

Мацкевич В. В., Філіпова Л. М., Олешко О. Г.

**ФІЗІОЛОГІЯ
ТА БІОТЕХНОЛОГІЯ
РОСЛИН
ПІДРУЧНИК**

Біла Церква
2022

УДК 581.1:604.6(075.8)

Ф

Автори: **Мацкевич В.В.**, д-р. с.-г. наук; **Філіпова Л.М.**, канд. с.-г. наук;
Олешко О.Г., канд. с.-г. наук.

Рекомендовано до друку Вченою радою Білоцерківського національного аграрного університету (Протокол № 10 від 09.12.2021 р.)

Рецензенти:

Димань Т. М., д-р. с.-г. наук, професор, проректор з освітньої, виховної та міжнародної діяльності Білоцерківського НАУ;

Іщук Л.П., д-р. с.-г. наук, професор, доцент кафедри садово-паркового господарства Білоцерківського НАУ.

Ф Мацкевич В. В. Фізіологія та біотехнологія рослин : підручник / В. В. Мацкевич, Л. М. Філіпова, О. Г. Олешко. Біла Церква : БНАУ, 2022. 427 с.

ISBN 978-966-2122-62-6

Підручник рекомендовано для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальностей 201 «Агрономія», 205 «Лісове господарство», 206 «Садово-паркове господарство», а також викладачів закладів вищої освіти, які мають загальнобіологічний та сільськогосподарський напрямки навчання, вчителів біології загальноосвітніх навчальних закладів.

Підручник містить фундаментальні теоретичні відомості з розділів фізіології та біохімії рослинної клітини, водного режиму, мінерального живлення, фотосинтезу, дихання, росту, розвитку та розмноження, патфізіології рослин, а також ключових тем біотехнології рослин – культури клітин *in vitro*, оздоровлення та мікроклонального розмноження, генної та генетичної інженерії.

ISBN 978-966-2122-62-6

© Мацкевич В.В., Філіпова Л.М.,
Олешко О. Г. 2022

ЗМІСТ

	Вступ	10
I. ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ		12
1.1.	Клітина як одиниця організму	12
1.2.	Структура і функції клітини	13
	1.2.1. Клітинна оболонка та її функції	13
	1.2.2. Протопласт	14
	1.2.3. Функції органел рослинної клітини	15
	1.2.4. Вакуоля	19
1.3.	Клітинні мембрани, їх будова, хімічний склад та функції	20
1.4.	Первинні метаболіти	22
1.5.	Нуклеїнові кислоти	27
1.6.	Рибонуклеїнові кислоти та синтез білка	29
1.7.	Експресія окремих генів	32
1.8.	Нуклеотиди як макроергічні молекули	32
1.9.	Ферменти, хімічна природа і будова молекули	35
	1.9.1. Значення біологічних каталізаторів	35
	1.9.2. Властивості ферментів, та їх локалізація	36
	1.9.3. Механізм ферментативного каталізу	37
	1.9.4. Класифікація ферментів	40
	1.9.5. Залежність активності ферментів від факторів середовища	43
II. ВОДНИЙ ОБМІН РОСЛИН		48
2.1.	Значення води у житті рослин	48
2.2.	Стан та форми води в ґрунті	49
2.3.	Форми води в рослині	51
2.4.	Клітина як осмотична система	54
2.5.	Залежність між осмотичними і тургорним тиском, та водним потенціалом	55
2.6.	Гіпергідратація рослинних клітин	57
2.7.	Коренева система як орган поглинання води	58
2.8.	Транспірація	64
	2.8.1. Біологічне значення транспірації	64
	2.8.2. Види транспірації, способи регулювання	65
2.9.	Шляхи висхідної течії води	73
2.10.	Нисхідна течія води і розчинених речовин	75
2.11.	Водний обмін у рослин різних екологічних груп	76
2.12.	В'янення і посуха	78
2.13.	Фізіологічні основи зрошення	80
III. МІНЕРАЛЬНЕ ЖИВЛЕННЯ РОСЛИН		87
3.1.	Хімічний склад рослин	87
3.2.	Реутилізація елементів у рослинному організмі, діагностика стану рослин	90
3.3.	Закони живлення	92
3.4.	Фізіологічна роль мінеральних макро- та мезоелементів, їх нестача і надлишок	94
	3.4.1. Особливості порушення мінерального живлення в декоративних та лісових деревних культур	94
	3.4.2. Азот	95
	3.4.3. Фосфор	97
	3.4.4. Калій	99
	3.4.5. Кальцій	100

	3.4.6.	Магній	101
	3.4.7.	Сірка	102
3.5.	Фізіологічна роль мікроелементів, ознаки нестачі та надлишку		104
	3.5.1.	Залізо	104
	3.5.2.	Марганець	106
	3.5.3.	Бор	107
	3.5.4.	Молібден	108
	3.5.5.	Мідь	109
	3.5.6.	Цинк	110
	3.5.7.	Хлор, йод та інші малопоширені елементи живлення	111
3.6.	Особливості азотного живлення		112
	3.6.1.	Надходження азоту в рослини і його перетворення	112
	3.6.2.	Мікробіологічна азотфіксація	114
	3.6.3.	Екологічні основи застосування азотних добрив	116
3.7.	Надходження мінеральних речовин у рослину		118
	3.7.1.	Поглинання малих молекул	118
	3.7.2.	Пасивний транспорт розчинених речовин	121
	3.7.3.	Вільний простір клітини	122
	3.7.4.	Транспорт речовин за участю переносників	123
	3.7.5.	Протонна помпа	125
	3.7.6.	K ⁺ , Na ⁺ - АТР-ази	126
	3.7.7.	Іонофори	127
	3.7.8.	Мембранна регуляція транспортних процесів	128
3.8.	Іонний транспорт по рослині		128
3.9.	Фізіологічні основи застосування добрив		130
	3.9.1.	Способи забезпечення елементами живлення	130
	3.9.2.	Фактори, що впливають на доступність елементів живлення	133
	3.9.3.	Особливості позакореневого живлення	135
IV. ФОТОСИНТЕЗ			140
4.1.	Значення фотосинтезу		140
4.2.	Листок як орган фотосинтезу		140
4.3.	Будова хлоропласта		142
4.4.	Фотосинтетичні пігменти		143
4.5.	Світлова фаза фотосинтезу		146
	4.5.1.	Фотосинтетична одиниця. Фотосистеми I і II	146
	4.5.2.	Фотофізичний етап	149
	4.5.3.	Фотохімічний етап	151
4.6.	Темнова фаза фотосинтезу		154
	4.6.1.	Метаболізм вуглецю у процесі фотосинтезу	154
	4.6.2.	Цикл Хетча-Слека. C ₄ -шлях фотосинтезу	157
	4.6.3.	Інші шляхи перетворення вуглецю при фотосинтезі	158
	4.6.4.	Фотодихання	159
4.7.	Системи регуляції фотосинтезу		161
4.8.	Фотосинтез і обмін речовин у рослинній клітині		161
4.9.	Транспортування метаболітів		163
	4.9.1.	Регуляція транспорту асимілятів у листовій пластинці	163
	4.9.2.	Паренхімний транспорт асимілятів	164
	4.9.3.	Флоемний транспорт фотоасимілятів	165
4.10.	Залежність інтенсивності фотосинтезу від світла		166
4.11.	Вплив інших факторів на інтенсивність фотосинтезу		170
4.12.	Генетика фотосинтезу. Міжвидова і внутрішньовидова мінливість фотосинтезу		173

4.13.	Методи визначення інтенсивності фотосинтезу	174
4.14.	Фотосинтез як основа продуктивності сільськогосподарських рослин	175
4.15.	Загальна біологічна продуктивність рослин	176
4.16.	Залежність фотосинтезу і газообміну фітоценозу від режиму ФАР	178
4.17.	Шляхи підвищення інтенсивності й продуктивності фотосинтезу у посівах	180
4.18.	Світлокультура рослин	182
4.19.	Фотосинтез та інновації	184
V. ДИХАННЯ РОСЛИН		189
5.1.	Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення у житті рослини	189
5.2.	Біологія процесів дисиміляції	190
5.3.	Дисиміляція вуглеводів	190
5.4.	Біологія бродіння	192
5.5.	Анаеробне дихання (гліколіз)	193
5.6.	Аеробне дихання	196
	5.6.1. Окисне декарбоксілювання ПВК	197
	5.6.2. Цикл Кребса	197
	5.6.3. Гліоксилатний цикл	199
5.7.	Пентозофосфатний цикл	201
5.8.	Участь макроергічних сполук у диханні	204
5.9.	Ферментативні системи дихання	206
	5.9.1. Теорія біологічного окислення і відновлення	206
	5.9.2. Сучасні уявлення про механізм окиснення і відновлення	208
	5.9.3. Термінальні оксидази	209
	5.9.4. Оксигенази. Цитохроми	210
	5.9.5. Дегідрогенази	211
5.10.	Структура дихального ланцюга та рух електрона	212
5.11.	Механізми фосфорилування	214
3.12.	Фактори спряження	216
5.13.	Комплексна ферментна регуляція процесу дихання	217
5.14.	Баланс енергії при аеробному диханні	218
5.15.	Дихання й обмін у рослинній клітині	219
5.16.	Коефіцієнт дихання при різних субстратах дихання та різному ступені забезпечення тканин киснем	222
5.17.	Залежність дихання від зовнішніх і внутрішніх факторів	223
5.18.	Зв'язок між диханням, фотосинтезом та продукційним процесом рослин	226
VI. ФІЗІОЛОГІЯ ВИДІЛЕННЯ РЕЧОВИН		230
6.1.	Класифікація виділень	230
6.2.	Механізми секреторного процесу	232
	6.2.1. Розподіл секрету відносно місця синтезу	232
	6.2.2. Секреція у вакуолю	234
	6.2.3. Ендогенні секреторні структури	234
	6.2.4. Зовнішні видільні структури	235
	6.2.5. Нектарники	236
6.3.	Синтезуюча і видільна діяльність кореня	237
	6.3.1. Метаболізм кореня	237
	6.3.2. Синтез амінокислот у коренях	241
	6.3.3. Амінокислоти кореня у онтогенезі рослин	242
	6.3.4. Корінь як місце синтезу вторинних сполук	243
	6.3.5. Видільна функція кореневої системи	243

6.4.	Алелопатична взаємодія рослин	244	
VII. ФІЗІОЛОГІЯ ОНТОГЕНЕЗУ РОСЛИН		247	
7.1.	Поняття про онтогенез	247	
7.2.	Ріст і розвиток як складові онтогенезу	247	
7.3.	Механізми росту	249	
7.4.	Ріст клітини	250	
7.5.	Регулювання онтогенезу рослин	253	
	7.5.1.	Клітинний рівень регулювання	253
	7.5.2.	Міжклітинний рівень	254
7.6.	Гормональна регуляція	254	
	7.6.1.	Участь гормонів у поетапній реалізації генетичних програм	254
	7.6.2.	Групи фітогормонів	255
	7.6.3.	Ауксини	256
	7.6.4.	Цитокініни	257
	7.6.5.	Гібереліни	258
	7.6.6.	Гормони інгібітори	259
7.7.	Застосування синтетичних аналогів гормонів	260	
7.8.	Екзогенні фактори впливу на онтогенез	261	
7.9.	Локалізація росту у вищих рослин, ріст органів	263	
7.10.	Таймінг агротехнологій і фази розвитку	264	
7.11.	Організмний рівень регулювання росту й розвитку	269	
	7.11.1.	Полярність	270
	7.11.2.	Ритміка фізіологічних процесів	271
	7.11.3.	Фотоперіодизм	272
7.12.	Кореляції та подразливість	273	
7.13.	Старіння і омолодження рослин та органів в онтогенезі	274	
7.14.	Управління генеративним розвитком рослин	277	
VIII. ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ РОСЛИН		279	
8.1.	Способи розмноження	279	
8.2.	Фізіологія цвітіння	280	
8.3.	Роль внутрішніх і зовнішніх факторів у цвітінні	281	
8.4.	Особливості цвітіння рослин з різними життєвими циклами	282	
8.5.	Цвітіння і запліднення	282	
8.6.	Фізіологія формування насіння і плодів	283	
8.7.	Перетворення речовин при дозріванні плодів	284	
8.8.	Фізіологія спокою та проростання насіння	286	
	8.8.1.	Ознаки та типи спокою насіння	286
	8.8.2.	Фази проростання насіння	287
	8.8.3.	Перетворення речовин у проростаючому насінні	287
IX. КУЛЬТУРА КЛІТИН <i>IN VITRO</i>		290	
9.1.	Культивування рослинних об'єктів <i>in vitro</i>	290	
9.2.	Диференціація та дедиференціація	291	
9.3.	Технологічні процеси з використанням дедиференційованих клітин	292	
	9.3.1.	Суспензійна культура	292
	9.3.2.	Технології виробництва штучного насіння	293
9.4.	Клітинна селекція	294	
	9.4.1.	Запліднення <i>in vitro</i>	294
	9.4.2.	Культура гаплоїдних клітин	295
	9.4.3.	Культура протопластів	296
9.5.	Соматична селекція	297	

	9.5.1.	Соматична гібридизація	297
	9.5.2.	Сомаклональна мінливість <i>in vitro</i>	298
9.6.	Збереження геноплазми		299
X. ОЗДОРОВЛЕННЯ ТА МІКРОКЛОНАЛЬНЕ РОЗМНОЖЕННЯ			302
10.1.	Що таке віруси?		302
10.2.	Термо- та хемотерапія		303
10.3.	Культура меристем		303
10.4.	Експертиза якості оздоровлення. ПЛР		306
10.5.	Переваги та методи мікроклонального розмноження		308
10.6.	Етапи мікроклонального розмноження		310
	10.6.1.	Введення експлантів в асептичні умови	310
	10.6.2.	Мультиплікація	312
	10.6.3.	Індукція ризогенезу у регенерантів	313
	10.6.4.	Фотоавтотрофне мікроклональне розмноження	313
	10.6.5.	Постасептична адаптація	314
	10.6.6.	Види субстратів	316
10.7.	Зразок протоколу технології МКР		317
	10.7.1.	Живильні середовища для культивування павловнії <i>in vitro</i>	317
	10.7.2.	Приклад приготування живильного середовища	319
	10.7.3.	Введення в асептичну культуру	321
	10.7.4.	Мультиплікація павловнії	321
	10.7.5.	Ризогенез та постасептична адаптація павловнії	323
10.8.	Феномен ювенілізації в умовах <i>in vitro</i>		324
XI. ЕНДО- ТА ЕКЗОГЕННІ ФАКТОРИ РЕГУЛЮВАННЯ РОСТУ І РОЗВИТКУ АСЕПТИЧНИХ КУЛЬТУР			327
11.1.	Генотип рослин		327
11.2.	Походження первинних експлантів		327
11.3.	Екзогенні гормони		328
	11.3.1.	Гормональна детермінація <i>in vitro</i>	328
	11.3.2.	Екзогенні ауксини	330
	11.3.3.	Цитокініни	330
	11.3.4.	Гібереліни	331
	11.3.5.	Абсцизова кислота	332
	11.3.6.	Отруєння регенерантів етиленом	332
11.4.	Трофічна регуляція		333
	11.4.1.	Макро- та мезоеlementи	333
	11.4.2.	Мікроelementи	337
11.5.	Органічні компоненти		339
	11.5.1.	Біологічно активні речовини не гормональної природи	339
	11.5.2.	Вуглеводи	340
	11.5.3.	Органічні кислоти і амінокислоти	341
	11.5.6.	Концентрація водневих іонів	343
	11.5.7.	Активоване вугілля	344
11.6.	Фізичні детермінанти онтогенезу культур <i>in vitro</i>		344
	11.6.1.	Світло	345
	11.6.2.	Температура, осмотичний тиск та інші фізичні фактори	346
XII. ГЕННА, ГЕНЕТИЧНА ІНЖЕНЕРІЯ ЯК НАУКА І КОМЕРЦІЙНА СЕЛЕКЦІЯ			348
12.1.	Генетична інженерія як складова біотехнології		348
12.2.	Методи пересадки метафазних хромосом		349
12.3.	Вектори транспортування генетичної інформації		350

