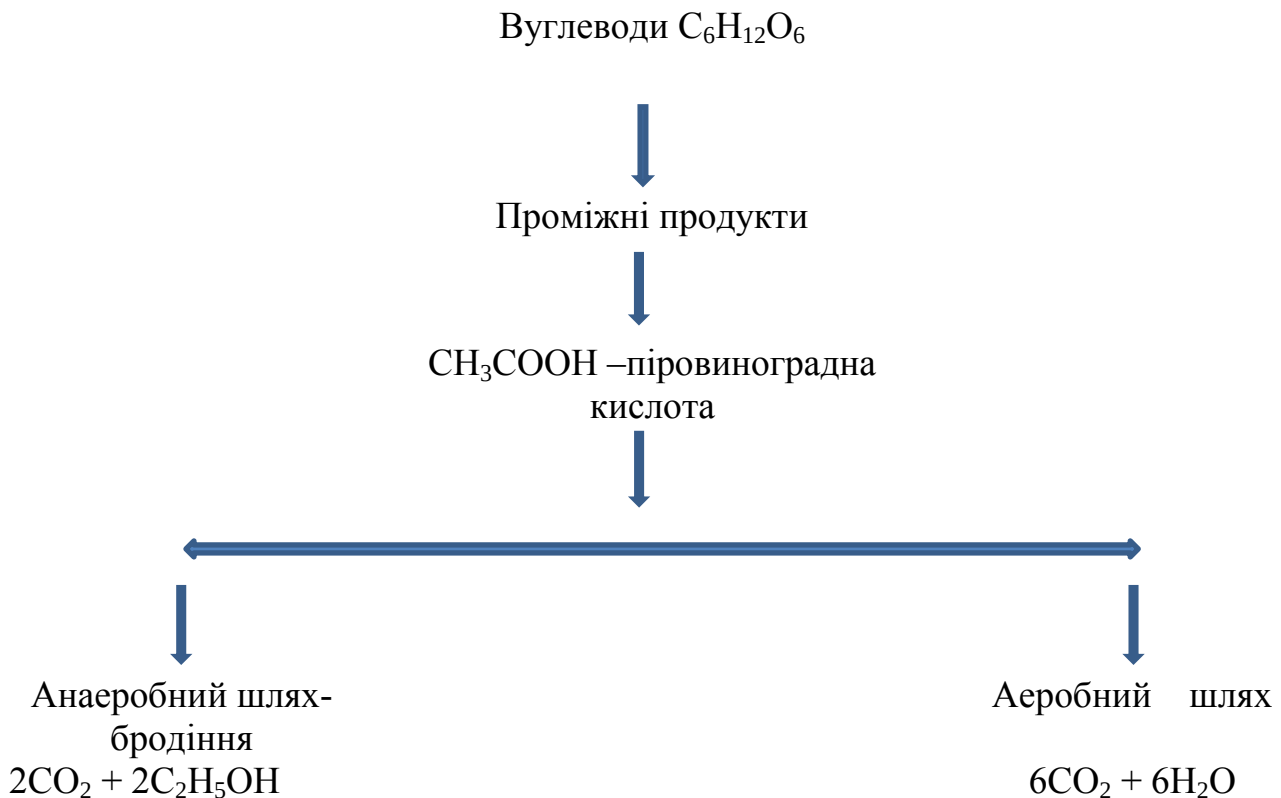


Рис.5.1. Принципова схема взаємозв'язку дихання та бродіння у рослин

В процесі дихання розрізняють два етапи. Перший етап відбувається в анаеробних умовах. Це гліколіз, який є спільним для аеробного та анаеробного дихання рослин. Його ще називають шлях ЕМП на честь вчених, які вперше дослідили послідовність перетворень глюкози до піровиноградної кислоти (Ембден-Мейєргоф-Парнас).

Послідовність біохімічних перетворень глюкози у процесі гліколізу наступна: глюкоза приєднує молекули АТФ з утворенням фруктозо 1,6 біфосфат, яка у свою чергу перетворюється в фосфодіоксіацетон та 3 фосфогліцериновий альдегід. Фосфодіоксіацетон повністю перетворюється також в фосфогліцериновий альдегід. Він окислюється дегідрогенгазою з

утворенням 1,3 біфосфогліцеринової кислоти, яка перетворюється в 3 фосфогліцеринову кислоту, а потім в 2 фосфогліцеринову кислоту. Під дією ферменту енолази 2 фосфогліцеринова кислота змінюється в фосфоенолпіровиноградну кислоту з послідуочим утворенням кінцевої сполуки піровиноградної кислоти.

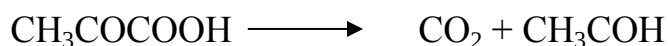
Добре відомо, що зелені рослини не перестають виділяти карбоновий газ в оточуюче середовище навіть в умовах гострого дефіциту кисню. Вперше такий тип дихання був вивчений Л.Пастером. За умов дефіциту кисню в оточуючому середовищі дихання рослин відбувається по типу бродіння. Дихання рослин за рахунок зв'язаного кисню ще називають інтрамолекулярним диханням. Воно проходить згідно наступного рівняння:



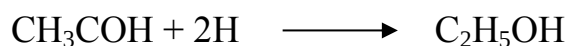
Життя зелених рослин при такому диханні довго продовжуватися не може. Причинами загибелі рослин можуть бути як надто низький енергетичний вихід, так і їх токсикація сполуками, що виникають при цьому.

В рослинах може протікати декілька різновидів анаеробного дихання. Їх тип визначається кінцевими акцепторами гідрогену. Слід відзначити, що при аеробному диханні таким акцептором виступає кисень повітря, а при інтрамолекулярному інші сполуки, що виникають під час бродіння.

При спиртовому бродінні кінцевими сполуками є етиловий спирт і CO_2 . Спочатку піровиноградна кислота відщеплює вуглекислоту і внаслідок такої реакції виникає оцтовий альдегід.



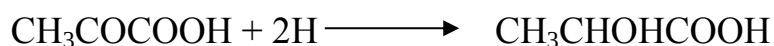
Оцтовий альдегід в свою чергу відновлюється гідрогеном субстрату в результаті чого синтезується етиловий спирт.



Спиртове бродіння використовують у виробництві хліба, спирту, вина, пива та інших продуктів. Дріджі це типові представники, що здійснюють процес спиртового бродіння.

Моносахариди і зокрема глюкоза та фруктоза найбільш легко піддаються спиртовому бродінню. Дисахариди (мальтоза та сахароза) можуть окислюватися по типу спиртового бродіння лише після гідролізу до моносахаридів. Пентози взагалі не можуть окислюватися по типу спиртового бродіння.

При молочнокислому бродінні піровиноградна кислота відновлюється до молочної кислоти :



Молочнокислі бактерії це типові представники, що здійснюють цей процес. Його використовують при виробництві хлібних заквасок, силосу для годівлі тварин, кефіру та кумису. Окремі види рослин здійснюють процес анаеробного дихання по типу молочнокислого бродіння, зокрема клубені картоплі.

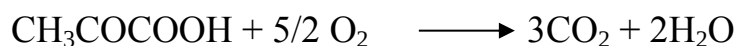
У разі маслянокислого бродіння вуглеводи розкладаються до масляної кислоти у відповідності із рівнянням:



Маслянокисле бродіння лежить в основі вимочування конопель та льону.

При аеробному диханні, яке властиве всім організмам в тому числі і зеленим рослинам піровиноградна кислота повністю окислюється до простих мінеральних малоенергомістких речовин води та карбонового газу. Це відбувається в циклі специфічних біохімічних реакцій, послідовність яких вперше була встановлена американським вченим Г.Кребсом, а тому отримала назву циклу Кребса або циклу трикарбонових кислот. Цикл Кребса має наступну послідовність перетворення кислот : піровиноградна кислота; оцтова кислота+ щавлевооцтова кислота; лимонна кислота; ізолимонна кислота; щавелевоянтарна кислота; кетоглютарова кислота; янтарна кислота; фумарова кислота; яблучна кислота; щавлевооцтова кислота. Остання кислота взаємодіє з оцтовою кислотою і розпочинається новий цикл.

З кожним повним циклом одна молекула піровиноградної кислоти окислюється до трьох молекул CO_2 і двох H_2O і поглинається при цьому 5 атомів кисню :

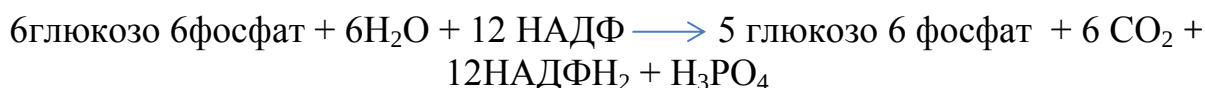


Але враховуючи те, що із однієї молекули глюкози виникають дві молекули CH_3COCOON то при їх повному окисленні виділяється шість молекул CO_2 і чотири молекули H_2O та дві молекули води, як відомо, виникають на анаеробному етапі.

5.4. Пентозофосфатний цикл

У вищих зелених рослин поряд з окисненням вуглеводів у циклі Кребса відбувається і так званий пентозофосфатний цикл. Це пряме окиснення глюкози без попереднього гліколізу. Суть його полягає в тому, що із шести молекул гексоз, які входять в цикл, п'ять молекул регенерується а одна окислюється звичайним шляхом до кінцевих продуктів води і вуглекислоти.

Загальне схематичне рівняння аеробного окиснення глюкози в пентозофосфатному циклі має наступний вигляд:



Пентозофосфатний цикл є головним джерелом у клітинах пентоз, які використовуються для синтезу нуклеїнових кислот. В даному циклі синтезується також рибулоза – акцептор CO_2 в процесі фотосинтезу.

Енергетичний вихід пентозофосфатного циклу такий самий як і циклу Кребса, проте в клітинах ще додатково синтезуються 5 молекул гексозофосфат.

Пентозофосфатний цикл характерний для листків пшениці, цукрових буряків, квасолі, гороху та інших сільськогосподарських рослин.

5.5. Енергетика дихання

Дихання це основний процес у рослин, який дозволяє їм використовувати накопичену ними сонячну енергію в продуктах фотосинтезу для здійснення своїх внутрішніх біолого-фізіологічних процесів. Порівнюючи вихід енергії при аеробному і анаеробному

(бродинні) диханні потрібно відзначити, що в останньому він значно менший, а тому бродіння є менш вигідним для рослин.

Аеробне дихання :

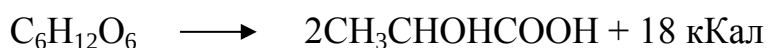


Бродіння :

Спиртове –



Молочнокисле –



Маслянокисле –



Як видно із наведених рівнянь субстрат при аеробному диханні витрачається більш економно і для отримання такої ж кількості енергії як і при анаеробному необхідно задіяти значно менше субстрату.

У разі повного окислення однієї молекули піровиноградної кислоти у клітині синтезується 15 молекул АТФ, а так як із однієї гексози виникає дві молекули піровиноградної кислоти, то в цілому утворюється 30 молекул АТФ. З урахуванням анаеробної фази (гліколізу) у клітинах з однієї молекули глюкози синтезується 38 молекул АТФ в яких накопичується 1596 кДж енергії. Решта енергії $2867 - 1596 = 1271$ кДж виділяється клітинами у вигляді тепла. Ця енергія забезпечує певну швидкість біохімічних реакцій та сприяє транспірації рослин.

Хімічна енергія, що накопичена в АТФ та НАДФН₂ використовується клітинами для синтетичних процесів, росту і

розвитку, поглинання мінеральних і органічних речовин та інших фізіологічних процесів.

6.6. Дихальний коефіцієнт

Відповідно до сумарного рівняння процесу дихання, у випадку, коли в якості дихального субстрату виступають вуглеводи, об'єми кисню, що поглинаються в процесі дихання та карбонового газу, що виділяється в оточуюче середовища є рівними. Але така відповідність об'ємів газообміну в рослин спостерігається не завжди. Для порівняння об'ємів кисню та карбонового газу використовують дихальний коефіцієнт. Це відношення об'єму CO_2 , що виділяється в процесі дихання до об'єму O_2 , що поглинається клітинами.

$$\text{ДК} = V \text{CO}_2 / V\text{O}_2 \quad (5.1)$$

Зміна показників дихального коефіцієнту відбувається під впливом субстрату задіяного в процесі дихання та характеру самого дихання. Дослідженнями встановлено, що у разі окислення вуглеводів дихальний коефіцієнт дорівнює одиниці, тобто газообмін є еквівалентним. Взагалі дихальний коефіцієнт буде становити 1,0 за наступних умов: дихальний субстрат за ступенем відновленості відповідає рівню відновленості вуглеводів; процес біологічного окислення протікає до кінцевих продуктів H_2O та CO_2 ; клітини добре забезпечені киснем.

За певних умов об'єм CO_2 є більшим ніж обсяг поглинутого кисню і тоді дихальний коефіцієнт більший за 1,0. Це спостерігається у випадках коли аеробне дихання одночасно протікає із анаеробним. За останнього типу дихання рослини не поглинають із оточуючого середовища кисень і водночас виділяють карбоновий газ. За таких умов об'єм виділеного карбонового газу є більшим за об'єм поглинутого кисню і відповідно дихальний коефіцієнт перевищує одиницю. Подібна величина дихального коефіцієнту відмічається також тоді, коли окислюються органічні кислоти.

Якщо окислюються білки то величина дихального коефіцієнту знижується до 0,7 – 0,8. Більш значне зниження дихального коефіцієнту до 0,3 – 0,4 спостерігається у разі окислення жирів, а точніше жирних кислот. Взагалі перед біологічним окисленням всі

субстрати попередньо гідролізуються. Так, полісахариди гідролізуються до моносахаридів, білки – до амінокислот, а жири – гліцерину та жирних кислот.

Величину дихального коефіцієнту можна визначити двома способами. Перший – експериментальний, коли обліковують об'єми газообміну CO_2 та O_2 в процесі дихання. Така інформація може бути цінною при зберіганні рослинницької продукції. Розрахунковий спосіб передбачає складання хімічного рівняння про взаємодію тієї чи іншої органічної сполуки з киснем з утворенням води та карбонового газу і на його основі здійснюють розрахунок дихального коефіцієнту.

5.7. Умови зовнішнього середовища та інтенсивність дихання

Інтенсивність дихання визначають шляхом урахування кисню, що поглинається або ж карбонового газу, що виділяється клітинами впродовж дихання. Тому інтенсивність дихання може бути виражена як кількість O_2 чи CO_2 віднесена до одиниці ваги рослини в цілому чи органу або ж площі листової поверхні в одиницю часу, наприклад мг/г/год чи $\text{мг/м}^2/\text{год}$. На інтенсивність дихання впливають температура, вміст води в клітинах, світло, аерація та інші фактори.

Відомо, що у всіх рослин інтенсивність дихання змінюється залежно від фаз росту та розвитку. Перед цвітінням інтенсивність дихання різко зростає. У молодих органів рослин інтенсивність дихання є вищою порівняно із старіючими органами. Зовнішні тканини дихають інтенсивніше ніж внутрішні. Тіньовитривалі рослини характеризуються меншою інтенсивністю дихання порівняно із світлолюбивими. У рослин північних широт інтенсивність дихання також є вищою ніж у рослин південних. Високогірні рослини мають вищу інтенсивність фотосинтезу порівняно з рослинами рівнин.

Дихання належить до складних фізіолого-біологічних процесів, що включає в себе велику кількість послідовних, взаємопов'язаних біохімічних реакцій. Всі вони протікають за участі ферментів. Для всіх них можливе застосування правила Вант-Гоффа згідно якого швидкість хімічних реакцій зростає у 2 - 2,5 рази з підвищенням температури оточуючого середовища на кожні 10°C . Але результати досліджень свідчать, що така закономірність характерна в діапазоні температурного режиму від 0°C до 35°C . Подальше підвищення

температури повітря підвищує інтенсивність дихання, але темпи такого зростання є значно меншими. Починаючи з температури 40⁰С і до 50⁰С дихання у рослин повністю припиняється залежно від виду рослин.

Нижня межа температури повітря за якої можливе дихання у рослин лежить близько мінус 10⁰С. Але в окремих вічнозелених рослин процес дихання може відбуватися навіть за температури оточуючого середовища на рівні мінус 25⁰С.

У всіх видів польових рослин крива залежності інтенсивності дихання від температури має свій мінімум, оптимум та максимум температурного режиму. При цьому слід пам'ятати, що різні органи однієї і тієї ж рослини характеризуються різною інтенсивністю дихання за того чи іншого температурного режиму.

Особливо великий вплив на інтенсивність дихання рослин чинить вода. Але вплив водного фактору виявляється є різним для рослин, що вегетують та органів, які перебувають у стані спокою. При цьому вплив вологозабезпечення істотно модифікується умовами температурного режиму.

В період активного росту польових рослин інтенсивність дихання зростає зі зниженням вмісту доступної вологи у ґрунті. Така залежність простежується у всіх польових рослин. Тому покращення умов по вологозабезпеченню сприяє підвищенню врожайності посівів польових культур не лише внаслідок збільшення інтенсивності фотосинтезу, а й зменшення витрат рослинами на процес дихання. Є результати досліджень, які стверджують, що інтенсивність дихання рослин в умовах недостатнього вологозабезпечення може збільшуватися майже у два рази. Більш того, у денні години, коли температура повітря сягає понад 30⁰С, що сприяє зневодненню рослин вони переходять на анаеробне дихання з інтенсивним виділенням СО₂ в оточуюче середовище. Це переконливе свідчення пригнічення фотосинтетичної діяльності рослин та інтенсифікації дихання.

У насіння, яке зберігається підвищення його вологості підвищує інтенсивність дихання і навпаки зменшення вологості пригнічує інтенсивність дихання. Процес дозрівання насіння польових культур, як відомо, в першу чергу супроводжується зневодненням клітин. Це відображається у зниженні інтенсивності його дихання. Так, із

середини молочної до воскової стиглості зерна пшениці ярої інтенсивність його дихання зменшується більше ніж у 300 разів.

Результати досліджень показують, що підвищення вологості насіння пшениці з 18 до 25% збільшує інтенсивність виділення CO_2 більше ніж у 10 раз. Тому при зберіганні насіння польових культур необхідно дотримуватися науково-обґрунтованих верхніх меж вологості насіння. Для злакових зернових культур вологість насіння на рівні 14 та нижче відсотків забезпечує тривале його зберігання без втрати ним господарських та посівних властивостей.

Поглинання елементів живлення коренями рослин та інтенсивність дихання є тісно взаємопов'язаними процесами. Обмінні катіони H^+ та HCO_3^- , які використовуються кореневою системою рослин в процесі поглинання мінеральних іонів із ґрунтового розчину синтезуються завдяки диханню. Тому для доброго забезпечення рослин елементами живлення у них повинно підтримуватися певний рівень інтенсивності дихання. Вчені стверджують, що засвоєння елементів живлення активує процес дихання у рослин.

Добре відомо, що дефіцит того чи іншого елемента живлення збільшує інтенсивність дихання. Зокрема доведено, що дефіцит калію у ґрунті інтенсифікує процес дихання рослин. Навіть різні форми азотного живлення можуть змінювати інтенсивність дихання рослин. При нітратному живленні не лише зменшується інтенсивність дихання рослин, а й синтезується у рослинах більше органічних кислот порівняно з поглинанням амонійної форми азоту. Використання мінеральних добрив, які містять у своєму складі амонійну форму азоту сприяє накопиченню у рослин більш відновлених речовин таких як каучук чи ефірні олії.

Дефіцит окремих елементів мінерального живлення може негативно впливати на активність ферментів задіяних у диханні та структуру мітохондрій. Для синтезу дегідрогеназ рослинам потрібні не лише азот, фосфор та сірка, а й такі мікроелементи як мідь, молібден та марганець.

Наявність в оточуючому середовищі кисню є однією із головних умов аеробного дихання рослин. Кисень виступає кінцевим акцептором електронів в процесі дихання. Зменшення вмісту кисню у повітрі з 21 до 9 % не викликає істотних змін в інтенсивності дихання польових рослин. Нижні межі вмісту кисню у повітрі при яких рослини переходять на анаеробне дихання є видоспецифічними.

Зменшення інтенсивності дихання у рослин моркви спостерігається за вмісту кисню в повітрі на рівні 7%, проростків пшениці – 12,6%. Взагалі у більшості рослин анаеробний тип дихання відмічається при концентрації кисню в оточуючому середовищі на рівні 1 – 2 %.

У сільськогосподарському виробництві дефіцит кисню можливий лише для кореневих систем рослин. Він може проявлятися у місцях застою води або ж при порушенні структури ґрунтів. Добре структуровані ґрунти містять від 7 до 12 % кисню в повітрі тоді як порушення їх структури підвищує їх щільність, що одночасно веде до зниження вмісту кисню. Тому в окремих випадках вміст кисню у ґрунтовому повітрі може опускатися до 2 %.

Із сільськогосподарських культур до дефіциту кисню найбільш адаптованими є рослини рису. Вони здатні тривалий час рости та розвиватися в умовах затоплення і це є головною умовою їх доброго розвитку та формування врожаю. Завдяки наявності спеціалізованої тканини – аеренхіми клітини кореневої системи рослин рису добре забезпечені киснем. Крім того є результати досліджень про те, що водні рослини в анаеробних умовах накопичують не етиловий спирт, а менш токсичні яблучну та молочну кислоти. Вони виділяються в оточуюче середовище або ж транспортуються в надземні органи і там знешкоджуються. Відомо також, що окремі види рослин в анаеробних умовах здійснюють так зване нітратне дихання використовуючи при цьому кисень нітратів.

Таким чином можна вважати, що в процесі еволюції у рослин виникли різні механізми їх адаптації до дефіциту кисню в оточуючому середовищі як завдяки зміні біохімічної природи обміну речовин, так і утворенням спеціалізованих морфологічних структур.

Підвищення вмісту кисню у повітрі посилює інтенсивність дихання рослин. Добре забезпечення листків рослин киснем збільшує частку пентозофосфатного перетворення глюкози. Разом з тим вченими доведено, що в оточенні чистого кисню інтенсивність дихання у рослин знижується, а за тривалого перебування в такому середовищі рослини навіть гинуть.

Карбоновий газ це кінцевий продукт дихання. Тому збільшення його концентрації в оточуючому середовищі зменшує інтенсивність дихання у рослин. Ця властивість широко використовується при зберіганні сільськогосподарської продукції. Підвищений вміст CO_2 в оточуючому середовищі забезпечує не лише тривале її зберігання та

зменшення втрат, а й попереджає втрату господарських якостей та смакових властивостей.

Рослини польових культур здатні дихати навіть в умовах освітлення. Про це переконливо свідчить існування компенсаційної точки. Це стан рослин коли інтенсивність фотосинтезу та дихання зрівноважуються. Вплив світла на протікання дихання у рослин модифікується численною низкою факторів біологічного та природного походження.

Сьогодні відомо, що велика кількість зелених рослин в тому числі і польових культур здійснюють біологічне окислення органічних одночасно зі своєю фотосинтетичною діяльністю тобто дихають і фотосинтезують в умовах освітлення. Таке явище характерне для рослин C_3 . З підвищенням інтенсивності їх освітлення збільшується кількість карбонового газу, що виділяється ними в оточуюче середовище. Цей процес носить назву фотодихання у рослин. Воно відбувається за рахунок НАДФН₂, яка утворилася в процесі фотосинтетичного фосфорилування. У рослин C_3 велика частина відновлювальної сили, яка синтезувалася в процесі фотосинтезу, може витратитися на фотодихання. За певних умов на фотодихання може витратитися до 50% всієї кількості НАДФН₂, яка утворилася в процесі фотосинтезу. Тому зрозумілим є активний пошук вченими шляхів, які б дозволили зменшити інтенсивність фотодихання у рослин C_3 в умовах інтенсивного освітлення. Це дозволить істотно підвищити продуктивність посівів таких польових культур.

5.8. Взаємозв'язок між процесами фотосинтезу та дихання у рослин

Процеси дихання та фотосинтезу у рослин, не дивлячись на прямопротилежні газообміни, взаємопов'язані між собою і забезпечують обмін енергії у рослинах. Енергія, яка накопичилася в продуктах фотосинтезу використовується рослинами лише після їх біологічного окислення в процесі дихання. Проте на сьогоднішній день окремі вчені висловлюють думки про те, що фотосинтез може виступати безпосереднім постачальним енергомістких речовин для ростових процесів рослин.

Між фотосинтезом та диханням є як принципові відміни так і багато спільного. Відміни проявляються в наступному:

1. Фотосинтез та дихання характеризуються прямопротилежними газобмінами рослин з оточуючим середовищем;

2. CO_2 і H_2O в процесі фотосинтезу є вихідними сполуками, а в процесі дихання - кінцевими;

3. Фотосинтез збільшує енергомісткість системи, тоді як дихання навпаки зменшує.

Спільним для фотосинтезу та дихання є:

1. Фотосинтез та дихання одночасно протікають у рослинах на світлі;

2. Ключовим пунктом, що зв'язує фотосинтетичний цикл Кальвіна та цикл Кребса є фосфогліцерінова кислота. При інтенсивному її відновленні відбувається перетворення карбону по циклу Кальвіна, а при дефосфорилюванні з утворенням піровиноградної кислоти – перетворення по циклу Кребса;

3. Спільними є ряд енергомістких речовин: АТФ, НАДФН₂, Кофермент А та інш.;

4. Вода як першоджерело електронів є спільним для двох процесів;

5. Фотосинтез та дихання мають подібний електронно-транспортний ланцюг;

6. У рослин, що характеризуються високою інтенсивністю фотосинтезу відмічається більш висока інтенсивність дихання;

7. Досить часто хлоропласти та мітохондрії розташовуються у клітинах поруч;

8. Доведений взаємний обмін речовин між хлоропластами та мітохондріями.

Отже, фотосинтез та дихання є глибоко взаємопов'язаними в рослинах процесами, які є для них життєво необхідними та забезпечують безперервний синтез органічних речовин, що визначає рівень господарської продуктивності посівів сільськогосподарських культур.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Дайте визначення процесу дихання у рослин 1. Дихання – це процес окислення продуктів фотосинтезу при якому поглинається O_2

та виділяється CO_2 2. Дихання – це процес перетворення сонячної енергії у клітинах рослин 3. Дихання – це процес який відбувається у мітохондріях рослин 4. Дихання – це процес окислення продуктів фотосинтезу при якому поглинається CO_2 і виділяється O_2 5. Правильної відповіді немає

2. Які органічні речовини є головними дихальними субстратами у рослин ? 1. Білки 2. Жири 3. Вуглеводи 4. Амінокислоти 5. Правильної відповіді немає

3. В яких клітинних органелах відбувається процес дихання ? 1. Хлоропластах 2. Ядрі 3. Рибосомах 4. Мітохондріях 5. Правильної відповіді немає

4. Які наслідки має процес дихання для продукції, що зберігається ? 1. Вага продукції впродовж зберігання збільшується 2. Вага продукції впродовж зберігання зменшується 3. Вага продукції залишається без змін 4. Збільшення ваги продукції відбувається при оптимальних умовах її зберігання 5. Правильної відповіді немає

5. Виберіть одне із найбільш важливих положень яке характеризує значення процесу дихання 1. Дихання – це джерело енергії для клітини 2. Дихання – це джерело карбонового газу для фотосинтезу 3. Дихання – це процес розкладу складних органічних речовин на більш прості 4. Дихання – це процес, що забезпечує газообмін між клітинами рослин та оточуючим середовищем 5. Правильної відповіді немає

6. Які проміжні органічні речовини виникають в процесі дихання, що забезпечують єдність вуглеводного та азотного обмінів у рослинах ? 1. Амінокислоти 2. Аміди 3. Карбонові кислоти 4. Білки 5. Правильної відповіді немає

7. Яку функцію виконують ферменти дегідрогенази в процесі дихання ? 1. Активують водень дихального субстрату 2. Активують молекулярний кисень 3. Активують групу проміжних ферментів, що приймають участь у процесі дихання 4. Активують групу ферментів оксидаз 5. Правильної відповіді немає

8. Яку функцію виконують ферменти оксидази в процесі дихання ? 1. Активують водень дихального субстрату 2. Активують молекулярний кисень 3. Активують групу проміжних ферментів, що приймають участь у процесі дихання 4. Активують групу ферментів дегідрогеназ 5. Правильної відповіді немає

9. Які функції виконують ферменти аеробні дегідрогенази в процесі дихання ? 1. Активують водень дихального субстрату та переносять його на молекулярний кисень 2. Активують молекулярний кисень 3. Активують групу проміжних ферментів, що приймають участь у процесі дихання 4. Активують групу ферментів оксидаз 5. Правильної відповіді немає

10. Які із металів входять до складу ферментів дегідрогеназ ? 1. Мідь та цинк 2. Мідь та залізо 3. Магній та марганець 4. Кальцій та алюміній 5. Правильної відповіді немає

11. В чому суть процесу дихання ? 1. Кисень дихального субстрату переноситься на молекулярний азот повітря 2. Водень дихального субстрату переноситься на молекулярний кисень 3. Карбон дихального субстрату переноситься на молекулярний кисень 4. В процесі дихання вуглець дихального субстрату взаємодіє із молекулярним киснем з утворення вуглекислого газу 5. Правильної відповіді немає

12. Аеробним диханням у рослин називають 1. Дихання у рослин в умовах забезпечених киснем 2. Дихання у рослин без доступу оксигену 3. Дихання у рослин, яке відбувається в темряві 4. Дихання у рослин, яке відбувається в умовах інтенсивного освітлення 5. Правильної відповіді немає

13. Анаеробним диханням у рослин називають 1. Дихання у рослин в умовах забезпечених киснем 2. Дихання у рослин без доступу оксигену 3. Дихання у рослин, яке відбувається в темряві 4. Дихання у рослин, яке відбувається в умовах інтенсивного освітлення 5. Правильної відповіді немає

14. Яка із сполук є кінцевим продуктом першого етапу дихання ? 1. Карбоновий газ 2. Молочна кислота 3. Масляна кислота 4. Піровиноградна кислота 5. Правильної відповіді немає

15. Кінцевими продуктами анаеробного дихання є 1. Вода та карбоновий газ 2. Карбоновий газ, етиловий спирт, молочна кислота та масляна кислота 3. Піровиноградна кислота, масляна кислота та яблочна кислота 4. Янтарна кислота, яблочна кислота та карбоновий газ 5. Правильної відповіді немає

16. Кінцевими продуктами анаеробного дихання по типу спиртового бродіння є 1. Вода та карбоновий газ 2. Карбоновий газ та етиловий спирт 3. Молочна кислота та карбоновий газ 4.

Масляна кислота, карбоновий газ та водень 5. Правильної відповіді немає

17. Кінцевими продуктами анаеробного дихання по типу маслянокислого бродіння є 1. Вода та карбоновий газ 2. Карбоновий газ та етиловий спирт 3. Молочна кислота та карбоновий газ 4. Масляна кислота, карбоновий газ та водень 5. Правильної відповіді немає

18. В чому проявляється взаємозв'язок анаеробного та аеробного дихання у рослин ? 1. Для обох типів дихання спільними є кінцеві продукти 2. Для обох типів дихання спільним є перший анаеробний етап 3. Для обох типів дихання спільним є утворення карбонових кислот 4. Для обох типів дихання спільним є другий етап дихання 5. Правильної відповіді немає

19. В якому із етапів аеробного дихання синтезуються трикарбонові кислоти ? 1. Першому анаеробному 2. Другому аеробному 3. Трикарбонові кислоти в процесі дихання взагалі не утворюються 4. Трикарбонові кислоти синтезуються лише за умови, що кінцевими продуктами будуть етиловий спирт та вода 5. Правильної відповіді немає

20. В чому суть пентозофосфатного циклу в процесі дихання ? 1. Із шести молекул гексоз, що входять в серію реакцій циклу, п'ять молекул регенеруються, а одна окислюється до кінцевих продуктів карбонового газу та води 2. Пентозофосфатний цикл забезпечує утворення амінокислот у рослинах 3. Пентозофосфатний цикл веде до синтезу білків у рослинах 4. Пентозофосфатний цикл сприяє синтезу вуглеводів у рослинах 5. Правильної відповіді немає

21. Яке головне значення пентозофосфатного циклу, що відбувається в процесі дихання ? 1. Це джерело амінокислот для рослин 2. Це джерело пентоз для рослин, які в свою чергу необхідні для синтезу нуклеїнових кислот 3. Це джерело енергії для рослин 4. Це джерело амідів для рослин 5. Правильної відповіді немає

22. В якому із типів дихання виділяється найбільша кількість енергії ? 1. Спиртовому бродінні 2. Маслянокислому бродінні 3. Молочнокислому бродінні 4. Аеробному диханні 5. Правильної відповіді немає

23. В якому із типів дихання виділяється найменша кількість енергії ? 1. Спиртовому бродінні 2. Маслянокислому бродінні 3.

Молочнокислому бродінні 4. Аеробному диханні 5. Правильної відповіді немає

24. Які органічні речовини акумулюють хімічну енергію, що виділяється в процесі дихання ? 1. Білки та амінокислоти 2. Трикарбонові кислоти та органічні кислоти 3. АТФ та НАДФН₂ 4. Піровиноградна та яблочна кислоти 5. Правильної відповіді немає

25. В якому із етапів аеробного дихання виділяється більша кількість енергії ? 1. Першому етапі, коли синтезується піровиноградна кислота 2. Другому, коли кінцевими продуктами є вода та карбоновий газ 3. Кількість енергії, що виділяється однакова в обох етапах 4. Кількість енергії, що виділяється на першому чи другому етапах залежить від фізіологічного стану рослини 5. Правильної відповіді немає

26. Яка кількість енергії запасасться в енергоємних органічних речовинах в процесі дихання ? 1. 15 % 2. 35 % 3. 55 % 4. 100 % 5. Правильної відповіді немає

27. Дайте визначення дихального коефіцієнту 1. Це відношення об'єму засвоєного в процесі дихання оксигену до об'єму виділеного карбонового газу 2. Це відношення об'єму виділеного в процесі дихання карбонового газу до об'єму засвоєного оксигену 3. Це коефіцієнт, що характеризує інтенсивність дихання у рослин 4. Це коефіцієнт, який показує кількість засвоєного оксигену в процесі дихання 5. Правильної відповіді немає

28. Величина дихального коефіцієнту становить 1 за умови 1. Окислюються білки 2. Окислюються вуглеводи 3. Окислюються жири 4. Окислюються органічні кислоти 5. Правильної відповіді немає

29. При анаеробному диханні величина дихального коефіцієнту буде становити 1. 0,5 2. 0,7 3. 0,8 4. Більше 1 5. Правильної відповіді немає

30. Окислення яких органічних речовин буде забезпечувати найменшу величину дихального коефіцієнту ? 1. Вуглеводів 2. Органічних кислот 3. Білків 4. Жирів 5. Правильної відповіді немає

31. Дайте визначення фотодихання у рослин 1. Залежне дихання у рослин від інтенсивності їх освітлення 2. Залежне дихання у рослин від кількості накопичених в процесі фотосинтезу вуглеводів 3. Дихання у рослин, що відбувається в темряві 4. Дихання у рослин рано вранці 5. Правильної відповіді немає

32. В процесі фотодихання у рослин окислюються 1. Вуглеводи 2. Білки 3. Жири 4. АТФ та НАДФН₂ 5. Правильної відповіді немає

33. При проростанні насіння яких культур величина дихального коефіцієнту може становити 0,3...0,4 ? 1. Озимої пшениці 2. Ярого ячменю 3. Соняшнику 4. Тритикале 5. Правильної відповіді немає

34. Загибель рослин при анаеробному диханні відбувається внаслідок 1. Накопичення токсичних речовин у клітинах 2. Відсутності трикарбонових кислот у рослинах 3. Інтенсивним виділенням карбонового газу із клітин рослин 4. Інтенсивним поглинанням окисену із оточуючого середовища 5. Правильної відповіді немає

35. Який взаємозв'язок між вологістю насіння та інтенсивністю його дихання ? 1. Чим вища вологість насіння тим менш інтенсивним є його дихання 2. Чим більша вологість насіння тим більш інтенсивним є його дихання 3. Взаємозв'язок між вологістю насіння та інтенсивністю його дихання відсутній 4. Такий зв'язок можливий лише в окремих видів рослин 5. Правильної відповіді немає

36. Які наслідки можуть бути при зберіганні насіння з підвищеною вологістю вище рекомендованих меж ? 1. Вологість насіння взагалі не впливає на його зберігання 2. Збільшення вологості насіння збільшує тривалість його зберігання 3. Підвищення вологості насіння буде викликати процес самозігрівання насіння та втрати ним якості 4. Підвищена вологість насіння може негативно впливати на тривалість його зберігання лише взимку 5. Правильної відповіді немає

37. Зменшення ваги сільськогосподарської продукції в процесі зберігання відбувається внаслідок 1. Витрат гексоз на процес дихання, виділення СО₂ та води 2. В процесі зберігання вага сільськогосподарської продукції залишається без змін 3. Поглинання кисню із оточуючого середовища та виділення карбонового газу 4. Поглинання карбонового газу із оточуючого середовища та виділення кисню 5. Правильної відповіді немає

38. В якому із типів дихання виділяється найменша кількість енергії ? 1. Спиртовому бродінні 2. Маслянокислому бродінні 3. Молочнокислому бродінні 4. Аеробному диханні 5. Правильної відповіді немає

39. Величина дихального коефіцієнту більша за одиницю 1. Окислюються жири 2. Окислюються вуглеводи 3. Окислюються

вуглеводи та жири 4. В клітинах протікає анаеробне дихання 5. Правильної відповіді немає

40. Інтенсивність дихання молодих органів є 1. Вищою ніж у старих органів 2. Нижчою порівняно із старими органами 3. Молоді та старі органи в межах рослини дихають з однаковою інтенсивністю 4. Правильної відповіді немає

41. Яка різниця між тіневитривами та світлолюбивими рослинами в інтенсивності дихання ? 1. Тіневитривалі рослини дихають інтенсивніше за світлолюбіві рослини 2. У тіневитривалих рослин інтенсивність дихання є нижчою порівняно із світлолюбивими 3. Різниці між цими рослинами немає 4. Правильної відповіді немає

42. За яких мінімальних температур оточуючого середовища можливе дихання у рослин ? 1. Мінус 15°C 2. Мінус 10°C 3. Близько 0°C 4. Близько 5°C 4. Правильної відповіді немає

43. У більшості рослин польових культур дихання рослин зупиняється 1. За температури повітря $30 - 35^{\circ}\text{C}$ 2. За температури повітря $40 - 50^{\circ}\text{C}$ 3. За температури повітря $50 - 60^{\circ}\text{C}$ 4. За температури повітря $60 - 70^{\circ}\text{C}$ 5. Правильної відповіді немає

44. Як впливає вологозабезпечення рослин на інтенсивність їх дихання? 1. Дефіцит води для вегетуючих рослин підвищує інтенсивність дихання 2. Дефіцит води для вегетуючих рослин підвищує інтенсивність дихання лише у рослин C_3 3. Дефіцит води для вегетуючих рослин підвищує інтенсивність дихання лише у рослин C_4 4. Посуха не впливає на інтенсивність дихання 5. Правильної відповіді немає

45. Як впливає вологість насіння на інтенсивність його дихання в процесі зберігання? 1. Чим менша вологість тим більш інтенсивно дихає насіння 2. Чим менша вологість тим менш інтенсивно дихає насіння 3. Вологість насіння не впливає на інтенсивність його дихання 4. Найбільш висока інтенсивність дихання у насіння спостерігається при критичній його вологості та низьких температурах оточуючого середовища 5. Правильної відповіді немає

46. Рослини якої сільськогосподарської культури є найбільш адаптованою до нестачі кисню у повітрі? 1. Пшениці 2. Рису 3. Проса 4. Цукрових буряків 5. Жита

47. Компенсаційна точка це 1. Стан коли рослин коли інтенсивність процесу дихання є вищою ніж фотосинтезу 2. Стан

рослин коли інтенсивність процесу дихання є нижчою ніж фотосинтезу 3. Стан рослин, коли інтенсивність процесів дихання та фотосинтезу є однаковою 4. Стан рослини, коли анаеробне дихання поєднується із аеробним 5. Правильної відповіді немає

48. Які можливі максимальні втрати НАДФН₂ в процесі фотодихання ? 1. До 10% 2. До 20% 3. До 30 % 4. До 40 % 5. До 50 %

49. Цінність пентозофосфатного циклу процесу дихання полягає 1. Синтезуються амінокислоти 2. Синтезуються органічні кислоти 3. Синтезуються жири 4. Синтезуються вуглеводи пентози 5. Правильної відповіді немає

50. Молочнокисле бродіння використовують 1. Виробництві хліба 2. Виробництві вина 3. Виробництві пива 4. Силосуванні 5. Правильної відповіді немає

РОЗДІЛ VI. КОРЕНЕВЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН

6.1. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ КОРЕНЕВОГО ЖИВЛЕННЯ

6.1.1. Корінь як основний орган поглинення елементів живлення

Рослини є типовими представниками автотрофних організмів які населяють Землю. Принцип автотрофності реалізується як в процесі фотосинтезу, так і їх здатності до засвоєння через кореневу систему простих мінеральних речовин з яких вони синтезують складні, енергомісткі органічні сполуки. Тому у зелених рослин чітко виділяється два типи живлення: повітряне та кореневе. Повітряне живлення представлене фотосинтезом внаслідок якого в органічні речовини включаються такі хімічні елементи як карбон, кисень та водень. До того ж водень, який включений в органічні сполуки в процесі фотосинтезу належить воді, яка в свою чергу надходить до рослин через кореневу систему. Решту хімічних елементів, які входять до складу рослин вони засвоюють через кореневу систему.

Корінь виконує ряд життєво важливих функцій у рослин. Перш за все це орган який закріплює рослини у ґрунті і тим самим забезпечується тісний взаємозв'язок між рослиною та ґрунтовим середовищем. Ґрунт виступає основним джерелом елементів живлення для рослин. Розміри коренів у рослин визначаються їх генетичними особливостями, природними та агротехнічними факторами. Більшість однорічних рослин мають кореневу систему, що проникає вглиб 1,0 – 2,0 м. Проте між цими рослинами існують значні відмінності. Так, у однорічних ранніх ярих культур таких як овес, ячмінь, пшениця коренева система проникає вглибину на 1,5 – 1,8 м, тоді як у соняшнику – понад 3,0м, а кукурудзи – навіть до 5м. Але основна маса коренів зосереджується у шарі ґрунту 0 – 20...25 см, де міститься велика кількість мінеральних речовин для живлення рослин.

Довжина коренів у рослин завжди є більшою порівняно з довжиною надземних стебел. Відомі факти, що довжина кореневої системи у рослин пшениці озимої може сягати понад 500 км.

Корінь це основний орган, який забезпечує поглинання води, мінеральних та органічних речовин. Більшість хімічних елементів, що входять до складу рослин поглинаються кореневою системою із ґрунту. Лише карбон та кисень переважно надходять до рослин через листки в процесі фотосинтезу.

У коренях рослин інтенсивно відбуваються синтетичні процеси. Особливо інтенсивно синтезуються амінокислоти. Ряд вчених вважають, що близько 60% азоту включається в амінокислоти безпосередньо у кореневій системі. Окремі види рослин в тому числі і представники польових культур у коренях здатні синтезувати алкалоїди. Саме ця їх властивість визначає господарське значення та цінність як сільськогосподарських культур. У коренях тютюну інтенсивно синтезуються нікотин та анабазин, у коренях рицини – рицинін, а коренях люпину – люпинін та люпанін. Цитокініни та гібереліни, порфірини та каротиноїди також синтезуються у кореневій системі рослин.

Корені багатьох видів рослин здатні виділяти у ґрунт мінеральні та органічні речовини. Тобто кореневій системі властива секреторна функція. Клітини коренів, яким властива ця функція досить часто не відрізняються морфологічно від сусідніх клітин, які не виділяють у ґрунт мінеральні та органічні речовини. Із органічних речовин корені рослин виділяють органічні кислоти, амінокислоти, вітаміни, білки, полісахаридні слизі, фізіологічно активні речовини. Мінеральні речовини виділяються у ґрунту у формі іонів.

Корені рослин виконують розподільну функцію. Її суть в тому, що при надлишку іонів вони затримуються у вакуолях клітин коренів, а при дефіциті – направляються у надземні органи.

В окремих рослин корені виступають місцями накопичення поживних речовин та виступають органами їх розмноження.

6.1.2. Поглинання елементів живлення

Корінь є складним органом у рослин із добре розвинутою диференційованою внутрішньою структурою. Поглинання води та елементів мінерального живлення відбувається в зоні корневих волосків, зонах ділення (мерістема) та розтягіння клітин.

Молоді клітини які мають нездерев'янілі клітинні оболонки найбільш інтенсивно поглинають іони мінеральних речовин та воду.

Їх клітинні стінки мають неупорядковане перплетіння целюлозних фібрил. До них прикріплені молекули геміцелюлози та пектину. Тому така клітинна оболонка має велику кількість міжфібрилярних каналів та порожнин. Сукупність міжфібрилярних каналів та порожнин всіх клітин разом із міжклітинниками утворюють так званий вільний простір або його ще називають апопласт. Вважається, що частка вільного простору у різних видах тканин становить від 5 до 10% їх об'єму. Вільний простір заповнюється повітрям або ж водою. Отже іони чи молекули можуть потрапляти у вільний простір не перетинаючи біологічні мембрани клітин, що покривають їх протопласт.

У тканинах протопласти всіх клітин взаємопов'язані між собою системою плазмодесм. Це тонкі цитоплазматичні тяжі які проходять між целюлозними фібрилами клітинних стінок і з'єднують протопласти різних клітин між собою. Така взаємопов'язана система протопластів різних клітин між собою називається симпластом.

Вважається, що першим етапом надходження іонів до коренів рослин є їх нагромадження у вільному просторі. Розміри каналів та порожнин у вільному просторі є цілком достатніми для того щоб проникали та рухалися іони. Відомо, що радіус каналів у клітинних оболонках становить 15 – 20 нм тоді як радіус іонів – 0,4 – 0,6 нм. Надходження та рух іонів у вільному просторі може бути зумовлений різними механізмами. Одним із них є дифузія – рух розчиненої речовини у нерухомому розчиннику, який залежить від градієнта концентрації. Проте інтенсивність дифузії є надзвичайно низькою і складає за 1 годину близько 5мм, а за рік не перевищує 50 см.

Другим механізмом який забезпечує надходження іонів до вільного простору може бути масовий потік розчинника та розчиненої речовини. Але у молодих клітин пори клітинних оболонок заповнені колоїдним слизом, який є перешкодою для масового потоку.

Тому основна роль у надходженні іонів до вільного простору належить фізико-хімічній адсорбції. В основі адсорбції лежить взаємне притягіння іонів, що надходять, та молекул клітинних оболонок. В його основі лежать електростатичні сили між протилежно зарядженими частинками. Від'ємно заряджені молекули клітинних оболонок притягують до себе катіони. При чому сила

притягіння залежить від валентності. Трьохвалентні катіони (Al^{3+}) притягуються сильніше, а одновалентні (K^+) – слабкіше.

Дослідженнями встановлено, що клітинні стінки ризодерми (тканина, яка утворює кореневі волоски) володіють здатністю до багаторазової оберненої адсорбції. Такі клітинні стінки то адсорбують іони то десорбують їх у вільний простір і таким чином вони виступають як іонообмінники. Клітини ризодерми мають обмінний іонний фонд представлений катіонами водню H^+ , які вони обмінюють на катіони ґрунту та аніонами HCO_3^- які еквівалентно обмінюються на аніони оточуючого середовища.

Певна частина поглинутих іонів із ґрунту здатна рухатися по вільному простору аж до ендодерми, після чого вони потрапляють у ксилему та рухаються до надземних органів водним током. Інша частина поглинутих іонів переміщується із вільного простору в протопласт клітин. Для цього їм потрібно подолати плазмолему, яка вкриває весь протопласт клітин, а тим іонам, які потрапляють до вакуолі потрібно ще подолати тонопласт – білково-ліпідну мембрану яка обособлює вакуолю.

Всі біологічні мембрани в основному побудовані із білків та ліпідів. Їх товщина складає 7 – 10 нм. Переміщення іонів через мембрани може відбуватися пасивно або ж активно. Пасивне переміщення відбувається без витрати енергії шляхом дифузії. В основі дифузії заряджених іонів лежить різниця хімічного і електричного потенціалів. При цьому дифузія різних іонів відбувається незалежно один від одного. Незаряджені молекули дифундують за градієнтом хімічного потенціалу із області з вищим в область з нижчим хімічним потенціалом. Цей процес триває до встановлення рівноваги.

Активне переміщення іонів через мембрани відбувається з використанням метаболічної енергії. Цей шлях в основному використовується для поглинання речовин, яких мало в оточуючому середовищі або ж виділення тих речовин концентрація яких є надлишковою у клітині.

Активному переміщенню іонів також сприяють виявлені спеціальні транспортні білки. Їх поділяють на три групи: канали, переносники та насоси.

Канали це трансмембранні білки. Вони здатні до відкриття та закриття шляхом зміни конформації. Через білки-канали головним

чином здійснюється пасивний транспорт шляхом дифузії. Але швидкість дифузії надзвичайно велика і становить близько 10^6 іонів/сек⁻¹. Такі канали виявлені для іонів хлору, кальцію, калію та води.

Білки переносники здатні приєднувати в певному місці речовини і дифундувати разом із ними через мембрани. Після переміщення речовини від'єднується від білка і він повертається на попереднє місце. За одну секунду такі білки здатні перемістити через мембрану $10^4 - 10^5$ іонів. Доведена висока специфічність білків – переносників щодо речовин, які вони транспортують.

Насоси це мембранні білки, які переносять іони через мембрани проти електрохімічного градієнта. Це активне транспортування іонів пов'язане із витратою енергії. Насоси активно переносять іони водню, натрію, калію та кальцію. Відомо два типи насосів: електронейтральні та електрогенні. Перші здатні переміщувати через мембрани два іони однакового заряду в протилежних напрямках. Електрогенні насоси переносять один іон в одному напрямку.

Вбачається, що радіальне переміщення речовин до провідної тканини (ксилеми) кореня відбувається двома шляхами. Перший – це рух речовин та іонів по вільному простору. Але досягнувши ендодерми ці іони переходять в симпласт через біологічні мембрани бо їх подальший рух до ксилеми перешкоджають так звані пояски Каспарі. Лише окремі іони здатні переміститися до ксилеми через вільний простір пропускних клітин, стінки яких не містять суберину. Другий шлях це рух речовин та іонів по симпласту. Основним входом в симпласт вважаються кореневі волоски. Від них відходить в 15 – 18 разів більше плазмодесм порівняно з іншими клітинами ризодерму. В межах клітини речовини та іони переміщуються завдяки руху цитоплазми. Його забезпечують скорочувальні білки. Швидкість руху цитоплазми досить висока і становить 0,2 – 0,6 мм/хв. Всі іони з симпласта досягнувши ксилеми перевантажуються у її клітини і в подальшому рухаються висхідним потоком у надземні органи.

По судинах та трахеїдах відбувається транспорт поглинутих іонів та органо-мінеральних речовин синтезованих у кореневій системі до надземних органів. В основному цей рух спрямований до органів, які активно ростуть. Він підтримується кореневим тиском та транспірацією. Швидкість руху поглинутих рослинами речовин по

ксилемі надзвичайно висока і досягає декількох десятків метрів за годину.

У листках провідна система розгалужується до найдрібніших елементів провідної системи. Вода та розчинені у ній речовини транспортуються до клітин мезофілу.

Передбачається, що переміщення іонів регулюється рослинами на рівні клітин, тканин та цілісного рослинного організму.

Елементи живлення надходять до рослин у різних формах (таблиця 6.1).

Таблиця 6.1. – Форми поглинання основних елементів живлення кореневими системами рослин

Елемент	Форма поглинання
Вуглець	CO_2
Кисень	H_2O ; O_2
Водень	H_2O
Азот	NO_3^- , NH_4^+
Калій	K^+
Натрій	Na^+
Кальцій	Ca^{2+}
Сірка	SO_4^{2-}
Фосфор	PO_4^{3-}
Магній	Mg^{2+}
Залізо	Fe^{2+}
Мідь	Cu^{2+}
Марганець	Mn^{2+}
Цинк	Zn^{2+}
Хлор	Cl^-
Бор	BO_3^-
Кобальт	Co^{2+}
Молібден	MoO^{2-}

Із водних розчинів солі ніколи не поступають у кореневу систему рослин у тій же концентрації в якій вони знаходяться в розчинах. Із слабких розчинів більш інтенсивно поглинаються рослинами солі, а із концентрованих – вода. Поглинання речовин рослинами не залежить від поглинання ними води. Переконливим доказом цього є те, що різні солі і навіть катіони та аніони однієї солі поступають у рослини з різною швидкістю. Так, у солі $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ більш інтенсивно поглинається іон NH_4^+ , менш інтенсивно – іон SO_4^{2-}

. В результаті відмічається підкислення оточуючого середовища. Такі солі називають фізіологічно кислими. Сіль у якій більш інтенсивно поглинається аніон NO_3^- і внаслідок чого середовище становиться лужним називають фізіологічно лужною. Сюди відноситься сіль NaNO_3 . Якщо катіон і аніон поглинаються рослинами з однаковою швидкістю то таку сіль називають фізіологічно нейтральною (NH_4NO_3).

Поглинання речовин клітиною необхідно розглядати як фізіологічний процес, що протікає із затратою енергії і безпосередньо пов'язаний із диханням рослин. Дихання це джерело енергії і обмінних іонів H^+ і HCO_3^- , які приймають безпосередню участь у поглинанні елементів живлення кореневою системою рослин.

6.1.3. Кореневі виділення у рослин

Крім основної функції поглинання води та елементів живлення коренева система рослин приймає активну участь у синтетичних процесах рослин. Так, у кукурудзи близько 50-70 % азоту, що поглинається, включається в амінокислоти безпосередньо клітинами коренів.

Численні дослідження показують, що через кореневу систему рослини здатні виділяти в оточуюче середовище мінеральні та органічні сполуки. Із групи органічних речовин рослин виділяють вуглеводи, білки, амінокислоти, вітаміни та інші. Мінеральні речовини у корневих виділеннях в основному представлені фосфором та калієм. Проте рослини виділяють і інші хімічні елементи в ґрунтовий розчин.

Вплив корневих виділень одних рослин на ріст і розвиток інших називають алелопатією. Великий вклад в розвиток цього напрямку досліджень в Україні вніс Г.Ф.Наумов, який працював у Харківському сільськогосподарському інституті ім.В.В.Докучаєва. В рослинництві приділяється велика увага корневим виділенням рослин. Це враховують як при запровадженні сівозмін, так і безпосередньо при вирощуванні польових культур. Відомо, що виділення фосфорної кислоти кореневою системою гречки позитивно впливає на умови фосфорного живлення наступних культур в сівозміні і зокрема пшениці. З корневими виділеннями пов'язане таке негативне явище як ґрунтовтома. Воно проявляється в тому, що врожайність польових культур при беззмінному їх вирощуванні

постійно зменшується. “Втомлений” ґрунт містить велику кількість шкідливих для рослин мікроорганізмів. До того ж значна їх частина (15 – 45%) здатна виділяти у ґрунт велику кількість токсичних для рослин речовин.

Кореневі виділення рослин в останні роки розглядають як природні біогербіциди. Практика сільськогосподарського виробництва переконливо свідчить, що посіви окремих польових культур можуть характеризуватися досить специфічним видовим забур’яненням. До того ж така специфічність може виявлятися в межах одного поля але з вирощуванням різних польових культур. Це вагоме свідчення того, що кореневі виділення окремих рослин блокують проростання насіння тих чи інших видів бур’янів.

Всі польові рослини за здатністю їх корневих систем виділяти в оточуюче середовище органічні та мінеральні речовини поділяють на дві групи. До першої відносять рослини коренева система яких в нормальних умовах вирощування не виділяє фосфорну кислоту та інші мінеральні речовини у ґрунтовий розчин. Це злакові культури, коренеплоди, клубнеплоди, овочеві культури та інші. Другу групу складають рослини, корені яких виділяють фосфорну кислоту та інші мінеральні речовини. Сюди належать бобові та олійні культури.

Представники першої групи характеризуються накопиченням вуглеводів і нейтральною реакцією клітинного соку, другої – білків і кислою реакцією клітинного соку.

Виділення фосфорної кислоти у люпину, ярого ріпаку складає 13-14 % від загальної кількості, що поглинається кореневою системою.

Багато вчених вважають, що виділення коренями фосфорної кислоти є нормальним їх фізіологічним станом і зумовлено фізико-хімічними та біохімічними змінами у структурі пластичних речовин.

Отже, коренева система рослин здатна адсорбувати, поглинати, акумулювати, виділяти елементи мінерального живлення та передавати продукти своєї життєдіяльності через провідну систему в надземні органи.

Коренева система всіх рослин, в тому числі і польових культур, оточена ризосферою. Це шар ґрунту товщиною 1 – 3 мм який безпосередньо прилягає до коренів рослин. Ця частина ґрунту має свої особливості. В мікоризі мікробіологічна активність ґрунту є значно вищою ніж у віддалених шарах ґрунту. Вона насичена

доступними елементами живлення для рослин. Це досягається не лише завдячуючи більш активній діяльності мікроорганізмів, а й корневим виділенням рослин, які можуть розчиняти важкорозчинні форми того чи іншого елемента. Відмерлі кореневі волоски, після їх мікробіологічного перетворення, також служать джерелом легкодоступних елементів живлення.

Склад мікроорганізмів, що населяють ризосферу змінюється впродовж вегетації рослин. Це відбувається під впливом корневих виділень рослин та інших факторів оточуючого середовища. Перед дозріванням рослин польових культур в їх ризосфері починають переважати бактерії та гриби, що перетворюють клітковину.

6.1.4. Зола та зольні елементи

Рослинний залишок після спалювання при якому органічні речовини розкладаються з виділенням CO_2 , H_2O та N_2 називають золою. Оскільки при спалюванні карбон, гідроген, кисень та нітроген виділяються у вигляді газів тому ці хімічні елементи не входять до складу золи.

Кількість золи як в різних органах, так і в різні періоди росту і розвитку рослин неоднакова. Вміст її також залежить від біологічних властивостей рослин та ґрунтово-кліматичних умов. Найбільша кількість золи у листках – 10 – 15 %, корі – близько 7%, стеблах – 4 – 5 %, насінні – 3 % і найменше у деревині – 1 %. Як бачимо, чим активніше у рослинному органі протікають фізіолого-біохімічні процеси тим вищим є вміст золи. Виявлена чітка залежність, що переміщення з північного заходу на південний схід підвищує вміст золи у рослинах. Цю особливість враховують при вирощуванні окремих видів культурних рослин.

Якісний склад золи також залежить від генетичних особливостей рослин та ґрунтово-кліматичних умов. Проте слід пам'ятати, що якісний склад золи рослин не відображає хімічного складу ґрунту на якому рослини росте. Це підтверджує вибірковість поглинання того чи іншого елемента живлення рослинами із ґрунту. Зола різних рослин містить різну кількість тих чи інших хімічних елементів. Проте у всіх рослин у найбільшій мірі до складу золи входить калій. Водночас відомо, що листки злакових рослин багато

накопичують кремнію, а листки тютюну – кальцію, рослини шпінату містять велику кількість заліза.

Кількісний вміст того чи іншого хімічного елементу в складі золи різних органів рослин різниться між собою (таблиця 6.2).

Таблиця 6.2. – Хімічний склад золи пшениці

Орган рослин	калій	натрій	кальцій	магній	залізо	фосфор	кремній
насіння	30,2	0,6	3,5	13,2	0,6	47,9	0,7
листіків	13,6	1,4	5,8	2,5	0,6	4,8	67,4

Елементи які входять до складу золи називаються зольними. Всі хімічні елементи що містяться у рослинах залежно від їх кількості класифікують на три групи :

➤ Макроелементи. Їх вміст у рослинах становить від 10 до 0,01 %. До них належать карбон, гідроген, кисень, нітроген, кремній, калій, кальцій, сульфур, магній, натрій, алюміній.

➤ Мікроелементи. Присутні у рослинах від 0,001 до 0,00001 %. Це марганець, бор, стронцій, мідь, бром, фтор, олово, нікель, титан, рубідій, залізо, барій, молібден, кобальт, йод і хлор;

➤ Ультрамикроелементи. Містяться у рослинах в $10^{-6} - 10^{-12}$ %. Сюди відносяться миш'як, германій, свинець, золото, радій, ртуть, срібло, літій.

У житті рослин мінеральні елементи мають величезне значення. В'язкість, гідрофільність, фізико-хімічні властивості протоплазми залежать від співвідношення одновалентних та двовалентних катіонів. Багато елементів, таких як азот, фосфор та сірка входять до складу білків і інших органічних речовин. Магній, залізо, мідь та інші входять до складу білків-ферментів. Деякі елементи регулюють реакцію клітинного соку.

Класифікація хімічних елементів, що входять до складу рослин за їх кількісним вмістом, використовується в усьому Світі. Але окремі вчені пропонують класифікувати хімічні елементи за їх фізіологічним значенням у життєдіяльності рослин. Вони вважають, що вміст того чи іншого елементу у рослинах не завжди корелює з його фізіологічним значенням. Наприклад кремній, який відноситься

до макроелементів, не має особливо великого фізіологічного значення у житті рослин.

6.2. ФІЗІОЛОГІЧНЕ ЗНАЧЕННЯ ОСНОВНИХ ЕЛЕМЕНТІВ ЖИВЛЕННЯ

6.2.1. Азот

6.2.1.1. Фізіологічне значення азоту

На Землі життя має білкову форму. Білки це найбільш важливі органічні сполуки, які забезпечують всі можливі прояви існування біологічних організмів на Землі. До складу білків входить вуглець, кисень, сірка та азот. Білки є основними органічними речовинами для синтезу яких потрібен азот. Вміст азоту у рослинах становить від 1 до 3 %, що є значно меншим порівняно з вуглецем, воднем та киснем. Проте без достатнього азотного живлення неможливо отримати високу врожайність всіх польових культур. Досить часто саме дефіцит азоту є головною причиною низької продуктивності посівів. Для формування урожаю зерна пшениці озимої на рівні 2,0-3,0 т/га необхідно 150-200 кг азоту в доступній формі при загальній кількості від 5 до 15 т на 1 гектар.

Значення азоту для життя рослин можна розкрити в наступних положеннях:

- Входить до складу білків;
- Міститься у нуклеїнових кислотах;
- Входить до складу хлорофілу.
- Входить до складу амідів.

Азот разом із вуглецем, киснем та воднем утворюють так звану групу органогенів, тобто хімічних елементів, що входять до складу органічних речовин. Повітря атмосфери містить величезні запаси азоту. Його кількість становить 78%. Над кожним м² Земної кулі в атмосфері міститься майже 8 т азоту. Але цей азот є недоступним для рослин. Валові запаси азоту в чорноземних ґрунтах досягають 18 т на одному гектар, але лише 1 % це нітратна та амонійна його форма. Тому проблема азотного живлення рослин завжди була однією із

найбільш важливих при вирощуванні всіх сільськогосподарських культур.

Основним джерелом азоту для живлення рослин польових культур є азот ґрунту. В ньому він представлений в органічній та мінеральній формі. Органічний азот це гумус, рослинні рештки, білки, амінокислоти, сечовина та інші азотвмісні азотні сполуки. Це потенційне джерело азотного живлення рослин. Рослини здатні засвоювати білки, амінокислоти та сечовину своїми кореневими системами, але частка цього азоту є дуже маленька порівняно із загальними потребами рослин. Тому основними формами азоту завдяки яких рослини задовольняють свої потреби в азотному живленні є нітратна NO_3^- та амонійна NH_4^+ форма азоту.

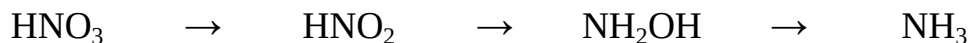
Таблиця 6.3. – Вплив азотних добрив на елементи структури врожаю пшениці озимої (середнє 2007 – 2009 рр.)

Варіанти дослідів	Щільність продуктивного стеблоствою, шт./м ²	Кущистість рослин, шт	Довжина колосу, см	Кількість колосків в колосі, шт	Кількість зерен в колосі, шт	Маса зерен одного колоса, г
Контроль (без добрив)	420	3,12	8,23	17,5	41,5	1,32
N ₃₀ – по мерзлоталому ґрунті	469	3,91	8,33	19,1	45,3	1,34
N ₃₀ – прикоренево (сівалкою)	449	3,72	8,40	18,1	40,0	1,38
N ₃₀ – по мерзлоталому + N ₃₀ – прикоренево	472	3,92	8,73	18,4	41,4	1,37

Перевага надходження тієї чи іншої форми до коренів рослин залежить від реакції ґрунтового розчину та умов оточуючого середовища. За $\text{pH} < 7$ ґрунтового розчину рослини краще засвоюють нітратну форму азоту, а за $\text{pH} > 7$ – амонійну. Добре споживання азоту рослинами можливе за достатнього вмісту в них вуглеводів та продуктів їх біологічного окислення органічних кислот. Поряд з цим

на засвоєння рослинами азоту із ґрунту важливе значення має достатнє їх забезпечення фосфором, калієм та іншими елементами живлення. При амонійному живленні позитивний вплив має підвищена концентрація у ґрунті іонів кальцію та калію.

Азот в амінокислотах знаходиться у відновленій формі NH_2 . Тому процес перетворення нітратної форми азоту у рослинах є дещо складнішим ніж амонійної. При надходженні до клітини іону NO_3^- відбувається його відновлення до аміаку за наступною послідовністю:



Як бачимо при відновленні нітратів у рослинах як перший проміжний продукт з'являються нітрити NO_2^- , які потім відновлюються у гідроксиамін, а останній в аміак. Водень, який необхідний для цих перетворень утворюється в процесі дихання.

Відновлення нітратів відбувається за рахунок вуглеводів і може проходити у будь-якому органі рослин де вони є. Уже в кореневій системі рослин нітрати можуть відновлюватися до аміаку і азот включається в синтез амінокислот або інших сполук, що містять його. Якщо ж коренева система не містить вуглеводів то нітрати не відновлюються і в такій же формі транспортуються у надземні органи рослини. У більшості рослин азот із кореневої системи поступає в надземні органи у вигляді азотних органічних сполук, головним чином у формі амінокислот.

Аміак, який синтезувався у рослинах в результаті відновлення нітратів, або ж той, що поглинений із ґрунту у формі NH_4^+ вступає у взаємодію із α -кетоглютаровою кислотою. В результаті синтезується α -іміноглутарова кислота, яка в свою чергу відновлюється в глютамінову кислоту. Необхідна α -кетоглютарова кислота синтезується в рослинах внаслідок дихання.

Взаємодія аміаку із альфакетоглютаровою кислотою в результаті чого синтезується у рослинах глютамінова амінокислота називають процесом амінування. Синтезована глютамінова кислота служить джерелом аміногрупи (NH_2) при синтезі інших амінокислот. Процес при якому аміногрупа глютамінової кислоти передається іншим кетокислотам називається переамінуванням. Таким чином глютамінова амінокислота є первинною амінокислотою, яка виступає основою для синтезу решти інших амінокислот. Проте окремі вчені

вважають, що в рослинах існують і інші шляхи включення азоту в білкові молекули.

Отже, якщо до клітини надходить нітратна форма азоту то вона спочатку відновлюється до аміаку, а потім взаємодіє з α -кетоглутаровою кислотою, якщо ж надходить іон NH_4^+ то відразу відбувається його взаємодія з цією кислотою. Але слід пам'ятати, що нітратна форма азоту є більш безпечною для рослин і може у значних кількостях накопичуватися у них. Амонійна форма в силу токсичності аміаку не може накопичуватися у рослинах тому вона відразу повинна включатися у взаємодію з α -кетоглутаровою кислотою. Тому у припосівне внесення мінеральних добрив при вирощуванні польових культур не рекомендують використовувати азотні добрива які містять амонійну форму азоту. Не виключається токсикація проростків культурних рослин аж до повної їх загибелі. Подібна токсикація спостерігається і при підживленні посівів пшениці озимої у ранньовесняний період після несприятливих погодних умов зимового періоду, які зумовили значні втрати вуглеводів у рослин. Низький їх вміст у клітинах може зумовити дефіцит α -кетоглутарової кислоти і на фоні інтенсивного надходження іону NH_4^+ може проявитися його токсична дія.

6.2.1.2. Несимбіотична та симбіотична азотфіксація

Молекулярний азот повітря недоступний для живлення зелених рослин. Проте існує група біологічних об'єктів, які здатні його засвоювати. Процес зв'язування молекулярного азоту в азотвмісні сполуки, що відбувається за участі вільноживучих і симбіотичних азотфіксуючих мікроорганізмів називають азотфіксацією. Її поділяють на несимбіотичну і симбіотичну.

Несимбіотична азотфіксація здійснюється вільноживучими мікроорганізмами такими як аеробний *Azotobacter* та анаеробний *Clostridium*. Ці бактерії накопичують азотвмісні сполуки у своїх клітинах і після загибелі фіксований азот повітря стає доступним для зелених рослин. Проте думки вчених значно розходяться в оцінках несимбіотичної азотфіксації щодо поповнення запасів азоту в ґрунті. За оцінками окремих вчених несимбіотичні азотфіксатори здатні накопичити разом до 50 кг/га азоту на одному гектарі за рік.

Вітчизняні вчені вважають, що за рік несимбіотична азотфіксація дозволяє накопичити не більше 7 кг азоту на одному гектарі ріллі.

В окремих країнах при вирощуванні сільськогосподарських культур використовується бактеріальне добриво азотобактерин. Його виготовляють із культури *Clostridium chroococcum*. В основному його застосовують під овочеві культури у теплицях.

Симбіотична азотфіксація є більш ефективнішою у поповненні запасів азоту у ґрунті за рахунок молекулярного азоту повітря. Її здійснюють так звані симбіотичні азотфіксатори. До них належать ціанобактерії (здатні до симбіозу з різними рослинами), актиноміцети (утворюють симбіоз із деревами) та бульбочкові бактерії (взаємодіють із кореневою системою бобових рослин).

У сільськогосподарському виробництві великого практичного значення набула симбіотична азотфіксація яка здійснюється бульбочковими бактеріями роду *Rhizobium*. Ці бактерії поселяються на коренях бобових рослин. Такий симбіоз поліпшує умови азотного живлення не лише бобових рослин, а й послідовних культур у сівозміні.

Бактерії роду *Rhizobium* зв'язують молекулярний азот повітря лише в симбіозі з бобовими рослинами. У вільноживучому стані вони не здатні до азотфіксації. Присутні вони в усіх ґрунтах. З появою перших листків у молодих рослин розпочинається колонізація рослин бактеріями. Бактерії проникають до рослини через кореневі волоски. Після проникнення бактерії до клітини вона збільшується в розмірах, наповнюється бактеріями, змінює свою форму і перетворюється в бактероїд. Одна бульбочка може містити один або декілька бактероїдів, які оточені мембраною і містять біло рожевий пігментний білок фітоглобін. Він синтезується лише у бульбочках, які фіксують молекулярний азот повітря. Його вміст може становити від 30 до 40% від загальної кількості розчинного білка клітини.

Бульбочкові бактерії є видоспецифічними. Окремі підвиди можуть взаємодіяти лише з певним видом бобових рослин. Тому їх ділять на бактерії люцерни і буркуну, бактерії конюшини, бактерії гороху, вики, чини, нуту, бактерії люпину, бактерії сої та інші. В межах кожного підвиду існують штами з різною здатністю до азотфіксації молекулярного азоту повітря. Існують селекційні центри які ведуть селекцію бульбочкових бактерій з метою відбору високоефективних штамів.

Таблиця 6.3. – Вплив азотфіксуючих бактерій на продуктивність посівів сої, (2004 – 2006 рр., за Крамарьов С. М., Артеменко С. Ф., Писаренко П. В., 2014)

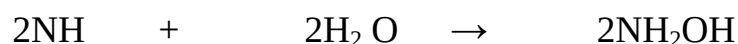
Варіанти (штами)	Кількість бульбочок на 1 рослину, шт	Кількість бобів на рослині, шт,	Площа листової поверхні, тис. м ² /га	Урожай, т/га
Контроль	7,4	33,4	33,1	1,51
6346	16,6	35,8	38,4	1,66
626a	24,4	39,4	37,5	1,69
M8	18,3	36,0	38,2	1,61
X9	19,9	38,8	39,0	1,68
D2	22,8	35,4	38,6	1,63
30	22,0	37,3	39,9	1,67
46	24,3	39,2	40,0	1,74
HP _{0,5}				0,07 – 0,13

Одна рослина може взаємодіяти лише з одним штамом бульбочкових бактерій. Тому після проникнення до кореневої системи одного штаму взаємодія рослини з іншими штамми уже неможлива. Це положення зумовлює необхідність щорічної інокуляції насіння бобових культур високоефективними штамми бактерій щоб зменшити ймовірність взаємодії рослин з дикими малоефективними штамми.

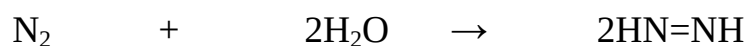
Вважається, що існують два шляхи засвоєння молекулярного азоту бульбочковими бактеріями : окисний і відновний. В обох випадках проміжним продуктом є гідроксиамін.

В свою чергу відновлення азоту може проходити двома шляхами :

- перший шлях передбачає спочатку відновлення, а потім гідратування, що виражається наступними рівняннями :



- другий шлях навпаки спочатку азот гідратується а потім отриманий продукт відновлюється до гідроксиаміну :



Окисний шлях перетворення азоту відбувається в наступній послідовності :



Синтезований гідроксиламін вступає у взаємодію із α -кетоглутаровою кислотою в результаті чого синтезується глютамінова кислота.

В сучасних агротехнологіях польових бобових культур таких як соя, горох, нут та інших широко використовується передпосівна обробка насіння бульбочковими бактеріями. Завдяки такому агротехнічному прийому продуктивність посівів бобових культур може зростати на 10 – 15%. Але ефективність дії передпосівної інокуляції насіння бобових культур залежить від багатьох факторів. Особливо великий вплив чинить посуха. Для доброго утворення бульбочок на коренях бобових рослин вологість ґрунту має бути у межах 60 – 70% від повної вологосмкості. Дефіцит вологи у ґрунті та високі температури повітря пригнічують азотфіксуючу здатність бульбочкових бактерій, а тому прибавка врожаю внаслідок обробки насіння бактеріальними препаратами у такі роки є нижчою ніж у зволожені з помірними температурами повітря. Оптимальною вважається температура у межах 10 - 24°C. При низьких температурах бульбочки на коренях рослин утворюються але азот вони не фіксують.

Таблиця 6.4. – Вплив інокуляції насіння на урожайність сої (ВНДІ кукурудзи)

Роки	Сорти					
	Дніпровська 12		Кіровоградська 5		ВНІМК 1	
	без іноку- ляції	з іноку- ляцією	без іноку- ляції	з іноку- ляцією	без іноку- ляції	з іноку- ляцією
Сухі	20,9	23,4	19,8	22,5	16,2	19,3
	+2,5		+2,7		+3,1	
Вологі	7,7	8,2	7,0	7,6	4,7	5,3
	+0,5		+0,6		+0,6	

Реакція ґрунтового розчину та щільність ґрунту також впливають на ефективність застосування бульбочкових бактерій. Надмірне ущільнення ґрунтів зменшує ефективність дії бульбочкових бактерій оскільки бульбочкові бактерії є типовими аеробами, а тому дефіцит повітря у ґрунті негативно впливає на їх життєздатність. Реакція ґрунтового розчину має бути у межах 6,5 – 7,5. Достатній вміст у ґрунті іонів кальцію, фосфору, магнію, азоту, бору, та кобальту є запорукою доброї азотфіксації бульбочковими бактеріями. Їх дефіцит значно знижує активність та ефективність симбіотичної діяльності бактерій.

Серед всіх елементів живлення найбільш важливим для симбіотичної азотфіксації бульбочковими бактеріями є фосфор. Його дефіцит блокує утворення бульбочок на коренях рослин бобових культур.

Негативний вплив на життєздатність бульбочкових бактерій мають ультрафіолетові промені. Тому обробку насіння бактеріальними препаратами із вмістом бактерій роду *Rhizobium* такими як ризоторфін, ризобофін необхідно проводити у затінку не допускаючи попадання прямих сонячних променів. Слід пам'ятати, що використання окремих пестицидів може негативно впливати на азотфіксуючу здатність бульбочкових бактерій.

6.2.1.3. Прояви дефіциту та надлишку азотного живлення у рослин

Дефіцит азоту у ґрунті має негативні наслідки для росту та розвитку рослин, що в кінцевому результаті відображається у зменшенні продуктивності посівів польових культур. Основним проявом дефіциту азоту є пожовтіння впершу чергу старих листків на рослинах. Азот є досить рухливим елементом, а тому при нестачі його надходження до рослини відбувається переміщення азоту із старих листків до молодих, що ростуть. Явище хлорозу є досить поширеним у сільськогосподарському виробництві при вирощуванні польових культур. Окремі вчені оцінюють втрати врожаю польових культур внаслідок прояву явища хлорозу від 30 до 40 %. Практика сільськогосподарського виробництва свідчить, що при гострому дефіциті азоту в ґрунті втрати врожаю можуть сягати навіть більше 50%. При цьому в окремих польових культур таких як пшениця,

жито, ячмінь погіршуються якісні показники зерна. Дефіцит азоту є основною причиною низького вмісту білка та клейковини у зерні пшениці, що різко погіршує хлібопекарські властивості борошна.

Надмірне азотне живлення рослин також негативно впливає на продуктивність посівів польових культур. Надлишкове використання азотних добрив сприяє потужному розвитку надземної вегетативної маси та подовженню періоду вегетації рослин. Наслідками цього є збільшення частки вегетативних частин рослин по відношенню до репродуктивних органів, зменшення посухостійкості рослин, створюються сприятливі умови для розмноження шкідників та розвитку хвороб, можливе вилягання посівів. Все це веде до зниження продуктивності посівів польових культур.

6.2.2. Фосфор

Другий за важливістю елемент живлення рослин. Фосфор входить до складу важливих органічних речовин та виконує різноманітні функції у рослинах:

- Забезпечує обмін енергії;
- Входить до складу нуклеїнових кислот, АТФ, фітину, фосфатидів, фосфорних ефірів, фосфорильованих цукрів;
- Здатний утворювати різноманітні типи зв'язків з малим та великим енергетичним потенціалом;
- Унікальна властивість фосфору – його здатність до фосфорилування клітинних білків за допомогою протеїнокіназ;
- Фосфор має надзвичайно велике значення у процесах фотосинтезу та дихання, а також в обміні жирів, вуглеводів, білків;
- Фосфорилування – дефосфорилування білків впливає на метаболізм нуклеїнових кислот і ліпідів, клітинну диференціацію, синтез багатьох органічних сполук.

Коренева система рослин здатна засвоювати фосфор у наступних формах: H_2PO_4^- , HPO_4^{2-} , PO_4^{3-} . В окисленому стані він входить до складу органічних речовин. Переміщується по рослині у формі PO_4^{3-} . Здатний до повторного використання. В рослинах перебуває в органічній та мінеральній формах. Близько 50% всього

фосфору у рослин перебуває в мінеральній формі, що надзвичайно важливо для перетворення вуглеводів.

Доступність фосфору із ґрунту значною мірою залежить від реакції ґрунтового розчину. Найбільш цінними та доступними для рослин є фосфорнокислі солі одновалентних катіонів такі як K_3PO_4 , K_2HPO_4 , KH_2PO_4 . Такі солі присутні у великій кількості у ґрунтах із рН менше 6,8. Вони є добре розчинними у воді, а тому для рослин є легкодоступними. Двозаміщені солі двовалентних катіонів $CaHPO_4$ є також доступними для рослин. Солі заміщені у першій ступені $Ca(H_2PO_4)$ розчиняються у воді і також є доступними для рослин. Солі трьохзаміщені $Ca_3(PO_4)_2$ практично не розчинні у воді, а тому рослинам не доступні. Такі форми поширені у ґрунтах з рН більше 7,2. Фосфор цих сполук можуть використовувати люпин, гречка, гірчиця. Солі $AlPO_4$, $FePO_4$, $Al(OH)_3PO_4$, $Fe(OH)_3PO_4$, які є основними формами фосфору у кислих ґрунтах є дуже важкодоступними для рослин.

Впродовж вегетації рослин можна виділити два періоди інтенсивного поглинання фосфору. Перший – з часу проростання насіння і впродовж наступних двох – трьох тижнів. Про це переконливо свідчить факт, що фосфор завжди накопичується у тканинах, які інтенсивно ростуть, зокрема кінчиках коренів та пагонів. Інтенсивне перетворення фосфору відмічається під час активного збільшення маси рослин та протопласту. Молоді рослини більш ефективно поглинають фосфор із мінеральних добрив ніж із ґрунту. Тому особливо важливо забезпечити молоді рослини достатнім фосфорним живленням. До того ж негативні наслідки спричинені у рослин дефіцитом фосфору у молодому віці не можуть бути компенсовані достатнім його внесенням у пізніші фази росту та розвитку рослин.

Другий період інтенсивного засвоєння фосфору рослинами припадає на період дозрівання плодів та насіння. При дозріванні в насінину надходить велика кількість фосфору, який закріплюється у різноманітних фосфорних сполуках. Основна запасна форма фосфору – фітинова кислота та фітин ($C_{12}H_{22}O_{44}P_{10}Ca_7Mg$). У насінні соняшнику, сої, льону його вміст може бути від 1 до 3 %. У вегетативних органах фітину не має, або він є у незначних кількостях. У фітині кількість P_2O_5 складає 27,5 %. Це найбільш розповсюджена фосфорвмісна сполука.

Надходження фосфору до кореневої системи рослин залежить від ряду факторів оточуючого середовища. Особливо значний вплив має температура. Низькі позитивні температури істотно зменшують поглинання фосфору коренями польових рослин. Тому у ранньовесняний період можливий прояв дефіциту фосфору навіть за умови його достатнього вмісту у ґрунті. При вирощуванні озимих культур у ранньовесняний період проводять прикореневі та позакореневі підживлення посівів для підвищення їх продуктивності.

Таблиця 6.5. – Урожайність пшениці озимої залежно від застосування мінеральних добрив, ц/га

№ вар	Варіанти	Урожайність по роках, ц/га			Серед- не, ц/га
		2007 р.	2008 р.	2009 р	
1.	Контроль (без добрив)	53,0	55,6	60,1	56,2
2.	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ (основне добриво)	61,1	63,4	64,7	63,1
3.	P ₃₀ – по мерзлоталому ґрунті	57,6	55,7	64,7	59,3
4.	N ₃₀ P ₃₀ – по мерзлоталому ґрунті	60,3	61,0	65,8	62,4
5.	P ₃₀ – прикореневе (сівалкою)	57,5	58,4	64,2	60,0
6.	N ₃₀ P ₃₀ – прикореневе (сівалкою)	59,7	60,3	62,5	60,8
НІР ₀₅ , ц/га		2,4	3,1	2,6	

Взагалі дефіцит фосфору викликає глибокі зміни в обміні речовин, що відображається на рівні рослин та посівів. Впершу чергу відбувається зменшення поглинання азоту рослинами, що не лише викликає недобір врожаю, а погіршує якість зерна у пшениці. Можливі порушення у провідній системі рослин, що негативно впливає на надходження води та елементів живлення до надземних органів. Часто спостерігається затримка цвітіння та протікання репродуктивних процесів. На листках та незрілих плодах з'являються некротичні плями, листки можуть набувати блакитно-зеленого відтінку, досить часто спостерігається антоціанове забарвлення. У рослин кукурудзи листки мають пурпуровий колір.

6.2.3. Сірка

За своїм фізіологічним значенням сірка займає третє місце серед елементів живлення рослин після азоту та фосфору. Поглинається рослинами у вигляді аніону SO_4^{2-} . Це основне джерело сірки для рослин у ґрунті. Сірка у формі SO_2 рослинам доступна частково. Проте окремі вчені стверджують, що через продихи рослини можуть засвоювати до 30 % сірки від загальних потреб у цій формі. У повітрі вміст SO_2 зазвичай становить $0,3 \text{ мг/м}^3$. Підвищення концентрації до $0,5 \text{ мг/м}^3$ є токсичним для рослин, а подальше збільшення концентрації може викликати зупинку росту та некрози листків. Сірка у формі H_2S для рослин не доступна і навіть є токсичною.

Сірка переміщається по рослині у формі SO_4^{2-} . Частина сірки використовується коренем, а решта транспортується транспіраційним потоком до молодих органів, що ростуть, приймає участь в обміні речовин та втрачає рухомість. Сірка майже не здатна до реутилізації. Проте із листків сульфати і відновлені форми сірки можуть рухатися по флоемі.

У рослинах сірка перебуває у мінеральній та органічній формі. Мінеральна форма представлена SO_4^{2-} . В органічних речовинах сірка знаходиться у відновленому стані SH . Тому перетворення сірки у рослинах є набагато складнішим ніж фосфору.

Сірка в білкових молекулах представлена трьома амінокислотами: метіонін, цистин, цистеїн. Це так звані сірковмісні амінокислоти для синтезу яких необхідна сірка. Якщо взяти до уваги, що у білкових молекулах рослин зустрічається 20 амінокислот, то частка сірковмісних амінокислот становить 15 %. З огляду лише на це частка сірковмісних добрив при вирощуванні пшольових культур повинна становити не менше 15% від кількості використаного азоту. Проте в окремих культур, у яких частка білків із сірковмісними амінокислотами є більшою тому і кількість сірки для удобрення таких культур повинна бути більшою.

Метіонін – незамінна амінокислота, яка входить до складу активних центрів багатьох ферментів, а метіонін-тРНК є ініціатором росту поліпептидних ланцюгів. Присутність у білкових молекулах метіонінових залишків надає їм гідрофобних властивостей.

Сірка входить до складу глутатіону. Це транспортна форма сірки до місць синтезу білків. Вона також виступає як сигнальна

молекула, що координує процеси поглинання SO_4^{2-} кореневою системою. Глутатіон в свою чергу входить до складу коензиму А, ряду вітамінів (ліпоєва кислота, біотин, тіамін).

Багато видів рослин у малих кількостях здатні синтезувати леткі сполуки сірки – сульфоксиди, які входять до складу фітонцидів цибулі та часнику.

Дефіцит сірки може гальмувати відновлення та асиміляцію рослинами азоту. Тому листочки набувають блідо-зеленого чи жовтуватого відтінку. На відміну від хлорозу викликаного азотом при дефіциті сірки спочатку він проявляється на молодих листочках оскільки сірка майже не здатна до повторного використання. За високої концентрації сірки у ґрунті спостерігається сірчаний стрес, що супроводжується виділенням сірководню.

Оптимальні показники вмісту сірки у вегетативних органах різних видів рослин різняться між собою. Особливо помітна різниця між рослинами, які накопичують в якості запасних речовин вуглеводи та рослинами, що запасують білки чи олію (таблиця 6.6).

Таблиця 6.6. – Оптимальні показники вмісту сірки у рослинах

Культура	Стадія розвитку	Вміст S, %
Кукурудза	4 – 6 листок	0,16-0,36
Кукурудза	7 – 9 листок	0,15-0,28
Кукурудза	10 листок – опилення	0,14-0,26
Просо	5 – 8 листок	0,16-0,36
Просо	Вихід волоті	0,14-0,26
Пшениця	Закінчення кущення	0,15-0,40
Пшениця	Колосіння	0,15-0,30
Соя	Цвітіння	0,18-0,31
Соняшник	Утворення кошику	0,15-0,50
Ріпак	Розетка	0,25-0,60

Потреби рослин польових культур у сірці є різними. Найбільш вимогливі до сірки є такі польові культури: ріпак, гірчиця, капуста,

часник, цибуля. З середнім врожаєм виносять близько 40 (до 80 кг) з 1 га. Середньовимогливі до сірки: горох, соя, люцерна, кукурудза, цукрові буряки. З середнім врожаєм виносять 20 – 40 кг сірки на 1 га. Найменш вимогливі до сірки: зернові, картопля. Виносять 12 – 25 кг сірки з 1 га.

Сірка надходить у ґрунт декількома шляхами. Основний це відмирання рослинних решток, опади та продукти розпаду гірських порід. Перетворення сірки відбувається у наступній послідовності: рослинні рештки (SH) $\rightarrow$ S $\rightarrow$ SO₃²⁻ $\rightarrow$ SO₄²⁻. У перетворенні сірки в ґрунті беруть участь аеробні сіркобактерії та анаеробні пурпурові і зелені сіркобактерії.

Сірка не зв'язується колоїдним комплексом ґрунту, а тому можливе вимивання її у більш глибокі шари ґрунту. Такі втрати можуть сягати 15 – 80 кг/га або 50 % від надходження з мінеральними добривами та з атмосфери. По цій причині не доцільно вносити сірчані добрива з осені під основний обробіток ґрунту при вирощуванні польових культур. Неефективне також внесення сірки у ґрунт про запас (таблиця 6.7).

Таблиця 6,7. – Вміст сірки у чорноземі опідзоленому, г/кг (Господаренко Г.М.)