	12.3.1.	Типи векторів	350
	12.3.2.	Плазмідні вектори	351
	12.3.3.	Вірусні вектори	352
12.4.	Транспозони		354
12.5.	Трансгенез ДНК хлоропластів, мітохондрій		355
12.6.	Виділення плазмідних ДНК		356
12.7.	Виділення та ідентифікація необхідної послідовності ДНК		357
12.8.	Рекомбінантні ДНК		357
12.9.	Конструювання векторів на основі Ті-плазмід		358
12.10.	Пряме перенесення генів		359
12.11.	Промотори, селективні та репортерні гени. «Мовчання» перенесених генів у трансгенних рослинах		361
	12.11.1.	Промотори	361
	12.11.2.	Мовчання генів	362
	12.11.3.	Селективні і репортерні маркерні ген	363
12.12.	Досягнення генної інженерії в рішенні практичних питань		364
	12.12.1.	Покоління технологій створення ГМО продуктів	364
	12.12.2.	Стійкість до біотичних, абіотичних факторів	365
	12.12.3.	Модифікація харчових і технологічних якостей продукту	370
	12.12.4.	Поєднання звичайної селекції і методів генної інженерії	373
12.13.	Біобезпека використання трансгенних рослин		373
XIII. РУХИ РОСЛИН			375
XIV. ПРИСТОСУВАННЯ І СТІЙКІСТЬ РОСЛИН			379
14.1.	Пристосованість рослин як результат послідовних реакцій на дію зовнішніх факторів у процесі еволюції		379
14.2.	Холодостійкість рослин		383
14.3.	Морозостійкість рослин		385
	14.3.1.	Фізіолого-біохімічні основи морозостійкості	385
	14.3.2.	Загартування озимих рослин	386
	14.3.3.	Стійкість до заморозків	388
	14.3.4.	Морозостійкість деревних і чагарникових культур	389
14.4.	Зони морозостійкості за температурно-кліматичними шкали за USDA		390
14.5.	Жаростійкість рослин		392
14.9.	Посухостійкість рослин		393
	14.9.1.	Класифікація рослин відносно до наявності води	394
	14.9.2.	Критичні періоди рослин щодо дії посухи	395
	14.9.3.	Шляхи підвищення посухостійкості рослин	395
	14.10. Солестійкість рослин		396
13.11.	Стійкість рослин до забруднення навколишнього середовища		397
	14.11.1.	Газостійкість	397
	14.11.2.	Сійкість до забруднення пилом	399
	14.11.2.	Очищення забруднених ґрунтів	399
14.12.	Стійкість до хвороб		401
XV. ПАТОЛОГІЧНА ФІЗІОЛОГІЯ РОСЛИН			407
15.1.	Порушення фізіологічних процесів у рослинах, уражених неінфекційними хворобами		407
	15.1.1.	Фактори, що викликають функціональні хвороби	407
	15.1.2.	Дія холоду	407
	15.1.3.	Пошкодження морозом	410
	15.1.4.	Несприятливі фактори під час зимівлі трав'янистих рослин	410
	15.1.5.	Пошкодження деревних та чагарникових культур взимку	412

15.2.	Ушкодження рослин за гіпертермії	413
15.3.	Патологічні зміни в організмі за нестачі вологи	415
15.4.	Причини пошкоджень рослин за дії гіпо- і аноксії	417
15.5.	Фізіологічна дія засолення ґрунту на рослину	419
15.6.	Природні біотичні фактори як причини захворювань	419
15.7.	Загальні ознаки порушення фізіологічних процесів за інфекційних захворювань	420
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ		425

ВСТУП

Біологія рослин – інтегральна наука XXI століття. Стрімкий розвиток різних розділів науки про рослини спонукає науковців світу до реформування та поєднання класичних і сучасних напрямів досліджень та освітньої діяльності з ботаніки, молекулярної біології, фізіології, біотехнології, системної біології, еволюційної біології. Недостатньою кількістю кваліфікованих фахівців-технологів, які працюють з рослинами, стурбована міжнародна наукова спільнота у зв'язку з постійним ростом населення та проблемами продовольчої безпеки в умовах кліматичних змін. Серед спеціальностей, які пов'язані з рослинами, актуальними були, є і будуть агрономія, садівництво, фітобіотехнологія, лісівництво та ландшафтний дизайн. Фізіологія і біотехнологія рослин є водночас як фундаментальними, так і прикладними дисциплінами у підготовці фахівців, основним об'єктом діяльності яких є рослина.

Фітофізіологія – це наука, що вивчає життєдіяльність і функції рослинного організму як відкритої енергетичної системи у взаємодії з умовами навколишнього середовища. Дисципліна забезпечує набуття знань про перебіг фізіологічних та біохімічних процесів у рослинному організмі, використання знань з ботаніки, біохімії, генетики та екології, формування уявлень про зв'язок будови і функції клітин, органів та організму. Перелік дисциплін, засвоєння яких необхідно студентам для вивчення курсу: цитологія, анатомія, морфологія та систематика рослин, біохімія, екологія.

Генетика, цитологія, ботаніка і фізіологія рослин є підґрунтям біологічних технологій – біотехнологій.

Фітобіотехнологія (грец. *phyton* – рослина, *bios* – життя, *techne* – мистецтво, *logos* – слово, вчення) – сукупність технологій, в яких використовуються біологічні процеси рослинних клітин для одержання біомаси, цілих організмів чи продуктів їх життєдіяльності. Біотехнологія поєднує знання про рослини, особливості їхнього функціонування у певних умовах і технічні знання, необхідні для створення технологічних регламентів у виробництвах, побудованих із використанням живих організмів. У біотехнології рослин виділяють два напрями: 1) культура клітин, тканин, органів (в т.ч. мікроклональне розмноження); 2) генна інженерія. Фізіологія і біотехнологія рослин органічно пов'язані між собою, а тому вивчення їх у єдиному комплексі є доцільним.

Мета і завдання фізіології та біотехнології рослин як навчальних дисциплін. Метою вивчення дисциплін «Фізіологія рослин» і «Біотехнологія рослин» є набуття студентом знань щодо життєвих процесів у рослині та їх детермінант, а також умінь і навичок щодо шляхів регулювання ними з метою досягнення бажаних виробничих потреб у галузях, пов'язаних із рослинними об'єктами.

Основними завданнями фізіології рослин є:

- вивчення окремих процесів і закономірностей життя рослинного організму та їх значення для росту і розвитку рослини;
- виявлення взаємозв'язків, існуючих між окремими життєвими процесами і явищами;
- вивчення впливу зовнішніх умов на життєдіяльність рослини;
- пояснення життєвих явищ, їх фізичної і хімічної суті;
- набуття вмінь управління життєвими процесами у рослинах у бажаному для виробництва напрямі.

Основними завданнями біотехнології рослин є:

- *ознайомлення* з принципами вдосконалення сільськогосподарських, лікарських, декоративних і лісових рослин із застосуванням біотехнологічних методів та впровадження їх у виробництво, з основами функціонування рослинного організму на клітинному і молекулярному рівнях, з будовою і функціонуванням генома рослин, з сучасними досягненнями і перспективами розвитку біотехнології, з генетичними можливостями вдосконалення.

- *розвиток навичок* аналізу механізмів функціонування рослинних організмів, використання спеціалізованої термінології, вміння використовувати базові статистичні та біоінформаційні методи аналізу біологічних явищ.

- *набуття вмінь* проектування біотехнологічних процесів шляхом збирання, якісного опрацювання та аналізу біотехнологічної інформації, експериментального освоєння методів роботи з різними рослинними об'єктами в умовах наукових та виробничих лабораторій.

Основні напрямки досліджень

Основні напрямки досліджень фізіології рослин:

- Функції рослинної клітини й біогенез її органел.
- Системи регуляції та інтеграції процесів у рослинному організмі.
- Фотосинтез, його організація й продуктивність.
- Дихання і його зв'язок з фізіологічними процесами у рослинах.
- Транспорт речовин у рослинах.
- Водний обмін рослин.
- Мінеральне живлення рослин, роль макро- і мікроелементів.
- Фізіологія симбіозу.
- Ріст і розвиток рослин, фізіологія розмноження, механізми старіння.
- Фітогормони.
- Фізіологія стійкості рослин, фізіологічна адаптація, стресові стани рослин.
- Патофізіологія рослин, алелопатичні явища.
- Фізіологічні основи продукційного процесу.
- Еволюційна фізіологія рослин.

Основні напрямки досліджень фітобіотехнології поділяють на дві групи методів:

- культура тканин (англ. plant tissue culture);
- генетична інженерія (англ. genetic engineering).

I . ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ

1.1. Клітина як одиниця організму

Клітина – основна структурна і функціональна одиниця усіх живих організмів. Клітини існують у природі як самостійні одноклітинні організми (бактерії та інші одноклітинні мікроорганізми), або утворюють тканини і органи багатоклітинних організмів: рослин, грибів і тваринних організмів. Клітина є складною системою взаємодіючих молекул, молекулярних комплексів та сформованих ними структур (органодів та ін.). Лише організовані в клітинні структури, разом спричиняють ряд властивостей життя. Поза клітиною ці структури не проявляють ознак живого. Виключенням є віруси та віроїди.

Основні положення клітинної теорії:

1. Клітина – одиниця будови, життєдіяльності і розвитку живих організмів.

2. Клітина – єдина система, що утворена з багатьох закономірно пов'язаних один з одним елементів.

3. Клітини всіх організмів переважно подібні за своїм хімічним складом, будовою і функціями.

4. Нові клітини утворюються тільки шляхом поділу вихідних клітин.

Клітини багатоклітинних організмів утворюють тканини, із тканин складаються органи.

5. Життєдіяльність організму обумовлена взаємодією його клітин.

6. Клітини багатоклітинних організмів мають повний набір генів, але відрізняються між собою тим, що в них відбувається експресія різних груп генів. Внаслідок цього є морфологічна і функціональна різноманітність клітин – диференціація.

Також клітина – це елементарна **біологічна відкрита система**, яка здатна до самовідтворення, саморегуляції та саморозвитку. Самовідтворення здійснюється шляхом *поділу*. Саморегуляція – це здатність біологічних систем встановлювати і підтримувати на певному відносно сталому рівні свої фізіологічні, біохімічні або інші біологічні показники. Саморегуляція є однією з найважливіших властивостей живих систем. Приклади саморегуляції на клітинному рівні – самоорганізація клітинних мембран із молекул ліпідів та білків, регуляція етапів клітинного циклу.

Клітині властиві такі різновиди регулювання саморозвитку: генетичний, мембранний і метаболічний.

Для проходження цих процесів у клітині повинен постійно відбуватися обмін речовин і перетворення енергії.

Під обміном речовин, що має назву **метаболізму**, розуміють обмін між організмом і середовищем (зовнішній обмін), а також транспортування речовин

каталітичної здатності, але вона може відновитися повністю, якщо обидва вони знову сполучаються.

Молекули ферментів взаємодіють із субстратом і виявляють каталітичні властивості за допомогою активного або каталітичного центру. У однокомпонентних ферментів він являє собою унікальне об'єднання залишків певних амінокислот, які розміщені в різних місцях поліпептидного ланцюга молекули білка. Активний центр – це динамічне утворення, він виникає в результаті того, що поліпептидний ланцюг молекули білка набуває такої конфігурації, за якої зазначені вище радикали амінокислот з'являються поруч. Утворюється своєрідна “кишеня”, в якій відбуваються каталітичні перетворення субстрату. Такою конфігурацією, як правило, є третинна структура поліпептидного ланцюга. Таким чином, активний центр ферментів виникає в той момент, коли білкова молекула набуває характерної для неї третинної структури. Тому зміна цієї структури може викликати деформацію або руйнацію активного центру й ослаблення ферментативної активності. У складних ферментів роль активного центру виконує небілкова частина, кофактор, а також прилежні до нього білкові функціональні групи: HS- – цистеїну, OH- – серину, COOH- – аспарагінової і глютамінової кислот і ін. Активний центр, утворений радикалами зазначених амінокислот або кофактором, характеризується чіткою геометричною конфігурацією і може проявляти свою каталітичну дію на субстрат, який знаходиться в точній геометричній відповідності до структури активного центру, подібно до того як ключ підходить до замка. Саме відповідністю будови активного центру ферменту і субстрату пояснюється висока специфічність ферментів. Тільки субстрат певної будови може увійти у тісний контакт із активним центром ферменту.

Прискорення біохімічних реакцій під дією ферментів досягається завдяки зниженню енергії активації (рис. 1.12). Для того, щоб між молекулами відбулася хімічна взаємодія, вони повинні перебувати в активному стані. Відомо, що атоми у молекулах утримуються хімічними зв'язками, які характеризуються певною кількістю енергії. Ця енергія визначається типом атомів і природою зв'язків.