Шар ґрунту, см	Форми сірки		
	валова	мінеральна	рухома
0 – 20	357	25,4	7,7
20 – 40	294	27,9	10,1
40 – 60	260	34,9	13,0
60 – 80	241	41,3	16,1
80 – 100	357	25,4	7,7

Для більшості польових культур норма внесення сірки пропонується на рівні 50 – 60 кг/га. При цьому також важливо витримати певне співвідношення між азотом та сіркою. Науковими дослідженнями обґрунтовано, а практикою сільськогосподарського виробництва підтверджено, що неможлива ефективна дія азоту без достатнього забезпечення сіркою. На родючих ґрунтах співвідношення N : S має становити як 10 : 1. На ґрунтах з низьким

вмістом доступної сірки $N : S = 5 \dots 7 : 1$, а на бідних ґрунтах $N : S = 3 : 1$.

6.2.4. Хлор

Хлор не відноситься до надзвичайно важливих елементів живлення рослин. У більшості наукових досліджень звертається увага на негативну дію хлору на ріст та розвиток. Впершу чергу це стосується таких культур як картопля, огірки, томати, виноград, окремі представники бобових, плодові культури, тютюн. Використання хлорвмісних добрив пригнічує ріст та розвиток рослин цих культур та негативно впливає на якість отриманого врожаю.

Останні дослідження показали, що хлор необхідний всім рослинам. Він приймає участь у виділенні кисню рослинами в процесі фотосинтезу. Здатний нейтралізувати заряди на мембранах, що вкривають протопласт та органели клітини. Дослідженнями з цибулею доведено, що він регулює рух замикаючих клітин продихів, а тому впливає на інтенсивність транспірації. За його присутності відбувається поділ клітин.

Хлор є дуже поширеним хімічним елементом у природі і легко доступний для рослин. Потреби більшості рослин у цьому елементі живлення є малими. Лише рослини-галофіти, що ростуть на засолених ґрунтах накопичують хлориди у великих кількостях. Дефіцит хлору у культурних рослин майже не зустрічається. Тієї кількості хлору, що надходить у ґрунт разом із дощами, зрошуваною водою та мінеральними добривами є достатньою для доброго росту та розвитку більшості польових культур. Позитивна реакція на вміст хлору у поживному середовищі була виявлена лише у цукрових буряків, гречки та шпінату. Рослини цих польових культур краще ростуть у присутності хлору ніж без нього.

6.2.5. Кремній

Кремній відносять до макроелементів не дивлячись на те, що в окремих рослинах він міститься у невеликих кількостях. Всі ґрунти містять велику кількість кремнію. За своїм вмістом у ґрунті він посідає друге місце після кисню. Частка кремнію у земній корі складає 27,6%. Мінеральні сполуки кремнію у ґрунті представлені

діоксидом кремнію SiO_2 та солями кремнієвих кислот. У ґрунтовому розчині завжди міститься мономерна ортосаліцилова кислота. Вона розчиняється у досить широкому діапазоні рН від 2 до 9.

Кремній у рослинах утворює різноманітні комплекси із фенолами завдяки цьому він зміцнює клітинні оболонки. Він також зменшує токсичний вплив високих концентрацій у поживному середовищі марганцю та відновленого заліза. Негативна дія алюмінію також може бути знівельованою завдяки присутності кремнію. У рослин виявлені ферменти – силікази, які залучають мінеральний кремній в органічні речовини.

Всі рослини по відношенню до кремнію поділяють на дві групи. До першої групи відносять ті, які накопичують кремній, а до другої – рослини що не накопичують кремній. Вміст кремнію у представників першої групи становить 50 – 75 мг/г сухої речовини. Сюди належать рис, хвощі, злакові рослини. До другої групи відносять рослини із вмістом кремнію не більше 3 мг/г сухої ваги. Це в основному дводольні бобові рослини.

Використання мінеральних добрив, що містять у своєму складі кремній поліпшує доступність фосфору на кислих ґрунтах. Внесений кремній здатний до заміщення H_2PO_4^- який адсорбований оксидами алюмінію та заліза.

Для більшості польових культур дефіцит кремнію є малоймовірним оскільки вміст мономерної ортосаліцилової кислоти у ґрунтовому розчині є достатнім для доброго їх розвитку та формування врожаю. У рису брак кремнію може спричинити в'янення рослин та некрози старих листків.

6.2.6. Метали та їх фізіологічне значення

Хімічний аналіз рослин свідчить, що до їх складу входять всі відомі метали. Вони містяться у рослинах переважно у йонній формі. Метали впливають на стан колоїдів цитоплазми та є регуляторами фізіоло-біохімічних процесів у рослинах. Доведена їх здатність стимулювати одні процеси та гальмувати інші. Досить часто входять до складу життєво важливих сполук рослин, наприклад магній входить до складу хлорофілу. Такі метали як залізо та мідь є складовою частиною багатьох важливих ферментів, що приймають участь в процесах дихання та фотосинтезу. Метали визначають

електричний стан колоїдних частинок цитоплазми. Наразі добре відомо, що колоїдний стан цитоплазми визначає інтенсивність та направленість багатьох фізіологічних процесів у клітинах рослин. Одновалентні метали збільшують оводненість протоплазми тоді як двовалентні – навпаки зменшують, тобто підвищують в'язкість протоплазми.

6.2.6.1. Калій

Більшість рослин характеризується підвищеним вмістом калію – 0,9 – 1,2 %. Він поступає до рослин у вигляді іону K^+ . Це типово мобільний елемент який легко переміщається по рослині у формі K^+ .

Основним джерелом живлення для рослин є запаси калію у ґрунті. Виділяють три основні його форми. Перша форма – структурний елемент ґрунтових мінералів (польові шпати, алюмосилікати та інш.). Друга форма – обмінна та необмінна форми ґрунтового поглинального комплексу. Третя форма – іони у ґрунтовому розчині. Ґрунтові мінерали містять близько 90 – 95 % від загальної кількості калію. В обмінній формі перебуває 0,5 – 3,0%, а у необмінній – до 5 %. У ґрунтовому розчині міститься найменша кількість калію – лише декілька відсотків від кількості обмінного калію. Рослини в основному використовують обмінну форму калію та калій ґрунтового розчину.

Рослини активно поглинають калій із ґрунту через так звані K^+ -специфічні канали. Додатковим шляхом надходження калію вважаються канали, які крім калію переносять іони натрію та кальцію. Калій досить легко та швидко переміщується по ксилемі до молодих органів, які інтенсивно ростуть. Калій здатний до повторного використання у рослинах. Тому він рухається також по флоемі з надземних органів до кореня. Вчені наголошують, що калій може обертатися декілька разів з кореня в надземні органи і у зворотньому напрямку.

У рослинах більша частина калію (70 %) перебуває у мінеральній іонній формі. Тому калій можна екстрагувати із рослин простим настоюванням у воді. Близько 30 % калію знаходиться у зв'язаному стані. Основними його формами є солі щавелевої та піровиноградної кислоти. Найбільший вміст калію характерний для меристем молодих пагонів, листків та бруньок. Старі органи містять

мало калію оскільки він рухається до молодих. Велика кількість калію спостерігається також в органах рослин, що містять багато вуглеводів, зокрема коренеплодах цукрових буряків.

Калій приймає активну участь у багатьох фізіолого-біохімічних процесах, що відбуваються у рослинах не дивлячись на те, що він не входить до складу жодної органічної сполуки. Він здатний посилювати гідролітичну та синтетичну активність ферментів і тим самим забезпечує у клітинах баланс між процесами синтезу та гідролізу. Важлива роль відводиться калію у перетворенні вуглеводів. Як представник одновалентних металів він підвищує оводненість цитоплазми клітини і тим самим зменшує її в'язкість, що позитивно впливає в цілому на водний режим рослин. Калій сприяє засвоєнню рослинами сонячної енергії в процесі фотосинтезу та бере безпосередню участь в синтезі АТФ. Йому відводиться особлива роль у перетворенні сонячної енергії яку рослини засвоюють в процесі фотосинтезу. Він виступає активатором більше ніж 60 ферментів, але не входить до них як структурний елемент. Це представники таких класів як оксидази, ліази, трансферази, гідролази.

Особливо велика роль належить калію в амінокислотному та білковому синтезах. Нестача калію сповільнює включення аміаку в амінокислоти, що може викликати навіть амонійне отруєння рослин. Дефіцит калію зумовлює синтез токсичних амінів таких як тупресцин та агмантин.

Калію відводиться одна із головних ролей у водному обміні рослин. Він сприяє не лише активному переміщенню води по рослинах, а й приймає активну участь у регулюванні транспірації змінюючи оводненість замикаючих клітин продихів. Рослини, що добре забезпечені калієм, ефективніше утримують воду у своїх клітинах, а тому є більш посухостійкими.

Найбільші потреби рослин польових культур у калії співпадають з періодами інтенсивного їх росту, який відбувається завдяки поділу меристематичних клітин. Калій стимулює дію таких фітогормонів як індолілоцтова та гіберелова кислоти, а також цитокінінів, які мають безпосереднє відношення до росту меристематичних тканин в цілому.

Калій має надзвичайно велике значення для формування морозостійкості, посухостійкості та стійкості рослин до несприятливих факторів зовнішнього середовища. Достатнє

забезпечення рослин калієм сприяє підвищенню врожайності всіх польових культур.

Зменшення вмісту калію у рослинах до 0,2 - 0,6 % зумовлює різке зниження інтенсивності фотосинтезу. При цьому гальмується ріст рослин, порушується метаболізм фосфору та синтез білків, пігментів і вуглеводів у рослинах. При гострому дефіциті калію на листках з'являються коричневі п'ятна, некрози розпочинаються з верхівки листків. Рослини можуть втрачати тургор і навіть в'янути.

6.2.6.2. Натрій

Не дивлячись на подібні хімічні властивості цього елемента до калію фізіологічна роль натрію значно менша. В найбільшій кількості натрій накопичується у галофітів, де він сприяє створенню високого осмотичного тиску в клітинах. Серед польових культур чутливість до натрію виявляють рослини цукрових буряків. Є наукові дані про те, що внесення натрієвої селітри підвищує врожайність цукрових буряків та вміст цукру у коренеплодах на 0,5 – 1,0%.

Рослини поглинають натрій у вигляді іону Na^+ через калали, які пропускають також інші катіони. В цій же формі він переміщується по рослині. Окремі рослини виділяють натрій у ґрунтовий розчин через кореневу систему. На думку вчених це забезпечує їх стійкість до засолення ґрунтів. У рослин C_4 натрій приймає участь у регенерації фосфоенолпірувату, який задіяний в процесі фотосинтезу цих рослин.

Не дивлячись на низький вміст натрію у ґрунтах (близько 0,63%) його дефіцит для більшості польових культур є малоймовірним. Відомі факти, що при доброму забезпеченні калієм внесення натрію може мати негативний вплив на рослини.

6.2.6.3. Кальцій

У більшості рослин польових культур вміст кальцію становить близько 0,2 %. Поглинається кореневою системою у вигляді іону Ca^{2+} . У цій же формі переміщується по рослині. Накопичується у старіючих органах, де його вміст може сягати 1,0 %. Тому кальцій називають елементом старіння рослин. Не здатний до повторного

використання. Проте можливий рух по флоемі вниз з невеликою швидкістю.

У рослинних клітинах кальцій перебуває у вільному Ca^{2+} та зв'язаному станах. Вакуолі клітин містять осади у формі карбонатів, оксилатів та фосфатів.

Рослини польових культур різняться за своїми потребами у живленні кальцієм. Більшість хрестоцвітих та бобових поглинають іони кальцію у значних кількостях і нагромаджують його у клітинному соку. Менше кальцію у зернових культурах та цукрових буряках. Тому серед польових культур виділяють кальцієфіли (кормові боби, нут), кальцієфоби (кукурудза, пшениця) та нейтральні види (гарбузи).

Кальцій як елемент живлення є не лише складовою частиною цитоплазматичних компонентів, а й приймає участь у багатьох фізіолого-біохімічних процесах клітини. Він входить до складу ядер, рибосом, мітохондрій та хлоропластів. Приймає участь у мітотичному поділі клітин завдяки його впливу на формування елементів цитоскелету. Здатний регулювати рух цитоплазми впливаючи при цьому на структурні її компоненти – мікротрубочки.

Кальцій знижує гідрофільність цитоплазми внаслідок чого збільшується її в'язкість.

Значна частина катіонообмінної ємності кореневої системи зайнята іонами кальцію. Тому він відіграє велику роль у процесах первинного поглинання елементів мінерального живлення. Кальцій задіяний до регуляції поглинання іонів клітиною. Надлишок іонів алюмінію нейтралізується іонами кальцію. Важлива роль кальція виявляється при аміачному живленні рослин азотом. Негативна дія іонів NH^+ більш ефективно подавляється при достатньому живленні рослин кальцієм. Сприяє поглинанню рослинами бору, марганцю та молібдену.

Кальцій регулює реакцію клітинного соку та нейтралізує органічні кислоти у клітинах. Він є активатором деяких ферментів: фосфорилази, альфа-амілази, апірази, ліпази та інш. Приймає активну участь у синтезі білків та піктинових речовин.

Проростання пилку та ріст пилкових трубок стимулюється іонами кальцію.

Дефіцит кальцію перш за все впливає на меристеми та кореневу систему рослин. Відмічається погіршення розвитку кореневої

системи, що проявляється у припиненні росту бічних коренів та появи кореневих волосків. У молодих листків по краях з'являються світло-зелені смуги, тканини деяких ділянок відмирають, а кінчики листочків закручуються вгору. Жилки на листках буріють внаслідок нагромадження у них продуктів розкладу клітковини. В польових умовах дефіцит кальцію рідкий. Проте він може бути на кислих ґрунтах, де конкурентом його виступає іон H^+ , або ж на солонцях насичених іонами натрію, який також є конкурентом кальцію.

6.2.6.4. Магній

Вміст магнію у рослинах становить від 0,013 до 3,15 % у розрахунку на суху речовину. Поглинається кореневою системою рослин у формі Mg^{2+} . У цій же формі рухається по рослині. Магній дуже рухливий, здатний до повторного використання, а тому переміщується із старих органів до молодих.

Магній є складовою частиною фізіологічно важливих органічних сполук у рослинах, а також приймає участь у фотосинтезі, синтезі білків та інших синтетичних процесах, що протікають у клітинах рослин. Він входить до складу хлорофілу і в цій сполуці зосереджується близько 15% всього магнію, що є у рослині. Приймає безпосередню участь у початкових етапах синтезу хлорофілу та АТФ. Активує транспортування електронів в процесі фотосинтезу між двома фотосистемами хлоропластів.

Магній активує численну групу ферментів. Особлива роль йому відводиться в активації ферментів – фосфокіназ, АТФаз та фосфатаз. Зокрема активність ферменту 1,5-біфосфаткарбоксилаза, що каталізує засвоєння карбонового газу в процесі фотосинтезу, залежить від присутності іонів Mg^{2+} .

Магній приймає активну участь у білковому синтезі у рослинах. Завдяки його присутності відбувається взаємодія між великою та малою субодиницями рибосом. Він сприяє закріпленню на рибосомах матричної та транспортної РНК. Формування просторової структури нуклеїнових кислот відбувається завдяки активуванню ДНК і РНК-полімерази іонами магнію. Він підтримує цілісність структури рибосом. Крім того магній поліпшує умови включення амінокислот у білкові молекули.

Доведено, що більшість біохімічних реакцій першого етапу гліколізного розщеплення вуглеводів та циклу Кребса в процесі аеробного дихання активуються іонами магнію. Функціональна активність багатьох ферментів залежить від іонів магнію. Серед них такі ферменти як 5-нуклеотидаза, альдолаза та інші. Особлива роль відводиться магнію в активуванні ферменту глутамінсинтетази, який задіяний в асиміляції азоту. Фосфорний метаболізм також у певній мірі залежить від магнію.

У багатьох видів рослин синтез різних ефірних олій, вітамінів та каучуку пов'язаний із іонами магнію. Транспортування вуглеводів із листків до кореневої системи рослин також відбувається під впливом магнію.

Дефіцит магнію для рослин виникає якщо вміст його в ґрунті менший за 2 мг на 100 г ґрунту. Ознаками його прояву є так званий мармуроподібний хлороз. Спостерігається пожовтіння листових пластинок між жилками, але жилки залишаються зеленими. Найбільш часто нестача магнію для рослин польових культур спостерігається на кислих ґрунтах.

6.2.6.5. Залізо

Вміст заліза у рослинах є значно меншим порівняно з вмістом інших металів і становить в межах 0,02 – 0,08 %. Серед мікроелементів його кількість у рослинах є найбільшою. До того ж його кількість за певних умов може істотно підвищуватися, а тому окремі вчені навіть пропонують відносити залізо до макроелементів. Поглинається кореневою системою у вигляді Fe^{3+} . З кореневої системи активно переміщується по ксилемі до молодих органів. Перебуває у рослинах в основному (80 – 90%) у зв'язаному стані з органічними сполуками. Залізо повторно в рослинах не використовується, а тому ознаки його дефіциту в першу чергу проявляються на молодих листках.

Всі фізіологічні функції заліза пов'язані з його здатністю змінювати валентність з Fe^{3+} до Fe^{2+} і навпаки. Оскільки у водних розчинах присутні обидві форми тому головна функція заліза це переніс електронів у процесах фотосинтезу, дихання, при відновленні сірки та нітратної форми азоту, біологічній азотфіксації.

Залізо є структурною складовою частиною окремих ферментів чи навіть ферментних систем, які приймають участь в окисно-відновних реакціях. Залізо входить до складу каталази, пероксидази, альдолази та цитохромної системи, які присутні в усіх рослинах. Синтез ДНК відбувається за участі ферменту рибонуклеотидредуктази в складі якого знаходиться також залізо. Тому можна вважати, що реалізація спадкової інформації та процеси спадкової мінливості у рослин перебувають під контролем заліза.

Однією із умов утворення хлорофілу у рослинах є достатнє їх забезпечення залізом. Воно каталізує біохімічні реакції пов'язані із синтезом попередників зелених пігментів(амінолевулінової кислоти та протопорфіринів). Тому дефіцит заліза викликає зменшення вмісту хлорофілу у клітинах рослин внаслідок чого спостерігається хлороз, що в свою чергу викликає зниження продуктивності посівів польових культур.

Взагалі ознаки дефіциту заліза проявляються у молодих листків. Відбувається їх знебарвлення між жилками. Жилки залишаються зеленими. Значний дефіцит викликає повне побіління листків у рослин. Обприскування рослин водними розчинами препаратів, що містять залізо, є ефективним заходом поліпшення умов росту та розвитку рослин в подальшому.

Надмірний вміст розчинного заліза у ґрунті може спричинити токсикацію рослин. Таке явище спостерігають при вирощуванні рису. Через декілька тижнів після затоплення рисових чеків водою у ґрунті зростає кількість розчинного заліза у десятки разів. Листки рису спочатку вкриваються коричневими плямами, а потім повністю бронзовіють. В польових богарних умовах таке явище неможливе.

6.2.7. Мікроелементи

Мікроелементи входять до складу рослин у дуже малих кількостях ($10^{-3} \dots 10^{-5} \%$) але фізіологічне значення, функції та участь у фізіолого-біохімічних процесах надзвичайно велика та різноманітна. В останні роки у сільськогосподарському виробництві особлива увага при вирощуванні польових культур приділяється використанню мікродобрив у складі яких присутні різноманітні мікроелементи та ультрамікроелементи. Дефіцит того чи іншого мікроелементу не дозволяє розкрити потенційні можливості сучасних

сортів та гібридів. Мікроелементи є складовою частиною ферментів, гормонів, вітамінів та інших органічних речовин і тим самим приймають активну участь у регуляції фізіолого-біохімічних процесів, що протікають у клітинах рослин.

Основним джерелом мікроелементів у ґрунті є материнська порода. Проте певна їх кількість може надходити до ґрунту із мінеральними та органічними добривами, внаслідок вулканічної діяльності, роботи теплоелектростанцій, розробки корисних копалин та інших видів промисловості. Надзвичайно широкий спектр шляхів надходження мікроелементів до ґрунту та незначні їх кількісні потреби у рослин досить часто як в наукових дослідженнях, так і в практичній діяльності викликають неоднозначні думки щодо використання мікроелементів при вирощуванні польових культур. Особливо протирічні результати досліджень фіксують навколо промисловорозвинутих центрів.

Таблиця 6.8. – Вплив мікроелементів на вміст олії у насінні ріпаку озимого, % (за Цицюра Я.Г., Томчук О.С., 2023)

Варіанти дослідів	Гібрид Домінатор		Гібрид Абсолют	
	підживлення у фазу		підживлення у фазу	
	ВВСН 37-39	ВВСН 64 - 65	ВВСН 37-39	ВВСН 64 - 65
Контроль	46,8	47,0	46,3	46,7
Mn	47,4	47,5	46,6	47,0
Zn	47,9	48,2	46,5	47,5
Cu	47,7	48,0	46,2	47,7
Co	48,3	48,8	46,8	47,9
Mo	47,2	48,3	46,7	47,1
B	47,5	48,1	46,7	47,5
НІР ₀₅	0,07	0,06	0,05	0,06

У ґрунті мікроелементи можуть знаходитися у ґрунтовому розчині, в рослинних рештках, бути поверхнево поглинутими ґрунтовими колоїдами, в складі ґрунтових мінералів та клітинах ґрунтової мікрофлори (так зване біологічне проглинання). Мікроелементи, що перебувають у складі ґрунтових мінералів є недоступними для рослин і формують потенційні запаси ґрунту у мікроелементах. Впродовж певного часу частина цих мікроелементів перейде у доступні для рослин форми. Мікроелементи, що перебувають у складі органічних решток та тілах мікроорганізмів

стають доступними для рослин після їх мінералізації. У середньому вміст водорозчинних форм мікроелементів складає в межах 1 – 10% від загальної їх кількості в ґрунті.

Потреби рослин польових культур у мікроелементах є різними. Відомо, що найбільшу кількість марганцю виносять з урожаєм рослини цукрових буряків та пшениці, цинку - цукрові буряки, гороху та кукурудзи, міді – цукрових буряків та кукурудзи, молібдену – гороху та пшениці.

6.2.7.1. Бор

Поступає до рослин у вигляді іону BO_3^{3-} . У цій же формі переміщується по рослині. Не здатний до повторного використання. Найбільшу потребу у борі відчувають цукрові буряки, озимий ріпак, льон, картопля, соняшник та бобові. У злакових рослин вміст бору становить 7 – 10 мг на 1 кг сухих речовин, а у дводольних 14 – 40 мг. З урожаєм злакові культури виносять від 20 до 60 г бору з 1 га, а дводольні – 50 – 300 г. Тому потреби дводольних рослин у борі є більшими ніж в однодольних рослин у 2 – 4 рази.

Бор має надзвичайно широке фізіолого-біологічне значення для росту та розвитку рослин. Синтез нуклеїнових кислот, які забезпечують не лише збереження, а й реалізацію спадкової інформації, відбувається за безпосередньої участі бору. Здатний утворювати комплекси з такими сполуками як *d*-фруктоза, *d* – галактоза, *d* – глюкоза та іншими, що свідчить про його участь у вуглеводному обміні рослин. Бор також впливає на інтенсивність відтоку вуглеводів із вегетативних органів рослин до репродуктивних.

Особлива роль відводиться бору у фенольному обміні рослин. Він запобігає утворенню у клітинах токсичних для рослин фенольних сполук типу хінонів. Накопичення таких речовин у рослинах може викликати загибель точок росту.

Бор приймає участь у формуванні клітинних оболонок в процесі поділу клітин. Він здатний до утворення комплексів із пектиновими речовинами клітинних оболонок.

Поряд з іншими елементами бор виступає активатором ферментів. Добре відомо, що присутність іонів бору активує фермент

пектазу, який забезпечує відщеплення метилового спирту від пектину внаслідок чого він перетворюється у пектинову кислоту.

Таблиця 6.9. – Вплив бору на формування врожаю соняшнику
(За Лазеба О.В. 2019)

Гібрид	Варіанти дослідів	Діаметр кошику, см	Врожайність, т/га	Олійність, %
Початок	контроль	17,26	2,44	52,13
	бор	20,12	2,86	52,23
Каменяр	контроль	17,34	2,48	51,57
	бор	20,52	2,82	51,77

Процеси запилення та запліднення у рослин також пов'язані із бором. Доведено, що бор впливає на проростання та ріст пилкових трубок. Повноцінний, життєздатний пилкок формується лише у рослин із добрим їх забезпеченням бором.

Окремі вчені звертають увагу на те, що бор приймає активну участь у білковому обміні. З огляду на це при вирощуванні бобових культур особливу увагу слід звертати на умови живлення рослин бором.

Бідними на бор є дерново-підзолисті, сірі лісові та бурі лісові ґрунти. В останні роки висока ефективність бору підтверджена при вирощуванні польових культур на темно-каштанових та чорноземних ґрунтах.

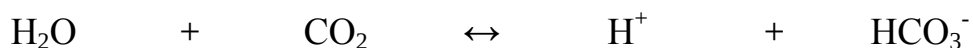
Бор у рослинах повторно не використовується, а тому ознаки борного голодання виявляються на молодих листках. Дефіцит бору посилюється в анаеробних умовах. Тому порушення структури ґрунту, надмірне зволоження ґрунту у ранньовесняний період, можуть провокувати дефіцит бору для рослин. У рослин цукрових буряків знебарвлюються та зменшуються у розмірах молоді листки, при більш значному дефіциті відмічається відмирання верхівки коренеплодів. Характерною ознакою борного дефіциту є відмирання точок росту у рослин та побуріння тканин, яке є наслідком надмірного накопичення поліфенольних сполук у клітинах.

6.2.7.2. Цинк

Вміст цинку в рослинах складає 15 – 60 мг/кг сухої маси. Поступає до клітини у вигляді катіону Zn^{2+} . Проте шляхи надходження до цього часу не встановлені. Точно відомо лише те, що до вакуолі іон Zn^{2+} поступає за допомогою специфічних переносчиків, а до протопласту клітини це може відбуватися шляхом полегшеної дифузії через канали, які є специфічними до Zn^{2+} або ж за допомогою специфічних переносчиків. Повторно у рослинах не використовується. Ознаки дефіциту перш за все виявляються на молодих листках. Надходження цинку до рослин залежить від реакції ґрунтового розчину та вмісту гумусу.

У ґрунтах концентрація цинку у середньому становить від 17 до 170 мг/г ґрунту. У формі Zn^{2+} він міцно адсорбований ґрунтовим комплексом. У ґрунтовому розчині кількість цинку є дуже малою і становить $3 \cdot 10^{-5}$ - $5 \cdot 10^{-3}$ моля. У ґрунтах, що мають лужну реакцію кількість цинку є меншою порівняно із нейтральними та кислими.

Цинк має надзвичайно велике значення в окисно-відновних реакціях, що протікають у рослинах. Він входить до складу хлоропластів та приймає активну участь у фотохімічному розщепленні води. Є складовою частиною більше ніж 300 ферментів у рослинах, серед яких особливо поширеними є альдолаза, карбоангідраза, гексокіназа та інші. Цинк активує надзвичайно важливий фермент для рослин карбоангідразу. Вона забезпечує протікання реакції гідратування діоксиду карбону в бікарбонат. Ця реакція є зворотною і може протікати в обох напрямках залежно від потреб рослини в HCO_3^- чи CO_2 :



Карбоангідраза відіграє особливо велику роль у рослин з C_3 фотосинтезом у яких субстратом для утворення карбоксилаз є HCO_3^- . Вони забезпечують сталі запаси CO_2 у листках рослин, що має безпосереднє відношення до інтенсивності фотосинтезу.

Вуглеводний обмін у рослинах протікає за присутності цинку. Відомо, що дефіцит цинку гальмує процеси перетворення вуглеводів з утворенням органічних кислот.

Цинк приймає участь в обміні ауксинів і особливо індолілоцтової кислоти (ІОК). Синтез цієї кислоти пов'язаний з

триптофаном. Останній може синтезуватися лише за достатнього вмісту цинку у рослинах.

Дефіцит цинку перш за все проявляється у пригніченні ростових процесів, зменшенні розмірів листків та міжвузлів у злакових рослин. Це відбувається внаслідок того, що дефіцит цинку пригнічує мітотичну активність клітин, їх розтягіння та диференціацію. Характерним є також міжжилковий хлороз. Пізніше з'являються некрозні плями які набувають пурпурового забарвлення. У клітинах рослин накопичуються водорозчинні форми азоту такі як аміди та амінокислоти. При цьому гальмується білковий синтез.

Таблиця 6.10. – Врожайність пшениці озимої залежно від застосування цинку, г/м²

Строк сівби (А)	Використання ZnSO ₄ (В)	2011 р.	2012 р.	2013 р.	Середнє
2.IX	Контроль	562	675	702	646
	Обробка насіння	586	692	706	661
	Обробка посівів на початку куштиння	596	716	735	682
	Обробка посівів на початку виходу в трубку	576	584	730	630
2.IX	Контроль	645	748	745	713
	Обробка насіння	663	761	752	725
	Обробка посівів на початку куштиння	684	783	787	751
	Обробка посівів на початку виходу в трубку	672	769	779	740

Рядом досліджень доведено, що використання високих доз фосфору та азоту може посилювати дефіцит цинку для рослин польових культур. Окремі вчені наголошують, що позитивна дія цинку виявляється при зменшенні співвідношення між рухомим фосфором та цинком як 108 : 1.

6.2.7.3 . Марганець

Надходить до рослин у вигляді Mn²⁺ шляхом полегшеної дифузії із ґрунтового розчину або ж поглинаючого комплексу ґрунту. Рухається по ксилемі в надземні органи до меристематичних тканин.

Зосереджується в основному в цитоплазмі клітин. У великих кількостях накопичується у хлоропластах. Повторно у рослинах не використовується. Рухливість його по рослині занадто низька.

У ґрунтах міститься у достатній для рослин кількості і зазвичай не потребує додаткового систематичного внесення. Залежно від реакції ґрунтового розчину та окисно-відновного потенціалу ґрунти можуть містити дво-три-чотиривалентні форми марганцю. Карбонатні ґрунти з високим рН містять меншу кількість марганцю тоді як в умовах надмірного зволоження в анаеробних умовах може навіть спостерігатися токсична його дія на рослини. Це відбувається внаслідок високого вмісту розчинного Mn^{2+} у ґрунтовому розчині.

Фізіологічне значення марганцю надзвичайно широке. Він приймає активну участь в окисно-відновних реакціях фотосинтезу та дихання. Є складовою частиною ферментів оксидаз. Приймає активну участь у транспортуванні енергії в процесі фотосинтезу. Впливає на синтез білків та вуглеводів. Підвищує водоутримуючу здатність протопласту клітин і тим самим зменшує інтенсивність транспірації. Під його дією посилюється синтез вітаміну С, каротину та глютаміну. Виступає регулятором синтезу гормонів у рослинах. Бере безпосередню участь у відновленні нітратної форми азоту до аміачної.

Особлива роль відводиться марганцю у складі білкового комплексу разом із фотосистемою II у фотолізі води в процесі фотосинтезу:



Серед польових культур найбільш чутливими до марганцю є овес, кукурудза, ріпак, зернобобові та цукрові буряки.

Найбільш оптимальні умови для надходження марганцю до рослин створюються на ґрунтах з реакцією ґрунтового розчину 5,0 – 6,5. Дефіцит марганцю для рослин найчастіше виявляється на легких, інтенсивно удобрених NPK, пересушених ґрунтах. Нейтральна чи лужна реакція ґрунтового розчину посилює дефіцит марганцю для рослин. На ґрунтах, що містять високу кількість іонів антагоністів таких як P, Fe, Cu, Zn також можливий дефіцит марганцю для рослин.

До того ж дефіцит марганцю може сприяти прояву токсичної дії заліза на рослини.

Ознаки дефіциту марганцю перш за все проявляється на молодих листках. У рослин пшениці, ячменю та вівса спостерігається сіра плямистість на листках. У зернобобових культур, ріпаку та соняшнику типовим проявом дефіциту марганцю є хлороз на молодих листках. У рослин кукурудзи з'являються білі полоси між жилками листків. У плодово-ягідних культур жовтіють краї листків.

Окремі вчені стверджують, що ефективність марганцевих добрив виявляється на ґрунтах з його вмістом менше 20 – 60 мг/кг ґрунт.

6.2.7.4. Мідь

Надходить до рослин у вигляді іону Cu^{2+} . В основному зосереджується у кореневій системі та хлоропластах. Вміст у рослинах дуже низький і складає лише 5 – 20 мкг/г сухої ваги. Не піддається реутилізації. Тому ознаки дефіциту перш за все виявляються на молодих листках. Вміст міді у ґрунтовому розчині становить $1 \cdot 10^1 - 6 \cdot 10^4$ моль/м³. Перешкоджають надходженню міді до рослин такі елементи як N, P, Ca, Mo, Zn.

Мідь є складовою частиною ферментів, які приймають активну участь у окисно-відновних процесах фотосинтезу та дихання завдяки її здатності змінювати свою валентність. У фотосистемі I присутній білок пластоціанін із вмістом міді який виступає донором електронів. Мідь впливає на синтез молекул хлорофілу та зменшує інтенсивність їх розпаду. Ферменти цитохромоксидаза, оксидаза аскорбінової кислоти, супероксиддисмутаза (СОД) містять у своєму складі мідь. Близько 90% ферменту СОД перебуває у хлоропластах захищаючи фотосинтетичний апарат. Отже вуглеводний обмін у рослинах відбувається за участі міді.

Ферменти амінооксидази, що каталізують окислювальне дезамінування також містять у своєму складі мідь. Тому передбачається, що вона через ферментні системи впливає на азотний обмін рослин.

Приймає участь у синтезі антоціанів, а тому забезпечує стійкість рослин до несприятливих факторів оточуючого середовища,

включаючи збудників хвороб. Велике значення має для формування генеративних органів у всіх польових культур.

На фітоценотичному рівні мідь підвищує стійкість рослин до грибкових захворювань, посухо-, жаро- та зимостійкість рослин. Рослини польових культур, особливо злакові, в умовах доброго забезпечення міддю є більш стійкішими до вилягання та накопичують більшу кількість білку та крохмалю у зернівках.

Польові культури за чутливістю рослин до міді можна розташувати у наступній послідовності: пшениця (особливо при внесенні високих норм азотних добрив N₉₀₋₁₂₀), ячмінь, овес, кукурудза, рис, бобові культури, картопля. Малочутливими до міді є жито та гречка.

Таблиця 6.11. – Вплив міді на продуктивність петрушки
(В.І.Овчарук та ін., 2023)

Показники		Варіанти досліду		
		без підживлення	Сu, 5 мг/посудину	Сu ,10 мг/посудину
Врожайність, г/посудину	перший зріз зелені	447	509	539
	коренеплодів	365	465	499
Хімічний склад зелені	суха речовина, %	16,9	17,2	17,9
	аскорбінова кислота, мг/100г	-	279,2	281,3
	каротин, мг/100г	11,3	10,4	11,5
Хімічний склад коренеплодів	суха речовина, %	25,7	26,3	26,8
	аскорбінова кислота, мг/100г	41,3	41,9	41,3
	каротин, мг/100г	2,94	2,87	2,93

Дефіцит міді часто виявляється на легких, свіжозвапнованих, торфових інтенсивно удобрених ґрунтах. Ознаками дефіциту міді є хлороз на листках, кінчики їх біліють, закручуються, а потім засихають. У злакових рослин таких як пшениця, жито, ячмінь на

грунтах з недостатнім вмістом міді проявляється пустозерність, що є головною причиною низької врожайності цих культур.

6.2.7.5. Молібден

Коренева система рослин поглинає молібден у формі MoO_4^{2-} . Зосереджується в основному у молодих органах. Потреба польових рослин у молібдені є найменшою серед всіх мікроелементів. Вміст молібдену у тканинах рослин досить низький і не перевищує 1 мкг/кг сухої маси. При дозріванні рослин значна його кількість міститься у насінні. Здатний до часткової реутилізації зі старих листків до молодих.

Фізіологічна роль молібдену є надто широкою. Молібден приймає активну участь у білковому синтезі завдяки його входженню до активного центру ферменту нітратредуктази. Цей фермент забезпечує перетворення нітратної форми азоту до аміаку, який використовується для синтезу амінокислот. Активність флавінопротеїнових ферментів, які пов'язані із азотним обміном у рослинах, залежить від вмісту у клітинах молібдену. Зокрема доведено, що молібден приймає безпосередню участь в активуванні молекулярного водно для відновлення азоту.

Не менш важлива роль відводиться молібдену у синтезі фітоглобіну. Він є складовою частиною активного центру нітрогенази, а тому можна стверджувати, що біологічна азотфіксація відбувається за участі молібдену.

Відомі факти, що молібден здійснює активування реакцій амінування та переамінування. Він також має відношення до активності рибосом у білковому синтезі.

Найбільш чутливими до молібдену є бобові та хрестоцвітні рослини. Серед останніх особливу потребу має ріпак. Позитивно реагують також пшениця, кукурудза, овес, гречка, льон та картопля.

Застосування молібдену сприяє кращому засвоєнню азоту, кальцію та заліза. Спостерігається підвищення урожайності та поліпшення якісних показників отриманої продукції.

Дефіцит молібдену найбільш часто виявляється на кислих грунтах. Лужні ґрунти зазвичай містять достатню кількість молібдену для росту та розвитку рослин. Реакція ґрунтового розчину на рівні $\text{pH} = 6,8 - 8,5$ поліпшує умови засвоєння рослинами молібдену. Високий

вміст Mn, Fe, Cu, S, NO₃⁻ у ґрунтах навпаки погіршують всмоктування молібдену кореневою системою рослин.

Дефіцит молібдену виявляється у наступному. Спочатку з'являються блідо зелені плями між жилками листків. Листки набувають світло зеленого забарвлення. Пізніше листки буріють та засихають. Великий дефіцит молібдену може викликати відмирання точок росту. Досить часто хлорозна тканина листків здимається, що зазвичай є характерним для пошкодження рослин внутрішньо тканинними шкідниками. Це ускладнює діагностику молібденового дефіциту.

6.2.7.6. Кобальт

Вміст цього мікроелементу у рослинах становить від 0,05 до 11,6 мг/кг сухої речовини. Підвищеним вмістом кобальту характеризуються бобові рослини, тоді як злакові рослини містять незначну його кількість.

У бобових рослин кобальт в основному концентрується у бульбочках, які утворюються на їх коренях. Це свідчить про велику його роль у біологічній азотфіксації азоту. Значна частина кобальту зосереджується у генеративних органах рослин, а тому вважається, що він приймає участь у процесах запліднення.

Кобальт активує ряд ферментів, зокрема нітратредуктазу. Він невід'ємна складова частина вітаміну B₁₂. До того ж активність кобальту у цій формі є набагато вищою порівняно з неорганічним його станом. Синтез хлорофілу, нуклеїнових кислот та аскорбінової кислоти у рослинах перебуває під контролем кобальту.

Дослідженнями доведено, що іони кобальту стимулюють входження амінокислот в інтактні рибосоми при білковому синтезі. Вони також позитивно впливають на переміщення аміноацил-тРНК до рибосом.

Певна роль відводиться кобальту в процесі дихання рослин. Він стимулює протікання окисно-відновних реакцій циклу Кребса та забезпечує позитивний вплив на енергетичний обмін у рослинах.

Достатнє забезпечення рослин кобальтом позитивно впливає на нагромадження вуглеводів та жирів у рослинах.

Найбільшу потребу у кобальті відчують бобові культури, цукрові буряки, ячмінь, жито, льон, гречка та пшениця. Достатнім

рівнем для доброго росту польових культур вважається вміст кобальту в ґрунті в межах 2,5 – 4,5 мг/кг. Більшість вчених рекомендують застосовувати кобальт за його вмісту у ґрунті менше 2 – 3 мг/кг ґрунту. Бідними на кобальт є дерново-підзолисті та сірі лісові ґрунти з вмістом кобальту 1,5 мг/кг ґрунту.

Дефіцит кобальту виявляється у зменшенні вмісту хлорофілу у клітинах, що супроводжується загальним хлорозом рослин.

6.3. ВИКОРИСТАННЯ ДОБРІВ ПРИ ВИРОЩУВАННІ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

6.3.1. Застосування добрив в сучасних агротехнологіях польових культур

Засвоєння хімічних елементів рослинами відбувається завдяки процесу фотосинтезу та поглинання їх із ґрунту коренями рослин. Більшість елементів до рослини надходить через кореневу систему. Фізіологічна суть мінерального живлення полягає в тому, що поглинаючи із зовнішнього середовища ті чи інші хімічні елементи рослини використовують їх для синтезу необхідних речовин для свого росту та розвитку. Відповідно чим більша вага рослин тим більша кількість хімічних елементів потрібна для цього.

Рослини польових культур мають відносно короткий період вегетації, оскільки більшість із них є однорічними. Тому вони інтенсивно поглинають велику кількість хімічних елементів із ґрунту. Хімічний склад переконливо свідчить, що представники різних родин і навіть видів можуть різнитися за кількісним вмістом того чи іншого елементу живлення. Для формування біомаси рослини польових культур виносять із ґрунту різну кількість елементів живлення (таблиця 6.12). Але як умови оточуючого середовища, так і генетичні особливості сортів чи гібридів, а також агротехнічні прийоми впливають на виніс елементів живлення рослинами на формування врожаю.

Загальний винос елементів живлення із ґрунту визначається як фізіологічними потребами рослин для формування одиниці біомаси так і рівнем врожайності. Звичайно чим більша врожайність тим вищими виявляються показники виноси елементів живлення із ґрунту.

Таблиця 6.12. – Потреби сільськогосподарських культур в елементах живлення для формування одиниці врожаю та відповідної кількості побічної продукції, кг/т

Сільськогосподарські культури	N	P	K
Буряки цукрові	4,23	1,29	5,0
Горох	60,0	20,0	13,0
Гречка	43,1	30,7	75,0
Жито озиме	27,8	11,7	26,4
Картопля	5,60	1,60	7,80
Овес	27,20	12,70	33,70
Просо	33,90	14,0	35,0
Пшениця озима	28,0	12,0	16,0
Соняшник	60,0	26,0	180,0
Ячмінь ярий	26,2	12,4	28,0
Кукурудза	25,0	12,0	25,0
Соя	82,0	25,0	36,0
Рис	24,0	8,0	25,0
Гірчиця	70,0	30,0	60,0

Щорічне вирощування польових культур на одному і тому ж полі буде викликати зменшення вмісту елементів живлення у ґрунті та поступову втрату родючості. Наслідком цього буде зниження врожайності посівів. Тому для запобігання деградації ґрунтів та забезпечення високої продуктивності посівів використовують органічні та мінеральні добрива.

Таблиця 6.13. – Загальні потреби елементів живлення рослинами польових культур на формування врожаю

Культура	Середня врожайність по Україні, т/га (2011 р)	Винос елементів живлення середнім урожаєм сільськогосподарських культур, кг/га					
		при відчуженні побічної продукції з поля			при розсіюванні побічної продукції по поверхні ґрунту		
		N	P	K	N	P	K
Пшениця	3,35	96,5	52,9	62,0	73,0	43,6	19,8
Кукурудза	6,43	160,8	96,5	177,5	78,8	63,7	2,6
Соя	2,04	116,3	29,6	41,4	84,5	21,4	28,2
Ріпак	1,73	112,5	84,8	70,9	44,7	54,4	19,5
Соняшник	1,84	81,0	56,5	184,0	20,7	27,1	9,3

Органічні добрива містять значно ширший набір елементів живлення порівняно із мінеральними. Їх дія є тривалішою. До них відносять гній, гноївка, компости, солома та інші. Більшість мінеральних добрив містять меншу кількість елементів живлення для рослин. Але ці елементи перебувають у доступніших для рослин формах, а тому вважаються більш швидкодіючими. В останні роки багато виробників намагаються розширити спектр елементів живлення у складі комплексних мінеральних добрив.

Використання мінеральних добрив при вирощуванні польових культур впливає на ріст та розвиток рослин, накопичення ними біомаси, а в кінцевому результаті дозволяє істотно підвищити врожайність посівів польових культур та поліпшити якість отриманої продукції (таблиця 6.24).