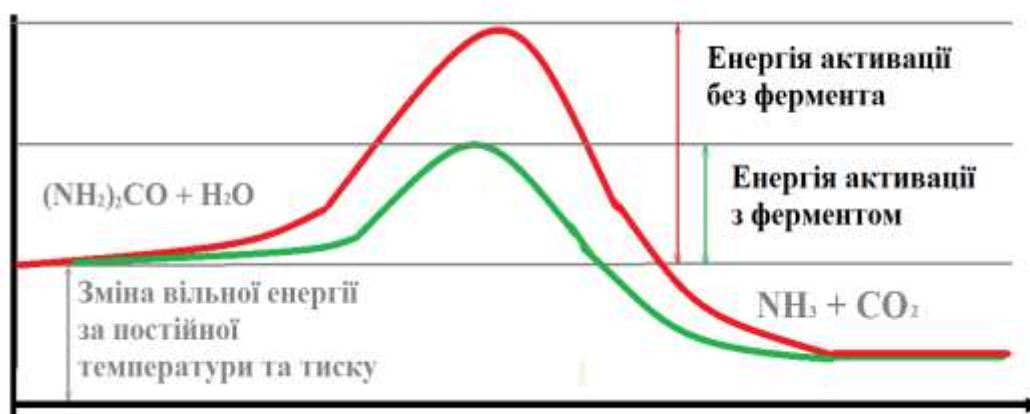


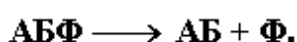
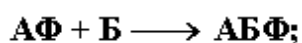
Рис. 1.12. Енергетичний профіль реакції розкладу карбаміду з ферментом уреазою

Для розриву зв'язків у вихідних молекулах реагуючих речовин необхідна більша кількість енергії. Завдяки такому енергетичному бар'єру стримується довільний розпад зв'язків. Кількість енергії, необхідної для подолання енергетичного бар'єру, називається енергією активації. Кожна реакція характеризується своєю кількістю енергії активації. Вона може бути значно зменшеною за участі у біохімічних реакціях відповідних ферментів.

Завдяки ферментам у клітині з великою швидкістю відбуваються реакції за звичайних умов – відносно невисоких позитивних температурах і нормального атмосферного тиску. Для проходження аналогічних хімічних реакцій за участю неорганічних каталізаторів (наприклад, платини) потрібно створити високий тиск у десятки або навіть сотні атмосфер і високу температуру.

Зменшення енергії активації досягається здатністю молекули ферменту вступати у взаємодію з молекулою субстрату й утворювати нестабільну проміжну сполуку – фермент-субстратний комплекс, у якому молекула субстрату зазнає певної внутрішньої перебудови за взаємодії з активним центром ферменту. Викликані у молекулі субстрату зміни призводять до зниження енергетичного бар'єру. Проміжна сполука (фермент-субстратний комплекс) швидко розпадається з вивільненням ферменту, який знову може здійснювати свої каталітичні функції. Водночас активовані молекули субстрату залежно від типу реакції піддаються перетворенню (розкладаються або вступають у реакцію з іншим компонентом) до кінцевих продуктів ферментативного каталізу.

Припустимо, що дві молекули А і Б здатні повільно утворювати молекулу АБ, фермент Ф прискорює цю реакцію. Цей процес має таку послідовність:



Проміжні реакції, що супроводжують утворення продукту АБ, вимагають набагато менше енергії, ніж пряма реакція взаємодії А + Б без участі ферменту. За таких умов швидкість проходження підсумкової реакції $\mathbf{A+B \rightarrow AB}$ також значно зростає.

Молекула ферменту може мати один або два активні центри. Каталітична властивість ферменту зумовлена третинною і четвертинною структурою білкової молекули, порушення якої, наприклад, за дії високих температур призводить до втрати активності ферменту (інактивації).

У складі активного центру розрізняють зону зв'язування субстрату й каталітичну зону, де відбувається реакція ферментативного каталізу.

Для активного перебігу ферментативної реакції структурна будова молекули субстрату повинна збігатися з будовою активного центру ферменту. Відповідність збігання повинна бути не лише просторовою, але й у розподілі електричних зарядів, розміщенні груп атомів. Остаточна відповідність ферменту і субстрату досягається у процесі їх взаємодії (рис. 1.13).

За такої взаємодії відбуваються зміни конформації як субстрату, так і ферменту. Після підгонки відбувається власне реакція ферментного каталізу, із завершенням якої продукти реакції відокремлюються від ферменту, і фермент приймає вихідну конформацію.

Субстрат за своїми розмірами значно менший за фермент. Із субстратом у процесі реакції контактують лише близько 20 амінокислотних залишків молекули ферменту, що входять до його активного центру. Найчастіше до каталітичної зони входять амінокислоти – аспарагін, аргінін, гістидин, глютамін, серин, треонін, цистеїн.

Амінокислоти, що не входять до активного (каталітичного) центру теж мають важливе значення. Вони зумовлюють специфічне розміщення білкової молекули (наприклад, четвертинну структуру), завдяки чому віддалені амінокислотні залишки можуть просторово наблизитися і теж утворювати активний центр.

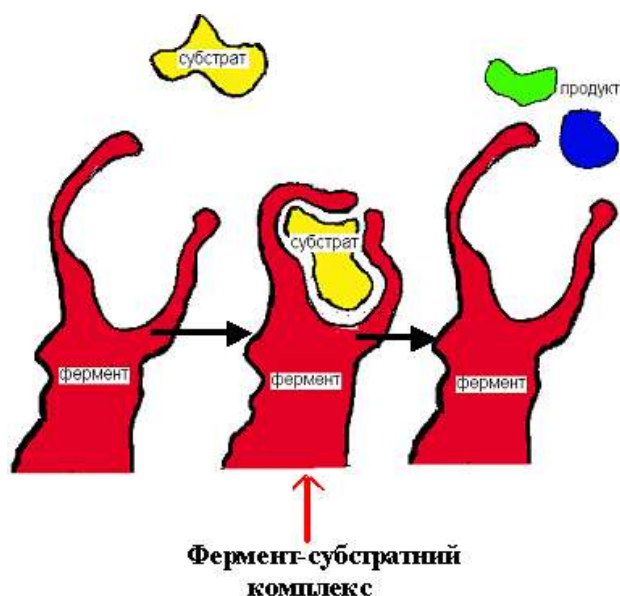


Рис. 1.13. Схема ферментативного розщеплення молекули субстрату

1.9.4. Класифікація ферментів

Систематична класифікація і номенклатура ферментів розроблені й затверджені Комісією з ферментів Міжнародного біохімічного союзу у 1961 році. Каталізована хімічна реакція є тією специфічною ознакою, за якою один фермент відрізняється від іншого. Тому класифікація і номенклатура ферментів ґрунтується на цьому принципі. Сучасна класифікація ферментів (шифр – КФ – класифікація ферментів або ЕС – Enzym Comission Code) розроблена спеціальною Комісією Міжнародного Біохімічного Союзу.

У основі класифікації лежать три положення:

- 1) Усі ферменти поділяють на 6 класів за типом каталізованої реакції.
- 2) Кожен фермент отримує систематичну назву, що включає назву субстрату, тип каталізованої реакції, і закінчення «аза». Крім того, Комісією



Гіпергідратація пагону в польових умовах за вирощування на кислому ґрунті (рН 4,5).



Регенеранти із гіпергідратованими тканинами

Рис. 2.4. Гіпергідратація рослин павлонії

Умови, через які виникає гіпергідратація:

1. Живцювання дуже молодих (незрілих) рослин-донорів живців (віком 15--20 днів).
2. Застосування високої концентрації цитокинінів, які збільшують проникність клітинних стінок та стимулюють поділ клітин. За прискорення поділу в такий спосіб оболонки є легко проникними для води.
3. Незбалансоване живлення: зокрема надлишок амонійного азоту стимулює утворення амінокислот, які є осмотично активними речовинами. Це є однією з причин збільшення надходження води до клітини.
4. Збільшення у рази вмісту хелатної форми заліза.
5. Культивування на кислому ґрунті, субстраті, живильному середовищі зумовлює збільшення проникності клітинної стінки, зменшення в'язкості цитоплазми та збільшення в середовищі протонів водню.

Внаслідок надзвичайно високого тургорного тиску спостерігається розрив клітинної оболонки, це явище отримало назву плазмоплиз і може відбуватися під час занурення клітин у дистильовану чисту дощову воду.

2.7. Коренева система як орган поглинання води

Майже вся вода, що поглинається рослиною, надходить до неї через корінь. Окрім поглинання та постачання води і розчинених у ній поживних речовин корінь має такі функції: закріплення рослини у субстраті; запасання поживних речовин; взаємодія з коренями інших рослин (алелопатія), грибами, мікроорганізмами (симбіоз); вегетативне розмноження; виділення у ґрунт чи повітря вуглекислого газу, органічних кислот, слизу та інших речовин, які

Основне значення гутації – сприяння безперервного потоку ґрунтового розчину.



Рис. 2.6. Гутація

Механізм підтримання одностороннього напрямку руху води у клітинах під тиском пояснюють **теорією Д. А. Сабініна** (1963), яка базується на закономірностях компартаментації метаболічних процесів у різних частинах клітини. Д. А. Сабінін вважав, що одnobічний рух води у рослині забезпечується завдяки новоутворенню осмотично активних речовин і підтриманню різного типу обміну в окремих частинах протопласту клітини. Наприклад, у лівій частині клітини В (рис. 2.7), яка прилягає до клітини А, проходять процеси метаболізму, що призводять до збільшення кількості осмотично активних речовин (цукрів, білків та ін.), а отже – і до підвищення осмотичного тиску (Р). У протилежній частині цієї клітини відбуваються процеси з утворенням осмотично неактивних речовин, наприклад, крохмалю. Тут осмотичний тиск буде значно меншим. Отже, у лівій частині клітини осмотичний тиск вищий від тургорного ($P > T$), тому всисна сила, відповідно, у лівій частині буде більшою, ніж у правій. Завдяки осмосу вода заповнить ліву частину клітини і буде переміщуватися у праву частину, забезпечуючи одnobічний рух води до того часу, доки буде зберігатися така спрямованість обміну речовин.



Рис. 2.7. Схематичне зображення теорії Д. А. Сабініна

Величина і динаміка кореневого тиску визначаються видом рослин, впливом зовнішніх і внутрішніх факторів. Погіршення аерації ґрунту у зоні

простору та дифузії водяної пари з цього простору в атмосферу. Водяна пара, що покинула поверхню клітин, дифундує у продиховий простір і залишає листок через продихи. Цей процес, відомий як продихова транспірація, забезпечує 90-95 % втрат води з листя. Решта води втрачається завдяки кутикулярній транспірації, оскільки незначна кількість води все ж таки здатна проходити через кутикулу. Ефективність цього транспіраційного процесу залежить від товщини кутикулярного шару. Рослини, що зростають в умовах інтенсивного освітлення, характеризуються товстою кутикулою, яка запобігає втратам вологи.

Процес продихової транспірації можна умовно поділити на кілька етапів (рис. 2.9). Перший етап – це випаровування води з поверхні клітин мезофілу до міжклітинників. Кожна клітина тканини листка одним або кількома із своїх боків межує з міжклітинним простором.

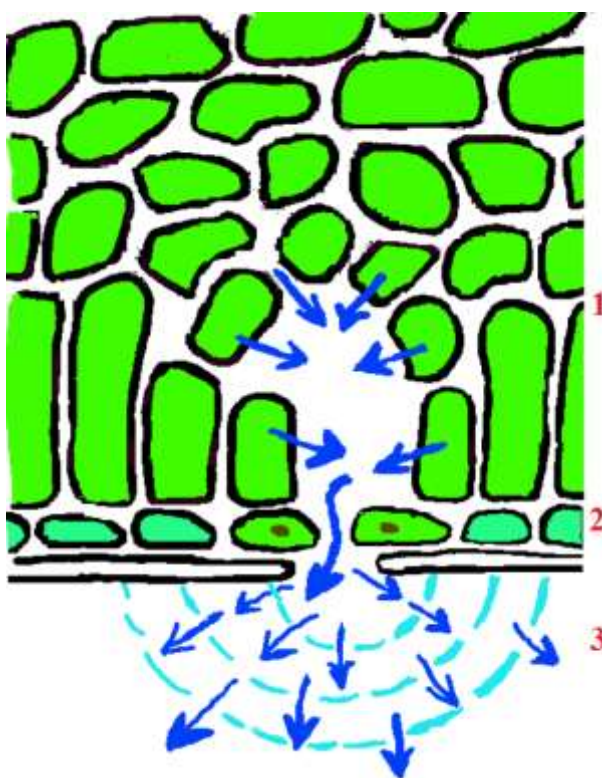


Рис. 2.9. Етапи випаровування і дифузії водяної пари у листка:
1 – випаровування води у міжклітинники; 2 – дифузія води крізь продихову щілину; 3 – дифузія водяної пари у атмосферу

Вже на цьому етапі рослина здатна регулювати транспірацію двома механізмами: 1) шляхом збільшення осмотичного і колоїдного зв'язування води і зменшення проникності мембран; 2) зниженням оводнення клітинних стінок. За умов зменшення поглинання води коренем і подавання її наземним органам збільшується водоутримуюча здатність цитоплазми клітин мезофілу. Оболонки цих клітин будуть менше насичені водою, а водні меніски у капілярах між фібрилами целюлози стануть увігнутими. При цьому збільшиться сила поверхневого натягу, яка перешкоджає переходу води у пароподібний стан. Таким чином, за відкритих продихів зменшується інтенсивність транспірації за рахунок зменшення кількості водяної пари у міжклітинниках. Цей поза-

продиховий спосіб регулювання транспірації сприяє зменшенню витрат води, не впливаючи на надходження вуглекислого газу.

Такий спосіб регулювання транспірації переважає у бавовнику. У рослин помірної зони він менш виражений. Можливість позапродихового регулювання транспірації залежить від умов вирощування і віку рослин. Наприклад, оптимізація мінерального живлення збільшує водоутримуючу здатність тканин, а старіння листків – зменшує.

Другий етап випаровування – це вихід водяної пари з міжклітинників через продихові щілини. Транспірація води з поверхні листка через продихи відбувається майже з такою ж швидкістю, як із відкритої поверхні води. Це пояснюється законом Стефана, згідно з яким швидкість дифузії газів крізь малі отвори пропорційна їх діаметру або довжині кола. Чим більше відношення довжини кола до площі отвору (а воно тим більше, чим менший діаметр), тим швидше відбуваються випаровування і дифузія. Тут має значення, так званий, крайовий ефект (рис. 2.10).

Завдяки крайовому ефекту з поверхні продихів, площа яких становить 1 % листкової поверхні, випаровується 50–80 % тієї кількості води, яка випаровується з відкритої поверхні води, що дорівнює площі листка.

Відношення кількості випарованої листком води до кількості води, що випарувалась із такої ж за величиною площі відкритої поверхні, називається **відносною транспірацією**. Вона становить здебільшого 0,5–0,8 і може наближатися до одиниці. Закривання продихів наполовину незначно зменшує інтенсивність транспірації. Повне ж закривання зменшує її на 90%.