Таблиця 6.14. – Вплив добрив на якість зерна пшениці озимої, %

Строк сівби	Добрива	Вміст у зерні	
		білку	клейковини
10 вересня	Без добрив	12,80	25,03
	N ₉₀ P ₈₀ K ₄₀	13,40	26,02
	N ₁₅₅ P ₁₄₀ K ₇₀	13,54	27,03
25 вересня	Без добрив	12,45	24,26
	N ₉₀ P ₈₀ K ₄₀	13,10	26,39
	N ₁₅₅ P ₁₄₀ K ₇₀	13,35	27,40

Добрива застосовують під основний обробіток ґрунту, одночасно із сівбою та підживлюють посіви польових культур впродовж вегетації. Головною ціллю при внесенні добрив під основний обробіток ґрунту є створення добрив умов живлення впродовж всієї вегетації рослин. Припосівне внесення передбачає створення максимально оптимальних умов живлення рослин польових культур на початкових етапах росту та розвитку. Оскільки добре відомо, що молоді рослини дуже чутливі до умов живлення і краще використовують елементи живлення із добрив у легко доступній формі ніж із ґрунту. При цьому негативні наслідки спричинені дефіцитом окремих елементів живлення у рослин на початкових етапах росту та розвитку не можуть бути нівелювані послідуочим внесенням добрив у пізніші фази росту рослин. Тому ефективність припосівного внесення мінеральних добрив є

надзвичайно високою. Використання добрив у підживлення передбачає корегування чи поліпшення мінерального живлення рослин впродовж вегетації залежно від погодних умов та стану посівів. Підживлення можуть бути прикореневими, коли добрива вносяться у ґрунт або ж позакореневими – обприскування посівів водними розчинами добрив. Ефективність прикорневих підживлень впершу чергу визначається часом їх проведення, вмістом вологи у ґрунті, станом посівів та іншими факторами. При вирощуванні озимих культур таких як пшениця, ячмінь, ріпак у більшості ґрунтово-кліматичних зон практикуються прикореневі підживлення посівів(таблиця 6.15).

Таблиця 6.15. – Вплив прикореневого азотного підживлення посівів пшениці озимої у ранньовесняний період на їх врожайність, т/га

Строк сівби	Підживлення	2017р.	2018 р.	2019р.	2020р.	Середнє
15.IX	без прикореневого підживлення	3,71	6,2	4,44	3,81	4,54
	прикореневе підживлення N ₃₃	4,40	6,77	5,42	4,40	5,25
25.IX	без прикореневого підживлення	3,74	6,35	4,59	3,92	4,65
	прикореневе підживлення N ₃₃	4,42	6,83	5,62	4,46	5,33
НІР ₀₅		0,08	0,10	0,05	0,09	

Ефективність використання добрив в агротехнологіях польових культур визначається низкою факторів природного та біологічного походження. Особливо великий вплив мають ґрунтово-кліматичні умови. Чим бідніші ґрунти тим ефективність добрив є вищою. Чим кращі умови вологозабезпечення тим більшими є норми використання добрив при вирощуванні польових культур. У сільськогосподарському виробництві в багарних умовах норми використання мінеральних добрив є меншими ніж на зрошенні. У поліській зоні України з більшою кількістю опадів та біднішими ґрунтами норми використання добрив є вищими порівняно із степовою та лісостеповою зонами. Рослини різних польових культур

характеризуються різною поглинальною здатністю елементів живлення з ґрунту та добрив (таблиця 6.16).

Цю особливість обов'язково враховують при визначенні норми внесення мінеральних добрив.

Таблиця 6.16. – Орієнтовні коефіцієнти використання елементів живлення рослинами польових культур

Культура	Із ґрунту			Із мінеральних добрив		
	азот	фосфор	калій	азот	фосфор	калій
Пшениця озима	0,20-0,35	0,05-0,15	0,08-0,20	0,50-0,80	0,20-0,45	0,55-0,85
Ячмінь	0,15-0,35	0,05-0,15	0,06-0,12	0,60 -0,75	0,20-0,40	0,60-0,70
Кукурудза	0,25-0,40	0,06-0,18	0,08-0,30	0,65-0,85	0,25-0,45	0,65-0,85
Просо	0,15-0,35	0,05-0,13	0,06-0,12	0,55-0,80	0,25-0,40	0,65-0,85
Гречка	0,15-0,35	0,05-0,15	0,06-0,12	0,50-0,70	0,30-0,45	0,70-0,90
Горох	0,30-0,55	0,09-0,18	0,06-0,19	0,50-0,90	0,20-0,40	0,55-0,75
Соняшник	0,30-0,45	0,08-0,19	0,08-0,25	0,55-0,85	0,25-0,45	0,65-0,90
Буряки цукрові	0,25-0,50	0,06-0,15	0,07-0,40	0,55-0,85	0,25-0,45	0,65-0,90
Картопля	0,20-0,35	0,07-0,15	0,09-0,40	0,50-0,80	0,25-0,35	0,70-0,90

При розробці системи удобрення польових культур у сівозміні чи визначенні норми використання добрив потрібно враховувати низку умов:

- Програмований реально можливий рівень врожайності польових культур;
- Ґрунтово-кліматичні умови розташування аграрного підприємства;
- Фізіологічні потреби рослин в елементах живлення на формування одиниці врожаю та відповідну кількість побічної продукції;
- Запаси елементів живлення у ґрунті та обсяги можливого їх споживання рослинами для формування врожаю;
- Можливий рівень використання елементів живлення рослинами із добрив;
- Післядію добрив внесених під попередню культуру;
- Можливий обсяг надходження елементів живлення у ґрунт у разі залишення пожнивних решток на полі;
- Економічні та організаційно-економічні чинники, які можуть впливати на економічну ефективність використання добрив.

Ефективність дії добрив значною мірою буде залежати також від погодних умов, фітосанітарного стану посівів, водного режиму, умов освітлення та інших життєво-необхідних факторів життя рослин.

6.3.2. Позакореневе підживлення як шлях оптимізації умов живлення рослин впродовж вегетації

У сільськогосподарському виробництві при вирощуванні польових культур надзвичайно важливими є питання оптимізації умов мінерального живлення впродовж вегетації рослин. Застосування мінеральних та органічних добрив в основне внесення та використання мікродобрив для позакореневого підживлення посівів можна розглядати як один із найбільш ефективних шляхів управління продукційним процесом посівів. Для цього надзвичайно важливою є достовірна інформація про наявність та доступність елементів живлення у ґрунті. Проте цього недостатньо для побудови правильної системи удобрення польових культур з метою розкриття потенційних можливостей сучасних сортів польових культур. Важливо володіти інформацією про оптимальні межі вмісту елементів живлення у рослинах у різні фази росту та розвитку рослин, а також можливі прояви дефіциту того чи іншого хімічного елементу.

Дефіцит елементів живлення може проявлятися у різних формах починаючи зі зміни забарвлення листків, уповільнення темпів росту і закінчуючи морфо-структурними змінами на клітинному рівні. Ознаки дефіциту елементів живлення, які проявляються на рівні рослин є наслідком глибоких фізіолого-хімічних змін у клітинах рослин. Тобто при виникненні дефіциту першими у часі є певні біохімічні зміни у рослинах. Саме це може бути надійною основою для діагностики потреб рослин в тому чи іншому елементі живлення.

Візуальні зміни у рослин, які ми можемо спостерігати при виникненні дефіциту елементів живлення, дуже часто виступають запізненою інформацією про необхідність корегування умов мінерального живлення рослин польових культур. Відомо, що зміни, які відбуваються у рослинах до візуального прояву дефіциту того чи іншого елементу живлення можуть бути настільки глибокими, що негативний вплив їх на подальший ріст та розвиток рослин уже

неможливо нівелювати запізнiлим його подоланням. Тому своєчасне і особливо миттєве визначення потреби рослин в елементах живлення є одним із пріоритетних напрямків досліджень у сучасній фізіології та агрохімії рослин.

Численними науковими дослідженнями обґрунтовано доцільність застосування позакоренових підживлень посівів польових культур впродовж вегетації рослин. Вони мають позитивний вплив не лише на формування врожаю, а й сприяють поліпшенню якості отриманої сільськогосподарської продукції.

Через листки рослини польових культур здатні поглинати хімічні елементи, а тому цей процес можна розглядати як листкове живлення рослин у разі нанесення елементів живлення на надземні органи. Різні хімічні елементи поглинаються листками польових рослин з різною інтенсивністю. Основні елементи живлення рослин за їх інтенсивністю проникнення до клітин листків можна розташувати у такій послідовності (від найшвидшого до повільного): азот, магній, калій, сірка, фосфор, кальцій, мікроелементи. Не дивлячись на те, що всі рослини здатні поглинати елементи живлення через листки, задовольнити фізіологічні потреби рослин в елементах живлення шляхом проведення позакоренових підживлень у сільськогосподарському виробництві поки що неможливо. Коренове живлення залишається основним шляхом надходження хімічних елементів до рослин польових культур. Тому проведення позакоренових підживлень посівів впродовж вегетації є ефективним шляхом корегування умов мінерального живлення впродовж вегетації.

Необхідність проведення позакоренових підживлень посівів польових культур може бути викликана низкою причин природного чи іншого походження. Відомо, що посушливі умови зумовлюють гострий дефіцит доступної вологи у ґрунті для рослин, а відповідно і елементів живлення. Низькі температури оточуючого середовища також можуть зменшувати надходження елементів живлення до кореневої системи рослин. У ґрунті окремі елементи живлення можуть переходити у важкодоступні форми, що також може викликати дефіцит елементів живлення для рослин. У ґрунтовому розчині завжди є прояви антогонізму між окремими елементами, а тому їх надходження до рослин може уповільнюватися. За сприятливих умов оточуючого середовища досить часто

спостерігаються високі темпи утворення надземної вегетативної маси рослин коли коренева система не в змозі забезпечити їх потреби у елементах живлення.

Таблиця 6.17. – Урожайність озимої пшениці залежно застосування макро- та мікродобрих, ц/га

Варіанти	2017 р.	різниця до контро- лю	2018 р.	різниця до контро- лю	Серед- ня	різниця до контро- лю
1.Без добрив (контроль)	37,6	-	35,1	-	36,3	-
2. Обприскування посівів реаком (4 л/га)	40,8	+3,2	37,2	+2,1	39,0	+2,7
3.N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	45,6	+8,0	41,8	+6,7	43,7	+7,4
4.N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ + обприскування посівів реаком (4 л/га)	49,4	+11,8	42,4	+7,3	45,9	+9,6
5. N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ +N ₃₀	52,1	+14,5	43,8	+8,7	47,9	+11,6
6. N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ +N ₃₀ + обприскування посівів реаком (4 л/га)	56,0	+18,4	46,0	+10,9	51,0	+14,7
НІР ₀₅	2,9		1,7		1,7 – 2,9	

Проведення позакорневих підживлень посівів польових культур має ряд практичних переваг. Елементи живлення через листки засвоюються рослинами значно швидше ніж через кореневу систему, а тому відмічаються швидші темпи ліквідації дефіциту того чи іншого елемента живлення. При використанні карбаміду для підживлення посівів пшениці озимої уже через 6 годин близько 90% азоту всмоктується листками. Поглинання хімічних елементів через листки рослин не залежить від вологості ґрунту. Крім того за такого способу використання елементів живлення виключається можливість їх переходу у важкодоступні форми, що часто спостерігається у ґрунті. Крім того численні дослідження свідчать, що ефективність дії елементів живлення через листки є значно вищою порівняно із внесенням їх у ґрунт.

Для забезпечення високої ефективності позакореневих підживлень при вирощуванні польових культур слід дотримуватися певних умов. Ефективність хелатованих форм елементів живлення є набагато вищою порівняно із їх мінеральними аналогами. Молоді листки та пагони швидше засвоюють елементи живлення. Під час проведення такого агротехнічного заходу необхідний сприятливий температурний режим повітря та відносна його вологість. Слід дотримуватися оптимальної концентрації робочого розчину відповідно до фази росту та розвитку рослин. У разі використання бакових сумішей необхідно врахувати явища синергізму та адитивності дії хімічних елементів. Не доцільно проводити позакореневі підживлення посівів під час дії стрес факторів оточуючого середовища на рослин чи відразу після їх завершення.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Дайте визначення золи. 1. Мінеральна частина рослин 2. Рослинний залишок після спалювання. 3. Залишок, який залишається після дії на рослини кислотами 4. Залишок, який залишається після дії на рослини лугами 5. Правильної відповіді немає
2. Який із хімічних елементів не входять до складу золи ? 1. O_2 2. P 3. Na 4. Mg 5. Si
3. В чому суть біологічного поглинання мікроелементів 1. Це вимивання іонів мікроелементів у глибші шари ґрунту 2. Це засвоєння мікроелементів мікроорганізмами ґрунту 3. Це розпад сполук, що містять мікроелементи та їх послідовне поглинання рослинами 4. Правильної відповіді немає
4. Основним джерелом мікроелементів у ґрунті є 1. Використання мікродобрив 2. Материнська порода ґрунту 3. Атмосфера 4. Використання органічних та мінеральних добрив 5. Правильної відповіді немає
5. Який із елементів живлення рослин впливає на співвідношення зерна і соломи у зернових культур ? 1. Азот 2. Калій 3. Фосфор 4. Сірка 5. Правильної відповіді немає
6. До складу якої амінокислоти входить сірка ? 1. Триптофан 2. Лейцин 3. Валін 4. Глютамін 5. Правильної відповіді немає

7. Дайте визначення фізіологічно нейтральної солі 1. Це сіль у якій до рослин більш інтенсивно надходить аніон порівняно з катіоном 2. Це сіль у якій до рослин більш інтенсивно надходить катіон порівняно з аніоном 3. Це сіль у якій катіони і аніони засвоюються рослинами з однаковою інтенсивністю 4. Правильної відповіді немає

8. У якій кількості входять макроеlementи до складу рослин ? 1. $10^{-6} \dots 10^{-12}$ 2. $10 \dots 10^{-2}$ 3. $10^{-3} \dots 10^{-5}$ 4. $10^{-12} - 10^{-16}$ 5. Правильної відповіді не має

9. Який із елементів входить до складу хлорофілу? 1. Цинк 2. Мідь 3. Магній 4. Залізо 5. Правильної відповіді немає

10. Яку сполуку азоту здатні поглинати рослини? 1. NH_4^+ 2. HNO_3 3. N_2 4. Правильної відповіді не має

11. Чи всі бобові рослини сприяють збільшенню кількості азоту у ґрунті? 1. Так, всі без виключення 2. Лише горох та соя 3. Лише чина та нут 4. Багаторічні бобові трави 5. Правильної відповіді немає

12. Який із елементів збільшує гідрофільність протоплазми ? 1. Калій 2. Кальцій 3. Магній 4. Бор 5. Правильної відповіді немає

13. Який із хімічних елементів не входять до складу золи ? 1. Рв 2. N_2 3. Na 4. Mg 5 K

14. Яка із солей є фізіологічно кислою ? 1. CuSO_4 2. NH_4SO_4 3. NaNO_3 4. Правильної відповіді немає

15. Якщо до клітини надходить іон калію (K^+) то на який іон він буде обмінюватися ? 1. Іон H^+ 2. Іон HCO_3^- 3. Іон OH^- 4. Правильної відповіді немає

16. У якій кількості входять ультрамікроелементи до складу рослин ? 1. $10^{-6} \dots 10^{-12}$ 2. $10 \dots 10^{-2}$ 3. $10^{-3} \dots 10^{-5}$ 4. $10^{-12} - 10^{-16}$ 5. Правильної відповіді немає

17. Яка із сполук сірки є токсичною для рослин ? 1. H_2S 2. SO_4^{2-} 3. SO_2 4. Правильної відповіді немає

18. У якій формі сірка надходить до рослин ? 1. H_2S 2. SO_4^{2-} 3. SO_2 4. Правильної відповіді немає

19. У якій формі сірка рухається по рослині ? 1. H_2S 2. SO_4^{2-} 3. SO_2 4. Правильної відповіді немає

20. У якій формі фосфор надходить у рослини ? 1. PO_4^{3-} 2. P_2O_3 3. $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 4. Правильної відповіді немає

21. Дайте визначення фізіологічно кислої солі 1. Це сіль у якій до рослин більш інтенсивно надходить аніон порівняно з катіоном 2. Це сіль у якій до рослин більш інтенсивно надходить катіон порівняно з аніоном 3. Це сіль у якій катіони і аніони засвоюються рослинами з однаковою інтенсивністю 4. Правильної відповіді не має

22. Чи здатний калій до повторного використання у рослинах 1. Так 2. Ні 3. Здатний за сприятливих умов росту та розвитку 4.Правильної відповіді немає

23. У яких органах більший вміст кальцію ? 1. Молодих 2. Старіючих 3. Вік органу не має впливу на накопичення кальцію 4.Правильної відповіді немає

24. Яка із солей є фізіологічно лужною ? 1. CuSO_4 2. $(\text{NH}_4)_2 \text{SO}_4$ 3. NaNO_3 4.Правильної відповіді немає

25. Чи приймає кальцій участь у нейтралізації органічних кислот клітини ? 1. Так 2. Ні 3. Приймає, за наявності у клітині органічних кислот 4. Правильної відповіді немає

26. У якій формі кальцій знаходиться у рослинній клітині ? 1. Іонний 2.Зв'язаний з органічними кислотами 3. Іонний та зв'язаний з органічними кислотами 4. Правильної відповіді немає

27. У якій кількості входять мікроелементи до складу рослин ? 1. $10^{-6} \dots 10^{-12}$ 2. $10 \dots 10^{-2}$ 3. $10^{-3} \dots 10^{-5}$ 4. $10^{-12} - 10^{-16}$ 5. Правильної відповіді не має

28. Яку сполуку азоту здатні поглинати рослини ? 1. NH_4PO_3 2. NO_3^- 3. N_2 4. Правильної відповіді немає

29. Яка із сільськогосподарських рослин здатна до симбіозу із бульбочковими бактеріями ? 1. Озима пшениця 2. Соя 3. Цукрові буряки 4.Ярий ячмінь 5.Тритикале

30. Яка із сільськогосподарських рослин не здатна до симбіозу із бульбочковими бактеріями ? 1. Горох 2. Соя 3. Чина 4.Нут 5.Тритикале

31. Який із елементів живлення рослини засвоюють завдяки симбіозу із бульбочковими бактеріями? 1. Фосфор 2. Сірку 3. Азот 4. Карбон 5. Правильної відповіді немає

32. Які переваги мають рослини, що здатні утворювати симбіоз із бульбочковими бактеріями? 1.Симбіоз із бульбочковими бактеріями дозволяє рослинам краще засвоювати майже всі елементи живлення із ґрунту 2. Завдяки симбіозу з бульбочковими бактеріями рослини здатні використовувати молекулярний азот

повітря для свого живлення 3. Завдяки симбіозу із бульбочковими бактеріями рослини краще засвоюють азот із ґрунту 4. Правильної відповіді немає

33. У яку форму перетворюють бульбочкові бактерії молекулярний азот повітря ? 1. Аміачну 2. Нітратну 3. Аміачну і нітратну 4. Правильної відповіді немає

34. Чи рекомендується проводити інокуляцію насіння сої бульбочковими бактеріями гороху ? 1. Рекомендується. Це буде сприяти підвищенню продуктивності посівів сої 2. Не рекомендується. 3. Рекомендується, але при цьому необхідно використати подвійну норму бульбочкових бактерій 4. Правильної відповіді немає

35. Який із хімічних елементів не входять до складу золи ? 1. Рв 2. Р 3. Na 4. Mg 5 С

36. Інокуляцію насіння бобових культур бульбочковими бактеріями рекомендують проводити 1. На відкритому повітрі при активному сонячному опроміненні насіння 2. Під навісом, не допускаючи попадання на насіння прямих сонячних променів 3. Умови інокуляції не мають значення для її ефективності 4. Правильної відповіді немає

37. За допомогою якого механізму елементи живлення надходять до рослинної клітини? 1. Кореневого тиску 2. Осмосу 3. Активного переносу 4. Осмотичного тиску 5. Правильної відповіді немає

38. За допомогою якого механізму великі за розмірами хімічні молекули можуть надходити до рослинної клітини? 1. Піноцитозу 2. Осмосу 3. Активного переносу 4. Осмотичного тиску 5. Правильної відповіді немає

39. Якщо до клітини надходить іон калію то на який іон він буде обмінюватися ? 1. Іон H^+ 2. Іон HCO_3^- 3. Іон OH^- 4. Правильної відповіді немає

40. Якщо до клітини надходить іон NO_3^- то на який іон він буде обмінюватися ? 1. Іон H^+ 2. Іон HCO_3^- 3. Іон OH^- 4. Правильної відповіді немає

41. Дайте визначення фізіологічно лужної солі 1. Це сіль у якій до рослин більш інтенсивно надходить аніон порівняно з катіоном 2. Це сіль у якій до рослин більш інтенсивно надходить катіон

порівняно з аніоном 3. Це сіль у якої катіони і аніони засвоюються рослинами з однаковою інтенсивністю 4. Правильної відповіді немає

42. Яка із солей є фізіологічно нейтральною ? 1. CuSO_4 2. NH_4SO_4 3. NaNO_3 4. NH_4NO_3 5. Правильної відповіді немає

43. Обмінні іони у клітинах рослин виникають в результаті 1. Дихання 2. Фотосинтезу 3. Синтезу амінокислот 4. Синтезу крохмалю 5. Правильної відповіді немає

44. Яка із форм азоту може бути токсичною для рослин? 1. NH_4^+ 2. NO_3^- 3. NO_2^- 4. Правильної відповіді немає

45. Яка із форм азоту може накопичуватися у клітинах рослин і не проявляти токсичної дії ? 1. NH_4^+ 2. NO_3^- 3. N_2 4. Правильної відповіді немає

46. Яка із кислот є первинним акцептором аміаку при синтезі амінокислот? 1. Оцтова кислота 2. Щавелова кислота 3. Альфа-кетоглутарова кислота 4. Глютамінова кислота 5. Правильної відповіді немає

47. Які хімічні елементи, що входять до складу рослин називають зольними? 1. Елементи, які входять до складу органічних речовин 2. Елементи, що входять до складу золи 3. Елементи, які входять до мінеральних речовин рослинної клітини 4. Елементи, що входять до складу білків 5. Правильної відповіді немає

48. Які органи рослин мають найбільший вміст золи ? 1. Насіння 2. Стебло 3. Листки 4. Корені 5. Правильної відповіді немає

49. Для доброго азотного живлення у клітинах рослин у достатній кількості мають бути присутні 1. Жири 2. Білки 3. Вуглеводи 4. Алакоїди 5. Правильної відповіді немає

50. У якому стані сірка входить до складу органічних сполук ? 1. Окисленому 2. Відновленому 3. Окисленому та відновленому 4. Правильної відповіді немає

51. До складу яких органічних речовин входить фосфор ? 1. Нуклеїнові кислоти 2. Алакоїди 3. Амінокислоти 4. Білки 5. Правильної відповіді немає

52. Яка кількість фосфору знаходиться у рослинах у іонній формі ? 1. 75 % 2. 50 % 3. 25 % 4. Правильної відповіді немає

53. У якій формі калій знаходиться у клітині ? 1. Вільному іонному стані 2. Зв'язаному з білками 3. Вільному іонному стані та зв'язаному з білками 4. Правильної відповіді немає

54. У яких органах більший вміст калію ? 1. Молодих 2. Старіючих 3. Вік органу не має впливу на накопичення калію 4. Правильної відповіді немає

55. Як впливає кальцій на гідрофільність протоплазми ? 1. Збільшує гідрофільність протоплазми 2. Зменшує гідрофільність протоплазми 3. Взагалі не впливає 4. Правильної відповіді немає

56. Які із сільськогосподарських культур найбільш чутливі до кальцію ? 1. Злакові культури 2. Бобові культури 3. Хрестоцвітні культури 4. Правильної відповіді немає

57. Ознаки дефіциту азоту у рослин пшениці впершу чергу будуть проявлятися 1. На всіх листках 2. На молодих листках 3. На середніх листках 4. На нижніх листках 5. Правильної відповіді немає

58. Які з сільськогосподарських культур найбільш чутливі до бору ? 1. Цукрові буряки 2. Кукурудза 3. Озима пшениця 4. Ярий ячмінь 5. Правильної відповіді немає

59. До складу яких органічних речовин входить азот ? 1. Білків 2. Вуглеводів 3. Жирів 4. Правильної відповіді немає

60. Чи здатні рослини поглинати через кореневу систему органічні форми азоту ? 1. Так 2. Ні 3. Здатні лише сечовину 4. Правильної відповіді немає

61. У якій формі азот знаходиться у амінокислотах ? 1. Окислений 2. Відновлений 3. В обох формах 4. Правильної відповіді немає

62. Чи властива бульбочковим бактеріям видова специфічність? 1. Ні 2. Бульбочкові бактерії є видоспецифічними по відношенню до бобових рослин 3. Видоспецифічність бульбочкових бактерій залежить від умов зовнішнього середовища 4. Правильної відповіді немає

63. Яке із положень не належить до переваг позакореневого живлення рослин перед кореневим? 1. Не залежить від умов зволоження ґрунту 2. Більш швидке надходження елементів живлення до клітин та включення у реакції 3. Більш інтенсивне протікання біохімічних реакцій 4. Дозволяє більш швидко ліквідувати дефіцит того чи іншого елементу 5. Правильної відповіді немає

64. Дайте визначення ризосфери 1. Це ґрунт, який безпосередньо прилягає до коренів рослин 2. Це ґрунт, який оточує кореневу систему товщиною до 10 мм 3. Це ґрунт, що оточує

кореневу систему рослин товщиною до 15 мм 4. Правильної відповіді немає

65. Яка із рослин виділяє фосфорну кислоту через кореневу систему ? 1. Озима пшениця 2. Озимий ріпак 3. Озиме тритікале 4. Озимий ячмінь 5. Правильної відповіді немає

66. Першим етапом надходження елементів живлення до рослин є 1.Адсорбція плазмолемою 2. Надходження хімічних елементів у вільний простір 3. Включення хімічних елементів в біохімічні реакції 5. Правильної відповіді немає

67. Які рослини мають найбільшу потребу у натрії? 1.Соняшник 2. Цукрові буряки 3. Соя 4. Озима пшениця 5. Правильної відповіді немає

68. На якому етапі засвоєння хімічних елементів рослинами можливий їх зворотній рух, наприклад якщо кореневу систему рослин помістити у дистильовану воду ? 1.Після проходження плазмолеми 2. Після включення в обмінні процеси 3. На етапі надходження у вільний простір клітини 4. Такий процес взагалі не можливий 5. Правильної відповіді немає

69. Охарактеризуйте явище хлорозу у сільськогосподарських культур 1. Листки набувають темнозеленого відтінку 2. Листки рослин стають блідозезеними із жовтуватим відтінком 3. Краї листків набувають червоного забарвлення 4. Судини листків набувають фіолетового забарвлення 5. Правильної відповіді немає

70. Яка із рослин не виділяє фосфорну кислоту через кореневу систему? 1.Соняшник 2. Соя 3. Кормові боби 4. Озима пшениця 5. Правильної відповіді немає

71. Які клітини найбільш інтенсивно поглинають воду та іони мінеральних речовин? 1. Всі клітини кореневої системи з однаковою інтенсивністю поглинають воду та іони мінеральних речовин 2. Лише клітини із добре здерев'янілими клітинними оболонками 3. Молоді клітини, які мають нездерев'янілі клітинні оболонки 4.Всі добре диференційовані клітини кореня 5. Правильної відповіді немає

72. Чи всі елементи живлення рослини засвоюють через кореневу систему? 1. Так, через кореневу систему рослини засвоюють всі потрібні їм елементи живлення 2. Більшість елементів поглинаються кореневою системою із ґрунту лише карбон та кисень переважно надходять до рослин через листки в процесі фотосинтезу 3. Азот, фосфор, калій, залізу через кореневу систему ,

решта через листки 4. Сірка, фосфор, калій, магній, азот та карбон і оксиген 5.Правильної відповіді немає

73. Чи властива кореням рослин секреторна функція? 1. Так, властива, через кореневу систему рослини здатні виділяти як органічні так і мінеральні речовини 2. Ні, не властива 3. Секреторна функція рослин проявляється лише в тропічних умовах 4. Секреторна функція у рослин проявляється лише коли вони перебувають у стані спокою 5.Правильної відповіді немає

74. Що розмінюють під вільним простором ? 1. Сукупність міжклітинних просторів у тканинах 2. Сукупність міжфібрилярних каналів та порожнин всіх клітин разом із міжклітинниками 3. Простір у клітинах між протопластом та клітинною оболонкою 4. Простір у тканинах, де не розміщуються клітини 5.Правильної відповіді немає

75. Що розуміють під симпластом ? 1. Це внутрішні міжклітинні порожнини у тканинах 2. Це сукупність міжфібрилярних каналів та порожнин всіх клітин разом із міжклітинниками 3. Це сукупність всіх просторів у клітинах між протопластом та клітинною оболонкою 4. Це взаємопов'язана системи протопластів різних клітин між собою за допомогою плазмодесм 5.Правильної відповіді немає

76. Якому механізму належить основна роль у надходженні елементів живлення до вільного простору? 1. Дифузії 2. Масовий потік розчинника та розчиненої речовини 3. Фізико-хімічній адсорбції 4. Дифузії та масовому потоку розчинника та розчиненої речовини 5.Правильної відповіді немає

77. Чи можуть хімічні елементи рухатися по вільному простору? 1. Ні, не можуть 2. Рухаються лише позитивно заряджені іони 3. Рухаються лише негативно заряджені іони 4. Певна частина поглинутих іонів із ґрунту здатна рухатися по вільному простору аж до ендодерми, після чого вони потрапляють у ксилему та рухаються до надземних органів водним током 5.Правильної відповіді немає

78. Де відбувається активне переміщення елементів живлення? 1. Активне переміщення іонів відбувається у вільному просторі 2. Активне переміщення відбувається через плазмолему при потраплянні іонів у протопласт 3. Активне переміщення

відбувається у флоємі 4. Активне переміщення іонів відбувається у ксилемі 5.Правильної відповіді немає

79. Активне переміщення іонів відбувається завдяки 1. Осмосу 2. Фізико-хімічній адсорбції 3. Спеціальних транспортних білків 4. Масовому потоку 5.Правильної відповіді немає

80. Які із транспортних білків здатні переносити іони через мембрани проти електрохімічного градієнта ? 1. Канали 2. Білки переносники 3. Насоси 4. Канали та білки переносники 5.Правильної відповіді немає

81. Основним входом іонів мінеральних речовин у симпласт є 1. Клітини ризодерму 2. Клітини зони розтагування 3. Клітини зони поділу 4. Кореневі волоски 5.Правильної відповіді немає

82. Якими шляхами забезпечується радіальне переміщення іонів в кореневій системі рослин до ксилеми? 1. Завдяки руху водного току, що створюється кореневим тиском 3. Завдяки руху водного току, що створюється транспірацією 3.Завдяки руху іонів по вільному простору та симпласту 4. Завдяки руху водного току, що виникає внаслідок дії кореневого тиску та транспірації 5.Правильної відповіді немає

83. Транспорт поглинутих іонів та органо-мінеральних речовин синтезованих у кореневій системі до надземних органів підтримується 1. Осмосом 2. Дифузією 3. Кореневим тиском 4. Транспірацією 5. Кореневим тиском та транспірацією

84. Який із хімічних елементів входить до складу молекули хлорофілу ? 1. Залізо 2. Кальцій 3. Мідь 4. Магній 5.Правильної відповіді немає

85. Який із елементів живлення негативно впливає на ріст та розвиток рослин картоплі та якість отриманої продукції ? 1. Залізо 2. Хлор 3. Мідь 4. Магній 5.Правильної відповіді немає

РОЗДІЛ 7. РІСТ РОСЛИН

7.1. Загальні поняття про ріст та розвиток рослин

Всі біологічні об'єкти, що населяють Землю здатні до росту та розвитку. Ріст та розвиток рослин відбувається внаслідок тісної їх взаємодії з оточуючим середовищем. Поглинаючи воду, елементи живлення та сонячну енергію зелені рослини ростуть та розвиваються. Кінцеві обриси кожної рослини визначаються перш за все її генетичною програмою та умовами оточуючого середовища.

Ріст це незворотнє збільшення лінійних розмірів, поверхні, маси рослин, новоутворення структур цитоплазми. Ріст відноситься до інтегральних процесів, які є результатом тісної взаємодії органів між собою та рослини в цілому з оточуючим середовищем.

Розвиток рослин це певна послідовність закономірних, генетично визначених якісних змін у рослин, що відбувається впродовж їх життя.

Ріст та розвиток рослин це два взаємопов'язаних життєвих явищ рослин. Їх не можливо відокремити один від одного. Розвиток рослин зумовлюється його ростом і в свою чергу ріст також залежить від розвитку рослин. Переконливим свідченням є інтенсивний ріст стебел злакових рослин після завершення фази кущіння. Ріст в основному відображає кількісні зміни у рослин тоді як розвиток – якісні.

Поряд із поняттям онтогенезу рослин або індивідуальним розвитком існує поняття філогенезу. Це історичний або еволюційний розвиток органічного Світу. Завдяки ньому у природі з'являються нові генетичні форми біологічних об'єктів в тому числі і рослин.

У життєвому циклі кожної рослини умовно виділяють два періоди. Перший називають вегетативним, а другий – генеративним.

Головними ознаками першого вегетативного періоду є:

- Інтенсивно утворюється надземна вегетативна маса рослин;
- Посилено росте коренева система;
- Клітини рослин добре оводнені;
- Відбуваються процеси гілкування та кущіння;
- Закладаються органи квітки.

Впродовж другого періоду відбуваються процеси цвітіння та плодоношення. З настанням цього періоду інтенсивність ростових процесів уповільнюється або ж ріст рослин повністю припиняється. Спостерігається істотна зміна в направленості фізіолого-біохімічних процесів. Поступово зменшується вміст води у клітинах. Відбувається інтенсивне переміщення пластичних речовин із листків в органи плодоношення, яке супроводжується різким зменшення вмісту азоту.

На фітоценотичному рівні показниками росту рослин можуть бути:

- збільшення лінійних розмірів рослини в цілому або ж окремих органів. Це може відноситися до поверхні або ж об'єму;
- збільшення числа органів (утворення нових листків, стебел, коренів);
- збільшення кількості клітин;
- збільшення об'єму клітин;
- збільшення кількості протоплазми;
- збільшення кількості сухих речовин рослини;
- збільшення кількості структурних елементів рослини.

Таблиця 7.1- Вплив строків сівби та попередників на накопичення сухих речовин посівами пшениці озимої сорту Скіф'янка, ц/га (середнє 1992 – 1994 рр.)

Строк сівби	Фаза росту та розвитку рослин пшениці			
	наприкінці весняного кущіння	вихід в трубку	колосіння	тверда стиглість
Чорний пар				
2.IX	22,3	43,2	82,1	107,9
17.IX	20,6	40,4	84,9	111,9
2.X	16,5	37,9	77,3	100,6
Кукурудза на силос				
2.IX	18,3	37,6	74,9	94,9
17.IX	17,2	35,3	79,5	101,6
2.X	15,1	33,1	70,3	88,8

Ріст і розвиток рослин більшості польових культур розпочинається з насіння. В насініні виділяють три основні частини:

1) покривні тканини, які захищають внутрішні тканини насінини від механічних пошкоджень та регулюють газообмін і водообмін між насіниною та оточуючим середовищем;

2) ембріональні тканини, які включають в себе початкові стебельце, корінь і листки;

3) запасні тканини, які містять запасні поживні речовини, що забезпечують проростання насінини та життєдіяльність молодих проростків до переходу їх на автотрофний спосіб життя.

У однодольних рослин польових культур запасною тканиною є ендосперм. Він утворюється внаслідок запліднення центрального ядра зародкового мішку. У дводольних рослин запасна тканина представлена двома сім'ядолями.

Хімічний склад насіння польових культур істотно різниться. Всі польові культури за хімічним складом насіння ділять на три великі групи. Перша група це в основному представники злакових культур, які накопичують у насінні велику кількість вуглеводів і зокрема крохмалю. До другої групи відносять польові культури з високим вмістом білків у насінні. Це бобові культури. Третя група об'єднує культури з високим вмістом у насінні жирів. Представляють її олійні культури. Однак такий поділ є дещо умовним. Так, в насінні сої у великій кількості представлені білки та жири одночасно.

Таблиця 7.2. – Хімічний склад насіння

Групи		Білки	Ліпіди	Вуглеводи	Зола
Насіння з великим вмістом вуглеводів	Злакові	10,63	3,13	65,80	2,58
Насіння з великим вмістом білків	Бобові	28,51	3,77	41,30	3,33
Насіння з великим вмістом жирів	Олійні	25,06	36,65	13,55	5,66

Проростання насіння включає в себе певну послідовність фізичних та фізіолого-біохімічних процесів внаслідок чого з'являється проросток, який з часом здатний до автономного життя. Перший етапом є поглинання води в результаті чого відбувається

набубнявіння насінини. При цьому вона збільшується у розмірах. Насіння різних видів поглинають різну кількість води для свого проростання. Насіння бобових рослин потребує більшої кількості води для свого проростання порівняно з насінням злакових рослин. На третьому етапі ембріональні тканини розростаються, що викликає розрив зовнішньої насінневої оболонки.

Процес проростання насіння супроводжується гідролізом складних органічних речовин у запасних тканинах. Під впливом ферментів полісахариди розкладаються до моносахаридів, білки до амінокислот, жири до жирних кислот, альдегідів та інших речовин. Ці прості сполуки виступають джерелом енергії для росту зародку насінини. З часом ендосперм в однодольних рослин зморщується і засихає. Сім'ядолі в окремих дводольних культур можуть виходити на поверхню ґрунту, вони зеленіють та виконують функції перших листків. Через певний час вони відмирають. Так проростає насіння сої, квасолі та інших видів. У гороху та нуту сім'ядолі на поверхню ґрунту не виносяться, а тому відразу з'являються листки.

7.2.Клітинні основи росту

В основі росту рослин лежать два процеси: збільшення кількості клітин внаслідок їх поділу та розтягіння клітин. Кожна клітина проходить три етапи або фази росту: ембріональна фаза, фаза розтягання, фаза внутрішньої диференціації, старіння і відмирання.

Клітини які перебувають в ембріональній фазі характеризуються певними специфічними ознаками. Головною серед них є повна їх заповненість цитоплазмою та відсутність вакуолі. Вони містять багато запасних речовин таких як вуглеводи та білки. Розміри таких клітин відносно сталі, але після досягнення відповідного розміру вони набувають здатності до поділу. Лише перебуваючі у цій фазі рослинні клітини здатні до ділення.

Клітини, що діляться мають низький вміст ІОК та АБК і водночас відносно високий – цитокінінів. Вважається, що у таких клітинах синтезується певний білок, який індукує їх поділ. Його синтез припиняється за декілька десятків хвилин до початку мітозу. Ембріональні клітини характеризуються інтенсивним обміном речовин. Тому у ембріональних клітинах високий вміст вітамінів, амінокислот та інших важливих речовин.

Клітини в ембріональній фазі утворюють так звані меристеми. Їх поділяють на первинні та вторинні.

Первинні меристеми утворюються безпосередньо із тканини зародка і розміщуються у конусах наростання стебла і кореня, а також прокамбія.

Вторинні меристеми розвиваються із клітин епідермісу або ж клітин первинної кори.

У другій фазі у клітин з'являються вакуолі. Їх кількість спочатку є великою але згодом вони зливаються і утворюється одна вакуоля. Розміри клітини збільшуються у 50 – 100 разів і при цьому вони втрачають здатність до ділення. Зростає концентрація клітинного соку за рахунок цукрів, амінокислот та різних іонів. Такі клітини інтенсивно дихають.

Збільшення розміру рослин обумовлюється в основному ростом клітин у фазу розтягання. Ріст клітин у цю фазу стимулюється ауксинами *a* та *b*, а також гетероауксином $C_{10}H_9O_2N$. Вони стимулюють ріст клітинних оболонок завдяки новоутворенням полімерів, що їх складають. При цьому одночасно відбувається розрив зв'язків кальцію із вуглеводним компонентом клітинних оболонок, що підвищує їх еластичність.

У кінці фази розтягування відбувається лігніфікація клітинних оболонок, збільшується вміст фенольних інгібіторів та АБК, спостерігається зменшення кількості ауксину.

Висока інтенсивність аеробного дихання клітин у фазу розтягування супроводжується максимальною їх поглинальною активністю та високим метаболізмом. Але їх стійкість до несприятливих умов зовнішнього середовища є вкрай низькою. Тому під час приморозків у рослин польових культур впершу чергу пошкоджуються клітини, що перебувають у фазі розтягування.

У першій і другій фазі у клітин відсутні специфічні особливості їх морфологічної будови. Вони з'являються лише у третій фазі. У фазу диференціації створюються всі основні групи і типи тканин характерні для рослин. Процес спеціалізації клітин є наслідком диференціальної активності генів. Відбувається послідовна реалізація генетичної програми. Водночас велике значення мають ауксини. У цю фазу відбуваються важливі структурні зміни у клітинній оболонці. З'являються нові шари целюлози, відбувається включення лігніну та

суберину. Завдяки структурно-біохімічним змінам спеціалізовані клітини набувають здатності виконувати певні функції.

Процес перетворення ембріональної клітини у спеціалізовану називається диференціацією.

Старіння та природне відмирання завершує індивідуальний розвиток клітини. Починають переважати гідролітичні процеси над синтетичними, зменшується вміст рибонуклеїнових кислот, активізується пероксидаза та інші кислі протеази. Відбувається руйнація молекул хлорофілу, хлоропластів, різко зростає проникність мембран. Процес старіння клітин, на думку вчених, є наслідком нагромадження різноманітних ушкоджень в генетичному апараті, мембранах та інших клітинних органелах. Не виключається також негативний вплив різноманітних отруйних речовин накопичених у клітинних включеннях. Старіння також супроводжується зменшенням кількості фітогормонів з одночасним збільшенням кількості етилену та абсцизової кислоти.

7.3. Типи росту

Різним органам рослин властиві різні типи росту, які визначаються місцем розміщення меристем.

Апікальний ріст характеризується тим, що меристеми займають термінальне положення, а тому орган росте своєю верхівкою. Такий тип характерний для стебел та коренів. Тривалість їх росту визначається активністю меристем. Вона може зберігатися впродовж тривалого відрізка часу навіть до декількох сотень років. Тому такі меристеми, які залишаються активними впродовж тривалого часу називають недетермінованими. Меристеми, які залишаються ембріональними обмежений час, називають детермінованими. Їх клітини зберігають здатність до ділення до того часу поки орган не досягне свого повного розвитку. Це спостерігається у плодів, квіток, листків.

Інтеркалярний ріст відбувається за рахунок вставних меристем, які розміщуються між клітинами, що завершили свій розвиток. Тому ріст відбувається по всій довжині органу. Цей тип чітко виявляється у стебел злакових рослин. Вставні меристеми можуть зберігати свою активність впродовж тривалого часу. Завдяки цьому полегли посіви злакових культур здатні випрямлятися.

Базальний тип росту – органи ростуть своєю основою. Характерний для квіткових стрілок, листків злакових рослин.

Ріст стебел у товщину відбувається в результаті ділення клітин латеральних меристем – камбію та пробкового камбію. Камбій розташовується між ксилемою і флоемою. Тому внутрішні його клітини утворюють ксилему, а зовнішні периферійні – флоему.

7.4.Добова ритміка росту

Вивчення особливостей росту рослин в цілому чи окремих органів впродовж доби та періоду вегетації дозволило виявити ряд закономірностей, які мають теоретичне та практичне значення і їх враховують при вирощуванні польових культур. Виділяють наступні типи добової ритмичності росту рослин та їх органів:

- синусоїдальний тип росту рослин – добова крива інтенсивності росту має вигляд синусоїди із фазою максимуму в денні і мінімуму в ранкові години. Така ритмічність характерна для пшениці, жита, кукурудзи та інших культур;

- угловий тип росту – зміна високої і низької інтенсивності відбувається під тупим і гострим кутом і крива має один максимум і один мінімум інтенсивності росту впродовж доби (стебла, листки і суцвіття люпину жовтого);

- імпульсний тип росту – зміна високої і низької інтенсивності росту відбувається імпульсно, скочкоподібно під прямим і гострим кутом. Максимальна інтенсивність росту припадає на 20-21 годину і зберігається впродовж ночі, а в денні години інтенсивність росту зменшується (листя і коренеплоди цукрових буряків, клубні картоплі);

- імпульсно-релаксаційний тип росту – зміна інтенсивності росту впродовж доби відбувається рівномірно. В нічні години інтенсивність зростає, а в денні зменшується (морква, клубні картоплі);

- двохвильовий тип росту – на протязі доби інтенсивність росту досягає два рази свого максимального і мінімального значення (стебла і листки картоплі);

➤ відносно рівний тип росту – інтенсивність росту впродовж доби майже не змінюється. Спостерігається у різних видів рослин при сталій добовій температурі повітря.

7.5. Показники інтенсивності росту

Інтенсивність росту рослин чи їх органів визначають шляхом вимірювання їх довжини, об'єму, зважування сирої чи сухої ваги. Для характеристики інтенсивності росту рослин використовують ряд показників.

Відносний ріст визначають як відсоток приросту рослини або органу до початкових показників:

$$R = \frac{W_2 - W_1}{W_1} \cdot 100 \quad (7.1)$$

де

W_1 - початкова вага або розмір органу;

W_2 - вага або розмір органу на даний час.

Абсолютна швидкість росту це величина приросту за певний проміжок часу віднесений до одиниці часу.

$$K = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \quad (7.2)$$

де

W_1 – початковий показник;

W_2 – кінцевий показник;

$t_2 - t_1$ проміжок часу.

Інтенсивність росту польових культур є різною. У більшості рослин польових культур вона не перевищує 0,005 мм за хвилину. Проте відомо, що тичинки злакових рослин здатні рости з інтенсивності близько 0,2 мм за хвилину, а стебла тикви – 0,1 мм. Рекордсменом росту серед рослин є бамбук. Його стебла забезпечують приріст близько 1 мм за хвилину.

7.6. Вплив факторів зовнішнього середовища на ріст рослин

Умови зовнішнього середовища суттєво впливають на ріст рослин. До того ж їх дія у більшості випадків є взаємопов'язаною. Тому сучасні агротехнології вирощування польових культур

базуються на урахуванні дії факторів оточуючого середовища на ріст та розвиток рослин.

Всі фактори довкілля, що діють на рослини, поділяють на декілька груп :

- кліматичні – до них належать температура, вода, світло, швидкість руху повітря, газовий склад та інші;
- едафічні – структура ґрунту, водні, фізичні його властивості та хімічний склад;
- біотичні – різні мікроорганізми, а також рослинні і тваринні організми.

7.6.1. Температура та ріст рослин

Серед факторів зовнішнього середовища особливо великий вплив на ріст рослин має температура, тому її відносять до основних факторів життя рослин. Ріст рослин польових культур відбувається у досить широкому діапазоні температур. Для кожного виду рослин можна виділити три температурні точки. Мінімальна температура, за якої ріст рослин розпочинається. Оптимальна температура яка найбільш повно відповідає біологічним вимогам рослин та забезпечує максимальну інтенсивність їх росту. Максимальна температура це верхня межа температури оточуючого середовища вище якої ріст рослин не можливий.

Рослини поділяють на теплолюбиві та холодостійкі. До теплолюбивих відносять ті, які для росту потребують температури вище за 10 °С (кукурудза, гарбуз, диня, огірок). Холодостійкі це ті які здатні рости за температури оточуючого середовища 0 – 5°С (пшениця, ячмінь, жито, овес та інші).

Для більшості рослин наших широт в тому числі і польових культур мінімальна температура лежить близько 0°С або ж дещо вище. У тропічних рослин мінімальна температура для початкових ростових процесів становить 10°С. Разом з тим слід пам'ятати, що вимоги до тепла у рослин польових культур змінюється у різні фази росту та розвитку. До того ж інтенсивність росту також є різною у різних рослин за одного і того ж температурного режиму.

У холодостійких культур таких як пшениця, жито, ячмінь та інших насіння починає проростати за температури дещо вищої за 0°С,

а у теплолюбивих таких як соя, кукурудза, сорго – 6°C та вище. За вказаних температур насіння цих польових культур лише здатне до проростання, але ці температури не є оптимальними, а тому тривалість проростання істотно подовжується.

Оптимальні температури для росту рослин польових культур є також різними. Активний ріст холодостійких рослин розпочинається при температурі вище 5°C, а у теплолюбивих – 10°C і вище. Наприклад, рослини пшениці озимої інтенсивно ростуть при температурі вище 10°C тоді як рослини кукурудзи за такої температури повністю зупиняються в рості. Добре відомо, що сходи рослин польових культур по-різному витримують приморозки. Так, сходи ячменю, вівса можуть витримати короткочасне зниження температури повітря до мінус 6-7°C тоді як сходи сорго повністю гинуть навіть за 0°C.

Таблиця 7.3. – Відношення рослин польових культур до температури, °C

Польові культури	Мінімальна для проростання насіння	Найбільш сприятлива в період активного росту
Пшениця	1 – 2	15 – 18
Жито	1 – 2	18 – 20
Ячмінь ярий	1 – 2	18 – 22
Гречка	6 – 8	17 – 19
Горох	1 – 2	15 – 18
Соя	8 – 10	18 – 25
Квасоля	10	22 – 25
Кукурудза	6 – 8	24 – 25
Соняшник	3 – 5	24 – 27
Сорго	10 – 12	30 – 35
Кормові боби	3 – 4	15 – 18
Овес	1 – 2	15 – 18

Верхні межі температури оточуючого середовища є також різними для рослин польових культур. Проте для більшості рослин вони складають близько 35°C. З підвищенням температури повітря від мінімальної межі до оптимальної інтенсивність росту рослин підвищується. В подальшому ріст уповільнюється і за максимальної межі він повністю зупиняється.

Таблиця 7.4. – Здатність рослин польових культур витримувати короткочасні приморозки

Польові культури	Температура °С
Гірчиця	мінус 5
Гречка	мінус 3
Горох	мінус 5 – 7
Кукурудза	мінус 3 – 5
Квасоля	мінус 0,5 – 1,0
Коріандр	мінус 8 - 10
Просо	мінус 2
Кормові боби	мінус 3 – 5
Льон олійний	мінус 3 – 4
Ячмінь ярий	мінус 3 – 4
Овес	мінус 3 – 5
Соя	мінус 1 – 2
Сорго	сходи гинуть при 0

Для росту рослин важливе значення має зміна температури повітря впродовж доби. В денні години вона повинна бути вищою, а у нічні – навпаки нижчою. Таке явище Ф.Вент назвав термоперіодизмом. Багато вчених звертають увагу на те, що найбільша інтенсивність росту рослин польових культур досягається у періоди коли температура повітря вдень не перевищує нічні показники на 4 – 6°C. Великі перепади між нічними та денними температурами негативно впливають не лише на ріст рослин, а й насінневу їх продуктивність та навіть якість отриманої продукції. У сої при значних перепадах між нічними та денними температурами спостерігається велика абортівність насіння, а у високоолеїнових форм соняшнику зменшується вміст олеїнової кислоти.

7.6.2. Світло та інтенсивність росту

Світло це один із головних факторів життя всіх зелених рослин включаючи польові сільськогосподарські рослини. Без світла неможливий синтез хлорофілу у рослинах, а відповідно і фотосинтетична їх діяльність. Без здійснення цього надзвичайно важливого фізіолого-біохімічного процесу зелені рослини втрачають свою глобальну перевагу перед іншими автотрофними організмами.

Недостатня інтенсивність освітлення має негативний вплив на ріст польових культур. Вченими переконливо доведено, що світло стримує ріст клітин у фазі розтягування тоді як темрява навпаки прискорює цей процес. Тому затінення рослин у посівах польових культур впершу чергу сприяє їх видовженню та етиоляції.

Наслідками недостатнього освітлення рослин на фітоценотичному рівні посівів є зменшення кількості хлорофілу у листках, передчасне відмирання нижніх листків, вилягання рослин, зменшення їх стійкості до враження хворобами. Все це викликає різке зменшення врожайності посівів та погіршення якісних показників рослинницької продукції.

Тому при вирощуванні сільськогосподарських культур надзвичайно важливо створити оптимальні умови освітлення рослин у посівах. Більшість агротехнічних прийомів прямо або ж опосередковано впливають на умови світлового режиму. Але є ряд агротехнічних прийомів, які мають найбільш істотний вплив на світловий режим. Впершу чергу це щільність рослин у посівах. У більшості польових культур вона залежить від норми висіву. Проте у польових культур рослини яких здатні до кущіння чи гілкування, світловий режим таких посівів буде залежати і від цих процесів. Загущення посівів завжди буде погіршувати умови освітлення рослин.

Присутність бур'янів у посівах польових культур завжди має негативний вплив на світловий режим посівів. Особливо небезпечним є забур'яненість посівів на початку їх розвитку. Бур'яни є конкурентами культурних рослин не лише за світло, а й воду, елементи живлення та інші фактори життя. Внаслідок забур'янення знижується врожайність та погіршується якість отриманого врожаю. Тому в сучасних агротехнологіях для обмеження чисельності бур'янів у посівах широко застосовуються гербіциди.

7.6.3. Вода як фактор росту

Великий вміст води у клітинах рослин, що активно вегетують, свідчить про великий її вплив на ріст. Достатнє вологозабезпечення рослин водою сприяє доброму росту та розвитку рослин польових культур. За таких умов у рослинах інтенсивно протікає процес фотосинтезу, а відповідно кількість синтезованих речовин у них

збільшується. За доброго вологозабезпечення синтетичні процеси переважають над процесами гідролізу, а тому у рослинах виникає спрямований напрямок обміну речовин.

Проростання насіння польових культур відбувається лише за певного вмісту у ньому води. За більш низького її вмісту насіння перебуває у стані спокою та зберігає свої господарські та посівні властивості впродовж тривалого часу. Для свого проростання насіння різних видів рослин поглинає не однакову кількість води. Чим більший вміст білків тим більшу кількість води поглинає таке насіння при проростанні (таблиця 7.5).

Таблиця 7.5. — Кількість води, яку поглинає насіння при своєму проростанні, % від ваги

Польова культура	Відсоток води, що поглинається
Пшениця	48 – 59
Жито	64 – 78
Ячмінь	58 – 60
Овес	76 – 85
Кукурудза	25 – 35
Просо	25 – 27
Горох	110 – 115
Люпин	130 – 142
Соя	130 – 140
Коноплі	70 – 78

Дефіцит доступної води у ґрунті негативно впливає на ріст рослин. В умовах посухи спостерігається зменшення висоти рослин, площі листової поверхні, повітряно-сухої ваги, розмірів генеративних органів і як наслідок цього зниження індивідуальної продуктивності рослин. Тривала посуха викликає значне зменшення врожайності посівів польових культур та зниження якості врожаю.

7.7. Генетичні фактори росту рослин

Ріст рослин перебуває під впливом генетичних факторів. Добре відомі та широко використовуються у сільськогосподарському виробництві два генетичних явища такі як поліплоїдія та гетерозис, які мають значний вплив на ріст рослин.

Поліплоїдія це кратне збільшення кількості хромосом у рослин (у вузькому розумінні цього поняття). Подвоєння кількості хромосом у більшості випадків веде до збільшення вегетативної маси рослин. Тому явище поліплоїдії широко використовують у селекції кормових культур або ж польових, овочевих чи технічних культур у яких господарсько-цінний урожай представлений вегетативними органами. В останнє двадцятиріччя в сільськогосподарському виробництві широко поширені триплоїди цукрових буряків. У соматичних клітинах таких рослин міститься 27 хромосом проти 18 у звичайних диплоїдних форм. Вони мають вищу врожайність на 15 – 25 % порівняно з диплоїдними аналогами.

Гетерозис це підвищення життєздатності гібридних рослин першого покоління порівняно з батьківськими формами. Гетерозис може торкатися всіх ознак та властивостей рослин, а тому його поділяють на вегетативний, репродуктивний та адаптивний. Вегетативний гетерозис проявляється у збільшенні лінійних розмірів, ваги гібридних рослин першого покоління порівняно до батьківських форм. Така форма гетерозису викликає особливу зацікавленість селекціонерів при створенні нових сортів у польових культур у яких в якості врожаю збирають вегетативні органи. Це можуть бути томати, солодкий перець, кукурудза на силос чи зелену масу, тощо. Репродуктивна форма гетерозису виявляється у підвищенні насінневої репродуктивності. Цю форму гетерозису використовують при селекції кукурудзи на зерно, соняшнику та інших культур. Адаптивний гетерозис це підвищення адаптивних властивостей рослин до умов оточуючого середовища, тобто посухостійкості, зимостійкості, жаростійкості.

Явище гетерозису має свої особливості. Воно проявляється лише у гібридних рослин першого покоління і у наступних поколіннях поступово згасає. Тому використання високогетерозисних гібридів у сільськогосподарському виробництві потребує щорічного придбання насіння для товарних посівів. Поряд з підвищенням врожайності на 15 – 40% високогетерозисні гібриди мають ряд технологічних переваг перед сортами популяціями. Оскільки гібридні рослини першого покоління є одноманітними не лише за морфологічними ознаками, а й за біологічними властивостями, то це забезпечує рівномірний ріст та розвиток рослин у посівах. В свою чергу це головна передумова щодо безпечного застосування

гербіцидів та рістрегулюючих речовин при вирощуванні польових культур.

7.8.Спокій у рослин

Періоди активного росту рослин періодично перериваються уповільненням ростових процесів або ж повним їх припиненням. Рослини входять у стан спокою. Факторами які спонукають до переходу рослин у стан спокою можуть бути температура оточуючого середовища або вода. У помірних широтах рослини входять у стан спокою внаслідок зниження температурного режиму нижче біологічних вимог рослин до температур, яка забезпечує активну їх вегетацію. Тобто впродовж пізньоосіннього, зимового та ранньовесняного періодів всі багаторічні рослини, включаючи однорічні озимі, перебувають у стані спокою. В окремих місцях Земної кулі рослини входять в стан спокою внаслідок настання посушливого періоду на фоні сприятливого для росту температурного режиму рослин. У більшості багаторічних рослин перед входженням рослин у стан спокою спостерігається опадання листків. Тому спокій це фізіологічно спадкова відповідь рослин на несприятливі умови росту та розвитку, яка відображає їх адаптацію до певних умов життя.

Спокій – це стан рослин який характеризується відсутністю ростових процесів, різкою пригніченістю дихання та обмінних процесів. Це нормальний фізіологічний стан рослин завдяки якому вони здатні переживати несприятливі умови оточуючого середовища.

Виділяють глибокий та вимушений спокій. Глибокий фізіологічний спокій у рослин викликаний внутрішніми факторами рослин. Вимушений спокій зумовлений факторами зовнішнього середовища. Принципова відміна між глибоким та вимушеним спокоєм криється в тому, що при глибокому фізіологічному спокоєм рослини не здатні до росту навіть за сприятливих умов зовнішнього середовища, тоді як при вимушеному спокоєм рослини можуть відразу відновити активний ріст з настанням сприятливих умов.

У сільськогосподарському виробництві фахівці мають справу з обома типами спокою. У стані вимушеного спокою перебуває насіння польових культур впродовж його зберігання. Достатньо створити відповідні умови зволоження і таке насіння проростає навіть у сховищах.

Глибокий фізіологічний спокій проявляється не лише у бруньок дерев після опадання листків, клубенів картоплі після збирання врожаю, а й багатьох інших однорічних польових культур. У більшості польових культур відразу після збирання врожаю насіння не здатне до дружнього проростання. Це явище отримало назву післязбирального дозрівання насіння. Після його завершення насіння польових культур набуває високих посівних властивостей та здатне до активного проростання. Тривалість післязбирального дозрівання є різною. Найдовшим воно є у бавовнику і триває майже сім місяців, а у кукурудзи воно майже відсутнє.

Суть післязбирального дозрівання полягає в тому, що у свіжозібраного насіння запасні поживні речовини не придатні для живлення зародку. Впродовж післязбирального дозрівання відбувається перебудова запасних речовин у форми якими може живитися зародок.

Явище післязбирального дозрівання насіння слід обов'язково враховувати при вирощуванні насіння польових культур. Перевірка насіння на посівні властивості відразу після його збирання до завершення процесу післязбирального дозрівання може привести до хибних висновків. Тому слід дочекатися завершення післязбирального дозрівання насіння і лише після цього перевіряти його на посівні властивості.

В окремих регіонах Земної кулі післязбиральне дозрівання у озимих культур зумовлює створення так званих перехідних фондів насіння. Для сівби використовують насіння минулого року тому що період від збирання до сівби є коротшим за тривалість післязбирального дозрівання насіння. Впродовж такого відрізка часу насіння не встигає у рік збирання пройти післязбиральне дозрівання і тому для сівби використовують насіння минулого року.

Глибокий фізіологічний спокій у насіння сільськогосподарських культур може бути зумовлений рядом причин як морфологічного так і біохімічного характеру.

Спокій у рослин має як позитивне так і негативне значення. Для тривалого зберігання сільськогосподарської продукції важливо подовжити терміни перебування її у глибокому спокою, коли протікання біохімічних процесів у клітинах зводиться до мінімальної інтенсивності. Такий стан запобігає надмірним втратам сухих речовин, погіршення якості продукції та подовжує терміни її

придатності. Водночас добре відомо, що глибокий фізіологічний спокій може бути головною перепорою для отримання двох урожаїв однієї і тієї ж культури впродовж одного року при сприятливих умовах оточуючого середовища для росту та розвитку рослин. Здатність насіння бур'янів перебувати у тривалому спокої зумовлює накопичення його у ґрунті, що погіршує фітосанітарний стан посівів польових культур і досить часто створює непередбачуваність появи у посівах тих чи інших видів злісних бур'янів.

Тому уже впродовж тривалого часу зусилля багатьох вчених спрямовані на розробку ефективних заходів щодо управління спокоєм у рослин. Такі розробки мають велике практичне значення в насінництві польових культур, квітникарстві, овочівництві та лісництві. В одних випадках виникає необхідність подовження тривалості спокою, а в інших навпаки – скорочення. У південних регіонах України вегетаційний період є досить довгим. Це створює добрі передумови для вирощування двох урожаїв тієї чи іншої культури впродовж одного року. Тому виникає необхідність переривання спокою у насіння чи посадкового матеріалу. Це роблять використовуючи фізичні чи хімічні фактори. В якості фізичних факторів використовують воду, температуру, світло, гази, електромагнітне поле, іонізуючі випробування. Із хімічних речовин для цього можна використати гіберелінову кислоту, цитокініни, абсцизову кислоту, етилен та інші.

7.9.Рухи рослин

Спостереження за ростом рослин дозволяє візуально переконуватися в тому, що рослини змінюють розташування своїх органів у просторі, а відповідно вони здатні рухатися. Це відноситься як до надземних органів, так і кореневої системи. Добре відомо, що висота рослин окремих видів польових культур може сягати до 5 м, а у тропічних дерев навіть до 70 м. Корені рослин польових культур також здатні проникати глибоко в ґрунт та у різні боки. Наприклад, окремі корені кукурудзи можуть сягати глибини до 5 м, а у тикви та кавунів навіть більше 10 м. Враховуючи, що коренева система рослин включає в себе велику кількість коренів то навіть добова її прирости можуть сягати декількох метрів, а за весь період вегетації рослин це становить сотні кілометрів. Звичайно, що такі рухи рослин

відбуваються впродовж тривалого періоду. Водночас відомі рухи рослин, які помітні впродовж відносно короткого проміжку часу.

Всебічне вивчення рухів у рослин дозволило вченим зробити висновок про те, що в їх основі лежить реакція рослин на певні фактори оточуючого середовища. Завдяки рухам відбувається взаємозв'язок рослин з оточуючим середовищем. Тому виділяють дві групи рухів у рослин: тропізми та настичні рухи.

Тропізми – це рухи рослин, які викликані однобічною дією факторів зовнішнього середовища. Залежно від того який із факторів зовнішнього середовища зумовлює відповідних рух рослин їх поділяють: геотропізми, фототропізми, гідротропізми, хемотропізми, травмотропізми.

Геотропізми це рухи різних органів рослин викликані дією сили земного тяжіння. Це надзвичайно впливовий фактор. Тисячолітня практика вирощування польових культур переконливо засвідчила, що при сівбі всіх культур первинні корені та стебло при проростанні насіння ростуть паралельно дії сили земного тяжіння. Корені ростуть вниз, а стебло - вгору. Органи рослин, які займають вертикальне положення називаються ортотропними. Органи розміщені під прямим кутом до ортотропних носять назву діатропних, а під любым іншим кутом – плагіатропних.

Властивість органів рослин рости за напрямком дії сили земного тяжіння називається позитивним геотропізмом. Властивий він стрижневому кореню. Негативний геотропізм характерний для центрального стебла, яке росте прямопротилежно дії земного тяжіння.

Фототропізмами називаються рухи у рослин викликані однобічною дією світла. Фототропічні рухи є однією із форм пристосування рослин до умов освітлення. Надземним органам більшості рослин властиві позитивні фототропічні рухи. Особливо чітко це виявляється у кімнатних рослин. При вирощуванні їх на підвіконнях вони завжди тягнуться до світла, про що переконливо свідчить вигнута їх форма в бік вікна. Разом з тим у надземних органів рослин може проявлятися і негативний фототропізм. Надзвичайно висока інтенсивність освітлення може викликати негативний фототропізм. Вчені стверджують, що можна для кожного виду рослин підібрати таку освітленість з усіх боків за якої прояви фототропічної реакції у рослин будуть взагалі відсутні.

Коренева система більшості рослин взагалі не реагує на світло. Проте окремим видам рослин властива позитивна фототропічна реакція коренів (цибуля) або ж різко негативна як у гірчиці білої.

Фотоперіодична реакція надземних органів рослин польових культур має надзвичайно велике значення. Листкові пластинки намагаються зайняти перпендикулярне положення до сонячних променів. Таке явище носить назву діафототропізмом. Це збільшує ефективність поглинання сонячної енергії в процесі фотосинтезу. Водночас таке просторове розташування листків підвищує температуру рослин та посилює інтенсивність транспірації, а відповідно в посушливих умовах веде до негативних наслідків. Тому в ряді селекційних програм з кукурудзи ведеться цілеспрямована робота по створенню гібридів кукурудзи з еректоїдним розташуванням листків. В такому випадку прояви діафототропічної реакції у рослин кукурудзи обмежені генетичними факторами.

Хемотропізми це рухи рослин зумовлені дією різних хімічних речовин або ж фізичних факторів. Коренева система всіх польових культур проявляє позитивних хемотропізм. Основна маса коренів у всіх польових культур концентрується в орному шарі ґрунту, який містить значно більшу кількість елементів живлення для рослин порівняно з іншими шарами. Лізіметричні дослідження переконливо свідчать, що дійсно корені польових культур зосереджуються у тій частині ґрунту, де міститься більше доступних елементів живлення.

Різноманітністю хемотропічних рухів у рослин є гідротропізм. Коренева система всіх рослин польових культур проявляє позитивний гідротропізм. Корені ростуть в напрямку підвищеної вологості ґрунту. Візуальним свідченням позитивного гідротропізму коренів рослин є спрямованість кореневої системи калини до води, що росте на березі водоймищ.

Травмотропізми – рухи рослин викликані механічними пошкодженнями чи перепонами. Вони були відомі ще Ч.Дарвіну. Свідченням таких рухів є вигини стебел чи коренів зумовлені різноманітними механічними перепонами для їх росту.

У рослин поряд із тропізмами відомі так звані настичні рухи. Це рухи рослин зумовлені фактором зовнішнього середовища, який рівномірно розосереджений у просторі навколо рослини. Факторами настичних рухів можуть бути температура, вологість повітря,

інтенсивність світла та інш. Тому виділяють термонастії, фотонастії, сеймонастії, гідронастії, хемонастії та інші їх види.

Дуже поширеними у рослинному Світі є ніктінастичні рухи. Вони викликані зміною дня і ночі. У багатьох рослин квітки рано вранці відкриваються і на ніч закриваються. Серед польових культур типовим представником є конюшина. Поряд з цим поширена група рослин у яких квітки відкриваються вечером і закриваються рано вранці. До цієї групи відноситься матіола, садовий табак та інш.

Термонастії – це рухи у рослин, що викликані зміною температури оточуючого середовища. При різкій зміні температури оточуючого середовища в окремих видів рослин проявляються термонастичні рухи. Особливо помітним є розкриття квіток тюльпанів при внесенні їх у тепле приміщення.

У рослин проявляються також сейсмонастичні рухи. Вони зумовлені механічними факторами. Це відповідь рослин на поштовхи, струшування, які відчують рослини. Відомо, що листки мімози (*Mimosa pudica*) відразу складається якщо доторкнутися до їх кінчиків. В окремих видів сейсмонастичні рухи сприяють процесу запилення.

В основі тропізмів та настичних рухів рослин лежить ріст. Лише рослини чи їх органи, які не закінчили свій ріст здатні до рухів. Всі рухи рослин проявляються завдяки різній інтенсивності росту тканин на протилежних боках органів. Після злив та буревіїв досить часто відбувається вилягання посівів польових культур. За певних умов рослини здатні випрямитися. При виляганні посівів у фазу трубкування рослини здатні випрямитися і на час збирання врожаю про це явище будуть свідчити лише вигини стебел у його нижній частині. Якщо вилягання посівів пшениці відбулося у фазу колосіння чи цвітіння то випрямлення відбувається лише у верхній частині стебел, де ріст міжвузлів ще не закінчився. В обох випадках випрямлення стебел відбувається тому, що нижній бік стебла росте інтенсивніше за верхній. Спостерігається так званий геотропічний вигін.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Дайте визначення хемотропізму 1. *Рухи рослин, що викликані водою*
2. *Рухи рослин, що викликані односторонньою дією елементів*

живлення 3. Рухи рослин, що викликані зміною дня та ночі 4. Рухи рослин, що викликані силою тяжіння 5. Правильної відповіді немає

2. Дайте визначення глибокого спокою у рослин 1. Це спокій у рослин, що викликаний факторами зовнішнього середовища 2. Це спокій у рослин, що викликаний внутрішніми факторами рослин 3. Це спокій у рослин, що викликаний взаємодією зовнішніх факторів оточуючого середовища та внутрішніми факторами рослин 4. Правильної відповіді немає

3. Базальний тип росту характеризується 1. Зона росту розташована на верхівці органу, що росту 2. Зона росту розташована у основи органу, що росту 3. Зона росту розташована між тканинами, що закінчили свій ріст 4. Правильної відповіді немає

4. Яка із фаз індивідуального росту клітин характеризується відсутністю вакуолі ? 1. Ембріональна 2. Фаза розтягнення 3. Фаза диференціації 4. Фаза розтягнення та диференціації 5. Правильної відповіді немає

5. Дайте визначення термонастіям 1. Рухи рослин, що викликані водою 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією світла 3. Рухи рослин, що викликані зміною дня та ночі 4. Рухи рослин, що викликані силою тяжіння 5. Рухи у рослин, що викликані температурою повітря

6. Охарактеризуйте вугловий тип добової ритмічності росту рослин 1.Добова крива ритмічності росту має один максимум та один мінімум. Їх зміна відбувається під гострим та тупим кутом. 2. Добова крива ритмічності росту має вигляд синусоїди з одним максимумом та одним мінімумом. 3. Добова крива ритмічності росту має два мінімуму та два максимуми інтенсивності росту. 4. Впродовж доби інтенсивність росту рослин чи їх органів є відносно рівномірною 5. Правильної відповіді немає

7. Дайте визначення тропізмів у рослин 1. Рухи рослин, що викликані факторами зовнішнього середовища, які рівномірно розповсюджені у просторі 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією факторів зовнішнього середовища 3. Рухи рослин, що викликані внутрішніми факторами рослин 4. Рухи рослин, що викликані взаємодією внутрішніх факторів рослин із факторами оточуючого середовища 5. Правильної відповіді немає

8. Позитивний геотропізм виявляється у 1. Ріст коренів рослин завжди спрямований у ґрунт 2. Ріст коренів рослин спрямований

паралельно до поверхні ґрунту 3. Ріст коренів рослин завжди спрямований у бік більшої концентрації елементів живлення у ґрунті 4. Ріст коренів рослин спрямований до води 5. Правильної відповіді немає

9. До ортотропних органів у рослин відносять 1. Органи, які ростуть під прямим кутом до головного стебла 2. Органи, що ростуть не під прямим кутом до головного стебла 3. Органи, що займають чітко вертикальне положення 4. Органи, що займають чітко горизонтальне положення до поверхні ґрунту 5. Правильної відповіді немає

10. Дайте визначення фототропічних рухів у рослин 1. Рухи рослин, що викликані факторами зовнішнього середовища, які рівномірно розповсюджені у просторі 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією світла 3. Рухи рослин, що викликані зміною дня та ночі 4. Рухи рослин, що викликані силою тяжіння 5. Правильної відповіді немає

11. До яких рухів відносяться рухи у рослин, коли квітки у окремих видів рослин закриваються на ніч ? 1. Фототропізми 2. Ніктінастії 3. Фотонастії 4. Термонастії 5. Правильної відповіді немає

12. Що лежить в основі фототропічних рухів у рослин ? 1. Різна освітленість рослин 2. Різна інтенсивність росту освітленої та затемненої сторін органів рослин 3. Різна забезпеченість різних сторін органу елементами живлення 4. Різна водозабезпеченість клітин освітленої та затемненої сторони органу 5. Правильної відповіді немає

13. Дайте визначення гідротропізму 1. Рухи рослин, що викликані водою 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією світла 3. Рухи рослин, що викликані зміною дня та ночі 4. Рухи рослин, що викликані силою тяжіння 5. Правильної відповіді немає

14. Дайте визначення настичних рухів у рослин 1. Рухи рослин, що викликані факторами зовнішнього середовища, які рівномірно розповсюджені у просторі 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією факторів зовнішнього середовища 3. Рухи рослин, що викликані внутрішніми факторами рослин 4. Рухи рослин, що викликані взаємодією внутрішніх факторів рослин із факторами оточуючого середовища 5. Правильної відповіді немає

15. Охарактеризуйте двохвильовий тип добової ритмічності росту рослин 1.Добова крива ритмічності росту має один максимум та один мінімум. Їх зміна відбувається під гострим та тупим кутом. 2. Добова крива ритмічності росту має вигляд синусоїди з одним максимумом та одним мінімумом. 3. Добова крива ритмічності росту має два мінімуму та два максимуми інтенсивності росту. 4. Впродовж доби інтенсивність росту рослин чи їх органів є відносно рівномірною 5. Правильної відповіді немає

16. До яких рухів відносяться рухи, що пов'язані із відкриттям квіток, коли Ви їх заносите до кімнати? 1.Фототропізми 2. Ніктінастії 3. Фотонастії 4. Термонастії 5. Правильної відповіді немає

17. До негативних наслідків тривалого післязбирального дозрівання насіння відноситься 1. Накопичення бур'янів у посівах польових культур 2.Непередбачуваність проростання насіння бур'янів у посівах польових культур 3. Погіршення умов живлення рослин польових культур 4. Відтермінування строків сівби 5. Наслідки зазначені у першій та другій відповідях

18. Які клітини утворюють мерістеми? 1. Клітини, що перебувають у ембріональній фазі 2. Клітини, що перебувають у фазі розтягання 3. Клітини, що перебувають у фазі диференціації 4. Клітини, що перебувають у фазі розтягання та диференціації 5. Правильної відповіді немає

19. В насінні пшениці в якості запасних поживних речовин містяться в основному 1. Білки 2. Вуглеводи 3. Жири 4.Жири та білки 5. Правильної відповіді немає

20. В якому із явищ виявляється генетичні фактори росту рослин ? 1. Термонастіях 2. Фотонастіях 3. Гетерозисі 4. Ніктінастіях 5. Правильної відповіді немає

21. Головною особливістю гетерозису є 1. Явище гетерозису проявляється у другому та наступних гібридних поколіннях 2. Гетерозис виявляється лише у гібридів, що отримані в результаті схрещування рослин, які є генетично близькими 3. Явище гетерозису найбільш інтенсивно виявляється у гібридних рослин першого покоління і з кожним наступним згасає 4.Явище гетерозису виявляється лише у декоративних видів рослин 5. Правильної відповіді немає

22. Генеративний гетерозис у рослин проявляється 1. У збільшенні вегетативних органів рослин 2. У підвищенні насінневої продуктивності рослин 3. У підвищенні життєздатності рослин 3. У поліпшенні якісних показників продукції 4. Правильної відповіді немає

23. Вегетативний гетерозис у рослин проявляється 1. У збільшенні вегетативних органів рослин 2. У підвищенні насінневої продуктивності рослин 3. У підвищенні життєздатності рослин 3. У поліпшенні якісних показників продукції 4. Правильної відповіді немає

24. Який фототропізм є характерним для коренів більшості рослин ? 1. Позитивний фототропізм 2. Негативний фототропізм 3. Корені рослин взагалі не реагують на світло 4. Позитивний фототропізм виявляється лише при високій інтенсивності світла 5. Правильної відповіді немає

25. Дайте визначення спокою у рослин 1. Це такий стан рослин, який характеризується відсутністю ростових процесів, пригніченістю інтенсивності дихання та зниженням перетворенням речовин 2. Це стан рослин взимку 3. Це стан рослин в умовах несприятливих для росту 4. Правильної відповіді немає

26. Дайте визначення вимушеного спокою у рослин 1. Це спокій у рослин, що викликаний факторами зовнішнього середовища 2. Це спокій у рослин, що викликаний внутрішніми факторами рослин 3. Це спокій у рослин, що викликаний взаємодією зовнішніх факторів оточуючого середовища та внутрішніми факторами рослин 4. Правильної відповіді немає

27. Який тип спокою характерний для насіння, що взимку зберігається у сховищах ? 1. Глибокий спокій 2. Вимушений спокій 3. Тип спокою залежить від виду рослин 4. Правильної відповіді немає

28. До плагіатропних органів у рослин відносять 1. Органи, які ростуть під прямим кутом до головного стебла 2. Органи, що ростуть не під прямим кутом до головного стебла 3. Органи, що займають чітко вертикальне положення 4. Органи, що займають чітко горизонтальне положення до поверхні ґрунту 5. Правильної відповіді немає

29. Який тип спокою характерний для свіжозбібраного насіння ? 1. Глибокий спокій 2. Вимушений спокій 3. Тип спокою залежить від виду рослин 4. Правильної відповіді немає

30. До якого типу спокою належить явище післязбирального дозрівання насіння ? 1. Глибокий спокій 2. Вимушений спокій 3. Тип спокою залежить від виду рослин 4. Правильної відповіді немає

31. В чому проявляється явище післязбирального дозрівання насіння ? 1. Зниження урожайності 2. Підвищенні якісних показників продукції 3. Не здатності свіжозібраного насіння до проростання 4. Не здатності рослин отриманих із свіжозібраного насіння до формування суцвіть 5. Правильної відповіді немає

32. Апікальний тип росту характеризується 1. Зона росту розташована на верхівці органу, що росту 2. Зона росту розташована у основи органу, що росту 3. Зона росту розташована між тканинами, що закінчили свій ріст 4. Правильної відповіді немає

33. Інтеркалярний тип росту характеризується 1. Зона росту розташована на верхівці органу, що росту 2. Зона росту розташована у основи органу, що росту 3. Зона росту розташована між тканинами, що закінчили свій ріст 4. Правильної відповіді немає

34. Ріст рослин відбувається завдяки 1. Лише діленню клітин 2. Лише розтяжінню клітин 3. Завдяки діленню та розтяжінню клітин 4. Завдяки збільшенню об'єму клітин 5. Правильної відповіді немає

35. В результаті поміщення насіння гороху у воду відбувається збільшення об'єму насінин. Це можна віднести до явища росту ? 1. Так, це ріст рослин 2. Ні, це не відноситься до росту 3. Це особливий тип росту 4. Правильної відповіді немає

36. У якій фазі клітини здатні до ділення ? 1. Ембріональній фазі 2. Фазі розтяжіння 3. Фазі диференціації 4. Фазі розтяжіння та диференціації 5. Правильної відповіді немає

37. Завдяки якому явищу кількість клітин, що перебувають у ембріональній фазі залишається відносно сталою ? 1. Це досягається завдяки тому, що клітини діляться лише у певні періоди 2. Це досягається завдяки тому, що після поділу одна дочірня клітина переходить у фазу розтяжіння, а друга залишається у ембріональній фазі 3. Це досягається завдяки тому, що всі клітини закономірно проходять свій розвиток від ембріональної фази до фази диференціації 4. Правильної відповіді немає

38. У якому із періодів життєвого циклу зменшується оводненість клітин ? 1. Вегетативному періоді 2. Репродуктивному періоді 3. Це залежить від умов зовнішнього середовища 4. Правильної відповіді немає

39. Дайте визначення ніктінастіям 1. Рухи рослин, що викликані водою 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією світла 3. Рухи рослин, що викликані зміною дня та ночі 4. Рухи рослин, що викликані силою тяжіння 5. Правильної відповіді немає

40. Завдяки чому із кожної клітини тієї чи іншої рослини можна отримати повноцінну рослину? 1. Всі клітини рослин мають однаковий хімічний склад 2. Всі клітини однієї рослини генетично рівноцінні 3. Всі клітини рослини мають однакові ядра та хімічний склад протопласту 4. Всі клітини рослини знаходяться в одній фазі росту 4. Правильної відповіді немає

41. У яку із фаз росту клітини інтенсивно збільшується кількість цитоплазми? 1. Ембріональній фазі 2. Фазі розтягіння 3. Фазі диференціації 4. Фазі розтягіння та диференціації 5. Правильної відповіді немає

42. Дайте визначення явища поліплоїдії у рослин 1. Збільшення кількості органів у рослин 2. Кратне збільшення кількості хромосом у клітинах 3. Зменшення кількості хромосом у клітинах 4. Правильної відповіді немає

43. Охарактеризуйте синусоїдальний тип добової ритмічності росту рослин 1. Добова крива ритмічності росту має один максимум та один мінімум. Їх зміна відбувається під гострим та тупим кутом. 2. Добова крива ритмічності росту має вигляд синусоїди з одним максимумом та одним мінімумом. 3. Добова крива ритмічності росту має два мінімуму та два максимуми інтенсивності росту. 4. Впродовж доби інтенсивність росту рослин чи їх органів є відносно рівномірною 5. Правильної відповіді немає

44. Дайте визначення геотропізму у рослин 1. Рухи рослин, що викликані факторами зовнішнього середовища, які рівномірно розповсюджені у просторі 2. Рухи рослин, що викликані односторонньою дією факторів зовнішнього середовища 3. Рухи рослин, що викликані внутрішніми факторами рослин 4. Рухи рослин, що викликані силою тяжіння 5. Правильної відповіді немає

45. До діатропних органів у рослин відносять 1. Органи, які ростуть під прямим кутом до головного стебла 2. Органи, що ростуть не під прямим кутом до головного стебла 3. Органи, що займають чітко вертикальне положення 4. Правильної відповіді немає

46. У рослин якої польової культури при проростанні насіння сім'ядоля з'являються на поверхні ґрунту 1. Гороху 2. Нуту 3. Сої 4. Сої та нуту 5. *Правильної відповіді немає*

47. Ріст клітин у фазу розтягання стимулюється 1. Білковим синтезом 2. Великим вмістом вуглеводів 3. Ауксинами а та в 4. Синтезом амінокислот 5. *Правильної відповіді немає*

48. У яку із фаз росту стійкість клітин до несприятливих умов зовнішнього середовища є вкрай низькою? 1. Ембріональну фазу 2. Фазу розтягання 3. Фазу внутрішньої диференціації 4. Ембріональну та фазу внутрішньої диференціації 5. *Правильної відповіді немає*

49. Коли різко зростає проникність клітинних мембран? 1. Ембріональну фазу 2. Фазу розтягання 3. На початку фази внутрішньої диференціації 4. Під час старіння клітини 5. *Правильної відповіді немає*

50. Дайте визначення кутового типу росту у рослин 1. Інтенсивність росту на протязі доби майже не змінюється 2. Впродовж доби інтенсивність росту досягає два рази свого максимального і мінімального значення 3. Зміна високої і низької інтенсивності відбувається під тупим і гострим кутом і крива має один максимум і один мінімум інтенсивності росту впродовж доби 4. Добова крива інтенсивності росту має вигляд синусоїди із фазою максимуму в денні і мінімуму в ранкові години 5. *Правильної відповіді немає*

51. Дайте визначення імпульсного типу росту у рослин 1. Інтенсивність росту впродовж доби майже не змінюється 2. Впродовж доби інтенсивність росту досягає два рази свого максимального і мінімального значення 3. Зміна високої і низької інтенсивності відбувається під тупим і гострим кутом і крива має один максимум 4. Крива інтенсивності росту має вигляд синусоїди із фазою максимуму в денні і мінімуму в ранкові години 5. *Правильної відповіді немає*

52. Дайте визначення відносно рівного типу росту у рослин 1. Інтенсивність росту на протязі доби майже не змінюється 2. Впродовж доби інтенсивність росту досягає два рази свого максимального і мінімального значення 3. Зміна високої і низької інтенсивності відбувається під тупим і гострим кутом і крива має один максимум і один мінімум інтенсивності росту на протязі доби 4. Добова крива інтенсивності росту має вигляд синусоїди із фазою

максимуму в денні і мінімуму в ранкові години 5. Правильної відповіді немає

53. Які умови сприяють відносно рівному добовому росту у рослин? 1. Різкі коливання температурного режиму впродовж доби 2. За сталої добової температури повітря 3. За достатнього вологозабезпечення та різких коливаннях температури впродовж доби 4. За оптимальних умов росту та розвитку рослин 5. Правильної відповіді немає

54. До кліматичних факторів росту відносять 1. Структура ґрунту 2. Ґрунтові мікроорганізми 3. Шкідники 4. Світло 5. Правильної відповіді немає

55. До едафічних факторів росту рослин відносять 1. Структура ґрунту 2. Температура повітря 3. Шкідники 4. Світло 5. Правильної відповіді немає

56. До біотичних факторів росту рослин відносять 1. Структура ґрунту 2. Температура повітря 3. Шкідники 4. Світло 5. Правильної відповіді немає

57. Які рослини відносять до холодостійких ? 1. Рослини, які для росту потребують температури вищій за 10°C 2. Рослини, які для росту потребують температури вищій за 15°C 3. Рослини, які здатні рости за температури $0 - 5^{\circ}\text{C}$ 4. Рослини, які витримують морози взимку до мінус 10°C 5. Правильної відповіді немає

58. Які рослини відносять до теплолюбивих ? 1. Рослини, які для росту потребують температури вищій за 10°C 2. Рослини, які для росту потребують температури вищій за 15°C 3. Рослини, які здатні рости за температури вищій 0°C 4. Рослини, які витримують високі температури повітря понад 10°C 5. Правильної відповіді немає

59. Яка із рослин відноситься до теплолюбивих ? 1. Жито 2. Пшениця 3. Овес 4. Кукурудза 5. Правильної відповіді немає

60. Яка із рослин відноситься до холодостійких ? 1. Соя 2. Сорго 3. Овес 4. Кукурудза 5. Правильної відповіді немає

61. Активний ріст холодостійких рослин відбувається за температури повітря 1. Понад 0°C 2. Понад 5°C 3. Понад 10°C 4. Понад 15°C 5. Правильної відповіді немає

62. Активний ріст теплолюбивих рослин відбувається за температури повітря 1. Понад 0°C 2. Понад 5°C 3. Понад 10°C 4. Понад 15°C 5. Правильної відповіді немає

63. За якої температури повітря зупиняється ріст теплолюбивих рослин ? 1. Нижче 0°C 2. Нижче 5°C 3. Нижче 10°C 4. Нижче 20°C 5. Правильної відповіді немає

64. Сходи якої польової культури гинуть за температури 0°C ? 1. Сої 2. Сорго 3. Вівса 4. Кукурудзи 5. Правильної відповіді немає

65. У які із вказаних періодів може бути досягнута періоди досягається найвища інтенсивність росту у більшості польових рослин? 1. У періоди, коли перепади денних та нічних температур не перевищують $4 - 6^{\circ}\text{C}$ 2. У періоди, коли перепади денних та нічних температур не перевищують $8 - 10^{\circ}\text{C}$ 3. У періоди, коли перепади денних та нічних температур не перевищують $10 - 12^{\circ}\text{C}$ 4. У періоди, коли перепади денних та нічних температур не перевищують $12 - 14^{\circ}\text{C}$ 5. Правильної відповіді немає

66. Наслідками погіршення умов освітлення рослин у посівах польових культур є 1. Етиоляція рослин 2. Надмірне видовження рослин 3. Передчасне відмирання листків 4. Зменшення вмісту хлорофілу у рослин 5. Всі зазначені негативні явища

67. Насіння якої польової культури поглинає найбільшу кількість води для свого проростання ? 1. Жита 2. Пшениці 3. Кукурудзи 4. Сої 5. Правильної відповіді немає

68. Насіння якої польової культури поглинає найменшу кількість води для свого проростання ? 1. Жита 2. Проса 3. Кукурудзи 4. Цукрових буряків 5. Правильної відповіді немає

69. Яка залежність між хімічним складом насіння польових культур та його потребами у воді для проростання? 1. Чим більший вміст вуглеводів тим більшу кількість води потребує таке насіння для проростання 2. Чим більший вміст жирів тим більшу кількість води потребує таке насіння для проростання 3. Чим більший вміст білків тим більшу кількість води потребує таке насіння для проростання 4. Чим менший вміст білків тим більшу кількість води потребує таке насіння для проростання 5. Правильної відповіді немає

70. Які негативні наслідки має післязбиральне дозрівання насіння при вирощуванні пшениці озимої? 1. Жодного негативного впливу це не має 2. Неможливо відразу визначити схожість насіння, а тому строки підготовки насіння до сівби можуть бути відтерміновані 3. Погіршується якість отриманого зерна 2. Зменшується врожайність посівів 5. Правильної відповіді немає

РОЗДІЛ VIII. РОЗВИТОК РОСЛИН

8.1. Визначення розвитку рослин

Реалізація потенційних можливостей сучасних сортів та високогетерозисних гібридів польових культур у сільськогосподарському виробництві можлива за умови використання сучасних еколого-адаптивних технологій, які у найбільш повній мірі враховують екологічні особливості їх рослин. Формування врожаю посівами польових культур відбувається впродовж індивідуального розвитку рослин. Тому ключовою проблемою сучасної біології і аграрної науки зокрема є пізнання закономірностей розвитку рослин та можливих їх реакцій на зміну умов оточуючого середовища. Лише розуміння причин, що зумовлюють ту чи іншу реакцію рослин дозволяє застосувати відповідний агротехнічний прийом, який зменшить негативну дію несприятливого фактору оточуючого середовища або навпаки поліпшить умови росту та розвитку рослин. Такі теоретичні напрацювання створюють наукові основи управління посівами польових культур.