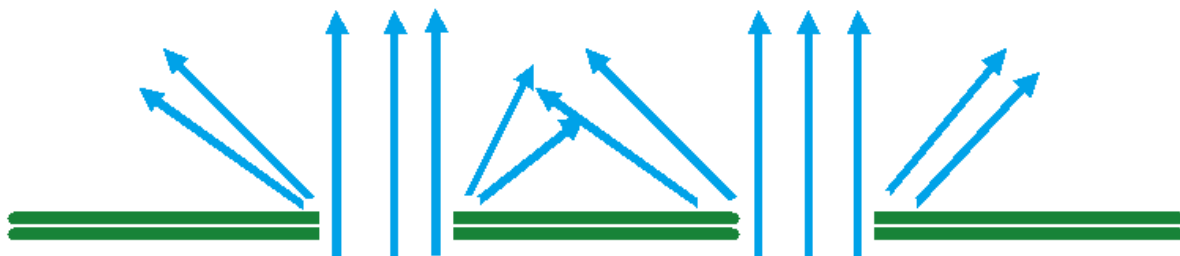


Рис. 2.10. Схема одержання крайового ефекту під час випаровування води через продих





Сумарна площа продихів значно більша площі листка, у якому вони розміщені (рис. 2.11). Тому випаровування, враховуючи крайовий ефект та велику площу листків з одиниці площі листка, буде більше ніж з відкритої поверхні, наприклад скла.

Третій етап транспірації – це дифузія водяної пари від поверхні листка до більш віддалених шарів атмосфери. Цей етап регулюється лише умовами навколишнього середовища – температурою, відносною вологістю повітря, швидкістю вітру та деякими іншими факторами.

Суто атмосферна посуха може спостерігатися і навесні, коли температура повітря значно перевищує температуру ґрунту, який на цей час ще недостатньо зволожений за рахунок танучого снігу. За цих умов відносна вологість повітря є досить низькою (у межах 10–20 %).

Тривала атмосферна посуха призводить до ґрунтової посухи, яка для рослин є більш небезпечною.

Таблиця 2.1 – **Типи посух**

Пора доби	Тип посух	
	атмосферна	ґрунтова
день		
ранок		

Найчастіше вони доповнюють одна одну. Їх наслідком є в'янення рослин. Розрізняють два типи в'янення. Тимчасове в'янення спостерігається найчастіше за атмосферної посухи навіть тоді, коли ґрунт має достатню кількість води, але надходження її в рослину не відповідає темпам випаровування. За тимчасового в'янення переважно втрачають тургор листки. Найчастіше це спостерігається в полуденні години. Вночі, звичайно, за умов посилення водопостачання і зменшення транспірації рослини знову відновлюють тургесцентний стан. Тимчасове в'янення порівняно легко переноситься рослиною, хоча воно у певній мірі також є причиною зменшення врожаю, оскільки припиняються фотосинтетичні процеси (закривання продихів), а також ріст рослин.

Тривале (глибоке) в'янення спостерігається під час ґрунтової посухи, коли в ґрунті залишається лише недоступна для рослин вода, тобто мертвий запас. У таких умовах навіть велика транспірація викликає зростаючий водний дефіцит. У такому випадку виникають глибокі фізіологічні зміни: виникає пошкодження структури хлоропластів; здатність до асиміляції вуглекислоти зникає; спостерігається відмирання корневих волосків; порушується, а згодом припиняється ріст рослини, запасні речовини не відкладаються. Тривале в'янення прискорює процес старіння колоїдів цитоплазми, а також старіння рослин. Рослина протягом онтогенезу є неоднаково чутливою до нестачі води. У кожного виду рослин існують «критичні» періоди, тобто періоди найбільшої чутливості до забезпечення водою. Періоди найбільшого росту даного органу чи всього рослинного організму в цілому найбільш чутливі до нестачі води. Сюди ж можна віднести періоди формування пилку і запліднення. В'янення може відбуватись за різної втрати води. Є рослини тінистих місцезростань з

Такий поділ елементів на названі групи досить умовний, тому що їх кількість може значно змінюватися. Слід відмітити, що елемент, який у одного виду рослин відноситься до мікроелементів, у другого виду – до мезоелементів. Сірка і магній за кількісним умістом також можуть відноситися до групи макроелементів. Більш доцільною є класифікація елементів за їх біологічним значенням і фізіологічними функціями.

Вуглець, водень, кисень, азот, фосфор, сірка є основними компонентами органічної речовини. Такі елементи, як калій, кальцій, магній, марганець і хлор виконують регуляційну роль, беручи участь у осмотичній регуляції, балансі електронів і проникності мембран. Багато рослин мають здатність нагромаджувати окремі елементи мінерального живлення у великій кількості. Цю властивість потрібно враховувати за вирощування сільськогосподарських культур, оскільки вона визначає харчову і технологічну цінність врожаю.

3.2. Реутилізація елементів у рослинному організмі, діагностика стану рослин

Реутилізація (від re... і лат. utilis – корисний) – повторне, іноді багаторазове використання рослиною засвоєних нею раніше мінеральних речовин. За реутилізації мінеральні речовини, необхідні для утворення нових, молодих органів, надходять від старих органів, що вже закінчили свій ріст. Особливо інтенсивна реутилізація нагромаджених у вегетативних органах мінеральних елементів відбувається під час розвитку репродуктивних органів. У багаторічних рослин перед листопадом значна частина калію, фосфору, нітрогену, магнію, що мають високу здатність до реутилізації, надходить із листків до стебел та коренів, а навесні знову використовується для росту молодих частин рослин.

За здатністю до реутилізації елементи поділяють на: мобільні, слабкомобільні та немобільні. Ознаки нестачі елемента залежать від його мобільності, тобто рухомості у рослинному організмі, яка визначає його здатність до реутилізації.

Мобільні елементи циркулюють по рослині у процесі вегетації та метаболічних перетворень. Це: азот, фосфор, калій, магній. Вони можуть повторно використовуватись у разі їх дефіциту в ґрунті, під час посух або слабкої кореневої системи. У таких випадках вони рухаються до місць з активним обміном речовин – молодих тканин та вегетативних органів. Тому ознаки нестачі цих елементів завжди спостерігатимуться на старих листках.

Слабкомобільні – мідь, цинк, сірка, молібден, залізо. Вони частково можуть реутилізуватися, але повторне використання їх обмежене.

Немобільні знаходяться у місці їх засвоєння. Це: бор, кальцій, марганець. Їх дефіцит завжди спостерігається на верхівках рослини, на молодих листках і тканинах. Наприклад, за дефіциту бору відмирають зародкові бруньки, спостерігається “гниль сердечка” у буряка, починається розтріскування.

Візуальна діагностика. Різка нестача або відсутність елементів живлення позначається не тільки на темпах росту і розвитку рослин, їх продуктивності, але й проявляється також на морфологічних ознаках, будові тіла рослин. Дефіцит окремих елементів живлення можна визначити не тільки шляхом відповідних агрохімічних і біохімічних аналізів, але й шляхом візуального спостереження за рослинами.

Розуміння цих особливостей полегшує визначення нестачі того чи іншого елемента. Проводячи відповідну візуальну діагностику, враховують реутилізацію. Якщо симптоми нестачі проявляються в нижній частині рослини, це свідчить, що не вистачає мобільних елементів живлення – як правило, макроелементів (рис. 3.1).

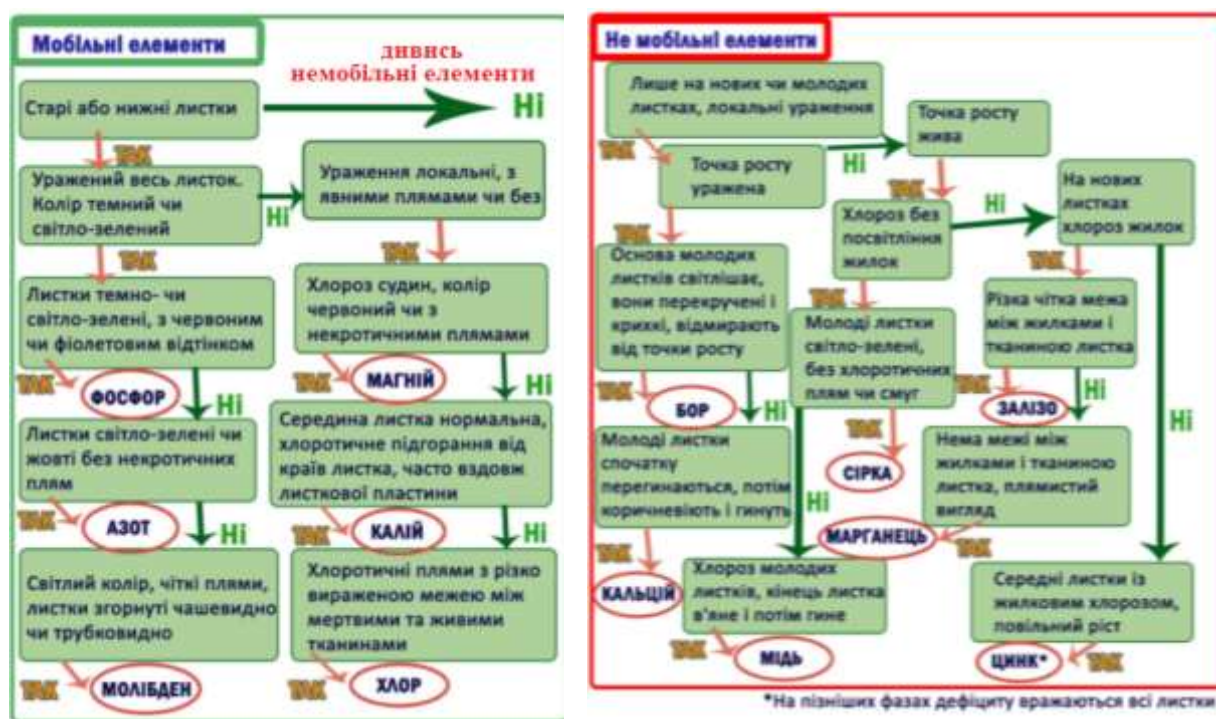


Рис. 3.1. Діагностика нестачі елементів живлення із урахуванням їх мобільності

Джерело: <https://supragronom.com/articles/246-vizualniy-metod-viznachennya-defitsitu-elementiv-jivlennya-v-roslinah>

Їх особливістю є те, що рослина здатна їх використовувати повторно (реутилізувати), а коли їх не вистачає загалом, то вона транспортує їх з нижніх частин для формування молодих тканин, і саме тому нестача спостерігається саме у нижній частині. Якщо дефіцит проявляється у верхній частині, зокрема на молодих листках, це є ознакою нестачі немобільних елементів (мікроелементів), які повторно не використовуються. Немобільні елементи рухаються лише з водним потоком, їх дефіцит може спричинити і посуха. Тому високоєфективним є позакореневе підживлення саме немобільними елементами.

Необхідно також переконатися, що на рослинах відсутні симптоми грибних, бактеріальних і вірусних хвороб, ушкодження заморозками, посухою та іншими факторами, що викликають морфологічні зміни листків і стебел.

IV. ФОТОСИНТЕЗ

4.1. Значення фотосинтезу

Запорукою існування організму є синтез макроергічних сполук (АТФ, НАДРхН₂, ФАДхН₂ та ін.). Гетеротрофні організми виробляють ці сполуки у процесі дихання. Фототрофні організми можуть синтезувати їх як у процесі дихання, так і у процесі фотосинтезу. Фотосинтез може здійснюватися вищими рослинами, водоростями і деякими бактеріями.

Фотосинтез – унікальний процес акумуляції енергії сонячного світла у формі макроергічних (з високим запасом енергії) сполук за участю фотосинтетичних пігментів і води й у подальшому синтезу з поглинутого вуглекислого газу органічних сполук (цукрів). Кількість органічної речовини, що утворюється щорічно у процесі фотосинтезу, становить близько 200 млрд тонн. Вона є основою живлення всіх гетеротрофних організмів, а також основним джерелом органічних ресурсів на Землі.

Завдяки фотосинтезу з атмосфери вилучається велика кількість вуглекислого газу (близько 150 млрд т щорічно), яка поповнюється за рахунок дихання живих організмів (52 % від загального надходження), біохімічних процесів у ґрунті (близько 38 %), викидів промисловості (3 %). Значне підвищення вмісту СО₂ в атмосфері посилює так званий «парниковий ефект» і таким чином впливає на клімат планети. Адже вуглекислий газ вільно пропускає ультрафіолетові промені до поверхні Землі, але затримує теплове випромінювання, що при цьому виникає, і тим зменшує витрати тепла у космічний простір.

Крім того, завдяки побічному продукту фотосинтезу – кисню – забезпечується дихання живих організмів, формування озонового шару атмосфери, що захищає весь тваринний і рослинний світ від згубного жорсткого космічного випромінювання.

Таким чином, завдяки фотосинтезу створюються відповідний склад повітря, що сприяє життєвим потребам людства і його різноманітній життєдіяльності.

4.2. Листок як орган фотосинтезу

У вищих рослин процес фотосинтезу відбувається переважно у листовій пластинці, яка анатомічно та морфологічно пристосована для цього процесу. У рослин помірного кліматичного поясу з достатніми умовами зволоження переважає дорсовентральна будова листової пластинки (рис. 4.1). Листок характеризується високою інтенсивністю газообміну. Цьому сприяють численні продихи, система дихальних порожнин і міжклітинників. Під верхнім епідермісом міститься стовпчаста (палісадна) перенхіма, яку утворюють довгі циліндричні клітини, розміщені перпендикулярно до поверхні листка.

у клітинах обкладки провідного пучка, які відіграють ключову роль у процесі синтезу глюкози з поглинутого CO_2 .

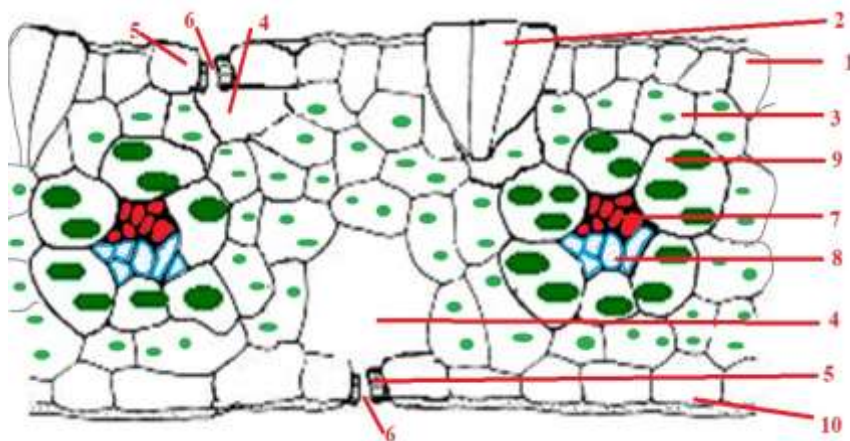


Рис. 4.2. Схематична будова листка ізолатерального типу:

- 1 – верхній епідерміс; 2 – локомоторна клітина; 3 – клітини мезофілу;
4 – підпродихова порожнина; 5 – замикаюча клітина продиху; 6 – продих;
7 – ксилема провідного пучка; 8 – флоєма,
9 – клітини обкладки провідного пучка (з хлоропластами).