Індивідуальний розвиток або онтогенез це проходження життєвого циклу рослиною від запліднення яйцеклітини до природної її смерті. За характером свого розвитку всі рослини в тому числі і рослини польових культур поділяють на однорічні, дворічні та багаторічні. Однорічні рослини закінчують свій життєвий цикл впродовж одного року. До цієї групи відносяться більшість польових культур в тому числі озимі культури. Дворічні – розвиваються впродовж двох років. У перший рік життя формують вегетативні органи, а на другий рік відбувається утворення генеративних органів, цвітіння та плодоношення. Багаторічні рослини ростуть та розвиваються впродовж багатьох років. Представниками цієї групи серед сільськогосподарських польових рослин є люцерна, конюшина та інші багаторічні трави.

Рослини, що цвітуть та плодоносять один раз впродовж свого життя називають монокарпічними. В основному це однорічні рослини, але серед них є і дворічні. Наприклад цукрові буряки, морква, капуста та інші. У дикій природі відомі багаторічні рослини, які можуть рослин впродовж декількох десятиліть, але плодоносять один раз. Рослини бамбуку ростуть 25 – 30 років, потім цвітуть,

плодоносять і гинуть. Мексиканська агава в умовах Європи може рости до 50 років і лише після цього цвіте, плодоносить та наступає природна загибель.

Широко поширена також група полікарпічних рослин. Вони цвітуть та плодоносять багато разів впродовж свого життя. Це група багаторічних рослин. У сільськогосподарському виробництві це плодові, ягідні культури та багаторічні бобові та злакові трави. Їх особливість в тому, що після плодоношення вони не гинуть, а впадають у стан спокою з настанням несприятливих умов, і продовжують вегетацію у наступному році при настанні сприятливих умов. Знову відбувається утворення генеративних органів, цвітіння та плодоношення. І такі життєві цикли повторюються щорічно. Тривалість життя плодових рослин може сягати до 50 і навіть більше років, а багаторічних трав – 5 – 10 років.

Умови існування рослин можуть істотно впливати на характер розвитку рослин. Змінюючи умови вирощування можна домогтися того, що монокарпічні рослини стануть полікарпічними. Селекціонерам вдалося створити багаторічні форми пшениці та жита. Зазвичай більшість сортів це однорічні монокарпічні форми, але створені та вирощуються у сільськогосподарському виробництві багаторічні сорти, які здатні плодоносити впродовж двох років. В помірних широтах рицина це однорічна монокарпічна рослина тоді як у тропіках вона росте та плодоносить впродовж кількох років тобто є багаторічною полікарпічною формою.

8.2. Фітогормони рослин

8.2.1. Загальні поняття про фітогормони у рослин

Фітогормонами називають сполуки завдяки яким відбувається не лише взаємодія між клітинами, тканинами та органами рослини, а й запуск і регуляція фізіолого-біохімічних та морфогенетичних процесів, програми їх росту та розвитку. На сьогоднішній день виділяють 5 груп фітогормонів: ауксини, гібереліни, цитокініни, абсцизини та етилен.

Гіпотетично кожна клітина рослини здатна синтезувати всі типи фітогормонів. Але в рослині, як взаємопов'язаній системі між

органами та тканинами, синтез тих чи інших фітогормонів відбувається у певних органах чи тканинах.

Ауксини синтезуються в основному в апікальних меристемах листків та бруньок. Значна їх кількість міститься в активному камбії, пилку та насінні, що розвивається. Дещо менше ауксинів виявляється в апікальних меристемах кореня.

Гібереліни інтенсивно синтезуються у верхівкових бруньках стебел, хлоропластах листків, насінні, що формується, зародках, які проростають. У цих місцях вміст гіберелінів може становити 0,01 – 1,4 мг/кг сирої ваги.

Основним місцем синтезу цитокінінів є апікальна меристема коренів рослин. Але вони також присутні у молодих листках та бруньках, плодах, які формуються та насінні. Цитокініни виявлені у галових пухлинах листків, які виникають при взаємодії рослин із паразитичними грибами чи шкідниками.

Абсцизова кислота може синтезуватися у всіх органах рослин, але переважно у старіючих. Проте найбільше абсцизової кислоти у старих листках, насінні, зрілих плодах, сплячих бруньках. Її кількість становить $10^{-9} \dots 10^{-6}$ мг/г сирої ваги.

Етилен здатний синтезуватися у всіх органах рослин. Найбільш інтенсивно його синтезують старіючі листки рослин та дозріваючі плоди. Зазвичай його вміст у тканинах становить від 0,01 до 25 мг/кг сирої маси.

Спільними рисами для всіх фітогормонів є:

- вони синтезуються рослинами в одних органах, а свою дію проявляють в інших;
- фізіологічна їх дія проявляється за досить низьких концентрацій $10^{-3} - 10^{-5}$ моль/л;
- в основному це порівняно низькомолекулярні органічні сполуки;
- це поліфункціональні сполуки, які регулюють фізіолого-біохімічні процеси, що протікають у рослинах, які забезпечують їх ріст та розвиток.

Ауксини у рослинах рухаються зверху вниз, а цитокініни - навпаки знизу вгору. Іншим фітогормонам властивий рух в обох напрямках.

Фізіологічна дія фітогормонів залежить від комплексу факторів:

- особливостей дії фітогормону на рослину;
- концентрації фітогормону;
- генетичних особливостей та фази росту і розвитку рослин;
- співвідношення фітогормонів у так званому гормональному полі рослини;
- забезпеченості рослин елементами мінерального живлення;
- факторів оточуючого середовища таких як температура, світло, вода та інші.

8.2.2.Ауксини

Ауксини – це речовини індольної природи, які були досліджені першими серед фітогормонів. Вперше природний ауксин був виділений у 1935 році в лабораторії Ф.Кегля як індоліл-3-оцтова кислота (ІОК). Проте експериментальне передбачення існування ауксинів у рослинах було зроблено Ф.Вентом. Він запропонував назву ауксин. Інколи використовують термін гетероауксин. До групи ауксинів відносять також похідні ІОК: індоліл-3-ацетатальдегід; індоліл – 3 – ацетонітрил; індоліл – 3 – молочна кислота; метиловий і етиловий ефіри ІОК та інші. Синтез ауксинів відбувається із триптофану. Рухаються ауксини зверху вниз по рослині від верхівки пагонів до кінчиків кореня. Проте екзогенний ауксин нанесений на корені рослин може переміщуватися ввверх по ксилемі.

Ауксини виконують у рослинах різноманітні функції. Вони стимулюють перші три фази індивідуального розвитку клітини. Формування провідних пучків у рослинах залежить від концентрації ауксинів у рослинах. Рухи рослин також перебувають під дією ауксинів.

Ауксини визначають апікальне домінування верхівкової бруньки над пазушними бруньками. До її видалення пазушні бруньки перебувають у стані спокою. Вони регулюють утворення коренів, цвітіння і формування плодів. У короткоденних рослин ауксин гальмує процес цвітіння тоді як у довгоденних – навпаки стимулює.

Ауксини причетні до опадання листків, зав'язей та плодів. Тому у сільськогосподарському виробництві їх застосовують для поліпшення укорінення рослин, процесів цвітіння та запилення.

Обприскування рослин розчинами ауксинів попереджає надмірне опадання зав'язей та плодів.

8.2.3. Гібереліни

Гібереліни представлені тетрациклічними карбоновими кислотами такими як гіберелова кислота (ГА) та іншими гіберелінами, які мають так званий “гіберелановий” скелет. Взагалі нараховується понад 70 гіберелінів які різняться між собою особливостями своєї будови. У рослинному Світі найбільш поширеним та вивченим є гіберелін A_3 – гіберелова кислота (GA_3).

Синтез гіберелінів може відбуватися у різних органах рослин. Але основним місцем їх синтезу є листки. Світло стимулює утворення гіберелінів. Перебувають вони у вільному та зв'язаному стані. Запасні та транспортні форми гіберелінів представлені глікозидами, які пересуваються з листків як вгору, так і вниз по флоємі. Зазвичай вони рухаються по молодих тканинах верхівок стебел та коренів. Полярність переміщення для гіберелінів не характерна на відміну від ауксинів.

Гібереліни мають чітко виражений вплив на ріст стебел. Тому їх ще називають гормоном росту стебла. Діють вони на апікальні та інтеркалярні меристеми. Подовження стебел під впливом обробки гібереліном становить 30 – 50%. При цьому цей ріст в основному зумовлений витягуванням клітин, а не збільшенням їх кількості в результаті поділу.

Гібереліни здатні стимулювати процеси цвітіння у багатьох рослин. Це єдина група фітогормонів яка володіє таким ефектом. У довгоденних рослин гібереліни стимулюють цвітіння навіть в умовах короткого дня, але у короткоденних рослин гіберелін може зумовити прямо протилежну дію.

Екзогенне застосування гібереліну може вивести насіння зі стану спокою і може навіть замінити стратифікацію. Передпосівна обробка насіння гібереліном стимулює проростання насіння.

Гіберелін посилює синтез білків та нуклеїнових кислот, інтенсифікує фотосинтез та дихання, підвищує інтенсивність транспірації. Рослини активніше поглинають азот, фосфор та калій.

Обробка рослин гібереліном може зумовити явище партенокарпії тобто розвиток плодів без запліднення. Цю властивість

успішно використовують при вирощуванні томатів, перцю, винограду та багатьох кісточкових і зерняткових плодових культур. При вирощуванні винограду обробка рослин розчином гібереліну поліпшує запилення та запліднення, а також зменшує опадання зав'язей. Спостерігається збільшення розміру ягід, що в свою чергу підвищує товарність отриманої продукції. Нестача активних гіберелінів припиняє розвиток плодів та сприяє їх опаданню.

8.2.4. Абсцизова кислота

Добре відомо, що адаптація рослин до зміни умов оточуючого середовища відбувається шляхом зміни інтенсивності тих чи інших біохімічних реакцій. Крім цього в процесах адаптації активну участь приймають фітогормони і зокрема абсцизова кислота (АБК).

Вперше цю сполуку ($C_{15}H_{20}O_4$) було виявлено у 1949 році Т.Хембургом у бруньках картоплі та ясена, які перебували у стані спокою. Вона блокувала дію ауксину у вівсяній пробі. Але молекулярна її структура була розкрита лише у 1963 році одночасно вченими К.Окума та Дж.Корнфортом зі співробітниками.

Основними місцями синтезу АБК у рослин є листки, плоди та кореневий чохлик. У більшості рослин її синтез відбувається через мевалонову кислоту. Відомий також інший шлях її синтезу внаслідок деградації каротиноїдів, зокрема такого як віолоксантин.

АБК є інгібітором широкого спектру дії. Перехід бруньок, насіння, бульб чи цибулин у стан спокою пов'язаний зі збільшенням концентрації абсцизової кислоти. При виході зі стану спокою її кількість зменшується. У зимуючих органах озимих культур таких як озимі зернові, багаторічні бобові та злакові трави вміст абсцизової кислоти зростає порівняно з періодом активної вегетації.

Абсцизова кислота активує розпад хлорофілів, білків та нуклеїнових кислот, а тому її пов'язують із процесами старіння рослин. Дозрівання плодів томату, винограду, сливи, груші та інших рослин супроводжується істотним підвищенням вмісту абсцизової кислоти.

Абсцизова кислота приймає участь у координації ростових процесів у рослин. Вона здатна гальмувати ріст та розвиток одних органів рослин що створює добрі умови для росту інших. Доведено, що в окремих випадках абсцизова кислота виступає як стимулятор

росту. Наприклад, у троянди вона сприяє партенокарпічному розвитку плодів.

Відомі факти участі АБК у регулюванні водного режиму рослин. В умовах посухи, яка викликає зневоднення листків, спостерігається швидке підвищення вмісту абсцизової кислоти. Одночасно спостерігається закриття продихів, що зменшує інтенсивність транспірації у рослин. Експериментально доведено, що обприскування рослин пшениці водними розчинами АБК викликало закриття продихів, що зменшувало втрати води рослинами. Тобто дія АБК у такому випадку є подібною до фізіологічного ефекту антитранспірантів.

8.2.5. Етилен

Фізіологічний ефект етилену вперше був виявлений ще на початку двадцятого сторіччя. Д.Н.Нелюбов довів, що етилен гальмує ріст стебел у довжину з одночасним їх потовщенням.

Етилен це газ $\text{H}_2\text{C}=\text{CH}_2$ з гормональним ефектом. Він добре розчинний у воді і може транспортуватися по рослині водним током. Проте більшість вчених вважає, що він діє у місцях свого утворення, а тому активного його переміщення по рослині не відбувається.

Всі рослини здатні синтезувати етилен. Інтенсивність його синтезу зростає в усіх тканинах рослин у відповідь на дію механічних пошкоджень чи стресових факторів зовнішнього середовища таких як посуха, високі та низькі температури та інш. Найактивніше синтез етилену відбувається у стеблових меристемах. У всіх вищих рослин синтез етилену відбувається із метіоніну.

Етилен гальмує ростові процеси рослин, прискорює старіння клітин, сприяє дозріванню та опаданню листків, активує процес утворення відокремлюваного шару клітин у черешках листків і плодоніжках плодів. Він подовжує тривалість спокою насіння та інших органів. Цю його властивість успішно використовують у виробничих умовах для прискорення дозрівання плодів у спеціальних камерах. Проте в окремих рослин він прискорює проростання пилку, насіння та бульб.

Етилен відноситься до летючих фітогормонів. Тому не виключається його вплив на сусідні рослини.

У сільськогосподарському виробництві широкого використання набув препарат етафон. Під час обробки посівів польових культур він розкладається із виділенням етилену. Його дія проявляється у гальмуванні ростових процесів що зменшує довжину стебел зернових колосових культур. В результаті цього не лише підвищується стійкість рослин до вилягання, а й відбувається синхронізації розвитку стебел однієї рослини та запобігається ламкість верхніх міжвузлів. У кінцевому результаті спостерігається зростання врожайності посівів.

У представників гарбузових етилен здатний змінити співвідношення між чоловічими та жіночими квітками. Зокрема у деяких сортів огірків він збільшує частку жіночих квіток що позитивно впливає на врожайність.

8.3. Використання фітогормонів в агропромисловому виробництві

Стрімкий розвиток агропромислового виробництва в Україні, який спостерігається з кінця останнього сторіччя, переконливо свідчить про використання нових інноваційних технологій вирощування сільськогосподарських культур. Сучасні агротехнології можуть включати в себе окремі агротехнічні прийоми із специфічною дією на рослини та посіви польових культур на фітоценотичному рівні. В умовах сьогодення не є великою проблемою обмеження чисельності бур'янів у посівах польових культур. Вченими запропонована величезна кількість гербіцидів, які дозволяють істотно зменшити їх шкодочинність. При вирощуванні зернових колосових культур до недавнього часу складною проблемою було запобігання вилягання рослин у посівах. Її вдалося розв'язати не лише шляхом створення нових сортів, а й використанням регуляторів росту, які зменшують висоту стебел та одночасно сприяють їх потовщенню, що позитивно впливає на стійкість рослин до вилягання. Це поліпшує світловий режим посівів, попереджає втрати врожаю при збиранні та поліпшує якість отриманого зерна. При вирощуванні ріпаку озимого досить часто в осінній період постає гостре питання щодо зменшення інтенсивності росту рослин та зміни напрямку протікання певних біолого-біохімічних реакцій та процесів у рослинах з метою забезпечення високої їх зимостійкості. В цих цілях проводять

обприскування посівів певними регуляторами росту що дозволяє досягти бажаного ефекту.

Окремі речовини, що застосовуються при вирощуванні польових культур є синтетичними аналогами природніх фітогормонів і водночас синтезована численна кількість регуляторів росту які не мають природних аналогів.

8.3.1. Гербіциди

Це численна група пестицидів, що застосовуються для обмеження шкодочинності бур'янів у посівах сільськогосподарських культур. Вони різняться між собою як за способами свого застосування, так і механізмом своєї дії. Головною передумовою застосування гербіцидів є їх вибіркова дія на ті чи інші рослини. Знищення бур'янів у посівах польових культур відбувається по тій причині, що культурні рослини можуть знешкодити негативну дію тієї чи іншої сполуки, яка є діючою речовиною гербіциду тоді як рослини бур'янів такої можливості не мають. У чутливих рослин до діючою речовини гербіциду відбувається порушення полярності, виникають потовщення стебел, знебарвлення листків чи їх опадання. Все це дезорганізовує їх життєдіяльність та викликає повну загибель.

Сучасні гербіциди володіють надзвичайно широким спектром своєї дії з певними обмеженнями. Наприклад, страхові гербіциди, що застосовуються у посівах пшениці в основному знищують дводольні бур'яни, тоді як у посівах соняшнику – однодольні. Разом з цим вченим вдалося синтезувати ряд гербіцидів, які дозволяють у посівах однодольних культур одночасно знищувати як однодольні так і дводольні бур'яни. Добре відомо, що більшість гербіцидів мають досить вузький регламент свого застосування, тобто вони повинні використовуватися лише у певну фазу росту та розвитку культурних рослин та бур'янів. Внесення гербіцидів в інші фази росту та розвитку рослин може не лише знизити ефективність знищення бур'янів у посівах, а й мати негативний вплив на подальший ріст та розвиток культурних рослин. Це свідчення того, що культурні рослини здатні знешкоджувати ту чи іншу діючу речовину гербіциду у певну фазу свого росту та розвитку. Лише у цю фазу у рослинах протікають певні фізіолого-біохімічні реакції, які є не чутливими до

цих сполук, або ж присутні ферментні системи, які успішно розкладають такі речовини.

8.3.2. Редарданти

Група регуляторів росту синтетичного походження, які подавляють синтез гіберелінів у рослинах в результаті чого уповільнюється інтенсивність росту стебел, а відповідно і рослин. У сільськогосподарському виробництві редарданти використовують для досягнення наступних цілей:

- зменшення інтенсивності росту ріпаку озимого в осінній період, збільшення частки зв'язаної води, зміни морфоструктури рослин з метою підвищення зимостійкості рослин;
- підвищення зимостійкості та посухостійкості рослин озимих колосових культур;
- забезпечення рівномірності розвитку рослин у посівах ріпаку та зернових колосових культур;
- запобігання вилягання посівів зернових колосових посівів, що в свою чергу покращує світловий режим посівів, підвищує врожайність, поліпшує якість зерна та зменшує втрати при збиранні;
- прискорення та синхронізації дозрівання овочевих та плодових культур;
- зміщення співвідношення між чоловічими та жіночими квітками у представників родини гарбузових;
- запобігання опаданню зав'язей у винограду.

Найбільш поширеним редардантом при вирощування польових культур є хлорхолінхлорид або його ще називають ССС. Використовуються також алар, фосфон та інші.

Багатьма вченими переконливо доведена позитивна дія ССС щодо запобігання вилягання рослин зернових колосових культур, підвищення зимостійкості та посухостійкості їх рослин внаслідок більш глибокого залягання вузла кущення, підвищення кущистості рослин та синхронізації розвитку стебел. В результаті цих процесів врожайність посівів пшениці озимої може зростати на 2,3 – 6,8 ц/га. Широкого використання набув цей ретардан при вирощуванні

багаторічних бобових трав таких як конюшина та люцерна для підвищення зимостійкості їх рослин. У плодівництві ССС застосовують для запобігання передчасного опадання плодів сливи, яблук, вишні, персика та інших. Його також використовують при вигонці розсади овочевих культур.

У квітникарстві та декоративному рослинництві ССС, фосфон та алар застосовують для вкорочення та зміцнення квітконосів. В результаті цього зростає товарність отриманої продукції.

8.3.3.Регулятори процесу дозрівання рослин

Прискорення процесу дозрівання плодів є особливо актуальною в овочівництві, плодівництві та ягідівництві. Обробка рослин томатів та винограду гібереліном, ауксином та їх синтетичними аналогами такими як 2,4-Д, 2-хлорфеноксіоцтова кислота та НОК стимулює партенокарпічне утворення плодів. Ауксин запобігає опаданню зав'язей плодів томату. Його аналоги інтенсифікують синтез етилену, що прискорює вступ рослин у фазу цвітіння та дозрівання плодів.

Обробка посівів коноплі водними розчинами гібереліну підвищує їх врожайність та якість волокна.

У овочівництві та плодівництві широко використовуються такі редартанди як етрел та алсон, які виділяють етилен при перетворенні у рослинних клітинах. Широкого розповсюдження набув метод дозрівання овочів та інших плодів у так званих етиленових камерах.

8.3.4.Регулятори стану спокою

Для подовження тривалості періоду зберігання та збереження якості коренеплодів цукрових буряків, бульб картоплі та цибулин використовують гідратид малеїнової кислоти (ГМК). В цих цілях посіви зазначених польових культур обприскують за 12 днів до збирання врожаю. ГМК також застосовують для обробки свіжозібраних бульб картоплі для виводу їх зі стану спокою. У квітникарстві і зокрема при вирощуванні тюльпанів, нарцисів та інших квітів у зимовий період широко використовують етиленхлоргідрин для переривання глибокого спокою у цибулин.

8.3.5. Регулятори обміну речовин у рослинах

У сучасних агротехнологіях вирощування польових культур особлива роль відводиться використанню синтетичних гормоноподібних речовин, які мають значний вплив на ріст та розвиток сільськогосподарських рослин. Інститутом біоорганічної хімії і нафтохімії розроблено широкий спектр стимуляторів росту. В своєму складі вони містять ауксини, гібереліни, цитокініни, жирні кислоти, амінокислоти, мікроелементи та інші сполуки. Головною їх особливістю є надто низькі норми використання, але при цьому відмічається значний фізіологічний вплив. Вони активують біолого-фізіологічні процеси у рослинах що підвищує їх адаптивні властивості до несприятливих умов оточуючого середовища. В рослинництві широко використовуються емістин С, агростимулін, бетастимулін, зеастимулін та інші.

Польові дослідження із агростимуліном засвідчили високу ефективність його застосування при вирощуванні пшениці озимої. Разом з тим, слід зазначити, що його дія може модифікуватися погодними умовами впродовж вегетації рослин. У середньому прибавка врожаю зерна внаслідок використання агростимуліну становила від 1,6 до 3,6 ц/га.

8.4. Вплив умов оточуючого середовища на розвиток рослин

8.4.1. Явище фотоперіодизму у рослин

Умови оточуючого середовища визначають особливості розвитку рослин польових культур, які враховують при їх вирощуванні у сільськогосподарському виробництві. Добре відоме явище фотоперіодизму рослин, яке відкрили американські вчені В.Гарнер та Г.Аллард ще на початку двадцятого сторіччя. Хоча явища реакції рослин на тривалість світлового дня були відомі значно раніше.

Фотоперіодизм це реакція рослин на співвідношення тривалості світлового та темного періодів доби. За цією ознакою всі рослини польових культур поділяють на три основні групи: довгоденні, короткоденні та нейтральні.

Довгоденні рослини цвітуть та плодоносять за тривалості світлового дня не менше 12 годин та прискорюють свій розвиток при подовженні світлового дня. Це пшениця, жито, ячмінь, капуста, гірчиця, горох, цукрові буряки, картопля та інші.

Короткоденні рослини це рослини, які цвітуть та плодоносять в умовах короткого дня (12 годин) Сюди належать всі тиквенні рослини, соя, хлопок, суданська трава, кукурудза, просо та інш. Скорочення тривалості світлового дня прискорює ріст та розвиток цих рослин, а подовження світлового дня – стримує розвиток та подовжує період їх вегетації.

Нейтральні це рослини, які не реагують на тривалість світлового дня. Типовими представниками цієї групи серед поширених польових культур є соняшник, горох та гречка. Головною особливістю цих рослин є те, що їх період вегетації не залежить від тривалості світлового дня.

Подальший розвиток вчення про фотоперіодизм дозволив вченим виявити групу проміжних рослин.

Поширеними також є довго-короткоденні форми – це рослини, які на початку свого розвитку потребують довгого дня, а потім короткого. Така реакція характерна для рослин топінамбуру.

Коротко-довгоденні – це рослини, які на початку свого розвитку потребують короткого, а потім довгого дня.

Дослідженнями виявлено, що між характером фотоперіодичної реакції та географічним походженням рослин існує прямий зв'язок. Короткоденні рослини мають екваторіальне тропічне походження, а довгоденні – походять із більш високих широт. Таку закономірність у походженні рослин вперше вивчили В.М.Любименко та А.І.Дорошенко.

Фотоперіод сприймається листковими пластинками рослин. У рослин з видаленими листками індукувати цвітіння не можливо. Проте, якщо у рослини залишити хоча б незначну частину повністю сформованого листка то одноразова короткоденна експозиція може індукувати процес цвітіння.

8.4.2. Температура як фактор розвитку рослин

Температура це один із основних факторів життя рослин. Для кожного виду рослин можна виділити три кардинальні точки

температурного режиму оточуючого середовища. Мінімальна температура за якої ріст рослин тільки починається. Оптимальна температура – найбільш сприятлива для ростових процесів. Максимальна – вище цієї межі ростові процеси припиняються. Взагалі ріст та розвиток рослин може відбуватися у досить широких температурних межах.

Температура це фактор розвитку рослин. Цвітіння у рослин можливе лише після проходження ними яровизації. Це індукція процесу цвітіння у рослин під впливом температури. Лише після перебування рослин за певного температурного режиму у них відбувається фізіолого-біохімічні зміни, які зумовлюють здатність рослин утворювати генеративні органи.

У рослин, які пройшли стадію яровизації відбуваються структурні зміни мітохондрій, вони більш здатні до набухання та зміни свого об'єму. Мітохондрії яровизованих рослин містять більше цукрів та дуже часто вони розташовуються поряд із хлоропластами.

Всі польові культури залежно від того за якої температури відбувається яровизація у рослин поділяють на три групи: озимі рослини; ярі рослини; рослини дворучки.

Культури, рослини яких проходять яровизацію при знижених (мінус 1 до + 2 – 10°C) температурах оточуючого середовища називають озимими. Тривалість стадії яровизації залежно від виду та генетичних особливостей у таких рослин становить 2 – 3 місяці. Їх висівають восени. За такої сівби рослини можуть пройти стадію яровизації при низьких осінніх температурах і після перезимівлі здатні утворити генеративні органи. При сівбі весною рослини таких культур не можуть пройти стадію яровизації, а тому не утворюють генеративні органи. За таких умов вони формують потужну надземну вегетативну масу.

Культури у яких рослини здатні пройти стадію яровизації при більш високих температурах (10 – 15°C) повітря називають ярими. Сівбу їх проводять весною. Стадія яровизації у них значно коротша і становить 2 – 3 тижні. При сівбі восени, за сприятливих умов температурного режиму такі рослини можуть утворити зачатки генеративних органів. У падалишніх рослин ярого ячменю восени досить часто спостерігається колосіння і навіть утворення зерен.

Культури, у рослин яких стадія яровизації може проходити як за низьких так і при підвищених температурах повітря називають дворучками. Їх висівають як восени, так і весною.

Яровизацію рослини можуть проходити у стані насіння, яке набубнявіло, у стані проростків, сформованих молодих рослин та навіть у стані зародкових пагонів. Доведено, що рецепторами низьких температур є клітини, що діляться. У вегетуючих рослин це меристеми верхівкої бруньки.

Впродовж вегетації для рослин польових культур сприятливим є зміна температури повітря впродовж доби. Вдень вона має бути вищою, а вночі навпаки нижчою. Таку залежність Ф.Вент назвав термоперіодизмом. Вважається, що оптимальними межами коливання нічних та денних температур для рослин помірної зони є 5 – 7°C, рослин тропічної зони - 3 – 6°C, рослин пустель – 10°C і більше.

8.5. Старіння рослин

Тривалість життя рослин є видовою ознакою і є генетично визначеною. Певний вплив на тривалість життя мають кліматичні та погодні умови. Наприклад, у пшениці, ячменю, вівса – 1 рік, тимофіївки лучної – до 12 років, цукрових буряків – 2 роки, винограду – до 100 років.

Старіння це закономірний процес ослаблення життєдіяльності рослинного організму кінцевим результатом якого є природна його загибель (відмирання). Відмирання – кінцевий результат різноманітних негативних змін у рослині, які відбулися впродовж його старіння. Впродовж старіння відбуваються зміни на субмікроскопічному, клітинному, органному та організменному рівнях.

Процес старіння проходить поступово. Для багаторічних рослин характерне одночасне функціонування молодих та відмираючих клітин та органів. Це відбувається завдяки діяльності меристем. Тому ріст коренів та пагонів у таких рослин може продовжуватися до глибокої старості, але інтенсивність ростових процесів постійно зменшується.

Процес старіння у різних рослин протікає по-різному. У однорічних польових рослин таких як пшениця, ячмінь, овес, жито, кукурудза та інших після плодоношення відмирають всі органи:

листки, стебла та корені. У багаторічних таких як конюшина, люцерна, тимофіївка та інші щорічно відмирають генеративні органи, які утворили плоди, а коренева система, вузол кущіння та інші підземні органи залишаються живими. На наступний рік із сплячих бруньок утворюються нові стебла частина з яких утворюють суцвіття та плоди. Таким чином життя рослин продовжується. У багаторічних плодових рослин восени старіють листки та опадають, відмирають також плодові гілочки. Але інші органи рослин залишаються живими.

Процес старіння у кожного виду рослин генетично детермінований. Але єдиної думки серед вчених щодо причин, що зумовлюють старіння рослин, поки що немає. Існує декілька гіпотез з цього питання:

- накопичення токсичних речовин, які виникають в результаті власного метаболізму. Відомі факти, що в окремих видів рослин клітини листків та інших органів з віком накопичують надмірну кількість алкалоїдів, щавлевокислого кальцію, дубильних та інших баластних речовин. Відбувається самоотруєння рослин.
- виснаження рослин внаслідок відтоку великої частини поживних речовин із вегетативних до генеративних органів. Прибічники такої думки спираються на те, що скошування багаторічних трав до цвітіння дозволяє подовжити тривалість життя рослин та забезпечує більш високу продуктивність посівів. Раннє видалення генеративних органів у багатьох рослин затримує процеси старіння.
- припинення активного росту кореневої системи рослин. Відомо, що старіння рослин під час формування плодів супроводжується пригніченням росту кореневої системи рослин. Це відбувається внаслідок зменшення надходження до кореневої системи різноманітних органічних речовин. Пригнічення росту коренів у рослин викликає старіння всієї рослини.
- Зміна співвідношення між стимуляторами та інгібіторами росту у рослинах. Кількість стимуляторів росту зменшується, а інгібіторів, таких як АБК, етилен – навпаки підвищується.

Старіння у рослин супроводжується появою певних ознак на листках, стеблах та рослині в цілому. Старіння розпочинається із зупинки росту листків, стебел та кореневої системи. У листках

зменшується вміст хлорофілу і вони набувають жовтуватого забарвлення. З часом вони повністю жовтіють та засихають або ж опадають. Зменшення вмісту хлорофілу у листках викликає зниження інтенсивності фотосинтезу. У клітинах листків зменшується вміст нуклеїнових кислот та накопичуються інгібітори росту. Оводненість клітин знижується. Гідролітичні реакції переважають над синтетичними. Проникність протопласту клітин підвищується, що ймовірно сприяє відтоку мінеральних та органічних речовин із старіючих органів у молоді.

Фактори зовнішнього середовища впливають на процес старіння. Посуха, висока температура оточуючого середовища, низька відносна вологість повітря, дефіцит елементів живлення прискорюють старіння рослин, що в цілому відображається у скороченні періоду вегетації рослин. Передчасне старіння рослин польових культур може бути однією із причин низької продуктивності посівів.

8.6. Циклічне старіння та омолодження рослин

Впродовж індивідуального розвитку рослин відбуваються певні закономірні зміни їх ознак і властивостей. Це явище називають віковою мінливістю. Вчення про вікову мінливість розроблено фізіологом Н.П.Кренке. Свої погляди він виклав у теорії циклічного старіння та омолодження рослин. Суть її в наступному:

1. Кожен рослинний організм, починаючи з моменту свого виникнення постійно старіє.

2. Безперервне старіння рослин у першій половині життя переривається періодичним омолодженням шляхом формування нових органів, стебел і листків.

3. На фізіологічний стан новоутворень впливає старіючий організм. Це виявляється у зменшенні загальної життєздатності що веде до скорочення їх життєвого циклу. Існує поняття фізіологічний вік органу або віковість. Він складається із власного віку органу та віку рослини. Тому в межах дерева листки на стеблах вищих порядків є більш фізіологічно старими у порівнянні із листками нижчих порядків гілкування.

4. Дочірні клітини, що виникають після мітозу із материнської є тимчасово омолодженими. Це веде до омолодження конуса наростання в цілому. Це прояв циклічності індивідуального розвитку рослин.

Здатність рослин до омолодження з віком зменшується. Графічне відображення життєвого циклу рослин має одну вершину. У перший період процеси омолодження переважають над старінням. У певний час вони зрівноважуються і розпочинається період, коли старіння переважає над процесами омолодження. Заключним етапом є природна загибель рослини.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Дайте визначення індивідуального розвитку рослин 1. Це тривалість розвитку рослин від появи сходів до збирання врожаю 2. Це проходження рослинами життєвого циклу від запліднення яйцеклітини до природної загибелі 3. Це період від сівби чи висаджування рослин у ґрунт до збирання врожаю 4. Це період впродовж якого рослини проходять всі фази свого росту та розвитку 5. Правильної відповіді немає

2. Які рослини висівають весною ? 1. Рослини, які проходять яровизацію за температури від мінус 1 до $+2...10^0\text{ C}$ 2. Рослини, які проходять яровизацію за температури $10 - 15^0\text{ C}$ 3. Рослини, які проходять яровизацію за температури $15 - 20^0\text{ C}$ 4. Рослини, які проходять яровизацію за температури $25 - 30^0\text{ C}$ 5. Правильної відповіді немає

3. До однорічних рослин відносять 1. Рослини, що завершують свій життєвий цикл впродовж одного року 2. Рослини, що завершують ріст та розвиток впродовж періоду з температурою оточуючого середовища вища за 5^0 C 3. Рослини, що завершують ріст та розвиток впродовж періоду з температурою оточуючого середовища вища за 10^0 C 4. Рослини, що утворюють плоди в тому ж році в якому були висаджені чи висіяні 5. Правильної відповіді немає

4. Які рослини належать до однорічних ? 1. Цукрові буряки 2. Капуста 3. Морква 4. Пшениця озима 5. Правильної відповіді немає

5. Дайте визначення багаторічних рослин 1. Рослини, що завершують свій життєвий цикл впродовж одного року 2.

Рослини, які у перший рік утворюють вегетативні органи, а на другий рік відбувається формування генеративних органів, цвітіння та плодоношення 3. Рослини, що ростуть та розвиваються впродовж багатьох років 4. Рослини, сім'я яких проведена в одному році, а на наступний рік збирають врожай 5. Правильної відповіді немає

6. Які рослини належать до багаторічних ? 1. Цукрові буряки 2. Капуста 3. Люцерна 4. Пшениця озима 5. Правильної відповіді немає

7. Які рослини називають нейтральними? 1. Це рослини, які здатні цвісти та плодоносити в умовах довгого (16 – 20 годин) дня 2. Це рослини, які цвітуть та плодоносять в умовах короткого дня (12 годин) 3. Це рослини, які не реагують на тривалість світлового дня 4. Це рослини, які на початку свого розвитку потребують довгого дня, а потім короткого. 5. Правильної відповіді немає

8. Дайте визначення монокарпічних рослин 1. Рослини, які плодоносять один раз впродовж свого життя 2. Це однорічні рослини 3. Це рослини, що плодоносять на другому році свого життя 4. Рослини, що плодоносять лише на третьому році свого життя 5. Правильної відповіді немає

9. Яка із рослин не належить до монокарпічних ? 1. Капуста 2. Цукрові буряки 3. Морква 4. Люцерна 5. Правильної відповіді немає

10. Фітогормони це 1. Сполуки, що регулюють ріст та розвиток рослин 2. Сполуки, що регулюють інтенсивність росту та розвитку рослин 3. Сполуки які забезпечують взаємодію між клітинами та регуляцію фізіолого-біохімічних та морфогенетичних процесів 4. Сполуки, що регулюють ріст та стан спокою у рослин 5. Правильної відповіді немає

11. В якому місці в основному відбувається синтез ауксинів? 1. У верхівкових бруньках стебел 2. В апікальній меристемі коренів 3. Переважно у старіючих органах 4. Апікальних меристемах листків та бруньок 5. Правильної відповіді немає

12. Цитокініни синтезуються в основному 1. У верхівкових бруньках стебел 2. В апікальній меристемі коренів 3. Переважно у старіючих органах 4. Апікальних меристемах листків та бруньок 5. Правильної відповіді немає

13. В якому напрямку рухаються ауксини у рослинах ? 1. Знизу вгору 2. Зверху вниз 3. В обох напрямках 4. Їх рух визначається умовами оточуючого середовища 5. Правильної відповіді немає

14. Як рухаються цитокініни в межах рослини ? 1. Знизу вгору 2. Зверху вниз 3. В обох напрямках 4. Їх рух визначається умовами оточуючого середовища 5. Правильної відповіді немає

15. Які рослини будуть прискорювати свій розвиток при подовженні світлового дня ? 1. Короткоденні 2. Довгоденні 3. Нейтральні 4. Ярого типу розвитку 5. Правильної відповіді немає

16. Подовження стебел під дією гіберелінів відбувається завдяки 1. Підвищенню інтенсивності поділу клітин 2. Збільшенню кількості клітин у стеблах 3. Витягуванню клітин 4. Підвищенню інтенсивності поділу клітин і як наслідок збільшення їх кількості 5. Правильної відповіді немає

17. Дайте визначення явищу яровизації рослин 1. Яровизація – це якісні зміни в рослинному організмі, що відбуваються під впливом понижених температур, які забезпечують утворення генеративних органів та цвітіння. 2. Це реакція на тривалість дня і ночі та здатність рослин рости тривалий період в темряві 3. Це здатність рослин не реагувати на тривалість ночі 4. Це здатність рослин не реагувати на тривалість дня 5. Правильної відповіді немає

18. Найбільш вивченим гібереліном є 1. Індоліл -3-оцтова кислота 2. Індоліл-3-ацетатальдегід 3. Індоліл-3-молочна кислота 4. Гіберелова кислота 5. Правильної відповіді немає

19. Рухи у рослин контролюються 1. Гіберелінами 2. Ауксинами 3. Цитокінінами 4. Абсцизінами 5. Правильної відповіді немає

20. Апикальне домінування верхівкою бруньки над пазушними у рослин контролюється 1. Гіберелінами 2. Ауксинами 3. Цитокінінами 4. Етиленом 5. Правильної відповіді немає

21. Які рослини називають довгоденними ? 1. Це рослини, які здатні цвісти та плодоносити в умовах довгого (16 – 20 годин) дня 2. Це рослини, які цвітуть та плодоносять в умовах короткого дня (12 годин) 3. Це рослини, які не реагують на тривалість світлового дня 4. Це рослини, які на початку свого розвитку потребують довгого дня, а потім короткого. 5. Правильної відповіді немає

22. Яка група фітогормонів здатна стимулювати процеси цвітіння у рослин? 1. Гібереліни 2. Ауксини 3. Цитокініни 4. Етилен 5. Правильної відповіді немає

23. Які рослини прискорюють свій розвиток при скороченні світлового дня ? 1. Короткоденні 3. Довгоденні 3. Нейтральні 4. Озимого типу розвитку 5. Правильної відповіді немає

24. У яких рослин тривалість періоду вегетації не буде залежати від довжини дня ? 1. *Короткоденних* 3. *Довгоденних* 3. *Нейтральних* 4. *Ярого типу розвитку* 5. *Правильної відповіді немає*

25. Дозрівання плодів винограду, сливи та інших рослин супроводжується збільшенням вмісту 1. *Гіберелінів* 2. *Ауксинів* 3. *Цитокінінів* 4. *Абсцизової кислоти* 5. *Правильної відповіді немає*

26. Перехід бруньок та насіння у стан спокою супроводжується збільшенням концентрації 1. *Гіберелінів* 2. *Ауксинів* 3. *Цитокінінів* 4. *Абсцизової кислоти* 5. *Правильної відповіді немає*

27. За якої температури проходять яровизацію ярі рослини ? 1. *Від мінус 1 до +2...10⁰ C* 2. *10...15⁰ C* 3. *20...25⁰ C* 4. *30...35⁰ C* 5. *Правильної відповіді немає*

28. За якої температури проходять яровизацію озимі рослини ? 1. *Від мінус 1 до +2...10⁰ C* 2. *10...15⁰ C* 3. *20...25⁰ C* 4. *30...35⁰ C* 5. *Правильної відповіді немає*

29. До дворічних рослин належать 1. *Рослини, що завершують свій життєвий цикл впродовж одного року* 2. *Рослини, які у перший рік утворюють вегетативні органи, а на другий рік відбувається формування генеративних органів, цвітіння та плодоношення* 3. *Рослини, що ростуть та розвиваються впродовж багатьох років* 4. *Рослини, сімба яких проведена в одному році, а на наступний рік збирають врожай* 5. *Правильної відповіді немає*

30. Виберіть дворічні рослини 1. *Пшениця озима* 2. *Жито озиме* 3. *Ячмінь озимий* 4. *Цукрові буряки* 5. *Правильної відповіді немає*

31. Якому із фітогормонів властива летючість? 1. *Етилен* 2. *Індолил-3-ацетатальдегід* 3. *Індолил-3-молочна кислота* 4. *Гіберелова кислота* 5. *Правильної відповіді немає*

32. В яких цілях використовують гербіциди у посівах польових культур ? 1. *Для обмеження чисельності шкідників* 2. *Для обмеження поширення хвороб* 3. *Для знищення бур'янів* 4. *Для регулювання ростових процесів рослин* 5. *Правильної відповіді немає*

33. Дайте визначення фотоперіодизму 1. *Це реакція рослин на добовий ритм освітлення, тобто на співвідношення світлового і темного періодів доби, що виражається зміною процесів росту і розвитку* 2. *Це реакція на тривалість дня і ночі та здатність рослин рости тривалий період в темряві* 3. *Це здатність рослин не реагувати на тривалість ночі* 4. *Це здатність рослин не реагувати на тривалість дня* 5. *Правильної відповіді немає*

34. Для регулювання ростових процесів рослин у посівах польових культур використовують 1. Гербіциди 2. Інсектициди 3. Фунгіциди 4. Ретарданти 5. Правильної відповіді немає

35. Які рослини називають короткоденними ? 1. Це рослини, які здатні цвісти та плодоносити в умовах довгого (16 – 20 годин) дня 2. Це рослини, які цвітуть та плодоносять в умовах короткого дня (12 годин) 3. Це рослини, які не реагують на тривалість світлового дня 4. Це рослини, які на початку свого розвитку потребують довгого дня, а потім короткого. 5. Правильної відповіді немає

36. Які рослини прискорюють свій розвиток при подовженні світлового дня ? 1. Короткоденні 3. Довгоденні 3. Нейтральні 4. Ярого типу розвитку 5. Правильної відповіді немає

37. Оптимальні межі коливанні денних та нічних температур повітря для рослин тропічної зони складають 1. 1 - 2⁰С 2. 3 - 6⁰С 3. 5 - 7⁰С 4. 7 - 10⁰С 5. Правильної відповіді немає

38. Які наслідки сівби озимих культур весною? 1. Змін у розвитку цих рослин не буде 2. Період вегетації цих рослин скоротиться 3. Рослини не утворюють генеративних органів 4. Рослини сформують високу врожайність 5. Правильної відповіді немає

39. Які рослини висівають восени ? 1. Рослини, які проходять яровизацію за температури від мінус 1 до +2...10⁰ С 2. Рослини, які проходять яровизацію за температури 10 - 15⁰ С 3. Рослини, які проходять яровизацію за температури 15 - 20⁰ С 4. Рослини, які проходять яровизацію за температури 25 - 30⁰ С 5. Правильної відповіді немає

40. Як відреагують короткоденні рослини на вирощування в умовах довгого дня? 1. Період вегетації зменшиться 2. Період вегетації збільшиться 3. Період вегетації залишиться без змін 3. Рослини не сформують генеративних органів 5. Правильної відповіді немає

41. Оптимальні межі коливанні денних та нічних температур повітря для рослин помірної зони становлять 1. 1 - 2⁰С 2. 3 - 6⁰С 3. 5 - 7⁰С 4. 7 - 10⁰С 5. Правильної відповіді немає

42. Рецепторами низьких температур в процесі яровизації є 1. Глибоко спеціалізовані клітини 2. Клітини, що діляться 3. Клітини у фазі витягування 4. Клітини у фазі витягування та диференціації 5. Правильної відповіді немає

43. Синтез яких фітогормонів може відбуватися у всіх органах рослин ? 1. Ауксинів 2. Цитокінінів 3. Гіберелінів 4. Етилену 5. *Правильної відповіді немає*

44. Однією із головних особливостей стимуляторів росту, що використовуються при вирощуванні польових культур 1. Надто великі норми їх використання 2. Використовуються лише для передпосівної обробки насіння 3. Використовуються лише для обприскування посівів 4. Надто низькі норми використання 5. *Правильної відповіді немає*

45. Які рослини є довгоденними ? 1. Пшениця 2. Просо 3. Соняшник 3. Гречка 5. *Правильної відповіді немає*

46. Які рослини є короткоденними ? 1. Ячмінь 2. Кукурудза 3. Соняшник 4. Картопля 5. *Правильної відповіді немає*

47. Які рослини є нейтральними ? 1. Капуста 2. Цукрові буряки 3. Соя 4. Гречка 5. *Правильної відповіді немає*

48. Під віковою мінливістю у рослин розуміють 1. Закономірні зміни ознак та властивостей у рослин впродовж їх індивідуального розвитку 2. Зміни рослин, що викликані умовами оточуючого середовища 3. Зміни ознак та властивостей у рослин викликані дією агротехнічних прийомів вирощування 4. *Правильної відповіді немає*

49. Яка сполука використовується у квітникарстві для переривання глибокого спокою цибулин ? 1. Індоліл-3-оцтова кислота 2. Індоліл-3-ацетатальдегід 3. Індоліл-3-молочна кислота 4. Етиленхлоргідрид 5. *Правильної відповіді немає*

50. В процесі старіння у рослинах накопичуються 1. Ауксини та гібереліни 2. Гібереліни та абсцизова кислота 3. Цитокініни та ауксини 4. Абсцизова кислота та етилен 5. *Правильної відповіді немає*

РОЗДІЛ IX. ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ СТІЙКОСТІ РОСЛИН

9.1. Загальні поняття про стійкість та адаптацію рослин

Ріст та розвиток рослин відбувається у тісному взаємозв'язку з умовами оточуючого середовища. Рівень врожайності польових культур є показником який відображає відповідність умов оточуючого середовища біологічним вимогам рослин тієї чи іншої польової культури. Якщо врожайність висока то умови існування рослин були сприятливими для росту та розвитку рослин, а при низькій врожайності, рослини відчували негативну дію факторів зовнішнього середовища.

Впродовж вегетаційного періоду одночасно за однакових умов оточуючого середовища відбувається ріст та розвиток рослин різних польових культур яким притаманні різні біологічні властивості. Тому для одних рослин такі умови можуть бути сприятливими, а для інших навпаки – негативно впливають на ріст рослин. Оскільки погодні умови впродовж вегетаційного періоду змінюються то і вплив факторів зовнішнього середовища на ріст та розвиток рослин тієї чи іншої культури може бути від сприятливого до вкрай негативного. Відповідно можна стверджувати, що рослини впродовж періоду вегетації постійно проявляють стійкість до тих чи інших несприятливих факторів оточуючого середовища.

Стійкість це здатність рослин витримувати дію несприятливих факторів оточуючого середовища, які виникають впродовж їх вегетації. Це можуть бути посуха, високі та низькі температури повітря, різкі коливання температурного режиму як впродовж доби так і в окремо взятому міжфазному періоді, епіфотійний розвиток хвороб, епізотійне розмноження шкідників, тощо. Стійкість рослин до негативної дії того чи іншого фактору забезпечується різними механізмами починаючи з молекулярного і закінчуючи фітоценотичним рівнем. Тому на думку М.М.Мусієнко(2003) для аналізу механізмів стійкості необхідно розрізняти певні рівні адаптаційних можливостей рослин. Він стверджує, що стійкість рослин до несприятливих факторів оточуючого середовища досягається завдяки їх адаптації до тих чи інших умов існування.

Виділяють генетичну адаптацію, аклімацію, акліматизацію та швидку адаптацію.

Генетична адаптація рослин досягається протягом багатьох поколінь. Рослини впродовж еволюції адаптувалися до життя в певних умовах. Це відбувалося завдяки дії природного добору який забезпечував виділення та подальше розмноження більш адаптованих форм рослин до умов оточуючого середовища. Велику роль при цьому відігравала спадкова мінливість у різних формах її прояву як комбінаційна, так і мутаційна. Остання забезпечувала появу принципово нових, раніше не існуючих ознак та властивостей у рослин, які підвищували адаптацію рослин.

Аклімація це експериментальна адаптація рослин до штучно створених умов. Змінюючи умови оточуючого середовища можна визначити граничні межі стійкості рослин до того чи іншого фактору. Не менш важливим при цьому може бути інформація про реакцію рослин на ті чи інші штучно створені умови. Вона може слугувати теоретичним підґрунтям для розробки та корегування агротехнологій вирощування польових культур.

Акліматизація це процес адаптації рослин до комплексу одночасно змінених параметрів зовнішнього середовища в природних умовах. При цьому акліматизація включає в себе пристосування рослин до кліматичних, ґрунтових та навіть біологічних умов нового оточуючого середовища, яке може істотно різнитися від раніше існуючого.

Швидка адаптація це пристосування рослин, яка не пов'язана зі змінами в експресії генів чи значною перебудовою клітинних структур. Вона досягається завдяки зміні активності ферментів, особливостями їх дії, зміною концентрації певних іонів чи рН клітинного соку, тощо.

Стійкість рослин до несприятливих факторів зовнішнього середовища визначає ареал поширення тієї чи іншої культури та того чи іншого сорту. У кожній ґрунтово-кліматичній зоні в процесі природної еволюції сформувався певний видовий склад польових культур. Завдячуючи успішній селекції ареал поширення окремих культур значно розширився. В сільськогосподарській практиці широко поширене агрокліматичне районування видів рослин та сортів.

Рівень стійкості рослин польових культур до несприятливих умов оточуючого середовища залежить від тривалості їх дії, швидкості відхилення від оптимальних параметрів, можливостей біохімічної, фізіологічної та анатомо-морфологічної адаптації.

Біохімічна адаптація або її ще називають молекулярною забезпечується змінами на молекулярному та клітинному рівнях рослин. Вона проявляється у зміні іонного та молекулярного складу клітинного розчину, інтенсивності протікання та спрямованості основних функціональних систем клітин. Особливе значення мають ферментні системи рослин, завдяки яким забезпечується життєдіяльність рослин у несприятливих умовах. Всі структурні зміни на молекулярному рівні зумовлюють фізіологічну реакцію рослин на дію того чи іншого стрес фактора.

Фізіологічна адаптація проявляється у зміні інтенсивності основних фізіологічних процесів у рослин: фотосинтезу, дихання, росту, транспірації, тощо. На відміну від тваринних організмів, які реагують на стрес фактори підвищенням інтенсивності біолого-фізіологічних процесів, у рослин відмічається протилежна реакція. Інтенсивність фізіологічних процесів знижується. Фізіологічна адаптація є наслідком біохімічної. Зміни інтенсивності фізіологічних процесів відбуваються після функціональних змін на молекулярному рівні.

Анатомо-морфологічна адаптація забезпечується особливостями анатомо-морфологічної будови клітин, тканин, органів та рослин в цілому. Такі специфічні зміни морфологічної будови зазначених компонентів виникли у рослин еволюційним шляхом у конкретних екологічних умовах. Значний вклад у розвиток цієї форми адаптації рослин до дії стрес факторів вносять селекціонери. Багато нових еколого-адаптивних сортів польових культур поряд із механізмами фізіологічної адаптації мають ряд морфологічних особливостей, які посилюють стійкість рослин до несприятливих умов оточуючого середовища. Наприклад, у більшості сучасних гібридів кукурудзи листки мають так зване еректоїдне розташування. Таке просторове розташування листків зменшує інтенсивність транспірації рослин, що підвищує рівень їх посухостійкості.

Стійкість рослин до несприятливих умов може забезпечуватися також особливостями їх росту та розвитку. Наприклад, в умовах

північного Степу України більш стали врожайність формують скоростиглі сорти пшениці озимої. На момент виникнення найбільш ймовірної посухи у третій декаді червня у цих сортів налив зернівок уже майже завершився тоді як у пізньостиглих сортів відбувається інтенсивне переміщення запасних речовин з вегетативних органів у зернівки. За таких умов врожайність пізньостиглих сортів зменшується, а у скоростиглий вона залишається достатньо високою.

9.2. Зимостійкість

9.2.1. Основні причини загибелі посівів польових культур взимку

Грунтово-кліматичні умови на всій території України є сприятливими для вирощування озимих культур. На відміну від ярих вони мають ряд екологічних та організаційно-економічних переваг перед ярими культурами. Більш тривалий період вегетації забезпечує вищі потенційні можливості щодо формування врожаю. Завдячуючи тривалій вегетації, яка відбувається у всі пори року, вони мають більше компенсаторних механізмів щодо забезпечення сталої врожайності у різні за погодними умовами роки. Якщо виникли несприятливі умови в осінній період то за умови виникнення сприятливих умов ранньовесняного періоду ці наслідки можуть бути компенсовані додатковим кущенням, утворенням добре розвинутих колосів, тощо. Озимі культури мають велике організаційно-економічне значення, оскільки зменшують напруженість робіт у ранньовесняний період. Але всі ці переваги озимих культур розкриваються лише за умови доброї перезимівлі рослин.

Взимку на території України можуть виникати ряд небезпечних факторів, які можуть викликати пошкодження або ж повну загибель рослин озимих польових культур. До них належать негативна дія низьких від'ємних температур, крижаної кірки, випрівання, вимокання та випирання рослин. Тому зимостійкість це здатність рослин витримувати всі несприятливі умови у зимовий та ранньовесняний періоди. Також існує ряд супутніх чинників, які впливають на зимостійкість рослин. Серед них особливо виражений вплив на рівень зимостійкості рослин є враження їх хворобами, пошкодження шкідниками, час припинення осінньої вегетації, час

відновлення весняної вегетації, тривалість зимового періоду, особливості зниження температурного режиму восени та підвищення його у ранньовесняний період та інші.

Таблиця 9.1.– Зимостійкість рослин пшениці озимої залежно від тривалості стану спокою, %

Строк сівби	Тривалість стану спокою, днів		
	до 110 днів	111-120 днів	більше 130 днів
Чорний пар			
2.IX	62,8	63,9	59,2
17.IX	76,7	66,3	64,0
2.X	76,9	75,0	73,3
Середнє	72,1	68,4	65,5
Кукурудза на силос			
2.IX	73,7	55,7	48,9
17.IX	85,2	65,8	52,4
2.X	86,6	70,4	51,9
Середнє	81,8	64,0	51,1

У кожній ґрунтово-кліматичній зоні України ймовірність дії того чи іншого небезпечного фактору є різною. В степовій зоні найбільш небезпечними є крижана кірка, дія морозів, випирання рослин, тоді як у поліській зоні – випрівання, вимокання, негативна дія від’ємних температур.

Здатність рослин витримувати негативну дію морозів називають морозостійкістю. Вона забезпечується низкою умов біологічного та природного походження.

9.2.2. Випрівання

Це негативне явище, яке може викликати часткову або ж повну загибель посівів польових культур внаслідок тривалого перебування рослин під товстим шаром снігу за температури близької до 0⁰C. Доведено, що чим товщий шар снігу тим гине більша кількість рослин. Основною причиною загибелі рослин є їх виснаження внаслідок значних витрат запасних речовин на процес дихання, а тому навіть незначне зниження температури оточуючого середовища викликає їх загибель. Особливо небезпечною є ситуація, коли товстий шар снігу тривалий час перебуває на непромерзлому ґрунті.

Процес випрівання супроводжується зменшенням вмісту цукрів у рослинах, інтенсивним розпадом білків, що веде до появи вільних амінокислот, небілкового азоту та аміаку. Такі рослини є сприятливим середовищем для поселення грибів. На них поселяються такі збудники як *Fusarium nivale* Ces., *Fusarium culmorum* Sacc., *Sclerotinia graminegrum* Elenov та викликають прояв хвороби яку називають сніговою пліснявою рослин.

Розвитку вищезазначених гибів сприяють температура повітря на рівні 0 – 1 °C та висока відносна його вологість близька до 100%. Гриби виділяють ферменти та токсичні речовини, які пригнічують активність ферментних систем рослин, руйнують систему хлоропластів, посилюють проникність біологічних мембран, що збільшує витік із клітин електролітів та органічних речовин.

У практиці сільськогосподарського виробництва застосовують ряд запобіжних заходів завдяки яким можна попередити або зменшити негативний вплив випрівання на життєздатність рослин та формування врожаю. У роки з випаданням товстого шару снігу на непромерзлий ґрунт практикують коткування посівів. Це сприяє промерзанню ґрунту, а відповідно зменшенню інтенсивності дихання та запобігає надмірно великим витратам запасних органічних речовин у рослинах.

Важлива роль у зменшенні шкодочинності снігової плісняви належить генетичним факторам. Потрібно добирати стійкі сорти до враження фузаріозом та склеротинією. Доведено, що більш високі темпи росту рослин у ранньовесняний період зменшує враження їх збудниками вищезазначених хвороб. Для передпосівної обробки насіння слід добирати протруйники, які стримують враження молодих рослин пшениці озимої фузаріозом та склеротинією.

9.2.3. Вимокання

В окремі роки посіви озимих культур страждають від затоплення водою. Таке явище зазвичай трапляється ранньої весни. В результаті танення снігу утворюються так звані “блюдця” у понижених місцях полів. В одні роки рослини пшениці озимої, жита чи ячменю повністю гинуть, а в інші навіть при тривалому перебуванні у воді вони залишаються живими та продовжують вегетацію.

Повна загибель рослин спостерігається у роки, коли рослини тривалий час перебувають у затопленому стані і при цьому ґрунт є незамерзлим. Чим більш високою є температура оточуючого середовища тим коротшим є період впродовж якого рослини можуть залишитися живими. Головною причиною загибелі рослин є їх токсикація продуктами анаеробного дихання на фоні швидкої втрати запасних поживних речовин. За таких умов у тканинах рослин також накопичуються токсичні сполуки заліза, алюмінію, марганцю. Вони негативно діють на кореневу систему рослин.

У роки, коли застій води у понижених місцях посівів озимих культур відбувається на фоні замерзлого ґрунту, рослини озимих культур залишаються живими навіть при тривалому затопленні. За таких умов інтенсивність дихання у рослин є мінімальною, а відповідно витрати запасних речовин є не великими. Тому, коли температура оточуючого середовища підвищиться і відбудеться розмерзання ґрунту, вода за декілька днів проникне у глибші шари ґрунту.

З метою запобігання застою талих вод на полях використовують дренажні системи, які дозволяють своєчасно у ранньовесняний період відвести з полів надлишки води.

9.2.4. Випирання

Явище випирання рослин озимих культур відбувається ранньої весни у роки, коли спостерігається тривале чергування позитивних температур у денні години з морозами вночі. Внаслідок цього верхній шар ґрунту насичується водою і вночі замерзає. Замерзання відбувається з його поверхні. Оскільки при замерзанні відбувається розширення то це викликає витягування коренів із ґрунту. Якщо вони перебувають у замерзлому ґрунті то за таких умов можливий обрив кореневої системи. Зазвичай від такого явища страждають слабкакорозвинуті рослини. Але можливий обрив коренів і у добре розвинутих рослин, якщо період розмерзання ґрунту вдень та замерзання вночі відбувається впродовж довгого періоду.

Явище випирання рослин може спостерігатися не лише на посівах озимих зернових культур, а й озимого ріпаку.

Своєчасне виявлення цього явища та коткування посівів, яке забезпечить добрий контакт кореневої системи рослин із ґрунтом,

може запобігти значному зрідженню посівів або ж повному їх загибелі.

Макрушин М.М.(1985) звертає увагу на те, що глибина залягання вузла кущення у рослин пшениці озимої може мати важливе значення для протидії випиранню рослин. Чим глибше залягає вузол кущення тим менше рослини страждають від випирання. Але залягання вузла кущення є генетично контрольованою ознакою і водночас залежить від глибини заробки насіння, яка в свою чергу визначається довжиною колеоптиля. Чим довшим є колеоптиле тим глибше можна заробляти насіння при сівбі.

9.2.5. Льодова кірка

На посівах озимих культур може утворюватися льодова кірка. Вона може бути двох типів: притерта та підвісна.

Притерта льодова кірка є більш небезпечною. Це досить поширене явище у степовій та лісостеповій зонах України. Вона може утворитися в результаті танення снігу або ж випадання дощу на замерзлий ґрунт. Відмінною її особливістю є зростання кристалів льоду на поверхні ґрунту із кристалами льоду у поверхневому шарі ґрунту. За таких умов рослини озимих культур опиняються вмерзлими в ґрунт. Теплопровідність льоду є у декілька разів вищою порівняно зі снігом. Тому загибель рослин озимих культур може відбутися за більш високих температур оточуючого середовища порівняно з присутністю снігового покриву.

Тривале перебування рослин озимих культур вмерзлими в лід небезпечно також з точки зору їх виснаження. Лід погіршує газообмін між рослинами та оточуючим середовищем. У рослин може переважати анаеробне дихання, яке зумовлює накопичення у них токсичних речовин та значні витрати запасних речовин. Це знижує їх стійкість до морозів.

Підвісна або її ще називають підперта льодова кірка утворюється на поверхні снігового покриву. Вона виникає при випадання дощу на поверхню снігу. В окремі роки може утворитися декілька підвісних льодових кірок. Вона також має негативний вплив на перезимівлю рослин але є менш небезпечною для рослин. Багато вчених стверджують, що кількість повітря у снігу є достатньою для аеробного дихання рослин. Є також свідчення, що підвісна льодова

кірка захищає рослини озимих культур від негативної дії морозів. Але у разі утворення підвісної льодової кірки на фоні слабо замерзлого ґрунту все ж таки може спостерігатися виснаження рослин та послідує їх випрівання.

У сільськогосподарському виробництві для запобігання негативної дії підвісної льодової кірки досить часто проводять коткування посівів. Внаслідок цього відбувається її руйнування, ущільнюється ґрунт, що сприяє його промерзанню, якщо він був недостатньо промерзлим. Проте, перш ніж застосувати такий агротехнічний прийом необхідно провести ретельне обстеження посівів. Досить часто при утворенні підвісної льодової кірки на фоні невисокого снігу, стебла та листки розміщуються в льодових отворах. За таких умов проведення коткування посівів абсолютно недоречне. Такі отвори забезпечують достатній газообмін між рослинами та оточуючим середовищем та добре промерзання ґрунту у разі, якщо він до цього був недостатньо промерзлим.

Зменшення шкодочинності притертої льодової кірки є більш складнішим завданням. Механічне її руйнування викликає пошкодження рослин. Тому більш ефективним є застосування золи, торфу чи навіть ґрунту, які прискорюватимуть процес її танення.

9.3. Морозостійкість

Здатність рослин витримувати негативну дію від'ємних температур називають морозостійкістю.

Загибель рослин в результаті дії на них морозів відбувається внаслідок зневоднення протопласту. У міжклітинному просторі утворюються кристали льоду, які відтягують воду із цитоплазми. Це викликає незворотню коагуляцію її колоїдних частин. Насамперед коагуляції зазнають білкові молекули. Кристали льоду також чинять механічний тиск на клітини, що не виключає пошкодження плазмолем та повну втрату її властивостей.

Морозостійкість рослин залежить від багатьох факторів біологічного та природного походження. Першочергове значення для набуття високого рівня морозостійкості рослинами має загартування. Це комплекс фізіолого-біохімічних процесів які відбуваються у рослинах восени, внаслідок яких вони здатні витримати негативну дію морозів впродовж зимового періоду.

І.І.Туманов(1940) показав, що загартування рослин відбувається у дві фази. Перша фаза проходить за низьких позитивних температур вдень та нічних прохолодах (близько 0⁰С). За сонячної погоди у рослинах накопичуються цукри. Їх кількість у вузлах кущення може становити від 22,6 до 44,6 % у розрахунку на суху речовину. Переважно накопичуються моносахариди (глюкоза) та дисахариди (сахароза). Вони виконують захисну функцію. У більшості випадків між рівнем морозостійкості та вмістом цукрів у рослинах існує прямолінійна кореляційна залежність.

Крім цукрів захисну функцію виконують і інші речовини. Насамперед це гідрофобні білки. Вони зв'язують значну кількість води. Тому така вода не замерзає і протопласт не зневоднюється. Взагалі всі речовини, що забезпечують стійкість рослин до морозів називають кріопротекторами

Друга фаза загартування відбувається при незначних морозах від 0⁰С до мінус 5⁰С. Вона може відбуватися як вдень, так і вночі. Клітини рослин дещо зневоднюються, підвищується вміст цукрів, білків та жирів. Змінюються фізичні властивості протопласту.

Рослини пшениці озимої, які пройшли першу фазу загартування, здатні витримати температуру на глибині залягання вузла кущення мінус 12,5 °С, а після другої фази їх зимостійкість підвищується до мінус 15 – 16 °С. Серед озимих зернових культур найбільш висока морозостійкість властива рослинам жита, а найменша – рослинам ячменю озимого. Рослини озимого жита за доброго загартування можуть витримати температуру на глибині залягання вузла кущення мінус 18 – 19°С (таблиця 9.2).

Таблиця 9.2. – Рівень морозостійкості рослин озимих культур

Культура	Температура ґрунту на глибині 2-3 см, °С
Пшениця озима	мінус 15 – 16
Ячмінь озимий	мінус 12 – 12,5
Жито озиме	мінус 18 – 19
Тритикале озиме	мінус 17 – 18
Ріпак озимий	мінус 14 – 15

Морозостійкість рослин польових культур з осені поступово підвищується, у певний час досягає свого максимуму, а потім

починає знижуватися. Найменший рівень морозостійкості спостерігається наприкінці зимового періоду. Тому особливо небезпечним для озимих культур є повернення морозів у ранньовесняний період. Вони можуть викликати повну загибель рослин.

Для доброї морозостійкості велике значення має характер витрат цукрів рослинами впродовж зимового періоду. Більшу стійкість до морозів мають ті сорти, які повільно витрачають запасні речовини впродовж зимового періоду і у ранньовесняний період мають більший їх вміст у вузлах кущення. Доведено також, що вищу морозостійкість мають рослини сортів пшениці озимої, які раніше уповільнюють ростові процеси восени та не відновлюють активну вегетацію взимку під час видлиг.

Таблиця 9.3. – Взаємозв'язок між рівнем зимостійкості пшениці озимої та втратами вуглеводів у вузлах кущення впродовж зимового періоду (сорт Одеська 267, 1998 – 2000 рр.)

Строк сівби	Вміст вуглеводів на початку зимового періоду, %	Втрати вуглеводів впродовж зимового періоду, %	Зимостійкість, %
Попередник чорний пар			
2.09	22,1	85,7	67,3
17.09	28,7	71,8	83,1
2.10	14,6	73,8	81,8
Попередник кукурудза на силос			
2.09	20,4	80,8	78,1
17.09	24,9	73,1	87,1
2.10	11,4	59,5	76,3

Генетичний фактор є одним із основних що визначає рівень зимостійкості рослин озимих культур. Численними дослідженнями доведено, що за однакової технології вирощування різних сортів їх морозостійкість виявляється різною. В усіх країнах Світу, з проявом морозів у зимовий період, ведеться цілеспрямована селекційна робота над створенням сортів озимих культур здатних витримувати низькі від'ємні температури взимку. В Україні селекцію високморозостійких сортів пшениці озимої ведуть вчені

Селекційно-генетичного інституту НААН, Інституту рослинництва НААН, Миронівського інституту пшениці НААН, Інституту фізіології та біохімії рослин НАН та інших.

Ряд агротехнічних прийомів мають великий вплив на рівень зимостійкості рослин озимих зернових культур. Рання сівба пшениці озимої у більшості років знижує рівень зимостійкості рослин пшениці озимої порівняно із оптимальними та пізніми строками (таблиця 9.4). Наслідком зниження зимостійкості є зменшення щільності посівів та відповідно їх врожайності.

Таблиця 9.4. – Зимостійкість пшениці озимої залежно від сорту та попередника, % (середнє за 2004 – 2006рр.)

Строк сівби	Чорний пар			Кукурудза на силос		
	Лада одеська	Херсонська безоста	Прима одеська	Лада одеська	Херсонська безоста	Прима одеська
25.08	90,9	90,3	91,2	93,4	93,2	93,6
2.09	95,5	93,9	95,1	96,4	96,1	96,3
10.09	99,8	95,5	99,8	99,2	99,0	99,0
17.09	100	100	100	100	100	100
25.09	100	100	100	100	100	100
2.10	99,0	98,3	98,8	99,0	98,8	99,0

Використання органічних та мінеральних добрив у науково-обґрунтованих нормах підвищує зимостійкість рослин озимих культур. Натомість надмірне використання азотних добрив може знижувати стійкість рослин до морозів.

9.4. Стійкість рослин до заморозків

В усіх ґрунтово-кліматичних зонах України під час активної вегетації сільськогосподарських культур трапляються випадки, коли температура повітря знижується нижче 0°C. Такі погодні явища називають заморозками. Вони бувають весною, ранньої осені та навіть влітку.

Пізні весняні заморозки наносять значної шкоди не лише польовим культурам, а й плодово-ягідним. В північному Степу України у 1999 та 2000 роках заморозки наприкінці квітня та початку травня місяців завдали значної шкоди посівам озимих зернових культур, зокрема пшениці озимої та ячменю озимого. У ці роки на

території Кіровоградської області спостерігалось пошкодження посівів зазначених культур на значних площах. Відбулося виморожування колосів у головних стеблах. Це викликало значне зниження врожайності посівів оскільки врожай сформували лише бічні стебла, які є менш продуктивними у порівнянні з головними.

В 1993 році в Криму пізній весняний заморозок пошкодив плодові рослини, що викликало повну втрату врожаю цих культур.

Стійкість рослин польових культур до заморозків залежить від їх фази росту та розвитку. Найбільш висока стійкість до заморозків у більшості польових культур спостерігається у фазу сходів. З подальшим розвитком їх стійкість зменшується. Так, сходи ячменю ярого можуть витримати короточасні заморозки до мінус 6 – 8°C, тоді як у фазу трубкування – до мінус 3°C, а під час цвітіння небезпечними можуть виявитися заморозки на рівні 1 – 2°C. Граничні показники заморозків, які здатні витримати сходи польових культур наведено у таблиці 9.5.

Таблиця 9.5. – Граничні межі приморозків які здатні витримати сходи рослин польових культур

Польова культура	°C
Пшениця озима	мінус 6 – 8
Ячмінь ярий	мінус 3 – 4, інколи 7 – 9
Овес	мінус 3 – 5, інколи 7 – 10
Кукурудза	мінус 3 – 5
Гречка	рослини гинуть при мінус 2 – 3
Просо	мінус 1 – 2
Горох	мінус 5 – 7
Сорго	не витримує приморозків взагалі

Подальший розвиток рослин, сходи яких були пошкоджені заморозком, залежить від ступеня їх пошкодження. Сходи ячменю ярого пошкоджені на 2/3 продовжують вегетацію і такі рослини можуть сформувати високу врожайність за сприятливих погодних умов в подальшому. Подібна ситуація може спостерігатися і у кукурудзи.

Значної шкоди посівам сільськогосподарських культур можуть завдавати ранні осінні заморозки. Особливо небезпечними вони виявляються для томатів, цукрових буряків, кукурудзи та інших рослин. Внаслідок їх дії втрачаються якісні показники продукції,

зокрема знижується цукристість коренеплодів. У кукурудзи морозобійне зерно невивипене і не може бути використаним на насіннєві цілі.

У сільськогосподарському виробництві для запобігання негативної дії заморозків використовують ряд заходів. Насамперед це сівба польових культур чи висаджування розсади у відкритий ґрунт в оптимальні строки за яких зменшується ризик появи заморозків. Добрі результати забезпечує полив сільськогосподарських культур напередодні можливого виникнення заморозку. Використовують також так звані димові завіси, які стримують зниження температури оточуючого середовища на 1 – 2°C. На незначних площах можуть застосовуватися паперові ковпаки, якими накривають рослини, агроволокно, прозору плівку, тощо.

9.5. Холодостійкість

Культурні рослини у процесі еволюції адаптувалися до росту та розвитку в певних ґрунтово-кліматичних умовах. Але навіть ті види, які культивуються в одній зоні можуть істотно різнитися між собою відношенням до температури. Рослини польових культур по-різному реагують на її зміну впродовж вегетації. Здатність рослин витримувати низькі позитивні температури називають холодостійкістю. Рівень холодостійкості рослин характеризують поняттям біологічного нуля – нижня межа температури оточуючого середовища за якої припиняється активний ріст рослин. За даними Г.С.Степанова та О.Ю.Петрова-Спірідонова показники біологічного нуля є різними не лише для різних видів рослин, а й окремих органів (таблиця 9.6).

Негативна дія низьких позитивних температур на рослини перш за все виявляється у зупинці їх росту, пожовтінні листків, появі антоціанового забарвлення, тощо. На клітинному рівні відбувається порушення основних фізіолого-біологічних процесів, ферменти втрачають свої каталітичні властивості, можуть відбуватися збої в реалізації генетичної програми рослин.

Зменшення інтенсивності росту рослинами при низьких позитивних температурах відбувається внаслідок зміни проникненості біологічних мембран що впливає на надходження речовин до кореневої системи. Порушується рух речовин по кислемі

та флоємі рослин. Наслідком таких змін є зниження стійкості рослин до враження хворобами та пошкодження шкідниками. Тому у роки з температурними умовами нижчими від біологічних вимог рослин спостерігається епіфітотійний розвиток багатьох захворювань рослин що викликає значне зниження врожайності посівів та погіршення якості отриманої продукції. Переконливим свідченням цьому є зменшення вмісту олеїнової кислоти у насінні високоолеїнових гібридів соняшнику у роки зі значними перепадами температури повітря у денні та нічні години у період наливу сім'янок.

Таблиця 9.6. – Класифікація польових культур за показники біологічного нуля, °С

Культура	Сходи, вегетативні органи	Генеративні органи
1	2	3
Холодостійкі рослини		
Ячмінь ярий, пшениця яра, овес, нут, горох	4 – 5	10 – 12
Середньостійкі рослини		
Соняшник, гречка	7 – 8	12 – 15
Малостійкі рослини		
Соя, сорго, квасоля, просо, кукурудза	11 – 13	15 – 18
Нестійкі		
Арахіс, рис, бавовник	14 – 15	18 – 20

У сільськогосподарській практиці при вирощуванні окремих культур використовують різні способи загартування насіння чи молодих рослин для підвищення холодостійкості рослин. В овочівництві при вирощуванні всіх овочевих культур розсадним способом розсаду перед висадкою у відкритий ґрунт почергово витримують при знижених та сприятливих для росту температурах. Перед сівбою, насіння яке покільчилося, витримують за температури +2°С впродовж однієї чи декількох діб.

9.6. Солестійкість

На Землі значні масиви ґрунтів мають підвищену концентрацію водорозчинних солей. Такі ґрунти відносять до засолених. Загальна їх кількість становить близько $9 \cdot 10^8$ гектарів або це близько 25 % від

всієї площі земної поверхні. В сільськогосподарському виробництві України використовують близько 1200 тис. гектарів солонцюватих ґрунтів та близько 200 тис. га солонців. Вони в основному зосереджені у Автономній Республіці Крим, Херсонській, Одеській, Миколаївській, Донецькій та Запоріжській областях.

Процеси засолення ґрунтів відбуваються в основному у посушливих регіонах. Але фактори, що зумовлюють цей процес можуть бути різними. Недостя кількість води, що випадає у вигляді дощів може бути недостатньою для вимивання водорозчинних солей у глибші шари ґрунту. Внаслідок цього підвищує їх концентрація у верхніх шарах ґрунту. Поширеними є процеси засолення на зрошуваних ґрунтах. Особливо часто вони розвиваються на ґрунтах з присутнім слабо прониклим для солей підґрунтовим шаром.

Засолення ґрунтів в основному відбувається водорозчинними солями натрію (Na_2CO_3 , Na_2SO_4 , NaCl) та деякими солями магнію і кальцію.

Всі рослини за їх здатністю до росту на засолених ґрунтах поділяють на дві групи: перша – галофіти, рослини, які здатні рости на засолених ґрунтах (понад 300 ммоль) ; друга – глікофіти, рослини, які не витримують засолення ґрунтів.

Здатність галофітів рости на ґрунтах з підвищеною концентрацією водорозчинних солей може забезпечуватися різними механізмами, а тому галофіти поділяють на три великі групи. Перша група це евгалофіти. Їх ще називають справжніми галофітами. Вони можуть накопичувати значну кількість солей у вакуолях клітин. Це забезпечує у них високий осмотичний тиск, який дозволяє їм поглинати воду із засолених ґрунтів. Типовим представником є солерос – *Salicornia herbacea*. Друга група – криногалофіти або солевидільні галофіти. Вони мають спеціальні залози через які вони виділяють надлишки поглинутих солей. При цьому кількість таких залоз збільшується з підвищенням концентрації ґрунтового розчину. Такі рослини характеризуються підвищеною інтенсивністю продигової транспірації. Відноситься кущ тамарикс – *Tamarix speciose*. Третя група – глікогалофіти або соленепроникні галофіти. Вони характеризуються малопроникненістю для солей. Високий осмотичний тиск у таких рослин забезпечується високою концентрацією водорозчинних вуглеводів. Належить сюди полин – *Artemisia salina*.

Більшість польових рослин мають низьку солестійкість. У групі зернових культур найбільшу солестійкість має сорго, підвищеною солестійкістю характеризуються соняшник, бавовник та кавуни.

Висока концентрація солей у ґрунті негативно впливає на ріст та розвиток рослин. Більш чутливими до засолення ґрунтів є молоді рослини. Навіть у типових галофітів інколи спостерігається пригнічення ростових процесів у проростків. З часом їх солестійкість підвищуються. Взагалі засолення ґрунту порушує білковий обмін, у клітинах зростає концентрація вільних амінокислот, синтезуються токсичні для рослин речовини такі як путресцин, кадаверин та аміак.

Для зменшення негативної дії засолення ґрунтів на продуктивність посівів польових культур застосовують комплекс прийомів. Серед них впровадження у виробництво солестійких сортів, гіпсування солонців, внаслідок якого відбувається заміщення іонів натрію іонами кальцію, дренаж та промивання ґрунтів. Велике значення у боротьбі із засоленням ґрунтів є впровадження науково-обґрунтованих систем удобрення польових культур та проведення позакореневих підживлень.

9.7. Жаростійкість рослин

Температура відноситься до основних факторів життя рослин. В процесі еволюції вони адаптувалися до росту та розвитку за певних умов температурного режиму. На значній території земної кулі вона виступає одним із головних факторів що зумовлює перехід рослин до стану спокою. Це також фактор розвитку рослин. Але занадто високі температури оточуючого середовища, які не відповідають екологічним вимогам рослин, негативно впливають на ріст та розвиток рослин, а відповідно і продуктивність посівів польових культур.

Жаростійкість це здатність рослин витримувати дію високих температур. Перш за все ця екологічна властивість рослин визначається генотипом. Тому всі рослин поділяють на три групи (жаростійкі; жаровитривалі та нежаростійкі). До жаростійких належать нижчі рослини, синьо-зелені водості та термофільні бактерії. Вони можуть розвиватися навіть за температури оточуючого середовища у межах 75 – 90°C. Жаровитривалу групу жаростійких рослин представляють кактуси та окремі види

ксерофітів, що можуть витримувати відповідно до 60°C та 54°C. До групи нежаростійких рослин відносяться мезофіти та водні рослини, які витримують температуру повітря відповідно до 40 – 42°C та 38 – 42°C.

Жаростійкість у рослин досягається завдяки існуванню у рослин різних пристосовувальних механізмів. Тому за пропозицією Ф.Ф.Машкова виділяють органічну та зумовлену жаростійкість. Органічна жаростійкість забезпечується високою термостійкістю біоколоїдів. Її ще називають справжньою жаростійкістю. Зумовлена жаростійкість забезпечується існуванням у рослин різноманітних пристосовувальних морфологічного та біологічного характеру. Ряд рослин можуть рости та розвиватися в умовах високих температур оточуючого середовища завдяки глибоко проникній кореневій системі. Постійне надходження води до надземних органів та інтенсивна транспірація сприяє охолодженню рослин, що дозволяє їм витримувати високі температури повітря.

Тривале перебування рослин в умовах високих температур оточуючого середовища викликає глибокі зміни на клітинному та субмікроскопічному рівнях. Високі температури уповільнюють рух цитоплазми, порушують взаємодію між ферментами та їх субстратами, викликають денатурацію та розпад нуклеїнових кислот, зумовлюють зміни у транскрипції та трансляції. За температури повітря 35 – 40°C процеси розпаду органічних речовин переважають над їх синтезом. Тому рослини виснажуються, спостерігається накопичення у клітинах аміаку, який є токсичною речовиною. Такі рослини втрачають імунітет до враження хворобами, що викликає зниження продуктивності посівів всіх польових культур. Дослідженнями встановлено, що підвищення температури з 22 до 38°C підвищує руйнування ядер у клітинах до 5,3 %, а подальше її зростання до 52°C викликає лізис ядер практично у всіх клітинах.

Високі температури повітря негативно впливають на поділ соматичних клітин. Підвищення її з 20 до 42°C зменшує інтенсивність ділення клітин майже у 500 разів.

Реакція рослин на температурний стрес є наступною:

- Адаптація;
- Пошкодження;
- Загибель.

Транспірацію вважають одним із головних факторів, який дозволяє рослинам уникати негативної дії високої температури. Відомо, що температура рослин на 7 – 10°C є нижчою ніж оточуючого середовища. Постійний інтенсивний водообмін сприяє зниженню температури рослин. Але у рослин є й інші пристосування, які дозволяють їм витримувати високі температури повітря. Наявність опушення та кутикули на листках, високий вміст цукрів у цитоплазмі, світле забарвлення рослин, паралельне до сонячних променів розташування листків підвищують жаростійкість рослин.

У польових культур основним заходом захисту рослин від перегріву є впровадження у виробництво сортів з високою жаростійкістю. Заслугує на увагу обприскування посівів 0,05% розчином сірчанокислового цинку. При цього у рослинах збільшується кількість органічних кислот які залучають аміак в синтез амінокислот і таким чином зменшують негативну його дію. Використовують також зрошення посівів невеликими поливними нормами 20 – 30 м³/га. У плодових рослин рекомендують побілку стовбурів що дозволяє знизити їх температуру.

9.8. Посухостійкість

Проблема посухостійкості рослин сільськогосподарських культур є характерною для багатьох країн Світу. В Україні в степовій та лісостеповій зонах, де зосереджено в основному вирощування зернових культур, з певною періодичністю трапляються посухи. Вони зумовлюють різке зниження продуктивності посівів всіх польових культур. За оцінками різних вчених втрати врожаю викликані дефіцитом води для росту та розвитку рослин польових культур сягають від 15 до 40%. У гостропосушливі роки недобір врожаю може бути значно вищим. В окремі роки з надзвичайно великим дефіцитом опадів та підвищеним температурним режимом повітря втрати врожаю можуть сягати 70 і навіть більше відсотків. Переконливим свідченням цього може бути посуха у 2020 році, коли врожайність кукурудзи у більшості сільськогосподарських підприємств Кіровоградської області ледь сягала 1,0 – 1,2 т/га, а на значних площах збирання врожаю взагалі було економічно не доцільним.

Під посухою розуміють метеорологічне явище під час якого рослини відчують гострий дефіцит води. У більшості випадків посуха зумовлена дефіцитом опадів на фоні підвищеного температурного режиму. Такі умови не забезпечують біологічних потреб рослин у воді.

Розрізняють ґрунтову та повітряну посуху. Ґрунтова посуха зумовлюється дефіцитом води у ґрунті. Внаслідок чого у рослин розпочинається тривале в'янення. Повітряна посуха зумовлена високою температурою повітря та його низькою відносною вологістю в результаті чого у рослин спостерігається висока інтенсивність транспірації.

На території України ґрунтова посуха може спостерігатися весною, влітку та восени. Повітряна посуха найбільш часто проявляється влітку. Їх прояви є надзвичайно різноманітними. Перш за все рослини зупиняються в рості, внаслідок зневоднення клітин спостерігається повисання листків або ж їх скручення у трубку як у кукурудзи та інших злакових зернових культур, знебарвлення вегетативних органів, тривалі посушливі умови значно зменшують лінійні розміри рослин в цілому та окремих їх органів порівняно з рослинами, які розвивалися в умовах достатнього вологозабезпечення. Гостропосушливі умови можуть спричинити стерильність генеративних органів, зменшення озерненості суцвіть та формування щуплого невиповненого зерна у зернових культур. У цукрових буряків різко зменшується вага коренеплодів, а у картоплі – клубнеплодів. У рослин сої відмічається значне опадання суцвіть та абортівність насіння. Рослини гречки припиняють виділяти нектар, а тому зменшується відвідування її посівів бджолами, що викликає різке зниження врожайності.

Зменшення оводненості клітин листків внаслідок посушливих умов викликає зникнення у них крохмалю. При цьому не спостерігається збільшення моносахаридів так як вони відразу витрачаються на процес дихання інтенсивність якого значно посилюється під час посухи. Значні втрати води рослинами викликають також розпад білкових речовин. Взагалі змінюється направленість протікання багатьох біохімічних реакцій. Гідролізні реакції переважають над синтетичними. При цьому слід зазначити, що така направленість зберігається навіть впродовж певного часу після відновлення нормального вологозабезпечення посівів. Таке

явище зумовлено тим, що відновлення активності ферментів які каталізують синтетичні процеси відбувається не відразу.

Дослідження з окремими польовими культурами показали, що тривала посуха викликає значні зміни фосфорного обміну у клітинах кореневої системи рослин. В них спостерігається зменшення вмісту АТФ, нуклеїнових кислот та білків при одночасному різкому збільшенні кількості цукрів особливо фруктози і глюкози. Такі зміни свідчать про затримку біологічного окислення вуглеводів у клітинах коренів. Результатом цього може бути дефіцит карбонових кислот які здатні приєднувати аміак з послідуєчим синтезом амінокислот. Таким чином негативна дія посухи на молекулярному рівні перш за все негативно діє на енергетичний обмін та білковий синтез.

Значні втрати врожаю польових культур що спостерігаються внаслідок негативної дії посухи завжди спонукали вчених до розробки та виробничого впровадження ефективних шляхів підвищення посухостійкості рослин. Дослідження проводяться в надзвичайно широкому діапазоні. Особлива увага приділяється створенню нових посухостійких сортів та гібридів польових культур. Їх впровадження дозволяє без застосування додаткових агротехнічних прийомів ефективно протидіяти посусі. Селекціонери при створенні нових сортів намагаються використати як комплекс морфологічних ознак, так і особливості росту та розвитку рослин чи фізіолого-біологічні властивості рослин, що забезпечують високу стійкість рослин польових культур до нестачі води.

Комплекс морфологічних ознак рослин, які підвищують їх посухостійкість називають ксероморфізмом. До них належать наявність кутикули на листках, опушення рослин, просторове розташування листків, глибина проникнення та інтенсивність росту кореневої системи та інш.

Рядом досліджень встановлено, що рослини посухостійких сортів польових культур вирізняються підвищеним вмістом зв'язаної води, підвищеною концентрацією клітинного соку, більш високою водоутримуючою здатністю цитоплазми, більшою стійкістю білків до коагуляції та іншими властивостями, які забезпечують фізіологічну природу посухостійкості рослин.

Для окремих екологічних ніш селекціонерам вдалося створити сорти польових культур рослини яких мають певні особливості розвитку, які дозволяють їм уникати негативної дії посухи. В

північному Степу України більш стали врожайність у різні роки включаючи посушливі забезпечують скоростиглі сорти пшениці озимої. До часу найбільш ймовірного виникнення посухи такі сорти уже завершують свою вегетацію і таким чином не відмічається значного негативного впливу посухи на формування врожаю.