Хвоя вічнозелених рослин відрізняється наявністю пристосувань до зменшення випаровування, перенесення низьких температур, протидії механічним навантаженням. Для голкоподібних листків хвойних і схожих з ними листків ксероморфних квіткових, у яких низьке співвідношення поверхні до об'єму, характерний радіальний або центричний тип мезофілу. Такі особливості будови, пов'язані з природно-кліматичними умовами зростання виду, впливають на газообмін (надходження CO_2 та виведення O_2), транспірацію й безпосередньо на фотосинтез. Відповідно до особливостей перебігу процесу фотосинтезу розрізняють рослини з C_3 типом, C_4 типом та САМ шляхом фотосинтезу, які будуть розглянуті у підрозділі 4.5.

Слід зазначити, що окрім листових пластинок, фотосинтезувати можуть й інші зелені тканини і органи, в тому числі сім'ядолі, бруньки, зелені пагони, квітки і плоди. Наприклад, у тополі дельтовидної, фотосинтез кори становить до 5 % загального фотосинтезу дерева. Фотосинтез зелених плодів винограду, сливи, білої акації, зелених шишок сосни настільки незначний, що не може компенсувати витрати сухої речовини на процеси дихання у цих органах. У ряду пустельних чагарників, що перебувають у безлистому стані більшу частину року (посушливий період), до 40 % щорічних продуктів фотосинтезу забезпечується фотосинтетично активними стовбурами і гілками.

4.3. Будова хлоропласта

Головним органом, у якому відбувається процес фотосинтезу є хлоропласт. Як відомо, це двомембранне напівавтономне складне пігментобілково-ліпідне внутрішньоклітинне утворення клітини (рис. 4.3.1), де безпосередньо відбувається поглинання сонячного світла і його трансформація в органічні сполуки.

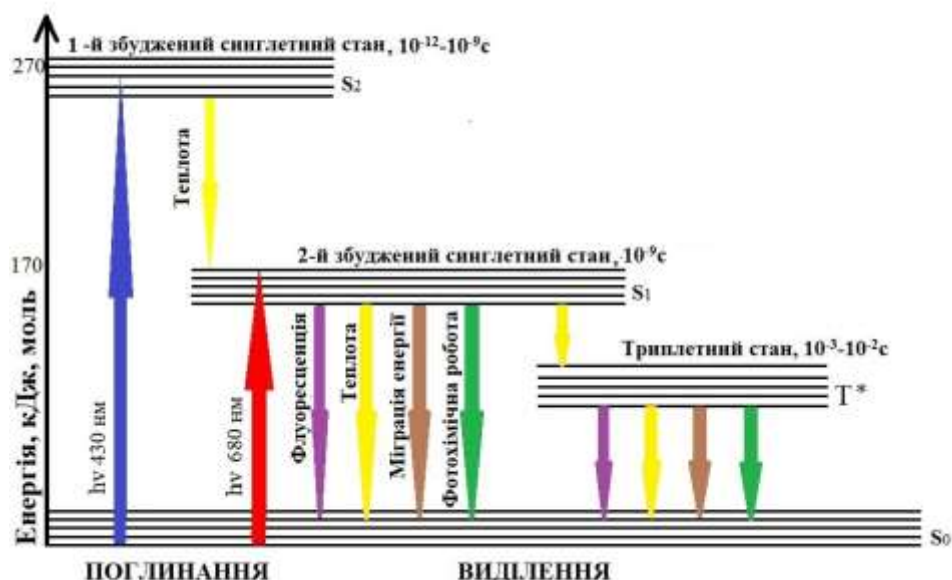


Рис. 4.11. Енергетичні стани електрона залежно від енергетичного стану поглинутого світла

Таким чином, фотофізичний етап – це етап, на якому енергія світлового випромінювання перетворюється в енергію збудженого електрона молекули хлорофілу *a* реакційного центра фотосистеми.

4.5.3. Фотохімічний етап

На фотохімічному етапі у реакційних центрах ядерних комплексів фотосистем здійснюються реакції фотосинтетичного фосфорилування та фотолізу води (лише у ФС-2). У фотохімічних реакціях беруть участь тільки електрони молекул хлорофілу, що знаходяться у триплетному стані збудження. Енергія квантів світла, поглинутого пігментами світлозбиральних антен, мігрує до реакційних центрів ядерних комплексів фотосистем.

Збуджена молекула передає один з електронів на первинний акцептор і переходить у окиснений стан. Переданий електрон рухається по електрон-транспортному ланцюзі, віддаючи енергію для синтезу АТФ ($\text{АДР} + \text{PO}_4^{3-} = \text{АТФ}$) або іншому кінцевому акцептору електрона і протона – НАДР⁺ для синтезу НАДР \times Н₂.

Отже, на фотохімічному етапі енергія збудженого електрона перетворюється у хімічно зв'язану енергію сполук АТФ і НАДР \times Н₂.

Фотосинтетичне фосфорилування – це утворення АТФ у процесі фотосинтезу з аденозиндифосфату (АДР) та фосфору неорганічного (Рн). Як зазначалося раніше, розрізняють циклічне і нециклічне фотосинтетичне фосфорилування залежно від шляху руху збудженого електрона.

Циклічне фотосинтетичне фосфорилування відбувається за участю ФС-1 та складових ЕТЛ фотосинтезу. При потраплянні кванта світла на молекулу хлорофілу Р₇₀₀ реакційного центра електрон, що вибивається з орбіталі енергією цього світла, проходить шлях по ЕТЛ у напрямі зростання окислювального потенціалу і на певному відрізку шляху вивільнює енергію, яка використовується для синтезу двох молекул АТФ. Від збудженого квантами світла

4.6.2. Цикл Хетча-Слека. C₄-шлях фотосинтезу

Крім фіксації CO₂ у пентозофосфатному циклі (цикл Кальвіна), процес карбоксилювання здійснюється і за взаємодії вуглекислоти з монокарбонними кислотами шляхом утворення дикарбонних кислот.

Під час вивчення кінетики і продуктів фотосинтезу у рослин тропічного походження (кукурудза, сорго, цукрова тростина) і родини товстолистих виявлено інший тип фіксації вуглекислого газу.

Встановлено, що у хлоропластах клітин обкладки провідних пучків у першу секунду освітлення фіксація і перетворення CO₂ здійснюються за циклом Кальвіна з утворенням тріоз, а у хлоропластах мезофільної тканини первинними продуктами фотосинтезу є чотиривуглецеві сполуки – малат (яблучна кислота) і аспартат (аспарагінова кислота).

Цей тип фотосинтезу вперше був вивчений австралійськими вченими М. Д. Хетчем і К. Р. Слеком і отримав назву циклу Хетча-Слека. Рослини з таким типом фотосинтезу називаються C₄-рослинами, а шлях вуглецю при фотосинтезі – C₄-шляхом.

C₄-рослини мають низку особливостей в анатомічній будові і функціях тканин листків та фотосинтетичного апарату (рис. 4.15). Листкова пластинка у них густо пронизана сіткою провідних судинних пучків, оточених клітинами обкладкової паренхіми з великою кількістю крупних хлоропластів. Клітини ж мезофілу мають хлоропласти звичайного розміру.

У хлоропластах клітин обкладкової тканини функціонує цикл Кальвіна, а у хлоропластах мезофілу – цикл Хетча-Слека. Цей цикл включає такі послідовні процеси (рис. 4.15):

- а) карбоксилювання акцептора – фосфоенолпірвіноградної кислоти (ФЕП) з утворенням шавлевооцтової кислоти (ЩОК);
- б) відновлення ЩОК до яблучної кислоти (малат);
- в) декарбоксилювання малату до пірвіноградної кислоти (ПВК);
- г) новоутворення ФЕП з ПВК за допомогою енергії АТФ.

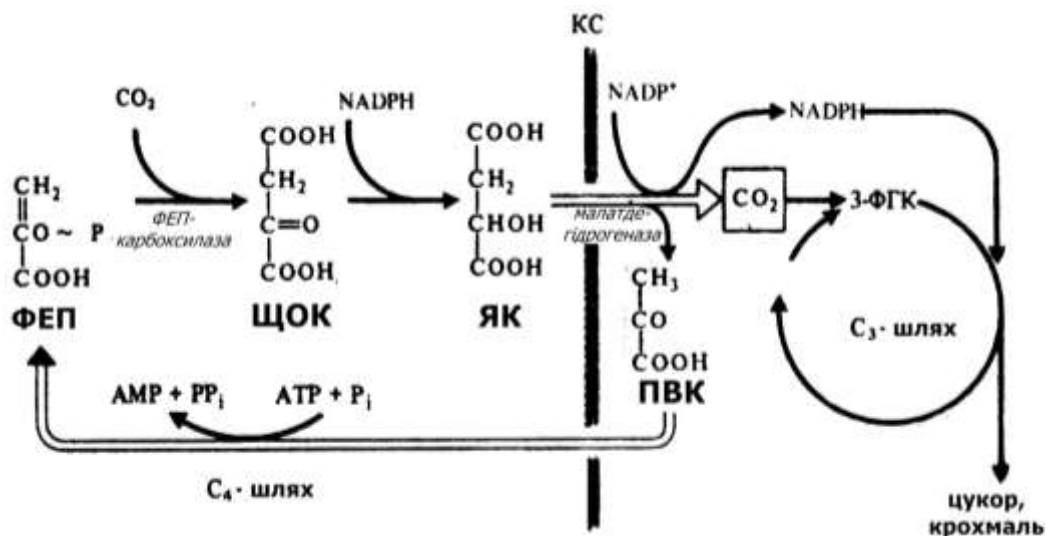


Рис. 4.15. C₄-шлях фотосинтезу у листках кукурудзи. КС – клітинна стінка

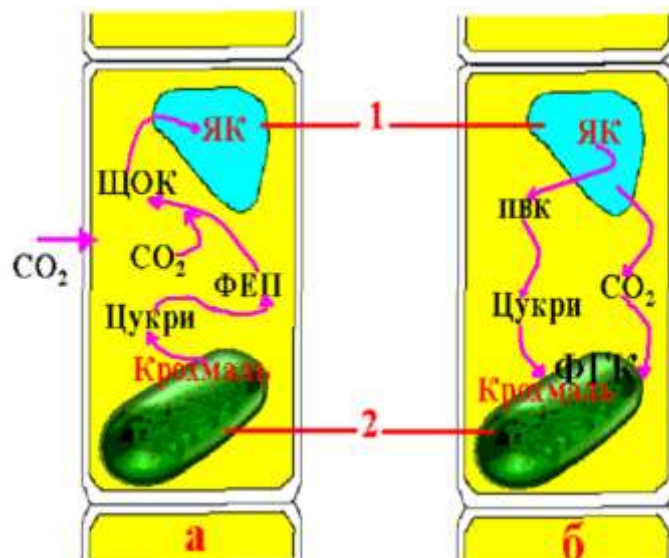


Рис. 4.16. Метаболізм вуглецю у рослин з САМ-шляхом фотосинтезу:
 а – вночі (продихи відкриті); б – вдень (продихи закриті); 1 – вакуолі; 2 – хлоропласти.

Вуглекислий газ включається у процес фотосинтезу за циклом Кальвіна. Отже, у сукулентів діють обидва типи фіксування CO₂ – C₃-тип (цикл Кальвіна – удень) і C₄-тип (цикл Хетча-Слека – уночі). Але якщо у C₄-рослин ці шляхи фотосинтезу мають просторове розмежування (C₃-шлях відбувається у хлоропластах обкладки, а C₄-шлях – у хлоропластах мезофілу), то при САМ-шляху має місце часове розмежування, тобто вночі здійснюється фотосинтез за циклом Хетча-Слека, а вдень – за циклом Кальвіна.

Продуктивність фотосинтезу САМ-шляху невисока. Це пов'язано, здебільшого, з несприятливими умовами росту сукулентів.

4.6.4. Фотодихання

Значну частину поглинутої листком енергії C₃-рослини витрачають на фотодихання, яке виникає внаслідок активованого світлом окиснення киснем рибулозобіфосфата до фосфогліцеринової і гліколевої кислот. Фотодихання супроводжується виділенням CO₂. У зв'язку з тим, що первинним продуктом цього процесу є гліколева кислота, то процес фотодихання називається також гліколатним. Синтезу гліколату сприяють і високі концентрації кисню. В окремих C₃-рослин з низькою інтенсивністю фотосинтезу інтенсивність фотодихання може досягати 50 % від інтенсивності фотосинтезу.

Доведено, що фотодихання базується на реакції, яка каталізується ключовим ферментом циклу Кальвіна – рибулозобіфосфаткарбоксилазою (оксигеназою). Кисень і вуглекислий газ конкурують за активний центр ферменту (рис. 4.17). Тому швидкість реакцій визначається концентраціями цих газів, температурою і значенням рН середовища. За нормальних умов карбоксилазна активність рибулозобіфосфаткарбоксилази у 3–5 разів вища за оксигеназну.

Фотодихання з високою за CO₂ компенсаційною точкою відмічено у великої групи вищих рослин (соняшнику, пшениці, тютюну, бобових та ін.). У рослин з низькою за CO₂ компенсаційною точкою фотодихання майже

відсутнє (кукурудза, сорго, цукрова тростина та інші C_4 -рослини). Воно здійснюється за взаємодії трьох органел – хлоропластів, пероксисом і мітохондрій за рахунок відновлювальної сили $\text{НАДР} \times \text{H}_2$, утвореної у світловій стадії фотосинтезу.

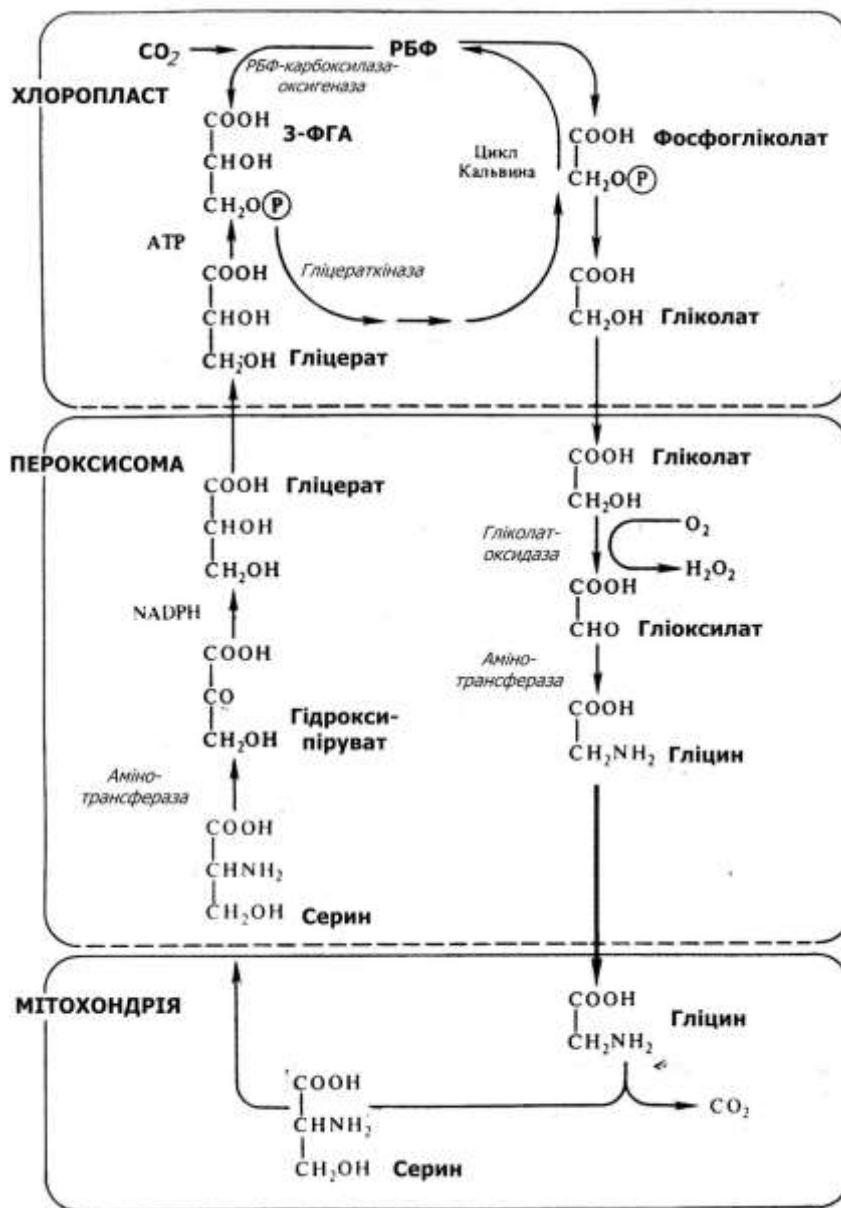


Рис. 4.17. Фотодихання C_3 рослин

Основним субстратом фотодихання є гліколева кислота. Вона надходить до пероксисом, де окислюється киснем з утворенням перекису водню і гліюксилевої кислоти.

Перекис водню під впливом каталази у пероксисомі розкладається, а гліюксилева кислота амінується з утворенням амінокислоти гліцин. Частина молекул гліюксилевої кислоти може мігрувати від пероксисом до хлоропластів і відновлюватися знову до гліолевої кислоти. Гліцин з пероксисом транспортується до мітохондрій, де перетворюється у серин з виділенням CO_2 .

Гліюксилатний шлях у C_3 -рослин може завершуватися у мітохондріях.

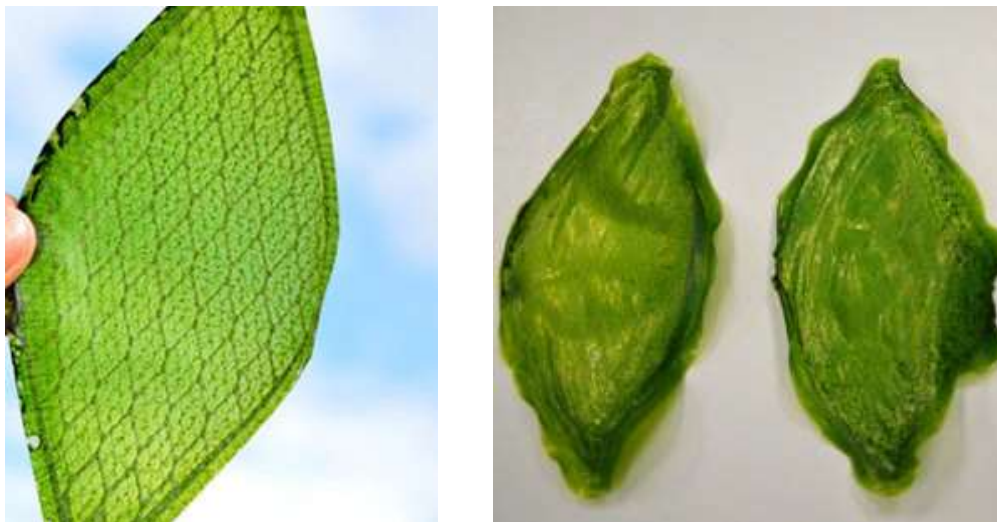


Рис. 4.28. «Шовковий листок» Джуліана Мельхіоррі

Джерело: <https://www.julianmelchiorri.com/Silk-Leaf>

Рівень утворення кисню в системі оптимізується залежно від багатьох факторів – від складу матеріалу до кількості та ефективності введених у шовк хлоропластів. Останні наукові публікації показують, що нанобіонічні втручання на хлоропластах підвищують ефективність їх фотосинтезу на 49 %. Це та інші дослідження генетичної модифікації можуть дозволити різко підвищити їх ефективність. Штучне листя можна застосовувати для багатьох цілей, якщо рівень CO₂ високий або потрібен кисень: всередині вентиляційних систем, на архітектурних фасадах, у вільній формі поверхні для інтер'єрів, разом із освітленням, з метою освоєння космосу.

Остання еволюція Джуліана Мельхіоррі – це технологія вуглецевого біоконвертера (СВС), фототрофна система вирощування водоростей, яка використовує природний процес фотосинтезу. СВС інтегрований у систему плиткоподібної роботи BioSolar Leaf, яка призначена для застосування на більшості будівель, щоб допомогти власникам нейтралізувати свої вуглецеві викиди шляхом видалення вуглекислого газу, виробництва кисню для дихання та зменшення споживання енергії з метою клімат-контролю у приміщенні. Система біосолярних листків – це своєрідні сонячні панелі, які можуть повертатися за джерелом світла. Вони засаджені фітопланктоном і мікрководоростями, можуть бути встановлені на землі, на будівлях, у приміщеннях – скрізь, де існує потреба покращити якість повітря та зменшити викиди CO₂.

Автори стартапу повідомляють, що один акр (4047 м²) такої поверхні рівноцінний 100 акрам дерев (404 686 м²) для очищення повітря.

BioSolar Leaf також виробляє біомасу, яка містить тисячі високопоживних молекул, що можуть бути використані для виробництва біодобавок.

Мельхіоррі також використав свою технологію СВС для створення Bionic Chandelier - системи очищення повітря, що складається з 70 делікатних синтетичних листків, що містять зелені мікрководорості, які поглинають вуглекислий газ із повітря і виділяють кисень за допомогою фотосинтезу.

V. ДИХАННЯ РОСЛИН

У живому організмі поряд із процесами асиміляції відбуваються процеси дисиміляції, тобто розщеплення речовин, які супроводжуються вивільненням зв'язаної енергії. Первинна органічна речовина, синтезована у процесі фотосинтезу, стає потенційним джерелом енергії, за допомогою якої здійснюються усі життєво важливі функції рослинного організму.

5.1. Загальна характеристика дихання як фізіологічного процесу і його значення у житті рослини

Дихання – це контрольоване розщеплення або окиснення молекул органічної речовини. Дихання можна визначити як розпад метаболітів через гліколітичний і (або) окиснювальний пентозофосфатний шлях з наступним окисненням продуктів у циклі Кребса та використання відновлених піридиннуклеотидів для синтезу АТФ у процесі окиснювального фосфорилування.

У більшості випадків основним джерелом енергії і відновлюваної сили для метаболічної активності рослин є вуглеводи. Проміжні сполуки, які утворюються під час окиснення, використовуються як вихідний матеріал для ряду синтетичних реакцій. Відщеплені у процесі окиснення органічної речовини електрони використовуються для відновлення НАДФ, а потім надходять до електронтранспортного ланцюга дихання, поступово передаються по системі цитохромів *a*, *b*, і *c*, де на кожному новому етапі переходять на все більш низький енергетичний рівень і нарешті приєднуються до кисню, який при цьому окиснюється до води.

Субстратами дихання у вищих рослин також можуть бути вуглеводи, білки, амінокислоти, ліпіди.

Виділена енергія використовується рослиною для утворення складних органічних речовин у процесах метаболізму. Саме дихання є джерелом енергії для росту рослин, різних синтетичних реакцій, поглинання елементів мінерального живлення, транспорту асимілятів. Значення дихання полягає у тому, що цей складний окисно-відновний процес є джерелом енергії і лабільних сполук, необхідних для процесів життєдіяльності рослинного організму. Тобто, завдяки диханню відбувається перетворення синтезованих у процесі фотосинтезу органічних сполук і використання їх для побудови тіла рослин. Зовнішнім проявом процесу дихання є газообмін між організмом і середовищем, можлива також і зміна температурних параметрів.

аналогічно цитратсинтазі інгібується високими концентраціями АТР та $\text{НАД}\times\text{H}_2$.

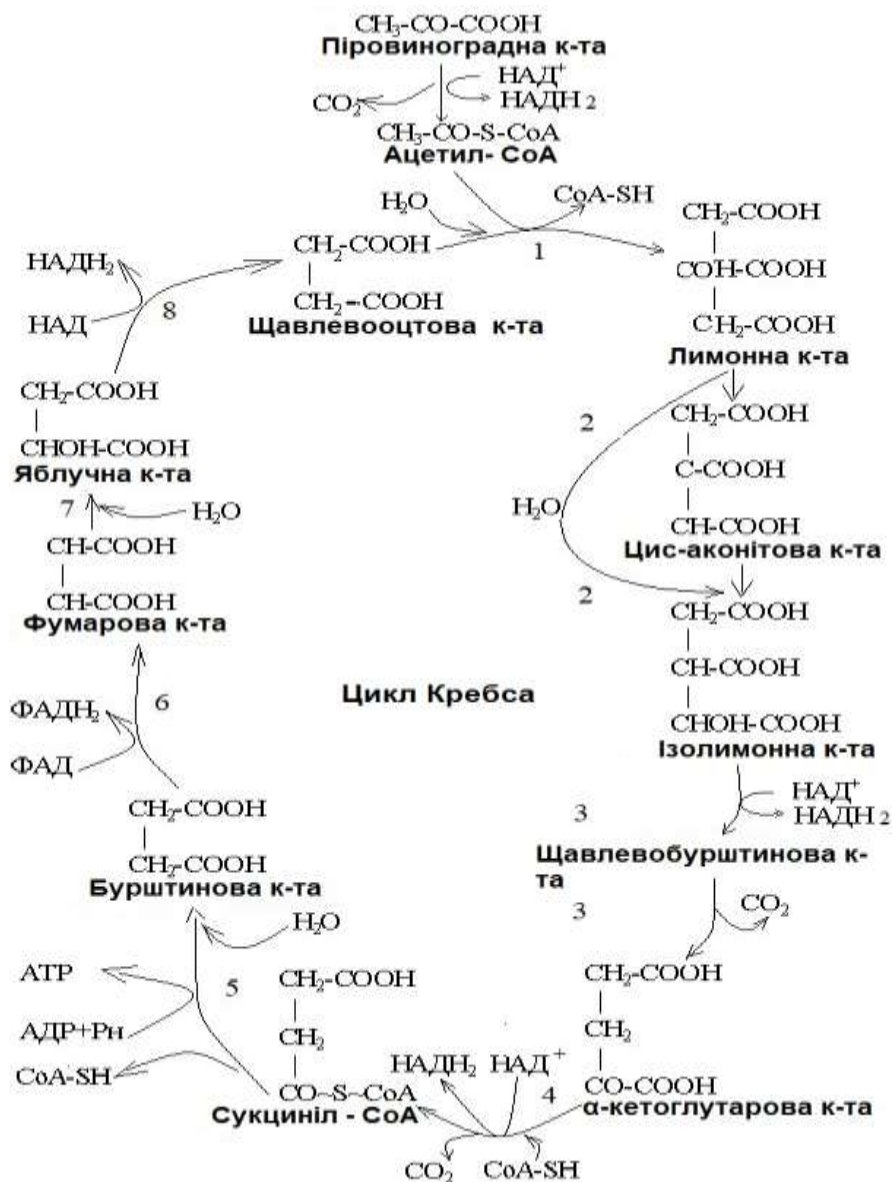


Рис. 5.4. Цикл Кребса

Ферменти: 1 – цитратсинтаза, 2 – аконітатгідратаза, 3 – ізоцитратдегідрогеназа, 4 – α-кетоглутарат- дегідрогеназний комплекс, 5 – сукциніл-КоА-синтетаза, 6 – сукцинатдегідрогеназа, 7 – фумараза, 8 – малатдегідрогеназа

Наступна реакція відбувається під дією α-кетоглутардегідрогеназного мультиферментного комплексу, подібного до піруватдегідрогеназного комплексу. Тому процес окисного декарбоксілювання α-кетоглутарової кислоти відбувається аналогічно окисному декарбоксілюванню ПВК, за участю тих самих коферментів – тіамінпірофосфату (ТПФ), ліпоєвої кислоти, коферменту А, ФАД і НАД^+ .

Кінцевими продуктами перетворень є утворена молекула сукциніл-СоА, відновлена друга молекула $\text{НАД}\times\text{H}_2$ та виділення CO_2 .

Крім вуглеводів, субстратом дихання можуть бути численні їх похідні, наприклад, глюкозиди, пектинові речовини. Окиснювальному перетворенню таких сполук передують гідролітичне розщеплення. Використання як дихального матеріалу жирів починається з гідролізу за участі ферменту ліпази на їх складові – жирні кислоти та гліцерин.

Утворений гліцерин може зазнавати різних перетворень. Одним із таких шляхів є фосфорилування гліцерину з наступним окисненням до фосфогліцеринового альдегіду, перетворення якого може відбуватися двома шляхами. З одного боку, фосфогліцериновий альдегід і його ізомер дигідроксиацетонфосфат під дією альдолази дають фруктозобіфосфат, який здатний потім перетворюватися у різні вуглеводи, що використовуються для побудови клітини і тканини рослини. Фосфогліцериновий альдегід, з іншого боку, через синтез вуглеводів може далі окислюватися до CO_2 і H_2O у циклі Кребса. Внаслідок таких перетворень при окисненні гліцерину вивільнюється значна кількість енергії.