Особлива роль відводиться агротехнічним прийомам, які є складовими частинами агротехнологій вирощування польових культур. Правильне чергування культур у сівозміні дозволяє поліпшити водний режим всіх польових культур що вирощуються. Розміщення культур після кращих попередників, застосування органічних та мінеральних добрив, проведення відповідного основного, передпосівного та по догляду за посівами обробітку ґрунту, своєчасне знищення бур'янів у посівах сприяє накопиченню та збереженню вологи у ґрунті, а відповідно поліпшує умови водного режиму рослин та забезпечує більш високу їх посухостійкість.

У Світі та в Україні зокрема впроваджується система No-till або пряма сівба польових культур. Вона поліпшує водно-фізичні властивості ґрунтів, сприяє збереженню їх структури, створює добрі умови для життя та розвитку ґрунтової мікрофлори, запобігає надмірним непродуктивним втратам вологи, а відповідно позитивно впливає на посухостійкість рослин.

В системі передпосівної підготовки насіння для сівби використовують ряд хімічних сполук, які впливають на інтенсивність росту кореневої системи та підвищують посухостійкість рослин. Однією із таких є хлормекватхлорид.

Для зменшення інтенсивності транспірації у рослин впродовж вегетації рекомендують використовувати антитранспіранти. Вони бувають двох типів. Перші викликають закриття продихів, а другі утворюють на поверхні листків плівку і тим самим запобігають значним втратам води рослинами. До першої групи відносять фенілмеркурацетат та абсцизову кислоту, а до другої – полівінілхлорид, поліпропілен, поліетилен та інші. Антитранспіранти другої групи зменшують інтенсивність транспірації майже на 50%.

При вирощуванні сільськогосподарських культур, особливо овочевих, практикують загартування росади або ж насіння, що наклюнулося. Для цього молоді рослини впродовж визначеного періоду вирощують в умовах з певним дефіцитом води. Загартування підвищує водоутримуючу здатність протопласту, сприяє більш

інтенсивному розвитку кореневої системи, позитивно впливає на направленість біохімічних реакцій у дорослих рослин, що в кінцевому результаті забезпечує формування вищої врожайності порівняно з не загартованими рослинами.

9.9. Стійкість рослин до кислотності ґрунтів

Ґрунт є основним середовищем із якого рослини використовують воду та більшість елементів живлення для свого росту та розвитку. Різним типам ґрунтів притаманні певні властивості. Особливо великий вплив на доступність хімічних елементів для рослин та розвитку ґрунтової біоти має реакція ґрунтового розчину. Кожен ґрунт характеризується певною реакцією ґрунтового розчину, яка визначається співвідношенням іонів H^+ та OH^- . У кислих ґрунтах переважають іони H^+ , а лужних – гідроксильні іони OH^- . Виражають її через рН (від'ємний логарифм концентрації водневих іонів). Кислі ґрунти мають рН менше 7, нейтральні – близько 7, а лужні – понад 7. Групування ґрунтів за їх реакцією ґрунтового розчину наведено у таблиці 9.7.

Таблиця 9.7. – Групування ґрунтів за реакцією ґрунтового розчину

рН	Група ґрунтів	Тип ґрунтів
Менше 4,5	сильнокислі	болотні, болотно-підзолисті, підзолисті, червоноземи, тропічні
4,5 – 5,5	кислі	підзолисті, дерново-підзолисті, червоноземи, тропічні
5,5 – 6,5	слабковислі	підзолисті, дерново-підзолисті, сірі лісові, червоноземи, тропічні
6,5 – 7,0	нейтральні	сірі лісові, чорноземи
7,0 – 7,5	слабколужні	чорноземи південні, каштанові
7,5 – 8,5	лужні	солонці, солончаки
Більше 8,5	Сильнолужні	содові солонці, солончаки

Розрізняють актуальну (активну) та потенційну (пасивну) кислотність ґрунту. Актуальна кислотність зумовлена іонами H^+ у ґрунтовому розчині, а потенційна – іонами H^+ та іонами алюмінію у вбирному комплексі ґрунту.

Потенційну кислотність ґрунту можна визначити лише за умови витискання іонів водню із вбирного комплексу ґрунту. Тому залежно

від того які солі використовують для цього, її поділяють на обмінну та гідролітичну. Для визначення обмінної кислотності використовують розчини нейтральних солей (KCl або $NaCl$), а потенційної – гідролітично лужних (CH_3COONa).

Гідролітична кислотність є вищою порівняно з обмінною, оскільки вона включає в себе не лише актуальну кислотність, а й потенційну. При визначенні гідролітичної кислотності кількість виявлених іонів H^+ виражають у міліграм-еквівалентах на 100 г ґрунту.

Лужність ґрунтів також поділяють на актуальну та гідролітичну. Актуальну лужність визначають з використанням гідролітично лужних солей таких як сода чи бікарбонат кальцію. Потенційна лужність характерна для ґрунтів які містять у своєму вбирному комплексі іони натрію.

Кислотність ґрунтів зумовлюється комплексом чинників природного та агротехнічного походження. Головним із них є умови ґрунтоутворення. Проте значний вплив на реакцію ґрунтового розчину чинять також інтенсивне використання фізіологічно кислих добрив при вирощуванні сільськогосподарських культур, випадіння кислотних дощів, промислові викиди, які містять сульфідів та оксиди металів, недостатнє застосування органічних добрив.

Як кислотність, так і надто висока лужність ґрунтів негативно впливають на ріст та розвиток сільськогосподарських рослин. Перш за все це проявляється у порушенні надходження елементів живлення із ґрунту до кореневої системи рослин. У ґрунтах з високою кислотністю накопичуються токсичні для рослин речовини та пригнічується діяльність ґрунтової мікрофлори. За pH нижче 4 діяльність ґрунтової біоти повністю зупиняється. Особливо відчутним є вплив на діяльність бульбочкових бактерій які здатні засвоювати молекулярний азот повітря у симбіозі з бобовими рослинами. Висока кислотність ґрунтів негативно впливає на надходження до рослин фосфору, сірки, магнію, калію, кальцію та молібдену.

На кислих ґрунтах значно зростає доступність до рослин важких металів, що веде до їх надмірного накопичення у рослинах. У слабкокислих та нейтральних ґрунтах важкі метали перебувають у зв'язаному стані, а на кислих ґрунтах вони є більш рухливими та доступними для рослин. До того ж на ґрунтах з pH 4,0 – 4,5 залізо,

алюміній, марганець переходять у водорозчинні легкодоступні для рослин форми і їх концентрація може бути токсичною для рослин. Надмірне поглинання рослинами цих елементів веде до порушення вуглеводного та білкового обмінів, що викликає істотне зниження продуктивності посівів або навіть повну їх загибель. Особливо чутливими до алюмінію є рослини цукрових буряків, гороху та квасолі. Всі овочеві рослини негативно реагують на надлишкову кількість марганцю у ґрунтовому розчині.

Лужна реакція ґрунтового розчину (рН 7,5 – 8,5) знижує доступність для рослин таких елементів живлення як марганець, залізо, мідь, цинк, фосфор, бор та більшості мікроелементів. У таких ґрунтах зазначені елементи утворюють водонерозчинні гідроксиди, які не поглинаються кореневими системами рослин.

Польові культури за реакцією їх рослин на реакцію ґрунтового розчину поділяють на декілька груп:

- найбільш чутливими до кислотності ґрунту є бавовник, люцерна, еспарцет, цукрові буряки, кормові буряки, коноплі. Ці рослини добре ростуть лише на ґрунтах з нейтральною реакцією ґрунтового розчину або ж слабколужною рН 7 – 8;
- чутливі польові культури до підвищеної кислотності. Вони добре ростуть та розвиваються лише на слабкокислих або ж нейтральних ґрунтах (рН 6 – 7). Сюди можна віднести пшеницю озиму та яру, ячмінь, соняшник, кукурудзу, квасолю, сою, горох, конюшину;
- малочутливі до підвищеної кислотності польові культури. Рослини цих культур відносно добре ростуть у широкому діапазоні рН від 4,5 до 7,5. Проте найбільш сприятливою для їх росту та розвитку є слабкокисло реакція рН 5,5 – 6,0;
- нечутливі польові культури до кислотності ґрунтів. Відносяться сюди картопля та льон. Найбільш сприятливими ґрунтами для цих культур є ґрунти зі слабкокислою реакцією рН 5,5 – 6,0;
- група польових культур рослини яких добре ростуть на ґрунтах з рН 4,5 – 5,0 та погано за лужної чи навіть нейтральної реакції. Належать сюди люпин жовтий та синій, а також сарадела.

9.10. Газостійкість

Проблема забруднення оточуючого середовища є актуальною для більшості країн Світу. Щорічну в атмосферу, ґрунт та воду потрапляє величезна кількість забруднювачів. Лише в атмосферу попадає більше 200 різних ксенобіотиків. Серед них найбільш поширеними є сірчистий газ, чадний газ, оксиди азоту, сірководень, аміак та інші. Не менш небезпечним є тенденція підвищення у повітрі концентрації карбонового газу. Джерелами забруднення виступають різноманітні вуглеводні, феноли, зола, пил, та інші речовини, які містять у своєму складі оксиди цинку, свинцю, селену та інших важких металів.

Наслідками попадання в атмосферу великої кількості ксенобіотиків особливо сірчистого газу, оксидів азоту є кислотні дощі. Вони негативно впливають не лише на людину та тваринний світ, а й ріст та розвиток рослин. Їх дія на рослини проявляються у вигляді некрозів, хлоротичних плям на листках та стеблах. Порушується функціонування клітинних мембран, водний режим рослин та фотосинтетичні реакції процесу фотосинтезу. Є дані про те, що сірчистий газ у концентрації 0,08 – 0,1 мг/м³ викликає повну деградації хлоропластів та молекул хлорофілу.

М.М.Макрушин пропонує розрізняти поняття газочутливості та газостійкості. Поняття газочутливості включає в себе швидкість та ступінь прояву паталогічних змін у рослин викликаних дією газів. Газостійкість – здатність рослин витримувати забруднення атмосфери шкідливими газами.

Сільськогосподарські культури мають різну газостійкість. Більш високою газостійкістю володіють рослини які накопичують велику кількість сірки та хлору у своїх органах. Найбільш високу газостійкість до сірчистого газу серед польових культур мають ріпак та кукурудза. Високою стійкістю до HF характеризуються соняшник та пшениця.

Рослини, які добре забезпечені елементами мінерального живлення та водою, мають більш високу газостійкість. Тому при вирощуванні сільськогосподарських культур важливо створювати оптимальні умови живлення рослин та проводити зрошення посівів, що буде позитивно впливати на газостійкість рослин. Відомо, що

дощі та проведення зрошення шляхом дощування дозволяє вимити із тканин рослин до 30% токсичних речовин.

9.11. Стійкість рослин сільськогосподарських культур до хвороб

У сільськогосподарському виробництві щорічно спостерігаються значні недобори врожаю, які викликані різноманітними захворюваннями рослин. За оцінками різних вчених у світовому сільськогосподарському виробництві втрачається близько 20% обсягів сільськогосподарської продукції внаслідок враження рослин хворобами. Проте вони істотно різняться залежно від виду рослин та причин виникнення захворювання. В окремих випадках може спостерігатися повна загибель рослин, що веде до 100% втрат врожаю. Внаслідок враження рослин хворобами зменшується не лише рівень врожайності сільськогосподарських культур, а й погіршується якість отриманої продукції, що веде до істотного зростання економічних втрат сільськогосподарських підприємств.

Хвороба рослин – це динамічний процес, що проявляється порушенням морфологічних, анатомічних, фізіологічних, біохімічних та інших показників рослин під дією патогена чи інших факторів, що веде до пригнічення або загибелі рослин.

Причинами виникнення хвороб у рослин можуть бути:

- Патогенні організми;
- Фактори оточуючого середовища;
- Дефіцит елементів живлення.

Прояви хвороб мають патоморфологічний або ж патофізіологічний характер. Патоморфологічні зміни виявляються у порушенні ростових процесів, деформаціях (гіпертрофія, гіперплазія, гіпоплазія, дегенерація клітин), некрозах, склеротинізації, розриву епідермісу та утворення тріщин, гнилях. Патофізіологічні зміни торкаються водного режиму (в'янення рослин), пригніченні фотосинтезу, вуглеводного та білкового обмінів, інтенсифікації дихання та інш.

Стійкість рослин до інфекційних хвороб прийнято називати імунітетом. Розрізняють декілька основних понять. Під

абсолютним імунітетом розуміють стійкість рослин до інфекційного захворювання при контакті її органів зі збудником хвороб за умов оточуючого середовища, які сприяють її зараженню. Цей тип імунітету зумовлений комплексом властивостей рослин які абсолютно не відповідають вимогам збудника хвороби. Розрізняють специфічний і неспецифічний імунітет. Неспецифічний (видовий) це стійкість певного виду рослин до того чи іншого збудника хвороби, які взагалі не здатні вражати даний вид рослин. Специфічний імунітет або його ще називають сортовим – стійкість окремих сортів рослин до хвороб які вражають даний вид.

Особливу цінність для сільськогосподарського виробництва має природний (вроджений) імунітет – він забезпечується спадковою несприйнятливістю до хвороби, яка сформувалася в процесі еволюції рослини чи спрямованої селекційної роботи. Він передається до нащадків в процесі їх розмноження. Його поділяють на пасивний та активний. Пасивний імунітет – стійкість рослин до хвороби, що досягається завдяки властивостям, які існують у рослини не залежно від загрози її зараження. Активний імунітет – стійкість рослин, що забезпечується властивостями рослин, які виникають у них після проникнення збудника хвороби, тобто це виникнення у рослини захисних реакцій.

Виділяють також набутий або штучний імунітет – стійкість рослин до хвороб яка формується у них в процесі індивідуального їх розвитку під впливом факторів оточуючого середовища або ж перенесення рослиною цієї хвороби. Вона до нащадків не передається.

В основі вродженого імунітету можуть бути особливості морфологічної форми рослин чи їх анатомічної будови, а також їх фізіолого-біохімічні особливості. Анатомо-морфологічні чинники в основному сприяють перешкоджанню зараженню рослин не даючи збуднику хвороби прорости та проникнути всередину рослини. До них відносять:

- Мала кількість та щільність продихів і сочевичок на одиниці листової поверхні, а також особливості їх будови;
- Наявність на поверхні листків потужного воскового нальоту, його товщина та інтенсивного опушення;
- Потужно розвинуті склеренхімні тканини.

Фізіолого-біохімічні особливості рослин, які можуть визначати стійкість рослин до враження хворобами, є набагато різноманітнішими. Вони торкаються особливостей обміну речовин у рослині, вмісту основних органічних речовин таких як вуглеводи, білків та продуктів їх розпаду, присутності у клітинах рослин різноманітних захисних речовин, особливостей хімічного складу рослин. Тому стійкість рослин до хвороб може бути зумовлена:

- Відсутністю у тканинах рослин життєво необхідних для збудника хвороб елементів живлення чи фізіолого активних речовин;
- Невідповідністю обміну речовин у рослині-господарю обміну речовин збудника хвороби;
- Пригнічення збудників хвороб речовинами, які можуть мати токсичну на них дію. Це феноли, ефірні масла, алкалоїди, терпени, смоли, дубильні речовини та ін. Вони можуть виступати хімічним бар'єром, який запобігає проникненню чи поширенню збудника хвороби.

Хімічні речовини, які проявляють антибіотичні властивості і завжди присутні у тканинах певних видів рослин, називають фітонцидами. Вони можуть забезпечувати неспецифічний імунітет рослин до сапрофітних мікроорганізмів.

Пасивний імунітет у рослин може бути пов'язаний із фізико-хімічними властивостями клітин зокрема такими як проникність протопласту, кислотність клітинного соку, величина осмотичного тиску.

Активний імунітет у рослин спрямований перш за все на придушення збудника хвороби, знешкодження і розклад продуктів його життєдіяльності та відновлення фізіологічних функцій і обміну речовин, які були порушені у рослині проникненням збудника хвороби. У рослин розрізняють антиінфекційні та антитоксичні захисні реакції. Перші спрямовані проти збудника хвороби – перешкоджання проникненню його у тканини рослин, локалізація шляхом пригнічення розвитку та повної загибелі. Це проявляється у таких явищах як фагоцитоз, реакції надчутливості та синтезу фітоалексинів.

Фагоцитоз – явище внутрішньоклітинного розкладу патогенних мікроорганізмів. Реакція надчутливості проявляється у швидкому відмиранні клітин рослини господаря у місцях проникнення збудника хвороби. Це відмічається при зараженні рослин облігатними паразитами, наприклад борошнистороссяними та іржастими хворобами. Збудник хвороби опиняється в оточенні відмерлих клітин, позбавляється живлення, а тому локалізується і подальшого його розвитку не відмічається. У місцях ураження спочатку з'являються знебарвлені хлоротичні невеликих розмірів цяточки, які можуть перетворюватися у плями. У високостійких рослин ці некротичні прояви дрібних розмірів і майже не впливають на фотосинтетичну діяльність листків.

До фітоалексинів відносять специфічні ліпідоподібні захисні речовини які мають антибіотичну дію. Вони здатні пригнічувати розвиток збудників хвороб або ж подавляти у них синтез ферментів та токсинів, які негативно діють на рослини. Фітоалексини синтезуються у рослинах лише після проникнення в їх тканини збудника хвороби. Встановлено, що стійкі до хвороб рослини синтезують в 2 – 3 рази більше фітоалексинів порівняно із нестійкими.

Важливу роль у забезпеченні стійкості рослин до враження збудниками хвороб мають умови мінерального живлення. Дефіцит всіх елементів живлення веде до порушення фізіолого-біохімічних процесів у рослин, що знижує стійкість рослин до хвороб. Тому численними дослідженнями встановлено, що лише за оптимальних умов живлення яке досягається використанням добрив у науково-обґрунтованих нормах із відповідним співвідношенням елементів живлення забезпечується висока стійкість рослин до хвороб та формування високої продуктивності посівами сільськогосподарських культур.

Особливе значення має використання калійно-фосфорних добрив. Ці елементи живлення здатні активізувати діяльність ферментів, знижують інтенсивність гідролітичних процесів, підвищують в'язкість протопласту та механічну міцність тканин, що сприяє підвищенню стійкості до хвороб. Надлишкове використання азоту знижує стійкість рослин до хвороб. Надмірний розвиток надземної маси рослин, велика площа листової поверхні, великі потреби рослин у воді, підвищена вологість повітря у загущених

посівах створюють сприятливі умови для зараження рослин збудниками хвороб та інтенсивний їх розвиток.

Велика група елементів живлення таких як мідь, цинк, залізо, марганець, бор, кобальт та інші приймають активну участь у біохімічних процесах рослин. В свою чергу це відображається у потовщенні кутикули та клітинних стінок що є захисним бар'єром та створює певні перепони для проникнення збудників хвороб. Мідь, цинк, залізо та інші входять до складу багатьох ферментів, які приймають безпосередню участь у формуванні захисних реакцій у рослин. Окремі елементи живлення (цинк, кобальт, мідь, бор, молібден) здатні знешкодити діяльність ферментів чи негативну дію токсинів патогенів на рослини.

Отже, обмеження шкодочинності захворювань спричинених дефіцитом елементів живлення є впровадження науково-обґрунтованих систем застосування органічних та мінеральних добрив при вирощуванні сільськогосподарських культур.

Тестові завдання для самоконтролю знань

1. Дайте визначення стійкості рослин 1. Це реакція рослин на дію несприятливих факторів та здатність витримувати стресові навантаження 2. Це здатність рослин протидіяти несприятливим факторам зовнішнього середовища 3. Це здатність рослин витримувати несприятливі фактори зовнішнього середовища 4. Це здатність рослин витримувати посуху, морози та високі температури 5. Правильної відповіді немає

2. Що розуміють під випиранням рослин озимих зернових культур ? 1. Загибель рослин під товстим шаром снігу 2. Загибель рослин в результаті дії на рослини морозів 3. Загибель рослин у місцях затоплення їх водою 4. Загибель рослин внаслідок розриву кореневої системи 5. Правильної відповіді немає

3. Якими факторами забезпечується стійкість рослин ? 1. Морфологічними особливостями будови рослин та їх органів 2. Біологічними особливостями рослин 3. Метаболізмом та регуляторними системами рослинного організму 4. Умовами навколишнього середовища температури 5. Правильної відповіді немає

4. Що відносять до хімічних факторів, що викликають стрес-реакції у рослин ? 1. Гербіциди 2. Збудники хвороб 3. Низькі та високі температури 4. Механічні пошкодження тварин 5. Правильної відповіді немає

5. Дайте визначення аклімації 1. Відбувається впродовж декількох поколінь і при цьому використовуються всі можливі стратегії пристосування організму включаючи мутації 2. Це пристосування, що не пов'язані зі мінами в експресії генів або зі значною перебудовою клітинних структур. 3. Це процес пристосування організму до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Вона охоплює пристосування рослин до кліматичних, фізико-хімічних і ґрунтових умов нового середовища. 4. Пристосування рослинного організму до штучно створених умов 5. Правильної відповіді немає

6. Надмірна кількість якого елементу живлення може знижувати рівень морозостійкості рослин пшениці озимої ? 1. Фосфору 2. Калію 3. Кальцію 4. Азоту 5. Магнію

7. Які причини загибелі рослин пшениці озимої у місцях їх затоплення водою ? 1. Обрив кореневої системи рослин 2. Відсутність процесу фотосинтезу у рослин 3. Відсутність синтезу життєво необхідних речовин 4. Токсикація продуктами анаеробного дихання на фоні швидкої втрати запасних поживних речовин 5. Правильної відповіді немає

8. До нежаростійких рослин відносять 1. Рослини, які здатні витримувати температуру $40 - 42^{\circ}\text{C}$ 2. Рослини, які здатні витримувати температуру $54 - 60^{\circ}\text{C}$ 3. Рослини, які здатні витримувати температуру $75 - 90^{\circ}\text{C}$ 4. Рослини, які здатні витримувати температуру понад 90°C 5. Правильної відповіді немає

9. Що розуміють під анатомо-морфологічною стійкістю? 1. Це стійкість зумовлена морфологічними та анатомічними особливостями будови рослин 2. Це стійкість зумовлена особливістю фізіологічного стану рослин (осмотичний тиск, кислотність клітинного соку, особливості руху прорихів) 3. Це стійкість пов'язана з накопиченням у клітинах різних хімічних речовин 4. Правильної відповіді немає

10. Дайте визначення швидкої акліматизації 1. Відбувається впродовж декількох поколінь і при цьому використовуються всі можливі стратегії пристосування організму включаючи мутації 2.

Це пристосування, що не пов'язані зі мінами в експресії генів або зі значною перебудовою клітинних структур. 3. Це процес пристосування організму до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Вона охоплює пристосування рослин до кліматичних, фізико-хімічних і ґрунтових умов нового середовища. 4. Пристосування рослинного організму до штучно створених умов 5. Правильної відповіді немає

11. Що відносять до фізичних факторів, що викликають стрес-реакції у рослин ? 1. Пестициди 2. Збудники хвороб 3. Низькі та високі температури 4. Механічні пошкодження тварин 5. Правильної відповіді немає

12. До жаровитривалих рослин відносять 1. Рослини, які здатні витримувати температуру $40 - 42^{\circ}\text{C}$ 2. Рослини, які здатні витримувати температуру $54 - 60^{\circ}\text{C}$ 3. Рослини, які здатні витримувати температуру $75 - 90^{\circ}\text{C}$ 4. Рослини, які здатні витримувати температуру понад 90°C 5. Правильної відповіді немає

13. До якої групи за рівнем жаростійкості належать польові культури ? 1. Жаростійкі 2. Жаровитривалі 3. Нежаростійкі 4. Жаростійкі та жаровитривалі 5. Правильної відповіді немає

14. В чому проявляється фізіологічна адаптація ? 1. Зміні інтенсивності фотосинтезу, дихання, росту і розвитку та продуктивності рослинного організму, яка при дії стресових факторів знижується. 2. Зміні морфологічної будови рослин 3. Зміні молекулярного складу рослинного організму та мембранних структур, у зміцненні зв'язку між хімічними компонентами, які визначають структуру мембран клітини 4. Проявляється у специфічних особливостях анатомічної та морфологічної будови клітин, тканин, окремих органів і організму в цілому, що виникли у процесі еволюції в різних екологічних умовах. 5. Правильної відповіді немає

15. Яка температура повітря є оптимальною для проходження першої фази загартування ? 1. $0^{\circ}\text{C} - +10^{\circ}\text{C}$ 2. $+5^{\circ}\text{C} - +15^{\circ}\text{C}$ 3. $+10^{\circ}\text{C} - +15^{\circ}\text{C}$ 4. $+15^{\circ}\text{C} - +20^{\circ}\text{C}$ 5. Правильної відповіді немає

16. Дайте визначення холодостійкості рослин 1. Це здатність теплолюбивих рослин витримувати температури децю вище 0°C . 2. Це здатність рослин витримувати температури нижчі 0°C 3. Це здатність озимих рослин витримувати всі несприятливі фактори

зимового періоду 4. Це здатність рослин витримувати несприятливі фактори зовнішнього середовища 5. Правильної відповіді немає

17. Що відносять до біологічних факторів, що викликають стрес-реакції у рослин ? 1. Гербіциди 2. Збудники хвороб 3. Низькі та високі температури 4. Механічні пошкодження тварин 5. Правильної відповіді немає

18. Дайте визначення морозостійкості у рослин 1. Це здатність теплолюбивих рослин витримувати температури децю вище 0°C 2. Це здатність рослин витримувати температури нижчі 0°C 3. Це здатність озимих рослин витримувати всі несприятливі фактори зимового періоду 4. Це здатність рослин витримувати несприятливі фактори зовнішнього середовища 5. Правильної відповіді немає

19. Яка основна причина ушкодження теплолюбивих рослин низькими температурами близькими до 0°C ? 1. Утворення кристалів льоду у міжклітинному просторі 2. Зниження інтенсивності процесу дихання 3. Зниження інтенсивності процесу фотосинтезу 4. Пошкодження функціональної активності мембран, що змінює обмін речовин між клітинами та зовнішнім середовищем 5. Правильної відповіді немає

20. Що викликає загибель рослин при дії на них низьких температур нижчих за 0°C ? 1. Замерзання води та утворення кристалів льоду у міжклітинному просторі 2. Зниження інтенсивності процесу дихання 3. Зниження інтенсивності процесу фотосинтезу 4. Пошкодження функціональної активності мембран, що змінює обмін речовин між клітинами та зовнішнім середовищем 5. Правильної відповіді немає

21. Які речовини відносять до кріопротекторів ? 1. Жири 2. Алакоїди 3. Гідрофільні білки, моно- та полісахариди 4. Органічні кислоти 5. Правильної відповіді немає

22. Дайте визначення генетичної адаптації 1. Відбувається впродовж декількох поколінь і при цьому використовуються всі можливі стратегії пристосування організму включаючи мутації 2. Це пристосування, що не пов'язані зі мінами в експресії генів або зі значною перебудовою клітинних структур. 3. Це процес пристосування організму до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Вона охоплює пристосування рослин до кліматичних, фізико-хімічних і ґрунтових умов нового середовища.

4. Пристосування рослинного організму до штучно створених умов 5. Правильної відповіді немає

23. Дайте визначення процесу загартування у рослин до зими 1. Це процес підвищення морозостійкості рослин, який досягається поступовим зниженням температури повітря на фоні скорочення світлового дня 2. Це процес підготовки рослин до зими 3. Це процес завдяки якому рослини накопичують захисні речовини 4. Це процес підготовки рослин до стану спокою 5. Правильної відповіді немає

24. Яку температуру здатні витримати рослини пшениці озимої після проходження першої фази загартування ? 1. Мінус 12,5 °C 2. Мінус 15 °C 3. Мінус 16 °C 4. Мінус 17 °C 5. Правильної відповіді немає

25. Що розуміють під хімічною стійкістю? 1. Це стійкість зумовлена морфологічними та анатомічними особливостями будови рослин 2. Це стійкість зумовлена особливістю фізіологічного стану рослин (осмотичний тиск, кислотність клітинного соку, особливості руху протоплазму) 3. Це стійкість пов'язана з накопиченням у клітинах різних хімічних речовин 4. Правильної відповіді немає

26. Як впливають строки сівби на зимостійкість рослин пшениці озимої ? 1. Найбільш висока зимостійкість спостерігається при ранніх строках сівби 2. Найбільш низька зимостійкість спостерігається при пізніх строках сівби 3. Рання сівба знижує зимостійкість рослин порівняно з сівбою в оптимальні та пізні строки 4. Сівба у ранні та пізні строки забезпечує більш високий рівень зимостійкості порівняно з оптимальними строками 5. Правильної відповіді немає

27. Скільки етапів включає процес загартування ? 1. Два 2. Три 3. Чотири 4. П'ять 5. Правильної відповіді немає

28. Більш чутливими до негативної дії високої концентрації солей у ґрунті є 1. Молоді рослини 2. Рослини у середині своєї вегетації 3. Рослини, які завершують свою вегетацію 4. Рослини, що перебувають у репродуктивному періоді 5. Правильної відповіді немає

29. Які речовини виконують основну захисну функцію у рослин від негативної дії від'ємних температур ? 1. Жири 2. Амінокислоти 3. Моносахариди та дисахариди 4. Аміди 5. Правильної відповіді немає

30. Дайте визначення швидкої адаптації 1. Відбувається впродовж декількох поколінь і при цьому використовуються всі

можливі стратегії пристосування організму включаючи мутації 2. Це пристосування, що не пов'язані зі мінами в експресії генів або зі значною перебудовою клітинних структур. 3. Це процес пристосування організму до зміни кількох параметрів навколишнього середовища в природних умовах. Вона охоплює пристосування рослин до кліматичних, фізико-хімічних і ґрунтових умов нового середовища. 4. Пристосування рослинного організму до штучно створених умов 5. Правильної відповіді немає

31. Яким рослинам властивий найбільш високий рівень морозостійкості ? 1. Озимого жита 2. Озимого ячменю 3. Озимої пшениці 4. Озимого тритикале 5. Правильної відповіді немає

32. Яка температура повітря є оптимальною для проходження другої фази загартування ? 1. $0 - \text{мінус } 5^{\circ}\text{C}$ 2. $0 - +5^{\circ}\text{C}$ 3. $+2 - +5^{\circ}\text{C}$ 4. $+5 - +7^{\circ}\text{C}$ 5. Правильної відповіді немає

33. Що розуміють під вимоканням рослин озимих зернових культур ? 1. Загибель рослин під товстим шаром снігу 2. Загибель рослин в результаті дії на рослини морозів 3. Загибель рослин у місцях затоплення їх водою 4. Загибель рослин внаслідок розриву кореневої системи 5. Правильної відповіді немає

34. Яка причина загибелі рослин в процесі їх випирання ? 1. Утворення кристалів льоду у міжклітинному просторі 2. Отруєння рослин продуктами анаеробного дихання 3. Враження рослин хворобами 4. Обрив кореневої системи 5. Правильної відповіді немає

35. Дайте визначення зимостійкості 1. Це здатність теплолюбивих рослин витримувати температури децю вище 0°C . 2. Це здатність рослинних організмів витримувати температури нижчі 0°C 3. Це здатність озимих рослин витримувати всі несприятливі фактори зимового періоду 4. Це здатність рослин витримувати несприятливі фактори зовнішнього середовища 5. Правильної відповіді немає

36. Рослини якої польової культури володіють найменшим рівнем морозостійкості ? 1. Озимого жита 2. Озимого ячменю 3. Озимої пшениці 4. Озимого тритикале 5. Правильної відповіді немає

37. Чим викликана ґрунтова посуха ? 1. Переміщенням нагрітого повітря 2. Низькою вологістю повітря 3. Дефіцитом води у ґрунті 4. Високою транспірацією рослин 5. Правильної відповіді немає

38. Дайте визначення жаростійкості 1. Це здатність теплолюбивих рослин витримувати температури вище $+30^{\circ}\text{C}$. 2. Це здатність рослинних організмів витримувати температури вище $+40^{\circ}\text{C}$ 3. Це здатність рослин витримувати всі несприятливі фактори літнього періоду 4. Це здатність рослин рости та розвиватися при високих позитивних температурах 5. Правильної відповіді немає

39. Що розуміють під імунітетом ? 1. Це стійкість рослин до несприятливих факторів зовнішнього середовища 2. Це стійкість рослин проти вірусних захворювань 3. Це стійкість рослин проти грибкових захворювань 4. Це стійкість рослин проти інфекційних захворювань 5. Правильної відповіді немає

40. Яку мінімальну температуру на глибині залягання вузла кущення можуть витримати рослини озимого жита після проходження доброго загартування ? 1. Мінус $12 - 13^{\circ}\text{C}$ 2. Мінус $15 - 17^{\circ}\text{C}$ 3. Мінус $18 - 19^{\circ}\text{C}$ 4. Мінус $21 - 23^{\circ}\text{C}$ 5. Правильної відповіді немає

41. Що розуміють під абсолютним імунітетом ? 1. Це стійкість рослин, яка залежна від умов зовнішнього середовища 2. Це стійкість, яка зумовлена морфологічними особливостями рослин 3. Це стійкість, яка зумовлена фізіологічними особливостями рослин 4. Це повна стійкість рослин до певного захворювання 5. Правильної відповіді немає

42. Рослини якої польової культури мають найбільш високу стійкість до сірчистого газу ? 1. Сої 2. Цукрових буряків 3. Пшениці 4. Ріпаку 5. Правильної відповіді немає

43. Що розуміють під фізіологічною стійкістю? 1. Це стійкість зумовлена морфологічними та анатомічними особливостями будови рослин 2. Це стійкість зумовлена особливостями фізіологічного стану рослин (осмотичний тиск, кислотність клітинного соку, особливості руху протопластів). 3. Це стійкість пов'язана з накопиченням у клітинах різних хімічних речовин 4. Правильної відповіді немає

44. Яку мінімальну температуру на глибині залягання вузла кущіння можуть витримати рослини пшениці озимої після проходження доброго загартування ? 1. Мінус $12 - 13^{\circ}\text{C}$ 2. Мінус $15 - 16^{\circ}\text{C}$ 3. Мінус $18 - 19^{\circ}\text{C}$ 4. Мінус $21 - 23^{\circ}\text{C}$ 5. Правильної відповіді немає

45. Які сорти пшениці озимої мають більш високу морозостійкість? 1. Сорти з високими темпами росту та розвитку рослин в осінній період 2. Сорти з високою інтенсивністю кущіння в осінній період 3. Сорти, які повільно витрачають захисні речовини впродовж зимового періоду 4. Сорти, які на час припинення осінньої вегетації утворюють 6 – 7 стебел 5. Правильної відповіді немає

46. У яку фазу розвитку рослин у більшості польових культур спостерігається найбільш висока стійкість до заморозків? 1. У фазу сходів 2. На початку формування генеративних органів 3. Перед цвітінням 4. Відразу після цвітіння 5. Правильної відповіді немає

47. До жаростійких рослин відносять 1. Рослини, які здатні витримувати температуру 40 – 42⁰С 2. Рослини, які здатні витримувати температуру 54 – 60⁰С 3. Рослини, які здатні витримувати температуру 75 – 90⁰С 4. Рослини, які здатні витримувати температуру понад 90⁰С 5. Правильної відповіді немає

48. Рослини якої польової культури мають найбільш високу солестійкість? 1. Пшениці озимої 2. Сої 3. Ячменю ярого 5. Сорго 5. Правильної відповіді немає

49. Найбільш широко загартування рослин до холоду використовують 1. При вирощуванні пшениці озимої 2. При вирощуванні ріпаку озимого 3. При вирощуванні томатів 4. При вирощуванні цукрових буряків 5. Правильної відповіді немає

50. Що розуміють під відносним імунітетом? 1. Це стійкість рослин, яка залежна від умов зовнішнього середовища 2. Це стійкість, яка зумовлена морфологічними особливостями рослин 3. Це стійкість, яка зумовлена фізіологічними особливостями рослин 4. Це повна стійкість рослин до певного захворювання 5. Правильної відповіді немає

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Бессонова, С.О. Яковлева-Носарь Фізіологія рослин. Навч. посіб. Дніпропетровськ. 2014. 596 с.
2. Береговий П.М., Лагутіна М.А. Володимир Миколайович Любименко (1873 – 1937). Видатні вітчизняні ботаніки. Вид 2-е. (переробл. і доповно).Київ.1969.С.168 – 171.
3. Власенко М.Ю. Фізіологія рослин/М.Ю.Власенко, Л.Д.Вельямінова-Зернова.Біла Церква.УДАУ.1999.304с.
4. Волчовська-Козак О.Є. Фізіологія та біохімія рослин. Короткий курс лекцій / О.Є. Волчовська-Козак // Підручник для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів. Івано-Франківськ: ПП Супрун. 2017. 128 с.
5. Вергунов В.А., Григорюк І.П., Лютова Т.І. Євген Пилипович Вотчал – засновник української школи фізіології рослин і ботаніків. Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин.2005.№2.С.171-178.
6. Власюк П.А. Академік О.І.Душечкін: біографічний нарис.Київ.1968.80с.
7. Григорюк І.П., Бойко О.А., Прилуцьк С.В. Фізіологія рослин з основами біохімії:практикум.Київ.Аграр Медіа Груп.2014.148с.
8. Григорюк І.П., Нижник Т.П. Фізіологічні основи регуляції посухостійкості картоплі.Хмельницький-Київ. Видавництво Сергія Пантюка.2004.236с.
9. Гродзинський Д.М. Основи хімічної взаємодії рослин.Київ.Наукова думка.1973.190с.
10. Журавльов О.В., Шатковський А.П. Вплив екологічних чинників на інтенсивність транспірації рослин томата. Вісник аграрної науки.2021.№3 (816). С.63 – 69.
11. Злобін Ю.А. Курс фізіології і біохімії рослин/Ю.А.Злобін-Суми.«Університетська книга».2004.336с.
12. Злобин Ю. А. Курс фізіології і біохімії рослин: підручник. Суми: Університетська книга, 2019. 464 с.
13. Крамарьов С. М., Артеменко С. Ф., Писаренко П. В., Ефективні елементи технології вирощування сої в умовах північного Степу. Вісник Полтавської державної аграрної академії.2014.№3.С.11 – 15.
14. Kovalov M., Vasyilkovska K., Reznichenko V., Mostipan M. Agro-ecological aspects of the change of sulphate sulphur content in

chernozem of the Buh-Dnipro interstream area in Ukraine// WSEAS Transactions on Environment and Development, 2019, Vol. 15, 319-323.

15. Коваленко О.А. Стрес та адаптація рослин: методичні рекомендації. Миколаїв. Видавничий відділ Миколаївського національного аграрного університету. 2020. 71с.

16. Костишин С.С. Поліфункціональність гетерозису рослин : монографія. Чернівці. Рута. 2006. 254с.

17. Кузів Р. Вплив екологічних факторів на інтенсивність фотосинтезу у сіянців дуба скельного і дуба звичайного. 2001. С. 253-264.

18. Лазеба О.В. Позакореневе підживлення комплексними мікродобривами як засіб підвищення врожаю гібридів соняшнику (*Helianthus annuus* L.) в умовах лівобережної частини Лісостепу України. Збірник наукових праць. Зрошуване землеробство. 2019. Вип. 71. С. 82 – 86.

19. Лебедев С.И. Физиология растений. К.: Вища школа, 1978.- 440с.

20. Mostipan M. Survival of winter wheat crops in the northern steppe of Ukraine // Scientific space in the conditions of global transformations of the modern world. Scientific monograph. Riga, Latvia: Baltija Publishing, 2022. P 60-82.

21. Mostipan M., Umrychin N., Mytsenko V. The interrelation between the productivity of winter wheat and weather conditions in autumn and early spring periods in the Northern Steppe of Ukraine// Stinga Agricola. Agricultural Science. Vol. 52(1), 2019. P. 10 -16.

22. Мостіпан М.І., Умрихін Н.Л., Ковальов М.М. Вміст білка у зерні пшениці озимої залежно від погодних умов у ранньовесняний період. Зрошуване землеробство: міжвідомчий тематичний науковий збірник. Херсон: ОЛДІ-ПЛЮС, Вип. 73. 2020. С 73-79.

23. Mostipan M.I., Mytsenko V.I. Water availability of winter crops and their productivity in the Northern Steppe of Ukraine// New stages of development of modern science in Ukraine and Eu countries.- Riga: Publishing House "Baltija Publishing". 2019. p. 145 – 165.

24. Mostipan M., Vasylykowska K., Andriienko O., Kovalov M. and Umrykhin N. Productivity of winter wheat in the northern Steppe of Ukraine depending on weather conditions in the early spring period // Agronomy Research 19(2). 2021. P. 562–573.

25. Мостіпан М.І. Реакція пшениці озимої на час припинення осінньої вегетації в північному Степу України// Вісник Полтавської державної аграрної академії. 2019. №1(24).С.116-126.
26. Мостіпан М.І., Корнічева Г.І.Методичні рекомендації з фізіології рослин для виконання лабораторних робіт здобувачами вищої освіти першого бакалаврського рівня спеціальності 201 – Агрономія. Кропивницький:ЦНТУ. 2022. 56с.
- 27.МусієнкоМ.М.Екологіярослин/М.М.Мусієнко.К.Либідь.2006. 440с.
28. Моргун В.В., Мусіяка В.К., Яворська В.К. Історія розвитку фізіології рослин в Україні. Фізіологія рослин на межі тисячоліть. Т.1. Київ.2001.С.6-19.
29. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин: підручник. Київ: Либідь.2005.808с.
30. Мусієнко М.М. Фотосинтез: навчальний посібник. Київ: Вища школа.1995.247с.
31. Мусієнко М.М., Славний П.С. Біологія: основні поняття. Київ : Либідь. 1996. 96с.
32. Нетіс І.Т. Онуфран Л.І. Нетіс В.І. Реакція рослин на ріст концентрації CO₂ в атмосфері. Таврійський науковий вісник № 120. 2021. С.118 – 124.
33. Овчарук В.І., Овчарук О.В., Гаврищук Н.Р., Кравченко В.С., Яценко В.В. Вплив застосування мікроелементів на азотне живлення петрушки, урожайність і якість зелені й коренеплодів. Збірник наукових праць Уманського НУС.2021.Вип.99. С.95 – 105.
34. Орлова Л. Д. Інтенсивність фотосинтезу лучних рослин лівобережного Лісостепу України. Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2010. Вип. 18, т. 1. С. 98–104.
35. Поліщук Л.К. Фізіологія рослин / Л.К.Поліщук.К.:Вища школа.1971.399с.
36. Philip Stewart, Sabine Globig. Plant Physiology.. Apple Academic Press. 2021. 298 p.
37. Скляр В. Екологічна фізіологія рослин: підручник. Суми: «Університетська книга», 2015. 271 с.
38. Тарнопільська О.М. Фізіологія рослин. Конспект лекцій. Харків:ХНМУГ ім.О.М.Бекетова.2018.157с.
39. Терек О.І., Пацула О.І. Ріст і розвиток рослин : навч. посібник. Львів: ЛНУ імені Івана Франка, 2011. 328 с.

40. Ткачук К.С., Богдан Т.З. Азотний обмін і адаптація рослин до умов живлення. 2000.Аверс.200с.
- 41.Троян В.М. Клітинний цикл рослин та його регуляція / В.М.Троян.К.:Наукова думка.1998.169с.
42. Фізіологія рослин: досягнення та нові напрямки розвитку / Ін-т фізіології рослин і генетики НАН України, Укр. т-во фізіологів рослин ; голов. ред. акад. НАН України В. В. Моргун. Київ: Логос, 2017. 671 с.
43. Фізіологія рослин з основами біохімії/[М.М.Макрушин, Є.М.Макрушина, Н.В.Петерсон, В.С.Цибулько] під ред.М.М.Макрушина.К.Урожай.1995.352с.
44. Феоктістов П. О. Інтенсивність фотосинтезу проростків озимої м'якої та твердої пшениці за дії високої температури / П. О. Феоктістов, Д. А. Кірізій, І. П. Григорюк // Физиология и биохимия культ. растений. 2005. Т. 37. № 4. С. 292–298.
45. Цицюра Я.Г., Томчук О.С. Вміст олії у насінні ріпаку озимого залежно від застосованих мікроелементів у позакореневі підживлення. Сільське господарство та лісівництво.2023.№9.С.5 – 17.

Навчальний посібник

Мостіпан
Микола Іванович

ОСНОВИ ФІЗІОЛОГІЇ РОСЛИН

Під редакцією Мостіпана М.І.

Технічний редактор