Жирні кислоти окиснюються шляхом послідовного відщеплення двовуглецевих ацетильних залишків у формі ацетил- CoA , який може зазнавати різних перетворень. Основним шляхом його перетворення є повне окиснення до CO_2 і H_2O у циклі Кребса з вивільненням великої кількості енергії. Окиснення однієї молекули ацетил- CoA забезпечує утворення трьох молекул NAD^+H , однієї молекули FAD^+H_2 і однієї молекули ATP . Утворена у циклі Кребса яблучна кислота перетворюється у щавлевооцтову, а потім за участі фосфоенолпіруваткарбоксілази дає фосфоенопірвіноградну кислоту (ФЕП). Фосфогліцериновий альдегід і ФЕП є вихідним матеріалом для синтезу глюкози, фруктози і сахарози (рис. 5.16).

Розщеплення жирів відбувається у сферосомах – жирових краплях, а окиснення жирних кислот – у глікосисомах. Загальна схема перетворення жирів представлена на рисунку 5.17.

Уявлення про хімічну природу субстрату, який піддається окисненню, дає дихальний коефіцієнт. Дихальний коефіцієнт (ДК) характеризує співвідношення об'ємів виділеного під час дихання вуглекислого газу та поглинутого кисню:

$$\text{ДК} = \frac{V \text{CO}_2}{V \text{O}_2}$$

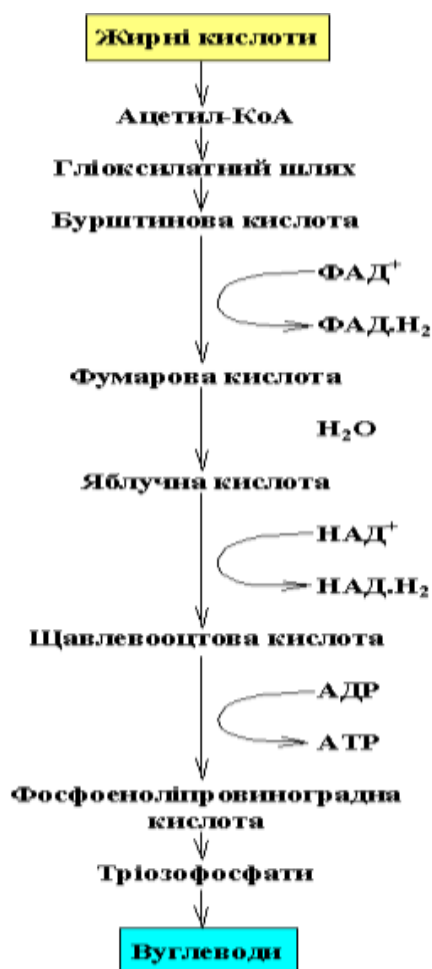


Рис 5.16. Перетворення жирних кислот у вуглеводи

VII. ФІЗИОЛОГІЯ ОНТОГЕНЕЗУ РОСЛИН

7.1. Поняття про онтогенез

Процес індивідуального розвитку кожної рослини супроводжується низкою закономірних змін, властивих певному біологічному виду. Сукупність цих фізіолого-біохімічних і морфологічних змін, зумовлених генетичними факторами, які відбуваються у рослинному організмі, починаючи від його виникнення із зиготи, спори або спеціалізованого вегетативного зачатка до природної смерті у звичайних умовах середовища, позначають поняттям **життєвого циклу або онтогенезу**. За характером життєвого циклу рослини поділяються на монокарпики (дають плоди один раз) і полікарпики (дають плоди багато разів). Серед монокарпиків є однорічні, дворічні й багаторічні. У них тривалість життя залежить від умов вирощування: чим вони гірші, тим довше рослини не зацвітають і не відмирають. У полікарпиків розрізняють два життєві цикли: малий (життєвий цикл одного пагона) і великий (життєвий цикл усієї рослини). Тривалість життя полікарпиків варіює у широких межах і може досягати 20–30 і більше років.

В онтогенезі виділяють основні процеси – ріст, розвиток, старіння та омолодження.

Онтогенез проходить в 4 періоди: 1) ембріональний; 2) ювенільний; 3) репродуктивний (генеративний); 4) старість.

Ембріональний період проходить ще на материнській рослині і триває від утворення зиготи до завершення формування насіння.

Ювенільний період – починається з проростання насіння, або органів вегетативного розмноження і характеризується швидким накопиченням вегетативної маси. Рослини в цей період не здатні до статевого розмноження.

Генеративний період онтогенезу розпочинається з гамето- та спорогенезу під час цвітіння і становить основну частину формування насіння.

Завершується онтогенез сенильним періодом, тобто періодом старості. Протягом нього відбувається досягання насіння нового покоління і відмирання материнської рослини. В цей період поряд із зародженням нового життя відбувається прогресуюче послаблення життєдіяльності, аж до природної смерті організму. Отже, періоди онтогенезу материнської рослини і її нащадків поєднані.

Старіння має велике біологічне значення, оскільки сприяє більш швидкій еволюції, прискорюючи зміну поколінь, тобто “оборотність” генетичного матеріалу.

7.2. Ріст і розвиток як складові онтогенезу

Найбільш помітним виявом активного життя рослин є ріст. Здатність до росту є однією з важливих особливостей живих організмів. Рослини на відміну від тварин здатні рости протягом усього життєвого циклу завдяки наявності в

них меристем, клітини яких активно діляться. Саме в меристемах утворюються зачатки органів і відбувається поділ їх на тканини.

Ріст – це незворотне збільшення розмірів рослини (або її органів), зумовлене новоутворенням елементів структури організму внаслідок різноманітних біосинтетичних процесів. У цих процесах відбувається утворення з неупорядкованої системи малих молекул, отриманих організмом з кореневого і світлового живлення, а також складних високовпорядкованих макромолекул, біополімерів, утворених у процесі дихання, і побудова з них досконалих надмолекулярних структур.

Однак процеси новоутворення можуть відбуватися і у випадках, які не супроводжуються ні збільшенням ваги, ні збільшенням розмірів органів. Так, перед діленням ядра період росту клітин зупиняється і відбувається новоутворення мікроскопічних і субмікроскопічних структур цитоплазми, тобто проходить так званий прихований ріст.

Характер росту будь-якого організму або органу має вигляд S-подібної кривої росту, яка є графічним зображенням закону росту Сакса.

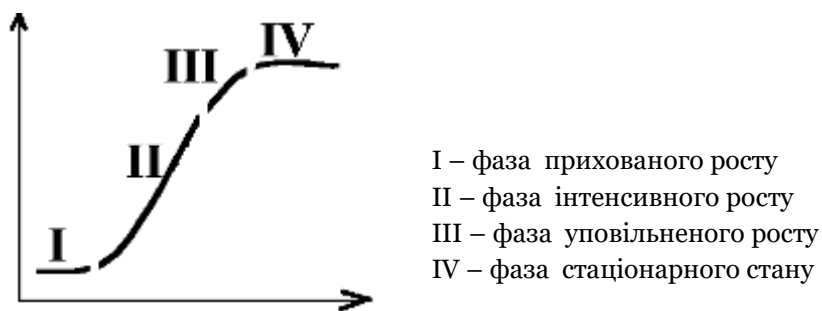


Рис. 7.1. S-подібна крива росту

Ця крива складається з 4-ьох фаз росту:

I фаза – прихованого росту. Властива переважно ембріональному етапу онтогенезу та розвитку насіння до проростання. За такого росту організм помітно не збільшується в розмірах. Він пов'язаний з новоутворенням нуклеїнових кислот (ДНК і РНК), біосинтезом білків-ферментів і фітогормонів.

II фаза – інтенсивного росту відповідає ювенільному періоду онтогенезу і триває від сходів до початку формування генеративних органів. Під час цієї фази відбувається активний ріст клітин розтягуванням; з'являються нові тканини, органи, збільшуються їх розміри. В рослини спостерігається значне збільшення розмірів вегетативних органів: стебла, листків, коренів.

III фаза – уповільненого росту. Властива репродуктивному етапу онтогенезу. У цей час рослина менше витрачає пластичних речовин на побудову вегетативних органів. Ці речовини використовуються на побудову генеративних органів та формування насінини. Під кінець фази накопичуються речовини – інгібітори. Вся рослина або окремі її частини можуть переходити у стан спокою.

IV фаза – стаціонарного стану. В цей час розміри рослин не змінюються і ріст в однорічних рослин завершується, а багаторічних припиняється.

Тривалість кожної із складових S-подібної кривої і характер її проходження залежать від зовнішніх і внутрішніх факторів.

– абсцизини, тому що вони зазвичай діють у точці синтезу, поширюючись лише на невеликі відстані;

– етилен, що транспортується тільки у вигляді свого попередника.

Хоча у рослин на відміну від тварин не має спеціалізованих залоз синтезу гормонів, в рослинному організмі є ділянки, у яких синтезуються ці речовини (рис. 7.4). Зокрема, ауксини синтезуються в апікальних меристемах пагону і рухаються базипетально (переважно до кореня), а місцем синтезу цитокінінів є меристема кореня. Етилен синтезується у дозріваючих плодах та старіючих тканинах.

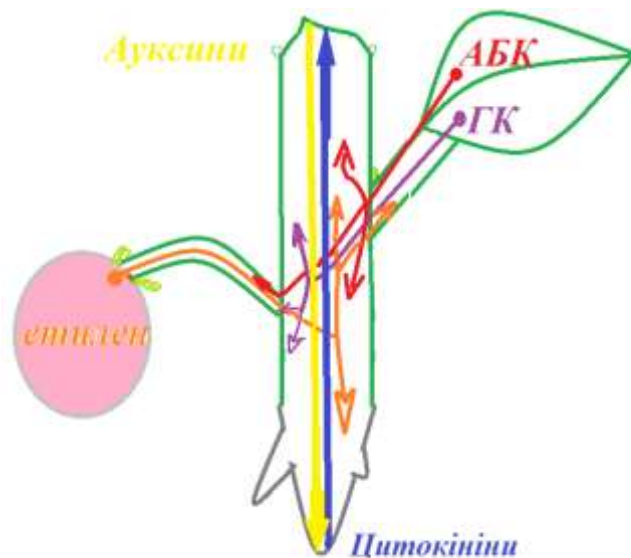


Рис. 7.4. Синтез та основні напрями транспортування фітогормонів

Нововідкриті фітогормони виявлені в окремих родинях рослин, наприклад, брассиностероїди виявлені в родині Капустяних (лат. *Brassicaceae*). Також до нововідкритих відносять саліцилову і жасминові кислоти. Відповідають критеріям фітогормональних речовин деякі олігосахариди, окремі фенольні сполуки та деякі інші речовини.

Отже, **фітогормони** – це органічні, порівняно низькомолекулярні речовини, що синтезуються спеціалізованими тканинами рослин і діють у надзвичайно малих дозах. За їхньою допомогою відбувається взаємодія різних клітин, тканин і органів. Вони є необхідними для запуску, регулювання і включення різноманітних фізіологічних та морфогенетичних програм.

7.6.3. Ауксини

Синтез ауксинів відбувається в апікальних меристемах пагонів, бруньках. Попередником природного ауксину індолілоцтової кислоти (ІОК) є амінокислота триптофан. ІОК – головний природний ауксин, який швидко розщеплюється ферментом індолацетатоксидазою. Ауксини відкриті завдяки дослідженням росту розтягуванням і явища тропізмів у рослин. Проте, їхні функції набагато ширші і, у дійсності, охоплюють всі сторони життєдіяльності рослинного організму. Ауксин є обов'язковим учасником координації процесів морфогенезу, рухової і функціональної активності у рослин.

клітин або шматочків тканин. Калюс *in vitro* може утворюватися спонтанно внаслідок зміни трофічно-гормонального балансу (рис. 9.2), або індукуватися спеціальним складом живильного середовища та за дії травматичного ефекту, отримані калюси використовують для трансформацій (клітинна селекція) або для вирощування калюсних культур. **Культура калюсних тканин** – вирощування методом тривалих пересадок калюсної культури, що виникла шляхом дедиференціювання і проліферації клітин, тканин, органів рослин.



Рис. 9.2. Спонтанне калюсоутворення *in vitro* в базальній частині пагону кизилу

Після проведення необхідної трансформації рослинних об'єктів у більшості технологій (окрім клітинних суспензій, калюсних культур) у них індукують процеси диференціації. **Диференціювання** – комплекс процесів, що призводять до відмінностей між дочірніми клітинами, а також між материнськими і дочірніми клітинами. Проявляється морфологічними, фізіологічними, біохімічними змінами клітин.

Глибока диференціація призводить до морфогенезу, в т. ч. і органогенезу. **Морфогенез** – процес формування, росту і розвитку клітин (цитогенез або клітинне диференціювання), тканин (гістогенез) і органів (органогенез). **Органогенез** – процес утворення в калюсних масах клітин, що ростуть, неорганізовано, зародків органів (коренів і пагонів).

9.3. Технологічні процеси з використанням дедиференційованих клітин

Дедиференційовані клітини використовують у технологічних процесах безпосередньо (наприклад, суспензійна культура в біореакторах), так і для трансформацій, в т.ч. для потреб селекції.

9.3.1. Суспензійна культура

Суспензійна культура – вирощування окремих клітин або невеликих їх груп у завислому стані в рідкому середовищі з використанням обладнання, що забезпечує їх аерацію та перемішування. Вирощування клітин в суспензійній культурі дає можливість впливати на метаболізм і ріст популяції екзогенними факторами, проводити різні експерименти, отримати необхідні метаболіти.



Вихідна форма Clone in Vitro 112



Отриманий соматклон 112-3

Рис. 9.3. Епігенетична мутація в павловнії

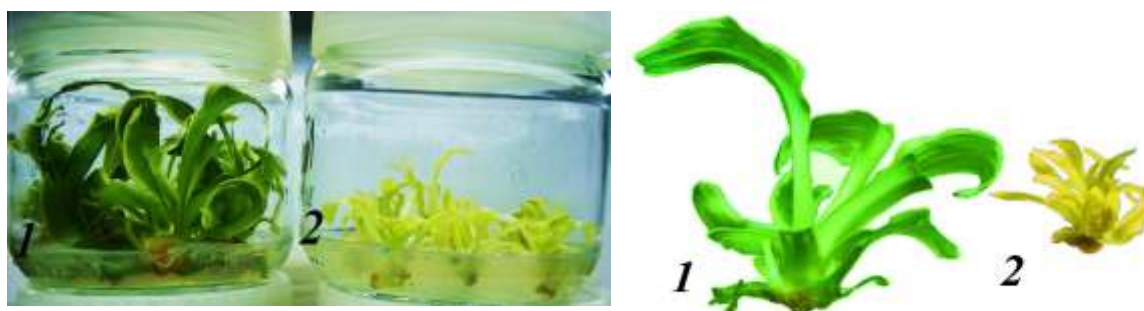


Рис. 9.4. Генетична мутація хости. Відмінності соматклову сорту Агалон, порівняно з вихідною рослиною: 1 – Контроль; 2 – Соматклон Na

Метод прямої селекції використовується також для виділення мутантних форм калюсних культур, стійких до гербіцидів, антибіотиків, токсинів патогенів, важких металів, посухи і засолення. В основі методу лежить підбір селективних концентрацій токсичних речовин у складі живильних середовищ. Наприклад, клітинна селекція на стійкість до патогенів може бути ефективною тільки в тому випадку, якщо випробуваний токсин є основним фактором патогенності, тобто стійкість до токсину корелює зі стійкістю до його продуцента. Оскільки в культурах клітин виникає висока генетична мінливість (соматклональна нестабільність), збільшується ймовірність появи стійких до токсину клітин).

В умовах *in vitro* на селективних середовищах добирають мутантні клітини й індукують із них рослини-регенеранти, стійкі до селективного чинника.

9.6. Збереження геноплазми

Колекції сортів культурних видів та дикі види рослин – цінний фонд генів для створення нових сортів. Підтримання колекції шляхом щорічного вирощування у польових умовах пов'язано з труднощами вирощування й технічного забезпечення, безпекою зараження культур хворобами. Багато диких та рідкісних видів рослин є носіями цінних генів. Ці види зникають внаслідок змін умов біоценозу під впливом господарської діяльності людини.

Виготовлене середовище за кімнатної температури впродовж години загусає. Нормальною є консистенція, за якої вміст ємності із проавтоклавованим і загуслим середовищем у лежачому положенні не розтікається. Живці повинні входити в середовище без зусиль. У занадто загуслому середовищі під час посадки живців відчувається його пружність.

10.7.3. Введення в асептичну культуру

Для отримання стерильних рослин рекомендовано використовувати як основний антисептик препарат Бланідас 300 (0,7 г на 100 мл води), у разі ендогенного контамінування як допоміжний – препарат РРМ (1,5-2,5 мл на 1 л живильного середовища). Оптимальний період відбору експлантів грудень-січень. Для цього з відібраних за господарськими ознаками здорових рослин зрізують однорічні гілки й ставлять їх в теплому місці у воду. Воду міняють раз у три доби. Ці гілки знаходяться в стані вимушеного (неглибокого) спокою, тому через два-три тижні на них пробуджуються бруньки. Якщо необхідно ізолювати експланти у серпні-жовтні, стеблові живці обробляють гібереловою кислотою (ГК₃ або сумішшю ГК₄+ГК₇). Через 7–10 діб бруньки пробуджуються.

З бруньок ізолюють покривні луски і занурюють у розчин антисептика на 20 хв. Потім двічі промивають у стерильній воді. У ламінарному боксі видаляють верхні листки, в яких досить часто міститься ендогенна мікрофлора. Потім залежно від потреб переносять на живильне середовище бруньку або меристему.

Якщо у середовище інтенсивно виділяються фенолоподібні речовини, то у складі середовища ауксин ІМК (0,5 мг/л) замінюють на суміш ІМК та НОК (ІМК 0,4 мг/л + НОК 0,1 мг/л). Впродовж перших трьох субкультивувань вміст БАП зменшують до 0,75–1,0 мг/л.

10.7.4. Мультиплікація павловнії

Для павловнії середній інтервал часу між субкультивуваннями становлять 15–30 діб (рис. 10.13). Після 15–20 діб культивування пагони регенерантів особливо не змінюються у розмірах.



Рис. 10.13. Стан регенерантів павловнії *in vitro* в добах

Водневий показник (**pH**) живильного середовища впливає на засвоєння елементів живлення, ріст і розвиток регенерантів (рис. 10.14). Оптимальним є pH 5,5–5,8. За pH живильного середовища 5,3 і, особливо, 5,0 у регенерантів виявляються типові ознаки нестачі фосфору та калію внаслідок ускладнення їх засвоєння. Регенеранти з темно-зеленими листками відстають у рості.



Рис. 10.14. Вплив pH на розвиток регенерантів павловнії

Для швидкого накопичення значної кількості рослин прямим морфогенезом (тобто з бруньок, а не з калюсних клітин) використовують один з шляхів живцювання (рис. 10.15):

- 1) поділом конгломерату мікропагонів;
- 2) однузловими живцями.

Перший спосіб живцювання досягається застосуванням цитокініну БАП, однак має два недоліки:

- 1) за утворення конгломерату відбувається часткове калюсоутворення, і таким чином, виникає потенційна можливість прояву мутагенезу;
- 2) наявність БАП у живильному середовищі перешкоджає нормальному коренеутворенню.

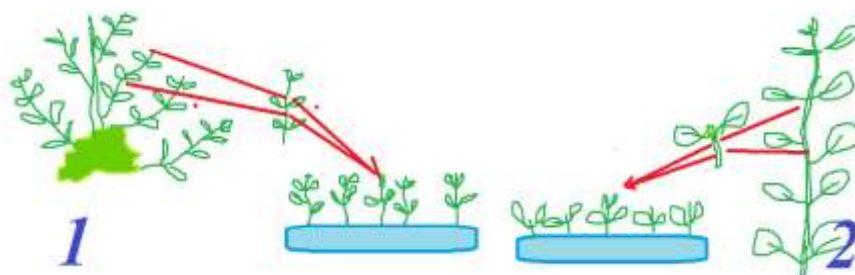


Рис. 10.15. Розвиток регенерантів павловнії за різних шляхів живцювання:

1 – поділом конгломерату пагонів; 2 – однузловими живцями.

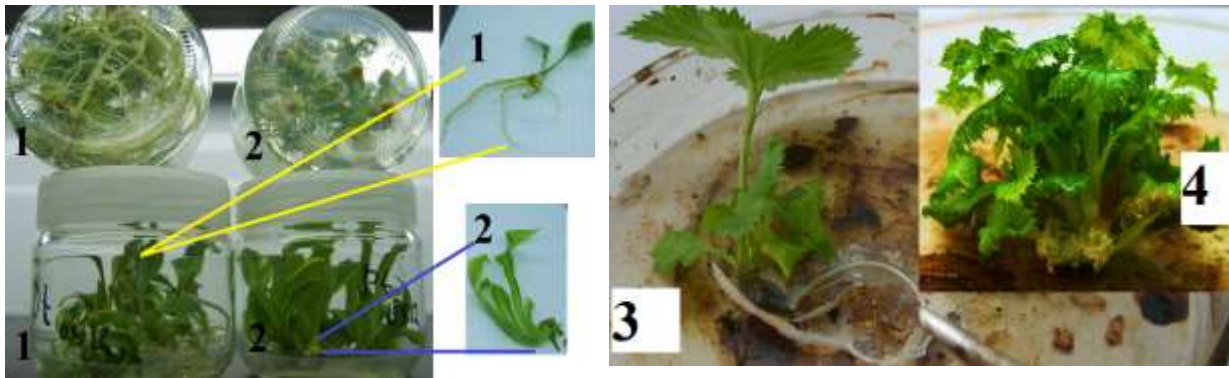


Рис. 11.3. Вплив гормонів на морфогенез регенерантів:
1,2 – хости; 3,4 – ожини; 1,3 – надлишок ауксинів (індолілмасляна кислота, 4 мг/л), 2,4– надлишок цитокінінів (6-бензиламінопурин, 2,5 мг/л)

Така поведінка культур клітин добре узгоджується з функцією ауксинів і цитокінінів як “гормонів добробуту” пагонів та коренів відповідно. Нестача ауксинів сприймається клітинами як недостатній розвиток пагонів і є сигналом для їх утворення. У диференційованих пагонах відбувається синтез ауксинів і баланс гормонів відновлюється. Аналогічний механізм спрацьовує за нестачі цитокінінів (індукується ризогенез).

У разі видалення із середовища ауксинів і цитокінінів часто в культурі клітин розпочинається утворення біполярних сполук – зародків. У кожного з них буде своє джерело цитокінінів (кореневий полюс) і своє джерело ауксинів (пагоновий полюс). Такі структури, схожі на зародок насінини, називають *ембріоїдами* (*embryo* – зародок; *eidos* – схожий).

11.3.4. Гібереліни

Клас гіберелінів налічує майже сто різних гіберелових кислот (ГК). Їх класифікують під номерами. Найчастіше застосовують ГК₃ та суміш ГК₄+ГК₇.

Основні ефекти ГК:

- пробудження донорів первинних експлантів;
- прискорення морфогенезу калюсних культур;
- видовження пагонів (рис. 11.4) ;
- нівелювання фітотоксичного надлишку цитокінінів у середовищах, експлантах. Застосовуючи гібереліни, варто враховувати їх інгібуючий вплив на коренеутворення.

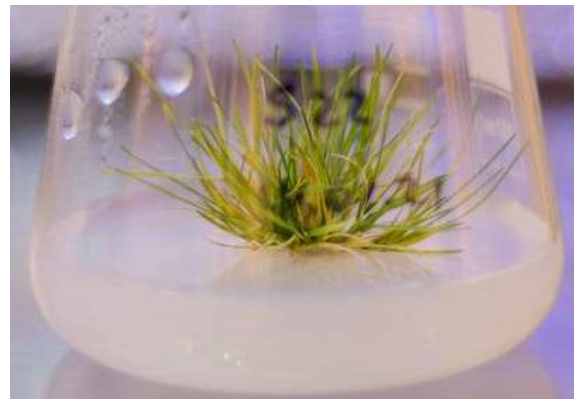


Рис. 11.4. Вплив обробки ГК₃ на павловнію *ex vitro*:
1 – контроль без обробки,
2 – обприскування 2 мг/л ГК₃

діє. Встановлено, що ця рослина накопичує речовини, здатні захищати її клітини від ультрафіолету на трьох рівнях – поверхні клітин, у вакуолі та навколо ядра, в якому знаходиться генетична інформація.

Ці речовини, які дозволяють щучнику протистояти ультрафіолету, можна використовувати як основу для протипухлинних та протимеланомних препаратів.

Крім того, кліматичні зміни підштовхують науку до створення нових більш стійких сортів, та форм рослин, які будуть витривалими. Науковці вивчають механізми стійкості дешампсії з метою, щоб у майбутньому можна було перенести окремі її гени в інші злакові культури.



**Рис. 12.6. Дешампсія
або щучник антарктичний
(*Deschampsia caespitosa*) in vitro**

Трансгенні рослини люцерни, що несуть додатковий ген супер-оксиддисмутази із *N. plumbaginifolia*, були більш стійкими до водного дефіциту, і протягом трирічних польових випробувань їх продуктивність була значно вищою, ніж нетрансформованих контрольних рослин. Посухостійкий сорт пшениці НВ4 створений аргентинською біотехнологічною компанією Bioseres SA за рахунок перенесення гену соняшника.

Трансгенні рослини з штучно підвищеною здатністю синтезувати трегалозу, фруктозу або манніт відрізняються вищою теплостійкістю. Введення в геном рису гена аргініндекарбоксилази вівса (одного з ключових ферментів синтезу поліамінів) спричиняло підвищення посухостійкості рису.

Стійкість до солей та алюмінію. Засолення ґрунтів – одна з важливих проблем сільськогосподарського рослинництва. У світі близько 60 млн га полів мають таку проблему, що унеможлиблює їхнє ефективне використання. Засобом генної модифікації вдалось отримати ріпак, що має ген іонного транспортера AtNHX1 з арабідопсису, що робить його стійким до засолення хлоридом натрію до 200 мМоль/л. Інших фенотипових змін в рослині не спостерігається.

Амінокислота пролін вважається однією із важливих протекторів за дії стресорів, що спричиняють зневоднення, у т.ч. за дії на рослини засолення. Значення проліну як чинника, важливого для виживання в умовах засолення, вдалося підтвердити в експериментах з трансгенними рослинами. Наприклад, рослини тютюну, які експресують ген ферменту, що каталізує синтез попередника проліну, 1-піролін-5-карбоксилатсинтази (П5КС) *Vigna aconitifolia*, накопичували у 10–18 разів більше проліну порівняно з контрольними рослинами і характеризувалися високою солестійкістю. Трансгенні рослини картоплі, трансформовані геном П5КС арабідопсису, характеризувалися підвищеним вмістом проліну і солестійкістю, тоді як у контрольних рослин в умовах засолення значно падала урожайність.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Власенко М. Ю., Вельямінова-Зернова Л. Д., Мацкевич В. В. Фізіологія рослин з основами біотехнології : підручник. Біла Церква: Білоцерківський національний аграрний університет, 2006. 504 с.
2. Кунах В.А. Біотехнологія лікарських рослин. Генетичні та фізіолого-біохімічні основи. К.: Логос, 2005. 730 с.
3. Основи біотехнології рослин : навчальний посібник / Мацкевич В. В., Роговський С. В., Власенко М. Ю., Черняк В. М. Біла Церква: Білоцерківський національний аграрний університет, 2010. 135 с.
4. Мацкевич В. В., Подгаєцький А. А., Філіпова Л. М. Мікроклональне розмноження окремих видів рослин (протоколи технологій) : науково-практичний посібник. Біла Церква: Білоцерківський національний аграрний університет, 2019. 84 с.
5. Мацкевич В. В. Мікроклональне розмноження видів рослин *in vitro* та їх постасептична адаптація : автореф. дис. на здобуття наукового ступеня д-ра с.-г. наук : 06.01.05. Суми, 2020. 19 с.
6. Павловнія : науково-практичний посібник / Мацкевич О. В., Філіпова Л. М., Мацкевич В. В., Андрієвський В. В. Біла Церква: Білоцерківський національний аграрний університет, 2019. 80 с.
7. Подгаєцький А. А., Мацкевич В.В., Подгаєцький Ан. А. Особливості мікроклонального розмноження видів рослин : (монографія). Біла Церква: Білоцерківський національний аграрний університет, 2018. 209 с.
8. Філіпова Л.М. Ефективність природних та синтезованих регуляторів росту при застосуванні під садивні бульби картоплі : дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : 06.01.09. Ін-т цукр. буряків УААН. Київ, 2002. 20 с.

Навчальне видання

ФІЗІОЛОГІЯ ТА БІОТЕХНОЛОГІЯ РОСЛИН

ПІДРУЧНИК

Мацкевич В'ячеслав Вікторович

Філіпова Лариса Миколаївна

Олешко Олена Геннадіївна

Редактор О.Г. Олешко

Комп'ютерне верстання В.С. Мельник

Здано до складання 25.06. 2022. Підписано до друку 13.10.2022.

Формат 60x84 ¹/₁₆. Ум. друк. арк. 24,81. Тираж 300. Зам. 342.

Видавець і виготовлювач:

Білоцерківський національний аграрний університет,
09117, Біла Церква, Соборна площа, 8/1, тел. 33-11-01